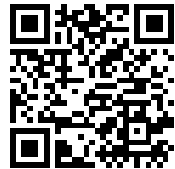


---

This is a reproduction of a library book that was digitized by Google as part of an ongoing effort to preserve the information in books and make it universally accessible.

Google™ books

<https://books.google.com>





## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

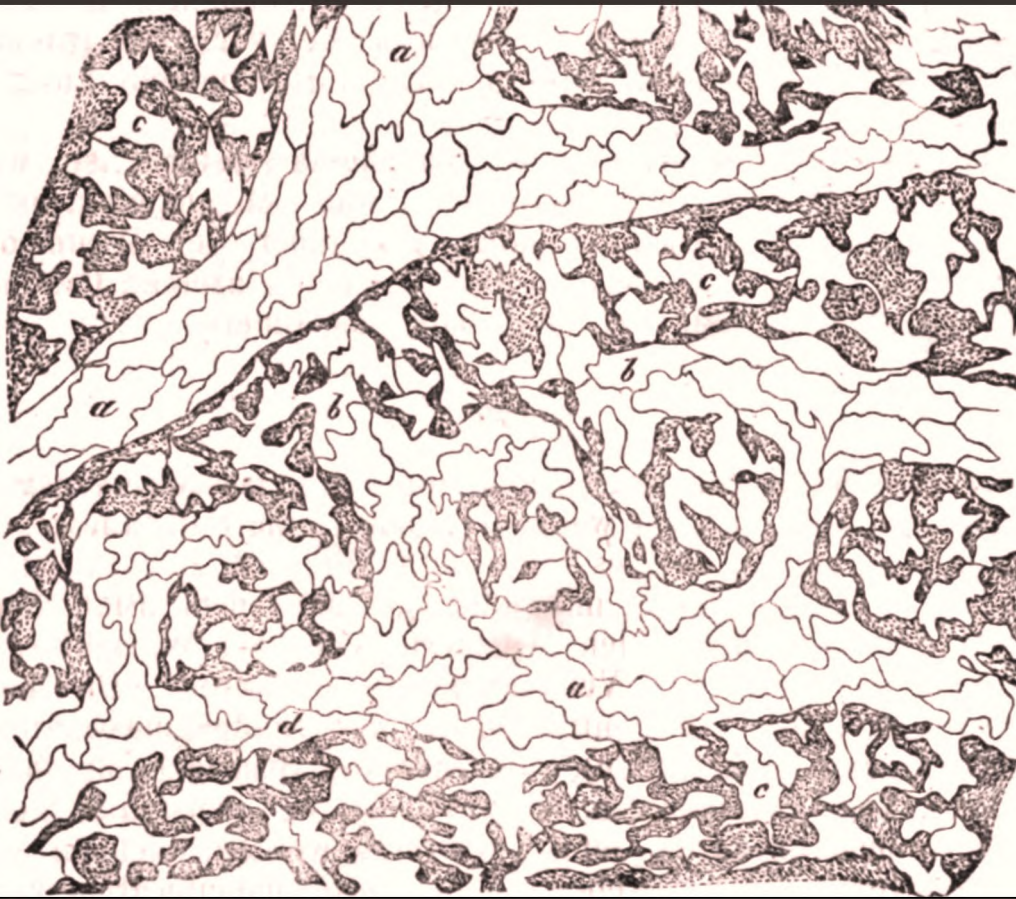
Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.





*Lehrbuch der allgemeinen  
Zoologie v. 1, 1871*

Gustav Jaeger

APR 17 1957

**LANE**

**MEDICAL**



**LIBRARY**

GIFT  
DR. A. VON. BOROSINI







# Lehrbuch

der

# allgemeinen Zoologie.

---

**Ein Leitfaden**  
**für Vorträge und zum Selbststudium**

von

**Gustav Jaeger,**

med. et chir. Dr., Professor der Zoologie und Vergleichenden Anatomie an der Königl. polytechnischen Schule zu Stuttgart und der land- und forstwirtschaftlichen Akademie Hohenheim.

---

**I. Abtheilung:**  
**Zoochemie und Morphologie.**

*Karl Stimmel.*

---

Dr. August J. von Boreasini  
6400 Moore Drive  
Los Angeles 48, California

Leipzig,

Ernst Günther's Verlag.

1871.

Alle Rechte vorbehalten.

.....  
Druck von A. Neumann in Dresden.

D 747  
J 22  
v. 1  
1871

## Vorrede.

Vorliegendes Lehrbuch entstand zunächst dem Bedürfniss, für meine Vorträge über allgemeine Zoologie einen Leitfaden zu haben, der, in den Händen meiner Zuhörer mir gestattet, der Demonstration mehr Zeit und Aufmerksamkeit zuzuwenden; indessen glaube ich auch einem allgemeinen Bedürfniss hierdurch entgegenzukommen.

Die allgemeine Zoologie nimmt seit Kurzem eine so centrale Stellung, einerseits zu andern Zweigen der Naturforschung, andererseits zu mehreren Erwerbszweigen und endlich auch zum ganzen Gebiet der Anthropologie ein, dass unstreitig das Bedürfniss vorliegt, das für sie aufgestapelte Material in einem Lehrbuch so weit zu verdichten, dass es jedem Forscher auf anderem Gebiete, jedem Lehrer, Arzte, Landwirth, Künstler, Pädagogen, Philosophen, Theologen etc. möglich wird, sich die nothwendige Orientirung zu holen, sei es auch nur, um von hier aus nach dieser oder jener Seite hin zum Studium der Detailliteratur oder zur Selbstbeobachtung überzugehen. Freuen sollte es mich, wenn meinen Fachgenossen und solchen, denen der Vortrag dieser Wissenschaft an höheren Bildungsanstalten obliegt, das Buch als Leitfaden für ihren Unterricht so erwünscht kommt, wie es mir gewesen wäre, wenn mich ein anderer Fachgenosse dieser Mühe enthoben hätte.

Bei der Behandlung des Stoffes war es mir vor allem um Schaffung eines durchsichtigen Lehrgebäudes zu thun. Dies verlangte natürlich die Vermeidung alles erschwerenden Ballastes von Citaten, Polemiken und unwesentlichen Detailangaben, welche so manches Lehrbuch ungeniessbar machen, weil derlei Dinge in so lange nicht verstanden und verwerthet

werden können, als nicht die feste Grundlage des Verständnisses gewonnen ist, und die kann nur sein: eine Uebersicht über das Wesentlichste und das Feststehende. Neben dieser didaktischen Rücksicht verfolgte ich noch ein anderes Ziel; dem Leser die Vorstellung zunächst von der Einheit der organischen Natur und zuletzt von der Einheit der gesammten Natur zu klarer Anschauung zu bringen. Auch aus diesem Grunde musste alles so knapp als möglich behandelt werden. Es ist gerade der Nachtheil vieler speziellen Hand- und Lehrbücher in vergleichender Anatomie, Zoologie, Gewebelehre, Physiologie etc., dass sie, um den Bedürfnissen des Detailforschers zu genügen, die allgemeinen Gesichtspunkte entweder ganz bei Seite lassen, oder unter der Masse des Details so verbergen, dass sie dem Anfänger nothwendig entgehen müssen, und doch ist die philosophische Zusammenfassung der ganzen Natur für den Anfänger das Nöthigste, wenn er in den Geist der Naturforschung eindringen will.

Noch eine weitere Bemerkung ist nöthig: Die Fortschritte, welche in der Erkenntniss der organischen Natur gemacht worden sind, haben bei manchen Forschern die Vorstellung wachgerufen, als werde es gelingen, ja es sei bereits gelungen, alles organische Leben aus chemisch-physikalischen Vorgängen zu erklären. Ich theile diese Anschauung nicht, es wird unter allen Umständen ein unlösbarer supranaturalistischer Rest bleiben, der aller chemisch-physikalischen Erklärung trotzt. Aber ebenso gewiss glaube ich, dass vieles, was uns bis jetzt unlösbar scheint, noch recht wohl lösbar ist. In diesem Sinne möchte ich einige Versuche, etliche psychische Vorgänge in das Bereich chemisch-physikalischer Erklärung zu ziehen, beurtheilt wissen. Allein wo dergleichen Versuche nicht möglich, werde ich mich auch nicht auf jenen beschränkten Standpunkt stellen, der solche der Erklärung trotzende Erscheinungen ignorirt.

Stuttgart, Mai 1871.

Dr. G. Jäger.



## Einleitung.

---

**D**ie allgemeine Zoologie in ihrem heutigen Umfang hat die Aufgabe, alles Dasjenige zusammen zu fassen, was sich am Thierreiche im Allgemeinen beobachten lässt; die allgemeinen Gesetze, denen der einzelne Thierleib und das Thierreich im Ganzen unterliegt, festzustellen, sie womöglich auf allgemeine Naturkräfte zurückzuführen und wo dies heutzutage noch nicht ausführbar, die Erscheinungen wenigstens so zu gruppieren, dass sie nach beiden Richtungen hin, nach Praxis und Spekulation, eine geeignete Basis zur Anlehnung bilden. Diese Aufgabe ist bei keiner Wissenschaft so schwierig, als bei der Zoologie, einmal weil der Thierkörper das Complizirteste aller Naturprodukte ist, dann aber, weil diese Wissenschaft einen ganz merkwürdigen Entwicklungsgang durchgemacht hat. Es wird dies am deutlichsten bei einem Vergleich mit der Botanik. Der allgemeine Theil dieser Wissenschaft ist ein natürliches Kind des speziellen Theiles; auf das Studium der äussern Erscheinung der verschiedenen Pflanzen folgte die Zergliederung derselben, das Erkennen der allen gemeinschaftlichen Elementartheile; Hand in Hand damit ging die Erforschung ihrer Lebenserscheinungen und wissenschaftliche Botaniker und praktische Pflanzenzüchter waren stets im regsten, fruchtbarsten Verkehr, da jeder botanische Lehrstuhl auch seinen botanischen Garten zur Hand hatte.

Ganz anders der Entwicklungsgang der allgemeinen Zoologie. Diese fing von nicht weniger als sechs Ausgangspunkten an sich zu entwickeln. Der eine war die spezielle Zoologie; sie gebar in fortschreitender Entwicklung die System-

tik und die Biologie, d. h. die Lehre von den Beziehungen des einzelnen Thieres zur Aussenwelt. Die zwei nächsten der beiden Ausgangspunkte liegen auf dem Gebiete der Anthropologie, und zwar war es einerseits die Medizin, welche das Bedürfniss empfand, die inneren Formverhältnisse des Menschenleibes und dessen Verrichtungen kennen zu lernen; da dies in vielen Fällen am Menschen direkt nicht ging oder doch mit grossen Schwierigkeiten verbunden war, so nahm man seine Zuflucht zu den nächst verwandten Thieren und jetzt entwickelte sich aus Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte des Menschen allmählig die vergleichende Anatomie und die vergleichende Entwicklungsgeschichte. Als dann diese Zweige zusammenstiessen mit der Systematik, entstand erst das, was die Botaniker schon längst von einem Punkte aus gewonnen hatten, die Morphologie (Formenlehre) des Thierreichs. Für die Physiologie ist merkwürdigerweise die Föhlung erst in neuester Zeit eingetreten, verspricht aber jetzt schon eine neue Zweigdisciplin zu treiben, die Morphogenie oder Formbildungslehre. Der zweite anthropologische Ausgangspunkt war die Psychologie, die, wenige Versuche ausgenommen, heute noch in fast vollständiger Abhängigkeit von der Philosophie sich findet und weder in vollkommene Föhlung mit der Physiologie noch mit der speziellen Zoologie gekommen ist. Ein vierter Ausgangspunkt ist die Geologie. Für die Geologen waren die versteinerten Thiere ein willkommenes Mittel zur Bestimmung der Gesteinsschichten und sie beschrieben sie längst sorgfältig, ehe die allgemeine Zoologie Nutzen aus ihnen zog, bis erst in neuester Zeit das durch die Palaeontologie (Versteinerungskunde) aufgespeicherte Material zur Entwerfung der Geschichte des Thierreichs einen Platz in der allgemeinen Zoologie eingenommen hat. Ein fünfter Ausgangspunkt war die Geographie; sie hatte das Bedürfniss, zur Charakterisirung der Ländergebiete auch die Thier- und Pflanzenwelt heranzuziehen. So erwuchs eine eigene Disciplin, die Thier- und Pflanzengeographie; ihre Föhlung mit der allgemeinen Zoologie hergestellt zu haben, ist erst ein Verdienst der Darwin'schen Lehre, denn zuvor war sie nur ein Bestandtheil der physischen Erdbeschreibung. Ein sechster Ausgangspunkt ist die praktische Thierzucht, die sehr lange ihren eigenen Weg ging, ohne dass die Zoologen sich im mindesten um ihre Resultate und Bemühungen kümmerten, und doch war sie das wichtigste Glied, um eine klaffende Lücke der allgemeinen Zoologie zu schliessen, nämlich die zwischen Physiologie einerseits, Systematik und Biologie andererseits. Die

Thierzucht hatte sowohl in der Rassenbildungslehre, wie in der Lehre von der Thierhaltung nicht nur die Thatsache zu Tage gefördert, dass systematische Merkmale der Veränderung unterliegen, sondern auch für viele dieser Veränderungen die Ursache in physiologischen Einwirkungen, und zwar zweierlei Art, erkannt; einmal in denen der allgemeinen Agentien, Licht, Wärme, Nahrung etc., dann in den Wirkungen biologischer Einflüsse, der sogenannten Zuchtwahl, der Gebrauchsintensität etc. Wieder gebührt Darwin das Verdienst, diesen Fortschritt herbeigeführt zu haben mit seiner Lehre von der Umwandlung durch natürliche Züchtung.

Bei der Neuheit dieser Zusammenfassungen ist es begreiflich, dass die einzelnen Zweige noch in manchem Stücke sich nicht gut zusammenpassen lassen; auch ist in mehreren Punkten — ich erinnere nur an die Lehre von der Vererbung und an die Psychologie — die exakte Forschung noch so weit zurück, dass diese Gegenstände kaum einer allgemeinen Behandlung zugänglich sind, weil sie nicht viel mehr, als eine Summe sich theilweise widersprechender Thatsachen sind. Es mussten deshalb für die vorliegende Zusammenfassung öfters Gründe äusserer Zweckmässigkeit an Stelle des fehlenden inneren Zusammenhangs die Leitung bei der Anordnung des Materials übernehmen.

Wir begreifen dasselbe unter folgenden Abschnitten:

- I. Die Substanz des Thierkörpers — Zoochemie oder Histochemie.
- II. Der Bau des Thierkörpers — Morphologie.
- III. Die Verrichtungen des Thierkörpers — Physiologie.
- IV. Die Verrichtungen der Thierseele — Psychologie.
- V. Die Beziehungen des Thieres zur Aussenwelt — Biologie oder äussere Physiologie.
- VI. Die Gestaltungsursachen des Thierkörpers — Morphogenie.
- VII. Geschichte des Thierkörpers und zwar:
  - A) Geschichte des Individuums — Entwicklungsgeschichte, Embryologie.
  - B) Geschichte des Thierreichs — Phylogenie, welche die Artbildungslehre und die Systematik umfasst.



# Interims-Register

der

## ersten Abtheilung.

Vorrede . . . . .	III
Einleitung . . . . .	V

### I. Abschnitt.

#### Lehre von der thierischen Substanz.

##### Zoochemie.

	pag.
Quelle der thierischen Substanz § 1—4 . . . . .	1
Gewebbildner § 5—12 . . . . .	3
Incrustirende Substanzen § 13—15 . . . . .	8
Quellungsstoffe § 16—17 . . . . .	10
Brennstoffe § 18—20 . . . . .	12
Rückgebildete Stoffe § 21—25 . . . . .	14
Answurfstoffe § 26—31 . . . . .	18

### II. Abschnitt.

#### Lehre vom Bau des Thierkörpers.

##### Morphologie.

Einleitung § 32 . . . . .	23
1. Lehre vom Protoplasma § 33 . . . . .	25
2. Lehre von der Zelle § 34—48 . . . . .	26
Allgemeines § 34 . . . . .	26
Primärzelle § 35 . . . . .	27
Sekundärzelle § 36 . . . . .	28
Tertiärzelle § 37 . . . . .	29
Zellform § 38 . . . . .	30
Zellmetamorphosen § 39—48 . . . . .	30
Wanderezellen § 41 . . . . .	31

Lehre von der Interzellularsubstanz § 42-43	32
Lehre von den Geweben § 44-48	34
Bindegewebe § 45	35
Nervengewebe § 46-47	36
Epithelgewebe § 48	40
3) Lehre von der Interzellularsubstanz § 49	41
4) Lehre von den Geweben § 49-54	44
Bindegewebe § 50	44
Muskelgewebe § 51	45
Bindegewebe § 52	46
Nervengewebe § 53	51
Epithelgewebe § 54	52
5) Lehre von der Schichtung (Stratigraphie) § 55-66	53
Schichtungslehre § 56-66	53
Die Schichten § 56-66	57
Epithelgewebe § 57	57
Gewebe § 58	58
Muskelgewebe § 59	59
Bindegewebe § 60	61
Epithelgewebe § 61	62
Bindegewebe § 62	63
Nervengewebe § 63	64
Epithelgewebe § 64	64
Lehre von Tier- und Pflanzenwelt § 65	67
6) Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	68
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	68
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	71
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	72
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	73
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	74
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	75
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	76
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	77
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	78
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	79
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	80
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	81-88
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	89-96
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	91
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	92
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	93
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	94
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	95
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	96
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	97
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	98
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	99
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	100
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	103
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	106
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	106
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	109
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	109
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	110
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	111
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	115
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	117
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	117
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	117
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	131
Lehre von der Nahrungszufuhr § 67-73	136
7) System der Aufenthaltsmedien § 125-133	

	pag.
Allgemeines § 125 . . . . .	136
Primäre Stufe § 126 . . . . .	137
Sekundäre Stufe § 127 . . . . .	138
Tertiäre Stufe § 128 . . . . .	140
Luftgefäßsystem der Insekten § 129 . . . . .	141
Wassergefäßsystem der Wirbelthiere § 130—133 . . . . .	143
Solide Systeme § 134—160 . . . . .	149
Nervensystem § 134—144 . . . . .	149
Allgemeiner Bau § 134—138 . . . . .	149
Topographie desselben § 139—144 . . . . .	157
Knochensystem § 145—160 . . . . .	164
Allgemeiner Bau § 145—147 . . . . .	164
Knochenverbindungen § 148 . . . . .	167
Das Skelet § 149—160 . . . . .	169
Allgemeines § 149 . . . . .	169
Skelet der Längsmuscularis § 150—157 . . . . .	169
Wirbelsysteme § 150—151 . . . . .	169
Varianten derselben § 152 . . . . .	174
Verbindung derselben § 153 . . . . .	176
Schädel § 154—156 . . . . .	177
Halsskelet § 157 . . . . .	185
Skelet der Ringmuscularis § 158—160 . . . . .	187
Schulter- und Beckengürtel § 158 . . . . .	187
Gliedmaassenskelet § 159 u. 160 . . . . .	189
10. Lehre von den Organen § 161—212 . . . . .	195
Klassifikation derselben und Allgemeines § 161—165 . . . . .	195
Organe des Hautmuskelschlauchs § 166—175 . . . . .	201
Organe der Cuticula § 166 . . . . .	201
Organe der Epidermis § 167 . . . . .	201
Organe der Cutis § 168 . . . . .	203
Organe der Haut § 169 . . . . .	204
Haare und Hufe § 169 . . . . .	204
Federn § 170 . . . . .	205
Zähne § 171 . . . . .	207
Schuppen § 172 . . . . .	209
Organe der Muscularis § 173—175 . . . . .	210
Muskeln § 173 . . . . .	210
Bewegungsorgane § 174—175 . . . . .	212
Organe des Darmschlauchs § 176—189 . . . . .	216
Allgemeines § 176—178 . . . . .	216
Die grossen Darmorgane § 179—189 . . . . .	218
Blinddärme § 179 . . . . .	218
Darmdrüsen der Wirbellosen § 180 . . . . .	219
Speicheldrüsen § 181 . . . . .	221
Hirnanhang, Brieschen und Schilddrüse § 182 . . . . .	221
Schwimmbase § 183 . . . . .	222
Lunge § 184—185 . . . . .	223
Magen § 186 . . . . .	228
Leber und Pancreas § 187 . . . . .	229
Nieren § 188 . . . . .	231
Allantois § 189 . . . . .	232
Organe des Perigastriums § 190—196 . . . . .	234
Geschlechtsorgane . . . . .	

.....	234
.....	239
.....	245
.....	245
.....	246
.....	251
.....	266
.....	266
.....	268
.....	274
.....	274
.....	275
.....	276
.....	279
.....	281





# I. Abschnitt. .

## Lehre von der thierischen Substanz.

### Zoochemie.

Die Zoochemie setzt die Kenntniss der organischen Chemie voraus und gibt an, aus welchen chemischen Stoffen der Thierkörper zusammengesetzt ist, welche Rolle dieselben in ihm spielen und welche Schicksale sie dort erfahren.

Zum Detailstudium sind zu empfehlen, ausser den Handbüchern der Physiologie, folgende Werke:

Frey, Histologie und Histochemie. 3te Aufl. Leipzig 1870.

Gorup-Besanez, Lehrbuch der physiologischen Chemie.

Zweite Auflage. Braunschweig 1867.

Kühne, physiologische Chemie. Leipzig 1868.

### A. Quelle der thierischen Substanz.

#### § 1.

Das Thier bezieht die zum Aufbau seines Körpers nöthigen Stoffe nur zum geringsten Theile aus der anorganischen Natur (Wasser, einige Salze und Sauerstoff), die wesentlichsten, nämlich die eigentlichen Gewebsbildner und Brennstoffe, erhält es schon vorgebildet aus dem Pflanzenreiche, entweder direkt, wenn es sich von Pflanzen nährt, oder indirekt, bei Fleischnahrung (Albuminate, Fette, Kohlenhydrate etc.). Die letzteren Stoffe werden von den Pflanzen gebildet, indem dieselben aus Luft und Boden Kohlensäure, Salpetersäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Salzsäure, Alkalien, Erden, Ammoniakverbindungen, Wasser etc. entnehmen und aus ihnen durch Reduktions- und synthetische

Prozesse unter Abscheidung von Sauerstoff Eiweisskörper, Fette, Kohlenhydrate, Alkaloide, Pektinkörper, organische Salze bilden.

Anm. Ob jene niedersten, nur aus Protoplasma (siehe unten) bestehenden, ein Mittelglied zwischen Thier- und Pflanzenreich bildenden Wesen, die man Protoonten oder Protisten nennt, die Fähigkeit besitzen, aus unorganischem Materiale die genannten Gewebsbildner, insbesondere die wichtigsten derselben, die Eiweisskörper, darzustellen, ist noch nicht ermittelt, wohl aber sehr wahrscheinlich.

### § 2.

Die Stoffe der Pflanze werden von den Thieren als Nahrung aufgenommen und

1) ohne wesentliche chemische Veränderung zum Aufbau ihrer Gewebe verwendet und durch längere oder kürzere Zeit festgehalten. Dies geschieht besonders den Eiweisskörpern, einem bald grössern, bald geringeren Theile der Fette, einem geringen Theil der Kohlenhydrate und einigen unorganischen Salzen;

2) unter Verbrennung (Sauerstoffaufnahme) sogleich, oder nach kurzem Verweilen im Körper zersetzt und in verändertem Zustand ausgeschieden. Dies gilt vom grössten Theile der Fette, Kohlenhydrate, organischen Salze und einem geringeren Theil der Albuminate.

Der Thierkörper ist mithin von dem Pflanzenleibe dadurch unterschieden, dass er reicher an Eiweisskörpern (und ihren Abkömmlingen, den Albuminoiden) und ärmer an Kohlenhydraten ist. Bezüglich der Fette unterscheiden sie sich nicht wesentlich. Eine Ausnahme machen die Pilze, welche in ihrer chemischen Zusammensetzung sich wie die Thiere verhalten.

Trotz dieser Unterschiede ist festzuhalten, dass die Stoffe, welche die Träger des eigentlichen Lebens sind, nämlich die Eiweissverbindungen, im Thier- und Pflanzenleib dieselben sind.

### § 3.

Nicht alle Stoffe der Pflanze haben für die Thiere den Werth von Nahrungsmitteln; so sind manche Kohlenhydrate (bes. Cellulose), mancher unorganische Bestandtheil der Pflanze, z. B. Kieselerde etc., für viele Thiere werthlos, andere, wie viele Alkaloide, organische Säuren, häufig geradezu verderblich (Gifte).

### § 4.

Von den 65 bekannten Elementen betheiligen sich an dem Aufbau des Thierkörpers:

in erster Linie Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel und Phosphor;

in zweiter Linie Calcium, Magnesium, Kalium, Natrium, Chlor, Silicium;  
in dritter Linie Eisen, Mangan, Kupfer, Jod, Brom, Fluor

## B. Die Gewebsbildner.

### § 5.

Die wichtigsten Gewebsbildner, weil vorzugsweise die Träger des Lebensprozesses, sind die Eiweissverbindungen, (Albuminate, Proteinkörper, Eiweisskörper). Sie sind zusammengesetzt aus Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Schwefel. Sie haben unter allen chemischen Verbindungen die höchsten Atomzahlen, sind aber in ihrer chemischen Constitution noch nicht erkannt. Ihre wesentlichen allgemeinen Eigenschaften sind folgende:

1) Jedes Albuminat kommt in einer im Wasser löslichen und einer darin unlöslichen Modifikation vor, welche letztere aber in hohem Grade quellungsfähig ist.

2) Sie sind nicht flüchtig, verbrennen mit Horngeruch und unter Bildung ammoniakalischer Zersetzungsprodukte; sie sind geschmack- und geruchlos, chemisch indifferent und nicht krystallisirbar.

Anm. Man erhält aus den Blutkörperchen, männlichem Samen, Hühner-eiweiss etc., Krystalle, die man früher für Albuminate hielt, nach Mantegazza bestehen jedoch nicht aus Eiweiss.

3) Durch Säuren, Alkalien und Fäulniss entstehen aus ihnen: flüchtige Fettsäuren, Leucin, Tyrosin, Ammoniak, flüchtige Basen, Schwefelammonium und ein flüchtiger krystallisirbarer Körper vom Geruche der Fäces des betreffenden Thieres.

4) Mit energischen Oxydationsmitteln behandelt, liefern sie: Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, Benzoesäure sowie die Aldehyde dieser Säuren, Ammoniak und flüchtige organische Basen.

5) Sie zersetzen sich selbst sehr leicht (Fäulniss) und veranlassen andere zersetzungsfähige Stoffe gleichfalls zur Zersetzung (Fermentwirkung).

Anm. Nach den Untersuchungen Pasteurs, Halliers und Anderer, scheinen jedoch die meisten Fermente lebendige Organismen, die Fermentwirkung mithin eine der Funktionen lebendigen Protoplasmas zu sein.

6) Durch kaustische Alkalien und concentrirte Essig- und Phosphorsäure werden sie gelöst, durch Salpetersäure in der Hitze und durch Jod bei gewöhnlicher Temperatur gelb, durch

salpetersaures Quecksilberoxydul, das salpetrige Säure enthält, bei 100° C. roth gefärbt (Millons Reagens).

### § 6.

Die Albuminate sind die wesentlichsten Constituentien des Protoplasmas (siehe II. Abschnitt) und aller sogenannten Ernährungsflüssigkeiten. Sie werden dem Thierkörper (siehe oben) schon fertig gebildet in der Nahrung zugeführt und verlassen denselben normal nie als solche, sondern nach mannigfachen Umsetzungsprozessen als Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin etc. (siehe unten). Ihrer Bedeutung nach sind sie die wesentlichsten Bestandtheile von Thier- (und Pflanzen-)Leib, in dem das aus ihnen gebildete Protoplasma der Träger der Lebenserscheinungen ist.

### § 7.

Man kennt bis jetzt im Thierkörper folgende Glieder der Eiweisskörper:

1) Albumin (Eiweiss), ( $C_{58,75}H_7N_{15,75}O_{22,4}S_{1,6}$ ) in den Säften aller Organe und Ernährungsflüssigkeiten; seine lösliche Modifikation gerinnt flockig bei 70° C. Modifikationen dieses sogenannten Serumalbumin's sind nach Hoppe-Seyler das Eieralbumin der Vogeleier (löst sich nicht im Ueberschuss von Salzsäure wie es das Serumalbumin thut) und die bisher nur in krankhaften Gebilden gefundenen Paralbumin und Metalbumin.

2) Globulin, ( $C_{54,6}H_6,9N_{16,75}O_{20,9}S_{1,2}$ ) vorzugsweise enthalten in den Blutkörperchen (zu 87% der Trockensubstanz), im Serum der Ernährungsflüssigkeiten, Hornhaut, Krystalllinse, Organflüssigkeiten, Blutgefässwänden; charakterisirt dadurch, dass seine Lösung durch Erhitzen sich nur trübt, aber nicht flockig gerinnt, dass es durch Kohlensäuregas gefällt und diese Fällung durch Sauerstoff wieder gelöst wird. Seine Lösungen bewirken in fibrinogenhaltigen Flüssigkeiten rasch Gerinnung durch Bildung von Fibrin, (deshalb heisst es auch fibrinoplastische Substanz).

3) Fibrin (Faserstoff), ( $C_{52,6}H_7N_{17,4}O_{21,8}S_{1,2}$ ) nur in seiner unlöslichen Modifikation gekannt, da seine lösliche, in welcher es in Blut, Chylus und Lymphe vorkommt, sofort, nachdem es dem Einfluss des Lebens entzogen ist, in die unlösliche übergeht. (Ursache der Blutgerinnung). Löst sich in Salzsäure nicht, leicht in Essigsäure und Alkalien.

Anm. Nach A. Schmidt bildete das mit dem Globulin sehr übereinstimmende, im Blutserum und serösen Ergüssen nachgewiesene Fibrinogen in Verbindung mit dem in den Blutkörperchen enthaltenen Globulin, den Faserstoff, so dass derselbe also nicht schon als solcher im lebenden Blute sich fände (Hypothese).

4) Syntonin (Muskelfaserstoff), ( $C_{54,06}H_{7,28}N_{16,05}O_{21,05}S_{1,11}$ ) Bestandtheil der kontraktile Zellen, besonders der quergestreiften Muskelfaser, leicht löslich in Kalkwasser und verdünnten Alkalien, aus denen es dann beim Kochen wie Albumin gerinnt. Nicht löslich in 10%iger Kochsalzlösung.

Anm. Als Myosin schildert Kühne eine Art Faserstoff aus dem Saft des Muskels, der in 10%iger Kochsalzlösung sich auflöst; auf seiner Gerinnung soll die Todtenstarre beruhen.

5) Casein (Käsestoff), ( $C_{53,76}H_{7,11}N_{15,17}O_{22,76}S_{1,10}$ ) gekennzeichnet dadurch, dass seine Lösung beim Kochen nicht gerinnt, sondern nur Häute bildet, durch Essig- und Salzsäure zuerst gefällt, dann bei weiterem Zusatz wieder gelöst wird und durch Digeriren mit Labmagen gerinnt. Ist ein Hauptbestandtheil der Milch (3—5%), dann in Spuren im Muskel, Blut, Bindegewebe, entsteht nachweisbar aus Serumalbumin.

6) Protsäure von Limpricht aus der Fleischflüssigkeit der Fische dargestellt und

7) Amyloid, ein von Virchow im Gehirn, der Wachsleber, Speckmilz etc. aufgefundener, durch seine Schwerverdaulichkeit, Resistenz gegen Fäulnis und dadurch ausgezeichnet, dass es in seinen mikrochemischen Reaktionen einige Aehnlichkeit mit Stärkemehl (Amylum) hat.

## § 8.

Nächst den Albuminaten spielen die ohne Zweifel aus ihnen entstehenden Albuminoide eine Rolle als Gewebsbildner. Ihre physiologische Bedeutung ist aber eine geringere als die der ersteren, da sie im eigentlichen Protoplasma, das wir als Träger der Lebenserscheinungen ansehen müssen, nicht nachgewiesen sind, sondern nur die häutigen Umhüllungen der Zellen, dann die Intercellularsubstanz bilden und ihr Auftreten in den Zellen selbst das Zeichen eines Abgestorbenseins ist. Die allgemeinen Eigenschaften stimmen sehr mit denen der Albuminate überein, mit denen man sie öfters auch unter dem Namen „stickstoffhaltige Substanzen“ zusammenfasst.

## § 9.

Man kennt folgende Albuminoide:

1) Keratin (Hornstoff), unlöslich in Wasser, Alkohol und Aether, leicht löslich in Alkalien, schmilzt in der Hitze. Ist rein noch nicht dargestellt, wahrscheinlich überhaupt kein chemisches Individuum, da man bei der Analyse der verschiedenen bezüglichen Gewebe verschiedene Resultate erhält. (Im Horn ist enthalten

( $C_{122}H_{200}N_{102}O_{24}S_{12}$ ). Es unterscheidet sich von den Albuminaten aber durch geringeren Kohlenstoff- und höheren Stickstoff- und Schwefelgehalt (vielleicht dadurch entstanden, dass der Sauerstoff einen Theil des Kohlenstoffs oxydirt und die Form von  $CO^2$  beseitigt hat). Das Keratin ist die Grundsubstanz des Epidermoidal- und Epithelial-Gewebes, kurz des Hornigen (Horn, Haare, Nagel, Hufe, Federn, Epidermis Epithelium etc.), aber vorzugsweise bei den in der Luft lebenden Wirbelthieren. Etwas abweichende Stoffe erscheinen im Gränzbereich der Wasserthiere, so das viel sauerstoffreichere Conchulin, das die organische Grundlage der Muschelschalen bildet.

3) Mucin (Schleimstoff), ( $C_{52,17}H_{7,01}N_{12,64}O_{28,18}$ ) bildet die klebrigen, beklebenden, durch Alkohol, aber nicht durch Kochsalz, zu trennenden Absonderungen vieler Wasserthiere, dann der Schleim- und mancher Drüsen. Seine Zusammensetzung zeigt im Vergleich zu den Albuminaten einen Verlust von Stickstoff, ein reiches und wenig Kohlenstoff. Sehr nahe steht dem Mucin der Spermatin des männlichen Samens und das Pyin des Eiers.

4) Elastin (elastischer Stoff), ( $C_{54,90}H_{7,25}N_{17,52}O_{20,33}$ ) (nach Lehmann), unterscheidet sich in seiner chemischen Zusammensetzung von den Albuminaten fast nur durch den Mangel des Schwefels. Ist vollkommen unlöslich in Wasser, Alkohol, Aether und Essigsäure, dagegen in concentrirter Kalilauge, im gequollenen Zustande vollkommen elastisch und liefert mit  $SO^2$  gekocht, Leucin. Bildet die elastischen Fasern, welche sich in vielen Sorten des Bindegewebes vorfinden (wo diese sehr überwiegen, spricht man von elastischem Gewebe).

5) Fibroïn (Seidenfaserstoff), ( $C_{48,6}H_{6,50}N_{17,84}O_{27,55}$ ) schwefelfrei und ebenso schwer löslich wie das Elastin, und von ihm wesentlich durch geringeren Kohlenstoffgehalt unterschieden, ist der Hauptbestandtheil der Spinnseide der Insekten und Spinnen nebst einem, wahrscheinlich durch Aufnahme von 20 und 210 aus dem Fibroïn entstehenden zweiten, in Wasser leicht löslichen Stoffe, dem Sericin (Seidenleim).

Anm. Das Spongïn, der Faserstoff des Badeschwammes, ist eine dem Fibroïn sehr ähnliche Substanz; da es aber bei Behandlung mit Schwefelsäure neben Leucin Glycin, statt, wie jenes, Tyrosin liefert, so nähert es sich dem folgenden Albuminoid.

6) Collagen (leimgebender Stoff), ( $C_{50,5}H_{6,9}N_{18,8}O_{28,14}S_{0,56}$ ) das durch Kochen mit Wasser sich in das lösliche, mit dem Collagen ganz gleich zusammengesetzte Glutin (Knochenleim) verwandelt. Von den Albuminaten durch minderen Kohlen-

stoff- und Schwefelgehalt, aber höheren Stickstoffgehalt unterschieden, Hauptbestandtheil des Bindegewebes, Knochenknorpels, der Sehnen, Fischeschuppen, Hausenblase. Die Leimlösung dadurch charakterisirt, dass sie beim Erkalten gelatinirt, durch Säuren (Gerbsäure ausgenommen), Silber-, Kupfer-, Blei- und Quecksilbersalze nicht gefällt wird. Durch letztere Reaktion unterscheidet das Glutin sich wesentlich von dem sonst ganz analogen Chondrin (Knorpelleim),  $(C_{50,09}H_{6,19}N_{1,419}O_{26,18}S_{0,4})$  das durch Kochen aus dem in den permanenten Knorpeln und den Knochenknorpeln vor der Ossifikation enthaltenen Chondriden gebildet wird und von dem Glutin sich nur durch etwas weniger Kohlenstoff und Stickstoff unterscheidet. Das Glutin liefert mit  $SO^3$  gekocht, Leucin und Glycin, Chondrin soll (nach Hoppe) nur Leucin geben.

Anm. Zu den Albuminoiden rechnet man noch Ptyalin (das Ferment des Speichels) und Pepsin (das Ferment des Magensaftes), sowie die durch die Einwirkung des Pepsins bei der Verdauung entstehenden Umwandlungsprodukte der Albuminate, die sogenannten Eiweisspeptone, (siehe darüber im physiologischen Abschnitt). Zweifelhafte, noch nicht genügend untersuchte Stoffe sind die von Valenciennes und Frémy aus den Eiern von Fischen und Schildkröten dargestellten Ichthin, Ichthidin, Ichthulin und Emydin.

## § 10.

In Gehirn und Nervensubstanz, sowie im Eidotter, findet man einige erst in neuerer Zeit besser erkannte Stoffe:

1) Lecithin, eine stark phosphorhaltige Substanz von der Formel  $C_{44}H_{90}NP_2O_9 + \text{Wasser}$ . Es ist wachsartig, seideglänzend, in Aether und Alkohol leicht löslich, in Wasser stärkeartig quellend. Seiner Constitution nach soll es nach der einen Seite saures phosphorsaures Neurin, nach der andern ein neutrales Fett sein und zwar das Glycerin in Verbindung mit zwei Atomen Fettsäure (Stearinsäure) und einem Atom Phosphorsäure.

2) Neurin, ein phosphorloser Stoff, welcher neuerdings von Würtz auch künstlich dargestellt worden ist und demnach eine Verbindung von Trimethylammin mit Hydroxäthylen ist. Nach Dybkowsky soll das Cholin der Leber damit identisch sein.

3) Cerebrin (W. Müller), ein phosphorloser Stoff, der in Verbindung mit Lecithin das darstellt, was man in den älteren Handbüchern als Prothogen anführt (Diaconow).

Ueber ihr Herkommen weiss man noch nichts, ihre physiologische Bedeutung ist ebenfalls noch nicht erkannt und lässt sich nur darnach schätzen, dass sie einen wesentlichen Bestandtheil der Nervensubstanz und der elektrischen Organe bilden.

	pag.
Grenzzellen § 42—43 . . . . .	32
Parenchymzellen § 44—48 . . . . .	34
Muskelzellen § 45 . . . . .	35
Nervenzellen § 46, 47. . . . .	36
Bindegewebszellen § 48 . . . . .	40
3. Lehre von der Intercellularsubstanz § 49 . . . . .	41
4. Lehre von den Geweben § 50—54 . . . . .	44
Rindengewebe § 50 . . . . .	44
Muskelgewebe § 51 . . . . .	45
Bindegewebe § 52 . . . . .	46
Nervengewebe § 53 . . . . .	51
Cuticulargewebe § 54 . . . . .	52
5. Lehre von der Schichtung (Stratographie) § 55—66 . . . . .	53
Schichtungsgesetze § 55—58 . . . . .	53
Die Schichten § 59—66 . . . . .	57
Epidermis § 59 . . . . .	57
Cutis § 59 . . . . .	58
Muscularis § 60 . . . . .	59
Bindschicht des Darms § 61 . . . . .	61
Darmepithel § 62 . . . . .	62
Perigastrium § 64 . . . . .	63
Seröse Säcke § 64—65 . . . . .	64
Vergleich von Thier- und Pflanzenleib § 66 . . . . .	67
6. Lehre von der Nahrungshöhle § 67—75 . . . . .	68
Allgemeines § 67 . . . . .	68
Coelenteraten § 68, 69 . . . . .	71
Enteraten § 70—75 . . . . .	73
7. Lehre von den Segmenten § 76—88 . . . . .	80
Allgemeines § 76 . . . . .	80
Verhalten der Muscularis § 77 . . . . .	83
Verhalten der äussern Haut § 78 . . . . .	83
Verhalten des Darms und des Perigastriums § 79 . . . . .	84
Verhalten der Systeme § 80 . . . . .	85
Die Segmentirungsrichtungen § 81—88 . . . . .	85
8. Lehre von den Segmentparthien § 89—96 . . . . .	94
Allgemeines § 89—91 . . . . .	94
Kopf § 92 . . . . .	97
Schwanz § 93 . . . . .	98
Rumpf und dessen Theile § 94 . . . . .	98
Segmentirungsschema der Wirbellosen § 95, 96 . . . . .	100
9. Lehre von den Systemen § 97—160 . . . . .	103
Allgemeines § 97—99 . . . . .	103
Hohle Systeme, Gefässsysteme § 100—133 . . . . .	106
Allgemeines § 100—102 . . . . .	106
a) System der Ernährungsflüssigkeiten § 103—124 . . . . .	109
Allgemeines § 103 . . . . .	109
Primäre Stufe § 104 . . . . .	110
Sekundäre Stufe § 105 u 106 . . . . .	111
Tertiäre Stufe § 107—108 . . . . .	115
Quaternäre Stufe § 109 . . . . .	117
a) Blutgefässsystem § 110—119 . . . . .	117
β) Lymphgefässsystem § 120—124 . . . . .	131
b) System der Aufenthaltsmedien § 125—133 . . . . .	136



	pag.
Allgemeines § 125 . . . . .	136
Primäre Stufe § 126 . . . . .	137
Sekundäre Stufe § 127 . . . . .	138
Tertiäre Stufe § 128 . . . . .	140
Luftgefäßsystem der Insekten § 129 . . . . .	141
Wassergefäßsystem der Wirbelthiere § 130—133 . . . . .	143
Solide Systeme § 134—160 . . . . .	149
Nervensystem § 134—144 . . . . .	149
Allgemeiner Bau § 134—138 . . . . .	149
Topographie desselben § 139—144 . . . . .	157
Knochensystem § 145—160 . . . . .	164
Allgemeiner Bau § 145—147 . . . . .	164
Knochenverbindungen § 148 . . . . .	167
Das Skelet § 149—160 . . . . .	169
Allgemeines § 149 . . . . .	169
Skelet der Längsmuscularis § 150—157 . . . . .	169
Wirbelsysteme § 150—151 . . . . .	169
Varianten derselben § 152 . . . . .	174
Verbindung derselben § 153 . . . . .	176
Schädel § 154—156 . . . . .	177
Halaskelet § 157 . . . . .	185
Skelet der Ringmuscularis § 158—160 . . . . .	187
Schulter- und Beckengürtel § 158 . . . . .	187
Gliedmassenskelet § 159 u. 160 . . . . .	189
10. Lehre von den Organen § 161—212 . . . . .	195
Klassifikation derselben und Allgemeines § 161—165 . . . . .	195
Organe des Hautmuskelschlauchs § 166—175 . . . . .	201
Organe der Cuticula § 166 . . . . .	201
Organe der Epidermis § 167 . . . . .	201
Organe der Cutis § 168 . . . . .	203
Organe der Haut § 169 . . . . .	204
Haare und Hufe § 169 . . . . .	204
Federn § 170 . . . . .	205
Zähne § 171 . . . . .	207
Schuppen § 172 . . . . .	209
Organe der Muscularis § 173—175 . . . . .	210
Muskeln § 173 . . . . .	210
Bewegungsorgane § 174—175 . . . . .	212
Organe des Darmschlauchs § 176—189 . . . . .	216
Allgemeines § 176—178 . . . . .	216
Die grossen Darmorgane § 179—189 . . . . .	218
Blinddärme § 179 . . . . .	218
Darmdrüsen der Wirbellosen § 180 . . . . .	219
Speicheldrüsen § 181 . . . . .	221
Hirnanhang, Brieschen und Schilddrüse § 182 . . . . .	221
Schwimmbläse § 183 . . . . .	222
Lunge § 184—185 . . . . .	223
Magen § 186 . . . . .	228
Leber und Pancreas § 187 . . . . .	229
Nieren § 188 . . . . .	231
Allantois § 189 . . . . .	232
Organe des Perigastriums § 190—196 . . . . .	234
Geschlechtsorgane . . . . .	

	Pag.
Keimorgane § 191—192 . . . . .	234
Accessorische Geschlechtstheile § 193—196 . . . . .	239
Organe der Systeme § 197—212 . . . . .	245
Organe des Knochensystems § 198 . . . . .	245
Organe des Gefäßsystems § 199—202 . . . . .	246
Organe des Nervensystems § 203—212 . . . . .	251
II. Lehre von den Individualitäten § 213—222 . . . . .	266
Morphologische Individualitäten § 213—216 . . . . .	266
Individuen § 213 . . . . .	266
Individuenvereinigungen § 214—216 . . . . .	268
Biologische Individualitäten § 217—221 . . . . .	274
Das Paar § 218 . . . . .	274
Die Familie § 219 . . . . .	275
Der Staat § 220 u. 221 . . . . .	276
Systematische Individualitäten § 222 . . . . .	279
12. Lehre von den organischen Grundformen § 222—226 . . . . .	281



## I. Abschnitt. .

### Lehre von der thierischen Substanz.

#### Zoochemie.

Die Zoochemie setzt die Kenntniss der organischen Chemie voraus und gibt an, aus welchen chemischen Stoffen der Thierkörper zusammengesetzt ist, welche Rolle dieselben in ihm spielen und welche Schicksale sie dort erfahren.

Zum Detailstudium sind zu empfehlen, ausser den Handbüchern der Physiologie, folgende Werke:

Frey, Histologie und Histochemie. 3te Aufl. Leipzig 1870.

Gorup-Besanez, Lehrbuch der physiologischen Chemie.

Zweite Auflage. Braunschweig 1867.

Kühne, physiologische Chemie. Leipzig 1868.

#### A. Quelle der thierischen Substanz.

##### § 1.

Das Thier bezieht die zum Aufbau seines Körpers nöthigen Stoffe nur zum geringsten Theile aus der anorganischen Natur (Wasser, einige Salze und Sauerstoff), die wesentlichsten, nämlich die eigentlichen Gewebsbildner und Brennstoffe, erhält es schon vorgebildet aus dem Pflanzenreiche, entweder direkt, wenn es sich von Pflanzen nährt, oder indirekt, bei Fleischnahrung (Albuminate, Fette, Kohlenhydrate etc.). Die letzteren Stoffe werden von den Pflanzen gebildet, indem dieselben aus Luft und Boden Kohlensäure, Salpetersäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Salzsäure, Alkalien, Erden, Ammoniakverbindungen, Wasser etc. entnehmen und aus ihnen durch Reduktions- und synthetische

Prozesse unter Abscheidung von Sauerstoff Eiweisskörper, Fette, Kohlenhydrate, Alkaloide, Pektinkörper, organische Salze bilden.

Anm. Ob jene niedersten, nur aus Protoplasma (siehe unten) bestehenden, ein Mittelglied zwischen Thier- und Pflanzenreich bildenden Wesen, die man Protoonten oder Protisten nennt, die Fähigkeit besitzen, aus unorganischem Materiale die genannten Gewebsbildner, insbesondere die wichtigsten derselben, die Eiweisskörper, darzustellen, ist noch nicht ermittelt, wohl aber sehr wahrscheinlich.

## § 2.

Die Stoffe der Pflanze werden von den Thieren als Nahrung aufgenommen und

1) ohne wesentliche chemische Veränderung zum Aufbau ihrer Gewebe verwendet und durch längere oder kürzere Zeit festgehalten. Dies geschieht besonders den Eiweisskörpern, einem bald grössern, bald geringeren Theile der Fette, einem geringen Theil der Kohlenhydrate und einigen unorganischen Salzen;

2) unter Verbrennung (Sauerstoffaufnahme) sogleich, oder nach kurzem Verweilen im Körper zersetzt und in verändertem Zustand ausgeschieden. Dies gilt vom grössten Theile der Fette, Kohlenhydrate, organischen Salze und einem geringeren Theil der Albuminate.

Der Thierkörper ist mithin von dem Pflanzenleibe dadurch unterschieden, dass er reicher an Eiweisskörpern (und ihren Abkömmlingen, den Albuminoiden) und ärmer an Kohlenhydraten ist. Bezüglich der Fette unterscheiden sie sich nicht wesentlich. Eine Ausnahme machen die Pilze, welche in ihrer chemischen Zusammensetzung sich wie die Thiere verhalten.

Trotz dieser Unterschiede ist festzuhalten, dass die Stoffe, welche die Träger des eigentlichen Lebens sind, nämlich die Eiweissverbindungen, im Thier- und Pflanzenleib dieselben sind.

## § 3.

Nicht alle Stoffe der Pflanze haben für die Thiere den Werth von Nahrungsmitteln; so sind manche Kohlenhydrate (bes. Cellulose), mancher unorganische Bestandtheil der Pflanze, z. B. Kieselerde etc., für viele Thiere werthlos, andere, wie viele Alkaloide, organische Säuren, häufig geradezu verderblich (Gifte).

## § 4.

Von den 65 bekannten Elementen betheiligen sich an dem Aufbau des Thierkörpers:

in erster Linie Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel und Phosphor;

in zweiter Linie Calcium, Magnesium, Kalium, Natrium, Chlor, Silicium;  
in dritter Linie Eisen, Mangan, Kupfer, Jod, Brom, Fluor

## B. Die Gewebsbildner.

### § 5.

Die wichtigsten Gewebsbildner, weil vorzugsweise die Träger des Lebensprozesses, sind die Eiweissverbindungen, (Albuminate, Proteinkörper, Eiweisskörper). Sie sind zusammengesetzt aus Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Schwefel. Sie haben unter allen chemischen Verbindungen die höchsten Atomzahlen, sind aber in ihrer chemischen Constitution noch nicht erkannt. Ihre wesentlichen allgemeinen Eigenschaften sind folgende:

1) Jedes Albuminat kommt in einer im Wasser löslichen und einer darin unlöslichen Modifikation vor, welche letztere aber in hohem Grade quellungsfähig ist.

2) Sie sind nicht flüchtig, verbrennen mit Horngeruch und unter Bildung ammoniakalischer Zersetzungsprodukte; sie sind geschmack- und geruchlos, chemisch indifferent und nicht krystallisirbar.

*Anm.* Man erhält aus den Blutkörperchen, männlichem Samen, Hühner-eiweiss etc., Krystalle, die man früher für Albuminate hielt, nach Mante gazza bestehen jedoch nicht aus Eiweiss.

3) Durch Säuren, Alkalien und Fäulniss entstehen aus ihnen: flüchtige Fettsäuren, Leucin, Tyrosin, Ammoniak, flüchtige Basen, Schwefelammonium und ein flüchtiger krystallisirbarer Körper vom Geruche der Fäces des betreffenden Thieres.

4) Mit energischen Oxydationsmitteln behandelt, liefern sie: Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, Benzoesäure sowie die Aldehyde dieser Säuren, Ammoniak und flüchtige organische Basen.

5) Sie zersetzen sich selbst sehr leicht (Fäulniss) und veranlassen andere zersetzungsfähige Stoffe gleichfalls zur Zersetzung (Fermentwirkung).

*Anm.* Nach den Untersuchungen Pasteurs, Halliers und Anderer, scheinen jedoch die meisten Fermente lebendige Organismen, die Fermentwirkung mithin eine der Funktionen lebendigen Protoplasmas zu sein.

6) Durch kaustische Alkalien und concentrirte Essig- und Phosphorsäure werden sie gelöst, durch Salpetersäure in der Hitze und durch Jod bei gewöhnlicher Temperatur gelb, durch

salpetersaures Quecksilberoxydul, das salpetrige Säure enthält, bei 100° C. roth gefärbt (Millons Reagens).

### § 6.

Die Albuminate sind die wesentlichsten Constituentien des Protoplasmas (siehe II. Abschnitt) und aller sogenannten Ernährungsflüssigkeiten. Sie werden dem Thierkörper (siehe oben) schon fertig gebildet in der Nahrung zugeführt und verlassen denselben normal nie als solche, sondern nach mannigfachen Umsetzungsprozessen als Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin etc. (siehe unten). Ihrer Bedeutung nach sind sie die wesentlichsten Bestandtheile von Thier- (und Pflanzen-)Leib, in dem das aus ihnen gebildete Protoplasma der Träger der Lebenserscheinungen ist.

### § 7.

Man kennt bis jetzt im Thierkörper folgende Glieder der Eiweisskörper:

1) Albumin (Eiweiss), ( $C_{59,5}H_7N_{15,5}O_{22,4}S_{1,6}$ ) in den Säften aller Organe und Ernährungsflüssigkeiten; seine lösliche Modifikation gerinnt flockig bei 70° C. Modifikationen dieses sogenannten Serumalbumin's sind nach Hoppe-Seyler das Eialbumin der Vogeleier (löst sich nicht im Ueberschuss von Salzsäure wie es das Serumalbumin thut) und die bisher nur in krankhaften Gebilden gefundenen Paralbumin und Metalbumin.

2) Globulin, ( $C_{54,5}H_6,9N_{16,5}O_{20,9}S_{1,2}$ ) vorzugsweise enthalten in den Blutkörperchen (zu 87% der Trockensubstanz), im Serum der Ernährungsflüssigkeiten, Hornhaut, Krystalllinse, Organflüssigkeiten, Blutgefässwänden; charakterisirt dadurch, dass seine Lösung durch Erhitzen sich nur trübt, aber nicht flockig gerinnt, dass es durch Kohlensäuregas gefällt und diese Fällung durch Sauerstoff wieder gelöst wird. Seine Lösungen bewirken in fibrinogenhaltigen Flüssigkeiten rasch Gerinnung durch Bildung von Fibrin, (deshalb heisst es auch fibrinoplastische Substanz).

3) Fibrin (Faserstoff), ( $C_{52,6}H_7N_{17,4}O_{21,8}S_{1,2}$ ) nur in seiner unlöslichen Modifikation gekannt, da seine lösliche, in welcher es in Blut, Chylus und Lymphe vorkommt, sofort, nachdem es dem Einfluss des Lebens entzogen ist, in die unlösliche übergeht. (Ursache der Blutgerinnung). Löst sich in Salzsäure nicht, leicht in Essigsäure und Alkalien.

Anm. Nach A. Schmidt bildete das mit dem Globulin sehr übereinstimmende, im Blutserum und serösen Ergüssen nachgewiesene Fibrinogen in Verbindung mit dem in den Blutkörperchen enthaltenen Globulin, den Faserstoff, so dass derselbe also nicht schon als solcher im lebenden Blute sich fände (Hypothese).

4) Syntonin (Muskelfaserstoff),  $(C_{54,06}H_{7,28}N_{16,05}O_{21,05}S_{1,11})$   
Bestandtheil der kontraktile Zellen, besonders der quer-  
gestreiften Muskelfaser, leicht löslich in Kalkwasser und verdünnten Alkalien, aus denen es dann beim Kochen wie Albumin gerinnt. Nicht löslich in 10%iger Kochsalzlösung.

Anm. Als Myosin schildert Kühne eine Art Faserstoff aus dem Saft des Muskels, der in 10%iger Kochsalzlösung sich auflöst; auf seiner Gerinnung soll die Todtenstarre beruhen.

5) Casein (Käsestoff),  $(C_{53,76}H_{7,71}N_{15,77}O_{22,76}S_{1,10})$  gekennzeichnet dadurch, dass seine Lösung beim Kochen nicht gerinnt, sondern nur Häute bildet, durch Essig- und Salzsäure zuerst gefällt, dann bei weiterem Zusatz wieder gelöst wird und durch Digeriren mit Labmagen gerinnt. Ist ein Hauptbestandtheil der Milch (3—5%), dann in Spuren im Muskel, Blut, Bindegewebe, entsteht nachweisbar aus Serumalbumin.

6) Protsäure von Limpricht aus der Fleischflüssigkeit der Fische dargestellt und

7) Amyloid, ein von Virchow im Gehirn, der Wachsleber, Speckmilz etc. aufgefundener, durch seine Schwerverdaulichkeit, Resistenz gegen Fäulniss und dadurch ausgezeichnet, dass es in seinen mikrochemischen Reaktionen einige Aehnlichkeit mit Stärkemehl (Amylum) hat.

### § 8.

Nächst den Albuminaten spielen die ohne Zweifel aus ihnen entstehenden Albuminoide eine Rolle als Gewebsbildner. Ihre physiologische Bedeutung ist aber eine geringere als die der ersteren, da sie im eigentlichen Protoplasma, das wir als Träger der Lebenserscheinungen ansehen müssen, nicht nachgewiesen sind, sondern nur die häutigen Umhüllungen der Zellen, dann die Intercellularsubstanz bilden und ihr Auftreten in den Zellen selbst das Zeichen eines Abgestorbenseins ist. Die allgemeinen Eigenschaften stimmen sehr mit denen der Albuminate überein, mit denen man sie öfters auch unter dem Namen „stickstoffhaltige Substanzen“ zusammenfasst.

### § 9.

Man kennt folgende Albuminoide:

1) Keratin (Hornstoff), unlöslich in Wasser, Alkohol und Aether, leicht löslich in Alkalien, schmilzt in der Hitze. Ist rein noch nicht dargestellt, wahrscheinlich überhaupt kein chemisches Individuum, da man bei der Analyse der verschiedenen bezüglichen Gewebe verschiedene Resultate erhält. (Im Horn ist enthalten

$C_{51,003}H_{6,80}N_{16,24}O_{22,51}S_{2,42}$ ). Es unterscheidet sich von den Albuminaten also durch geringeren Kohlenstoff- und höheren Stickstoff- und Schwefelgehalt (vielleicht dadurch entstanden, dass der Sauerstoff einen Theil des Kohlenstoffs oxydirt und in Form von  $CO^2$  beseitigt hat). Das Keratin ist die Grundsubstanz des Epidermoidal- und Epithelial-Gewebes, kurz des Gränzgewebes (Horn, Haare, Nägel, Hufe, Federn, Epidermis Epithelium etc.), aber vorzugsweise bei den in der Luft lebenden Wirbelthieren. Etwas abweichende Stoffe erscheinen im Gränzgewebe der Wasserthiere, so das viel sauerstoffreichere Conchiolin, das die organische Grundlage der Muschelschalen bildet.

2) Mucin (Schleimstoff), ( $C_{52,17}H_{7,01}N_{12,54}O_{28,18}$ ) bildet die zähen, fadenziehenden, durch Alkohol, aber nicht durch Kochhitze gerinnenden Absonderungen vieler Wasserthiere, dann der Schnecken und mancher Drüsen. Seine Zusammensetzung zeigt im Vergleich zu den Albuminaten einen Verlust von Stickstoff, Schwefel und wenig Kohlenstoff. Sehr nahe steht dem Mucin das Spermatin des männlichen Samens und das Pyin des Eiters.

3) Elastin (elastischer Stoff), ( $C_{54,90}H_{7,25}N_{17,52}O_{20,39}$ ) (nach Tilanus), unterscheidet sich in seiner chemischen Zusammensetzung von den Albuminaten fast nur durch den Mangel des Schwefels. Ist vollkommen unlöslich in Wasser, Alkohol, Aether und Essigsäure, dagegen in concentrirter Kalilauge, im gequollenen Zustande vollkommen elastisch und liefert mit  $SO^3$  gekocht, Leucin. Bildet die elastischen Fasern, welche sich in vielen Sorten des Bindegewebes vorfinden (wo diese sehr überwiegen, spricht man von elastischem Gewebe).

4) Fibroïn (Seidenfaserstoff), ( $C_{48,6}H_{6,50}N_{17,84}O_{27,55}$ ) schwefelfrei und ebenso schwer löslich wie das Elastin, und von ihm wesentlich durch geringeren Kohlenstoffgehalt unterschieden, ist der Hauptbestandtheil der Spinnseide der Insekten und Spinnen nebst einem, wahrscheinlich durch Aufnahme von 2O und 2HO aus dem Fibroïn entstehenden zweiten, in Wasser leicht löslichen Stoffe, dem Sericin (Seidenleim).

Anm. Das Spongïn, der Faserstoff des Badeschwammes, ist eine dem Fibroïn sehr ähnliche Substanz; da es aber bei Behandlung mit Schwefelsäure neben Leucin Glycin, statt, wie jenes, Tyrosin liefert, so nähert es sich dem folgenden Albuminoid.

5) Collagen (leimgebender Stoff), ( $C_{50,6}H_{6,9}N_{18,8}O_{23,14}S_{0,56}$ ) das durch Kochen mit Wasser sich in das lösliche, mit dem Collagen ganz gleich zusammengesetzte Glutin (Knochenleim) verwandelt. Von den Albuminaten durch minderen Kohlen-



stoff- und Schwefelgehalt, aber höheren Stickstoffgehalt unterschieden, Hauptbestandtheil des Bindegewebes, Knochenknorpels, der Sehnen, Fischschuppen, Hausenblase. Die Leimlösung dadurch charakterisirt, dass sie beim Erkalten gelatinirt, durch Säuren (Gerbsäure ausgenommen), Silber-, Kupfer-, Blei- und Quecksilbersalze nicht gefällt wird. Durch letztere Reaktion unterscheidet das Glutin sich wesentlich von dem sonst ganz analogen Chondrin (Knorpelleim),  $(C_{50,9}H_{6,9}N_{14,9}O_{26,8}S_{0,4})$  das durch Kochen aus dem in den permanenten Knorpeln und den Knochenknorpeln vor der Ossifikation enthaltenen Chondrigen gebildet wird und von dem Glutin sich nur durch etwas weniger Kohlenstoff und Stickstoff unterscheidet. Das Glutin liefert mit  $SO_3$  gekocht, Leucin und Glycin, Chondrin soll (nach Hoppe) nur Leucin geben.

Anm. Zu den Albuminoiden rechnet man noch Ptyalin (das Ferment des Speichels) und Pepsin (das Ferment des Magensaftes), sowie die durch die Einwirkung des Pepsins bei der Verdauung entstehenden Umwandlungsprodukte der Albuminate, die sogenannten Eiweisspeptone, (siehe darüber im physiologischen Abschnitt). Zweifelhafte, noch nicht genügend untersuchte Stoffe sind die von Valenciennes und Frémy aus den Eiern von Fischen und Schildkröten dargestellten Ichthin, Ichthidin, Ichthulin und Emydin.

## § 10.

In Gehirn und Nervensubstanz, sowie im Eidotter, findet man einige erst in neuerer Zeit besser erkannte Stoffe:

1) Lecithin, eine stark phosphorhaltige Substanz von der Formel  $C_{44}H_{90}NP\Theta_9$  + Wasser. Es ist wachsartig, seidenglänzend, in Aether und Alkohol leicht löslich, in Wasser stärkeartig quellend. Seiner Constitution nach soll es nach der einen Seite saures phosphorsaures Neurin, nach der andern ein neutrales Fett sein und zwar das Glycerin in Verbindung mit zwei Atomen Fettsäure (Stearinsäure) und einem Atom Phosphorsäure.

2) Neurin, ein phosphorloser Stoff, welcher neuerdings von Würtz auch künstlich dargestellt worden ist und demnach eine Verbindung von Trimethylammin mit Hydroxäthylen ist. Nach Dybkowsky soll das Cholin der Leber damit identisch sein.

3) Cerebrin (W. Müller), ein phosphorloser Stoff, der in Verbindung mit Lecithin das darstellt, was man in den älteren Handbüchern als Protagon anführt (Diaconow).

Ueber ihr Herkommen weiss man noch nichts, ihre physiologische Bedeutung ist ebenfalls noch nicht erkannt und lässt sich nur darnach schätzen, dass sie einen wesentlichen Bestandtheil der Nervensubstanz und der elektrischen Organe bilden.

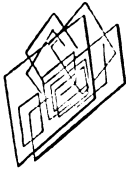


Fig. 1. Cholestearin (nach Funke.)



Fig. 2. Myelinfiguren (nach Frey).

4) Cholestearin, ( $C_{26}H_{44}O_2$ ) eine in perlmutterglänzenden, rhombischen Blättchen (siehe F. 1.) krystallisirende Substanz, die einen wie es scheint wesentlichen Bestandtheil von Gehirn und Nervensubstanz bildet, aber auch sonst im Körper sehr verbreitet vorkommt z. B. einen regelmässigen Bestandtheil der Galle bildet. Abstammung, Verrichtung und Schicksal dunkel.

Anm. Das Myelin, welches Virchow in den Nerven, verschiedenen Drüsen und pathologischen Produkten fand und das aufs täuschendste die Form von Nervenröhren simulirt (siehe Fig. 2) ist bezüglich seiner Selbständigkeit noch sehr fraglich und ebenso bedürfen noch die Oleophosphorsäure und Glycerinphosphorsäure, beide in Nervensubstanz, Eidotter und einigen Drüsen gefunden, einer näheren Untersuchung.

### § 11.

Bei den wirbellosen Thieren, zumal den Insekten, Krebsen, Würmern etc. vertritt ein eigenthümlicher Stoff, das Chitin, die Rolle des Keratin, insofern es den Thierkörper nach aussen abgränzt und auch viele der innern Hohlkanäle (Tracheen, Darmrohr) auskleidet. Seine Formel ist  $C_{18}H_{15}NO_{12}$ . Es ist nur löslich in concentrirter Salz- oder Salpetersäure und liefert beim Kochen mit Schwefelsäure Ammoniak und Traubenzucker. Man kann desshalb vermuthen, dass es sich aus einem Kohlenhydrat und milchsaurem Ammoniak aufbaut.

### § 12.

Die Cellulose, welche in der Pflanzenwelt eine so grosse Rolle als Gewebbildner spielt, ist im Thierreich bis jetzt nur im Mantel der Tunikaten gefunden worden. Es ist bekanntlich ein dem Stärkemehl sehr verwandtes Kohlenhydrat, das durch Jod violettblau gefärbt wird und durch Kochen mit Schwefelsäure in Traubenzucker übergeht.

## C. Inkrustirende Substanzen.

### § 13.

Unter diesem Namen kann man einige anorganische Verbindungen zusammenfassen, die entweder für sich allein bestimmte

Theile des Thierkörpers bilden, meist aber mit Albuminoiden oder dem Chitin in Verbindung treten, wodurch die betreffenden Gewebe eine höhere Festigkeit erlangen; ihre Rolle ist mithin eine mehr mechanische; das Thier bezieht sie theils aus dem Pflanzenreich, vielleicht aber auch zum Theil direkt aus der anorganischen Natur.

### § 14.

1) Die Kieselsäure bildet die Skelette der niedersten Thiere, z. B. die Schalen der Gitterthierchen, die Nadeln der meisten Schwämme, die Gehäuse einiger Wurzelfüßler. Bei den höheren Thieren tritt sie in Spuren in Blut und Harn, in grösserer Menge in Haaren und Federn, besonders denen der körnerfressenden Vögel, und in den Voceleiern auf.

2) Kohlensaurer Kalk bildet als Arragonit mit dem Conchiolin die Schalen der Muscheln, Schnecken und Cephalopoden, mit dem Chitin die Panzer der Krebse und Insekten etc. In Gesellschaft welchen organischen Stoffes er die Skelette der Korallen, Stachelhäuter, Wurzelfüßerschalen, das Gerüst der Kalkschwämme bildet, scheint noch nicht untersucht zu sein. Er ist immer begleitet von geringen Mengen kohlenaurer Magnesia. Bei den Wirbelthieren bildet er die Eischalen der Vögel und Reptilien, dann die Gehörsteine; bildet Concremente an verschiedenen Stellen und findet sich in geringen Mengen in Knochen und Zähnen, im Harn der Pflanzenfresser (hier oft in Form der in Fig. 3 dargestellten bisquitförmigen Körperchen), dem Parotidenspeichel der Pferde etc. Ein Theil dieses Salzes kommt als solches (d. h. als doppeltkohlenaurer Kalk) mit Nahrung und Getränk in den Körper; zum Theile wird es aber auch bei den Pflanzenfressern im Organismus erst saurer Kalk aus dem mit organischen Säuren verbundenen Harn (n. Funke) Kalk, den die Pflanzen enthalten, gebildet.



Fig. 3. Kohlen-saurer Kalk aus

3) Dreibasisch phosphorsaurer Kalk ( $3\text{CaO PO}_6$ ), steht zu dem leimgebenden Gewebe der höheren Thiere in gleicher Beziehung wie die Kohlensäure zu dem Conchiolin und Chitin der niederen, indem er mit ihm die Knochen, Zähne, Gräten, Schuppen etc. bildet. Merkwürdiger Weise machen die Schalen der Brachiopoden (Terebrateln etc), dadurch eine Ausnahme von denen aller andern Mollusken, dass sie, wie die Knochen, aus phosphors. Kalk (84%) bestehen, gebunden an Chondrin und einem chitinartigen Stoff. Nebstdem findet sich der phosphors.

Kalk in allen thierischen Geweben (bes. Horn, Federn) und Flüssigkeiten in kleinen Mengen. (Worauf seine Löslichkeit in letzteren beruht, ist noch nicht klar.) Er wird in der Nahrung aufgenommen und im Harn ausgeschieden. Seine Begleiter sind

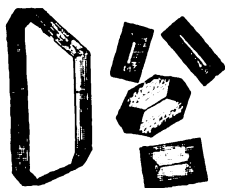


Fig. 4. Tripelphosphatkrystalle aus faulem Harn (nach Funke.)

a) ständig phosphorsaure Magnesia, die aber nur im Fleisch und der Thymusdrüse den Kalk überwiegt, sonst immer sehr zurücksteht; sie bildet mit Ammoniak in faulem Harn und Koth ein Doppelsalz, phosphorsaure Ammoniak-Magnesia, das die charakteristischen Krystall-Formen von Fig. 4 gibt;

b) in den Knochen und Zähnen, besonders dem Schmelz der letzteren, Fluorcalcium, worauf die grosse Härte der Zähne beruht.

#### § 15.

Wenn die hier folgenden Metalle unter die Kategorie der inkrustirenden Substanzen gestellt werden, so geschieht es nur, weil man sie noch weniger anderen Rubriken beordnen kann. Man findet:

1) Eisen als konstanten Bestandtheil des Blutfarbestoffs (0,8 pro Mille) und dann in der Asche der Haare und Federn und zwar stets begleitet von ein wenig Mangan; über die Verbindungsform im Organismus weiss man nichts, sicher ist aber seine Wichtigkeit bei dem Gaswechsel des Thierkörpers.

2) Kupfer findet sich bei höheren Thieren wohl nur als zufällig eingeführt (und dann besonders in der Leber) und nur eine Ausnahme ist neuerdings aufgefunden, indem eine Vogelart (Turaco) in ihren Federn einen in Wasser ausziehbaren rothen, sehr kupferhaltigen Farbstoff besitzt. Dagegen hat man es als regelmässiges Vorkommen (neben Eisen) im Blut von Schnecken, Krebsen und Muscheln gefunden.

### D. Quellungsstoffe.

#### § 16.

Unter ihnen steht obenan das Wasser. Es bildet dem Gewicht nach den Hauptbestandtheil aller Thierkörper (bei Landthieren ungefähr 59% des Gesamtgewichtes, bei gallertigen Seethieren bis zu 99,8%). Der Wassergehalt der einzelnen Ge-

webe beträgt im Zahnschmelz 0,2%, Zähne 10%, Knochen 22%, Knorpel 55%, Muskel und Nervensubstanz c. 75%, Blut und Zellengewebe c. 79%, Lymphe 98%. Auf seiner Anwesenheit beruht die Lösung fast aller Nähr- und Auswurfstoffe, die Durchgängigkeit der Gewebe, kurz fast alle Vorkommnisse des Lebensprozesses. Manche Organismen (Bärthierchen, Anguillulen, Infusorien), ertragen einen gewissen Grad von Vertrocknung ohne Schaden, aber während derselben sind die Lebensvorgänge sämtlich sistirt (latentes Leben); das Wasser wird theils als solches aus der Aussenwelt aufgenommen, theils aber im Organismus durch Oxydation des in den Nährstoffen enthaltenen Wasserstoffes erst erzeugt. Es verlässt den Organismus durch Haut, Lunge, Niere und Darm.

### § 17.

In der Gewebsflüssigkeit, so wie in den Ernährungsflüssigkeiten findet sich eine Reihe von Salzen gelöst:

1) Phosphorsaure Alkalien (Kali, Natron) und zwar in den Geweben als saure, im Blut als basische Salze; ihre Menge ist bei den Fleischfressern grösser, als bei den Pflanzenfressern. Ihrer Bedeutung nach gehören sie vielleicht ebenso gut in die Kategorie der Gewebsbildner (besonders für Muskel und Nerv), als der Quellungsstoffe. Letzteres sind sie, insofern durch ihre Anwesenheit im Blute die Cirkulation der Kohlensäure bedingt wird. Diese Funktion kommt jedoch hauptsächlich zu

2) den kohlen-sauren Alkalien, welche im Blut und allen Gewebsflüssigkeiten vorkommen. Die des Blutes verwandeln sich beim Durchgang durch die Kapillaren in Bikarbonat und geben einen Theil der Kohlensäure in den Lungen wieder ab (Liebig), ausserdem begünstigt ihre Gegenwart die Oxydationsprozesse (besonders des Fettes), modificirt die Permeabilität der Membranen und erhält die Albuminate in Lösung. Sie werden theils in der Nahrung als solche aufgenommen, grösstentheils aber aus pflanzensauren Alkalien gebildet und verlassen den Körper im Harn.

3) Chloralkalien, besonders Chlor-Natrium (Kochsalz), in allen Gewebs- und Ernährungsflüssigkeiten, besonders im Blutplasma, stammt aus der Nahrung, wird durch Harn, Schweiß, Nasenschleim und Excremente ausgeschieden, erhöht durch seine Anwesenheit die Elasticitätscoefficienten der Gewebe, bedingt die endosmotischen Eigenschaften, verhindert die Gerinnung des Blutes und spielt vielleicht als Natronlieferant bei der Gallenbereitung eine Rolle! Nach Serdetschny begünstigt es den Ueber-

gang des phosphorsauren Kalks und des Eisens aus dem Darm ins Blut und (nach Wischniewsky) die Resorption des Stärkezuckers, während Chlorkalium hemmend auf diese Vorgänge einwirkt. Das letztere kommt in viel geringerer Menge in den Gewebsflüssigkeiten vor (ausgenommen Blutkörperchen und Muskelfasern), wirkt in grösseren Mengen lähmend auf Muskeln und Nerv. (Da das Fleischextrakt sehr viel Chlorkalium enthält, so wirkt es in grösseren Dosen giftig durch Herzlähmung.)

Anm. Bei Seethieren kommen auch noch Jodalkalien vor.

## E. Brennstoffe.

### § 18.

Unter diesem Namen fasst man einige organische Stoffe zusammen, die einen regelmässigen Bestandtheil der aufgenommenen Nahrung bilden, allein im Thierkörper rasch der Oxydation anheimfallen, wobei lebendige Kraft (thierische Wärme, mechanische Kraft, galvanische Bewegungen etc.) frei wird. Bei Ueberschuss werden einige derselben im Körper deponirt und spielen dann eine Rolle als Gewebsbildner (Fett). Das Oxydationsmittel für sie ist natürlich, wie überall, in organischer und unorganischer Natur

der Sauerstoff; derselbe tritt durch die Athmungswege und die äussere Körperoberfläche, seltener den Darm (Moorgrundeln) ein, wird dort ozonisirt und findet sich in dem Blut der höheren Thiere vorzugsweise an die rothen Blutkörperchen gefesselt. Von ihnen wird er an alle Gewebe abgegeben (und zwar, wie es scheint, in um so grösserer Menge, je eiweisshaltiger sie sind) und nun sogleich zu Oxydationszwecken verwendet, oder, wie das im Schlaf stattfindet, zu späterem Verbrauch bis zu einem gewissen Betrag aufgespeichert. Der Ort der Oxydation ist nicht, wie man früher annahm, das Blut allein, sondern neben ihm alle lebendigen Körperteile.

### § 19.

1) Die Zuckerarten, die ihrer chemischen Constitution nach Kohlenhydrate sind, werden entweder schon fertig aus dem Pflanzenreiche bezogen oder aus andern Kohlenhydraten, besonders Stärkemehl und Holzfaser, im Thierkörper erst erzeugt (vielleicht aber auch zum Theil aus den Eiweisskörpern, so im Muskel und der Milch). Man hat bis jetzt folgende Zuckerarten gefunden:

a. Traubenzucker ( $C_{12}H_{12}O_{12} + 2aq.$ ), in den Ernährungsflüssigkeiten, den Muskeln, Eiern, Leber, im Harn der schwangeren Frauen (pathologisch bei der Zuckerharnruhr, in allen Exkreten, besonders Harn); stammt zum grössten Theil aus dem Stärkemehl, welches durch Speichel- und Pankreasferment zuerst in Dextrin, dann in Traubenzucker übergeführt wird; zum andern Theil (im Muskel) aus Albuminaten. Wird schon im Magen (vielleicht auch im Muskel) zum Theil in Milch- und Buttersäure übergeführt; ins Blut gelangt, zu Kohlensäure und Wasser verbrannt. Ob er auch Fett bilden kann (was nur durch einen Reduktionsprozess möglich wäre), ist noch nicht zur Evidenz bewiesen.

b. Milchzucker ( $C_{12}H_{11}O_{11} + aq.$ ), nur in der Milch der Säugethiere, als Bezugsquelle werden der Traubenzucker und die Albuminate bezichtigt, allein ohne dass die Beweise dafür zwingend wären.

c. Inosit ( $C_{12}H_{12}O_{12} + 4aq.$ ), im Herzmuskel, im Pferdefleisch, Ochsenblut, Leber, Lunge, Nieren, Milz und Gehirn; wird wahrscheinlich aus den Albuminaten gebildet und im Körper direkt oder indirekt (nach vorhergängiger Milchsäurebildung) zu Kohlensäure und Wasser verbrannt. Seine spezielle Bedeutung unbekannt.

d. Dextrin ( $C_{12}H_{10}O_{10}$ ), eine dem Gummi in seinen Eigenschaften sehr ähnliche Substanz, wird bei der Verdauung regelmässig aus dem Stärkemehl gebildet und rasch weiter in Traubenzucker übergeführt, doch hat man es im Blute, besonders dem der Lunge gefunden, dann in grosser Menge im Pferdefleisch.

e. Glycogen, eine in ihren Eigenschaften zwischen Stärkemehl und Dextrin stehende Substanz, die manche Forscher geradezu das thierische Stärkemehl nennen und die in Gestalt von kleinen, runden (weder in Alkohol noch Aether löslichen) Körnern in den Zellen eingelagert ist. Beim Embryo der höheren Thiere findet es sich in fast allen Organen, ebenso bildet es nach Bizio bei den Mollusken 14% der Trockensubstanz, bei den erwachsenen Thieren findet es sich vorzugsweise in den Leberzellen, nach Poggiale auch zuweilen im Fleisch der Pflanzenfresser. Seine Abstammung unbekannt, geht unter Einfluss eines in der Leber sich bildenden Fermentes in Traubenzucker über. (Bei den Fröschen steigt während des Winterschlafs der Glycogengehalt der Leber sehr bedeutend.)

### § 20.

2) Die neutralen Fette, deren gemeinschaftlicher Charakter ist, dass sie mit Alkalien behandelt, in Glycerin und eine

Seife d. h. fettsaures Alkali zerfallen. Das Körperfett ist immer ein Gemenge aus mehreren Glyceriden. Die häufigsten sind Tristearin (besonders reichlich in den festeren Fettsorten, dem sogenannten Talg), Tripalmitin von weicherer Consistenz (besonders in Schweine-, Menschen- und Butterfett) und Triolein das flüssigste derselben. Seltener, besonders in der Butter vorkommende Glyceride sind Myristin, Capronin, Caprinin, Caprylin und Butyrin. Das Fett findet sich in allen Geweben und Flüssigkeiten des Thierkörpers und wird bei der Mastung, besonders in den Bindegewebszellen (Fettzellen), in Form grösserer, flüssiger Tröpfchen abgelagert. Es wird theils mit der Nahrung als solches aufgenommen, theils aus den Albuminaten (nach Pettenkofer und Voit), durch Abspalten von Harnstoff und Kohlensäure und den Kohlenhydraten (nach Liebig durch einen Reduktionsprozess) gebildet, doch bedarf die Fettbildung noch weiterer Untersuchungen, da die Beweise für diese Abstammungsweise noch keineswegs zwingend sind.

Ueber die Schicksale des Fettes im Körper ist man gleichfalls noch nicht orientirt, jedenfalls ist das Endresultat eine Verbrennung derselben zu Kohlensäure und Wasser, aber schwerlich ohne mannigfaltige Zwischenstufen; wahrscheinlich werden sie zuerst verseift, wenigstens findet man Fettseifen spurenweise im Körper, auch freie Fettsäuren hat man gefunden. Als Brennmaterial haben die Fette einen  $2\frac{1}{4}$  fach so hohen Werth als das Stärkemehl (siehe dritter Abschnitt).

## F. Rückgebildete Stoffe.

### § 21.

In der die Gewebe durchtränkenden Flüssigkeit, sowie in den Ernährungsflüssigkeiten findet man theils in Lösung, theils auch in fester Form abgelagert eine grosse Zahl von Stoffen, welche aus den bisher genannten theils durch Oxydation, theils durch Abspaltung, seltener wohl durch Reduktion entstehen und für gewöhnlich im Körper noch weitere Umsetzungen erfahren, ehe sie die Auswurfstoffe liefern, unter Umständen aber auch zum Theil als Auswurfstoffe erscheinen. Man kann sie in folgende Gruppen bringen:

### § 22.

1) Stickstoffhaltige amidartige Körper. Sie entstehen alle aus der Zersetzung der Albuminate und Albuminoide; hierher gehören:



a. Leucin, ( $C_6H_{12}NO_2$ ) ein krystallisirbarer, indifferenter Körper, (wahrscheinlich das Amid der Capronsäure) siehe Fig. 5a, der sich, wohl gelöst in allen Drüsen, besonders der Bauchspeicheldrüse und deren Saft, dagegen im Blut und Muskelsäfte nur krankhafterweise, bei niederen Thieren viel allgemeiner findet; stammt ohne Zweifel von der Umsetzung der Albuminate und Albuminoide, aus denen er durch Fäulniss, Alkalien- und Säurebehandlung dargestellt werden kann. Erscheint nur pathologisch im Harn, wird also im Körper weiter zersetzt; wie? ist unbekannt.

Anm. Der Begleiter des Leucins (namentlich bei niederen Thieren), ist das ganz verwandte Tyrosin ( $C_9H_{11}NO_2$ ) Krystallform siehe F. 5b.

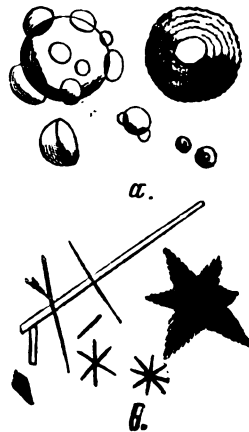


Fig. 5. a. Leucin.  
b. Tyrosin (nach Frey).

b. Kreatin, ( $C_4H_7N_5O_4 + 2 aq.$ ) ein krystallisirbarer, indifferenter Körper, (siehe Fig. 6.), der gelöst vorzugsweise im Fleischsaft und Gehirn (namentlich reichlich bei Fleischnahrung, beim Hungern (Meissner) und bei Muskelarbeit erscheint, in Blut und Harn nur sehr selten. Es wird wohl weiter zu Harnstoff umgewandelt. Unzweifelhaft stammt es aus den Albuminaten und Albuminoiden.



Fig. 6. Kreatin  
(nach Frey.)

c. Guanin, ( $C_5H_4N_6O_2$ ) ein amorpher und in Säuren und Alkalien löslicher Körper, der in Leber und Pancreas, in der Perlschicht der Fische und als Hauptbestandtheil der Spinnenexcremente erkannt wurde. Stammt sicher von den Albuminaten und geht wohl, wo es nicht als solches ausgeschieden wird, durch Austritt von  $NH$  über in

d. Sarzin, ( $C_{10}H_4N_4O_8$ ) oder Hypoxanthin, eine krystallisirbare, in Wasser und Alkohol schwer lösliche Verbindung, die man in Drüsen und Muskeln trifft und die durch Oxydation sehr leicht übergeht in

e. Xanthin, ( $C_{10}H_4N_4O_4$ ), eine amorphe Verbindung, welche man in den meisten Drüsen, Gehirn und Muskel trifft und die

selten als solche im Harn (bes. Harnsteinen) erscheint, meist weiter in Harnsäure oder Harnstoff verbrannt wird.

### § 23.

#### 2) Säuren und zwar

a. Inosinsäure ( $C_{10}H_{14}N_4O_{12}$ ), im Fleischsaft, besonders dem der Hühner, Bedeutung nicht bekannt.

b. Milchsäure ( $C_5H_8O_6$ ), theils frei, theils gebunden in zwei isomeren Zuständen: gewöhnliche und Fleischmilchsäure, letztere im Muskelsaft und in der Galle, erstere in den Darmsäften und der Gewebssäure der Drüsen und des Gehirns, pathologisch in Blut und Harn, dann in der sauren Milch. Sie ist die verbreitetste Säure des Thierkörpers und entsteht wohl ohne Zweifel aus den Kohlenhydraten, vielleicht aber auch aus den Albuminaten und wird nur bei behinderter Oxydation im Körper als solche ausgeschieden, gewöhnlich aber zu Kohlensäure und Wasser verbrannt.

c. Ameisensäure ( $C_2H_2O_4$ ), ein sehr allgemeines Oxydationsprodukt aller organischen Substanzen, der stickstoffhaltigen sowohl, wie der stickstofflosen, die in Muskel, Gehirn, Blut, Drüsenäften vorkommt und zum Theil im Harn und Schweiß als solche ausgeschieden, meist aber weiter zu Kohlensäure oxydirt wird. Das Gift der Insekten (Ameisen, Bienen etc.) ist Ameisensäure. Neben ihr treten in den Gewebssaft und einigen Excreten noch andere flüssige Säuren von der Formel  $(CH)_nO_4$  auf, so Essigsäure  $(CH)_4O_4$ . Buttersäure ( $C_8H_8O_4$ ), (aus ihr bestehen die Ejakulationen der Caraben etc.)

### § 24.



Fig. 7. Hämatoidin-Krystalle (n. Funke.)

In den Blutkörperchen der höheren Thiere findet sich ein rother, eisenhaltiger Farbstoff, dessen ursprüngliche Zusammensetzung sowie Abstammung noch nicht ermittelt ist, da man bei verschiedenen Abscheidungs- methoden auch verschieden zusammengesetzte Stoffe erhält. Fig 7 zeigt die sogenannten Hämatoidin-Krystalle. Der Blutfarbstoff steht in inniger Beziehung zum Gaswechsel des Körpers (ähnelt also auch in diesem Stück dem Blattgrün), da er die Ozonisirung des Sauerstoffs zu bewirken scheint; bei mangelhaftem Eisengehalt der Nahrung ist seine Bildung gehemmt und treten die Erscheinungen der Chlorose ein. Was seine Schicksale betrifft, so ist nur soviel

ziemlich sicher, dass wohl alle folgenden Farbstoffe des Thierkörpers von ihm herkommen, nämlich:

a. Das Melanin, der Hauptbestandtheil der schwarzen Pigmente im Thierreich; seine weiteren Schicksale sind unbekannt, es scheint übrigens einer Zersetzung im Körper fähig zu sein.

b. Die Gallenfarbstoffe, deren Städeler vier angibt: Bilirubin (roth), Biliverdin (blaugrün), ein Oxydationsprodukt des ersteren; das letztere geht an der Luft in alkalischen Lösungen über in Biliprasin (schön-grün); der vierte Stoff, das Bilifuscin (braun-grün) entsteht vielleicht durch Wasseraufnahme aus Bilirubin. Diese Farbstoffe kommen ausser in der Galle, noch in allen Blutextravasaten, dann, bei behindertem Gallenabfluss, in fast allen Geweben und Säften vor (Gelbsucht). Ihre weitere Zersetzung — denn man findet sie als solche normal nicht mehr im Kothe — ist unbekannt. Die Farbe der Eierschale der Vögel stammt von den Gallenfarbstoffen.

c. Die Harnfarbstoffe, die noch durchaus nicht genügend gekannt sind; nur eines scheint sicher gestellt, dass darunter das Chromogen des Indigo (Indican) ziemlich häufig vorkommt.

Anm. Ueber die Farbe der Haare und Federn weiss man so gut wie nichts, nur das eine, dass man in den letzteren unter dem Mikroskop immer nur einen braunen oder schwarzen Farbstoff findet. Neuestens hat man aus den Federn der Turaco einen rothen kupferhaltigen Farbstoff gewonnen, der dadurch merkwürdig ist, dass er sich mit Wasser aus der Feder auswaschen lässt.

## § 25.

In der Galle findet man zwei ihr eigenthümliche Säuren, bei den Landthieren an Natron, bei den Seethieren an Kali gebunden:

a. Die schwefelfreie Glycocholsäure ( $C_{52}H_{43}NO_{12}$ ), welche unter Aufnahme von 2 aq. gespalten werden kann in Cholsäure ( $C_{48}H_{40}O_{10}$ ) und Glycin ( $C_4H_5NO_2$ ), das Amid der Essigsäure. Sie scheint bei den Fleischfressern gänzlich zu fehlen, wo nur die nächste vorkommt. Am reichlichsten findet man sie beim Rinde.

b. Die schwefelhaltige Taurocholsäure ( $C_{52}H_{45}NO_{14}S_2$ ), welche durch Barytwasser unter Wasseraufnahme in Cholsäure und Taurin ( $C_4H_7NO_6S_2$ ) zerfällt; sie scheint in allen Gallensorten vorzukommen.

Bei der Erzeugung der Gallensäuren betheiligen sich wahrscheinlich die Fette und die Albuminate, doch ist der Vorgang noch nicht sicher ermittelt. Sie werden zum grossen Theil aus dem Darm wieder ins Blut aufgenommen und dort weiter in



nicht näher gekannter Weise zersetzt. Ein geringerer Theil zerfällt im Darm in Cholsäure, Choloidinsäure, Glycin, Taurin, Dyslysin etc. und wird mit den Excrementen entleert.

## G. Auswurfstoffe.

### § 26.

Die Gränze derselbengegenüber den Vorigen ist schwer zu ziehen, da manche der letzteren unter Umständen auch schon als solche ausgeschieden werden und manche der ersteren unter Umständen im Körper eine weitere Zersetzung erfahren. Man findet sie theils schon im Blute vorgebildet, theils treten sie erst in den zu ihrer Ausscheidung bestimmten letzten Wegen auf. Sie verlassen den Körper theils gasförmig, theils gelöst, theils in fester Form.

### § 27.

1) Stickstoffhaltige amidartige Verbindungen; sie sind sicher die Umwandlungsprodukte der stickstoffhaltigen Gewebsbildner, ohne dass jedoch die Zwischenglieder (welche die Rubrik F. enthält) in ihrer Aufeinanderfolge genau gekannt wären.

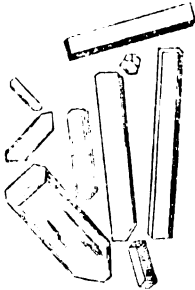


Fig. 8. Harnstoff  
(nach Funke.)

a. Harnstoff ( $C_2H_4N_2O_2$ ), das Amid der Kohlensäure, eine krystallisirbare Verbindung (siehe Fig. 8), die durch Säuren und Alkalien behandelt in kohlen-saures Ammoniak zerfällt (auch aus  $CO^2$  und  $NH^3$  künstlich dargestellt werden kann). Er wird wahrscheinlich nicht direkt aus den Albuminaten erzeugt, sondern aus Kreatin, Guanin, Harnsäure etc., aus denen wir ihn auch künstlich darstellen können. Er wird notorisch nicht erst in der Niere gebildet, da er sich schon im Blute findet, doch ist seine Bildungsstätte noch nicht positiv ermittelt; nach Meissner soll es die Leber sein.

b. Kreatinin ( $C_9H_7N_3O_2$ ), entsteht aus Kreatin durch Wasserabgabe und tritt normal, wahrscheinlich erst im Harn auf, denn wenn es von Vielen im Muskel gefunden wurde,

so ist es sehr möglich, dass es sich erst während der Analyse aus dem Kreatin gebildet hat. Die Krystallform siehe Fig. 9.

c. Allantoin ( $C_4H_6N_4O_6$ ), ein krystallinischer Körper, siehe Fig. 10, der durch Oxydationsmittel in Harnstoff, durch Alkalien in Oxalsäure und Ammoniak verwandelt wird; entsteht wahrscheinlich aus Harnsäure, (bei deren Oxydation ausserhalb des Körpers er immer erscheint) und findet sich in der Allantoisflüssigkeit und dem Harn der Kälber, so lange sie saugen, pathologisch bei Störungen des Oxydationsprozesses. Er ist Produkt einer unvollständigen Oxydation der Harnsäure.

d. Cystin ( $C_6H_7NO_4S_2$ ) eigentlich nur pathologisch im Harn; seine charakteristische Krystallform siehe Fig. 11.

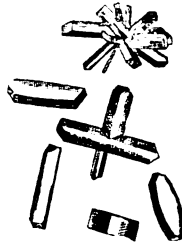


Fig. 10. Allantoin aus Kälberharn (nach Funke.)

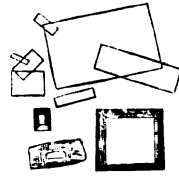


Fig. 9. Kreatinin (nach Funke.)



Fig. 11. Cystin (nach Funke.)

## § 28.

2) Stickstoffhaltige Säuren und zwar:

a. Harnsäure ( $C_{10}H_4N_4O_6$ ), eine krystallisierbare Verbindung (siehe Fig. 12), die mit Salpetersäure und Ammoniak behandelt eine prachtvoll purpurrothe Färbung gibt. Sie findet sich im Harn aller Fleischfresser, Vögel, Reptilien, vieler Insekten, dann auch in manchen Gewebssäften, wohl zum grössten Theil in Form harnsaurer Natron- und Kali-Salze (Fig. 13). Sie entsteht wahrscheinlich durch Oxydation des Sarcin und Xanthin und zwar (nach Ranke) vorzugsweise in der Milz; verlässt den Organismus entweder im Harn als solche, oder oxydirt sich zuvor zu Allantoin, Harnstoff, Oxalsäure oder Kohlensäure.



Fig. 12. Harnsäure (nach Funke.)



Fig. 13. a. Harnsaurer Natron, b. Harnsaurer Ammoniak (nach Funke.)

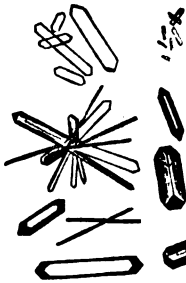


Fig. 14. Hippursäure (nach Funke.)

b. Hippursäure ( $C_{10}H_9NO_3$ ), ein krystallisirbarer Körper, siehe Fig. 14, der durch Säuren und Alkalien behandelt, in Benzoësäure und Glycin sich spaltet. Sie findet sich im Harn der Pflanzenfresser und ist meist an Kalk (und Natron) gebunden. Trotz der zahlreichen Versuche über ihre Bildung ist der Vorgang noch ganz im Dunkel. Da sie aus Glycin und Benzoesäure —  $2HO$  besteht, so ging eine Anschauung dahin: das erstere stamme aus dem leimgebenden Gewebe, die letztere aus der von Benzoësäure sehr ähnlich zusammengesetzten Cuticula der Pflanzen (Meissner und Shepard) und der Bildungsheerd sei die Leber; allein diese Auffassung konnte experimentell nicht erhärtet werden. Sie wird im Organismus nie weiter zersetzt, sondern als solche ausgeschieden.

c. Kynurênsäure ( $C_{20}H_9NO_6$ ), bis jetzt nur im Harn des Hundes gefunden.

### § 29.

#### 3) Stickstofffreie Säuren und zwar:

a. Bernsteinsäure ( $C_8H_6O_8$ ), in Milz-, Schild- und Thymusdrüse, konstant im Harn von Hund und Mensch, besonders reichlich bei Fleisch- und Fettnahrung an Alkalien gebunden, stammt wahrscheinlich aus der Zersetzung der Fette und anderer stickstofffreier Pflanzensäuren (Aepfelsäure, Weinsäure etc.), aus denen man sie auch künstlich darstellen kann.



Fig. 15. Oxalsäure (nach Funke.)

b. Oxalsäure ( $C_4H_2O_8$ ), und zwar immer gebunden an Kalk (die charakteristische Krystallformen siehe Fig. 15), im Harn, besonders bei reichlicher Pflanzennahrung, dann in den Fäces; stammt zum Theil wohl als solche aus der pflanzlichen Nahrung, zum andern Theil wird sie im Körper wohl erst erzeugt und zwar wahrscheinlich einmal als Nebenprodukt bei dem Uebergang der Harnsäure in Harnstoff und dann aus der Oxydation von Pflanzensäuren. Da sie nicht konstant im Harn auftritt, so wird sie gewiss zum grössten Theil noch im Körper zu Kohlensäure verbrannt.

c. Kohlensäure ( $CO_2$ ), das letzte Oxydationsprodukt des Kohlenstoffs aller organischen Verbindungen, findet sich im Blut und fast allen Gewebssäften. Ob sie frei oder gebunden darin vorkommt, ist genau noch nicht ermittelt, doch scheint es,

dass sie im Blutplasma von den phosphorsauren Alkalien festgehalten ist, da im Allgemeinen der Gehalt beider im Blute proportional geht. Ihre Bildung findet wahrscheinlich überall im ganzen Körper, wo überhaupt Stoffumsatz vorhanden ist, statt und sie verlässt den Organismus zum grössten Theil gasförmig durch die Athmungswerkzeuge und die Haut, zum Theil in Form kohlenaurer Salze durch den Harn.

d. **Unterschwefelige Säure** ( $S_2O$ ), ist von Schmiedeberg im Harn der Hunde und Katzen gefunden worden, kann wohl nur von den schwefelhaltigen Albuminaten stammen.

e **Carbolsäure** ( $C_6H_6O$ ), fand Buliginaky (neben Essigsäure und Ameisensäure) im Harn der Kühe.

f. **Schwefelsäure** ( $SO^3$ ), und zwar freie, hat man merkwürdigerweise neben freier Salzsäure und zwar zu 2,7% in dem Speichel einer Wasserschnecke (*Dolium galea*) gefunden. Salzsäure ist ein regelmässiger Bestandtheil des Magensaftes.

### § 30.

Ausser den schon genannten Salzen der organischen Säuren findet man im Harn und den meisten thierischen Flüssigkeiten und Geweben noch schwefelsaure Alkalien, deren Schwefelsäure sonder Zweifel von den schwefelhaltigen Albuminaten stammt (ein Theil dieser Salze stammt auch direkt aus der Nahrung).

Schwefelwasserstoff findet sich, aber nicht konstant, in den Darmgasen und stammt wohl von dem Schwefel der schwefelhaltigen Gallensäure.

**Kohlenwasserstoffgas** ist gleichfalls nur in den Darmgasen (bei Hülsenfrüchtengenuss bis zu 55,9%) gefunden worden.

**Wasserstoffgas** ist in Ex- und Perspirationsluft und Darmgasen nachgewiesen, in ersterer in sehr geringer, in letzteren öfters in sehr bedeutender Menge.

### § 31.

Zum Schluss seien noch einige Absonderungen resp. Ablagerungen des Thierkörpers von spezifischem Vorkommen angeführt.

a. **Das Bienenwachs**, besteht aus dem in kochendem Weingeist unlöslichen palmitinsäuren Myricyläther und einem in Weingeist löslichen Theile, der fast nur Cerotinsäure enthält; es ist eine den Fetten sehr nahe stehende Substanz und die Bienen können es (nach Huber und Gundlach) bei blosser Honignahrung erzeugen. Wachsabsonderung zeigen noch viele Cicaden, dann besteht daraus der Flaum der wolligen Blattläuse.

b. Eine ähnliche Substanz (der Hauptsache nach palmitinsaurer Cetyläther) ist der Wallrath (Sperma Ceti) in den Schädelknochenhöhlen der Pottfische und Delphine.

c. Das **Ambra**in (wahrscheinlich ein Aether des Cholesterins) in dem sogenannten Ambra, das man für ein pathologisches Produkt (Darm- oder Gallenstein) der Pottwale hält.

d. **Castorin**, ein Stoff von unbekannter Zusammensetzung, der im Bibergeil vorkommt.





## II. Abschnitt.

### Lehre vom Bau des Thierkörpers.

#### Morphologie.

##### § 32.

**U**nter allen Naturkörpern besitzen die organischen die complicirteste Form aus folgenden Gründen: 1) Während bei den geformten anorganischen Körpern, den Krystallen, die Theilstückchen, in die sie zerlegt werden können, die gleiche Gestalt besitzen wie der ganze Krystall, ist bei den organischen Körpern die Form der Theilstücke immer wieder eine andere, als die Form des Ganzen, und das wiederholt sich fort und fort; z. B. das Auge besitzt eine andere Form als das Thier, das Auge selbst ist wieder zusammengesetzt aus mehrererlei verschieden geformten Hüllen und Inhaltsstücken; jede dieser letzteren Theilstücke ist noch einmal aus heteromorphen Theilen, den einzelnen Geweben, jedes Gewebe wieder aus heteromorphen Theilen, den Zellen etc. zusammengesetzt und endlich sind die einzelnen Theile der Zelle wieder unter einander und von der ganzen Zelle förmlich verschieden. 2) Sind die Theilstücke des Organismus auch nach ihrer Bildung noch plastisch, d. h. einem Gestaltwechsel unterworfen, der durch mehrfache Einflüsse hervorgerufen werden kann; die Theilstückchen eines Krystalls dagegen sind nach erfolgter Bildung unveränderlich. Während also die Morphologie der Mineralien (die Krystallographie) mit der Feststellung der Axenverhältnisse des Körpers sich begnügt, hat die Morphologie des Thierkörpers neben der krystallographischen Betrachtung (Promorphologie nach Häckel) eine vergleichende Betrachtung der Formbestandtheile nach Form, Lagerung und Verbindung (vergleichende Anatomie) vorzunehmen.

Die letztere Wissenschaft hat sich in den ersten Perioden ihrer Existenz begnügt mit der Erkenntniss der Formtheile, welche

dem unbewaffneten Auge zugänglich sind (makroskopische Anatomie), und erst mit der Vervollkommnung der optischen Hilfsmittel schritt sie zur Erkenntniss der dem blossen Auge nicht zugänglichen Elementartheile, eine Disciplin, welche nach ihrem wichtigsten Werkzeug, dem Mikroskop, dem Namen mikroskopische Anatomie hatte, jetzt aber gewöhnlich Histologie oder Gewebelehre genannt wird. Heutzutage können jedoch diese beiden Disciplinen nicht mehr auseinander gehalten werden. Der geschichtliche Entwicklungsgang der Morphologie beginnt selbstverständlich mit dem Studium der zugänglicheren gröberen Formbestandtheile und schreitet stetig vor in Entzifferung der schwerer zugänglichen feineren Elemente. Sie befolgte also die analytische Methode. Bei Herstellung eines Lehrgebäudes, muss aber die entgegengesetzte, die synthetische Methode eingehalten werden, welche mit der Schilderung der letzten Elementartheile beginnt und von ihnen stetig weiterschreitet zu den zusammengesetzteren Theilstücken. Diese sind der Reihe nach: Protoplasma, Zelle, Intercellularsubstanz, Gewebe, Schicht, System, Organ, Segment, Individuum. Von der sehr umfangreichen Literatur heben wir nur folgende wenige Handbücher hervor:

Bergmann und Leukart, vergleichende Anatomie und Physiologie 1854.

Bronn, morphologische Studien, 1858.

Bronn, Thierreich, begonnen 1859, reiches, allumfassendes, mit zahlreichen Tafeln versehenes, aber noch nicht vollendetes Sammelwerk.

Burmeister, zoonomische Briefe, 1856.

J. Victor Carus, Icones zootomicae, 1857.

„ „ System der Morphologie.

Claus, Grundzüge der allgemeinen Zoologie.

Frey, Histologie und Histochemie, 3te Auflage, 1870.

Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, zweite Auflage, 1870.

Häckel, generelle Morphologie der Organismen, 1866.

Jäger, zoologische Briefe, 1864 u. 1870.

Kölliker, Gewebelehre des Menschen.

Leydig, Lehrbuch der Histologie, 1857.

Leydig, Tafeln zur vergleichenden Anatomie, 1864, 1. Heft.

O. Schmidt, Handbuch der vergleichenden Anatomie, vierte Auflage, 1859.

Siebold und Stannius, vergleichende Anatomie, 1845.

Stricker, Gewebelehre, 1869 u. folg.

## 1) Lehre vom Protoplasma.

### § 33.

Die Grundlage von Thier- und Pflanzenleib ist ein Gemenge von Eiweisskörpern, theils gelösten, theils gequollenen, dem man den Namen Protoplasma (Urstoff) giebt. Seine charakteristische Beschaffenheit ist eine hochgequollene albuminöse Grundsubstanz, in deren Maschenräumen eine feinkörnige gleichfalls von einem Albuminate gebildete Masse zerstreut liegt. Die Grundsubstanz ist entweder deutlich faserig oder nahezu (aber nie ganz) homogen. In seiner primären freien Modifikation ist es von so weicher Beschaffenheit, dass man ihm fast ebensowenig als einer Flüssigkeit eine bestimmte Eigenform zuschreiben kann. Seine Consistenz die eines zähen Schleimes; erst in der sekundären Modifikation, in welcher es den lebendigen Theil der Zelle bildet, kann seine Consistenz zunehmen und damit eine bestimmtere Form auftreten; immer aber ist seine Gestalt wesentlich beeinflusst von der Erdschwere (siehe darüber im vierten Abschnitt) und in zweiter Linie von den Eigen-Bewegungen, welche im dritten Abschnitt geschildert werden sollen.

Da das Protoplasma ein poröser, von Maschenräumen durchzogener Körper ist, so findet man in ihm mannigfache Stoffe eingelagert, von welchen nicht in allen Fällen mit Sicherheit entschieden werden kann, ob sie Produkte des Protoplasmas (natürlich gefertigt, theils aus aufgenommenen Stoffen, theils durch Umwandlung der eigenen Bestandtheile), oder eingedrungene fremde Stoffe sind. Solche Stoffe sind Fetttropfchen, Farbstoffkörner, Krystalle, Glycogenkörner, (bei der Pflanze Stärkemehlkörner) etc., dann beim freien Protoplasma unstreitig fremde Stoffe, meist Partikelchen zerfallender organischer Substanz, niedere Formen von Pflanzen und Thieren (diese haben denn wenigstens zum Theil die Bedeutung aufgenommenen Nahrung). Eine weitere formelle Erscheinung sind die sogenannten Vacuolen, blasige, mit einem flüssigen Medium erfüllte Räume, in denen man häufig die bekannte Molekularbewegung wahrnimmt. Diese Vacuolen sind manchmal so zahlreich, dass das Protoplasma wie schaumig aussieht und in letzter Instanz können sie sogar mit einander so communiciren, dass das Protoplasma nur noch ein mehr oder weniger engmaschiges Netzwerk bildet. In Folge der Eigenbewegungen des Protoplasmas sind diese Vacuolen häufig einem öfters rhythmisch erfolgenden Gestaltwechsel unterworfen.

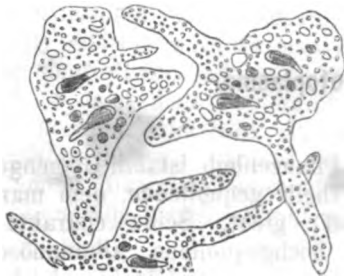


Fig. 16. Drei Individuen der *Amoeba princeps* stark vergrößert.

Im freien Zustand bildet das Protoplasma entweder mikroskopisch kleine, kuchenförmige Stücke mit äusserst wechsellöbigen Contouren, (Cytoden nach Häckel, siehe Fig. 16.) oder grössere, netzförmig durchbrochene Fladen, sogenannte Plasmodien, und endlich scheint nach den Ergebnissen der Tiefseesondirungen auf dem tiefsten Grund der Océane, da, wo warme Meeresströmungen ziehen, eine mehr oder weniger continuirliche Protoplasmaschichte, in der mikroskopisch kleine, eigenthümlich geformte Kalkkörperchen (Coccolithen) eingesprengt sind, den Boden zu überziehen. Man gab diesem lebendigen Seetiefenschleim den Namen *Bathybius*. Die niedersten thierischen Organismen sind entweder Plasmodien (so die *Myxomyceten*) oder einzelne Cytoden wie in Fig. 16 (die sogenannten Moneren Häckels), oder Gesellschaften von Cytoden (die Wurzelfüsser.)

Im eingekapselten Zustand bildet das Protoplasma den Zellinhalt, der den Kern umgibt und häufig eine Wandschicht unmittelbar unter der Zellmembran bildet (Mohl's Primordialschlauch). In diesem sekundären Zustand zeigt das Protoplasma mannigfache formelle (und natürlich auch funktionelle) Verschiedenheiten, wovon im nächsten Paragraphen.

Anm. Am meisten verdient gemacht haben sich um die Lehre vom Protoplasma der Thiere zuerst Dujardin, der diesen Stoff noch *Sarcode* nannte, dann Max Schultze, Häckel und Kühne. Namentlich ist es Max Schultze, der gegenüber der Zellentheorie, d. h. der Lehre, dass die Zelle der alleinige Träger des Lebens sei, nachwies, dass die Zelle erst ein sekundärer Zustand der lebendigen Substanz sei, der primäre dagegen das freie (hüllenlose) Protoplasma.

## 2) Lehre von der Zelle.

### § 34.

Das Protoplasma ist das Material für die Zellbildung und beruht dieselbe auf einer concentrischen Differenzirung des Protoplasmas. Zelle nennt man einen Tropfen Protoplasma, sobald in dessen Centrum ein sogenannter Kern aufgetreten ist. Dies ist gleichfalls ein albuminöser (oder albuminoider) Körper, der sich durch sein chemisches und physikalisches Verhalten von den

Albuminaten des ihn umgebenden Protoplasmas unterscheidet. Ist aus einem Protoplasmatröpfchen eine Zelle geworden (freie Zellbildung z. B. bei den Schleimpilzen), so hat das Protoplasma einen Theil seiner Beweglichkeit verloren und auch seine Wachstumserscheinungen sind minder lebhaft. Löst sich dagegen der Kern wieder auf und mengt seine Substanz mit dem übrigen Protoplasma, so steigern sich die Lebenserscheinungen, namentlich die Wachstumsthätigkeit (siehe hierüber noch später.)

### § 35.

Im primären Zustand ist die Zelle nur aus zwei Theilen zusammengesetzt: dem Kern und dem ihn einhüllenden Protoplasma, eine Haut fehlt (Nacktzelle). Der Kern ist ursprünglich blos in der Einzahl vorhanden, kann sich aber vermehren, so dass mehrere Kerne in einer Zelle vorhanden sind. Gewöhnlich ist das aber nur ein Uebergangszustand, indem das Protoplasma sich portionenweise um jeden Kern ballt und die Zelle in ebensoviele Zellen auseinandergeht, als Kerne vorhanden waren. Der Kern ist in seiner primären Gestalt kuglich oder eiförmig und entweder (für unsere heutigen optischen Hilfsmittel) homogen oder noch einmal concentrisch differenzirt, indem in seinem Inneren ein Kernkörperchen oder deren mehrere sich vorfinden. Auf sekundärer Entwicklungsstufe kann er spindelförmig, bandförmig, lappig verzweigt sein. Optisch unterscheidet er sich durch stärkere Lichtbrechung vom Protoplasma, hat deshalb ein glänzendes Aussehen. Weiter scheint es, dass er meist eine höhere Consistenz besitzt als das Protoplasma. Ueber seine chemische Beschaffenheit weiss man nichts, da keine Möglichkeit vorhanden ist, ihn einer eigenen Analyse zu unterwerfen. Sein mikrochemisches Verhalten zeigt, dass er eiweissartiger oder albuminoider Natur ist, wie das Protoplasma. Er unterscheidet sich aber von letzterem durch seine Resistenz gegen Essigsäure, welche ihn ziemlich unverändert lässt, während das Protoplasma durch Auflösung eines Theils seiner festen Albuminate sich aufhellt und zugleich aufquillt; deshalb ist auch Essigsäure-Zusatz das beste Mittel, um den Kern in solchen Zellen zur Ansicht zu bringen, wo derselbe durch ein sehr körnerreiches Protoplasma verdeckt ist. Ein weiteres mikrochemisches Reagenz ist Carminlösung, welche den Kern meist (nicht immer) stärker und rascher färbt als das Protoplasma.

Nacktzellen sind sehr häufig im Thierreich, seltener im Pflanzenreich; viele niedere Thiere sind einzeln-lebende

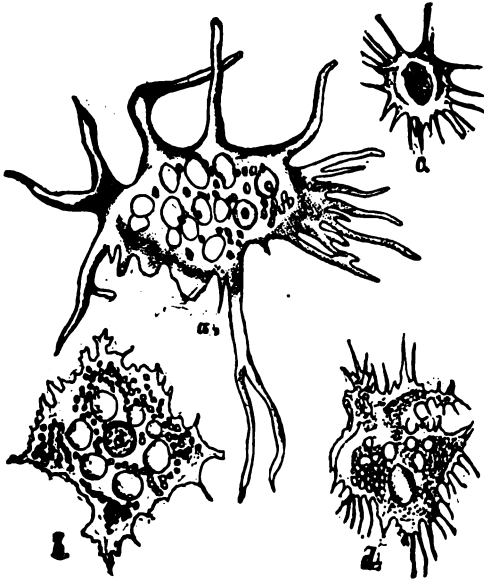


Fig. 17. Verschiedene Nacktzellen, a. *Amoeba diffluens* mit zwei Kernen und vielen Vacuolen; b. eine Schwammzelle mit Kern und Vacuolen; c. Blutkörperchen der Seidenraupe; d. farblose Blutzelle eines Salamanders; (nach Lieberkühn).

### § 36.

Im sekundären Zustand besitzt die Zelle eine Hülle (Zellmembran, Zellhaut). Diese ist entweder (vom Stande unserer jetzigen optischen Hilfsmittel gesprochen) ringsum geschlossen, oder von mehr oder minder zahlreichen Poren durchbohrt. Als Beispiel für Letzteres siehe die Eizelle eines Säugethieres Fig. 18.

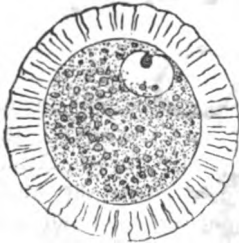


Fig. 18. Eizelle (nach Leydig).

Bei manchen Eizellen befindet sich eine grössere Oeffnung, bestimmt zum Eintritt der Samenfäden, man nennt sie Micropyle, siehe Fig. 19. Die Oeffnungen sind entweder so weit, dass das Protoplasma Fortsätze durch sie hervortreiben kann (Wurzelfüßser), oder sie gestatten das nicht. Die Zellhäute sind entweder einfach oder geschichtet, so dass man von

Nacktzellen, wie z. B. viele Amöben, (siehe Fig. 17 a.), oder Colonien von Nacktzellen zum Beispiel die Seeschwämme, siehe Fig. 17 b. Dann sind die Embryonalzellen wohl aller Thiere Nacktzellen, ferner alle Blutkörperchen der wirbellosen Thiere, siehe Fig. 17 c, ein Theil der Blutzellen der Wirbelthiere (die sogenannten farblosen) siehe Fig. 17 d.

primären, secundären, tertiären spricht. Ihrer chemischen Natur nach, sind sie beim Thiere in der Regel Albuminoide (vielleicht auch Albuminate); bei der Pflanze bestehen sie aus einem Kohlenhydrate (Cellulose), bei den niedersten Organismen häufig fast nur aus anorganischen Salzen (Kieselsäure, kohlensaurer Kalk). Ihrer physikalischen Beschaffenheit nach sind sie entweder so weich, dass sie sich den Bewegungen des eingeschlossenen Protoplasmas anschmiegen: dies ist die Regel bei den thierischen Zellen. Oder sie bilden starre, unnachgiebige Kapseln, welche den Gestaltsveränderungen des Protoplasmas nicht folgen, so dass das letztere nur rotirende Bewegungen ausführen kann, wie bei den Zellen der Pflanzen (Rotation des Zellsafts). Hierauf beruht einer der sinnfälligsten Unterschiede zwischen Thier und Pflanze, nämlich der Mangel der Beweglichkeit bei der letzteren.

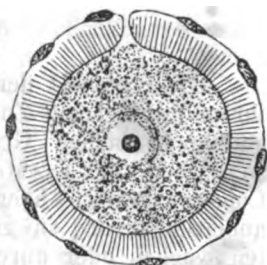


Fig. 19. Ei von *Holothuria tubulosa* mit Mikropyle (nach Leydig).

Früher hielt man die Zellmembran für den wichtigsten und primären Bestandtheil der Zelle und die gegentheilige, jetzt gültige Ansicht konnte sich nur mit Mühe gegen die frühere Geltung verschaffen. Keine Einigung konnte aber bis jetzt erzielt werden über die Entstehung der Zellmembran. Nach den Einen entsteht sie durch einen Akt der concentrischen Schichtung aus der oberflächlichsten Schicht des Protoplasmas. Nach andern ist sie ein Ausschwitzungsprodukt des Protoplasmas. Bei der so sehr verschiedenen Natur der Zellmembranen, scheint mir das wahrscheinlichste, dass beiderlei Bildungsweisen vorkommen.

### § 37.

Als tertiäre Zelle kann man den Zustand bezeichnen, in welchem die Zelle Kern und Protoplasma verloren hat. Es persistirt nur noch die Zellhaut und der von ihr umschlossene Hohlraum ist entweder mit Gasen erfüllt (Zellen des Haar- und Federnmarkes, Markzellen der Pflanzen), oder mit einer wässrigen Flüssigkeit (viele Sekretionszellen kurz vor ihrem Platzen), oder mit Kalksalzen (Kalkkörper der Bandwürmer?), oder mit Fett (bei den Fettzellen der Thiere scheint übrigens meist noch eine Wandschicht von Protoplasma, die auch den Kern enthält, vorhanden zu sein, dagegen scheint bei den Fettzellen der Pflanzen Protoplasma und Kern häufig total verschwunden).

## § 38.

Die Gestalt der Zelle ist eine sehr wechselnde, da sie bei ihrem fest-weichen Zustand von den Einwirkungen äusserer Umstände in hohem Grad abhängig ist; dies unterscheidet sie wesentlich vom Krystall. Ist eine primäre Zelle ihren eigenen Cohäsionskräften überlassen, so nimmt sie die Kugelform an; andernfalls wird sie zum gezogenen Oval oder zum flachgedrückten Kuchen oder durch gegenseitige Pressung zum vielfächigen (polyedrischen) Körper oder durch Verdunstung zum flachen Plättchen. Contraktile Zellen nehmen im Zustand tetanischer Reizung gleichfalls die Kugelform an, ohne diese aber sind sie einem steten Gestaltwechsel unterworfen. Den isodiametrischen Zellen, d. h. solchen, deren Durchmesser einander nahezu gleich sind, stehen die Fadenzellen gegenüber, welche in der Richtung eines Durchmessers bedeutend ausgedehnt sind, und die Sternzellen, die mit einer Vielzahl von fädigen, oft verästelten Ausläufern besetzt und meist langgestreckt sind.

Die absolute Grösse der Zellen ist eine sehr wechselnde von  $\frac{1}{1000}$  Linie bis zu mehreren Zollen (Muskelzellen), allein weit aus die Mehrzahl hält sich jenseits der Grenzen der Sichtbarkeit mit unbewaffnetem Auge.

Für die relative Grösse der Zellen gilt, allerdings nicht ohne Ausnahme, der Satz: diejenigen, welche an die Nahrungs- oder Aufenthaltsmedien grenzen (Grenzellen) sind immer kleiner als die, welche das innere Parenchym bilden (Parenchymzellen) und diese Grösse nimmt mit der Entfernung von der Oberfläche stetig zu. Dieser Satz gilt für die inneren Grenzellen (um innere Hohlräume) so gut wie für die äusseren. (Siehe übrigens hierüber den vierten Abschnitt).

## § 39.

Eine der wesentlichsten Eigenthümlichkeiten der Zellen ist ihre Modifikationsfähigkeit. Wo sich nämlich eine Vielzahl von Zellen zu einem vielzelligen Organismus so vereinigt, dass nicht mehr für alle Zellen die gleichen Existenzbedingungen vorhanden sind, tritt das ein, was man die Metamorphose der Zellen nennt, d. h. sie ändern ihre chemische und physikalische, sowie ihre morphologische Beschaffenheit. Dass diese Aenderungen in Abhängigkeit von den Verschiedenheiten in den Existenzbedingungen sind, welche für die einzelnen Zellen bestehen, ist ausser Zweifel, nicht minder gewiss aber, dass sie auch ein Product der ursprünglichen Qualität der primären Zelle sind, also unter



der Herrschaft des später zu besprechenden Erblichkeitsgesetzes stehen.

#### § 40.

Die Eizelle eines vielzelligen Organismus ist ursprünglich entweder eine primäre, d. h. nackte Zelle, oder, wenn sie auf sekundärer Stufe stand, d. h. eine Hülle (Chorion) besass, zieht sie sich bei Beginn der Entwicklung von dem sich ausdehnenden Chorion zurück und tritt so wieder in den Zustand der primären Zelle zurück. Ihre ersten Abkömmlinge, die Zellen der Keimhaut, auch Embryonalzellen genannt, sind ebenfalls primäre Zellen. Im weitem Verlauf der Entwicklung treten nun die folgenden Metamorphosen ein.

#### § 41.

Den primären Zellen am ähnlichsten bleiben solche Zellen, welche im Innern eines vielzelligen Organismus in so fern ein selbständiges Leben führen, als sie nicht mit andern zur Bildung von Geweben zusammengetreten sind, sondern sich frei durch die Gewebsräume innerhalb einer Ernährungsflüssigkeit bewegen. Sie besitzen, wie jetzt sicher festgestellt ist, die Contractilität der primären Zellen, und sind hüllenlos. Bei den wirbellosen Thieren stellen sie die Blutkörperchen vor (siehe oben Fig. 17 c.), bei den Wirbelthieren treiben sie sich unter dem Titel „farblose Blut- oder Lymphkörperchen“ (s. oben Fig. 17 d) nicht nur in Blut und Lymphe (in ersterem neben den rothen Blutkörperchen, die durch Metamorphose aus ihnen entstehen), sondern auch sonst in den Gewebslücken umher (Hornhaut), als die stets bereiten Baumeister, um die Wundheilung zu bewirken, indem sie neues Gewebe bilden (die Eiterzellen sind austretende farblose Blutzellen). Ob sie sich in alle andern Formen von Gewebszellen umwandeln können ist fraglich; unbestritten ist ihre Umwandlung in Bindegewebszellen, Gefässröhren, Epithel; fraglich ihre Umwandlungsfähigkeit in Nerven und Muskelzellen, wenigstens sind diese Formen in dem von ihnen gebildeten Narbengewebe noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Ihr normaler Lebenslauf ist wohl ihre Umwandlung in die gefärbten Blutzellen, scheibenförmige, bei den Säugethieren runde, bei den übrigen Wirbelthieren ovale Gebilde, imprägnirt mit rothem Farbstoff, die bei den niederen Wirbelthieren noch einen deutlichen Kern, bei den Säugethieren dagegen keinen mehr, sondern eine centrale Concavität zeigen, gleich einer biconcaven Linse

(siehe Figur 20, welche farblose und gefärbte Blutzellen verschiedener Thierabtheilungen darstellt).

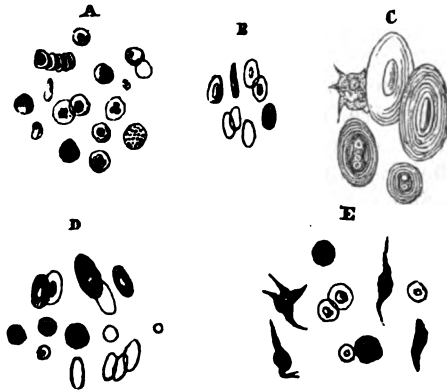


Fig. 20. Blutzellen verschiedener Thiere. A. des Menschen. B. vom Vogel. C. vom Proteus. D. vom Pilz. E. von wirbellosen Thieren.

#### § 42.



Fig. 21. Plattenepithel der menschlichen Mundschleimhaut.

Die Grenzzellen sind entweder a) in dem Tiefendurchmesser verkürzt, wie die äusseren Grenzzellen (Epidermiszellen) der in der Luft lebenden Wirbelthiere, dann die Zellen, welche die Lichtungen der Gefässe und mancher inneren Hohlräume auskleiden (Plattenepithel), siehe Fig. 21; oder b) sie sind zu mässig langen Cylindern ausgewachsen, wie die Grenzzellen der Darmoberfläche und

die äusseren Grenzzellen vieler Wasserthiere; solche Cylinderzellen zeigen öfters eine einseitige Verdickung ihrer Zellhaut und zwar an der freien Fläche, die dann von Poren durchsetzt ist; oder c) die Zelle ist ein offener Becher und solche Zellen werden Becherzellen genannt. Diese sind erst in neuerer Zeit entdeckt und näher untersucht worden. Sie scheinen in allen Cylinderepithel- und Flimmerepithelzellschichten, inneren sowohl wie äusseren, in regelmässiger Zwischenlagerung zwischen den gewöhnlichen Cylinder- und Flimmerzellen vorzukommen, so wie es Fig. 22 u. 23

in 600facher Vergrößerung darstellen. Die Ansichten über diese Becherzellen gehen noch weit auseinander, indem Einiges sie für Kunstprodukte halten (Lipsky) Andere (Letzerich) für die offenen Enden von Aufsaugungskanälen, wieder Andere (E.

Schultze) für Schleim bereitende, einzellige Drüsen, also bleibend funktionierende Organe,

Andere endlich (Friess etc.) für Zellen, die sich in der Tiefe des Epithels entwickeln, dann an die Oberfläche vordringen, sich öffnen, entleeren und dann untergehen. Mir scheint das letztere das wahrscheinlichste zu sein.?

Eine weitere Modification der Grenzzellen sind die Flimmerzellen, (Figur 23), die bald cylindrisch, bald isodiametrisch sind und auf ihrer freien Oberfläche eine Gruppe von feinen, haarartigen Verlängerungen (Cilien oder Flimmerhaare genannt) tragen. Diese Cilien sind in steter automatischer Bewegung begriffen. Flimmerzellen bilden die Grenzschicht der äusseren Haut bei

manchen niederen Wasserthieren und die innere Auskleidung der Luftwege, der Eileiter etc. bei den Wirbelthieren.

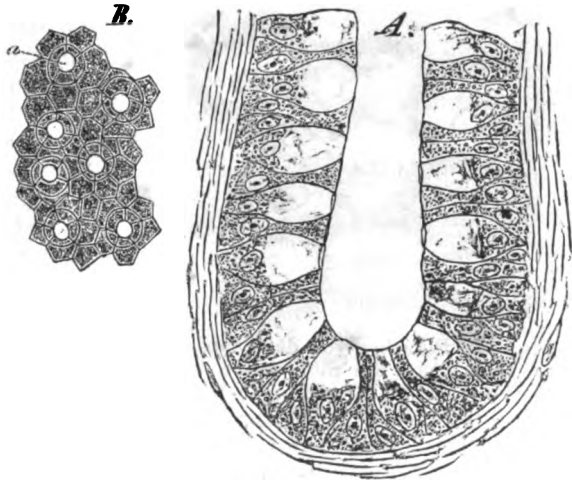


Fig. 22. Cylinderepithel mit Becherzellen untermischt. A. Blindende einer Dickdarmdrüse der Katze. B. Flächenansicht des Dickdarmepithels der Kuh, a) die Mündungen der Becherzellen in 600maliger Vergrößerung (nach E. Schultze).

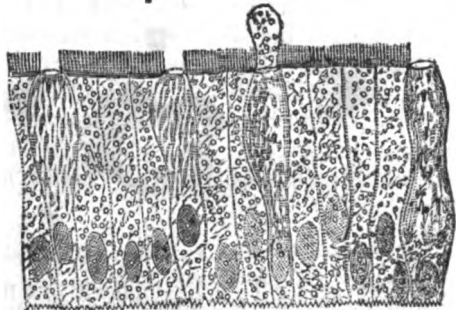


Fig. 23. Flimmerepithel mit Becherzellen aus der Nasenschleimhaut des Schafs (nach E. Schultze).

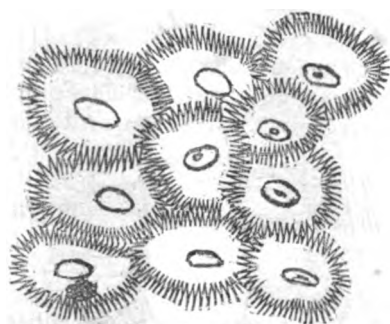


Fig. 24. Riffzellen von der Lippen-  
schleimhaut des Störs (nach  
E. Schultze).

Wo das Grenzzellengewebe mehrschichtig ist, begegnet man in den tiefern Lagen den sogenannten Riffzellen, wie Fig. 24 sie nach Maceration in Müller'scher Lösung darstellt. Diese Zellen sind mit hoherhaben, im Querschnitt wie Stacheln aussehenden Riffen versehen, mittelst deren sie fest ineinander greifen. Ueber die in den Grenzzellschichten sitzenden Nervenendzellen siehe später.

### § 43.

Chemisch sind die Grenzzellen dadurch charakterisirt, dass ein Theil (oder das Ganze) ihrer Eiweissstoffe in Hornstoff (Keratin) oder Mucin (Schleimstoff) umgewandelt ist, und physiologisch dadurch, dass sie ihre Contractionsfähigkeit ganz oder theilweise verloren haben. Bei den Wasserthieren ist die Metamorphose in Mucin, bei den Luftthieren die in Keratin die gewöhnlichere und ebenso unterscheiden sich die inneren Grenzzellen der Luftthiere von ihren äusseren dadurch, dass sie mehr Mucin als Keratin bilden. Die Contractilität erlischt am vollständigsten bei den der Luft ausgesetzten Grenzzellen, während sie bei den inneren Grenzzellen und den äusseren der Wasserthiere häufig noch erhalten ist. Bei den Thieren, deren Körper sich durch eine Chitindecke (siehe später) nach aussen abgrenzt, verschmelzen die Grenzzellen gewöhnlich zu einer zusammenhängenden protoplasmatischen Schicht, in welcher in regelmässigen Abständen Zellkerne liegen (Chitinogen-Membran).

### § 44.

Die in der Tiefe liegenden Parenchymzellen unterscheiden sich bei vielen niederen Wasserthieren (Hydra) von den Grenzzellen fast nur durch beträchtlichere Grösse und ungeschwächte Bewegungsfähigkeit; sie sind isodiametrisch und unter sich gleich. Bei höheren Organismen aber weichen sie nicht nur erheblicher von den Grenzzellen ab, sondern treten auch in drei wesentlich unter einander verschiedenen Modificationen auf:

## § 45.

1) Die Muskelzellen: In ihrer einfachsten primären Form sind sie isodiametrisch (Hydra) und unterscheiden sich wenig von primären undifferenzierten Zellen. Auf secundärer Entwicklungsstufe (Fig. 25) sind sie langgestreckte, spindelförmige Gebilde mit einem,



Fig. 25. Glatte Muskelfasern.

höchstens zwei Kernen, um welches letztere etwas körniges Protoplasma liegt; der grösste Theil des Zellinhalts ist fast homogen, ziemlich fest und von einer zarten Zellhaut umgeben. In dieser Form trifft man die Muskelzelle bei vielen Wirbellosen überall, bei den Wirbelthieren und Gliederthieren nur am Darmschlauch, überhaupt den innern Organen. Man nennt sie im Gegensatz gegen die folgende Modification glatte oder vegetative Muskelfaser.

Die tertiäre, höchste Entwicklungsstufe stellt die quergestreifte oder animale Muskelzelle dar, die im Hautmuskelschlauch der höheren Thiere fast ausschliesslich vorkommt. In dieser Form (Figur 26), ist sie eine oft mehrere Zoll lange walzige Faser, umhüllt von einer zarten Zellhaut (Sarcolemma). Der wesentlichste Theil des Inhalts ist die quer gestreifte Substanz; diese besteht aus mehr oder weniger regelmässig in Längsreihen und Querscheiben geordneten, gestreckten, das Licht doppelt brechenden Fleischprismen (Disdiaklasten), die durch eine das Licht einfach brechende Zwischensubstanz verbunden sind und zwar in der Längsrichtung fester als der Quere nach, weshalb sich der Muskelfaden leicht in Ketten solcher Fleischprismen zerfasert, die man Fibrillen nennt. Namentlich leicht tritt diese Zerfaserung an den Flügelmuskeln der Insekten ein, überhaupt bei stark thätigen Muskeln leichter als bei minder thätigen. Zwischen den Fibrillen liegen die sogenannten Muskel-

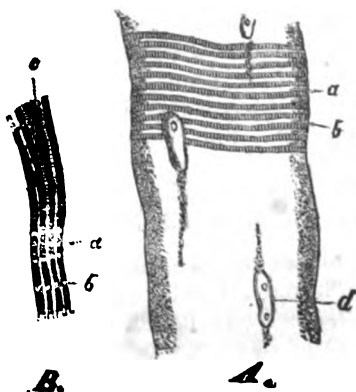


Fig. 26. Quergestreifter Muskelfaden: A) vom Schwein; B) vom Proteus, tausendmal vergrössert (nach Frey). a. Fleischprismen; b. quere; c. longitudinale Zwischensubstanz; d. Muskelkörperchen.

körperchen (d) eingebettet. Dies sind Kerne mit einer spindel-förmigen Lage von feinkörnigem Protoplasma umgeben. Der Muskelfaden ist also eine vielkernige Zelle. Neuerdings sind über den Bau der quergestreiften Substanz zwei sich widersprechende Behauptungen aufgestellt worden. Krause behauptet, man sehe in der einfach brechenden Zwischensubstanz noch einen deutlichen Querstreifen und giebt daraufhin folgendes Bild: Die Fibrille sei ein hohles Rohr, das durch regelmässig von einander entfernte Querscheidewände in eine grosse Zahl von Hohl-räumchen, die er Muskelkästchen nennt, getheilt sei. Diese Kästchen enthielten zweierlei, 1) je ein das Licht doppelt brechendes Fleisch-prisma und 2) eine das Licht einfach brechende Flüssigkeit (Muskelkästchenflüssigkeit), die vorzugsweise an den beiden Enden des Kästchens angesammelt sei. Weiter seien dann die Fibrillen mit einander wieder durch eine besondere Masse ver-kittet. Dem gegenüber behauptet Hensen man sehe einen Querstreifen nicht in der einfach, sondern in der doppelt brechen-den Substanz. Das Fleischprisma bestünde also aus zwei durch eine feine Querscheibe getheilte Hälften. Eine Entscheidung über diese Controverse kann wohl nur durch noch weiter ge-hende Steigerung der Leistungsfähigkeit des Mikroscoops getroffen werden. Bei wirbellosen Thieren findet man eine Anzahl von Zwischenformen zwischen sekundärer und tertiärer Muskelfaser, deren wesentlichsten sind: Spindelzellen, bei denen der Inhalt in eine glänzende Rindenschicht und eine körnig getrübe Mark-schicht geschieden ist; dann solche, bei denen diese Rindenschicht deutlich quer-gestreift ist. Eine bei den Insekten vor-kommende Modifikation der quergestreiften Muskelfaser zeigt Fig. 27.

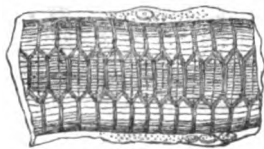


Fig. 27. Muskelfaden mit Sarcolemma vom Ohr-wurm (nach Leydig).

Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfäden beginnt mit isodiametrischen Zellen, die unter Theilung des Kerns cylindrisch werden, so dass eine langgestreckte vielkernige Zelle entsteht. Erst später beginnen sich die Fleisch-prismen zu ordnen.

#### § 46.

2) Nervenzellen: Sie zeigen morphologisch eine viel grössere Mannigfaltigkeit, als die Muskelzellen. Man kann sie unter zwei Gruppen betrachten.

a) Nervenfäden. Sie sind nicht einzelne bipolare Fadenzellen wie die tertiären Muskelzellen, sondern gehen, wie aus Fig. 28 ersichtlich, wohl meist aus Zellen hervor, die mit zwei, drei oder

mehr Ausläufern versehen sind und mittelst dieser mit den benachbarten gleicharmigen Zellen verschmelzen. Indem dann die Ausläufer anschwellen und durchaus gleich dick werden, entstehen Faserzüge, deren hervorragendstes Merkmal dichotomische (seltener polytomische) Verästelungen sind. Die Beschaffenheit der Fäden ist sehr verschieden; als primäre Form kann man die zarten strukturlösen Fäden ansehen, wie sie in F. 28, 3 abgebildet sind; dieselben verfeinern sich gegen ihre Enden hin fast bis zur Unmessbarkeit und zeigen dabei häufig kleine Knötchen eingestreut. Als sekundäre Form können die sogenannten Remak'schen oder marklosen Fasern (Fig. 28, 1) gelten; sie haben ein blasses, manchmal feinstreifiges Ansehen und führen Kerne. Die tertiäre Form ist die markhaltige Nervenfasern (Fig. 28, 2 in noch nicht ganz reifem, 5 in reifem Zustand). Im frischen Zustand erscheint sie als ein glänzender, ganz homogener Faden von milchglasähnlichem Glanze. Sofort nach dem Tode tritt eine Art Gerinnung ein, welche ihm das doppelcontourige Ansehen (Fig. 28, 5) giebt, und lässt jetzt dreierlei unterscheiden: einen central gelegenen Faden von längsstreifigem Ansehen, den sog. Axencylinder; dann eine feine, häutige Scheide (Primitivscheide) und zwischen beiden eine markige Masse (Markscheide), deren Gerinnung eben jenes Doppelcontourwerden bedingt. Feine Nervenfasern, namentlich die des Gehirns, erhalten hiebei häufig noch eine knotige Beschaffenheit (werden „varicos“, Fig. 28, 4).

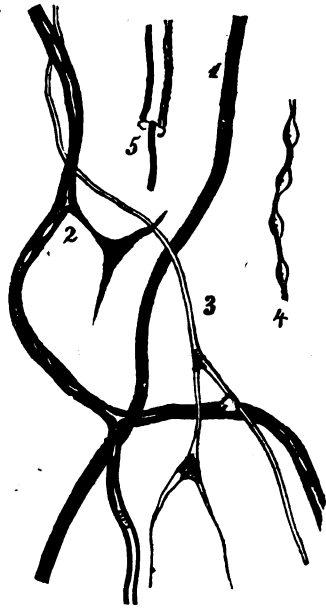


Fig. 28. Nervenfasern (nach Frey). 1) Marklose (Remak'sche) Fasern mit Kernen. 2) Markhaltige Faser in der Entwicklung begriffen. 3) Feinste Fibrillein in der Entwicklung. (Aus dem Schwanz der Froschlarve. 4) Varicos gewordene markhaltige Nervenfasern; 5) abgerissene Markfaser mit vorstehendem Axencylinder.

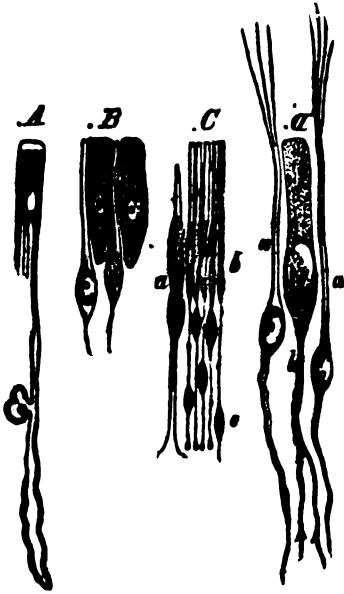
#### § 47.

b) Nervenzellen s. str. nennt man, im Gegensatz zu den Nervenfäden, Zellen, welche wohl durch Ausläufer mit Nervenfäden

zusammenlaufen, allein im übrigen ihre Individualität bewahrt haben; sie zeigen fast ausnahmslos einen grossen Kern mit Kernkörperchen, ein mehr oder weniger körniges Protoplasma und sind meist membranlos.

Wir unterscheiden zwei Hauptsorten:

α) peripherische Nervenzellen. Sie sind unter sich wieder sehr verschieden. Bei den Sinneszellen (Fig. 29, B. C. D.) findet sich nur ein Nervenursprung, der in Verbindung mit einem Nervenende tritt, bei den Sekretionszellen (A) hat dagegen Pflüger eine Mehrzahl solcher Nervenfortsätze entdeckt. Die Hör-, Riech- und Geschmackszellen stimmen ferner darin mit einander überein, dass ihr vom grossen Kern fast ganz erfüllter eiförmiger Leib an dem dem Nervenursprung entgegengesetzten Ende in ein mehr oder weniger langes Endstäbchen ausgezogen ist, das unter Umständen (z. B. bei den Riechzellen, D) noch von einigen steifen Härchen gekrönt ist. Bei den Sehzellen (C) hat Schultze entdeckt, dass das Endstäbcheneine zarte, regelmässige Querstrichlung zeigt, der zufolge es sich auch in schmale Plättchen zerblättern lässt. Ferner ist bei der einen Art von Sehzellen, dem Stäbchen (b. bei C), auch der Zell-



Figur 29. Nervenendzellen. A. Speichelzelle mit Nervenfaden (nach Pflüger). B. Hörzellen zwischen gewöhnl. Cylinderzellen. C. Sehzellen, a) Zapfen, b) Stäbchen, c) Zwischennervenzellen. D. a) Riechzellen, b) Cylinderzellen mit Schwänzen vom Frosch (nach Frey).

leib stabförmig und kein Kern darin nachzuweisen. Näheres siehe später bei den Sinnesorganen. Die motorischen Nervenzellen sind flache, einem Muskelfaden angeschmiegte, protoplasmatische Austreibungen mit zahlreichen Kernen in welche der Axencylinder eines Nervenfadens eintritt und sich lappig verzweigt (Fig. 30).

β) Die centralen Nervenzellen oder Ganglienzellen sind meist ziemlich grosse Zellen mit grossem Kern und Kernkörperchen. Das Protoplasma zeigt meist ziemlich grosse



Körner; Schultze will ausserdem ein feinfasriges Gefüge an ihm wahrgenommen haben; eine eigene

Membran mangelt ihnen wohl allgemein. Ihre Gestalt ist isodiametrisch, bald kuglig, birnförmig, oder, wo viele Ausläufer

vorhanden, vieleckig. Nach der Zahl der Ausläufer spricht man von apolaren, unipolaren, bipolaren und multipolaren Ganglienzellen (siehe Fig. 31 wo alle Arten in einem und demselben Ganglion des Sympathicus angegeben sind). Doch dürfen diese Unterschiede noch nicht als fest begründet angesehen werden. Namentlich ist zu bezweifeln, ob es apolare Ganglienzellen d. h. solche ohne jeden Nervenursprung gibt; einmal kann das Abreissen des Nervenursprungs eine Zelle apolar erscheinen lassen, die es nicht ist, und dann, wenn es wirklich apolare gibt; bürgt uns nichts dafür, ob sie Nervenzellen sind. An den multipolaren Zellen ferner (siehe Figur 32) unterscheidet Deiters zweierlei Fortsätze; die einen (b) verlaufen unter weiterer Verästelung in feinste Spitzen aus, ohne dass eine Fortsetzung in Nervenfasern wahrzunehmen wäre; von ihnen unterscheidet sich deutlich ein in einen Nervenfasern ausgehender Fortsatz (a), den Deiters Axencylinderfortsatz nennt. Demnach wären diese Zellen trotz ihrer vielen Ausläufer doch eigentlich nur unipolar, da sie nur mit einem Nervenfasern sich verbinden. Mit nicht minderer Bestimmtheit lassen sich aber multipolare Ganglienzellen in dem Sinne nach-

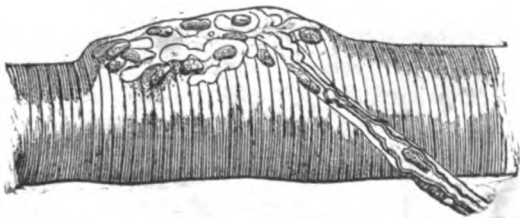


Fig. 30 Muskelfaden vom Kaninchen mit einer motorischen Nervenzelle, an die eine markhaltige Nervenfaser herantritt (nach Frey).

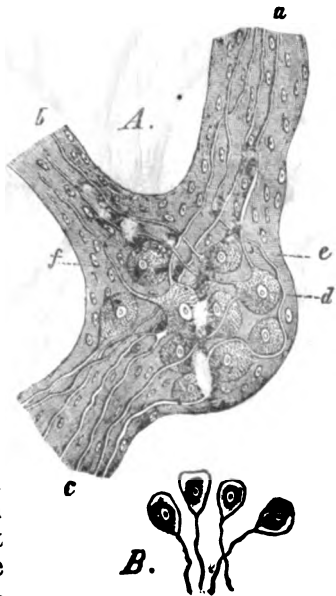


Fig. 81. A.) Nervenknoten des Sympathicus vom Säugethier (n. Frey.) a) b) c) die drei abgehenden Nerven, d) multipolare, e) unipolare, f) apolare Ganglienzellen; B. unipolare Ganglienzellen vom Bauchmark des Regenwurms.

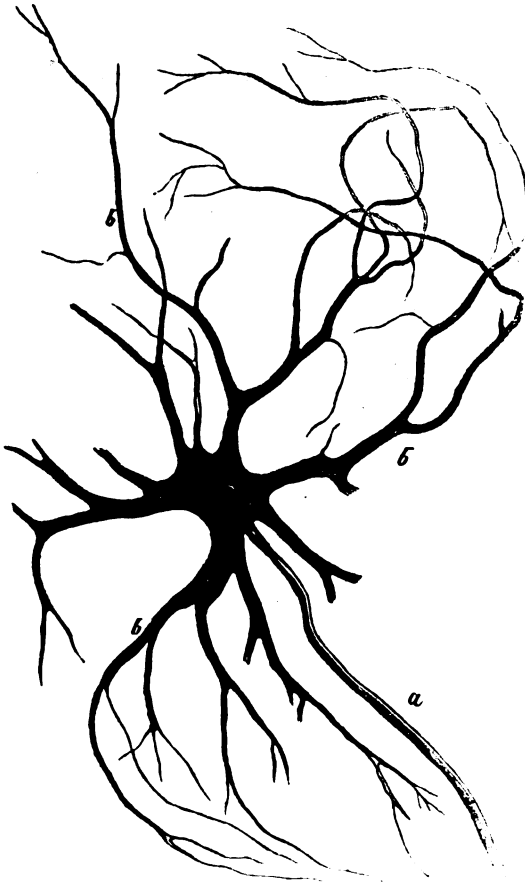


Fig. 32. Eine multipolare Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks vom Ochsen; a) Axencylinderfortsätze; b) verästelte Protoplasmafortsätze (nach Deiters).

§ 48.

3) Bindegewebszellen. Auch bei ihnen ist es schwer einen einheitlichen Charakter aufzufinden, was Niemanden wundern wird, der sich stets vor Augen hält, dass alle verschiedenen Zellformen aus einer gemeinschaftlichen Grundform, nämlich der indifferenten Embryonalzelle, sich entwickeln. Die primäre Bindegewebszelle ist eine einkernige, nur im

weisen, dass von ihnen mehrere Nervenfasern ausgehen, siehe Fig. 31. Bipolare Ganglienzellen von spindelförmiger Gestalt und zwei Nervenursprüngen finden sich ziemlich verbreitet im peripherischen Verlauf des Nervensystems (siehe z.B. Fig. 29, C. c.) und werden auch in den Centralorganen angegeben; unipolare, birnförmige sind mit voller Bestimmtheit in den Centralorganen der wirbellosen Thiere nachzuweisen (s. F. 31 B). Ueber die mannigfaltigen Modifikationen der Ganglienzellen sind die Handbücher der Gewebelehre zu vergleichen.

**Stadium** der Theilung mehrkernige, kuglige oder vielfächige isolirte Zelle, deren Protoplasma entweder feinstaubig getrübt, oder mehr aufgehell, oder mit Pigmentfittern durchsetzt oder mit Fettkörnchen erfüllt ist; der Kern ist bald central, bald wandständig. Dahin gehören die Zellen des Knorpels, des Körperparenchyms vieler wirbellosen Thiere, des sogenannten Fettkörpers der Insekten etc. Die sekundäre Bindegewebszelle ist dagegen um so schärfer charakterisirt durch das Vorhandensein von mehr oder minder zahlreichen, oft aufs zarteste weiter verästelten Ausläufern, mit denen die Zellen sich meist untereinander verbinden; siehe Fig. 33. Der Leib der Zelle ist bald isodiametrisch, bald spindelförmig, bald zu langem Faden ausgezogen (Zahnröhrchen). Die Kerne, meist in der Einzahl vorhanden, sind ziemlich gross, das Protoplasma körnig, häufig mit Pigmentkörnern dicht durchsetzt. Eine eigene Membran ist meist nicht nachzuweisen, da man sie von der zwischen den Zellen gelagerten Intercellularsubstanz kaum isoliren kann; siehe hierüber übrigens bei der Lehre von der Intercellularsubstanz Näheres. Neben den multipolaren Bindegewebszellen sind noch zu nennen die spindelförmigen, die an beiden Enden in einen langen feinen Faden auslaufen und sich z. B. sehr schön in dem Tapetum des Auges darstellen lassen. Siehe darüber noch später bei der Lehre von der Intercellularsubstanz. Als tertiäre Bindegewebszellen sind diejenigen Formen zu bezeichnen, bei denen das lebendige Protoplasma verschwunden und ersetzt ist durch anorganische Salze, besonders Kalksalze, Kieselgebilde oder durch Fett.



Fig. 33.  
Knochenzellen.

### 3) Lehre von der Intercellularsubstanz.

#### § 49.

In den meisten vielzelligen Thierleibern sind neben den Zellen noch Stoffe, welche bald als concentrische Lagen die Zellen umgeben, bald einfach zwischen sie gelagert sind. Die Einen halten sie für Ausscheidungsproducte der Zellen, die Anderen für die veränderte Rindensubstanz von Zellen, noch Andere für Zellhäute. Ohne den Streit über ihr Herkommen (siehe unten) zu entscheiden, hält sich die Morphologie an die Thatsache ihrer Existenz als eines zwischen den Zellen liegenden, sie verkittenden Stoffes und nennt sie Zellkitt, Intercellularsubstanz, Extracellularsubstanz. Chemisch besteht sie meist aus

Albuminoiden, Chitin etc., manchmal aber ist sie von sehr complicirter Zusammensetzung (Blutplasma).

Ihrem Aggregatzustand nach unterscheidet man

1) flüssige Intercellularsubstanz; hierher gehört das Serum (oder Plasma) des Blutes und der Lymphe und des gallertigen Bindegewebes;

2) feste; in allen Festigkeitsgraden von der festweichen Beschaffenheit im gewöhnlichen Bindegewebe bis zur Härte des Knochens und Koralles in Folge von Einlagerung anorganischer Salze, die entweder in wirklicher chemischer Verbindung mit der organischen Grundlage sich befinden, also optisch nicht zum Ausdruck kommen, oder als isolirte, bald amorphe, bald krystallinische Partikelchen eingesprengt sind.

Bei der festen Intercellularsubstanz ist bezüglich der Structur zu unterscheiden:

1) Hyaliner Zellkitt von dem Ansehen mattgeschliffenen Glases.

2) Faseriger Zellkitt, bestehend aus Zügen lockiger paralleler Fasern, z. B. im gewöhnlichen Bindegewebe (doch behaupten neuerdings einige Forscher, diese Fasern seien die Endfäden der spindelförmigen Bindegewebszellen). Chemisch unterscheidet man Fasern aus Collagen (in Essigsäure bis zum Verschwinden quellend) und solche aus Elastin (elastische Fasern) in Essigsäure nicht quellend.

3) Lamellöser Zellkitt aus hyalinen Lamellen geschichtet und dann häufig von Porenkanälen durchbohrt, das letztere ist besonders bei den Chitinhäuten der Fall. Bei den elastischen Häuten treten an die Stelle der Poren häufig grössere Oeffnungen (gefensterte Membran).

Das Verhalten des Zellkitts zu den Zellen bewegt sich in folgenden Variationen:

1) Er bildet concentrische Hüllen (Kapseln) um die Zellen, die dann meist mehrfach geschichtet sind. Dieses Verhalten, das namentlich an den Knorpelzellen deutlich zu machen ist, indem dort eine Vielzahl von concentrischen Lagen die Zellen umgibt, stimmt ganz mit dem der Zellulosehüllen bei den Pflanzenzellen überein. Da nun die Botaniker die Zellulosekapsel als Zellmembran anzusprechen gewohnt waren, ein Begriff der auch in die Zoologie Eingang fand, so entstand eine Controverse darüber, ob es neben der Zellmembran auch noch eine besondere sogenannte Intercellularsubstanz gäbe. Diese Controverse ist wohl nie zur Entscheidung zu bringen. Beides, Membran und Intercellularsubstanz, treten, hierüber ist kein Zweifel, erst

sekundär zwischen den Protoplasmaleibern der Zellen auf, müssen also beide für Produkte der Zelle, d. h. für etwas von ihr verschiedenes, angesehen werden. Dies berechtigt das Auseinanderhalten von Zelle und einer Substanz, die zwischen, resp. um die Zellen liegt. Confluieren nun die von jeder Zelle ausgeschiedenen Massen, indem sie eine gewisse Zeit flüssig bleiben, mit einander, so wird nichts zu Stande kommen, was einer jede Zelle besonders einkapselnden Membran gleich sieht; erhärten sie aber vorher, ehe sie confluieren, so besitzt jede Zelle eine Kapsel. Das letztere wird auch eintreten, wenn nach dem ersten Schub confluirender und nun festgewordener Kittmasse jede Zelle eine neue Portion ausscheidet; dieselbe kann mit der früheren nicht mehr confluieren, weil diese bereits fest ist, und mit der der benachbarten Zellen auch nicht mehr, weil sie von ihr durch die erstausgeschiedene Kittmasse getrennt ist. So muss jede Zelle eine eigene Kapsel erhalten oder mehrere solcher, wenn sich der Prozess mehrmals wiederholt. Es kann nun sehr wohl sein, dass das erstmalige Abscheidungsprodukt sich chemisch und morphologisch von den späteren unterscheidet; dann hat man auch das Recht, beiden getrennte Namen zu geben; wo dies aber nicht der Fall ist, ist auch eine Unterscheidung zwecklos. Genetisch gehören also gewiss viele, vielleicht alle Zellmembranen in dieselbe Kategorie wie die ungeformten Intercellularsubstanzen; praktisch müssen sie aber in manchen Fällen auseinandergehalten werden.

2) Die Zellen einer Grenzschicht scheiden auf ihrer freien Oberfläche eine Lage Zellkitt ab, der dann eine homogene oder geschichtete und dann gewöhnlich poröse Schicht bildet. Solche Häute nennt man Cuticularhäute, sie bestehen meist aus Chitin mit oder ohne Einlagerung von Kalksalzen und sind öfter gefeldert, wobei jedes Feld einer Grenzzelle entspricht.

3) Die flüssigen Intercellularsubstanzen erfüllen entweder die Maschenräume der Zellen, wenn diese mit einander verbunden sind, im anderen Fall bilden sie ein Vehikel (Serum oder Plasma), in welchem die Zellen frei schwimmen.

Bezüglich der Menge kommen gleichfalls grosse Verschiedenheiten vor. Bei dem Grenzgewebe z. B. ist dieselbe so gering, dass sie optisch unmittelbar nicht zum Ausdruck kommt. Man hat aber in neuerer Zeit an dem Silbersalpeter (in schwacher Lösung) ein Mittel gefunden, sie anschaulich zu machen, indem dieser den Zellkitt dunkel färbt. Auch lässt sich ihre Anwesenheit in solchen Fällen dadurch demonstrieren, dass Kalilösung von 35%, Barytwasser und Kalkwasser, beim Horngewebe

Schwefelsäure, ein Auseinanderfallen solcher Zellgewebe bewirken, was wohl kaum eine andere Erklärung zulässt als die: Diese Stoffe wirken auf einen zwischen den Zellen gelagerten Stoff energischer lösend ein, als auf die Substanz der Zelle selbst. Als extrem stehen diesem Verhalten der Intercellularsubstanz die Fälle gegenüber, in denen sie so an Masse zunimmt, dass die Zellen in ihr nur sporadisch vertheilt sind.

#### 4) Lehre von den Geweben.

##### § 50.

Indem bei vielzelligen Thieren die Zellen von gleicher Beschaffenheit durch Zellkitt mit einander enger als mit solchen von anderem Bau verkittet sind, entstehen die sogenannten „Gewebe“. Je nach Verhältniss und Beschaffenheit der beiderlei Constituentien (Zellen und Zellkitt), unterscheidet man folgende Gewebsarten:

A. Rindengewebe, besteht aus substantiell nicht verbundenen isodiametrischen, oder plättchen- oder cylinder- oder spindelförmigen Zellen mit sehr geringen Mengen Intercellularsubstanz verkittet. Dasselbe gliedert sich wieder in:

a) Epidermoidalgewebe, welches die äussere Bekleidung des Thierkörpers direct oder mittelst einer aufgelagerten Chitinhaut bildet. Bei den Wasserthieren sind die Zellen isodiametrisch oder cylindrisch, bei den Lufthieren, wo sie nicht durch eine Chitinhaut geschützt sind, plättchenförmig. An seiner Herstellung betheiligt sich entweder nur eine Zelllage oder mehrere; im letzteren Fall unterscheiden sich die tieferen Lagen häufig durch grössere Weichheit der Zellen und rundlichere Gestalt von den oberflächlicheren, bei denen die Zellen abgeplattet, fester und dichter verkittet sind; letzteres wird dann als Horngewebe bezeichnet, wenn es einen höheren Härtegrad erreicht. (Haare, Hufe, Nägel etc.). Eine eigene Abart des Epidermisgewebes ist die Chitinogenmembran der Gliederthiere; sie ist eine zusammenhängende Protoplasmaschicht mit regelmässig vertheilten Kernen, scheint also, wie auch aus Bildern an Embryonen hervorgeht, durch eine substantielle Verschmelzung eines einschichtigen Epidermiszellenlagers zu entstehen. Ihren Namen trägt sie davon, dass sie die Matrix der Chitinhäute ist.

b) Epithelialgewebe, unterscheidet sich wesentlich nur durch seine Lage als Auskleidung innerer Hohlräume von dem vorigen und geht an den Körperöffnungen allmählig in das erstere

über. Namentlich gering sind die Unterschiede zwischen beiden bei weichhäutigen Wasserthieren. Man kennt mehrschichtiges und einschichtiges Epithel; letzteres ist häufiger und dann entweder aus Cylinder- oder Flimmerzellen mit untermischten Becherzellen bestehend, oder aus plättchenförmigen, flach aufliegenden, mit ausgezackten Rändern zusammenstossenden Zellen gefertigt. Diese letztere Form kleidet die innere Oberfläche der Gefässe und Lymphräume aus, und wird Endothelgewebe genannt (siehe Gefässsystem). Eine weitere Abart des Epithelialgewebes ist das Drüsengewebe, dessen Zellen meist in einfacher Lage randweis verbunden sind und bald die Form von Cylinderzellen, bald von isodiametrischen Zellen besitzen, bald polygonal, bald kuglich sind.

### § 51.

**B. Muskelgewebe;** ein solches im eigentlichen Sinne des Wortes findet sich einmal bei niederen Thieren. Siehe z. B. das primäre Muskelgewebe von Hydra, Fig. 34. Hier sind isodiametrische kontraktile Zellen allseitig mit einander verkittet. Auch die sekundären Muskelzellen bilden ein eigentliches Muskelgewebe, dessen Fügung schon in Fig. 25 dargestellt wurde. Die Zellen sind alle selbständig und durch geringe Mengen von Zellkitt ziemlich fest verkittet. Die tertiären Muskelzellen bilden nicht immer ein eigentliches Muskelgewebe. Bei den höheren Thieren liegen sie frei eingebettet in eine zweite Gewebsart, das Bindegewebe, welches bald die Lücken füllt, bald die einzelnen Muskelfäden zu primären, sekundären, tertiären in Bündeln zusammenfasst und in der Zugsrichtung der Faser zu den Sehnen sich verdichtet. Ein eigentliches tertiäres Muskelgewebe findet sich dagegen z. B. im Herzen der höheren Thiere, wo irreguläre, einkernige, quergestreifte Muskelzellen mit meist zackigen Näthen zusammengreifen und durch geringe, aber

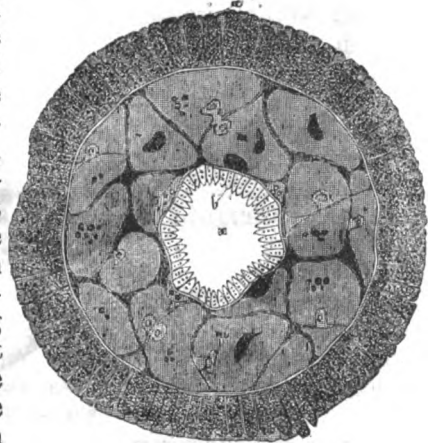


Fig. 34. Querschnitt durch einen Süßwasserpolypen: a) Epidermis; b) Epithel der Nahrungshöhle; m) Muscularis aus primärem Muskelgewebe.

gering, aber

mittelst Silbersalpeter deutlich nachweisbare Mengen von Zellkitt mit einander verbunden sind, siehe Fig. 35 A. Eine andere, zwischen den Eingeweiden niederer Thiere häufig vorkommende Form von tertiärem Muskelgewebe ist das „retikuläre“, (Fig. 35 B). Hierbei sind multipolare, quergestreifte Muskelzellen

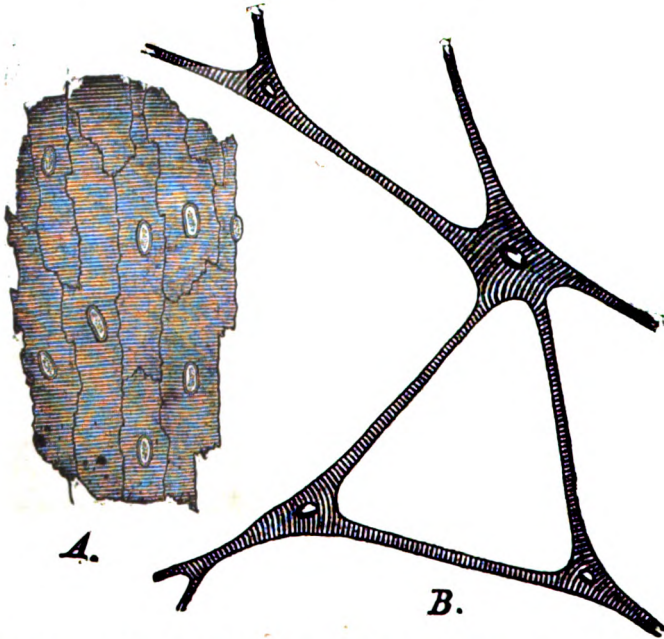


Fig. 35. A) Muskelgewebe des Kaninchenherzens (nach Eberth).  
B) Muskelgewebe am Eierstock der Fleischfliege.

nach Art der Bindegewebszellen mit einander substanziiell verschmolzen und bilden ein Maschenwerk, dessen Lücken von anderen Gewebsarten (Fettkörpern), eingenommen sind.

### § 52.

C) Bindegewebe; dies zeigt die grössten Mannigfaltigkeiten:

1) Das primäre Bindegewebe (zellig - blasiges Bindegewebe Leydig's), wie es bei den niederen Thieren oft die Hauptmasse des Körperparenchyms bildet (soweit dies nicht aus kontraktile Elementen besteht) hat ganz den Bau des primären Muskelgewebes, dem es vielleicht auch in funktioneller Beziehung nahe steht; grosse isodiametrische, selbständige Zellen mit wandständigem Kerne sind durch wenig Zellkitt verbunden.



Eine Modifikation ist das Fettkörpergewebe der Insekten, dessen grosse Zellen reich an Fettkörnchen und durch wenig Zellkitt zu lappigen Massen verbunden sind, die, zahlreiche Anastomosen bildend, die Lücken der übrigen Gewebsarten durchziehen, indem sie sich mit ihnen verfilzen.

Die übrigen Bindegewebsarten sind alle ausgezeichnet durch reichlichere Mengen von Intercellularsubstanz. Das Verhalten der beiden Constituentien begründet folgende Eintheilung:

2) Sekundäres Bindegewebe, aus freien substanziell nicht verbundenen Zellen zusammengesetzt. Je nach der physikalischen Beschaffenheit der Intercellularsubstanz unterscheidet man:

a) Zellkitt flüssig: Ernährungsflüssigkeiten (Blut, Lymphe, Chylus). Der Zellkitt trägt den Namen Plasma. Dieses ist durch seinen Gehalt an Fibrinogen der Gerinnung fähig; der nach diesem Akt noch flüssig bleibende Theil des Plasmas wird Serum genannt. Die im Plasma frei schwimmenden Zellen tragen den Namen Blut- (resp. Lymph- oder Chylus-) körperchen und sind bald kontraktile (weisse Blutkörperchen), bald nicht kontraktile (rothe Blutkörperchen).

b) Zellkitt fest, häufig Kapseln um die Zellen bildend: Knorpelgewebe. Eine Mittelform zwischen ihm und dem primären Bindegewebe bildet das Gewebe der Knorpel niederer Thiere (s. F. 36), und das ganz ähnliche der Chorda dorsalis (siehe bei Knorpelsystem), das aus grossen Zellen und mässigen Mengen starren Zellkittes besteht; wir können diese Form primäres Knorpelgewebe („Zellenknorpel“ Leydig's) nennen. Als sekundäre Form sind zu bezeichnen die Knorpel der höheren Thiere, bei denen grössere Mengen von Zellkitt sich zwischen die Zellen lagern. Die Zellen sind rund bis oval, zeigen in ihrer Gruppierung, die bald locker, bald nesterartig ist, die Spuren ihrer Vermehrung durch Theilung,

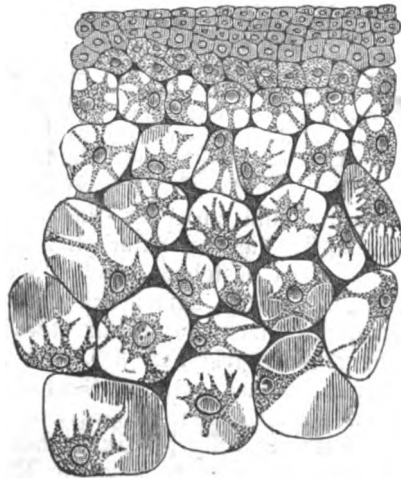


Fig. 36. Querschnitt durch den Kiefernknorpel einer Schwimmschnecke (*Pterotrachea*) (nach Boll).

und wo der Zellkitt Kapseln bildet, kommt häufig die bei Fig. 37 A deutliche Anordnung zu Stande, auf welche sich die Lehre von der endogenen Zelltheilung stützt. Der Zellkitt ist entweder homogen, vom Aussehen eines mattgeschliffenen Glases und kann

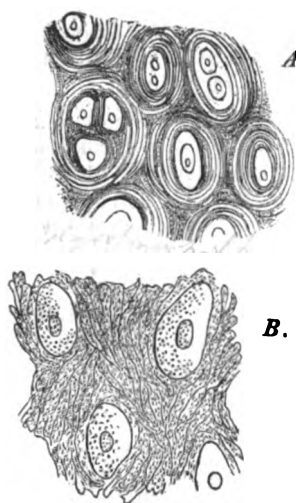


Fig. 37. A) Hyaliner Knorpel, dessen Intercellularsubstanz durch chloresaures Kali und Salpetersäure in kugelschalige Zellbezirke zerlegt ist. B) Faserknorpel.

durch Reagentien in kugelschalige Zellbezirke zerlegt werden (s. Fig. 37 A) (dieser „ächte“ oder „hyaline“ Knorpel sieht milchweiss aus); oder der Zellkitt ist fasrig körnig zerfallen (Fig. 37 B), die Fasern meist elastischer Natur, der „Faserknorpel“ der Autoren, und schon für das blosse Auge an seiner gelblichen Farbe kenntlich. Die tertiäre Form des Knorpelgewebes ist der ossificirte Knorpel, wie er in dem Knochen system, namentlich der niederen Wirbelthiere, gefunden wird. Die Kalksalze sind entweder als krümelige Massen in den Zellkitt eingesprengt, oder bilden Netze zwischen, oder Kapseln um die Zellen.

3) Tertiäres Bindegewebe: Hier sind die Zellen multipolar, meist mit ihren Ausläufern mehr oder weniger vollständig zu einem Netzwerk verbunden, in dessen Maschen reichliche Mengen von Zellkitt liegen. Die Ausläufer sind entweder alle mit denen der benachbarten Zellen verknüpft; dies ist namentlich der Fall, wenn ihre Zahl gering ist; oder es bestehen daneben viele, die frei endigen. Mitunter trifft man auch, namentlich bei niederen Thieren, Formen, bei denen die Anastomosen der sternförmigen Zellen ganz, oder fast ganz fehlen (siehe Fig. 38), und endlich Combinationen zwischen sekundärem und tertiärem Bindegewebe, wo zwischen Bindegewebszellen Knorpelzellen eingestreut sind.

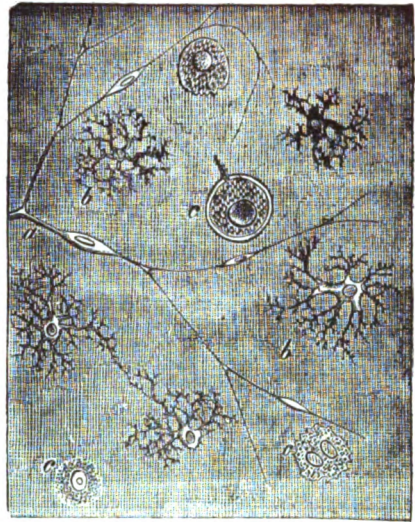
Auf Grund der physikalischen Beschaffenheit der Intercellularsubstanz lassen sich folgende Modifikationen unterscheiden:

a) Zellkitt fast flüssig, eine sulzige Masse bildend, Gallertgewebe; findet sich bei Wirbellosen und Wirbelthieren; bei letzteren besonders in den tieferen Schichten der Cutis, bei Embryonen und Wasserthieren, dann im Glaskörper des Auges; Zellen bald sehr vielstrahlig, bald nur mit wenig Ausläufern.

b) Zellkitt fest und dann fast immer faserig zerfallen; nach der Natur dieser Fasern unterscheidet man das gewöhnliche „fibrilläre“ Bindegewebe, dessen Fasern aus leimgebendem Stoff bestehen, und das „elastische“ Gewebe, wenn die Fasern elastischer Natur sind. Diese beiden Sorten sind aber nur in wenigen Fällen rein ausgeprägt, da fast alles fibrilläre Bindegewebe elastische Fasern beigemischt enthält und umgekehrt auch alle möglichen Mischungsverhältnisse vorkommen. Die Zellen sind meist spindelförmig, und dann besonders die zwei Endausläufer stark entwickelt (siehe Fig. 39.); oft sind auch seitliche Fortsätze deutlich, die Zellen dabei bald einkernig, bald mehrkernig. Früher hieß man die Zellen Bindegewebskörperchen und nach neueren Forschern wären die Fasern der

Intercellularsubstanz die lang ausgezogenen End-

schwänze dieser Zellen, was von Anderen bekämpft wird. Es gilt von diesem Streit dasselbe, was oben pag. 42 von dem Streit über Zellmembran und Intercellularsubstanz gesagt wurde, chemisch und morphologisch haben wir die Fibrillen und die Bindegewebskörperchen auseinander zu halten; geneigt zu nicht zu zweifeln, dass die ersteren ein Produkt der letzteren sind. Ob sich das noch in einem innigeren Zusammenhang verbindet oder nicht, kann örtlich verschieden sein. Ueber das, dass sich B. am T. selbst nicht



F. 38. Gallertgewebe der Cutis einer Schwimmschnecke (*Pterotrachea*) (nach Boll.) a) Nerv; b) verästelte Bindegewebszellen; c) unverästelte, bald mit, bald ohne Membran.

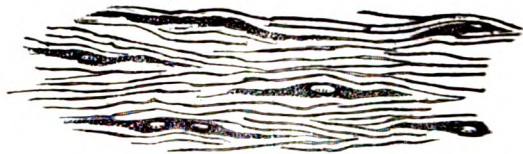


Fig. 39. Fibrilläres Bindegewebe.

in Müller'scher Lösung demonstrieren lässt, folgt nicht, dass er z. B. bei den Sehnen noch besteht; deswegen scheint es mir einseitig, daraus den Gegenstand einer prinzipiellen Debatte zu machen. Ich füge diese Bemerkung absichtlich diesem Handbuche ein, weil solchen Controversen von Anfängern häufig ein zu hoher Werth beigelegt wird und dadurch Verwirrungen entstehen.

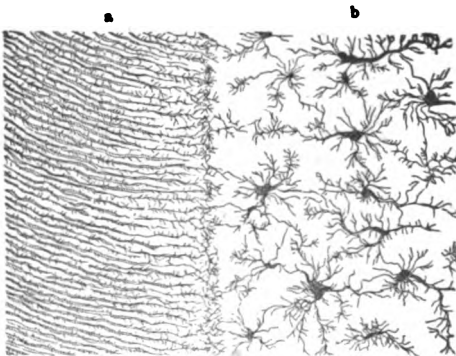


Fig. 40. Zahnschliff: a) Elfenbeinsubstanz mit den Zehnröhrchen. b) Knochenüberzug oder Cement des Zahns.

c) Zellkitt verkalkt: Knochengewebe. Die Zellen (Knochenkörperchen), sind entweder isodiametrisch bis spindelförmig im ersten Knochengewebe, (siehe Fig. 40 b.), oder zu langen Fäden (den sogenannten Elfenbeinröhrchen) in der Elfenbeinsubstanz, substantia eburnea, der Zähne ausgezogen, Figur 40 a. Im ersteren Fall bestehen sie entweder aus einem körnigen Protoplasma mit

Kern, oder der Zelleib ist verschwunden und durch Luft ersetzt (das letztere gilt aber sicher nicht, wie Klebs meint, für alle Knochenkörperchen, denn an frischen unverletzten Knochen kleiner Thiere kann man sich leicht vom Gegentheil überzeugen, sondern nur von den pneumatischen Knochen der Vögel; die Luft soll nach Klebs Kohlensäure sein). Die Kalksalze sind optisch nicht gesondert wahrnehmbar, scheinen also eine wirkliche, chemische Verbindung mit der aus Collagen bestehenden Intercellularsubstanz eingegangen zu haben (die alte Ansicht, als sässen die Kalksalze in den Knochenkörperchen, ist längst widerlegt). Die Menge der Kalksalze ist verschieden; bei dem aus kohlensaurem Kalk bestehenden Knochengewebe niederer Thiere, z. B. der Echinodermen, Corallen etc., viel bedeutender, als bei dem Knochengewebe der Wirbelthiere. Dann bestehen auch wesentliche morphologische Unterschiede; das Kalkgerüste der Echinodermen ist ein Maschenwerk von Kalkbälkchen oder durchlöcherten Blättchen, zellige Elemente können nicht nachgewiesen werden; es scheint, als ob hier der Kalk die organische Substanz verdrängt hätte und diese nur noch die Lücken des Kalknetzes ausfülle.

Die verschiedenartige Natur der Zellen bedingt die Aufstellung einiger weiterer Bindegewebsarten.

d) Zellen mit Fetttropfen erfüllt, Fettgewebe; diese Metamorphose betrifft aber nie alle Zellen, sondern nur eine wechselnde Zahl derselben; das Fett ist im lebenden Thier wohl immer fleischig und die nadelförmigen Fettkrystalle treten erst nach dem Tode auf.

e) Von kontraktilem Bindegewebe kann man bei allen mit der Fähigkeit des Farbenwechsels ausgestatteten Thieren, (Reptilien, Fischen, Cephalopoden etc.) reden; hierbei sind jedoch nie alle Zellen des Gewebes kontraktile und die kontraktilen zeichnen sich durch bedeutendere Grösse, Erfüllung mit Pigment und ihre zahlreichen vielgestaltigen Ausläufer vor den zwischen ihnen liegenden gewöhnlichen Bindegewebszellen aus.

### § 53.

D. Nervengewebe: Wie aus dem bei den Nervenfasern Gesagten hervorgeht, ist — wenigstens bei den höheren Thieren — jeder von der Peripherie zum Centrum oder umgekehrt ziehende, sich verästelnde Nervenfasern in dem Sinn ein Gewebe, dass er aus mehreren substanzuell verschmolzenen Bildungszellen zusammengesetzt ist; indem er sich schliesslich noch in substanzuelle Verbindung mit centralen und peripherischen Nervenendzellen setzt, entsteht ein Gewebe aus heteromorphen Zellen, die nicht durch Zellkitt, sondern durch ihre eigene Substanz in Continuität sind. Eine höhere Potenzirung dieses bei kleinen niederen Thieren zu Recht bestehenden Sachverhaltes kommt dadurch zu Stande, dass sich einmal grössere Mengen centraler Nervenzellen zusammenlegen, und zweitens eine grössere oder geringere Zahl von Nervenfasern, die wenigstens streckenweise den gleichen Weg einhalten, sich zu Nervenfaserbündeln zusammenlegen.

Das Ganglienzellen- oder centrale Nervengewebe besteht aus Ganglienzellen, locker zusammengehalten durch eine eigenthümliche körnigfasrige Masse, über deren Natur noch gestritten wird; während die einen sie für eine Art Zellkitt, oder, da man häufig Kerne darin findet, für eine Art Bindegewebe ansehen, erklären sie andere (namentlich Besser und Arndt) für reizungsfähiges Protoplasma; in den Handbüchern figurirt sie unter dem Namen Neuroglia.

Das peripherische Nervengewebe zeigt um oder zwischen den neben einander laufenden Fasern entweder echtes Bindegewebe als einschneidende Masse, oder eine kernführende Substanz,

welche, soweit sie die einzelnen Fasern einschleidet, Neurilemma genannt wird.

Die peripherischen Nervenendzellen liegen meist vereinzelt zwischen anderartigen Zellen, bilden also kein eigentliches Gewebe; nur in den elektrischen Organen, durch welche sich manche Fische auszeichnen, kommt es innerhalb eines aus Bindegewebe bestehenden Fachwerkes zu grösseren flächenhaften Ausbreitungen eines reizungsfähigen Protoplasmas, in welchem sich aber keine isolirten Zellen mehr unterscheiden lassen, sondern nur noch Kerne; wahrscheinlich hat man es mit einer substanzialen Verschmelzung von Nervenzellen zu thun, (siehe später bei den Organen des Nervensystems).

### § 54.

**E. Cuticulargewebe:** Hierunter versteht man erhärteten Zellkitt ohne Zellen. Nicht alle Thiere weisen dieses Gewebe auf. Am verbreitetsten ist es bei den Gliederthieren und zwar einmal als Grenzsicht des Körpers, wo es immer mehrschichtig und von deutlichen Porenkanälen durchsetzt ist, auch häufig gefeldert, entsprechend den Zellen, durch deren Absonderung es geliefert ist. Ferner findet es sich bei ihnen als Auskleidung innerer Hohlräume und zwar des Darms, theilweise mehrschichtig, dann besonders der Luftkanäle (Tracheen), wo es, einschichtig und mit meist spiralartigen Erhöhungen versehen, das Aussehen der Spiralgefässe der Pflanzen wiederholt.

In primärer Form ist das Cuticulargewebe organischer Natur, und zwar dann wohl meist aus Chitin, seltener aus Elastin bestehend; in sekundärer Form, wo es mit mehr oder weniger optisch differenter, anorganischer Materie (Kalksalzen) imprägnirt ist, bildet es das Schalengewebe der Gliederthiere und

Mollusken. Als eine Form des Cuticulargewebes hat man die sogenannten Glashäute angesehen, welche an der Basis der Epithelien, namentlich des der Drüsen angeführt werden und durch eine doppelte Contur deutlich zum Ausdruck kommen. Man sieht jedoch oft genug Zellenkerne in sie eingesprengt und nach neueren Untersuchungen (besonders von Boll) scheint mindestens ein Theil derselben aus der Kategorie des zellenlosen Cuticulargewebes gestrichen und das der Lehre von den Glashäuten zu Grunde liegende optische Verhalten dahin gedeutet werden zu müssen, dass ein



Fig. 41. Durchbrochener Zellenkorb um die Drüsenläppchen der Thränen-drüse (nach Boll).

korbartiges Netz sehr flach gedrückter Bindegewebszellen die Basis des Drüsenepithels umgibt. Einen solchen Korb siehe Fig. 41. Doch ist immer die Möglichkeit, dass es wirkliche zellenlose Glashäute da und dort gibt, vorläufig noch nicht in Abrede zu ziehen. Das chemische Material der Glashäute scheint meist elastischer Natur zu sein.

### 5) Lehre von den Schichten und den Schichtengruppen. Stratigraphie des Thierkörpers.

#### § 55.

Es ist ein allgemeines morphologisches Gesetz: Jeder Naturkörper, welcher einen Stoffwechsel mit den ihn umgebenden Medien unterhält, zeigt die Erscheinung der concentrischen Schichtung. Dieses Gesetz, das von dem concentrisch geschichteten Erdkörper, dem mit einer Oxydationsschicht sich bedeckenden Metallstück, dem an der Oberfläche verwitternden Krystall ebenso gut gilt, als von der concentrisch geschichteten Zelle, findet seinen ausgedehntesten Wirkungskreis in dem vielzelligen Thier- und Pflanzenleib, und zwar aus folgenden Gründen:

Jede lebendige Zelle unterhält einen Stoffwechsel mit den sie umgebenden Medien resp. ihren Nachbarn und ist zunächst in Folge dessen selbst ein concentrisch geschichteter Körper. Weiter lässt sich nun aber aufs überzeugendste darthun, dass die Hauptursachen der Zellmetamorphose in den chemisch-physikalischen Differenzen des Stoff- und Kräftenwechsels zu suchen sind, denen eine Zelle unterworfen ist. Weiter ist klar: Solche Differenzen müssen bei einem Conglomerate von Zellen mit Nothwendigkeit eintreten, sobald nicht alle Zellen unter gleichen chemisch-physikalischen Existenzbedingungen sich befinden. Ausbleiben werden sie nur, solange z. B. die von Hause aus gleich beschaffenen Zellen linear aneinandergereiht, oder in einer Fläche netzförmig verbunden oder mosaikartig verklebt sind; hier stehen natürlich alle Zellen sowohl zu ihrem Aufenthaltsmedium als zu ihren Nachbarn in ganz gleichen Beziehungen und dem entspricht eine dauernd gleichartige Beschaffenheit der Zellen. Solcher Beispiele finden sich unter den niederen Pflanzen zahlreiche. Sobald aber die Zellen sich so zusammenballen, dass ein Theil derselben von der Oberfläche, d. h. von der Berührung mit den Aufenthaltsmedien, ausgeschlossen ist, tritt eine Differenz in Stoff- und Kräftenwechsel zwischen den Zellen der Oberfläche

und denen im Centrum ein, was sofort zu morphologischen Differenzen führt. In vielen Fällen (thallophyte Pflanzen, dann beim gefässlosen Knorpel der Thiere) kommt es deshalb noch nicht zu einer eigentlichen Schichtung, sondern nur zu gradweise zunehmenden Unterschieden unter den Zellen von der Oberfläche gegen die Tiefe, siehe z. B. oben Fig. 36. Eine wirkliche Schichtung tritt bei den Gefässpflanzen und bei den Thieren auf, und zwar bei den letzteren durch folgenden Umstand.

Einer der Unterschiede, welche sich zwischen den Zellen der Oberfläche und denen der Tiefe beim Thiere ausbildet, ist die Differenz in der Contraktilität, die bei den oberflächlichen Zellen entweder ganz oder fast ganz erlischt, weil deren Protoplasma unter der energischen Einwirkung des Sauerstoffs der Umwandlung in Keratin oder Mucin anheimfällt. Jetzt geschieht folgendes: Die der Reizbarkeit verlustig gewordenen Zellen der Oberfläche verharren auf einer niederen, der Primärzelle näher stehenden Entwicklungsstufe, während für die anderen ihre Reizbarkeit die Ursache zu weitergehenden Formveränderungen wird; sie nehmen den Charakter des Prosenchymgewebes an und werden zu Spindel- oder Fadenzellen von exquisiter Contraktilität (Muskelzellen), deren Längendurchmesser immer parallel der Körperoberfläche liegt. Nach dem Charakter ihrer Zellen nennt man nun die oberflächliche Schicht Grenzschicht oder Epidermis, die tiefe Muskelschicht *Muscularis* (primäre Schichtungsstufe). Dasselbe tritt ein, wenn ein Zellklumpen im Innern hohl wird und in diesem Hohlraume irgend eine bewegte Flüssigkeit sich befindet, welche im Stande ist, mit den den Hohlraum begrenzenden Zellen einen Stoffwechsel zu unterhalten. Es bildet sich jetzt ein Gegensatz zwischen einer inneren Grenzschicht (Epithel) und der *Muscularis*.

Zu diesen zweierlei immer in bestimmter Position zu einander stehenden Schichten tritt nun meist eine Zwischenschicht aus folgenden Gründen. Bei den Contraktionen der *Muscularis* bildet sich zwischen ihr und der passiv sich verhaltenden Grenzschicht leicht eine Spalte, die sich, wo sie von geringer Ausdehnung bleibt, zunächst nur mit Interzellulärsubstanz füllt; sehr häufig aber drängen in sie ausserdem noch wandernde Zellen ein, die dann Veranlassung zur Bildung einer Bindegewebsschicht (Bindeschicht, *tela conjunctiva*) geben. So ist eine Dreieinigkeits von Schichten entstanden, deren jede einen andern Gewebscharacter hat und die deshalb sehr scharf von den andern geschieden sind (sekundäre Schichtungsstufe). Etwas abweichend gestaltet sich die Schichtung, wenn die



Grenzzellen eine Cuticula abscheiden; dann behalten entweder alle dahinter liegenden Zellen primären Character, oder fliessen zu einer Chitinogenmembran zusammen. So besteht die Organisationsstufe der Zweischichtigkeit aus einer Cuticularis und einer Cellularis (primäre Schichtungsstufe). Auf sekundärer Schichtungsstufe tritt an der Innenseite der Cellularis eine Muscularis hinzu. Die Ausbildung einer intermediären Binde-schicht ist selten und wenn Andeutungen von ihr vorhanden, so ist das nur an den Stellen, wo die Continuität der Muscularis unterbrochen ist. Die Elemente der Muscularis selbst heften sich immer direkt an die Chitinogenmembran.

Dieser Schichtung gehorcht nun nicht bloß der Thierkörper im ganzen, sondern sie wiederholt sich um alle innere Hohlräume unaufhörlich. Das letztere wird bei Gelegenheit der Schilderung der Systeme und Organe genauer dargelegt werden. Im Folgenden soll nur die Schichtung des Gesamthierkörpers und die Beschaffenheit der ihn zusammensetzenden Schichten und Schichten-gruppen erörtert werden.

#### § 56.

Die niedersten mehrzelligen Thiere, noch besser aber die Anfangsstadien der Entwicklung der höheren Thiere, zeigen die niederste Organisationsstufe bezüglich der Schichtung, die der Zweischichtigkeit; aussen Grenzschicht, innen ein Parenchym, das entweder aus formlosem Protoplasma oder aus Primärzellen besteht, welche allerdings noch nicht den Character von Muskelzellen haben. Dieser Character tritt erst deutlich zum Vorschein, wenn mit dem Auftreten einer Nahrungshöhle im Centrum des Leibes die Bedingung zur Bildung einer inneren Grenzschicht gegeben ist. In diesem Fall besteht dann der Thierkörper aus drei Schichten, einer äusseren und inneren Grenzschicht, welche an den zur Nahrungshöhle führenden Oeffnungen in einander übergehen, und dazwischen einer Muscularis, die in diesem Fall meist primären Characters ist (Organisationsstufe der Dreischichtigkeit). Die auf dieser Stufe verharrenden Geschöpfe nennt man Cölenteraten.

#### § 57.

Ein weiterer und zwar für die Organisation höchst folge-reicher Schichtungs-vorgang beruht auf einer concentrischen Spaltung der Muscularis in eine äussere (animale Muscularis) und eine innere (viscerale oder vegetative Muscularis), zwischen welche sich eine Schicht aus zunächst flüssiger Inter-cellular-

substanz mit Wanderzellen legt. Jetzt besteht der Thierkörper aus zwei Paaren von Schichten, jedes aus einer Grenzschiicht und einer Muscularis zusammengesetzt und concentrisch in einander steckend. Ein solches Paar nennt man eine Schichtengruppe.

Die äussere Schichtengruppe heisst Hautmuskelschlauch (Perisom), die innere Darmschlauch und für die sie trennende Flüssigkeitsschiicht habe ich den Namen Perigastrium vorgeschlagen.

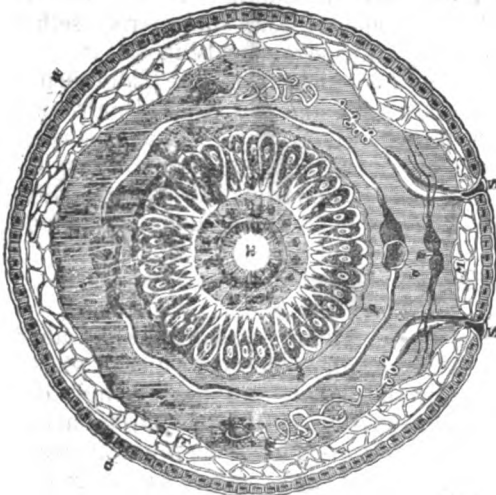


Fig. 42. Querschnitt feiner Nais: a) Epi-  
dermis; b) Epithel; M) animale Muscularis;  
m) vegetative Muscularis; p) Perigastrium;  
o) Centra des Blutgefässsystems; n) Quer-  
schnitt des Ganglienstrangs; W) Wasser-  
gefässe; S) deren Ausmündungen.

Der Zahl der Schichten nach kann man diese Organisationsstufe die der Fünfschichtigkeit nennen; da aber wichtiger als die Zahl der Schichten die Zerspaltung des Thierleibs in zwei Schichtengruppen ist (wie aus dem späteren noch deutlich erhellen wird), so trennt man die auf diese Organisationshöhe (oder darüber hinaus) gelangten Thiere als Darmthiere, Enterata, von denen, bei welchen diese Spaltung noch nicht erfolgt ist und die man

Coelenteraten nennt. Als einfachstes Schema für den Bau

der Enteraten diene der in Fig. 42 dargestellte (schematisch gehaltene) Querschnitt eines Süsswasserwurms.

### § 58.

Bis hieher ist nun der concentrische Bau des Organismus ziemlich ungestört erhalten, allein er erfährt jetzt aus zwei Ursachen eine Störung:

Einmal bestehen für das Perisom andere Stoffwechsel und namentlich auch andere Kraftwechselverhältnisse; dies äussert sich in differentem Wachsthum, wodurch zwar das

ursprüngliche concentrische Verhältniss nicht aufgehoben, aber in seiner Reinheit gestört wird.

Eine zweite Ursache sind die wandernden Zellen: So lange in den beiden Muskelschichten fest Zelle an Zelle liegt, sind sie auf das Perigastrium angewiesen; sobald aber bei der Fortentwicklung der Parenchymzellen zu sekundären und tertiären Muskelfasern sich Lücken bilden, dringen die wandernden Zellen durch und sammeln sich allmählig zwischen der Grenzschicht und der Muscularis (zuerst und am reichlichsten im Hautmuskelschlauch) an. Dort entsteht nun zwar zunächst eine neue, dem Gesetz der concentrischen Differenzirung gehorchende Schicht, die schon besprochene Bindschicht, allein im weiteren Verlauf füllen sich auch die Spalträume der Muscularis mit Bindegewebe und das ist mehr oder weniger eine Störung des concentrischen Baues.

Am Hautmuskelschlauch wird die Bindschicht Cutis, am Darmschlauch Sammthaut genannt.

Das Verhältniss der zwei Schichtengruppen ist folgendes:

An den natürlichen Oeffnungen, Mund, After etc., gehen die einander ihrem Gewebscharakter nach entsprechenden Schichten in einander über. Die Epidermis steht in continuirlichem Zusammenhang mit dem Epithel, die Cutis setzt sich direkt fort in die Sammthaut und die eine Muscularis in die andere. Die Schichtenfolge ist an jeder Schichtengruppe die gleiche: Grenzschicht, Bindschicht, Muscularis; jedoch geht diese Folge am Hautmuskelschlauch von aussen nach innen, am Darmschlauch von innen nach aussen.

Anm. Eine Zwischenstufe zwischen dieser und der vorhergehenden Schichtungsstufe ist der Zustand, in welchem nur der Hautmuskelschlauch eine Bindschicht besitzt, während sie dem überhaupt in der Schichten-Entwicklung immer etwas hinter dem Hautmuskelschlauch zurückbleibenden Darmschlauch noch fehlt. Man kann deshalb für diese Organisationsstufe nur bedingterweise das Wort Siebenschichtigkeit gebrauchen.

### § 59.

In Folgendem sollen nun kurz die näheren Verhältnisse der einzelnen Schichten und Schichtengruppen erörtert werden.

a) Die Epidermis, Oberhaut, besteht nur aus einerlei Gewebe und zeigt weitere Schichtungsgrade — in die Hornschicht (stratum corneum) und Schleimschicht (str. Malpighianum), in der schon früher angegebenen Weise — nur bei den Luftthieren. Es treten in sie keine Gefässe ein, wohl aber hat man, entgegen der bisherigen Ansicht, die Epidermis sei nervenlos, neuerdings

feinste Nervenfasern in sie eintreten sehen. Ihre Verbindung mit der Cutis ist eine fixe, d. h. keine Verschiebung gestattende, wird aber durch Fäulniss sehr leicht gelöst, so dass sie sich in Fladen abziehen lässt.

b) Die Cutis oder Lederhaut (so genannt, weil sie durch Gerbstoff in Leder übergeführt wird) besteht aus Bindegewebe, durchzogen von zahlreichen Nerven und Gefässen und birgt da, wo entwickeltere Epidermisorgane sich vorfinden, auch kontraktile Elemente, die aber auf sekundärer Stufe stehen bleiben. Ihre Verbindung mit der unterliegenden Muscularis ist selten eine fixe, sondern gestattet oft eine sehr erhebliche Verschiebung. Namentlich ist dies der Fall bei höheren Wirbelthieren, wo sie sich in Falten aufheben lässt. Dies ist bedingt durch einen neuen Schichtungsakt: Der der Muscularis aufliegende innerste Theil der Bindschicht besteht aus einem sehr weichen zugigen Bindegewebe, das man Unterhaut-Zellgewebe, oder subcutanes Zellgewebe nennt. Diese Schicht ist ausserordentlich geneigt zur Umwandlung in Fettgewebe, sobald die physiologischen Bedingungen zur Fettbildung gegeben sind, und wird auch wohl Panniculus adiposus genannt. Im Gegensatz hiezu ist das Bindegewebe der Cutis im engeren Sinn sehr fest, straff, seine Fibrillen kreuzweis verflochten, sehr fettarm, dagegen reicher an Blutgefässen und Nerven. Sobald sich, was aber nur bei den warmblutigen Wirbelthieren der Fall ist, die später zu schildernden Hautpapillen entwickeln, spricht man von einer dritten, zwischen Epidermis und Cutis im engeren Sinn liegenden Schicht, dem Stratum papillosum oder Papillarkörper. Alle diese Schichten der Cutis stehen aber in innigem Verband und gehen ganz allmähig in einander über.

Der Umstand, dass bei den höheren Wirbelthieren Epidermis und Cutis durch ihre festere Vereinigung untereinander und ihre lockere Verbindung mit der Muscularis ein morphologisches Ganze bilden, ist Veranlassung, dass man für die zwei oberflächlichen Schichten eine zusammenfassende Bezeichnung hat: äussere Haut, Derma, oder auch allgemeine Körperbedeckungen, Integumenta.

Dass nicht allen Thieren eine Cutis zukommt, erhellt wohl schon aus dem früher Gesagten; bei sehr vielen Cölenteraten liegt die Epidermis unmittelbar, oder nur durch eine Glashaut getrennt, auf der Muscularis. Bei den meisten Mollusken kann man auch noch kaum von einer Cutis reden, die Muskelfasern treten bis zu der Epidermis heran, unter ihr ein oft sehr inniges Flechtwerk bildend, dessen Zwischenräume dann freilich von

Bindegewebe erfüllt sind. Wo dagegen Schalen auf dem Körper aufliegen, ist wieder zwischen Epidermis und Cutis ein deutlicher Unterschied. Bei den Gliederfüßlern, wo die Grenze des Körpers durch eine Cuticula gebildet wird, ist ebenfalls eine scharfe Scheidung zwischen Epidermis und Cutis nicht mehr vorhanden. Die erstere ist zu einer Chitinogenmembran geworden, die sich ganz allmählig in das Bindegewebe fortsetzt, welches auch zwischen die Elemente der Muscularis hineingreift, während andererseits die Muskelfäden direkt an die Matrix der Cuticula herantreten.

### § 60.

c) Die einfache Muscularis der Cölenteraten besteht nur aus Muskelgewebe und zwar entweder aus primärem (siehe oben Fig. 33) oder, wie bei den Anthozoen aus sekundärem, und dann lassen sich deutlich zweierlei Verlaufsrichtungen der Fasern unterscheiden, die einen Zerfall in zwei Schichten bedingen, eine äussere Ringmuscularis und eine innere Längsmuscularis.

Bei den Enteraten müssen die beiden Muskelschichten gesondert besprochen werden.

a) Muscularis des Perisoms, auch animale Muscularis genannt, besteht, wo sie genügend scharf von der des Darms getrennt ist, fast immer aus tertiärem (quergestreiftem, willkürlichem) Muskelgewebe, dessen Lücken erfüllt sind von Bindegewebe und durchzogen von Nerven und Gefässen. Bezüglich der Richtung des Faserverlaufs zeigen namentlich die Mollusken keinerlei Regelmässigkeit; die Fasern durchkreuzen sich nach allen Richtungen. Bei den gegliederten Thieren treten dagegen mehr oder weniger deutlich zwei oder drei bestimmte Faserungsrichtungen auf: eine Ringmuscularis, welche, wenn sie einfach ist, immer nach aussen liegt; ist sie doppelt, so findet sich eine zweite nach innen am Perigastrium; ferner eine Längsmuscularis nach innen zu. Diese Lagen sind bald ebemässig entwickelt, bald überwiegt die eine oder andere. Hierzu kommt dann noch häufig eine Lage diagonaler Fasern in gekreuzter Anordnung, eine Kreuzmuscularis. Diese verschiedenen Faserarten bilden bald zusammenhängende Schichten, bald sind sie nur auf bestimmte Stellen eingeschränkt. Die Muscularis der Säuger zeigt z. B. folgende Schichtung: Die Grundlage bildet eine Längsmuscularis, die wohl am Hals und Schwanz, nicht aber am Rumpf zusammenhängt, sondern hier durch eine breite Lücke rechts und links in die Längsmuskeln der Wirbelsäule und die geraden Bauchmuskeln mit ihren Fortsetzungen

am Hals und in der Beckenöffnung getrennt ist. Ausgefüllt werden die beiden seitlichen Lücken durch eine doppelte, sich kreuzende Lage diagonaler Muskeln (Kreuzmuscularis), welche seitlich die Bauchwand und mit den Rippen die Brustwand bilden. Die Ringmuskelschicht besteht nur aus zwei Gürteln, dem Schulter- und dem Beckengürtel. Endlich findet sich im Bereich des Bauches zu innerst noch eine Ringmuskellage, welche die Bauchwand verstärkt. Hiezu kommt dann, aber nicht bei allen gleich entwickelt, eine ganz oberflächliche, an die Haut sich anheftende Faserlage, deren Laufrichtung andeutet, dass sie der Ringmuscularis angehört und die man als Hautmuskellage bezeichnet; sie ist besonders stark entwickelt bei den sich kugelnden Thieren, wie dem Igel. Ueber den Zerfall der Muscularis in Muskeln siehe bei dem Abschnitt über die Organe.

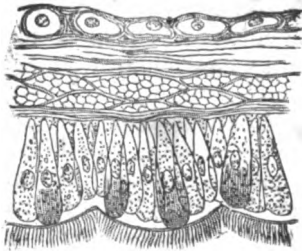


Fig. 43. Durchschnitt durch die Darmwand einer Gartenschnecke (nach Leydig). Oben das aus cylindrischen Flimmerzellen bestehende Epithel, das auf einer Glashaut aufsitzt. Darunter die Ringmuscularis, dann die Längsmuscularis, zu unterst Ueberzug aus primärem Bindegewebe.

lage ist oft stellenweise sehr zart oder in Längsbänder aufgelöst (z. B. am Dickdarm des Menschen in deren drei) oder, wie bei vielen Gliederthieren, so beschaffen, dass ihre Fasern ein den Darm umspinnendes Netzwerk bilden. An den Ausstülpungen des Darmkanals (Magen, Kropf etc.) tritt zu den Längs- und Ringfasern meist noch eine Kreuzmuscularis, dicht unter der Schleimhaut.

Die Darmmuscularis besteht entweder nur aus Muskelgewebe, wie bei fast allen niederen Thieren oder, wie bei den höheren, noch aus Bindegewebe. Dieses letztere kommt aber nie zu der

β) Muscularis des Darmschlauchs, auch vegetative Muscularis genannt. Sie fehlt am Darm mancher niederen Thiere (Salpen, kleinen Acarinen etc.) ganz oder wenigstens stellenweise, so dass der Darm dann nur aus einer Glashaut und dem Epithel besteht. Wo sie vorhanden, was von allen höheren Thieren gilt, besteht sie der Hauptsache nach aus zwei Lagen, nach innen einer Ringmuscularis, nach aussen einer Längsmuscularis (siehe Fig. 43); die Schichtenfolge ist also gleichsinnig wie im Hautmuskelschlauch, insofern die Ringfasern der Grenzzellenschicht näher liegen, als die Längsfasern. Die Ringfaserlage ist am Darm die constanteste und geschlossenste. Die Längsfaser-

mächtigen Entwicklung wie an der animalen Muscularis, daher kommt es auch nur in wenigen Fällen (am Muskelmagen der Vögel) zu eigentlicher Muskelbildung. Bezüglich des Gefässreichthums ist anzumerken, dass derselbe ebenfalls nicht so bedeutend ist, wie bei der Muscularis des Hautmuskelschlauchs. Ein reichlicheres Gefässgeflecht findet sich bei den Wirbelthieren in der zarten Bindegewebslage zwischen den Längs- und Ringmuskeln. Ebendasselbst hat man auch neuerdings ein mikroskopisch feines, gangliöses Nervengeflecht, den Plexus myentericus, nachgewiesen.

Das Muskelgewebe des Darms ist nicht überall von gleichartigem Charakter. Für die höheren Thiere gilt als Regel, dass es von sekundärer (glatter) Beschaffenheit ist, doch ist es nach Leydig bei manchen Fischen quergestreift (also tertiär); bei den Vögeln gilt dasselbe von einigen Abschnitten, z. B. von der Kloake; den Muskelmagen derselben setzt eine Mittelform zwischen glatten und quergestreiften Fasern zusammen.

Was das Volumen betrifft, so halten sich — abgesehen natürlich von der minder flächenhaften Ausdehnung — bei niederen Thieren die beiderlei Muskelschichten annähernd das Gleichgewicht; bei den höheren Thieren überwiegt die animale Muscularis in höchst bedeutendem Maasse über die vegetative in Bezug auf das Dickewachsthum. Der massiven, in Muskeln gespaltenen und vom Skelet durchsetzten Muscularis des Hautmuskelschlauchs gegenüber, ist hier die Muscularis des Darms eine verhältnissmässig dünne Haut und nur an dem Muskelmagen der Vögel steigert sich der Dickedurchmesser erheblich.

Ein weiterer Unterschied besteht bezüglich des Längewachsthums. Bei den meisten Würmern und manchen andern Wirbellosen sind Hautmuskelschlauch und Darmschlauch gleich lang, verhalten sich also genau concentrisch. Bei den höheren Thieren, und schon bei vielen Wirbellosen, überwiegt dagegen das Längewachsthum des Darms und damit auch das seiner Muscularis weit (mitunter bis zum zwanzigfachen) über das des Hautmuskelschlauchs, so dass der Darm gezwungen ist, sich im Perigastrium aufzuknäueln; dieses Missverhältniss in der Länge ist im allgemeinen bei den pflanzenfressenden Thieren grösser als bei den Fleischfressern.

### § 61.

d) Die Bindschicht oder Sammthaut (tela conjunctiva) des Darms, welche der Cutis des Hautmuskelschlauchs

entspricht, tritt entwicklungsgeschichtlich später auf als die letztere und erreicht nie die Entwicklungshöhe und Mächtigkeit derselben. Bei den niederen Thieren ist sie fast durchweg vom Charakter einer Glashaut, ohne nachweisbare zellige Elemente. Bei den Wirbelthieren dagegen ist sie eine Bindegewebsschicht von zartem Gefüge, durchzogen von zahlreichen Blut- und Lymphgefäßen und zeigt auch insofern ein ähnliches Verhalten wie die Cutis, als ihr der Muscularis aufsitzender Theil weicher und zugiger Natur ist, so dass sie sich auf der Muscularis verschieben lässt und bei Zusammenziehung der letzteren sich falten kann. Dieser lockeren Schicht hat man den Namen Unterschleimhautgewebe (tela submucosa, submucöses Zellgewebe) gegeben.

Was den Gewebsscharakter betrifft, so besteht diese Schicht entweder ganz aus Bindegewebe und Gefäßen, oder — und das ist bei den Wirbelthieren ein sehr häufiges Vorkommen — es sind in sie kontraktile Elemente (meist glatte Fasern) eingestreut; besonders ist das der Fall in den von der Sammthaut sich abhebenden Darmzotten und Falten und am Grund der schlauchförmigen Darmdrüsen; sie bilden dort eine förmliche Schicht (Muscularis der Schleimhaut). Von Nerven hat man neuerdings mit Bestimmtheit mikroskopisch-feine Nervenendnetze in der submucösen Schicht nachgewiesen, ganz entsprechend dem oben-erwähnten Plexus myentericus.

### § 62.

e) Die Epithelschicht des Darms ist eine Grenzcellenlage, welche gefässlos und — abgesehen davon, dass in der Mundhöhle zwischen den Epithelzellen die Geschmackszellen (zu Nervenendzellen umgewandelte Epithelzellen) liegen — auch nervenlos ist. Fast nie behält übrigens das Epithel durch die ganze Erstreckung des Darms denselben Charakter. Bei den höheren Thieren ist es meist im Anfangstheil ein geschichtetes Plattenepithel, das am Magen in Cylinderepithel übergeht. Bei den zusammengesetzten Mägen der Säugethiere tragen auch noch die ersteren Magenabtheilungen eingeschichtetes, sogar verhorntes Plattenepithel. Bei den Batrachiern dagegen besitzt der Anfangstheil des Darmkanals ein Flimmerepithel, bei einigen niedersten Wirbelthieren (Amphioxus, Petromyron) flimmert der ganze Darmkanal zeitlebens und bei andern (Rochen und Haien), während des Fötallebens. Bei den wirbellosen Thieren trifft man mitunter ebenfalls in der ganzen Ausdehnung des Darms Flimmerpithel (Würmer, Stachelhäuter, Mollusken) oder einen



Wechsel zwischen Flimmer- und Cylinderepithel, oder isodiame- trischen Zellen. Dann kommen bei den Gliederfüßlern Stellen (z. B. der Schlund, Saugmagen, Kaumagen etc.) vor, an denen das Epithel fehlt, entweder in Folge nachträglicher Abstossung, oder durch Auseinanderweichen.

Das Epithel sitzt immer fest d. h. unverschieblich auf der Sammthaut des Darms auf und desshalb hat man diesen zwei Schichten zusammen ebenso einen Gesamtnamen gegeben, wie der Epidermis und Cutis, nämlich den Namen Schleim- haut (tela mucosa, auch kurzweg bloß Mucosa), wegen ihrer stets schleimigen Beschaffenheit.

Auch das Epithel produziert mitunter auf seiner freien Ober- fläche eine Cuticularschicht; am häufigsten ist dies bei wirbellosen Thieren, und zwar fällt diese Schicht am Anfang und Endabschnitt des Darms stärker aus als im Mitteldarm, dem sie häufig ganz fehlt; am ersteren entstehen namentlich durch lokale Verdickung öfters zahnartige Gebilde. Ein ganzes Skelet bildet diese Cuticula in den Mägen der höheren Krebse. Bei den Wirbelthieren kann man eigentlich nur im Muskelmagen der Vögel, namentlich der körnerfressenden, von einer Cuticula sprechen, wenn man es nicht vorzieht, diese Schicht ein ver- horntes Drüsensekret zu nennen, da das Epithel, dem sie auf- sitzt, zahlreiche Drüsen besitzt, welche wir wohl als die Produ- zenten der Hornschicht ansehen müssen.

### § 63.

f) Das Perigastrium zeigt wohl unter allen Schichten des Thierkörpers die mannigfachsten Modificationen und die weitestgehende Sonderung seiner Gewebsbestandtheile. Es kommt natürlich nur den Darmthieren zu und liegt dann zwischen Darmkanal und Hautmuskelschlauch, die Trennung dieser beiden Schichtengruppen bewirkend. Seinem ursprünglichen Gewebs- charakter nach ist es eine Bindschicht, so dass also der Leib eines Darmthiers aus zwei Grenzzellenschichten, zwei Muskel- schichten und drei Bindschichten, nämlich zwei peripherischen (Cutis und Sammthaut) und einer centralen, dem Periga- strium, besteht; die centrale Position der letzteren ist besonders im Auge zu behalten. Der Umstand, dass das Gewebe des Perigastriums eine flüssige Binde substanz (physiologisch ge- sprochen eine Ernährungsflüssigkeit) ist, bringt das Perigastrium in die innigste genetische Beziehung zu dem Gefässsystem. Da wir hiervon bei den Systemen zu handeln haben, so sei hier nur folgendes über die Modifikationen des Perigastriums gesagt:

Nur auf der niedrigsten Organisationsstufe (Bryozoen) besteht dasselbe rein aus Ernährungsflüssigkeit. Später (bei den höheren Mollusken und Gliederthieren) trifft man feste Bindegewebssubstanzen, welche sich

1) zwischen Hautmuskelschlauch und Darmschlauch ausspannen und so den letzteren mehr oder weniger in seiner Lage fixiren (Haltbänder oder Aufhängebänder des Darms); diese sind entweder sehr unregelmässig (Mollusken), oder sie bewirken durch regelmässige Anordnung eine Zerfällung des Perigastriums in Abtheilungen, sogenannte Kammern; die dies veranlassenden bindegewebigen Scheidewände (Septa), die besonders bei den Würmern sich von Segment zu Segment wiederholen, sind bald mehr, bald weniger vollständig, nie ist aber wohl die Kommunikation der Kammern ganz aufgehoben;

2) bilden sich auf der Aussenfläche des Darms als Auskleidung der Kammern des Perigastriums und als Ueberzug über die perigastrischen Organe Zellbelege vom Charakter eines Endothels oder eines primären Bindegewebes (siehe oben Fig. 42);

3) findet sich namentlich bei den Insekten das gesammte Perigastrium, mit Hinterlassung nur der nöthigsten Lücken behufs Cirkulation der Ernährungsflüssigkeit, mit einem lappigen Filze einer Bindesubstanz von eigenthümlichem Charakter, dem sogenannten Fettkörper (siehe primäres Bindegewebe pag. 47) erfüllt;

4) dass endlich die Centraltheile des Nerven- und Gefässsystems und gewisse Organe, die wir perigastrische nennen, an der Ausfüllung des Perigastriums sich betheiligen, werden wir weiter unten sehen.

#### § 64.

Auf der höchsten Entwicklungsstufe sehen wir das Perigastrium durch das Auftreten der sogenannten serösen Säcke. Bei den wirbellosen Thieren sind dieselben nur angedeutet durch die oben unter 2) genannten Zellbelege der Wandungen des Perigastriums. Erst bei den Wirbelthieren, und unter diesen auch nur ganz vollkommen bei den luftathmenden, bildet sich folgendes Verhältniss aus, zu dessen Studium der Leser die weiter unten folgende Fig. 53 zu Rathe ziehen mag, auf welcher das Bauchfell des Menschen in seinem Zuge auf dem Querschnitt dargestellt ist.

Sowohl der Hautmuskelschlauch als der Darmschlauch erhalten auf ihrer dem Perigastrium zugewandten Fläche eine zweischichtige Auflagerung von hautartiger Dünne, die sogenannte

**Serosa**; sie ist zusammengesetzt aus einer gegen das Perigastrium gewendeten Grenzzellenschicht vom Charakter eines Endothels (siehe oben pag. 45); darunter eine Bindeschicht von sehr zarter Beschaffenheit mit Blut und Lymphgefäßen durchsetzt. In dem Endothel will man neuerdings Oeffnungen gesehen und durch Injektion nachgewiesen haben, welche in die Lymphgefäße führen (siehe später). Die Bindeschicht der Serosa ist ebenso wie die der Haut und der Schleimhaut an ihrer der Muscularis aufliegenden Seite von zarter, zugiger Beschaffenheit, so dass eine gewisse Verschiebung gestattet ist; dieser Lage hat man (entsprechend der Bezeichnung subcutan und submucös) den Namen subseröses Bindegewebe gegeben.

Um die beiden Blätter der Serosa zu unterscheiden, nennt man dasjenige, welches die Innenfläche des Hautmuskelschlauchs überzieht (Fig. 53, 9), das animale auch parietale Blatt, das des Darms (14) wird das vegetative oder viscerele genannt. Diese beiden Blätter, die ihre freien Flächen gegeneinander kehren, stehen nun aber in Verbindung mit einander und zwar:

a) Im Bereiche des Bauches in der in Fig. 53 dargestellten Weise; der parietale Theil hebt sich an den grossen Gefäßen in der Medianlinie des Bauches, frei vom Hautmuskelschlauch ab und bildet ein von zwei Lamellen zusammengesetztes Aufhängeband (17) für den Darm, das sich direkt in dessen Serosa fortsetzt. Das Aufhängeband, welches aus einer mittleren, die Gefässe enthaltenden Bindegewebsplatte und den beiden serösen Lamellen besteht, heisst das Gekröse oder Mesenterium, zu dessen Verständniss jetzt nur noch folgendes gehört:

Die grössere Länge und mithin Aufknäuelung des Darms bedingt, dass das Gekröse gegen seinen visceralen Rand hin sich fächerartig ausbreitet und wie eine Hemdkrause kräuselt. Weiter ist hervorzuheben, dass in Folge der Vereinigung des parietalen und visceralen Blattes der Serosa diese einen geschlossenen Sack bildet. Dieser Sack enthält aber im normalen Zustand beim lebendigen Thiere keinen Hohlraum, sondern der aufgeknaeuelte Darm und die ihm anhängenden Drüsen füllen den ganzen Raum aus, so dass die beiden Blätter mit ihren freien Flächen dicht aneinander liegen; der Sack birgt nur eben soviel Flüssigkeit als hinreicht, die einander zugewandten Flächen zu benetzen und so schlüpfrig zu erhalten, dass die Bewegungen des Darms ungehindert von Statten gehen können. Abnormer Weise (bei der Bauchwassersucht) kann diese Flüssigkeit sehr vermehrt werden; dann heben sich die beiden Blätter von

einander ab und bilden so die Räumlichkeit für die Aufnahme der Flüssigkeit.

Der seröse Sack, welchen der Bauchabschnitt des Perigastriums enthält, wird Bauchfell (Peritoneum) genannt und seine Höhle heisst die Peritonealhöhle oder Bauchhöhle.

### § 65.

b) Im Bereich der Brust ist das Verhalten des Perigastriums komplizirter. Hier ist der freie Raum in zwei vollständig getrennte Räume, einen rechten und einen linken, zerfallen, und zwar dadurch, dass in der Medianlinie des Leibes eine bindegewebige Platte von oben nach unten (den Leib wagrecht liegend gedacht) das Perigastrium durchzieht. So entstehen zwei seröse Säcke, ein rechter und ein linker, in deren Höhlung je ein Lungenflügel hineingestülpt und vom visceralen Blatte überzogen ist. Diese beiden Säcke nennt man die Rippenfelle oder Lungenfelle (Pleura); das parietale Blatt heisst Pleura costalis, das viscerele Pleura pulmonalis. Die bindegewebige Scheidewand zwischen rechter und linker Pleurahöhle nennt man Mittelfell (Mediastinum). Das Mittelfell ist, auf dem Querschnitt betrachtet, nicht überall gleich dick, sondern an seinen beiden Ansätzen (an Wirbelsäule und Brustbein) dicker, so dass man von einem vorderen und einem hinteren Mittelfellraum (Mediastinum anticum und posticum, wobei man sich den Körper in aufrechter Stellung denkt) spricht. Durch den hinteren Mittelfellraum ziehen Speiseröhre, Luftröhre, die grossen Gefässstämme und liegen Lymphdrüsen — alles eingewickelt in lockeres Bindegewebe. Im vorderen Mittelfellraum liegt das Herz. Dadurch dass dieses Organ einen eigenen serösen Sack um sich bildet, werden die Verhältnisse des Perigastriums noch complicirter; dieser Sack wird Herzbeutel oder Pericardium genannt und besteht natürlich wieder aus einem parietalen und einem visceralen, das Herz überziehenden Blatte, welche an der Basis des Herzens in einander übergehen. Von Lungenfell und Herzbeutel gilt dasselbe wie vom Bauchfell, ihre Höhle besitzt im gesunden Zustande keine Lichtung, sondern die beiden Blätter, parietales und viscerales, liegen dicht aneinander, und enthalten nur so viel Flüssigkeit, als eben hinreichend ist, um sie feucht zu erhalten; wird diese Flüssigkeit krankhafterweise vermehrt, so bildet sich der Thatbestand der Brust- resp. Herzbeutelwassersucht.

Am Halse, wo keine serösen Säcke vorkommen, besteht das Perigastrium aus zugigem, weichem Bindegewebe, welches den

obern Darmabschnitt, die Luftröhre, grossen Gefässstämme und Drüsen locker mit der animalen Muscularis verbindet.

### § 66.

Ueberblicken wir jetzt noch einmal die Schichtungsverhältnisse des Thierkörpers auf seiner höchsten Entwicklungsstufe, so haben wir zwei, in correspondirender Weise gebaute Schichtengruppen, den Darmschlauch und den Hautmuskelschlauch. Jede hat zur Grundlage eine Muscularis aus Längs- und Ringfaserlage. Die des Hautmuskelschlauchs trägt auf ihrer äussern Oberfläche die äussere Haut, zusammengesetzt aus Epidermis und Cutis, auf ihrer Innenfläche die Serosa, zusammengesetzt aus Endothel und Bindschicht. Die Muscularis des Darms trägt auf ihrer inneren Oberfläche die Schleimhaut, zusammengesetzt aus Epithel und Sammthaut, auf ihrer äusseren Fläche die Serosa; das Perigastrium endlich ist ersetzt durch die serösen Säcke und wir können als Rest desselben ansehen: das subseröse Bindegewebe, dann das, was zwischen den beiden Platten des Gekröses liegt, die zellgewebigen Massen am Ursprung des Gekröses und um die Nieren (davon später), endlich in der Brust die Ausfüllungsmasse des vordern und hintern Mittelfellraums.

Zum Schluss ein Wort des Vergleichs mit der Schichtung des Pflanzenkörpers. Wir können den Unterschied kurz damit bezeichnen: der Pflanzenleib ist einfach geschichtet, der Thierleib doppelt geschichtet, d. h. wenn wir am Pflanzenleib in die Tiefe dringen, so finden wir successive bis ins Centrum anderartige Schichten; aussen die Rinde, entsprechend der Epidermis, darunter die Gefässbündelschicht, etwa entsprechend einer Bindschicht, dann den Holzkörper, den wir etwa mit der Muscularis vergleichen können, und endlich im Centrum das Mark, das kein Analogon im Thierkörper besitzt. Beim Thierleib treffen wir zwei einander entsprechende, aber in umgekehrter Ordnung liegende Schichtenfolgen nämlich von aussen nach innen: Grenzzellen (Epidermis), Bindschicht, Muscularis, dann nach Ueberschreitung des Perigastriums in umgekehrter Ordnung Muscularis, Bindschicht, Grenzzellen (Epithel). Das ursächliche Moment dieses Unterschiedes ist offenbar darin zu suchen, dass dem Thiere eine Verdauungshöhle zukommt, der Pflanze nicht. Jene spielt, da sie den umgebenden Medien durch Mund- und Aiteröffnung zugänglich und so, mit Stoffen erfüllt, fähig ist, einen Stoffwechsel mit den Zellen des Thierkörpers zu unterhalten, für diese eine ähnliche, zur concentrischen Differen-

zirung von innenher zwingende Rolle, wie es die umgebenden Medien von aussen her thun. Bei vielen Pflanzen finden wir zwar auch im Centrum eine Höhle, allein sie führt keine bewegte Flüssigkeit und zu der Zeit, wo sie sich bildet, sind die sie begrenzenden Markzellen nur todte, keiner Differenzirung mehr fähige Cellulosebälge.

## 6) Lehre von der Nahrungshöhle.

### § 67.

In unmittelbarem Anschluss an die Lehre von der Schichtung ist die centrale Nahrungshöhle abzuhandeln, welche das stereometrische Centrum des Thierkörpers einnimmt, während wir als morphologisches und physiologisches Centrum nach dem früher Gesagten und wie noch später zu erfahren sein wird, das Perigastrium anzusehen haben. Sie fehlt nur wenigen einfach organisirten Thieren ganz. In erster Linie sind hier einige Gruppen von Eingeweidewürmern (Cestoden und Acanthocephalen) zu nennen. Ferner kann man wohl bei den protoplasmatischen und einzelligen Thieren im physiologischen Sinn von Nahrungshöhlen reden, insofern als feste Nahrungspartikel in sie eindringen können, die man dann in kleinen blasigen Hohlräumen, von einer kleinen Quantität Flüssigkeit umgeben, liegen sieht; allein im morphologischen Sinn müssen diese Hohlräume, die je nach Bedürfniss entstehen und vergehen, auch häufig in der Mehrzahl auftreten, als Vacuolen des Protoplasmas bezeichnet werden (siehe oben pag. 25). Ehrenberg, der erste genauere Beobachter dieser Geschöpfe hat, ausgehend von der Voraussetzung, jedes Thier müsse alle die Körperbestandtheile besitzen, welche die höheren Thiere aufweisen, seinen Infusorien einen Darmkanal zugesprochen und die Thatsache, dass sich bei successiver Aufnahme mehrerer Nahrungspartikelchen jedes derselben in einer eigenen Vacuole vorfindet, dahin gedeutet, diese Thiere besäßen viele Mägen, welche an einem gemeinschaftlichen Kanal, wie die Beeren einer Traube an ihren Stielen sässen. Er hat diese Eigenthümlichkeit als Klassifikationsprinzip benützt und die betreffenden Thiere *Polygastrica* genannt. Das Aufgeben dieser Anschauung gründet sich auf die jetzt wohl zweifellos nachgewiesene Thatsache, dass diese Räume nicht bleibend sind, sondern vergehen und sich neu bilden.

Weiter mangelt eine Nahrungshöhle auch wirklichen Cellulaten (d. h. aus Zellen aufgebauten Thieren), wie den Polycistinen und in gewissem Sinne auch den Spongien, deren morphologisches Verhalten hier kurz geschildert werden muss. Diese Thiere (dass sie das sind, ist nicht mehr zu bezweifeln) kann man sich als einen Klumpen von Zellen vorstellen, der sich auf die Organisationsstufe der Zweischichtigkeit erhoben hat (Rindenschicht, Parenchym). Statt einer Nahrungshöhle, welche dem Gesetz der concentrischen Differenzirung zufolge im Centrum entstehen müsste, entwickeln sich zahlreiche, beide Schichten nach allen Richtungen durchbrechende, mit einander in der verworrensten Weise kommunikirende Intercellulargänge, die ebenso wie die Intercellulargänge in den Pflanzenblättern durch zahlreiche Stomata auf der Körperoberfläche münden. Morphologisch (und physiologisch) lassen sich zwei Arten solcher Oeffnungen unterscheiden; sehr zahlreiche feine Poren, welche die ganze Oberfläche siebförmig durchlöchern und dem Eintritt des umgebenden Wassers sammt Inhalt dienen, und minder zahlreiche auf kraterartigen Erhebungen des Körpers sitzende grosse Löcher, aus welchen das Wasser, welches das innere Kanalwerk passirt hat, wieder ausströmt. Eigene Wandungen besitzt dieses Hohlraumnetz nicht, dagegen sitzen auf der innern Wand, nesterweise vertheilt, Flimmerzellen, die durch ihr Schlagen die Bewegung des Wassers unterhalten.

Will man dieses Kanalwerk zurückführen auf Bildungen bei höheren Thieren, so müsste man es Wassergefässsystem, Nahrungsraum, System der Ernährungsflüssigkeit und Excretionsorgan zugleich nennen. Einfacher wird aber die physiologische Vorstellung, wenn man sagt: Die Existenz einer Zelle beruht auf dem Stoffwechsel, den sie mit ihrem Aufenthaltsmedium unterhält, und wenn das letztere neben den entsprechenden Gasen nicht hinreichende Mengen fixer Nährstoffe enthält, so muss die Zelle Gelegenheit haben, sich diese Lösung selbst zu präpariren, indem sie ausser dem Aufenthaltsmedium auch noch fixe, noch nicht gelöste Stoffe annectirt. Da jedoch diese letzteren selten total löslich sind, so müssen nebst den Bahnen der Zufuhr auch solche zur Abfuhr des ungelösten Theiles bestehen. Diesem physiologischen Bedürfniss kann auf die primitivste Weise ein Netzwerk von Intercellulargängen dienen, welches dem Aufenthaltsmedium und den darin suspendirten ungelösten Nahrungstheilchen gestattet, den Körper zu durchströmen. Von diesem Standpunkt aus erscheint dann die Complicirtheit der Ernährungs- und Absonderungsbahnen bei höheren

Thieren lediglich als eine Arbeitstheilung (Siehe übrigens auch den physiologischen Theil).

Für meine Fachgenossen nur eine kurze Bemerkung. Es ist viel über die systematische Stellung der Spongien gestritten worden; zuerst ob sie Thiere oder Pflanzen seien und dann, nachdem dieser Streit zu Gunsten des Thierreichs entschieden, darüber, wohin sie zu classificiren. Häckel erklärt sie neuerdings für Cölenteraten. Meiner Ansicht nach wäre es Schade, wenn wir diesem trefflichen Worte eine so bedeutende Dehnung geben würden, dass es auch noch die Spongien neben Anthozoen und Hydrozoen zu umfassen hätte. Die von mir in die morphologische Systematik zuerst eingeführte Schichtungslehre (im Anschluss an die allerdings mannigfach malträtirte Keimblättertheorie der Embryologen) erlaubt es, den Spongien systematisch eine ganz genau bezeichnete Stellung zu geben. Das Thierreich zerfällt zuerst in protoplasmatische Thiere (Protisten, Protoonten oder Protoplasten) und Zellenthiere (Cellulata). Diese letzteren zerfallen in einzellige und vielzellige Thiere (Unicellulaten und Multicellulaten). Jetzt setzt die Lehre von der Schichtung ein. Einschichtige Thiere giebt es nicht, wohl aber einschichtige Pflanzen (z. B. Ulvaceen), die niedrigsten Multicellulaten sind die zweischichtigen Thiere, charakterisirt durch den Mangel einer centralen Nahrungshöhle, den Aufbau aus einer Rindenschicht und einem centralen Parenchym, durchbrochen von nach aussen geöffneten Intercellulargängen. Zu den zweischichtigen Thieren (*Animalia bistrata*) gehören nur die Polycistinen und Spongien. Diese beiden unterscheiden sich dann wieder sehr einfach durch folgende Diagnose:

**Polycistinen;** Parenchym von einer einzigen grossen Zelle gebildet, Rinde bestehend aus Zellen und freiem Protoplasma, durchbrochen von Intercellulargängen.

**Spongien;** Parenchym und Rinde vielzellig, beide von Intercellulargängen durchsetzt und ohne freies Protoplasma.

Hierauf folgen dann die dreischichtigen Thiere (*Animalia tristrata*), deren Leib mit centraler Nahrungshöhle und drei Schichten ausgestattet ist; eine innere und äussere Grenzschicht, die entweder von einer Cellularis oder einer Culicularis gebildet werden, und dazwischen Parenchymzellen. Hierher gehören genau die Thiere, welche die bisherigen Systematiker Coelenteraten genannt haben. Morphologisch gesprochen ist auch die Nahrungshöhle ein Intercellulargang, allein die Coelenteraten besitzen nur einen einzigen centralen, die Spongien und Polycistinen ein Netz von Intercellulargängen.



## § 68.

Die Nahrungshöhle der Coelenteraten ist bei den einzelnen Individuen der Hydrozoen ein einfacher centraler Hohlraum ohne besondere Abtheilungen mit meist einer einzigen Oeffnung (Hydra ausgenommen), die zur Ein- und Ausfuhr dient. Bei den zusammengesetzten Hydrozoen (Figur 44), deren Individuen durch einen gemeinsamen Stamm vereinigt sind, ist auch dieser durchaus hohl und die Nahrungshöhlen der Einzelthiere stehen in continuirlicher Verbindung mit diesem Hohlraum. Nicht gleich verhalten sie sich aber bezüglich der Oeffnungen; es gibt neben solchen mit einer apicalen (an der Spitze sitzenden) Oeffnung auch geschlossene Individuen. Eine besondere Erwähnung verdient ferner das Verhalten der Nahrungshöhle bei den Quallenfrüchtenden Hydrozoen (F. 44 d, d', d''), die, wie weiter unten bei der Lehre vom Individuum gezeigt werden wird, morphologisch betrachtet, Individuenkreise sind, oder, noch schärfer gesagt, ein Kreis randweise verwachsener Individuen (gleich einer verwachsenblättrigen Pflanzencorolla), in dessen Centrum noch ein Individuum sitzt. (In der Abbildung sind die Kreisindividuen noch unverwachsen dargestellt). Das Central-Individuum besitzt entweder eine einzige apicale Oeffnung oder (wie bei *Rhizostoma*) viele dergleichen. An der aufgewachsenen Basis setzt sich die Nahrungshöhle dieses centralen Individuums in die centralen Hohlräume der den Kreis formirenden Individuen fort. Diese letzteren sind nun zwar nach aussen geschlossen, allein sie communiciren in der Peripherie durch ein Kreisgefäss, entweder mit (bedeckstäufige Medusen) oder ohne (nackstäufige Medusen) vorgängige dichotome Verästelung (siehe Fig. 45). Hier ahmt also die centrale Nahrungshöhle ein förmliches Gefässsystem mit Centrum und peripherischer Verzweigung nach.

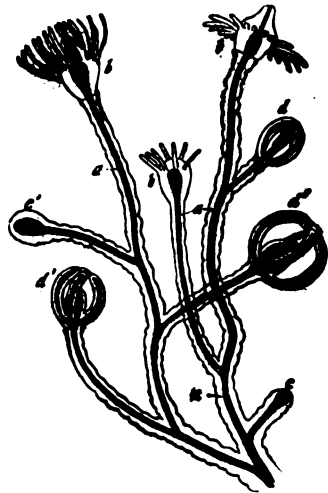


Fig. 44. Stock von *Eudendrium ramosum*, a) Stock, b) ungeschlechtliche Individuen, c) solche knospend, d) Quallenfrüchte (aus Gegenbaur).

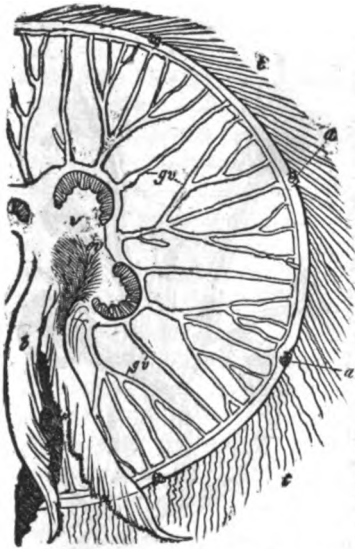


Fig. 45. *Medusa aurita* von unten gesehen (nicht die ganze Scheibe gezeichnet). a) Randkörper, Randfäden, b) centrales Individuum an der Spitze in 4 Lappen ausgezogen, gv) die verästelten, in das Kreisgefäß einmündenden Centralkanäle der Kreisindividuen, v) die Nahrungshöhle des centralen Individuums, ov) Eierstöcke (nach Gegenbaur).

In der That hat dieses und ein nachher zu besprechendes Verhalten der centralen Nahrungshöhle für Zootomen, welche (statt nach morphologischen) nach physiologischen Gesichtspunkten arbeiten, Veranlassung gegeben, die Lehre vom Phlebenterismus aufzustellen. Nach ihnen ist der Hohlraum des centralen Individuums der Magen resp. die Darmhöhle; die Hohlräume der Kreisindividuen dagegen repräsentiren das Gefäßsystem, und deren Inhalt die Ernährungsflüssigkeit. Nun sagten sie: es gibt eine Abtheilung von Thieren, bei denen die Blutgefäße aus dem Darmkanal und nicht aus dem Herzen entspringen. Physiologisch ist daran vollkommen richtig, dass für die Kreisindividuen diese Hohlräume ihre Ernährungsquellen sind, so wie es für die einzelnen Körperabschnitte der höheren Thiere die Blutgefäße sind, und während die Blutgefäße bei den höheren Thieren den Nahrungsvorrath indirekt aus der Nahrungshöhle beziehen, beziehen jene sie direkt (siehe darüber den physiologischen Theil). Falsch und

deswegen allseitig aufgegeben ist die Anschauung vom morphologischen Standpunkt; von ihm aus sind jene Hohlräume keine Blutgefäße.

Hier ist der Ort, zwei technische Ausdrücke der allgemeinen Zoologie zu definiren; als analog bezeichnet man Körpertheile verschiedener Thiere, welche dem Körper die gleichen physiologischen Dienste leisten; als homolog diejenigen, welche morphologisch denselben Rang und dieselbe Bedeutung haben. Die verzweigten Räume der Kreisindividuen sind dem Gefäßsystem der Enteraten analog, allein nicht homolog; Homologie besteht zwischen ihnen und der Nahrungshöhle der höheren Thiere.

## § 69.

Die Anthozoen, die ebenfalls zu den Coelenteraten gehören, besitzen eine centrale Nahrungshöhle, zu der eine weit gespaltene apicale Oeffnung führt, die zum Ein- und Austritt aller in die Nahrungshöhle gelangenden Stoffe (auch der Eier und Jungen) dient. Die Beschaffenheit der Höhle wird aber dadurch eine besondere, dass bei diesen Thieren die Längsmuscularis parallel der Faserrichtung (also radialiter) segmentirt ist (siehe im nächsten Abschnitt Fig. 48). Die einzelnen Segmente bilden schmale Platten, welche, radial gestellt, in die Lichtung der Nahrungshöhle vorspringen, so dass diese an ihrer Peripherie in ebenso viele Kammern zerfällt, als solche Muskelplatten vorhanden sind. Natürlich stehen alle Kammern nach innen in offener Verbindung mit dem Mittelraum. Nach oben (Polyp senkrecht stehend gedacht) haben diese Kammern eine Fortsetzung in das Innere der hohlen Fangarme, von denen über jeder Kammer entweder einer, selten zwei sich befinden. Bei manchen Fleischpolypen findet sich noch in jeder Muskelplatte unter der Tentakelscheibe ein Loch, durch welches jede Kammer mit ihren beiden Nachbarinnen direkt communicirt und endlich lässt sich namentlich bei vielen Fleischpolypen deutlich nachweisen, dass die Leibeswand ringsum von zahlreichen, sehr feinen Poren durchsetzt ist, die wohl vielleicht im reizlosen Zustande keine Communication zwischen dem Inhalt der Nahrungshöhle und dem umgebenden Seewasser gestatten, allein offenbar dazu dienen, bei plötzlichen Contractionen der Leibeswand dem flüssigen Theil des Inhalts einen schnellen allseitigen Abfluss zu gestatten; denn beim raschen Herausnehmen eines vollexpandirten Fleischpolypen sieht man an den meist durch Farbflöcke deutlich markirten Poren Flüssigkeit hervorquellen, ja sogar einzelne Mesenterialfilamente heraushängen. Allerdings behaupten einige Forscher, diese Oeffnungen rissen erst im Moment der Contraction ein, vorher bestünden keine. Im Grund ist es dasselbe, wenn wir sagen, sie sind vorher geschlossen und öffnen sich erst im Moment der Contraction. Es erinnert dieser Sachverhalt noch einigermaßen an den Bau der Spongien, anderseits an das Wassergefäßsystem der Mollusken, das später geschildert werden soll.

## § 70.

Die Nahrungshöhle der Enteraten ist bei den niedersten derselben (vielen Scoleciden, den Asteriden etc.) gleichfalls nur

mit einer einzigen Oeffnung, die dem Ein- und Austritt zugleich dient, versehen. Bei den meisten aber sind zweierlei Oeffnungen vorhanden, zum Eintritt der Mund, zum Austritt der After.

Die Lage dieser Oeffnungen ist nicht immer dieselbe. Bei den Radiaten liegen die Oeffnungen entweder beide central und diametral einander gegenüber, oder es rückt die eine oder die andere oder beide aus dem Centrum (liegen excentrisch); sie können sich dann entweder noch diametral gegenüberliegen oder sie sitzen nahe beisammen auf derselben Körperseite. Bei den nicht segmentirten Enteraten ist es ein ziemlich häufiges Vorkommen, dass beiderlei Oeffnungen an einem Körperende beisammenliegen (Bryozoen, Pteropoden, Cephalopoden, Ascidien etc.). So lange die Thiere symmetrisch sind, liegen beiderlei Oeffnungen in der Mittelebene des Körpers und die Assymetrie ist unter anderem immer auch dadurch charakterisirt, dass die Afteröffnung aus der Medianebene herausgerückt ist. Von den linearsegmentirten Thieren gilt, dass Mund und After in der Medianebene liegen und diametral einander gegenüber an den Spitzen des Leibes; allein nicht eigentlich apical, sondern in der Regel so, dass die Mundöffnung ventral, aber nahe der Spitze liegt; der After dagegen liegt bei den Würmern dorsal, bei den Gliederthieren bald ventral, bald apical, bei den Wirbelthieren mit sehr wenigen Ausnahmen (Coecilien) ventral. Die Zahl der Oeffnungen betreffend, so ist der After, so viel bekannt, immer einfach, dagegen die Mundöffnung nicht immer; bei manchen mit Saugzangen versehenen Insektenlarven, z. B. manchen Neuropteren, Wasserkäferlarven etc., beginnt die Nahrungshöhle mit je einer Oeffnung an der Spitze der Saugzange, deren Hohlkanäle dann erst im Kopfe sich vereinigen.

#### § 71. .

Bei den Enteraten richtet sich natürlich die Erstreckung und Gestalt der Nahrungshöhle nur nach Erstreckung, Gestalt und Gliederung des Darms, der nur selten durchaus eine gleiche Lichtung hat, aber stellenweise Erweiterungen und Verengungen zeigt (siehe Abschnitt über die Organe). Fast allgemein findet sich eine beträchtliche Erweiterung, die man dann Magenhöhle nennt, öfters sind mehrere derartige vorhanden, die dann verschiedene Namen tragen, wovon später.

Weiter treten noch folgende Complicationen ein. Die meisten Organe des Darmschlauchs sind hohl und dieser Hohlraum steht

in Communication mit der allgemeinen Nahrungshöhle. Bei den höheren Thieren ist nun der Sachverhalt folgender: Die Lichtung der einen Sorte dieser Organe ist sehr klein im Verhältnis zur Darmlichtung, dies gilt von den Drüsen; die andere Sorte, die sogenannten Blindsäcke, sind hohle, cylindrische Ausstülpungen der ganzen Darmwand und ihre Lichtung öfter ebenso gross, ja manchmal sogar grösser, als die des Darms selbst. Bei manchen Wirbellosen zeigt nun der Darm nur einerlei Art von Aussackungen und zwar vom gleichen Kaliber wie der Darm, aber statt einfach, oft verästelt nach Art eines Gefässbaums. Eine Abtheilung der Strudelwürmer trägt davon den Namen *Dendrocoela* (s Fig. 46). Auch dieses Verhältniss wurde zur Unterstützung der Lehre vom Phlebenterismus benützt (siehe pag. 72). Hier liegt nun aber die Sache anders; diese mit einem Perigastrium ausgestatteten Thiere besitzen eine eigene, mit dem Darminhalt in keiner Communication stehende Ernährungsfüssigkeit. Die verästelten hohlen Darmanhänge verdienen also weder physiologisch, noch morphologisch den Namen von Blutgefässen, morphologisch sind sie Organe des Darmschlauchs und physiologisch kann es sich nur darum handeln, ob ihnen die Funktion von Drüsen, d. h. Secretion von Verdauungssäften zukommt, oder ob sie wie die übrige Darmfläche vorzugsweise der Aufsaugung (Resorption) dienen; hierüber ist noch nicht entschieden.

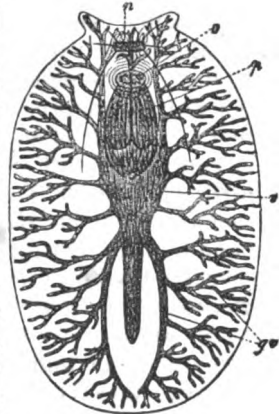


Fig. 46. *Proceras sanguinolentus* (nach Quatrefores). o) Mund. p) Schlundkopf. v) Magen. gv) Verzweigte Darmanhänge. u) Nervensystem.

### § 72.

Eine weitere Complication entsteht dadurch, dass bei vielen Thieren die Darmlichtung an der Oberfläche des Hautmuskelschlauchs nicht einfach ausmündet, sondern dass dies auf dem Grunde weiterer, durch Wachstumsprozesse des Hautmuskelschlauchs allein gebildeter Hohlräume geschieht, denen verschiedene Namen beigelegt werden.

Unter den Wirbellosen sind es hauptsächlich die zweischaligen Muscheln, bei denen ein eigenthümlicher Hohlraum dem Ein- und Ausgang des Darmkanals vorgelagert ist. Bei diesen

Thieren entspringen rechts und links am Hautmuskelschlauch flügelartige Lappen, bestehend aus einer Duplikatur des Hautmuskelschlauchs, die sogenannten Mantellappen. Zu beiden Seiten des Körpers herabwachsend, bis sie sich in der Medianebene berühren, entsteht zwischen ihnen und der Bauchseite des Thieres ein grosser Hohlraum, auf dessen Grund Mund und After, sowie alle sonstigen natürlichen Oeffnungen des Körpers münden; man nennt ihn Mantelhöhle. Ihre innere Oberfläche ist mit Wimperzellen besetzt, durch deren Bewegung Nahrung zu-, und Koth abgeführt wird. Auf primärer Entwicklungsstufe berühren sich die beiderseitigen Mantelränder nur in der Medianlinie; allein auf sekundärer Stufe verwachsen sie mehr oder minder vollständig und lassen entweder nur drei Spaltöffnungen (die eine zum Durchtritt des Fusses, die zwei andern als Aus- und Eintrittsöffnung für das den Nährstoff enthaltende Wasser), oder es verschwindet bei Muscheln, denen der Fuss mangelt, die erstgenannte dieser Oeffnungen; es bleiben dann bloss noch die immer am hintern Ende des Thieres nahe bei einander liegenden Oeffnungen. Durch Weiterwachsen der sie umsäumenden Wandungen werden oft sehr lange Röhren (Siphonen oder Athemröhren) gebildet und endlich können auch diese beiden Siphonen wenigstens äusserlich in ein einziges Rohr zusammenschmelzen.

### § 73.

Bei den Wirbelthieren ist die Nahrungshöhle (beziehungsweise Darmlichtung) anfangs nach beiden Enden hin geschlossen (von dem vorübergehenden Rusconischen After mancher Wirbelthiere hier abgesehen). An der Stelle, wo der Durchbruch nach aussen geschehen soll, bildet sich entweder vorn und hinten, oder nur am Kopfende zunächst eine Grube, die aber durch stärkeres Wachsthum ihrer Umwallungen zur Höhle wird, auf deren Grund sich dann der Darm öffnet.

Die dem Darmeingang vorgelagerte Mundhöhle entsteht dadurch, dass zu beiden Seiten einer median an der Ventralseite des Kopfes gelegenen Grube mehrere Paare cylindrischer, wie die Finger einer Hand neben einander liegender Fortsätze (siehe Fig. 47 d, f, f', f''), die sogenannten Kiemenbögen, sich erheben, die Grube seitlich umwachsen und schliesslich mit ihren Spitzen in der Medianlinie verschmelzen. Das Resultat ist folgendes: Es entsteht eine Höhle mit zwei Arten von Eingängen. Der Haupteingang ist unpaar und liegt zwischen dem vordern Rand des ersten Kiemenbogenpaares (von dem ein Theil den späteren Unterkiefer bildet) und dem untern

Kopfrand, an dem sich der Oberkiefer (e) entwickelt. Dieser eine Querspalte vorstellende Haupteingang wird die Mundspalte genannt; die zweite Art von Eingängen sind rechts und links je eine Reihe von Spaltöffnungen zwischen den einander zugekehrten Rändern der Kiemenbögen, Kiemenspalten. Letztere Oeffnungen sind nur bei den Fischen und einem Theil der Batrachier bleibend. Bei den luftathmenden Wirbelthieren verschwinden sie durch Verwachsung der Kiemenbogenränder schon vor der Geburt (selten abnormerweise die eine oder andere noch als missgeburtlicher Fistelgang fortbestehend). Bei den Fischen tritt dann noch folgender Unterschied im Verhalten der Spaltöffnungen ein: Entweder mündet jede Spalte für sich frei auf der Oberfläche des Körpers aus, wie bei den Knorpelfischen, oder es wächst jederseits der hintere Rand des zum Unterkiefer gewordenen ersten Kiemenbogens zu einer aus mehreren flachen Knochen gebildeten Platte, dem Kiemendeckel, aus, welcher alle die Spaltöffnungen bedeckt. So wird ein neuer, den Kiemenspalten vorgelagerter Hohlraum, die Kiemenhöhle, gebildet, in welche eine einzige grosse Spalte, die eigentliche Kiemenspalte, führt.

#### § 74.

Bei den meisten Fischen treten keine weiteren Complicationen mehr auf, mit Ausnahme der bei einer eigenen Familie der Stachelflosser in den Schlundkieferknochen sich entwickelnden zelligen, mit der Kiemenhöhle communicirenden Hohlräume; allein bei den Luftathmern kommt zu der Schliessung der Kiemenspalten noch eine Sonderung der primären Mundhöhle in drei Räumlichkeiten und zwar in folgender Weise:

Am vordern Ende der mediangelegenen Grube, aus der die Mundhöhle hervorgeht, bildet sich ein Paar mit ihr zuerst confluirender Gruben, die Riechgruben. Sie sind von einander getrennt durch eine leistenartige Erhebung, an deren vordern Ende zwei mit Knochenkernen versehene Läppchen sitzen. Nun wächst von den Winkeln der Mundspalte her je ein Zapfen (Fig. 47, e) so an der Unterfläche des Kopfes hin, dass er mit



Fig. 47. Kopfende des Hundembryos (nach Bischoff):  
 a. Vorderhirn; b. Augen; c. Zwischenhirn; d. erster Kiemenbogen; f, f'. zweiter bis vierter Kiemenbogen; e. Oberkiefer; g. rechtes, h. linkes Herzohr; i. linke, k. rechte Herzkammer; l. Aortenstamm mit den 3 Paar Aortenbögen.

seinem obern Rande dem Kopfe fest anliegt und die Mundspalte nach vorn umsäumt; diese Zapfen sind die beiden Oberkiefer. Statt sich nun aber in der Medianlinie mit ihren Spitzen zu vereinigen, sperren sich zwischen sie die zwei Knötchen ein, welche an der Spitze der Scheidewand zwischen den Riechgruben hängen und die man deshalb Zwischenkiefer nennt. Dabei bleibt dann ein Paar von Oeffnungen, welche durch die Spitzen der Unterkiefer und die Zwischenkiefer von der Mundspalte und von einander durch eine mediane Scheidewand getrennt sind. Die Oeffnungen sind die Nasenlöcher, die Scheidewand wird die Nasenscheidewand genannt.

In diesem Zustand hat die primitive Mundhöhle ausser den schon besprochenen Kiemenspalten noch zweierlei Eingangsöffnungen, die unpaare Mundspalte und die paarigen Nasenlöcher. Jetzt wachsen von den inneren, der Mundhöhle zugewandten Rändern der beiden Oberkiefer je eine Platte (Gaumenplatte) schief nach abwärts und einwärts, sich dabei anlegend an die innere Wand der Unterkiefer. Zwischen ihnen sich aufbäumend und die ganze Höhle erfüllend, entsteht ein muskulöser Längswulst, die Zunge. Die Thatsache, dass die Gaumenplatten ursprünglich in die Spalte zwischen Zunge und Unterkiefer hineinwachsen, ja dass dies die Entstehungsursache dieser Spalte ist, hat bekanntlich Dursy nachgewiesen. Oeffnet jetzt das junge Thier zum ersten Male seinen Mund, so wird die weiche Zunge zwischen den Gaumenplatten herausgezogen. Beim Schliessen kann nun die Zunge, in Folge von Missverhältnissen ihrer Breite und der Breite der Gaumenspalte, nicht mehr durch die Gaumenplatten hindurch, sondern drängt sie, gegen ihre freien Ränder anstossend, in der einzig möglichen Richtung nach oben, so dass sie horizontal zu stehen kommen, ihre freien Ränder gegeneinander wendend. Beim Weiterwachsen vereinigen sie sich in der Medianlinie des Körpers mittelst der Gaumennaht. So ist der vordere Abschnitt der primitiven Mundhöhle in zwei Etagen gesondert; unten, beziehungsweise hinten, die sekundäre Mundhöhle, oben die Nasenhöhle, die durch Vervollständigung der medianen Scheidewand und deren Aufwachsen auf dem Gaumen in zwei symmetrische Räumlichkeiten, die beiden Nasengänge, geschieden wird.

Diese Sonderungsvorgänge erstrecken sich jedoch nicht durch die ganze Länge der primitiven Mundhöhle, sie bleibt in ihrem hinteren Abschnitt ungetheilt und dieser heisst dann Rachenhöhle. Letztere steht natürlich nach vorn einerseits mit der Mundhöhle in Verbindung, andererseits durch zwei Oeffnungen, die



Choanen, mit den beiden Nasengängen; nach hinten führt die Schlundöffnung in die Nahrungshöhle. Als Rest des ursprünglichen Getrenntseins von Mund und Nasenhöhle findet man den Gaumen an seinem vordern Ende noch bei vielen Säugern von zwei die beiden Räumlichkeiten verbindenden, aber sehr engen Kanälen, den sogenannten Stenson'schen Gängen, durchbohrt.

Eine weitere Complication wird dadurch gebildet, dass sich in den Stirnknochen und in den Oberkieferknochen bei den Säugern mehr oder weniger ausgedehnte zellige Hohlräume entwickeln, die mit den Nasengängen communiciren; man nennt sie Stirn- beziehungsweise Kieferhöhlen. Ueber die weiter mit diesem Hohlraumssystem in Verbindung tretende Paukenhöhle und Thränengang siehe bei Auge und Ohr.

### § 75.

Bei den luftathmenden Wirbelthieren und den Selachieren wird auch der Ausgangsöffnung des Darmkanals durch einen ganz ähnlichen Wachstumsprozess des Hautmuskelschlauchs eine Räumlichkeit vorgelagert, welche nicht blos zu dem Darmausgang, sondern auch zu den Ausführungsgängen der perigastrischen Drüsen, Harn und Geschlechtswerkzeugen, tritt. Bei Reptilien, Vögeln und den monotremen Säugethieren (Schnabelthieren und Ameisenigeln) beginnt das Ganze mit der Bildung einer Grube, auf deren Grund Darm und perigastrische Drüsen ausmünden und diese wird durch Weiterwachsen der Umwallungen, besonders der nach vorn gelegenen, allmählig zu einer mehr oder weniger geräumigen Höhle, der Kloake, deren Oeffnung durch einen Schliessmuskel für gewöhnlich geschlossen gehalten wird. Bei den bitremen Säugern besteht im Fötalzustand gleichfalls eine Kloake, in deren Grund die Ausmündung des Darms und, durch eine quere Falte getrennt, die Ausmündungen der perigastrischen Drüsen liegen. Allein im weiteren Verlauf der Entwicklung wächst diese Falte rascher als die Umwallungen der Kloake, so dass sie allmählig die Oberfläche erreicht. Jetzt ist die Kloake ebenso in zwei Theile gespalten, wie es von der primitiven Mundhöhle geschildert wurde, aber mit dem Unterschied, dass die Trennung der Kloake, von dem Grunde derselben beginnend und gegen den Eingang fortschreitend, eine vollständige ist, während bei der Mundhöhle die Trennung die umgekehrte Richtung vom Eingang nach hinten einschlägt und auf halbem Wege stehen bleibt. Der das Darmende aufnehmende Theil der primitiven Kloake wird Rectum genannt, seine Oeffnung After (Anus), die andere immer kopfwärts davon

liegende Abtheilung heisst die Urogenitalhöhle. Bei den weiblichen Thieren ist sie geräumig und besitzt eine senkrecht stehende, grosse, spaltförmige Eingangsöffnung; die Höhle heisst Scheidenhöhle, die Oeffnung Schamspalte; bei den männlichen Thieren ist die Höhle nur ein dünner Kanal, der dadurch sehr lang ausfällt, dass seine Oeffnung bis auf die Spitze des männlichen Gliedes hinaufverlegt wird. Nach dem Grundsatz „a potiori fiat denominatio“ nennt man sie die Harnröhre, trotzdem dass auch das Genitaldrüsenprodukt durch sie seinen Abfluss findet. Die fleischige Querscheidewand zwischen Afteröffnung und Urogenitalspalte, die beim weiblichen Thiere viel schmaler als beim männlichen ist, heisst Damm.

## 7) Lehre von den Segmenten.

### § 76.

Neben der im vorletzten Abschnitt geschilderten stufenweisen Erhöhung der Organisation durch die zunehmende Sonderung in concentrisch verlaufende Schichten treffen wir bei dem Thiere ein zweites Organisationsprinzip; die Zerfällung des Körpers in nebeneinanderliegende Stücke durch einen Sonderungsprozess senkrecht zur Körperoberfläche. Man gibt diesem Prozess den Namen Segmentirung, auch Gliederung, nennt die so entstandenen Theile Segmente, auch Glieder, Ringe etc. und die damit behafteten Thiere werden gegliederte, segmentirte Thiere oder *Animalia articulata* genannt. Wie die Segmentirung zu Stande kommt, worauf sie beruht und welche Wirkung sie auf den Körperbau hat, erhellt am besten aus der Betrachtung des Verhaltens der einzelnen Schichten. Dabei muss mit der *Muscularis* begonnen werden, weil die in ihr stattfindenden Vorgänge das Primäre, alles Uebrige Bedingende sind.

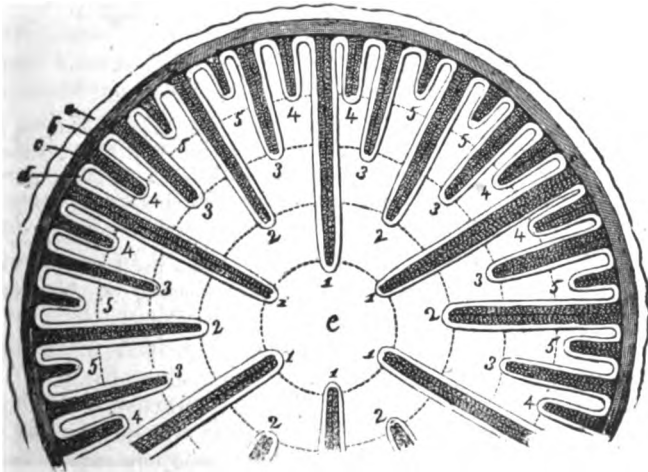
### § 77.

Die Segmentirung beginnt damit, dass die *Muscularis* an bestimmten Stellen eine Unterbrechung ihres Zusammenhangs erfährt. Hiebei ist zweierlei auseinanderzuhalten: Läuft die Segmentirungsebene parallel dem Faserzug der *Muscularis*, so ist eben einfach deren Zusammenhang aufgehoben; eine Ringsmuscularis zerfällt in gesonderte Ringe, eine Längsmuscularis in gesonderte Bänder. Der Zusammenhalt des Thierkörpers ist dann nur durch die übrigen Schichten gegeben. Läuft dagegen

die Segmentirungsebene senkrecht zur Richtung des Faserzuges, so wird eine Ringmuscularis nicht in Einzelringe, sondern in Kreissegmente und die Längsmuscularis in hintereinander liegende Abschnitte, die man (nach Owen) *Myocommata* nennt (siehe unten), zerschnitten. In letzterem Falle, in welchem der Faserlauf, physiologisch gesprochen die Zugsrichtung, unterbrochen ist, kann zweierlei eintreten: Entweder heften sich an den Unterbrechungsstellen die Muskelfasern an die übrigen noch erhaltenen Schichten an, z. B. bei den Gliederthieren an die Matrix der Cuticula, oder es schiebt sich in die entstandene Lücke durch Zelleinwanderung Bindegewebe ein, welches die Continuität der Muscularis wieder herstellt (Wirbelthiere). Diese Bindegewebsplatten nennt man *Inscriptiones conjunctivae*; wenn sie sehnig werden und bleiben *I. tendineae*.

Besteht die animale Muscularis aus Längs- und Ringfasern, so sind folgende Modificationen möglich:

a) Es ist nur die Ringfaserlage zerfallen, die Längsfasern sind in continuo; diesen Fall weist der Regenwurm auf, wie man sich an einem in Chromsäure erhärteten Exemplar leicht überzeugen kann.



**Fig. 48.** Schichtung und Segmentirungsschema der Polypen: a) Epidermis, b. Ringmuscularis, c. die in senkrecht stehende Septa zerfallene Längsmuscularis (jedes Septum besteht aus zwei Lamellen, und die Septa sind von ungleicher Breite, man sieht solche 1. 2. 3. 4. u. 5ter Ordnung), d. das Epithel, e. die Nahrungshöhle.

b) Die Ringfaserlage ist in Continuität, dagegen die Längsfaserlage zerfallen; dies Verhalten zeigen sehr schön die Fleischpolypen, bei denen die einzelnen Abtheilungen der Längsmuscularis radienartig in den innern Leibesraum vorspringende Platten darstellen. Siehe Fig. 48.

c) Beide Schichten sind segmentirt; dies ist der Fall bei Gliederfüßlern und Wirbelthieren, nur ist bei den letzteren anzumerken, dass die Ringfaserlage durchaus nicht übereinstimmend mit der Längsfaserlage segmentirt ist; sie zerfällt am Rumpf nur in zwei Ringe, Brust- und Beckenring, während sich die Längsmuscularis in zahlreiche Segmente (Myocommata, nach Owen) sondert. Fig. 49. a. b. c.

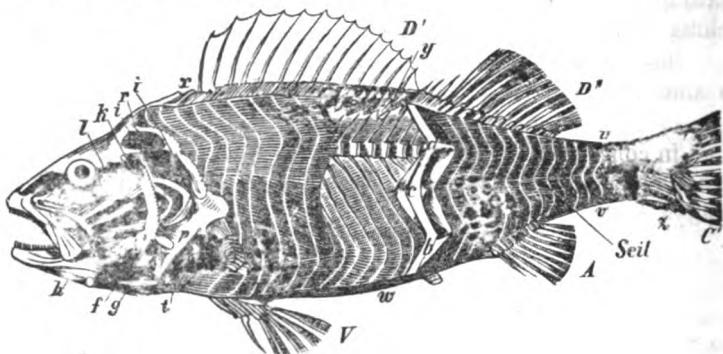


Fig. 49. Muscularis des Fisches (*Perca fluviatilis*) (nach Owen). a. Oberer, b. mittlerer, c. unterer Theil der Myocommata, df. *Musc. subcoracoideus*, i. obere, j. mittlere Portion des hinteren Schädelmyocommas k. obere, m. mittlere, n. untere Portion des zweiten Schädelmyocommas o. depressor branchiorum, p, q. retractores branchiorum, r. levatores branchiorum, h. geliohyoideus, g. sternohyoideus, l. protractor tympani, s. levator pinnae pectoralis, t. depressor pinnae pectoralis, w. gerader Bauchmuskel, u. supracarinales, v. infracarinales, x. oberflächliche, y. tiefe Interspinalmuskeln, z. Interspinalmuskeln der Schwanzflosse.

Dieser Zustand der Sonderung ist jedoch nicht bei allen Wirbelthieren ein bleibender, wie bei den Fischen, sondern macht später einer partiellen Wiederverwachsung Platz, indem einzelne Faserparthien eines Myocommas in das Gebiet des andern hinüberwachsen und umgekehrt, möglicherweise auch eine direkte Verschmelzung von Fasern vorkommt. So entsteht die complicirte Musculatur der höheren Wirbelthiere, trotzdem dass bei ihnen im Embryonalzustand die Myocommata sehr scharf gesondert waren (siehe Fig. 50 a).

## § 78.

2) Die äussere Haut nimmt an der Segmentirung nicht immer Antheil, sondern zieht z. B. bei Säugern, Vögeln und Froschthieren, ohne Spuren einer Sonderung zu zeigen, über die segmentirte Muscularis hinweg. Sobald aber Hartgebilde in ihr auftreten (Hornschuppen, Knochenschuppen etc.), wie bei den Fischen und beschuppten Reptilien, findet sich an der Haut die Segmentirung in der Weise ausgedrückt, dass diese Gebilde in Reihen liegen, welche der Zahl und Richtung der Myocommata entsprechen; doch ist damit nicht gesagt, dass die Zahl dieser Reihen genau so gross wie die der Myocommata sei, sondern sie kann auch ein Multiplum dieser Zahl sein.

Noch entschiedener tritt die Segmentirung der äusseren Haut hervor, wenn die Fasern der Myocommata (anstatt sich untereinander durch Zwischenlamellen von Bindsbstanz zu verbinden wie bei den Wirbelthieren) mit ihren Enden sich an die Haut anheften. Die Contractionen der Muskelfasern müssen jetzt ringförmige Einkerbungen der Haut an den Stellen ihres Ansatzes erzeugen; die eingekerbten Stellen behalten, wenn es auf der Haut zur Ablagerung härterer Cuticularsubstanzen kommt, eine weichere Beschaffenheit, bleiben dünner und zarter und so ist jetzt die Haut in festere Ringel geschieden, die durch weichere Zwischenbänder zusammenhängen. Dies ist das Verhalten bei den Gliederfüsslern (Insekten, Krebsen etc.).

## § 79.

3) Der Darm nimmt an der Segmentirung sehr häufig gar keinen Antheil, wie z. B. bei den Wirbelthieren und den meisten Gliederfüsslern; nur bei Würmern und einem Theil der Stachelhäuter zeigt auch er, correspondirend mit dem Hautmuskelschlauch, eine Sonderung in Abschnitte (siehe Fig. 51).

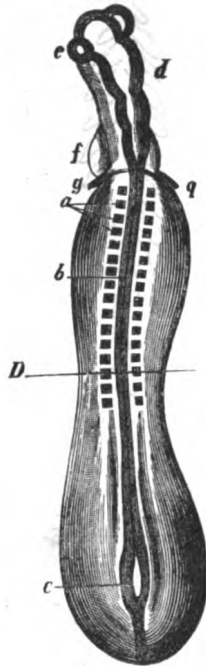


Fig. 50. Zweitägiger Embryo des Huhns (n. Dursy) vom Rücken gesehen; a. Myocommata, b. Chorda dorsalis, c. deren hinterer Endknopf, d. die Gehirnblasen, e. die Augenblasen, f. Herz, g. die Dottergefässe. Schnittlinie des in Fig. 54 dargestellten Querschnittes.



Fig. 51. Darmkanal des Blutegels (nach Gegenbaur), o. Schlundöffnung, cc. Blindsäcke, a. After.

Allein sie beruht nicht auf einer Unterbrechung des Schichtenzusammenhangs, sondern besteht in stellenweisen Verengerungen der Lichtung, die mit Erweiterungen abwechseln; die so entstehenden Abtheilungen sind dann häufig noch dadurch recht gut markirt, dass jede derselben mit ein Paar Blindsäcken (cc) besetzt ist.

4) Das Perigastrium theilhaftig an der Segmentirung nur, wenn auch der Darm in Mitleidenschaft gezogen ist; dann finden sich in ihm bindegewebige Scheidewände, welche dasselbe quer durchsetzen und in Kammern sondern. Zugleich dienen diese Scheidewände, indem sie sich zwischen Hautmuskelschlauch und Darmschlauch ausspannen, als Haftapparat für letztern. Der Ansatz der Scheidewand am Darm erfolgt immer an einer Einschnürung zwischen zwei Darmsegmenten, so dass jeder Kammer des Perigastriums eine solche des Darms entspricht; dies Verhältniss ist am besten an erhärteten Regenwürmern zu sehen, die man der Länge nach halbirt.

#### § 80.

5) Dem nächsten Abschnitt vorgreifend, sei hier gesagt, dass die Segmentirung von dem nachdrücklichsten Einfluss auf die Verzweigung der Systeme ist, deren ursprüngliche Anordnung immer den Theilungslinien zwischen den Segmenten folgt, und gewissermassen eine Verkörperung der Trennungsfurchen ist. Dieses ursprüngliche Verhalten erhält sich dauernd nur auf niederen Organisationsstufen; bei den höher gearteten Organismen, bei denen es im Embryonalzustand besteht, ändert es sich nachher dadurch, dass die Systeme nach erfolgter Bildung ein anderes Wachsthumstempo einhalten; die ursprüngliche Coincidenz löst sich da und dort, aber immer bleiben die Spuren auch dann noch deutlich genug (siehe auch den Abschnitt über die Systeme).

6) Vorgreifend dem übernächsten Abschnitt folgen hier einige Worte über das Verhalten der Organe. Diese letzteren nehmen in so fern an der Segmentirung Theil, als sie sich an den Segmenten wiederholen und zwar entweder nur einmal oder mehrermale an jedem Segment oder an einigen bestimmten Segmenten. Dies gilt aber nicht von allen Organen; in manchen Fällen (Bandwürmer) wiederholen sich alle Organe an jedem Segment und

bildet dies dann einen Uebergang zu der Individuenkette (siehe hierüber später). Bei den meisten segmentirten Thieren ist aber das Verhältniss so, dass gewisse Organe, namentlich die höheren Sinnesorgane, Fresswerkzeuge, Geschlechtsorgane etc., auf bestimmte Segmente beschränkt bleiben, während andere sich in mehreren und wieder andere sich an fast allen Segmenten wiederholen.

### § 81.

Wie später (im Abschnitt über das Individuum) gezeigt werden wird, sind am Thierkörper bestimmte Axen festgestellt; diesen gegenüber kann die Segmentirung verschiedene Richtungen einhalten. Die wichtigste dieser Axen ist die Mundafteraxe oder Längsaxe, d. h. die ideale Linie, welche Mund und After oder, wofern der After mangelt, den Mund und eine ihm diametral gegenüberliegende Stelle verbindet. Mit Bezug auf diese Axe sprechen wir von einer Längssegmentirung, wenn die Schnittlinien zwischen den Segmenten die Axe unter rechtem Winkel durchschneiden (siehe oben Fig. 49). In diesem Falle liegen die Segmente in einer Linie hinter einander, so dass deren erstes den Mund, deren letztes den After trägt. Die so beschaffenen Thiere nennt man längsgegliederte Thiere und die Segmente, aus denen sie bestehen, Metameren (Folgestücke) (Häckel). Die zweite Theilungsrichtung ist die, welche parallel der Längsaxe geht oder besser gesagt, bei welcher die Längsaxe in die Schnittebene fällt. In diesem Fall liegen die Segmente kreisförmig nebeneinander, um die Längsaxe wie die Schnitze einer Orange; man spricht dann von radiärer Segmentirung, nennt die Thiere bei denen sie vorherrscht, radiärsegmentirte Thiere oder auch kurzweg Radiata, Strahlthiere, und die Segmente Parameren (Nebestücke). Die Paramerenschnittlinien sind untereinander entweder gleichwerthig oder zerfallen in solche erster und zweiter Ordnung; man fügt dann die Benennung Antimere (Gegenstück) für diejenigen Segmente ein, welche sich zu einander verhalten, wie ein Gegenstand zu seinem Spiegelbild, d. h. wie rechts und links. Bei den Strahlthieren sind die Antimeren und Paramerenschnitte der Zahl nach gleich, bei den symmetrischen Thieren gibt es nur eine Antimerenschnittlinie, siehe später Fig. 52. \*)

\*) Ich habe mir hier erlaubt, zwei von Häckel aufgestellte Namen (Antimere und Paramere) in anderem Sinne zu gebrauchen, als der Autor. Was er Antimere nennt, nenne ich Paramere; für das, was ich Antimere nenne, hat er keine Benennung und als Paramere bezeichnet er nur die

## § 82.

Bezüglich des Vorkommens dieser zweierlei Segmentirungsrichtungen gilt folgendes:

1) Kommt nur eine derselben vor, so sind

a) die Thiere nur radiärsegmentirt, wie z. B. die Anthozoen (Korallen), bei denen, wie schon früher angeführt wurde (Fig. 48, pag. 81), die Längsmuskelschicht parallel ihrem Faserverlauf in eine grössere oder geringere Zahl von Segmenten gespalten ist;

b) nur der Länge nach segmentirt sind wenige Thiere, ja wenn man die Bandwürmer zu den Individuenstöcken rechnet, eigentlich gar keine; dagegen kommt reine Längssegmentirung bei den Pflanzen um so häufiger vor, denn das Stück von einem zum andern Internodium können wir recht wohl ein Segment nennen. Der häufigste Fall ist

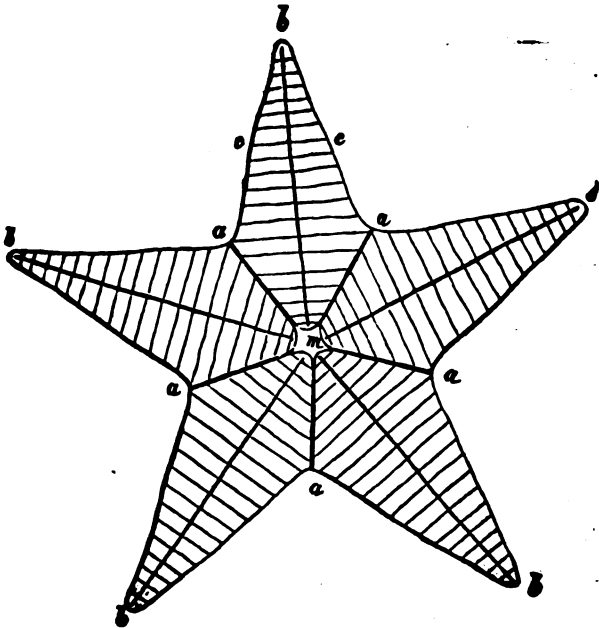


Fig. 52. Segmentirungsschema der Stachelhäuter (Seestern), am Radiale Schnittlinie erster Ordnung; bm. Antimerenschnittlinie, cc. Metameren-Schnittlinien.

Nebenstücke von Organen (z. B. die fünf Finger einer Hand). Selbstverständlich ist hier nicht Raum, diese Abweichung zu rechtfertigen,



## § 83.

2) das Zusammenvorkommen beider Segmentirungsrichtungen bei einem und demselben Thiere. Hiebei sind indessen zweierlei Fälle deshalb gegeben, weil nie die beiden Richtungen einander gleichwerthig sind; immer überwiegt die eine über die andere, weil sie nicht gleichzeitig auftreten. Wenn man nun dennoch unterscheidet zwischen längsgegliederten und strahliggegliederten Thieren, so geschieht dies nur nach dem Satze: *a potiori fiat denominatio*. So nennt man

a) die Echinodermen Strahlthiere, weil bei ihnen (s. Fig. 52)

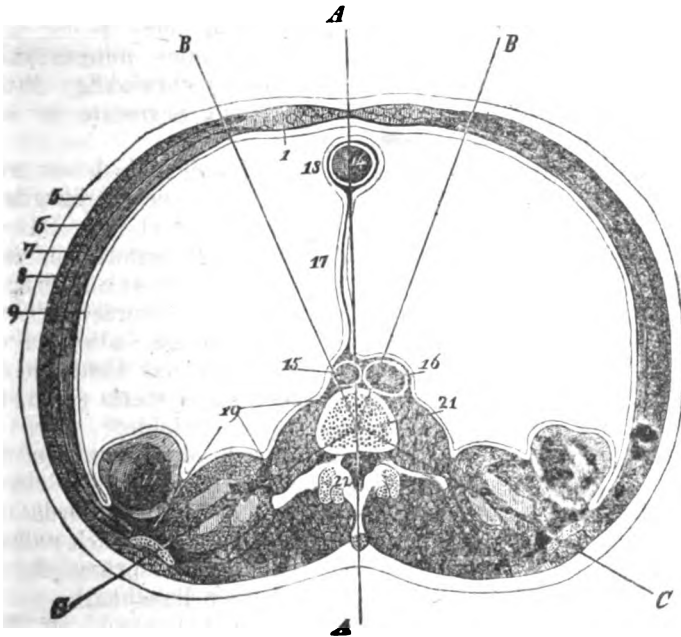


Fig. 53. Querschnitt durch den Bauch (des Menschen) in der Höhe des dritten Lendenwirbels (in der Rückenlage) (nach Luschka); 1) gerade Bauchmuskeln, 2) Rückenmuskeln, 3) grosser Lendenmuskel (psoas), 4) der quadratische Lendenmuskel, 5) Cutis, 6 u. 7) Kreuzmuscularis (obliquus externus und internus), 8) innere Kreismuscularis (transversus abdominis), 9) Bauchfell (animales Blatt), 10 u. 11) Dickdarm (colon ascendens und descendens), 12 u. 13) Nieren, 14) Dünndarm, 15) Körperschlagader (aorta), 16) untere Hohlvene, 17) der Gekrösetheil des Bauchfells, 18) viscerales Blatt des Bauchfells, 19) die Reste des Perigastriums (Retroperitonealräume), 20) Rückenmarkskanal, 21) Wirbelkörper, 22) Wirbelbögen, AA. Antimerenschnittlinie, B B. C. O. Paramerenschnittlinien.

die Hauptschnittlinien (am) radial laufen. Hauptschnittlinien sind sie deswegen, weil sie bei der Entwicklung zuerst auftreten. Durch sie ist der Thierkörper in fünf radial gestellte Segmente, Parameren, zerfallen, in welchen sich sämtliche Organe wiederholen. Nebstdem bestehen aber noch zweierlei Linien, nämlich die gleichfalls radial verlaufenden Linien bm, welche jedes Segment in zwei wechselseitig sich gleichende Hälften (Antimeren) theilen; von ihnen gilt, dass jedes Organ sich in ihnen ebenfalls und zwar höchst genau wiederholt, dass also in dem Segment jedes Organ paarweise vorhanden ist. Die Theile und Organe aber, welche in der Grenzlinie bm zwischen den beiden Gegenstücken liegen, sind nur in der Einzahl vorhanden. Die dritten Linien cc verlaufen untereinander parallel, so dass sie die Linien bm rechtwinklig durchschneiden und jedes der strahlig gestellten Segmente in eine Anzahl von Metameren zerfällt.

b) Längsgegliedert nennt man die Thiere, bei denen zwar die Längsgliederung vorherrscht, aber mit der Radiärgliederung in folgender Weise kombinirt ist. Das gewöhnlichste ist, dass jede Metamere in zwei Antimeren zerfällt. Die Antimerenschnittlinie (siehe Fig. 53 A) wird repräsentirt von den Centraltheilen der Systeme, also bei den Wirbelthieren (Fig. 53) durch das Centrum des Nervensystems (20), des Gefässsystems (15 u. 16) des Knochensystems (21); gebildet wird sie zuerst am Rücken dadurch, dass aus der Medianlinie der Embryonalanlage ein cylindrischer Strang (Fig. 55 l, und 56 l), die chorda dorsalis, herausgeschnitten wird. Am Bauch entsteht sie durch Verwachsung der ursprünglich getrennten Bauchplatten in der Bauchnath.

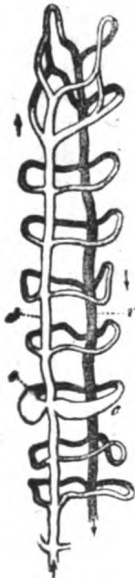


Fig. 54. Gefäßsystem von *Saenuris variegata* (nach Gegenbaur.)

Die Metamerenschnittlinien der Wirbel- und Gliederthiere werden verkörpert von den sekundären Ausstrahlungen der Systeme. Eine Vorstellung hievon gibt Fig. 54, welche das Gefäßsystem eines längsgegliederten Wurmes darstellt. Die der Länge nach verlaufenden Hauptgefäße (d u. v) sind die Verkörperung der Antimerenschnittlinien, die sie verbindenden Halbbögen stellen die Metamerenschnittlinien vor. — Eine weitere Verkörperung derselben siehe später.

## § 84.

Neben dem Radialschnitt, welcher die Antimeren bildet, kommen nun bei den meisten längsgegliederten Thieren noch ein oder zwei andere Paramerenschnitte vor, die aber nie dieselbe hohe morphologische Bedeutung haben. Bei den Würmern sind es zwei Schnitte jederseits, die aber nur die Längsmuscularis durchsetzen und sie jederseits in drei Längsbänder spalten, so dass dieselbe aus einem paar Rückenbändern, einem paar Bauchbändern und einem paar Seitenbändern besteht; angedeutet werden diese sekundären Paramerenschnittlinien durch bestimmte Organe, die Borsten und Borstenhöcker, wovon jede Metamere zwei Paare, ein Rückenpaar und ein Bauchpaar, besitzt. Das erstere sitzt auf der Schnittlinie zwischen Rücken- und Seitenband, das letztere auf der Schnittlinie zwischen Seitenband und Bauchband.

Bei den Gliederfüßlern sind diese zwei Schnittlinien fixirt durch den Ursprung der Gliedmaassen, deren jede Metamere im Prinzip zwei besitzt; das untere Gliedmaassenpaar (welches gewöhnlich Füsse oder Fresswerkzeuge etc. vorstellt) sitzt auf der Schnittlinie zwischen Bauchstück und Seitenstück, das obere Paar (welches Flügel oder Kiemen vorstellt) auf der Schnittlinie zwischen Rückenstück und Seitenstück. Sehr scharf ausgesprochen ist diese Dreitheilung jeder Antimere an dem Hautskelet der Insekten, indem jedes Segment (Ring) aus drei Paar von Stücken besteht, den Rückenstücken (notum), den Bauchstücken (sternum) und den Seitenstücken (pleura), wobei nur das anzumerken ist, dass es häufig an einzelnen Segmenten zur Wiederverwachsung der Rückenstücke oder der Bauchstücke mit einander kommt; am Abdomen der Käfer sind z. B. die Bauchstücke verschmolzen, sehr gross und hart, die weicheren Rückenstücke sind theils deutlich durch eine Mediannath getrennt, theils verwachsen, die Seitenstücke sind sehr schmal und tragen die Tracheenöffnungen.

## § 85.

Bei den Wirbelthieren finden sich gleichfalls neben der Antimerenschnittlinie noch zwei andre Radialschnittlinien von minderem morphologischem Werthe. Die wichtigere derselben ist die dorsale, Fig. 53, C. Sie erstreckt sich über den ganzen Leib und verläuft im Bereiche des Schwanzes, so dass sie jede Antimere genau halbirt (mithin das Segment viertheilt) (siehe Fig. 49, Seit.). Am Rumpf läuft diese Schnittlinie dem Rücken

näher als dem Bauch, namentlich bei den luftathmenden Wirbelthieren (siehe den Querschnitt Fig. 53, C.). Sie theilt jedes Myocomma der Längsmuscularis in zwei Theile, einen Rücken- theil und einen Bauchtheil, der erstere (Fig. 52, 2 u. 4) behält auch bei den luftathmenden Wirbelthieren seine ursprüngliche Faserrichtung; der Bauchtheil dagegen verwandelt sich in eine Kreuzmuscularis (Fig. 52, 6 u. 7) und eine innere Ringmuscu- laris (8).

Weiter zerschneidet die dorsale Seitenlinie die beiden Muskel- ringe, Schulter- und Beckengürtel, die schon durch die Anti- merenschnittlinie halbirt sind, in je zwei Viertel. Charakterisirt ist sie an dieser Stelle dadurch, dass da, wo sie die Muskel- ringe durchschneidet, die Gliedmaassen hervorbrechen. Bei den Fischen verläuft noch in ihr der sogenannte Seitenerv, ein Ast des Vagus, und zwar entweder in der Tiefe zwischen den Vierteln der Myocommata oder oberflächlich unter der Haut; in der Haut selbst ist die Schnittlinie durch die sogenannte Seiten- linie angedeutet, doch fällt sie (wohl in Folge nachträglicher Verschiebung durch nicht übereinstimmendes Wachstum) beim erwachsenen Thier nicht immer genau mit der Schnittlinie der Muscularis zusammen. Ferner ist die Schnittlinie allgemein dadurch gekennzeichnet, dass in ihr grössere Nerven und Blut- gefässstämme die Muscularis durchsetzen, um in die Haut zu gelangen. Endlich, beim Embryo, ist die Schnittlinie verkörpert durch den Urnierengang, von dem man geradezu sagen kann, dass er ein aus der Muscularis herausgeschnittener Streifen ist. Zum Verständniss diene Fig. 55, welche den Querschnitt durch die Mitte eines Hühnerembryos aus dem Beginn des zweiten Be- brütungstages wiedergiebt. Der Leib ist zu jener Zeit noch eine flache Scheibe, deren Ränder in die Embryonalhäute sich verlieren. Die Ansicht ist in der Bauchlage gezeichnet. A. Antimerenschnittlinie. C. Die dorsalen Seitenschnittlinien. Die Muscularis ist hier bereits in folgende Theile zerfallen: ee. die Längsmuscularis des Rückens (2 u. 4 der Fig. 53), hh. die Seiten- theile der animalen Muscularis (Kreuzmuscularis), ii. die Darm- muscularis, die gegen f hin noch mit der animalen zusammen- hängt, sich aber später von ihr löst. Endlich die Stücke ff, durch welche die Seitenschnittlinie C geht, d. i. die Anlage des Urnierenganges, der nach seiner völligen Ablösung nach einwärts gegen das Perigastrium rückt, so dass e und h über der von ihm gelassenen Lücke sich wieder vereinigen. Bei dem erwachsenen Thiere fällt, wie Fig. 53 zeigt, auch die bleibende Niere (12 u. 13) in die Seitenschnittlinie.

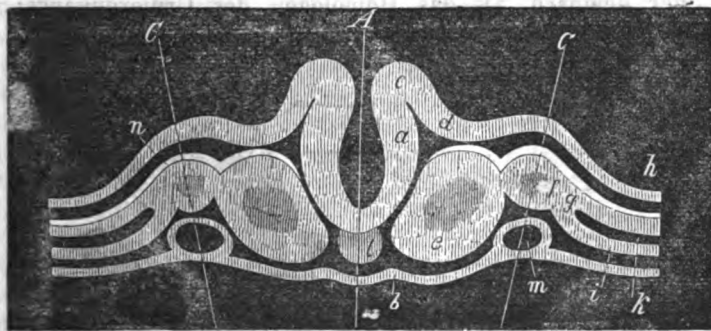


Fig. 55. Querschnitt eines zweitägigen Hühnerembryos (nach Dursy), a, c, d, Epidermis, a. der für die Bildung des Rückenmarks bestimmte, jetzt noch eine bei c offene Rinne bildende Theil derselben, b Epithel des Darms, f. Urnierengang, g. Verbindungsstelle von h, Kreuz-Muscularis und i. Darmmuscularis, k. Peritonealhöhle, l. Chorda dorsalis, m, die beiden primären Aorten, n. eine strukturlose Grenzschicht.

### § 86.

Die Urnieren sind deshalb sehr belehrend für das Segmentierungsschema der Wirbelthiere, weil nicht nur der Urnierengang die Seitenschnittlinie bildet resp. verkörpert, sondern auch, wie Fig. 56 darthut, die Metamerenschnittlinien DD beim Embryo durch die am innern Rand der zwei Urnierengänge unter rechtem Winkel ansitzenden geknöpften Schläuche (a), die man nach ihrem Entdecker die Wolff'schen Körper nennt, verkörpert werden. Betrachtet man deshalb den Embryo eines höheren Wirbelthieres von der Bauchseite, so ergibt sich das in Fig. 56 dargestellte Segmentierungsschema. A. Die Antimerenschnittlinie, verkörpert durch die Chorda dorsalis (l); die dorsalen Seitenschnittlinien CC verkörpert durch die beiden Urnierengänge (ff); die Metamerenschnittlinien DD verkörpert durch die Wolff'schen Körper (a). Die Muscularis ist hierdurch zerfallen 1) in zwei Reihen von Myocommata der Längsmuscularis (b) (Wirbelplättchen der Embryologen); 2) in die Myocommata der Kreuzmuscularis cc, welche nach aussen von der Seitenschnittlinie liegen.

Hier ist anzumerken, dass den Wolff'schen Körpern der Wirbelthiere die Wassergefässschläuche der Würmer und die Tracheenstämmen der Insekten homolog sind; auch sie verkörpern die Metamerenschnittlinien. Die Seitenschnittlinie ist nur bei den Insekten verkörpert, bei welchen die einzelnen queren Tracheenstämmen durch einen Längstracheenstamm (Fig. 57 g) verbunden

sind, der demnach als das Homologon des Urnierengangs zu betrachten ist.

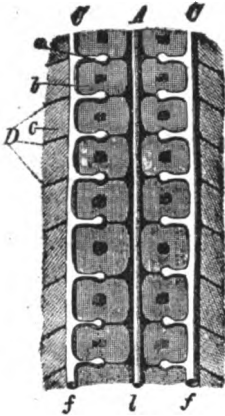


Fig. 56. Segmentierungsschema des Wirbelthierembryos, A. Antimerenschnittlinie, C C. Seitenschnittlinien, D D. Metamerenschnittlinien, a. Wolff'sche Körper, b. Myocommata der Längsmuscularis, c. Myocommata der Kreuzmuscularis, f. Urnierengänge, l. Chorda dorsalis.

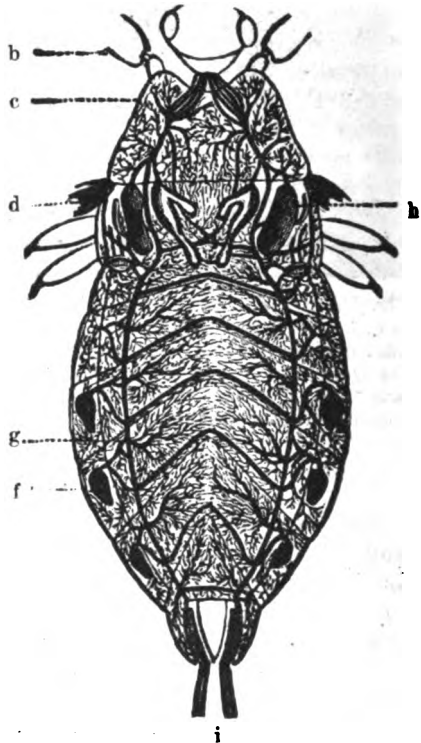


Fig. 57. Das Tracheensystem der Wasserwanze (*Nepa*) (nach Owen). a. Kopf, b. erstes Fusspaar, c. Prothorax, d. Flügelansätze, f. die queren, mit den Stigmen beginnenden Tracheenstämme, g. die Längstracheenstämme, h. Luftsäcke, i. Atherröhren.

### § 87.

Die zweite Paramerenschnittlinie verdient den Namen Bauchschnittlinie (siehe oben Fig. 53, 13). Sie greift nicht so tief in die Organisation des Hautmuskelschlauchs ein als die vorige. Einmal fehlt sie im Bereich des Schwanzes ganz. An Rumpf, Hals und Kopf verläuft sie nahe der Bauchnaht, zu deren beiden Seiten durch sie je ein Streifen der Muscularis

(Fig. 53, 1) abgetrennt ist, welcher durch seinen geradegestreckten Faserverlauf und dadurch, dass er sich der Längssegmentirung gegenüber anders verhält, seine Selbständigkeit dokumentirt. Es setzen sich nämlich nicht alle Schnittlinien zwischen den Myocommata auf ihn fort, auch ist er durch eine stärkere Bindegewebsplatte von ihnen gesondert. Man nennt diese beiden Streifen entweder kurzweg den geraden Bauchmuskel oder die Kette der geraden Bauchmuskeln, da derselbe in mehrere hintereinander liegende Abschnitte zerfällt, von denen nur das zwischen hinterem Brustbeinrand und Schamfuge liegende Stück der gerade Bauchmuskel der menschlichen Anatomie ist. Von der Schamfuge bis zum Schwanzanfang bildet derselbe den Scham-schliesser (beim Mann den Schwellkörperschnürer) und den Afterschliesser. Nach vorwärts vom Brustbein zerfällt er in vier Abschnitte, einen zwischen Zungenbein und Brustbein, einen zwischen Kehlkopf und Brustbein, einen zwischen Zungenbein und Kinn und einen zwischen Kinn und Unterlippe. Dargestellt ist der Zug dieser Muskelparthie in Fig. 49, w, g, h.

Die Schnittlinie ist ausserdem angedeutet durch den Verlauf einiger Hauptgefässstämmchen (von hinten her die *Arteriae epigastricae*, vom Kopfe her die *Mammariae internae*) und dadurch, dass an ihr Hauptgefäss- und Nervenstämmchen die *Muscularis* durchbohren, um in die Haut zu gelangen.

Rekapituliren wir jetzt die Segmentirung des Wirbelthierleibes kurz:

Durch die queren Schnittlinien ist der Hautmuskelschlauch in eine Kette von Längssegmenten (Metameren) gespalten. Jede Metamere zerfällt durch die Hauptradialschnittlinie in zwei Gegenstücke (Antimeren). Jede Antimere zerfällt durch zwei Seitenschnittlinien in drei Stücke, deren oberes Rückenstück, deren mittleres Seitenstück, deren unteres Bauchstück genannt wird. Auf dem Querschnitt eines Wirbelthieres (Fig. 53) erscheinen also drei Paare von *Muscularis*abschnitten: 1) was zwischen A und C liegt — Rückenstück, 2) zwischen C und B — Seitenstück, 3) zwischen A und B — Bauchstück.

### § 88.

Ausser den bisher beschriebenen Segmentirungslinien ist noch die bei einem Theil der Echinodermen vorkommende Hypomerenbildung zu erwähnen. Bei diesen strahlig gebauten Thieren, deren Segmente (Parameren) kreisförmig um die Mund-*afteraxe* liegen, trifft man noch eine zu dieser *Axe* senkrecht stehende Schnittbene, welche jedes Segment in zwei einander

unähnliche Hälften (Hypomeren), eine anale und eine orale, theilt. In der letzteren, welche von os, Mund, den Namen orale Hälfte, oder davon, dass sie die Ortsbewegungswerkzeuge (Ambulacralfüsschen) trägt, den Namen Ambulacralseite erhalten hat, liegt der Mundpol (jedoch nicht immer der Mund selbst). In der ersteren, der analen oder antiambulacralen, Seite liegt der Afterpol (jedoch nicht immer der After).

Diese Schnittebene steht parallel der Haftfläche, beziehungsweise Wandelfläche des Thieres und bedingt einen scharf ausgesprochenen Gegensatz zwischen oben und unten, indem die antiambulacrale Hälfte des Hautmuskelschlauchs gewöhnlich gar nicht oder unvollständiger segmentirt ist, als die ambulacrale oder umgekehrt. Auch besteht folgender Unterschied: Bei den Seesternen sind die beiden Hälften gleich gross, bei den Seeigeln überwiegt die ambulacrale so sehr über die antiambulacrale, dass sie fast die ganze Peripherie des Perisoms bildet, bei den Haarsternen (Crinoideen) überwiegt das Antiambulacralum, endlich bei den Holothurien besteht die Trennung zwischen ambulacraler und antiambulacraler Seite nicht, das ganze Perisom ist ambulacral.

## 8) Lehre von den Segmentparthien.

### § 89.

Ein weiteres auf den Formenreichtum des Thierreichs den grössten Einfluss nehmendes Verhalten der Segmente ist deren Metamorphose und ihr Zusammentreten zu morphologischen Einheiten höherer Ordnung. In Bezug hierauf unterscheidet man zwei Hauptgruppen von segmentirten Thieren, die homonom und die heteronom segmentirten. Ursprünglich sind alle Thiere homonom segmentirt (bei den Wirbelthieren gilt das allerdings nur, wenn man den Kopf ausnimmt). Während dies Verhältniss nun bei einigen stabil bleibt, treten andere nach einem homonomen Embryonalzustand in den Zustand der Heteronomie über.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Zuständen ist folgender:

Bei den homonomen Thieren sind die Segmente untereinander alle gleich beschaffen, annähernd von gleichen Dimensionen, annähernd gleich viel oder gleich wenig gegen einander beweglich und mit ganz denselben Organen und Systemtheilen ausgestattet. Eine Ausnahme hiervon machen blos die an beiden



Enden liegenden Segmente, indem das Kopfsegment die Mundöffnung und gewisse höhere Sinneswerkzeuge (namentlich die Augen), das Aftersegment die Afteröffnung trägt. In diesem Zustand verharren viele (nicht alle) Würmer zeitlebens und manche Gliederfüssler im Larvenzustand (z. B. ein Theil der Dipteren).

Die Heteronomie beruht darauf, dass einzelne Parthien von Segmenten sich von anderen Parthien in den Dimensionen, in dem Grad der Beweglichkeit gegeneinander, durch den Besitz oder Mangel von bestimmten Organen oder Systemtheilen oder durch anderartigen Bau der Organe unterscheiden; z. B. die eine Parthie der Segmente besitzt Gliedmaassen, die andere nicht, oder es besitzen zwar beide Gliedmaassen, allein bei den einen sind dies Füsse, bei den andern Fresswerkzeuge.

### § 90.

Die stufenweise Zunahme der Heteronomie beruht nun auf zweierlei Umständen.

1) Auf der Hochgradigkeit der Metamorphose der ursprünglich gleichartigen Segmente einer und derselben Segmentparthie. In dieser Hinsicht kann man folgende Modifikationen unterscheiden:

a) Die Segmentreihe (primäre Segmentparthie); darunter versteht man eine Parthie unter sich gleicher, gegeneinander frei beweglicher Segmente, so wie sie bei den homonomen Thieren alle beschaffen sind. Die niederste Stufe der Heteronomie besteht darin, dass ein Thier aus mehreren Segmentreihen besteht (das Homonome besteht nur aus einer einzigen).

b) Die Segmentgruppe (sekundäre Segmentparthie) unterscheidet sich von der Reihe dadurch, dass zwischen den ursprünglich getrennten Segmenten partielle Wiederverlöthungen eingetreten sind, ferner dadurch, dass die einzelnen Segmente der Gruppe untereinander Differenzen in dem Entwicklungsgrade oder bedeutende Unterschiede in der Entwicklung ihrer Segmentalorgane zeigen, z. B. die Brust der Insekten (siehe Fig. 58) ist eine Gruppe aus drei Segmenten, die sich von einander unterscheiden in ihrer totalen Grösse, dann in der relativen Grösse ihrer Hauptskeletstücke, endlich dadurch, dass der vordere Ring nur ein Fusspaar trägt, die andern neben dem Fusspaar noch ein Flügelpaar.

Man muss aber bei den Segmentgruppen noch einmal unterscheiden je nach dem Grade der Wiedervereinigung der

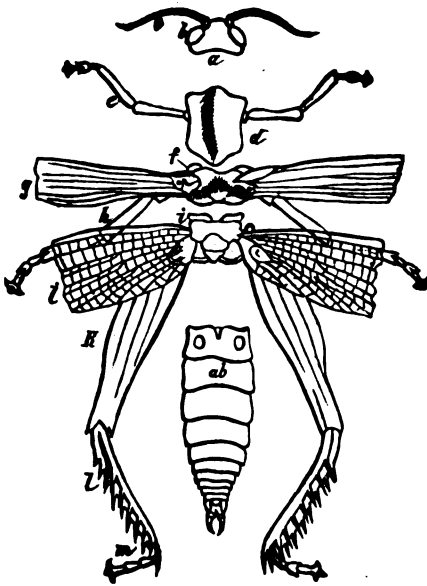


Fig. 58. Segmentierungsschema des Insektes (Heuschrecke) (nach Owen). a. Kopf, b. Augen, c. Fühler, d. Prothorax, e. erstes Fusspaar, f. Mesothorax, g. Vorderflügel, h. zweites Fusspaar, i. Metathorax, j. Hinterflügel, k. drittes Fusspaar, dessen Femur, l. dessen Schiene (tibia), m. dessen Tarsus.

artigkeit der Segmentparthien; ein Thier aus drei Segmentreihen z. B. ist höher geartet, als ein nur aus zwei Reihen zusammengesetztes. Ferner ist ein Thier, welches aus zwei Segmentreihen und einer Segmentgruppe besteht, höher geartet, als das aus drei Segmentreihen bestehende, wird aber seinerseits an Organisationshöhe übertroffen von einem, welches aus zwei Segmentgruppen, (einer primären und einer sekundären) und einer Segmentreihe besteht.

### § 91.

Da die Segmentgruppen und Segmentreihen nebst gewissen äusserlichen Organen die sinnfälligsten Abschnitte des Thierkörpers sind, so bestehen für dieselben in allen Sprachen Vulgarnamen, welche die praktische Anatomie sich ebenfalls angeeignet

Segmente; ob sie nämlich so innig ist, dass die Segmente nicht mehr gegeneinander bewegt werden können, oder ob noch eine Beweglichkeit vorhanden ist. Dies ist deshalb morphologisch von grösstem Einfluss, weil bei aufgehobener Beweglichkeit die ganze Anordnung der Muscularis eine wesentlich andere wird; es verschwinden alle die Muskeln, welche die Gegeneinanderbewegung der Segmente besorgen; da dies gerade die Parthien der Muscularis sind, welche die Segmentierung ursprünglich betroffen hat, so ist die Metamorphose eine sehr weitgehende. Wir nennen im Folgenden Segmentgruppen mit noch erhaltener Beweglichkeit freie, primäre, die anderstarre, sekundäre.

2) Hängt die Hochgradigkeit der Heteronomie ab von Zahl und Verschieden-

hat und deren auch die Morphologie nicht entbehren kann. Die Bezeichnungen sind natürlich dem Bau des Menschen und der höheren Thiere entnommen und haben deshalb nur zum Theil allgemeine Verwendbarkeit.

### § 92.

1) Kopf (caput) Fig. 58 a. Diese Segmentparthie hat das allgemeinste Vorkommen bei den heteronom segmentirten Thieren (natürlich nur den längssegmentirten, denn den strahlig gegliederten mangelt jegliche Kopfbildung). Morphologisch ist sie immer eine sekundäre d. h. starre Segmentgruppe und dadurch charakterisirt, dass sie immer Gliedmaassen trägt, die zu Fresswerkzeugen umgestaltet sind. Die Zahl der den Kopf zusammensetzenden Segmente ist eine engbegrenzte, z. B. der Kopf der Insekten besteht ursprünglich aus fünf Segmenten, der der Wirbelthiere aus vier. Das Charakteristische ist, dass die Skelettbildung am Kopf den höchsten Grad der Entwicklung erreicht, indem die den einzelnen Segmenten resp. Segmentalspalten zukommenden Skelettheile eine vollkommene starre Schädelkapsel bilden und demgemäss die Muskulatur sich kaum mehr auf Myocommata zurückführen lässt, da die Regelmässigkeit ihrer Anordnung vollkommen gestört, ja der wesentlichste Theil derselben gar nicht mehr vorhanden ist. Die ursprüngliche Segmentirung zeigt sich nur noch

a) in der Zahl der Segmentalorgane; so besitzen die Insekten am Kopfe hinter der Mundöffnung drei paar Fresswerkzeuge, vor dem Munde ein paar Fühler und ein paar Augen; je nachdem man nun die Augen als Segmentalorgane gelten lässt oder nicht, nimmt man fünf oder vier Kopfsegmente an. Bei den Wirbelthieren entspricht dem die Zahl der dem Schädel angehörigen Kiemenbogenpaare. Von den drei Interstitien der vier Schädelwirbel entspringen von hinten nach vorn: Paukenunterkieferbogen, Gaumenoberkieferbogen, Pflugschaarbogen und an der Spitze des vordersten Schädelwirbels hängen, als die Rudimente eines vierten Schädelkiemenbogens, die Zwischenkiefer (siehe später).

b) Ferner zeigt sich die Segmentirung an den Skelettbildungen; bei den Gliederthieren jedoch entweder gar nicht oder nur an der Bauchseite; sehr deutlich dagegen bei den Wirbelthieren, bei denen drei sehr wohl ausgebildete Wirbelsysteme (von hinten nach vorn: Hinterhauptwirbel, Scheitelwirbel, Stirnwirbel) und ein rudimentäres Wirbelsystem (Naserwirbel) den Schädel componiren. Diese Systeme sind entweder zeitlebens, oder wenig-

stens im Jugendzustand durch deutliche Nähte getrennt; siehe später beim Knochensystem.

### § 93.

2) Eine weitere, aber nur den Wirbelthieren (mit sehr wenigen Ausnahmen) zukommende, das hintere Körperende bildende Segmentreihe ist der Schwanz (cauda). Das Characteristicum dieser Segmentreihe ist, dass an ihr sich nur der Hautmuskelschlauch beteiligt, der Darm hört an der Wurzel des Schwanzes mit dem After auf, und nur das Perigastrium mit einigen Hauptgefäßen setzt sich in denselben fort als unterer Schwanzkanal. Uebrigens beteiligt sich auch der Hautmuskelschlauch nicht mit allen Theilen an der Herstellung des Schwanzes. Wir haben früher gesehen, dass dessen Muscularis aus einer hinteren (dorsalen) Längsmuscularis, einer seitlichen Kreuzmuscularis und einer vorderen Längsmuscularis besteht. Von diesen dreierlei Bestandtheilen setzt sich auf den Schwanz nur der erste, die Längsmuscularis des Rückens, fort. Sie ist in Myocommata zerfallen, die in ihren Zwischenräumen die Wirbelsysteme führen. Im geraden Gegensatz zum Kopf, dessen Segmentzahl bei den Wirbelthieren eine durchaus bestimmte, ist die Zahl der Schwanzsegmente eine, häufig sogar individuell, variable. Eine Verwachsung der Schwanzwirbelsysteme und damit die Umwandlung der Segmentreihe in eine sekundäre Segmentgruppe kommt nur bei den froschartigen Thieren vor.

### § 94.

3) Für die Gesamtheit der zwischen Kopf und Schwanz inneliegenden Segmente hat man den Namen Rumpf. Wo dieser in keine weiteren Segmentparthien zerfällt, wie bei den Fischen, trägt er den Charakter einer Segmentreihe; wenige, z. B. die Kofferrische, ausgeschlossen, wo er unter Betheiligung eines Hautskelets zur unbeweglichen Segmentgruppe geworden ist.

Im Bereich der Reptilien beginnt die weitere Auflösung dieser Segmentreihe zunächst in der Weise, dass sie sich allmählig in zwei Theile sondert.

a) Im Anschluss an den Kopf, der Hals (collum), eine Segmentreihe, welche durch geringeres Volum und grössere gegenseitige Beweglichkeit ihrer Segmente, ferner durch das weit geringere Volum, welches das Perigastrium in ihnen beansprucht, und durch den Mangel an serösen Säcken ausgezeichnet ist. Ihre höchste Ausbildungsstufe erreicht diese Segmentreihe bei den Schildkröten und Vögeln durch die beträchtliche Zahl

der Segmente, ihre hohe Beweglichkeit und den entsprechend geringen Querdurchmesser. Fixirt ist die Zahl der Halssegmente nur bei den Säugethieren, bei denen (eine Faulthierart mit neun ausgenommen) immer sieben Wirbelsysteme vorhanden sind. Den Charakter einer starren Segmentgruppe gewinnt der Hals nur bei den Walthieren durch Verwachsung der sechs hinteren Wirbelsysteme.

b) Der Rest der Rumpsegmente ist nun wie bei den Schildkröten eine starre Segmentgruppe, für welche es keinen Vulgärnamen gibt, wenn man sie nicht etwa Rumpf im engern Sinne nennen will; oder sie zerfällt wie bei den Vögeln in zwei Abschnitte:

α) Im Anschluss an den Hals, Brust (thorax); dies ist eine bewegliche Segmentgruppe, charakterisirt durch bedeutenden Querdurchmesser ihrer Segmente resp. dadurch, dass sie aussen den Schultermuskelring sammt dem vorderen Gliedmaassenpaar, in ihrem inneren, der sogenannten Brusthöhle, das Herz und die Lungen sammt den dazu gehörigen serösen Säcken trägt und der Darm durch sie in geradem Zuge hindurchgeht.

β) Der Bauch (abdomen), charakterisirt durch die unbewegliche Verbindung seiner Segmente mit entsprechender Verkümmern der Längsmuscularis; dann dadurch, dass er den Beckenmuskel- und Knochenring mit den daran sitzenden hinteren Gliedmaassen trägt, endlich dadurch, dass in ihm die Aufknäuelung des Darms stattfindet, die wichtigsten Darmdrüsen und perigastrischen Organe ihren Sitz finden und das Bauchfell (peritoneum) mit der Bauchhöhle sich etablirt. Bei den Vögeln ist Brust und Bauchhöhle nicht so deutlich gesondert wie bei den Säugethieren. Bei diesen spannt sich ein gewölbtes, mit der Convexität gegen die Brusthöhle gewendetes musculöses Septum, das Zwerchfell, quer zwischen diese beiden Räumlichkeiten. Das Zwerchfell besteht aus einer sehnigen, von den Hauptgefäßstämmen durchbohrten Mitte (centrum tendineum) und radial von dort entspringend des Hautmuskelschlauchs sich den Vögeln ist das Zwerchfell quereres Septum, sondern schlägt Lunge hin.

γ) Bei den Säugern hat die höchste Stufe erreicht, indem sie dert, in eine an der Brust sich Lenden (lumbi), und dahinter geschlossene Segmentgruppe. De:

in einer minder starken Entwicklung des Beckenmuskel- und Knochenrings, wie bei den Vögeln. Während bei den letzteren die Dorsalstücke des Beckenknochengürtels eine so beträchtliche Entwicklung in der Richtung der Körperaxe gewinnen, dass sie sich über alle Bauchsegmente hin erstrecken und mit allen ihren Wirbelsystemen unbeweglich verwachsen, lassen sie bei den Säugern einige (2—7) frei und diese bilden miteinander die bewegliche Lende, deren Segmente sich von denen der Brust hauptsächlich durch mindere Entwicklung ihrer Wirbelsysteme (Mangel der Rippenbildung) und damit durch grössere gegenseitige Beweglichkeit unterscheiden. In Bezug auf die inneren Räumlichkeiten gilt, dass dieser Sonderung des Bauches in Becken und Lende keine Scheidewandbildung entspricht. Nichts destoweniger gebraucht man den Namen Beckenhöhle für den Abschnitt der Bauchhöhle, welcher von dem Beckenknochengürtel umfasst, mithin von starren Wandungen umgeben ist, und nennt dann Bauchhöhle im engeren Sinn nur den der Lende entsprechenden, mit fast nur muskulösen Wandungen versehenen Abschnitt, der aber mit der Beckenhöhle offen communicirt.

#### § 95.

Bei den wirbellosen segmentirten Thieren verläuft die Bildung der Segmentparthien nach einem anderen Schema, welches in den Lehrbüchern der Zoologie von dem bei den Insekten bestehenden Sachverhalt aus construirt worden ist. Bei letzteren zerfällt der Leib in drei Abschnitte, für welche man solche Vulgärnamen verwendet hat, die bei den höheren Wirbelthieren üblich sind; von vorn angefangen nennt man sie Kopf, Brust, Bauch (Caput, Thorax, Abdomen). Die vier übrigen Vulgärnamen bei den Wirbelthieren, Hals, Lende, Becken und Schwanz, können bei den wirbellosen Thieren keine Anwendung finden.

Ueber den Kopf der Insekten ist schon oben § 92 gesprochen worden; ihre Brust unterscheidet sich von der der Wirbelthiere vorerst dadurch, dass sie unmittelbar auf den Kopf folgt; die Verbindung beider ist eine meist ausserordentlich bewegliche, bewirkt durch sehr bedeutende Einschnürung zwischen letztem, Kopf, und erstem, Brustsegment; fürs zweite dadurch, dass die Brust nur die bestimmt begrenzte, sehr kleine Zahl von drei Segmenten umfasst. Man hat diese mit eigenen Namen belegt und nennt, von vorne angefangen, das erste (siehe Fig. 58, d.) Prothorax (Vorderbrust), das zweite (Fig. 58, f.) Mesothorax (Mittelbrust), das dritte (Fig. 58, i.) Metathorax (Hinterbrust oder Nachbrust). Was die Verbindungsweise

betrifft., so ist sie nicht bei allen übereinstimmend; bei manchen, z. B. den Zweiflüglern und Hymenopteren, bilden alle drei zusammen eine starre Segmentgruppe, welche nach beiden Seiten hin, gegen Kopf und Bauch, sehr frei beweglich ist. Das andere Extrem bieten die Käfer; bei ihnen ist der Prothorax sehr frei beweglich gegen die beiden übrigen, welche nicht nur untereinander fest verbunden, sondern auch mit dem ersten Abdominalsegment so vereint sind, dass nur eine sehr mässige Beweglichkeit verbleibt. Ein weiterer Unterschied ist, dass beim Insekt alle Brustsegmente Bewegungsorgane tragen (wenn überhaupt Gliedmaassen vorhanden sind), und zwar jedes Segment ein Beinpaar; bei den geflügelten Insekten tragen entweder Mittel- und Hinterbrust je ein Flügelpaar, oder nur die Mittelbrust (Zweiflügler) oder nur die Nachbrust (Strepsipteren) Endlich kann man bei den Insekten von keiner Brusthöhle sprechen, da die Muscularis dort so mächtig ist, dass nur eben Raum genug bleibt, um dem Darm und den Systemcentra einen Durchgang zu gestatten.

Der Bauch (abdomen) der Insekten (Fig. 58, a b) ist eine Segmentreihe und besteht ursprünglich aus elf Segmenten, von welchen übrigens die zwei letzten nur bei den Orthopteren zuweilen zur Entwicklung kommen, so dass dann nur neun übrig bleiben. Die Segmente sind meist gegeneinander beweglich und mit Ausnahme des letzten oder der zwei letzten auch ziemlich gleich geartet. Gliedmaassen mangeln ihnen durchaus; das Abdomen ist entweder sehr freibeweglich, ja sogar wie bei den Aculeaten durch einen dünnen Stiel mit dem Thorax verbunden, oder es sitzt mit breiter Basis (abdomen sessile) an der Brust und ist dann keiner grossen selbständigen Beweglichkeit fähig. Es enthält den wesentlichsten Theil des Darmkanals sammt Anhangorganen und die perigastrischen Organe.

### § 96.

Die Segmentirungsmodi der übrigen heteronom segmentirten, wirbellosen Thiere hat man auf den Segmentirungsmodus der Insekten bezogen und zwar in folgender Weise:

Alle unter den Insekten stehenden Gliederfüssler zeigen nur zwei Segmentparthien; um nun die Vergleichung mit den aus drei Segmentparthien bestehenden Insekten festhalten zu können, wird der mittlere Abschnitt, die Brust, als labil, aufgefasst, indem man sie bald als vollkommen vereinigt ansieht mit dem Abdomen, bald als theilweise, bald als ganz verschmolzen mit dem Kopf. Das erstere ist der Fall bei den Tausend-

füssen (Myriapoden), die aus einem, dem entsprechenden Theil der Insekten ganz gleichgebildeten, aus fünf Segmenten bestehenden Kopf und einer Segmentreihe von sehr schwankender Zahl (15 — über 100), einer sogenannten Bauchbrust, zusammengesetzt sind. Dass man die drei ersten Segmente dieser Reihe als Homologon der Insektenbrust auffasst, ist dadurch gerechtfertigt, dass sie beim Embryo zuerst allein vorhanden sind und dass wenigstens bei den Chilopoden die zwei ersten dieser Segmente in eine nähere Beziehung zu dem Kopf treten. Weiter ist von den Chilognathen anzumerken, dass die fünf bis sechs ersten Segmente der Reihe wirkliche Einzelsegmente mit einem Fusspaar sind, die folgenden dagegen Doppelsegmente mit zwei Fusspaaren.

Bei den Arachniden (Spinnen) sind gleichfalls nur zwei Segmentparthien vorhanden. Da der hintere, aus sechs bis dreizehn Segmenten bestehende, durch Lage, durch den Mangel der Gliedmaassen etc. unzweifelhaft dem Abdomen der Insekten entspricht, so fasst man schon deshalb die vordere als Verschmelzung von Kopf und Brust, als Kopfbrust (Cephalothorax), auf. Allein hier ist nur die Brust vollständig mit drei Segmenten vorhanden, der Kopf ist reduziert, ja, wie einige Morphologen sagen, eingegangen, indem die Augen über den ganzen Cephalothorax zerstreut stehen und von den übrigen vier Segmentorganen des Kopfes nur noch drei vorhanden sind, welche morphologisch und funktionell viel weniger scharf von den Brustgliedmaassen unterschieden sind, als bei den Insekten.

Schon bei den Skorpionen spricht man von einer dritten, den Schluss des Leibes nach hinten bildenden Segmentreihe, dem Postabdomen, auf Grund folgenden Umstandes. Die Segmente des Postabdomens sind einmal meist von geringerem Durchmesser als die des Abdomens, zweitens enthalten sie von Eingeweiden nur den Darmkanal, von natürlichen Oeffnungen nur den After. Das Abdomen im engeren Sinn beherbergt ausser dem Darm noch die Geschlechtswerkzeuge und deren Ausmündungen. Dieses Postabdomen findet sich nun auch sehr allgemein bei den Crustaceen, von deren Segmentierungsmodus folgendes gilt:

Im Gegensatz gegen die Arachniden ist der Kopf bei den Crustaceen stets vollständig entwickelt, allein er besteht nie allein als eine Segmentgruppe, sondern verschmilzt bald nur mit einem Brustring, wie bei den Flohkrebse (Amphipoden) und Asseln (Isopoden), bald mit allen dreien, wie den Branchiopoden und Entomostracen, bald auch noch mit dem Abdomen, das bei den höheren Krebsen gewöhnlich fünf Segmente besitzt. In dem



letzteren, z. B. bei den Decapoden vorhandenen, Fall nennt man dann diese Segmentgruppe Cephalogaster. Das immer frei bleibende Postabdomen besteht bei den höheren Krebsen meist aus sieben Segmenten. Weiter ist noch anzumerken, dass bei den Crustaceen, im Gegensatz gegen Arachniden und Insekten, die Segmente des Abdomens und des Postabdomens mit Gliedmaassenpaaren versehen sind.

## 9) Lehre von den Systemen.

### § 97.

Zuerst Einiges über das Wort System. Die Anatomie hat von diesem Wort einen etwas zu ausgedehnten Gebrauch gemacht. System sollte man ein zusammengesetztes Ganze nur dann nennen, wenn sich an ihm Haupt und Glieder, Centraltheile und peripherische Theile unterscheiden lassen, kurz, wenn die Vereinigung der Theile nach dem Princip der Subordination erfolgt ist; ausgeschlossen sollte dagegen dies Wort überall da sein, wo nur das Prinzip der Coordination herrscht, so z. B. sollte man nicht von Muskelsystem reden, weil dieses sich nicht gliedert in ein Centralorgan und peripherische, davon abhängige Theile. Ich nenne deshalb die Muscularis eine Schicht (Stratum) und nicht ein System, dasselbe gilt von dem Wort Hautsystem, die Haut ist ein Stratum und kein System. Uebrigens muss beigefügt werden, dass auch diejenigen anatomischen Theile, die wir im Folgenden als Systeme bezeichnen, in ihren ersten Anfängen auf niedriger Organisationsstufe diesen Namen öfters noch nicht verdienen. Zum Beispiel das Wassergefässsystem ist bei Mollusken und Würmern noch kein System, sondern bei ersteren ein Organ, bei letzteren eine Summe von coordinirten, gar nicht mit einander zusammenhängenden Organen; erst beim Wirbelthier und beim Insekt gewinnt es den Charakter eines Systems. Die Benennung gilt also auch hier nur nach dem Grundsatz: *a potiori fiat denominatio*.

Ein weiterer Unterschied von Schicht und System ist folgender: Die Schicht ist ein zusammenhängendes Ganze, dessen Fläche parallel der Körperfläche zieht, das System besteht aus Theilen, die durch senkrecht zur Körperoberfläche stehende und die Schichten senkrecht durchbrechende andere Theile verbunden sind.

In diesem strengen Sinne gibt es nur zweierlei Systeme im Thierkörper: das Gefäss- und das Nervensystem. Gemeinhin

nennt man nun auch das Skelet der Wirbelthiere **Knochen-**system. Dieser Ausdruck ist insofern richtig, als auch hier Centraltheile und peripherische Ausstrahlungen zu unterscheiden sind. Das Centrum ist die Wirbelkörpersäule, die Ausstrahlungen werden von den Wirbel- (resp. Rippen-) Bogen gebildet. Ferner stimmt das Knochen-system mit den andern Systemen in dem wesentlichen Punkt überein, dass es eine Verkörperung der Schnittlinien zwischen den Segmenten ist. Der Unterschied liegt aber darin 1) dass das Centrum nur auf primärer Entwicklungsstufe ein einheitliches ist (chorda dorsalis), auf sekundärer und tertiärer dagegen eine Kette coordinirter Centra, die Kette der Wirbelkörper; auf Grund dessen müssen wir streng genommen das Skelet eine Systemkette nennen, d. h. eine Kette aus coordinirten Wirbelsystemen, deren jeder aus einem Centrum und ausstrahlenden Theilen besteht; 2) dass diese Wirbelsysteme nicht die verschiedenen Schichten des Thierkörpers durchbrechen, sondern ganz innerhalb eines einzigen Stratum's, der animalen Muscularis, liegen.

Dies der Thatbestand, der uns zwingt, das Skelet der Wirbelthiere zwar zu den Systemen zu rechnen, aber dabei zweierlei Arten zu unterscheiden: radiale und circuläre.

### § 98.

1) Radiale Systeme (physiologisch gesprochen Circulationssysteme; die Gefäßsysteme für die Stoffcirculation, das Nervensystem für die Reizcirculation). Das Gemeinschaftliche dieser Systeme ist:

a) dass ihre Centraltheile in der centralen Schicht des Thierkörpers liegen, in dem Perigastrium. Eine Ausnahme hiervon macht nur das Nervensystem der Wirbelthiere, welches zwei Centra besitzt, von denen das eine nicht im Perigastrium, sondern in einer Räumlichkeit liegt, welche, wie später gezeigt werden wird, in gewissem Sinn ein zweites Perigastrium genannt werden kann;

b) dass die peripherischen Theile ihre Ausbreitung finden erstens in den peripherischen Bindschichten (Cutis und Sammhaut) und zweitens in den radialen, die Muscularis durchsetzenden und ihre einzelne Bestandtheile unwickelnden Bindegewebsgerüste (Inscriptiones conjunctivae), durch welches der Zusammenhang der peripherischen Bindschichten mit der centralen, dem Perigastrium, hergestellt wird;

c) dass sie aus einem Flechtwerk von (hohlen oder soliden)

Strängen bestehen, welches in bestimmten Richtungen alle Schichten des Körpers mit Ausnahme der Grenzzellenschichten durchsetzt;

d) dass der Zug der Haupttheile dieses Flechtwerkes eine Verkörperung der Schnittlinien zwischen den Segmenten und ihren Bestandtheilen (Antimeren und Parameren) ist. Auf niederen Organisationsstufen gilt dies in voller Schärfe und bei den höheren Thieren wenigstens für den Embryonalzustand, denn später wird die Congruenz des Systemzugs und der Segmentirungslinien in Folge differenten Wachsthumms gestört, aber nie so, dass nicht der Gesamtcharakter des Systemzugs eine Wiederholung des Segmentirungsschemas wäre;

e) dass die verschiedenen Systeme demzufolge einen gewissen Parallelismus des Verlaufes zeigen, d. h. in ihren Hauptzügen einander begleiten. Nur in Bezug auf die Lage der Centraltheile besteht ein gewisser topographischer Gegensatz zwischen Gefäss- und Nervensystem: der Centraltheil des ersteren liegt ventral (Wirbelthiere), das Nervencentrum dorsal, bei den Wirbellosen ist es umgekehrt. Allein trotz dieses Gegensatzes harmoniren die Centraltheile bezüglich ihrer Lage darin, dass sie in den Antimerenschnittebenen liegen. Ausnahmen von diesem Verhalten siehe später.

f) Endlich stimmen sie überein im Bau der einzelnen, das Flechtwerk bildenden Stränge; diese sind concentrisch geschichtet, wie nachher im Einzelnen gezeigt werden wird.

2) Circuläres System. Hierher gehört nur das Knochensystem, welches nicht alle Schichten des Körpers radial durchbricht, dessen Centrum auch nicht im Perigastrium liegt, sondern dessen sämtliche Theile einer einzigen Schicht, der animalen Muscularis, angehören.

## § 99.

Die verschiedenen radialen Systeme lassen sich in folgender Weise classificiren.

1) Hohle Systeme, Hohlraumssysteme oder Gefässsysteme, bestehend aus Intercellulargängen oder Röhren, in denen eine Flüssigkeit circulirt, zerfallen wieder in zwei Gruppen:

a) Systeme der Ernährungsflüssigkeiten ohne, oder wenigstens ohne direkte Oeffnung auf der Körperoberfläche; Inhalt eine Ernährungsflüssigkeit (flüssige Intercellularsubstanz mit freischwimmenden Zellen). Ueber den Zerfall dieses Systems in Blut- und Lymphgefässsystem siehe unten.

b) Systeme der Aufenthaltsmedien mit Oeffnungen auf der Körperoberfläche versehen; sie führen entweder

α) Luft, Luftgefäß- oder Tracheensystem, ist nur nach aussen geöffnet, nach innen geschlossen; oder

β) Wasser, gemischt mit Lösungen von Produkten des regre-siven Stoffwechsels, Wassergefäßsystem. Dasselbe besitzt meist zweierlei Oeffnungen, nach einwärts gegen das Perigastrium und nach auswärts auf der Körperoberfläche.

2) Solide Systeme, deren gibt es nur eins, das Nervensystem, die Stränge bestehen aus einer concentrisch geschichteten Bindegewebsscheide und der solide Inhalt sind Nervenfasern.

### Hohle Systeme, Gefäßsystem.

#### § 100.

Grundlage und entwicklungsgeschichtlicher Ausgangspunkt der Gefäßsysteme sind Intercellulargänge d. h. Lücken, die durch das Auseinanderweichen der Zellen entstehen. Letzteres ist natürlich immer begleitet vom Eindringen einer (tropfbaren oder gasförmigen) Flüssigkeit in die Spalte und bei den Ernährungsflüssigkeitssystemen auch vom Einwandern oder Ablösen von Zellen, die dann flottant werden.

Die ersten und wichtigsten Intercellulargänge, die durch Spaltbildung entstehen, sind einmal die grosse Spalte zwischen Darm und Hautmuskelschlauch, das Perigastrium, dann die Spalten, welche die Segmente und ihre Antimeren trennen und endlich die Spalten zwischen den übrigen Schichten; deshalb ist es klar, dass die Gefäßsysteme vom Perigastrium ausgehen und eine Verkörperung der Segmentirungsschnittlinien und der Schichtungsspalten sind, wovon übrigens weiter unten.

Die Histologen führen jetzt noch einen Streit darüber, ob die feineren Gefässe (Blut und Lymphcapillaren) wirkliche Intercellulargänge sind oder vielmehr hohlgewordene, zu Röhren verschmolzene Zellen, wie dies von den Saftgefässen der Pflanzen gesagt werden kann; dieser Streit ist bei dem Umstand, dass die thierischen Zellen ursprünglich nackt sind, ausserordentlich schwierig zu entscheiden. Wenn eine protoplasmatische, mit Contraktilität versehene Zelle sich abplattet und einen Intercellulargang so umarmt, dass die Protoplasmaränder jenseits wieder zusammenfliessen, so wird das Bild einer hohlgewordenen Zelle entstehen. Ebenso kann, wenn neben dem feinen Ausläufer einer sternförmigen Zelle ein feiner Intercellulargang entsteht, der sich allmählig erweitert, und wenn dann die eindringende Flüssigkeit

das Protoplasma des Fadens verdrängt oder abspült, dies gleichfalls sehr leicht als Hohlwerden des Fadens, Umwandlung desselben in ein Gefäss, gedeutet werden. Man wird sich deshalb, bis zwingendere Gründe für das Hohlwerden von Zellen behufs der Capillargefässbildung vorgebracht werden, am besten der einfachen Vorstellung hingeben, dass alle Gefässbahnen so wie es für die grösseren unbezweifelt feststeht, ursprünglich Intercellulargänge sind.

## § 101.

Das Gesetz der concentrischen Schichtung ist die Ursache der sekundären Umwandlung der Intercellulargänge bei den

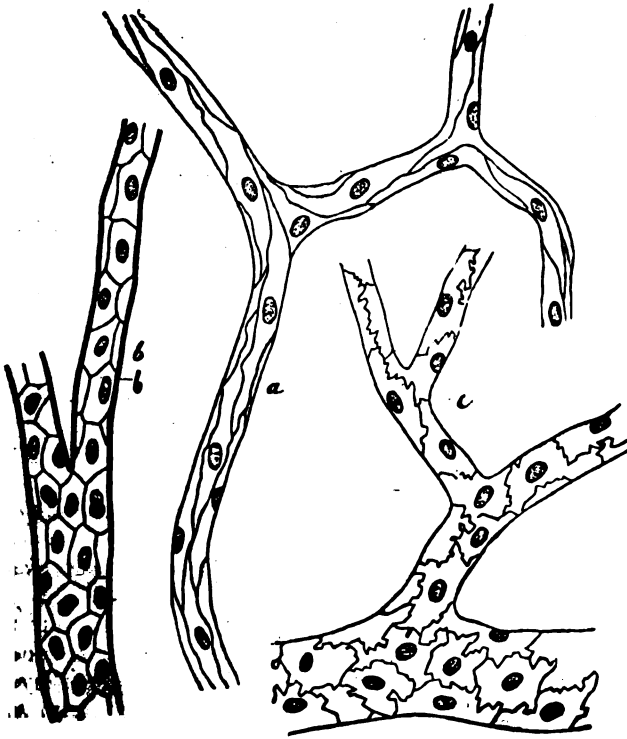


Fig. 60. Capillargefässe (nach Eberth). a. Aus dem Gekröse eines Weissfisches, Endothelzellen spindelförmig; b. aus dem Fächer des Vogelauges, Zellen polygonal, -b. Glashaut, c. aus dem Darm einer Schnecke, Zellen unregelmässig gelappt.

Embryonen höherer Thiere in Gefässe. Sie beruht darauf, dass die den Intercellulargang begrenzenden Zellen, und zwar zunächst nur die unmittelbar anstossenden, ebenso den spezifischen Charakter der Grenzzellen annehmen, wie es die Zellen der äusseren und inneren Grenzsichten thun. Sie verbinden sich dann randweise so, dass ein Epithelialrohr aus abgeplatteten, sogenannten Endothelzellen entsteht, wie es die Fig 60 darstellt. Ein solches Gefäss nennen wir ein primäres Gefäss oder eine Capillare. Seine Lichtung ist immer von mikroskopischer Feinheit.

Eine besondere Kategorie primärer Gefässe sind die Luftgefässe der Insekten, welche nicht aus einer Cellularis, sondern einer Cuticularis bestehen. Diese nimmt, wie aus Fig. 61 zu

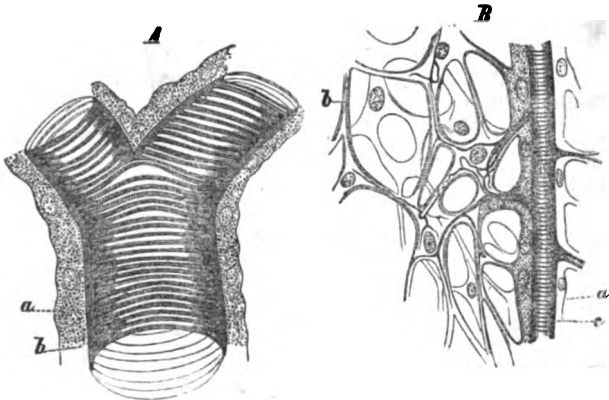


Fig. 61. Tracheen (nach Leydig). A) Stück einer starken Trachee, a. Cellularis vom Charakter einer Chitinogenmembran, b. Cuticularis mit Spiralverdickung, B) Feinere Tracheen, a. Cellularis, b. Bindegewebszellen, c. Cuticularis.

ersehen, durch spirale Verdickungen ganz das Aussehen der Spiralfässe der Pflanzen an. Die Zellen, welche die Cuticularis absondern, sind in erster Instanz eben diejenigen Parenchymzellen, welche den Intercellulargang begrenzen, und da die feinsten dieser Gänge (siehe bei B) viel feiner sind als der Durchmesser einer Zelle, so kann von einer umgebenden Zelllage eigentlich gar nicht gesprochen werden. Erst bei den grösseren Luftgefässen (A und B, c) tritt sekundär eine Cellularis (a) von dem Charakter einer Chitinogenmembran zu der Cuticularis.

#### § 102.

Das Eintreten der sekundären Entwicklungsstufe eines Gefässes setzt eine grössere Lichtung des Intercellulargangs,

mithin auch grösseres Volum und Geschwindigkeit der durchzirkulirenden Flüssigkeitssäule voraus und besteht darin, dass der concentrisch differenzirend wirkende Einfluss des bewegten Inhaltes weiter in die Tiefe greift, so dass noch weitere Zelllagen zur Wandbildung heran gezogen werden. Nach dem früher entwickelten Gesetz der Schichtenfolge ist die zweite hinzutretende Schicht eine Muscularis von sekundärem Charakter (Spindelzellen), die anfangs (bei den kleineren Gefässen) nur einzeln auf der Oberfläche des Epithelialrohres zerstreut sind, später aber eine zusammenhängende Schicht bilden, wobei die Spindelzellen entweder nur ringförmig oder auch longitudinal gelagert sind.

Auf tertiäre Entwicklungsstufe erheben sich die grösseren Gefässe durch die Betheiligung der dritten Schichtenart, der Bindschichten, an ihrem Aufbau und zwar sind es deren zwei, a) eine innere (Tunica elastica) zwischen Epithelialis und Muscularis, siehe Fig. 62 b, die vorzugsweise aus elastischen Bestandtheilen (Fasernetzen und elastischen Membranen) besteht und öfters noch gegen das Endothel hin eine gesonderte, vorzugsweise aus Längsfasern bestehende Schicht (innere Längsfaserhaut) erkennen lässt; b) eine äussere Bindschicht (Tunica adventitia) oder äussere elastische Haut. Sie besteht aus Bindegewebe mit eingestreuten elastischen Fasernetzen (siehe Fig. 62, d.). Die Muskelhaut der tertiären Gefässe (c) ist aus vielen Zelllagen gebildet, die entweder geschlossen liegen oder von Bindegewebe und elastischen Fasern mehr oder weniger stark durchsetzt sind, so dass die Spindelzellen der Muscularis bisweilen nur zerstreut in ihr liegen. Die Faserrichtung der Muscularis ist entweder eine unregelmässige, häufiger aber entwickelt sich eine innere Ringmuscularis und äussere Längsmuscularis, die öfters in Längsbänder aufgelöst ist; selten kommt hiezu noch eine innere Längsmuscularis.

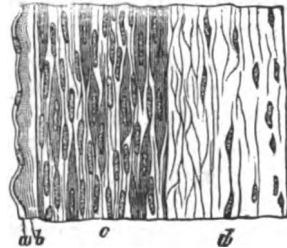


Fig. 62. Arterienquerschnitt (nach Eberth). a. Endothel, b. elastische Innenhaut, c. Muscularis, d. Adventitia.

#### a) System der Ernährungsflüssigkeiten.

#### § 103.

Dieses System findet sich selbstverständlich nur bei den Enteraten und mangelt den Cölenteraten und den noch niedrigeren

Thieren vollständig, da der Ausgangspunkt seiner Entwicklung das Perigastrium ist. Wir unterscheiden an ihm mehrere Entwicklungsstufen, deren Höhe im Verhältniss einer gewissen Discorrelation zu dem andern Hohlraumssystem, dem der Aufenthaltsmedien, steht, d. h. je entwickelter das letztere, desto weniger entwickelt das erstere; am entwickeltsten ist das System der Ernährungsflüssigkeiten da, wo (in physiologischem Sinne) ein System für die Aufenthaltsmedien mangelt (Wirbelthiere).

Das Charakteristische dieses Systems ist

1) sein Inhalt; er besteht aus einer flüssigen Inter-cellularsubstanz und freischwimmenden Zellen. Wo nur einerlei Ernährungsgefässsystem besteht, findet sich auch nur einerlei Flüssigkeit, primäre Ernährungsflüssigkeit, dadurch charakterisirt, dass deren Zellen kontraktile, mithin primäre Zellen sind. Wo zweierlei Systeme vorhanden, unterscheidet man auch zwei Arten von Flüssigkeit. Es kommt nämlich zu der primären, mit kontraktilen, spärlicheren Zellen versehenen Ernährungsflüssigkeit, die man herkömmlich Lymphe nennt, eine zweite sekundäre Flüssigkeit, das Blut, welche sich von der primären unterscheidet a) durch grösseren Zellenreichtum; b) dadurch, dass die Zellen zum grössten Theil nicht kontraktile, also keine Primärzellen mehr sind; c) durch ein fibrinhaltigeres und deshalb gerinnungsfähigeres Plasma; d) durch grössern Gehalt an Farbstoff, der bei niederen Thieren im Plasma gelöst, bei den Wirbelthieren dagegen an die Zellen gebunden ist;

2) dass das System der Ernährungsflüssigkeit nach aussen, wenigstens nicht direkt, offen ist; seine indirekte Kommunikation mit der Aussenwelt durch das Wassergefässsystem soll später erörtert werden.

#### § 104.

Auf primärer Entwicklungsstufe wird das Gefässsystem nur von einerlei Art von Hohlräumen, Inter-cellulargängen, gebildet, welche eigener, concentrisch um den Hohlraum geschichteter Wandungen entbehren; auch führt es nur einerlei Art von Ernährungsflüssigkeit, die dann allgemeine Ernährungsflüssigkeit, Lymphe, genannt wird. Die Hohlräume, um die es sich handelt, sind a) das Perigastrium, b) die Spalträume, welche die Muscularis durchsetzen, also in erster Linie die Segmentschnittlinien, in zweiter Linie die Spalten zwischen den Muskeln.

Bei den niedersten Enteraten (den Protenteraten [mihl] Bryozoen der Autoren), sind diese Räumlichkeiten äusserst



einfach, da in Folge der Bildung eines unnachgiebigen Hautpanzers die Muscularis in einige wenige Muskelbänder aufgelöst ist. Allein ziemlich complizirt und vom Habitus eines geregelteren Gefässsystems werden sie

§ 105.

auf sekundärer Entwicklungsstufe. Auf dieser stehen unter den ungliederten Thieren die Mantelthiere (Tunicaten), unter den gegliederten die Insekten. Was auf dieser Entwicklungsstufe wesentlich neu hinzukommt, ist ein eigenes Centralorgan, das Herz, in Gestalt eines concentrisch geschichteten muskulösen Schlauches inmitten des Perigastriums.

Bei den Tunicaten ist das Herz ein einfaches; kurzes, wesentlich aus einer Ringmuscularis bestehendes Rohr, das an beiden Enden offen ist und jeder Klappen Vorrichtung entbehrt. Die dasselbe erfüllende Flüssigkeit wird einfach durch eine peristaltische Bewegung (siehe hierüber die physiologische Abtheilung) in einer bestimmten Richtung hinausgetrieben und so die ganze Masse in steter Bewegung erhalten. Ferner kommt es im Perigastrium zur Bildung regelmässigerer Strombahnen durch ein merkwürdiges Verhalten des Vorder- und Hinterdarms. Da bei jenen Thieren Mund- und Afteröffnung beisammen an einem Ende des Leibes angebracht sind, so liegen auch Vorder- und Hinterdarm, durch den

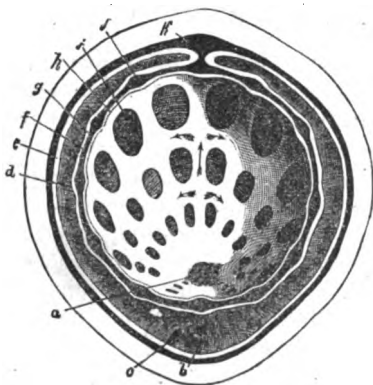


Fig. 63. Querschnitt durch eine Ascidie (schematisch), der centrale Raum ist die Mundhöhle, c. deren Wandung, d. die Kloake, e. das äussere, f. das innere Blatt ihrer Wandung, bei k gehen die beiden Blätter in einander über, i. die Oeffnungen, welche von der Mundhöhle in die Kloake führen, g. die dadurch entstehenden Ring-, und l. die dadurch entstehenden Längskanäle, a. Schlundöffnung, b. Afteröffnung, c. Genitalporen.

U-förmigen Mitteldarm verbunden, nebeneinander, beide zu grossen, fast den ganzen Leibraum erfüllenden Säcken erweitert. Das Verhältniss beider kann man sich mit Hilfe von Fig. 63 in folgender Weise veranschaulichen. Man denke sich den Vorderdarm straff gefüllt, so dass er einen kreisrunden Querschnitt

besitzt (Fig. 63, h.), den Enddarm dagegen leer, wie eine ihres Inhalts beraubte Schweinsblase, und so vollständig um den Vorderdarm herumgewickelt, dass sich auf der dem After entgegengesetzten Seite (bei k) ihre Wandungen wieder vereinigen. Es lassen sich dann natürlich an der Wandung des Hinterdarms zwei Blätter unterscheiden, ein inneres (f), auf dem Vorderdarm aufliegendes, und ein äusseres (e), welches vom innern durch die (auf dem Querschnitt) zur ringförmigen Spalte reduzierten Lichtung der Kloake (d) geschieden ist. Zwischen dem innern Blatte des Hinterdarms und der Wandung des Vorderdarms bleibt ein concentrischer Spaltraum (g) als Fortsetzung des Perigastriums; dieser zerfällt nun in ein äusserst regelmässiges Netz aus sich rechtwinklich verbindenden Gefässkanälen in folgender Weise.

Das innere Blatt des Hinterdarms und die Wandung des Vorderdarms sind in regelmässigen Abständen von Kreisen aus parallel nebeneinander stehenden Löchern (c) durchbrochen und dann in der Weise verbunden, wie dies beim Einsäumen eines zwei Tuchblätter durchsetzenden Knopfloches geschieht. Unter diesen Umständen müssen zwischen den zwei Blättern Kanäle von zweierlei Richtung übrig bleiben; circuläre (g), welche die übereinander liegenden Knopflochreihen scheiden, und longitudinale (l), welche das eine Knopfloch von seinem Nachbar in derselben Weise scheiden. Die Hauptzufuhr zu diesem im Ganzen einen Netzkorb bildenden Kanalwerk findet bei k statt, der Hauptabfluss an der entgegengesetzten Seite des Korbes, wobei jedoch anzumerken ist, dass in Folge einer merkwürdigen, in regelmässigen Pausen erfolgenden Umkehr in der Richtung der peristaltischen Bewegung des Herzens, die Ernährungsflüssigkeit eine Zeitlang in der einen, und dann ebensolang in der andern Richtung fliesst.

### § 106.

Das Nahrungsflüssigkeitssystem der Insekten, Spinnen und Tausendfüsse steht, trotzdem, dass wir diese Thiere für viel höher organisirt erklären müssen, als die Tunicaten, doch auf der gleichen Organisationsstufe, ja insofern, als die Strombahnen keine solche Regelmässigkeit aufweisen, wie bei den Tunicaten, sogar auf einer niedrigeren. Seine Erklärung (wenn dies Wort hier erlaubt ist) findet dies in der früher schon erwähnten Discorrelation zwischen dem System der Ernährungsflüssigkeiten und dem der Aufenthaltsmedien. Da diese Gliederfüssler ein hochentwickeltes Luftgefässsystem besitzen, so bleibt

das System der Ernährungsfüssigkeiten auf niedriger sekundärer Stufe stehen; ein pulsirendes Centralorgan im Perigastrium und die Gesamtheit der im Körper vorhandenen Gewebsspalten und Intercellulargänge repräsentiren das Gefässsystem.

Das Centralorgan (Herz) (siehe Fig. 64) ist bei diesen Thieren kein einfaches Rohr wie bei den Tunikaten, sondern nimmt Theil an der Segmentirung des Körpers, ist also ein sehr langes, den ganzen Körper durchziehendes gegliedertes Rohr, dem man eben wegen dieser grossen Länge und in Folge seiner Lage den Namen Rückengefäss gegeben hat.

Bezüglich des Baues ist es ein sekundäres, selten tertiäres Gefäss, dessen innerste Lage vielleicht eine Cellularis ist, da man öfter Kerne darin sieht; Zellgrenzen sind aber noch nicht nachgewiesen. Die Muscularis ist eine Ringmuscularis von quergestreifter Natur, die Adventitia, wo sie vorhanden, aus Bindegewebe primären Charakters gebildet.

Auf dem Längsschnitt sieht man Folgendes: Das Herz besteht aus einer grösseren Anzahl von hintereinanderliegenden Abschnitten (a, a). Die Zahl stimmt bei den Larvenzuständen meist mit der Zahl der Segmente oder sie ist geringer, was beim vollkommenen Insekt die Regel bildet. Diese Abtheilungen sind dadurch von einander gesondert, dass (siehe Fig. 64 B.) eine ringförmige Einfaltung der Gefässwandung stattfindet, welche in die Lichtung vorspringt und zwar so, dass ihr freier Rand (d) nach vorn sieht. Dadurch bildet die Falte eine Art von Klappe, welche dem Blutlauf

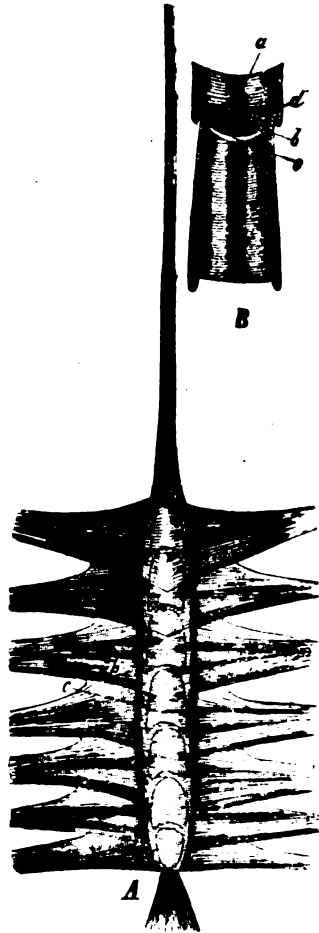


Fig. 64. Rückengefäss des Hirschkäfers in doppelter Naturgrösse (nach C. v. S.). a. die einzelnen Abschnitte desselben, b. Ringmuskeln, c. Aorta. B stärker vergrösserter Querschnitt, d. der freie Rand des eingesenkten Faltes. b. Spalte.

von hinten nach vorn keinen Widerstand bereitet, wohl aber dem umgekehrten Strom. Ferner sieht man entweder an jeder Abtheilung oder nur an einigen ein Paar von spaltförmigen Oeffnungen (Fig. 64 B, b) und daran halbmondförmige Klappen, oder die Oeffnung selbst bildet eine Trichterklappe, welche wohl den Eintritt ins Herz gestattet, nicht aber den Austritt. Bei manchen Insekten, z. B. der Larve von *Corethra plumicornis*, sieht man ausserdem im Innern noch gestielte Zellballen, die bei der Bewegung hin und her flottiren und wohl auch die Wirkung von Klappen haben. Endlich treten von der Muscularis des Hautmuskelschlauchs pyramidalgestaltete, platte Muskelflechtwerke an die Wandung des Rückengefässes heran, halten dasselbe in seiner Lage fest und wirken wohl zu der Ausdehnung des Herzens mit; man nennt sie Flügelmuskeln des Herzens (Fig. 64 A, b). Bei vielen Insekten nimmt das Rückengefäss gegen sein Kopfende hin, wo die Ausflussöffnung sich befindet, einen gefässartigen Charakter (c) an; es ist dünn, ungekammert, auch mangeln ihm die Flügelmuskeln. Man kann deshalb dieses Stück als den Beginn des auf tertiärer Entwicklungsstufe auftretenden Röhrenwerkes ansehen und so wird es denn in den Handbüchern auch häufig als Aorta bezeichnet.

Für die Lage des Rückengefässes ist festzuhalten, dass es eine Verkörperung der Rückennaht ist. Man kann sich denken, es wäre dasselbe ein aus der Medianlinie des Hautmuskelschlauchs herausgeschnittener Streifen, über welchem sich dann der Hautmuskelschlauch wieder in der Rückennaht geschlossen hätte, aber so, dass immer noch einzelne Theile der Muscularis, die vorerwähnten Flügelmuskeln, dasselbe zwischen sich festhalten.

Der übrige Theil des Gefässsystems besteht, wie schon oben erwähnt, aus dem Perigastrium und den Gewebsspalten. Es mangeln den Strombahnen durchaus eigene, concentrisch um sie geschichtete Wandungen. Man sagt also: Die Strombahnen sind wandungslos, oder auch: das Gefässsystem ist „lacunär“. Das einzig Unterscheidbare ist, dass das Perigastrium in der Umgebung des Rückengefässes geordnete Hohlräume, sogenannte Sinus, bildet, in welchen sich die Ernährungsflüssigkeit sammelt, ehe sie durch die Spaltöffnungen neu in das Herz eintritt. Ferner ist zu erwähnen, dass an vielen Stellen in der Peripherie, namentlich in den Gliedmaassen, die wandungslosen Strombahnen in Folge besserer Fixirung der festen Gewebstheile eine gewisse regelmässige Anordnung zeigen und bestimmte rückläufige Bahnen neben solchen unterschieden werden können, in welchen die Ernährungsflüssigkeit centrifugal läuft. Auch wollen manche

Forscher stellenweise die Bildung von eigenen Wandungen in Form von Glashäuten gesehen haben; damit wäre dann ein Uebergang geschaffen zu der folgenden Organisationsstufe des Gefäßsystems.

### § 107.

Die tertiäre Entwicklungsstufe des Gefäßsystems ist gekennzeichnet durch das Hinzutreten centrifugaler Gefäßröhren zu dem Centralorgan. Auf dieser Stufe steht dasselbe bei den Krebsen, Mollusken und wahrscheinlich auch den Echinodermen.

Das Centralorgan (Fig. 65, v u. at) ist auf dieser Stufe schon mehr dem Herzen der höheren Thiere vergleichbar; es ist nicht mehr gefäßartig verlängert, sondern kuglig, entweder gar nicht gekammert, oder nur aus zwei Kammern bestehend, von denen man nach der Homologie mit dem Herzen der höheren Thiere, die mit der Einflussöffnung versehene Kammer Vorhof (at), die andere Herzkammer (v) nennt. Die Eintrittsöffnungen sind

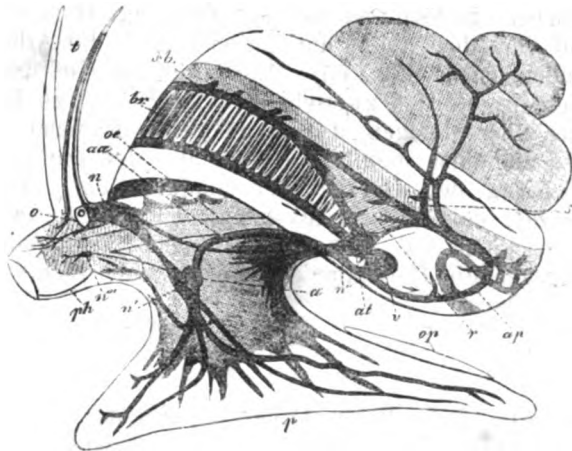


Fig. 65. Teichschnecke (*Paludina vivipara*) mit eingezeichneter Organisation (nach Leydig). c. Kopf, t. Fühlhörner, p. Fuss, op. Deckel (operculum), o. Auge, n. Kopfganglion, n' unteres Schlundganglion mit der Ohrblase a, n'' Kiemenganglion, n''' Buccalganglion, ph. Schlundkopf, oe. Speiseröhre, br. Kiemen, s. venöser Sinus, sb. venöser Sinus an der Kiemenbasis, at. Vorhof des Herzens, v. Herzkammer, ap. Eingeweidearterie, aa. Kopfarterie.

weder in Mehrzahl vorhanden, wie bei den Crustaceen, oder in der Einzahl, wie bei vielen Mollusken; von den sich fortsetzenden Ausflussöffnungen gilt dasselbe. Im Gegensatz unterscheidet sich das Herz von den Rückengefäßen der vorhergehenden Stufe durch grössere Compactheit der Muscularis, die nicht mehr einschichtig ist, sondern ein Flechtwerk

kreuzenden Faserrichtungen darbietet. Die Fasern sind, was auch für die nächste Organisationsstufe gilt, immer von demselben Gewebsscharakter, wie die der animalen Muscularis, d. h. wo diese quergestreift ist, wie bei den Gliederfüßler- und Wirbelthieren, ist auch die Herzmusculatur quergestreift; wo die erstere aus glatten Fasern besteht, wie bei den Mollusken, gilt das Gleiche von der Herzmuscularis.

Das Herz liegt, wie schon in der Einleitung bemerkt, bei den regelmässig gebauten Thieren immer in der entgegengesetzten Seite des Perigastriums wie das Centrum des Nervensystems. Bei den Schnecken ist bekanntlich die Symmetrie des Körpers gestört und da liegt denn das Herz seitlich und zwar auf derselben Seite, auf der sich auch die Athemwerkzeuge befinden (siehe Fig. 65). Eigenthümlich ist das Verhalten des Herzens bei den zweischaligen Muscheln; es besteht bei ihnen aus einer einzigen median gelegenen Kammer, die concentrisch den Enddarm umgibt, so dass also der Darm mitten durch die Lichtung der Herzkammer hindurchzieht, (als Illustration des Satzes, dass das Perigastrium der Ausgangspunkt der Gefässentwicklung ist) und zwei seitlichen Vorhöfen. Bei *Arca* ist dagegen die Herzkammer doppelt, eine rechts die andere links vom Darm.

### § 108.

Die auf dieser Organisationsstufe neu hinzukommenden, nach der in ihnen bestehenden Stromrichtung centrifugal genannten Gefässe (Fig. 65. ap, aa), die man in Parallele mit dem Gefässsystem höherer Thiere als Arterien oder Schlagadern bezeichnen kann, sind anfangs sekundär, d. h. mit Muscularis versehen. Mit der Entfernung vom Herzen nimmt ihr Durchmesser stetig gegen die Peripherie ab und damit verliert sich zuerst die Muscularis, so dass das Gefäss nur noch primär, d. h. ein Endothelrohr ist (siehe oben Fig. 60, c), mit einer zarten, eine Adventitia vorstellenden Glashaut. Endlich verschmilzt die Wandung mit dem übrigen interstitiellen Bindegewebe und die Lichtung des Gefässes geht über in die allgemeinen Gewebslücken, die weitere Strombahn ist lacunär. Wie weit in die Peripherie hinaus die eigenen Gefässwandungen sich erstrecken, ist verschieden und auch sehr schwer festzustellen, da sich die Wandung so ganz allmähig verliert. Dann findet man in dem schon lacunären Theil öfters einzelne Bezirke, in welchen die Strombahnen mehr oder weniger deutlich eigene Wandungen besitzen.

Während des Zugs der Gefässe gegen die Peripherie findet eine fortgesetzte baumartige Verästelung, beziehungsweise Vielfachung der Gefässe statt, deren Modus sich nach der Gruppierung der Organe, bei den segmentirten Thieren nach dem Segmentirungsmodus richtet und zwar so, dass die Gefässe eine Verkörperung der Schnittlinien darbieten. Die Strenge dieses Verhaltens richtet sich darnach, ob die ursprünglichen Schnittlinien im Hautmuskelschlauch mehr oder weniger permanent sind; sie ist also innerhalb der Segmentreihen grösser, als innerhalb der Segmentgruppen und die Coincidenz der Gefässbahnen mit den Segmentierungslinien ist innerhalb starrer Segmentgruppen ganz verwischt.

Der lacunäre Theil des Gefässsystems besteht 1) aus den peripherischen Gewebslücken, 2) aus den von diesen ausgehenden centripetalen Strombahnen, die bald mehr, bald weniger regelmässig sind und endlich aus grösseren perigastrischen, das Herz umgebenden, unregelmässig gestalteten Räumen, welche man Sinus nennt.

### § 109.

Die quaternäre Organisationsstufe des Gefässsystems ist durch Folgendes gekennzeichnet: 1) Treten zu den bisherigen gesonderten Bestandtheilen (Centralorgan und centrifugalleitenden Gefässen) noch centripetalleitende Röhren, die man Venen und Blutadern nennt, sowie mit eigener Wandung versehene Capillaren, welche die Enden der Arterien mit den Anfängen der Venen verbinden. Da sich die Enden der Venen mit dem Herzen verbinden, so ist jetzt das Gefässsystem geschlossen. 2) Können sich im ganzen Bereich der Strombahnen eigene, concentrisch geschichtete Wandungen von den übrigen Elementen des Körperparenchyms nicht abheben, ohne dass sich zwischen den Gefässwandungen und den Gewebs-elementen neue Intercellulargänge bilden. Da nun auch diese von einer eigenen Art von Ernährungsflüssigkeiten erfüllt sind und miteinander communiciren, so besitzt das Thier auf dieser Organisationsstufe zweierlei Ernährungsflüssigkeitssysteme. Das aus Herz, Schlagadern, Capillaren und Venen bestehende System, dessen Inhalt bei seiner Bewegung einen Kreislauf beschreibt, wird Blutgefässsystem genannt, sein Inhalt Blut; das andere System, das auf unterster Stufe lacunär, auf höherer aber gleichfalls, wenigstens theilweise, mit eigenen Wandungen versehen ist, dessen Inhalt aber nur centripetalströmt, heisst Lymphgefässsystem, sein Inhalt Lymphe.

In den Handbüchern der vergleichenden Anatomie wird gewöhnlich das Lymphgefäßsystem als das sekundäre, erst später bei den Wirbelthieren auftauchende Gefäßsystem geschildert; diese Auffassung scheint mir nicht die richtige zu sein. Das primäre System sind die lacunären Intercellulargänge mit einem flüssigen Inhalt von primärem Charakter (contractile Zellen). Wenn nun durch die Intercellulargänge Gefäßröhren hindurch wachsen, bis sie zu ihrem Ausgangspunkt, dem Herzen, zurückgelangt sind und zwar so, dass sie die Intercellulargänge nicht vollständig erfüllen, sondern nur ihre Lichtung beeinträchtigen, so ist das restirende System von Intercellulargängen, aus welchem das Lymphgefäßsystem wird, das primäre, zuerst dagewesene. Das wesentlichste ist aber der Inhalt. Die Ernährungsfähigkeit der Thiere, welche noch keine Zerspaltung in zwei Systeme aufweisen, trägt alle Charaktere der Lymphe der höheren Thiere (siehe oben § 103) und das Blut der letzteren ist durchaus von sekundärem Charakter. Aus diesem Grunde müssen wir das Lymphgefäßsystem als das primäre bezeichnen. Für die gegen-theilige Auffassung spricht nur der eine Umstand, dass die Blutgefäßbahnen selbstverständlich früher eigene Wandungen erhalten, als die Lymphgefäßbahnen.

#### α) Das Blutgefäßsystem.

##### § 110.

Auf primärer Organisationsstufe stellt das Blutgefäßsystem ein einfaches, geschlossenes Netz aus fast gleichwerthigen Gefäßen dar, ohne ausgesprochenen Gegensatz vom Centralorgan, Arterien, Venen und Capillaren; ein Beispiel hierfür bildet das in Fig. 54 pag. 88 abgebildete Gefäßsystem einer Naide. Hier bestehen zwei in der Antimerenschnittlinie liegende Hauptstämme, der eine (d) dorsal und dem Darm fester angeheftet, der andere (v) ventral und fester mit dem Hautmuskelschlauch in Verbindung. Verbunden sind diese Hauptstämme jederseits durch quere, den Metamerenschnittlinien entsprechende Gefäßbogenpaare. Funktionell können nun entweder beide Längsstämme oder der eine oder der andere das Centralorgan dadurch vorstellen, dass sie peristaltische Contraktionen ausführen, ja in Fig. 54 übernehmen auch zwei in diesem Fall erweiterte Quergefäße (c c) diese Funktion; allein morphologisch kann man von keinem Centrum sprechen, ebensowenig von centrifugalen Arterien und centripetalen Venen, obwohl folgender, in jener Figur durch Pfeile angedeutete Gegensatz in der Stroms-



richtung besteht: Im dorsalen Gefäss geht der Strom wie im Rückengefäss der Insekten von hinten nach vorn, im Bauchgefäss umgekehrt. Um nachher die Vergleichung des Gefässsystems der Wirbelthiere mit dem der Würmer durchführen zu können, müssen wir diesen Umstand durch einen besonderen Namen festhalten, indem wir das Gefäss, in welchem das Blut kopfwärts fliesst, *capitipetal*, das andere *capitifugal* nennen. Nothwendig ist dies deshalb, weil das dorsale Gefäss der Würmer das Homologon zum ventralen der Wirbelthiere ist, mithin diese von der Stellung zur Erdachse genommenen Beziehungen sich in den zweierlei Abtheilungen nicht decken. Bei den complizirteren Systemen der Würmer finden wir noch seitliche Längsstämme und theilweise zwei centrale Längsstämme, in welchem Fall dann das eine ventrale am Hautmuskelschlauch, das andere am Darmschlauch anliegt und beide mit dem Rückengefäss durch besondere Queranastomosen verbunden sind (siehe später Fig. 69).

#### § 111.

Auf sekundärer Entwicklungsstufe zeigt das Blutgefässsystem eine Auflösung der die Hauptstämme verbindenden queren Gefässbogen in Capillarnetze mit zuführenden Arterien und abführenden Venen; eine Umwandlung, die entweder nur einigen dieser Queranastomosen zu Theil wird oder vielen; so ist es bei den Kiemenwürmern (siehe Figur 69) und Regenwürmern. Jetzt besteht das Gefässsystem aus einem capitipetalen und einem capitifugalen Centralgefäss, die theils durch Bogenpaare direkt, theils durch Capillarbezirke indirekt zusammenhängen. Damit ist der Uebergang gegeben zu der tertiären Organisationsstufe des Blutgefässsystems, dadurch charakterisirt, dass in dem Verlauf des capitipetalen Gefässes ein Herz als Centralorgan sich entwickelt.

Während die primäre und sekundäre Stufe sich bei den Würmern findet (doch haben nicht alle Arten derselben ein geschlossenes Blutgefässsystem), treffen wir die tertiäre Stufe nur bei den Wirbelthieren, mit Ausnahme des niedersten derselben (*Amphioxus*), bei welchem es auf primärer Stufe verharret. Wir besprechen zuerst die formelle Anordnung und dann erst das Verhalten der Systemtheile zu einander.

#### § 112.

Die allgemeine Anordnung des Gefässsystems bei den Wirbelthieren zu schildern, erfordert zunächst ein Auseinanderhalten

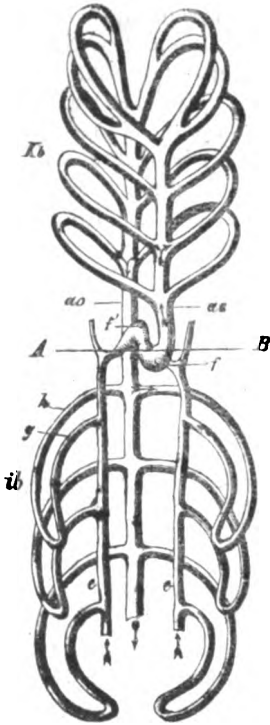


Fig. 66. Schema des einfachen Kreislaufs der niederen Wirbelthiere (den visceralen Theil weggelassen). AB. Trennungslinie zwischen vorderem und hinterem Abschnitt (von letzterem sind nur die drei ersten Bogen gezeichnet), Kb. Kiemenbogen, ib. Intercostalbogen, ao. capitifugales Gefäss, Aorta, as. vorderer einfacher, ee. hinterer doppelter Abschnitt des capitipetalen Gefässes; der vordere auch Aortenstiel, der hintere Cardinalvenen genannt, f. Umbengungsstelle, an welcher sich die Herzkammer entwickelt, f' Umbengungsstelle, an welcher der Herzvorhof entsteht.

der Gefässe des Hautmuskelschlauchs und der des Darmschlauchs. Das Verhalten des animalen Abschnittes ist nur verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, dass die Gefässe ursprünglich die Segmentierungslinien verkörpern und da die Segmentirung des Wirbelthierleibes mit der der Würmer übereinstimmt, so kann man am besten an das in Fig. 54 abgebildete, im vorigen Paragraphen geschilderte, höchst einfache Blutgefässsystem der Süßwasserwürmer anknüpfen und zwar mit Hilfe der schematischen Figur 66. Da, wie schon wiederholt bemerkt, die Rückenseite der Wirbelthiere der Bauchseite der Articulaten homolog ist, so finden wir das capitipetale Hauptgefäss (a) auf der Bauchseite des Wirbelthierleibes (bei den Articulaten lag es dorsal); das capitifugale Gefäss (b) dagegen dorsal. Die Querbogen (c und d) verbinden beide. Bei Vergleichung von Fig. 54 und 66 ergeben sich nun folgende Verschiedenheiten:

Das ganze Gefässsystem ist in zwei hintereinander liegende, in der Figur durch die Linie AB getrennte Abschnitte zerfallen. Diese Spaltung ist dadurch bewirkt, dass sich an dem capitipetalen Gefäss bei f das Herz entwickelt; das capitifugale Gefäss ist dagegen an dieser Stelle nicht modificirt. In dem vorderen Abschnitt ist nun die Anordnung noch ebenso

wie bei den Würmern; zwei Hauptlängsstämme, getrennt durch den zwischen ihnen ziehenden Darmschlauch und verbunden durch mehrere Paare von queren Gefässbögen; dagegen ist der hintere Abschnitt in folgender Weise modifizirt: Das capitipetale Gefäß ist hinter dem Herzen in zwei Gefässe gespalten (e, e) und diese liegen nicht mehr ventral wie der vordere Theil, sondern sind dorsal zurückgedrängt und liegen rechts und links neben dem capitifugalen unpaaren Gefässe. Die queren Bogengefässe (d) bilden in Folge der Verlegung der Cardinalvenen nach rückwärts Schleifen, die dann von beiden Seiten gegen die Bauchnaht convergiren. Die Entwicklung des Herzens wird eingeleitet durch die S-förmige Krümmung (f), mittelst der sich das Gefäß von der ventralen Seite gegen die dorsale hin wendet. Der durch Pfeile angedeutete Blutlauf wird darthun, dass die Strombahn genau so bleibt wie bei den Würmern.

Ueber die Bedeutung des so skizzirten Gefässsystems und seine Beziehungen zum Hautmuskelschlauch gilt Folgendes:

Der vordere Abschnitt gehört dem Kopf und Halse an; die Bögen (kb) sind die Gefässe der Kiemenbögen (vergleiche Fig. 47); zwischen ihnen befinden sich die Kiemenpalten. Durch sie läuft das Blut aus dem capitipetalen (as) in das capitifugale Gefäß (ao). An der S-förmig gekrümmten Stelle entwickelt sich das Herz auf eine später anzugebende Weise. Da dies das Centrum des Gefässsystems ist, so muss der kopfwärts von f liegende unpaare Theil des capitipetalen Gefässes die Wurzel der centrifugalen Gefässe, d. h. der Arterien, sein, man nennt ihn Aortenstiel. Der nach rückwärts liegende paarige Theil des capitifugalen Gefässes (e, e) stellt das Ende des centripetalen Gefässes, also Venen dar (Cardinalvenen).

Die zu Gefässschleifen umgewandelten queren Bogen (ib), in welchen das Blut in der durch die Pfeile angegebenen Richtung strömt, liegen zwischen den Myocommata des Rumpfes, entsprechen also den Metamerenschnittlinien. Der in die Cardinalvenen (ee) einmündende Theil (g) ist natürlich ein centripetales Gefäß, also eine Vene; der andere, aus dem capitifugalen Gefäß (ao) entspringende Theil (h) ist ein centrifugales Gefäß, also eine Arterie. Da im Bereich der Brust die Rippen (costae) genannten, Theile der Wirbelsysteme gleichfalls zwischen den Myocommata der Muscularis liegen, also parallel diesen queren Gefässschlingen verlaufen, so hat man h die Intercostalarterie, g die Intercostalvene genannt, beide zusammenfassend die Intercostalgefässe oder Intercostalbogen.

Das capitifugale Gefäß (ao) ist natürlich mit Bezug auf

das Herz ein centrifugales Gefäss, also eine Arterie, läuft in der Medianlinie des Körpers im Perigastrium auf der Wirbelkörpersäule und wird die grosse Körperschlagader oder Aorta genannt.

### § 113.

Wie wir bei den Würmern gesehen haben, ist der erste Akt grösserer Complizirtheit des Gefässsystems die Auflösung der die Längsstämme verbindenden queren Gefässbogen in ein Capillarnetz mit zuführender Arterie und abführender Vene. Dies ist nun bei den Wirbelthieren das allgemeine Schicksal aller der am Rumpf liegenden Intercostalbogen (ib), siehe Fig. 68. Nicht so übereinstimmend ist das Schicksal der vorderen Bogen (c), die wir Kiemengefässbogen genannt haben. Bei den mit Kiemen athmenden Thieren (den Fischen und Kiemenmolchen) sind sie in der Regel alle in ein die Kiemenblättchen durchziehendes Kapillargefässnetz aufgelöst, dessen zuführende Arterien (Kiemenarterien) aus dem Aortenstiel (a) entspringen, während die abführenden Kiemenvenen in das capitifugale Gefäss (a o) einmünden. Dieses letztere, welches die Aorta der höheren Wirbelthiere vorstellt, bezieht somit sein Blut nicht direkt aus dem Herzen, sondern indirekt aus dem Capillargefässnetz der Kiemen und ehe das Blut auf seinem Laufe wieder zum Herzen zurückkehrt, muss es noch durch das Capillarnetz der Intercostalbogen (ib), passirt also auf seinem Rundgang das Herz und zwei Capillarbezirke. Das Herz besteht auf dieser Organisationsstufe aus einer Vorkammer, die sich durch Ausweitung der Knickungsstelle (f') entwickelt, und einer Kammer, die an der Knickungsstelle (f) entsteht (Fig. 64). Das Herz ist demnach ein einfaches Herz, den Kreislauf nennt man gleichfalls einfach, weil das Blut nur einmal das Herz passirt.

### § 114.

Anders wird der Sachverhalt im Bereich der Amphibien und Reptilien und ihrem Vorläufer unter den Fischen, dem Lepidosiren, dessen Verhalten im vorderen Abschnitt des Gefässsystems die Fig. 67 angiebt. Die Kiemengefässbogen, deren man im erwachsenen Zustand nur drei Paare zählt, lösen sich nicht in ein Kiemencapillarnetz auf, sondern ziehen unverästelt vom Aortenstiel (a) hinüber zur Aorta (a o). Jetzt nennt man sie auch nicht mehr Kiemengefässbogen, sondern Aortenbogen.

Dieses Verhältniss ist aber nur bei den zwei ersten Gefässbogen ein ungetrübtes; vom Bogen Nr. 3 geht ein Gefäss (p) nach rückwärts, welches so stark ist, dass es als eine einfache Fortsetzung des Bogens betrachtet werden könnte, wenn nicht das kurze Bogenstückchen b, dem man nach seinem Entdecker den Namen ductus Botalli giebt, den wahren Sachverhalt verrathen würde. Das Gefäss p ist nun der Ausgangspunkt zur Entwicklung des Lungenkreislaufes. Es löst sich in der Lunge in ein Capillarnetz auf, welches sich wieder in eine oder mehrere Venen (Lungenvenen) sammelt, die in den Herzvorhof zurückkehren. Jetzt ist der Kreislauf folgendermaassen modificirt: Nur das in die Bögen 1 und 2 eintretende Blut geht direkt in die Aorta, das Blut, welches das dritte Bogenpaar erhält, theilt sich; ein Theil geht durch das noch erhaltene Bogenstück (b), den ductus Botalli, auch direkt in die Aorta, der andere Theil tritt durch das Gefäss p in das Capillarnetz der Lunge, von da noch einmal in das Herz und dann erst gelangt es, gemischt mit dem durch die Cardinalvenen eintretenden Blut, in die Aorta. Also ein Theil des Blutes geht auf seinem Kreislauf nur einmal durch das Herz, ein anderer Theil zweimal.

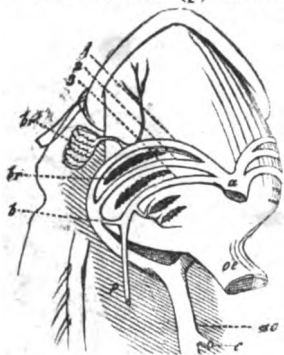


Fig. 67. Vorderer Abschnitt des Gefässsystems von Lepidosiren (nach Hyrtl). a. Aortenstiel, 12. 3. drei Paar Aortenbogen ao, b. ductus Botalli, br. Kiemenspalten, c. Darmschlagader, oe. Speiseröhre.

Gleichzeitig mit dieser Veränderung stellt sich auch am Herzen eine Scheidewand ein, welche die Vorkammer in zwei Theile spaltet, den einen, der die Lungenvenen aufnimmt, den andern, in welchen die Cardinalvenen einmünden. Das Herz besteht jetzt aus zwei Kammern und einer Vorkammer. Die eine Vorkammer erhält Lungenblut, die andere Körperblut, in der Kammer mischen sich beide Blutarten.

Dieser Sachverhalt, den wir bei den Reptilien und Amphibien in verschiedenem Ausbildungsgrade finden, bildet die Uebergangsstufe von dem im vorhergehenden Paragraphen geschilderten einfachen Kreislauf der Fische und Kiemenmolche zu dem im nächsten Paragraphen zu erörternden doppelten Kreislauf der Vögel und Säugethiere.

## § 115.

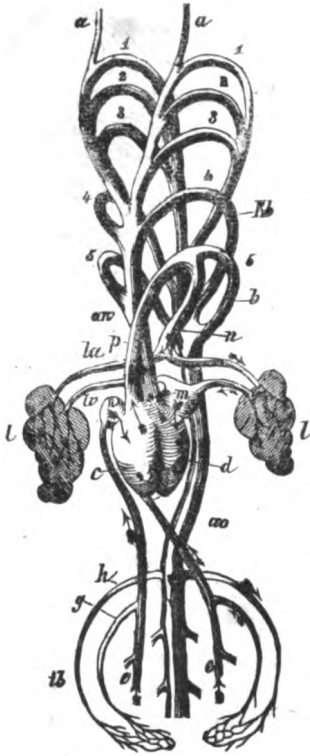


Fig 68. Schema des animalen doppelten Kreislaufs der höheren Wirbelthiere, 1-5 die embryonalen Aortenbogen, a. Kopfschlagader, ao. Aorta, kb. Aortenbogen, aw Aortenwurzel, p Lungenschlagader\*), la. deren beiden Zweige, lv. Lungenvenen, l. Lunge, b. ductus Botalli, c. rechte, d. linke Herzkammer, n. rechter, m. linker Vorhof, ee. Cardinalvenen, ib. Inter-costalbogen, h. Intercoastalarterie, g. Intercoastalvene.

Ehe wir zur Darstellung des doppelten Kreislaufs gehen, ist zuvor eine allgemeine, auch bei Reptilien und Amphibien stattfindende Erscheinung an den Kiemengefäßbogen zu notiren. Von Hause aus kommen allen höheren Wirbelthieren fünf Paare solcher Bogen zu, allein sie finden sich nie alle zu gleicher Zeit vor. Schon bei Reptilien und Amphibien verschwinden die zwei vordersten, zuerst auftretenden Kiemebogen, ehe die zwei hintersten sich gebildet haben, so dass zu keiner Zeit mehr als drei Paare vorhanden sind. Bei den Amphibien bleiben nun zeitlebens drei Paare, bei den Reptilien (Schlangen und Krokodilen) verschwindet noch ein Bogenpaar. Bleibend ist das Paar Nr. 4, welches zwei einfache Aortenbogen darstellt. An Nr. 5 entwickelt sich bald an beiden Seiten, bald aber nur an einer Seite die schon genannte Lungenarterie; der Aortenbogen der andern Seite bleibt dann als solcher unverändert oder er verschwindet. Der Fortschritt zum doppelten Kreislauf beruht nun auf folgendem, durch Fig. 68 schematisch sinnlichten Entwicklungsgang:

1) Verschwinden die Bogenpaare 1-3 ganz, so dass die beiden in den Kopf ziehenden

\*) Im Holzschnitt ist durch ein Versehen des Xylographen das eine auf die Lungenschlagader weisende p zu einem n geworden.

Gefässe (aa), die ursprünglich vom ersten Bogen abgehen, jetzt aus dem vordern Umfang des vierten Bogenpaares hervorgehen.

2) Ist das eben Gesagte geschehen, so verschwindet auch vom vierten und fünften Bogenpaare je der rechte Bogen, so dass nur links die Bogen 4 und 5 bestehen.

3) Verschwindet nach allmählichem Zurückbleiben im Wachsthum auch die mit b bezeichnete hintere Hälfte des linken fünften Bogens, der Ductus Botalli (ein Ereigniss, das aber erst nach der Geburt eintritt), so dass die vordere Hälfte nichts mehr ist, als die Wurzel der Lungenschlagader p, die sich theilt für die rechte und linke Lunge (l, l), in der sie sich in Capillaren auflöst. Von jetzt an besteht nur noch ein einziger Aortenbogen (kb), da alle sonstigen Communicationen der Aorta mit dem Herzen aufgehoben sind, und ausser ihm entspringt dem Aortenstiel nur noch eine Schlagader, die Lungenschlagader (p).

4) Es beginnt nun in dem anfangs noch ungetheilten Aortenstiele eine Spaltung dadurch, dass zwei Falten im Innern sich entgegenwachsen und die Lichtung in zwei Röhren scheiden; eine für den Aortenbogen, die zweite für die Lungenarterie. Später stellt sich diese Trennung auch äusserlich ein, wie es in Fig. 68 dargestellt ist.

5) Setzt sich die Scheidewandbildung auch auf die Lichtung der Herzkammer fort. Anfangs ist die Scheidewand noch unvollkommen, so dass die beiden Herzkammern noch durch ein in derselben befindliches Loch (foramen ovale) communiciren. Nach der Geburt (am spätesten bei den tauchenden Säugethieren) schliesst es sich und jetzt ist auch die Herzkammer in zwei Kammern, eine rechte (c) und eine linke (d), gesondert, deren jede mit dem entsprechenden Vorhof (m und n) in Verbindung steht.

Nun ist der Kreislauf, den die Theile der Figur angeben, folgender: Das Blut, das aus der linken Kammer (d) in die Aorta eintritt, durchläuft die Gefässe und Capillarbezirke des Körpers und kehrt durch die Venenstämme ee (und die später noch zu erwähnenden Hauptvenen) wieder vollständig zum Herzen zurück und zwar in den rechten Vorhof (n). Dieser Theil des Kreislaufs wird der grosse oder Körperkreislauf genannt. Das Blut läuft nun aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer, dann durch die Lungenschlagader in die Capillaren der Lunge, aus welchen es durch die Lungenvenen zum Herzen zum Herzen, und zwar in dessen linken Vorhof (m) kehrt. Dieser Abschnitt heisst der kleine oder Lungenkreislauf.

## § 116.

Für den geschilderten Theil des Blutgefäßsystems können wir demnach, um kurz zu recapituliren, folgende Organisationsstufen aufstellen:

1. Stufe: Capitifugales und capitipetales Gefäß, durch Querbogen direkt verbunden; Kreislauf einfach. (Würmer, Amphioxus).

2. Stufe: Capitifugales und capitipetales Gefäß, überall nur durch Capillarbezirke verbunden, das capitipetale Gefäß mit einfachem Herz; Kreislauf einfach. (Fische und Kiemenmolche).

3. Stufe: Capitifugales und capitipetales Gefäß, hinter dem Herz durch Capillarbezirke, vorn direkt durch ein oder mehrere Bogengefäßpaare verbunden, aus deren hinterstem sich ein Lungenkreislauf entwickelt hat, der jedoch noch nicht völlig vom grossen Kreislauf abgetrennt ist, indem beide central durch die unpaare Kammer, peripherisch durch den Ductus Botalli noch verbunden sind. Herz mit zwei Kammern und einer Vorkammer. (Reptilien und höhere Amphibien).

4. Stufe: Capitifugales und capitipetales Gefäß, hinter dem Herz durch Capillarbezirke verbunden, vor dem Herz direkt durch ein einziges unpaares Bogengefäß. Der Lungenkreislauf vollständig vom Körperkreislauf getrennt durch Verschwinden des Ductus Botalli und Trennung der Herzkammer, Kreislauf mithin doppelt. (Vögel und Säugethiere).

Zum Schluss dieser Recapitulation nur die Bemerkung, dass diese Organisationsstufen in der angegebenen Aufeinanderfolge auch die Entwicklungsstufen des Gefäßsystems beim Individuum sind. Vögel und Säugethiere treten in die vierte Stufe erst nach ihrer Geburt ein.

## § 117.

Das im bisherigen geschilderte Gefäßnetz bildet nun zwar die Grundlage des Gefäßsystems der Würmer und Wirbelthiere, allein nur bei den Naiden und Amphioxus besteht es für sich allein; bei allen höheren Würmern und Wirbelthieren treten hiezu noch neue Elemente, die wir aber immerhin dem bisher geschilderten Theile gegenüber als sekundäre bezeichnen dürfen.

Bei den höheren, mit Kiemen ausgerüsteten Würmern tritt, wie Fig. 69 im Querschnitt zeigt, zu dem der Aorta homologen capitifugalen Gefäß *v* noch ein zweites, derselben Körperseite angehöriges, aber dem Darm aufliegendes Längsgefäß (*v'*) auf, welches durch eine eigene, gleichfalls dem Darm aufliegende



doppelte Bogenreihe mit dem gegenüberliegenden einzigen capitipetalen Gefäß d verbunden ist. Dadurch ist ein Gegensatz zwischen dem animalen, d. h. dem Hautmuskelschlauch angehörigen, und visceralen, dem Darm-schlauch zukommenden Systemabschnitt begründet, den wir auch bei den Wirbelthieren (mit Ausnahme des Amphioxus) wiederfinden werden. Bei den Blutegeln findet sich neben Rücken- und Bauchgefäß noch jederseits ein (contractiles) Seitengefäß, welches bei Branchellion noch mit blasigen Anhängen versehen ist.



Fig. 69. Schematischer Querschnitt durch einen Kiemenwarm (*Arenicola*) (nach Gegenbaur). D. Rückenseite, V. Bauchseite, n. Ganglienstrang, i. Darmlichtung, br. Kiemen, v. animales Bauchgefäß, v'. viscerales Bauchgefäß, a. b. animale Bogengefäße, in den Kiemen in ein Capillarnetz aufgelöst, h. viscerales Bogengefäße.

Bei den Wirbelthieren sind Zugaben zu schildern sowohl am vordern (Kopf und Halsangehörigen), als am hinteren Abschnitt des Gefäßsystems.

Bei den Wirbelthieren sind Zugaben zu schildern sowohl am vordern (Kopf und Halsangehörigen), als am hinteren Abschnitt des Gefäßsystems.

1) Am vordern Abschnitt entspringen von den Kiemen-, beziehungsweise Aortenbögen Gefäße, welche dem Kopfe und den vorderen Gliedmaassen Arterienblut zuführen. Zum Kopf geht entweder nur ein vorderes Paar (Fig. 68 a), die Carotiden, oder ausserdem noch ein hinteres, durch die Querfortsatzlöcher der Halswirbelsäule ziehendes Paar, Wirbelschlagader. Zur Abfuhr gelangt das Blut durch ein Paar auf Fig. 70 bei d' dargestellte Gefäße, welche in die Cardinalvenen einmünden; man nennt sie Drosseladern (*Venae jugulares*) und es giebt dann entweder nur ein Paar oder deren zwei (innere und äussere). Bei manchen Schriftstellern werden sie auch vordere Cardinalvenen genannt und die andern dann hintere. Ich stimme damit nicht überein, da ich als morphologische Fortsetzung der Cardinalvenen das Herz selbst und den Aortenstiel auffasse.

### § 118.

2) Am hinteren Abschnitt des Gefäßsystems treten von Hauptschlagaderzügen hinzu a) laterale Längsgefäße am Rücken, die wir als Verkörperungen der dorsalen Seitenschnittlinien ansehen können (*Arteriae subvertebrales laterales* nach Joh. Müller); b) seitliche Längsgefäße, die Verkörperungen der



Fig. 70. Schema des Blutgefäßsystems vom Vogelembryo (nach v. Baer). a. Herz, b. Aortenbogen, c. Aorta, d. Cardinalvenen, d' Jugularvenen, e. der als Truncus venosus bezeichnete Wurzeltheil der Cardinalvenen, f. untere Hohlader vena cava inferior, g. deren Anfänge.

vorderen Seitenschnittlinien (*Arteriae epigastricae*), denen bei den höheren Wirbelthieren rückwärts laufende Gefäße vom vordern Gefäßabschnitt, die *Arteriae mammae internae*, entgegenkommen; der Nabel scheidet beide Bezirke von einander; c) Gefäße, den intercostalen Gefäßen entsprechend und aus ihnen auch meist entspringend, welche sich dorsalwärts wenden, um das Rückenmark zu versorgen (*Arteriae spinales*).

Ferner ist zunächst der *viscerale* Theil des Gefäßsystems zu erwähnen, den wir auch schon bei den Würmern angetroffen haben. Der arterielle Theil ist, wie bei den in Fig. 69 dargestellten Würmern, nicht selbstständig, sondern besteht aus ein bis mehreren Gefässen, die der Aorta entspringen und sich zwischen den Blättern des Gekröses zum Darne begeben. Dagegen ist der venöse Theil ebenso selbständig, wie bei obigen Würmern das Gefäß *v'*, nämlich ein unpaarer Längsstamm, die Pfortader. Diese verläuft jedoch nicht ohne weiteres zum Herzen, sondern löst sich in Mitten ihres Verlaufes noch einmal in ein die Leber durchziehendes Capillarnetz auf (Pfortaderkreislauf). Man nennt dann nur den darmwärts bis zur Leber reichenden Theil Pfortader (*vena portarum*), den von ihr zum Herzen ziehenden Theil Lebervenen.

So ist der Sachverhalt bei den Fischen. Bei den höheren Wirbelthieren kommt mit der Entwicklung der Hintergliedmaassen ein neuer Umstand hinzu. Die Schlagadern, welche für diese Organe bestimmt sind, bilden nichts Selbständiges, sondern sind ein Paar starke Gefäße, die oberhalb des Beckeneingangs von der Aorta entspringen. Man nennt sie Darmbeinschlagadern, *Arteriae iliacae*, und da nach ihrem Abgang die weiter zum Schwanz ziehende Aorta (namentlich da, wo der Schwanz schwach entwickelt ist) an Volum sehr abgenommen hat, so hat man auch ihr einen eigenen Namen gegeben; beim Menschen *A. sacralis media* und bei den Thieren *A. caudalis*, Schwanzschlagader. Der Abfluss des Blutes der Gliedmaassen geschieht nun nicht in die Cardinalvenen, sondern

es entwickelt sich ein eigener, der Aorta parallel laufender, unpaarer grosser Stamm, die untere Hohlader (*Vena cava inferior*), Fig. 70, f., die sich in der Nähe des Herzens mit den Lebervenen verbindet und mit ihnen vereint in den rechten Vorhof des Herzens einmündet. Mit der Entwicklung dieser mächtigen Vene sinken die Cardinalvenen zu untergeordneter Bedeutung herab und werden bei den Säugethieren häufig in folgender Weise asymmetrisch. Sie setzen sich nahe ihrem Herzende durch ein queres Gefäss in Verbindung und indem nun das zwischen Herz und Quergefäss liegende Stück der einen (häufiger der rechten) Cardinalvene verschwindet, wird diese ein Seitenzweig der intakt gebliebenen. Die descriptive Anatomie hat die ganz erhaltene *Vena azygos*, die verstümmelte *V. hemiazygos* getauft.

Zum Schluss ist zu erwähnen, dass bei den Amphibien und den meisten Reptilien ein Nierenpfortaderkreislauf dadurch zu Stande kommt, dass die von hinten her sich sammelnden Venen als sogenannte zuleitende Nierenvenen, *Venae renales advehentes*, in die Niere eintreten und sich dort ebenso in ein venöses Capillarnetz auflösen, wie es die Pfortader in der Leber thut. Aus diesem versammeln sich die *Venae renales revehentes*, um sich mit der untern Hohlader zu verbinden, beziehungsweise in sie zu verwandeln. Als *Venae renales advehentes* fungiren nicht immer die gleichen Venen. Bei den Schlangen sind es die Cardinalvenen, bei den Amphibien ist es die untere Hohlader, beziehungsweise die zu ihrer Bildung bestimmten Venen der Hintergliedmaassen und Geschlechtswerkzeuge, welche sich, bevor sie zur Hohlader zusammentreten, in den Nierenpfortaderkreislauf auflösen. Die Pfortader entsteht dann erst aus den *Venae renales revehentes*. Schon bei den Schlangen und noch mehr bei den Schildkröten verliert sich der Nierenpfortaderkreislauf, die betreffenden Venen durchsetzen zwar noch die Nieren, allein ohne sich darin zu verästeln; so ist es dann auch bei den Vögeln und endlich, bei den Saugthieren, hört auch die Durchbohrung der Nieren auf.

### § 119.

Nach der topographischen Beschreibung ist noch das Verhalten der einzelnen Abschnitte des Blutgefässsystems zu einander zu besprechen.

1) In Bezug auf die Wandstruktur unterscheiden sich die dreierlei namhaft gemachten Gefässarten, Arterien, Venen und Capillaren, in folgender Weise: Die Capillaren sind durchaus

primäre Gefässe, die Arterien und Venen sekundäre und tertiäre. Der Unterschied zwischen Arterien und Venen besteht darin, dass die ersteren eine viel bedeutendere Wandstärke haben, als die letzteren. Dies kommt vorzugsweise auf Rechnung der Bindegewebsschichten, besonders des elastischen Theiles derselben, welcher mit wachsendem Rohr-Caliber stetig zunimmt. Auch die Muscularis der Arterien ist stärker, als die der Venen, nimmt aber mit Zunahme des Calibers nicht verhältnissmässig zu, sondern eher ab in so fern, als sie bei den grössten Gefässen keine continuirliche Lage mehr bildet. Diese Unterschiede in der Wandstärke und Beschaffenheit bedingen grosse Unterschiede in den Elasticitätsverhältnissen, die im physiologischen Theil gewürdigt werden sollen.

2) In Bezug auf die Lichtung unterscheiden sich Arterien und Venen durch die grössere Weite der letzteren; die Vene ist immer weiter als die mit ihr correspondirende Arterie, ja an sehr vielen Stellen des Gefässsystems finden wir eine Verdoppelung der Venen, d. h. neben einer Arterie verlaufen zwei correspondirende Venen.

3) Bezüglich der Verästelung gilt Folgendes: Die Verästelung der Arterien ist meist eine zwiespältige (dichotomische) und selten werden zwei einmal getrennte Arterien durch stärkere Gefässe, sogenannte Anastomosen, wieder verhängt. Besondere Erwähnung verdienen die Wundernetze, welche sich an einzelnen Arterien mancher Thiere finden und von denen man zwei Formen unterscheidet: Bei dem unipolaren Wundernetz löst sich die Arterie plötzlich pinselförmig in eine grosse Zahl feiner Arterien auf, deren jede sich dann weiter selbständig verästelt; bei dem bipolaren Wundernetz sammeln sich diese Arterien wieder in einen gemeinschaftlichen Arterienstamm. Am häufigsten finden sich Wundernetze bei Vögeln und Säugethieren, und zwar im Bereich der Kopfschlagadern, dann in der Brusthöhle bei allen Walthieren, endlich konstant in der Niere. Bei den Venen ist die Verästelung durch die zahlreich vorkommenden Anastomosen keine so regelmässige, baumförmige, sondern nähert sich vielfach der Netzform. Wo diese Netze sehr engmaschig sind, spricht man von Venengeflechten (Plexus venosi). Venengeflechte eigener Art sind die sogenannten Schwellkörper. Hier sind die Maschen so eng und die Lichtung der Gefässe so weit, dass das ganze Geflecht einen schwammartigen, von labyrinthisch mit einander verbundenen Hohlräumen durchzogenen Körper bildet, der ausserordentlich verschiedene Füllungsgrade zeigt, je nachdem das Blut frei

abfliessen kann oder durch muskulöse Vorrichtungen daran gehindert wird. Eine weitere Eigenthümlichkeit ist, dass die Schwellkörper direkt mit den Enden der Arterien in Verbindung stehen, ohne Zwischenlagerung von Capillarnetzen. Diese feinsten Arterien hängen in Folge einer (wahrscheinlich erst mit der Zeit eingetretenen) Invagination\*) mit ihren Enden frei und schneckenartig aufgewunden (*Arteriæ helicinae*) ins Innere der venösen Bluträume hinein; den bekanntesten Schwellkörper besitzt das männliche Glied der Wirbelthiere. Für die Capillaren ist das Verästelungsgesetz constant das netzförmige und die verschiedenen Capillarbezirke unterscheiden sich von einander durch die Form und Weite der Maschen; sie sind z. B. sehr eng in den Lungen, weit in den Muskeln; in ersteren circular, in den Drüsen und Schleimhäuten polygonal, in den Muskeln langgestreckt, viereckig.

4) In Bezug auf den Verlauf ist nach dem über die Hauptstämme Gesagten noch anzumerken: Die peripherisch ziehenden Arterien sind zum grössten Theil begleitet von ein oder zwei correspondirenden Venen, mit denen sie (oft zugleich mit dem begleitenden Nerv) durch eine bindegewebige, sie umscheidende Masse, Gefässscheide, verbunden sind; lockeres Bindegewebe befestigt sie an die angrenzenden Gewebe. Während es wenige Arterien giebt, die nicht von Venen begleitet werden, giebt es sehr viele Venen, welche keine correspondirenden Arterien haben. Namentlich gehören hierher die starken Hautvenen bei den Säugethieren, die besonders an den Gliedmaassen zu beträchtlicher Stärke entwickelt sind.

5) Ueber den Verlauf der Capillaren gilt, dass sie hauptsächlich der Schichtung des Körpers folgen; ein reiches Capillarnetz durchzieht die Sammthaut des Darms, ein anderes die Cutis, ein minder reiches die Muscularis. Ueber ihr Verhalten in den Organen siehe später.

### β) Lymphgefässsystem.

#### § 120.

Bei den mit einem geschlossenen Gefässsystem versehenen Thieren ist das Lymphgefässsystem der Rest der, nach Ent-

---

\*) Unter Invagination versteht man, wenn der eine Theil einer Röhre in den nächstfolgenden sich einstülpt; z. B. der bei kleinen Kindern so häufige Vorfall des Mastdarms ist eine Invagination.

wicklung der Blutgefässröhren bleibenden Intercellulargänge, beide Systeme verhalten sich demzufolge concentrisch zu einander. Genetisch kann man sich das so vorstellen: Sobald sich das concentrisch geschichtete Gefässrohr von dem umgebenden Parenchym abhebt, bildet sich um dasselbe ein ringförmiger Raum, gerade so, wie um das von dem Hautmuskelschlauch sich abhebende Darmrohr das ringförmige Perigastrium entsteht. Tritt jetzt das Gesetz der concentrischen Schichtung ein und bildet sich eine gesonderte Wandung auch um die ringförmige Spalte, so bildet sich das Verhältniss: Das Blutgefässrohr steckt in einem Lymphgefässrohr. Dieses Verhältniss ist in nicht seltenen Fällen bleibend und dann nennt man das Lymphgefäss *perivasculär*. Die dritte Differenzierungsstufe ist endlich folgende: Die Abhebung des Blutgefässrohrs von dem angrenzenden Parenchym ist entweder von Hause aus keine vollständige, sondern es bildet sich rings um das Gefäss ein Netz von Strombahnen, oder es kommt zu partiellen plattenweisen Wiederverlöthungen des Blutgefässrohres mit dem Parenchym, wodurch natürlich wieder das Gleiche, d. h. ein das Rohr umspinnendes Strombahnnetz, erzeugt wird. Erhält das letztere nach dem Schichtungsgesetz eigene Wandungen, so entsteht ein Lymphgefässnetz, welches das Blutgefässrohr umspinnt. Die Wandungen der Lymphgefässe sind ganz gebaut wie die der Blutgefässe, mit dem Unterschied, dass sie nie die Wandstärke der letzteren erreichen. Ferner fällt bei ihnen auch der Unterschied zwischen centripetal und centrifugal leitenden Gefässen fort, da die Lymphe nur centripetal fliesst,

### § 121.

Das Verhältniss des Lymphgefässsystems zum Blutgefässsystem prägt sich in der Verlaufsrichtung so aus, dass die grösseren Blutgefässe von Lymphgefässen umsponnen sind; weiter in der Peripherie laufen häufig je neben einem Blutgefäss zwei Lymphgefässe, durch bogige Anastomosen mit einander verbunden; endlich bilden die Lymphcapillaren ein Maschenwerk, welches die Lücken des Blutcapillarnetzes so durchzieht, dass beiderlei Netze sich nirgends berühren, sondern überall durch Parenchym getrennt sind. In die Grenzschichten des Körpers (Epidermis und Epithel) dringen die Lymphgefässe so wenig vor, als die Blutgefässe und die Situation ist die, dass das Blutcapillarnetz immer der Grenzschicht näher liegt, als das Lymphcapillarnetz.

Weitere Unterschiede gegenüber den Blutgefässen sind:

- 1) Die Inconstanz im Verlauf; während die grösseren

Blutgefässe. namentlich die Arterien, einen so gleichmässigen Verlauf einhalten, dass nur selten Abweichungen vorkommen, zeigen die Lymphbahnen, abgesehen von dem allgemeinen Parallelismus mit dem Blutgefässverlauf, solche Variationen im Speciellen, dass man mit Ausnahme des Hauptstammes keine bestimmten Gefässe beschreibend festhalten kann.

2) Während beim Blutgefässsystem die Geflechtbildung nur im Capillarbezirk und in beschränktem Maasse an den Venen vorkommt, ist sie bei den Lymphgefässen durchaus vorherrschend.

3) Bei den Blutgefässen findet eine stetige Abnahme des Volums vom Herzen aus gegen die Peripherie statt, die nur bei den Venen durch seltene Sinusbildung gestört ist. Bei den Lymphgefässen ist einmal durch die später zu besprechende Klappenbildung ein steter Wechsel des Volums in der Art bedingt, dass sie knotige (varicöse) Röhren darstellen, dann behalten die Gefässe oft auf sehr lange Strecken, von der Varicosität abgesehen, das gleiche Volum und endlich kommen sehr häufig grössere lokale Ausweitungen (Lymphsäcke) vor. Die grössten sind die schon genannten serösen Säcke: Herzbeutel, Lungenfelle, Brustfell.

4) Das Gesamtlumen des Lymphgefässsystems ist weit geringer, als das des Blutgefässsystems, was sich am einfachsten aus der Enge des Milchbrustgangs gegenüber der Weite der Hauptvenen und Schlagadern ergibt. In den einzelnen Organen dagegen überwiegt bald das eine, bald das andere.

## § 122.

Die Abschiessung von Lymph- und Blutgefässsystem gegeneinander ist wohl nur bei wenigen Thieren eine vollständige, ja es ist dies so selten, dass es sogar nothwendig ist, zu constatiren, es gebe wirklich Thiere mit ganz geschlossenem Blutgefässsystem, und zwar unter den Würmern. Bei den Wirbelthieren ist zuerst die centrale Verbindung zu erwähnen. Die constanteste ist, dass die Centralgefässe des Lymphgefässsystems (ducti thoracici, siehe unten), die entweder paarig (Amphibien, Reptilien, Vögel) vorkommen, oder, wie bei den meisten Säugern, nur von einem unpaaren Gefäss vertreten werden, sich in eine Vene (Armvene) öffnen. Neben dieser Hauptcommunication kommen aber (namentlich bei den vier untern Wirbelthierabtheilungen) noch mehr oder weniger regelmässige Nebencommunicationen in der Weise vor, dass stärkere Lymphgefässe sich in stärkere Stämme der obern oder untern Hohlader ergiessen.

So sicher es ist, dass die in der Peripherie vor sich gehende Speisung der Lymphgefäße durch die Blutgefäße erfolgt, so wenig ist widerspruchsfrei dargethan, wie diese ermöglicht wird. So lange man sich noch nicht eifriger des Mikroskops bediente, nahm man kurzweg an, dass flüssige Blutbestandtheile durch die Capillarwände durchschwitzen, von da in das Parenchym gelangen und dann wieder die Wandung der Lymphgefäße durchschwitzen. Die Mikroskopiker verfielen natürlich bald auf die Idee, für diese Communication sichtbare Bahnen zu suchen. Mit Uebergangung der verschiedenartigen Aufstellungen, soll hier nur die meiner Ansicht nach plausibelste, besonders von Recklinghausen ausgeführte, mit Hilfe von dessen Fig. 71 erörtert werden. Nach ihm ist zwischen die blind beginnenden feinsten Wurzeln (b) der Lymphgefäße und die Capillaren der Blutgefäße ein Netzwerk von feinsten Inter-

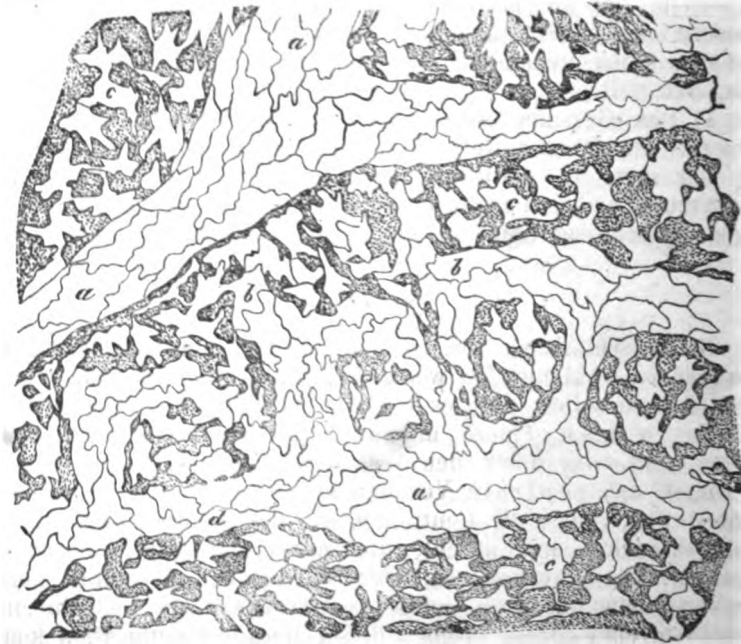


Fig. 71. Aus dem Zwerchfell eines Kaninchens; die Zellgrenzen durch Silberbehandlung sichtbar gemacht (300fach vergrößert) (nach Recklinghausen). a. Lymphcapillaren mit Epithel, b. erste Anfänge derselben, c. Saftkanäle, d. Uebergang der Saftkanäle in die Lymphgefäße.



cellulargängen (c), die Recklinghausen Saftkanäle nennt, eingeschaltet. Wir haben uns diese Intercellulargänge (auf der Figur weiss) so entstanden zu denken, dass die (auf der Figur dunkel gezeichneten) Parenchymzellen sich nicht allseitig berühren. Nach Recklinghausen und Andern stehen nun diese Intercellulargänge in deutlich nachweisbarer, offener Communication mit den Lymphcapillaren (d); ob sie nun aber auch in gleicher Weise nach der andern Seite hin durch dauernde Oeffnungen mit den Blutcapillaren communiciren, wird aus manchen Erscheinungen plausibel, allein mit Sicherheit wahrgenommen hat man es noch nicht.

### § 123.

Die Gliederung des Lymphgefässsystems ist folgende:

1) Ein Centrum, welches auf niederster Stufe von dem Perigastrium selbst, auf höheren Stufen durch ein oder mehrere Hauptstämme repräsentirt wird, die im Perigastrium die grossen Blutgefässstämme begleitend laufen. Bei den Säugethieren, bei denen meist nur ein solches Hauptgefäss vorhanden ist, wird es Milchbrustgang oder Ductus thoracicus genannt; bei den unteren Abtheilungen der Wirbler finden sich deren zwei. Als weitere Centraltheile sind noch zu bezeichnen die contractilen Lymphherzen, welche meist das centrale Ende der Hauptstämme aufnehmen und ihren Inhalt dann in eine Vene befördern; die Fische haben ein Paar Kopf- und ein Paar Schwanzsinus, ähnlich die Frösche. Bei den Reptilien findet sich nur ein Paar hinter den Darmbeinen unter der Haut. Bei einigen Vögeln hat man ein unpaares Lymphherz am Schwanz nachgewiesen, bei den Säugern ist noch nichts der Art aufgefunden worden.

2) Die peripherische Ausbreitung zerfällt auf höchster Organisationsstufe, wie die des Blutgefässsystems, in einen animalen, dem Hautmuskelschlauch angehörigen Theil und einen visceralen, welcher dem Darm eigen ist. Da die visceralen Lymphgefässe während der Verdauung einen sichtbar anderen, nämlich durch Fettaufnahme milchig getrübbten, Inhalt führen, so hat man ihnen und ihrem Inhalt herkömmlicherweise eigene Namen gegeben; man nennt die Darmlymphe Chylus und die sie führenden Gefässe Chylusgefässe. Sie beginnen entweder mit einem flaschenförmigen Blindsack, Chyluscisterne, oder mit mehreren anastomosirenden Röhrchen im Innern der Darmzotten, bilden mehrere Netze zwischen den Schichten der Darmwand und

sammeln sich dann in stärkere Gefässe, welche zwischen den beiden Blättern des Gekröses zum Milchbrustgang hinziehen.

### § 124.

Von Organisationsstufen des Lymphgefässsystems lässt sich Folgendes berichten:

In primärer, bei den Würmern vorfindlicher Stufe ist von ihm nichts vorhanden als das Perigastrium, das wir von diesem Standpunkt aus einen grossen Lymphsack nennen können; hierzu tritt dann, die periphere Ausbreitung vertretend, die Summe der mit dem Perigastrium communicirenden Gewebslücken. Auf dieser Stufe besteht somit das Lymphgefässsystem nur aus Inter-cellulargängen ohne eigene Wandung.

Auf sekundärer Entwicklungsstufe, die sich bei den niedrigeren Wirbelthieren einstellt, treten eigene Wandungen auf, allein nicht in der ganzen Ausdehnung der Lymphbahnen; man kann dann unterscheiden zwischen Inter-cellulargängen (den schon oben besprochenen Saftkanälen) und Lymphgefässen; die letzteren stehen aber noch auf sekundärer Stufe, d. h. sie scheiden die Blutgefässe ein und sind von diesen abhängig.

Als tertiäre Entwicklungsstufen können wir das Lymphgefässsystem der höheren Wirbelthiere deshalb bezeichnen, weil die Einscheidung der Blutgefässe durch die Lymphgefässe auf einzelne Bezirke (z. B. Gehirn) beschränkt ist, in dem grössten Theil der Ausdehnung dagegen die Lymphgefässe von den Blutgefässen sich emancipirt haben und selbständige Gefässröhren bilden.

Diese Organisationsstufen gehen aber in allen möglichen Mischungsverhältnissen in einander über, wie sich das ja wohl von selbst versteht.

### b) System der Aufenthaltsmedien.

#### § 125.

Auch dieses System findet sich als solches nur bei Enteraten, denn die Seewasser führenden Kanäle, welche den Körper der Spongien durchziehen, haben, wie oben (pag. 69) dargelegt wurde, eine viel allgemeinere Bedeutung. Während nun aber das System der Ernährungsflüssigkeiten, von den niedersten Enteraten angefangen, nach aufwärts im Allgemeinen immer complicirter wird und zu allgemeinerer Ausbreitung im Körper kommt, schwindet das System der Aufenthaltsmedien nach aufwärts immer mehr zusammen und gewinnt bei den höchsten Enteraten, den

**Wirbelthieren, eine Beschaffenheit, welche es fast aus der Reihe der Systeme wegweist in die Kategorie der Organe. Ueberhaupt giebt es wenige Theile des Organismus, welche so eigenthümliche morphologische und funktionelle Varianten aufweisen als dieses System, weshalb es auch von Seite der vergleichenden Anatomen die verschiedenartigste Beurtheilung erfahren hat.**

Der nachfolgenden Darstellung muss noch eine Bemerkung vorausgesendet werden. In der Einleitung zu den Systemen ist gesagt, es gehöre zum Begriff des Wortes wesentlich, dass die das System bildenden Theile im Verhältniss der Subordination zu einander stehen. Aus diesem Grunde wurde angeführt, dass das Knochensystem nicht mit vollem Recht diesen Namen verdiene, es werde vielleicht besser eine Systemkette genannt. Bei dem System der Aufenthaltsmedien muss noch eine weiter gehende Restriktion vorgenommen werden. Der hier zu schildernde Bestandtheil des Thierleibes verdient bei vielen Thieren, wie nachher gezeigt werden soll, vollständig den Namen eines Systems, da er aus Centraltheilen und peripherischen Ausläufern besteht, die alle Schichten des Körpers durchsetzen; allein bei andern Thieren kommt es nicht zur Bildung eines einheitlichen Centrums, indem dasselbe gerade so wie die Wirbelkörpersäule eine Kette (und zwar eine doppelte) von Einzelcentra vorstellt. In dieser Form verdient das Ganze den Namen einer Systemkette. Endlich geht die Decentralisation so weit, dass diese Einzelcentra gar nicht mehr zusammenhängen, so dass der Charakter des Systems ganz verloren geht und man eine Reihe von Organen vor sich zu haben glaubt. Es ist das einer der so häufig vorkommenden Fälle, wo die Natur durch die Mannigfaltigkeit ihrer Combinationen allen unseren classificatorischen Bemühungen Trotz bietet. In einem solchen Falle zieht sich bekanntlich der ordnende Menscheng Geist mit dem Dictum aus der Schlinge: *a potiori fiat denominatio*. Diesem Grundsatz getreu, nennen wir den vorliegenden Bestandtheil des Thierleibes ein System, weil er auf seiner höchsten Entwicklungsstufe ein solches ist und endlich auch deshalb, weil ihm auch auf der untersten Stufe ein wesentlicher Charakter der Systeme anklebt: eine Verkörperung der Segmentschnittlinien zu sein.

#### § 126.

Das System der Aufenthaltsmedien tritt wieder bei den Protenteraten (Bryozoen) in seinen einfachsten Anfängen auf und ist nichts Anderes, als eine unter dem Tentakelkranz gelegene Oeffnung (Porus), durch welche das Perigastrium mit der Aussen-

welt communicirt. Bei den Schnecken erscheint zuerst das Centrum des Systems als ein unpaarer, in der Nähe des Herzens liegender Sack, der entweder direkt oder indirekt mittelst eines Gefäßes auf der Körperoberfläche ausmündet und mit einer anderen Oeffnung in das Perigastrium führt. Der Sack ist entweder einfach oder durch Faltenbildung auf seiner inneren Oberfläche ein mehr oder weniger schwammiger Körper; seine Wandung besteht aus einem Endothel aus isodiametrischen Zellen und häufig einer deutlichen Muscularis, die namentlich bei den Schwimmschnecken (Pleropoden) in rhythmischer Contraction begriffen ist, wie das Centrum des Ernährungsflüssigkeitssystems, so dass man den Sack recht wohl ein Wasserherz nennen kann. (Fig. 65 pag. 115). Wie die Anatomen dazu kommen, dieses Gebilde Niere zu taufen, wird am Schluss deutlich werden. Bei den Muscheln ist das Verhältniss noch ebenso, nur existiren zwei Wasserherzen, welche zu beiden Seiten des Fusses in die Mantelhöhle ausmünden. Die früheren Anatomen, denen morphologische Vergleichung noch ziemlich fremd war, nannten sie nach ihrem Entdecker die Bojans'schen Organe.

### § 127.

Auf sekundärer Organisationsstufe treffen wir das System bei den Scoleciden, Würmern und Räderthierchen in Folge Hinzutretens von Gefässröhren. Diese sind entweder mehr oder weniger reich verzweigt (Plattwürmer), oder labyrinthförmig, wie bei den Egelu, oder es sind einfache aufgeknäuelte Röhren, siehe Fig. 72, welche das Verhalten derselben beim Regenwurm darstellt: S ist das darmförmige Wasserherz, das sich in die geschlängelten, bei Se mit einem eigenen Gebilde endigenden Wassergefässe fortsetzt. Die Gefässe werden entweder nur von einer Cuticularis gebildet, oder sie besitzen streckenweise auch noch eine Cellularis; eine Muscularis ist nicht nachzuweisen. Bei den Bandwürmern scheinen die Gefässbahnen nur die Bedeutung von Intercellulargängen zu haben. Ein häufiges Vorkommen an ihnen sind Flimmerwerkzeuge zur Bewegung des Inhalts, bald Gruppen von Flimmerhaaren, die bei den Würmern nur am peripherischen Ende stehen, bald zerstreute Flimmerplättchen wie bei den Cestoden und Strudelwürmern. Der dem Centrum entsprechende Theil ist dann häufig auch gestreckt, gefässförmig (siehe Fig. 72, S), aber immer noch durch grössere Lichtung und Wandstärke vom peripheren Theile verschieden, oder die Grenze zwischen beiden Abschnitten ist verwischt. Weiter lässt sich noch meist ein

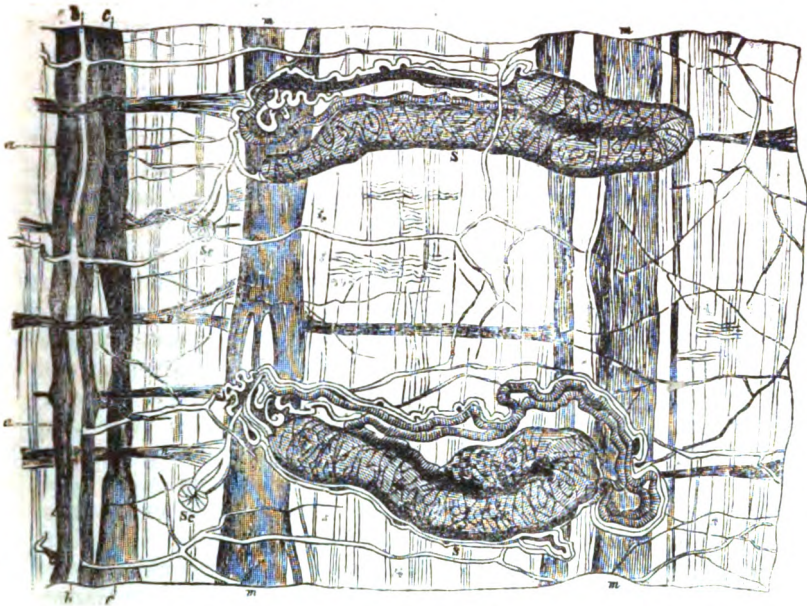


Fig. 72. Zwei Wasserherzen vom Regenwurm, mässig vergrössert. a. Ganglienstrang, b u. c. ventrale Blutgefässe. m. Längsmuskelbänder, S. Wasserherz, Se. inneres, pantoffelförmiges Ende des Wassergefässes.

peripheres Ende von oft sonderbarer, pantoffel- oder löffelartiger Gestalt unterscheiden (siehe Fig. 72, Se). Es trägt die Oeffnung zur Communication mit dem Perigastrium. Bei den Bandwürmern, welchen das Perigastrium fehlt, sind die Wassergefässe am innern Ende in Bläschen erweitert, welche nach Claparede die bekannten Kalkkörperchen enthalten sollen.

Bei den ungegliederten symmetrischen Scoleciden ist das Wassergefässsystem entweder vollkommen doppelt und mündet mit zwei, meist am Hinterende des Leibes liegenden Oeffnungen aus, oder es ist nur eine Oeffnung für beide vorhanden (Porus excretorius). Bei den gegliederten Cestoden (Bandwürmern) sind die zwei Hauptlängsstämme in jedem Segment durch eine quere, der Segmentspalte entsprechende Anastomose verbunden, so dass wir hier ein zusammenhängendes System haben.

Bei den längsgegliederten Würmern (siehe Fig. 72) wiederholen sich die Wasserherzen mit ihren Endschläuchen mehr oder weniger vollständig, so dass in jedem Segment deren ein Paar

liegt. Eine Verbindung der einzelnen Paare unter einander mangelt, jedes Wasserherz mündet für sich an den Seiten des Leibes aus.

§ 128.

Auf tertiärer Organisationsstufe haben wir es mit einem wirklichen System zu thun, dadurch bewirkt, dass bei segmentirten Thieren die den einzelnen Segmenten (oder besser gesagt Segmentspalten) entsprechenden primären Theile, so wie es auch beim Blut- und Nervensystem dieser Thiere ist, sich miteinander verbinden. Sowohl radiär- als längssegmentirte Thiere bieten uns hiefür Beispiele. Am vollständigsten ist die Centralisation

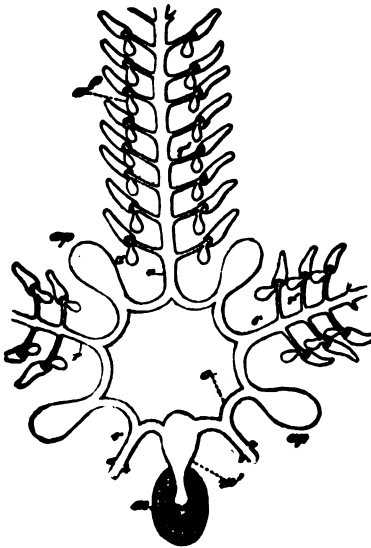


Fig. 73. Schema vom Wassergefäßsystem eines Seesternes (nach Gegenbaur). c. Ringkanal, ap. Poli'sche Blasen, m. Madreporenplatte, m' Steinkanal, r. Hauptstämme, r'. sekundäre Stämme, p. Saugfüßchen, a. Ampullen derselben.

bei den radiär segmentirten Stachelhäutern, deren Schema (vom Seestern genommen) Fig. 73 darstellt. Ein Vergleich mit dem in Fig. 52 pag. 86 gegebenen Segmentirungsschema zeigt deutlich, wie auch das Wassergefäßsystem dieser Thiere eine Verkörperung der Segmentirungsschnittlinien ist. Die Hauptstämme (r) verlaufen in der Antimerenschnittlinie jedes Segmentes und sind durch Bögen verbunden, die zusammen einen Ring um die Mundöffnung bilden. In der Mitte jeder Verbindungsbogen hängen die beutelförmigen Wasserherzen (ap) als die Verkörperungen der Hauptradialschnittlinien. Ihrem Entdecker zu Ehren hat man sie die Poli'schen Blasen genannt. Das eine dieser Wasserherzen (m') bildet den Ausgangspunkt des ganzen Systems und wird davon, dass seine Wandungen von Kalkeinlagerungen in ähnlicher Weise

erstarrt sind, wie der Hautmuskelschlauch dieser Thiere, Steinkanal genannt. Während der Steinkanal nach einer Seite in den Mundring mündet, öffnet er sich auf der anderen Seite a) direkt auf einer zu diesem Zweck eigenthümlich ge-

bauten Kalkplatte des Perisoms, der sogenannten Madreporenplatte (m), die auf der antiambulakralen Hälfte des Perisoms liegt, nicht mit einer einzigen Oeffnung, sondern mittelst zahlreichen Poren und Spalten, so dass die Platte siebförmig durchbrochen erscheint; so ist es auch bei den Seeigeln, wo die Platte nahe dem Analende der Mundafteraxe excentrisch liegt, und den echten Seesternen, wo sie nahe dem Rand des antiambulakralen Theiles sich befindet. b) Bei den niederen Echinodermen ist die Verbindung mit den umgebenden Medien keine direkte; der Steinkanal setzt sich nicht mit dem Perisom in Verbindung, sondern hängt, mit einer hautförmig durchbrochenen Platte endigend, ebenso wie die anderen Wasserherzen frei ins Perigastrium und dieses hat dann durch die sogenannten Genitalspalten eine direkte Communication mit der Aussenwelt.

Der peripherische Theil des Wassergefässsystems ist eine Verkörperung der Metamerenschnittlinien, welche die Radialsegmente (Parameren) gliedern. In jeder dieser Schnittlinien liegt ein Paar von Wasserherzen (Fig. 73 a) zweiten Ranges, die Ampullen, jedes durch einen Querkanal (r') mit den Hauptgefässen (r) verbunden; die Endigung findet das System in blinden Kanälen, welche die Axe der auf der ambulakralen Seite stehenden Saugfüßchen (p) einnehmen. Dass die peripherischen Enden sich gegen das Perigastrium nicht öffnen, bedingt einen erheblichen Unterschied gegenüber dem Verhalten des Wassergefässsystems bei den Würmern. Anzumerken ist, dass das Wassergefässsystem der Stachelhäuter in seiner ganzen Ausdehnung innerlich Flimmerhaare trägt.

### § 129.

In nicht ganz so vollkommener Weise wie das Wassergefässsystem der Stachelhäuter ist das Luftgefässsystem der linear segmentirten Insekten centralisirt. Um das Verständniss zu erleichtern, muss zurückgegriffen werden auf das in sekundärem, beziehungsweise primärem Zustand verharrende Luftgefässsystem der Spinnen und Tausendfüsse. Bei den Spinnen treffen wir nicht in allen Segmenten, sondern nur in einigen je ein Paar von Luftherzen: Weite Säcke, deren Höhlung durch eine grosse Zahl frei in die Lichtung vorspringender, wie die Blätter eines Buches auf einander liegender Lamellen, in ähnlicher Weise wie das Wasserherz der Muscheln, zu einer ziemlich complicirten Räumlichkeit wird. Jedes dieser Luftherzen mündet durch eine besondere Oeffnung (Stigma) auf der Oberfläche des Hautmuskelschlauchs. Gegen das Perigastrium sind die Luft-

herzen geschlossen zum Unterschied von den Wasserherzen der Mollusken.

Bei den Tausendfüßen tritt die sekundäre Organisationsstufe in ihr Recht: Jedes Luftherz, das einen sehr kurzen weiten Schlauch darstellt und mit einem eigenen Stigma nach aussen mündet, trägt als peripherischen Theil einen Büschel verzweigter oder unverzweigter Gefäße, denen man den Namen Tracheen gegeben hat, gestützt auf die Analogie (nicht Homologie) mit der Luftröhre der Wirbelthiere (Trachea der Anatomen); auch sie sind gegen das Perigastrium geschlossen.

Auf die tertiäre Organisationsstufe endlich erhebt sich das Luftgefäßssystem bei den Insekten in folgender Weise:

1) Die jedem Segment angehörigen Luftherzen (s. Fig. 57, f) sind durch quere, den Metamerenschnittlinien entsprechende anastomosirende Hauptstämme (g) verbunden.

2) Die Luftherzen jedes Segmentes hängen durch einen Längskanal jederseits mit den Luftherzen der angrenzenden Segmente zusammen.

Die Verschiedenheiten in der Ausbildung des Luftgefäßsystems bestehen nun

1) in der ungleichen Entwicklung der drei genannten Haupttheile: entweder überwiegen die primären Centra oder die Queranastomosen und Längsanastomosen; namentlich bilden sich die letzteren bei sehr vielen Insekten zu zwei sehr starken, rechts und links das Perigastrium durchziehenden Längsgefäßen aus;

2) in den Ungleichheiten, welche sich entsprechend der heteronomen Segmentirung in den einzelnen Segmenten zeigen;

3) darin, dass nicht alle primären Theile mit eigenen Stigmen auf der Oberfläche münden. So sind bei vielen tauchenden Insekten und vielen Zweiflüglerlarven nur noch zwei am Hinterleibesende liegende Stigmen vorhanden, die mitunter, wie auf der in Fig. 57 dargestellten Nepa, auf die Spitze von sogenannten Athemröhren (Organen des Hautmuskelschlauchs) (i) verlegt sind. Endlich bei manchen im Wasser lebenden Zweiflügler- und Geradflüglerlarven sind alle Stigmen in Wegfall gerathen und das Luftgefäßssystem ist nach allen Seiten hin abgeschlossen.

Die peripherische Ausbreitung des Luftgefäßsystems besteht in baumförmig oder pinselförmig verzweigten Röhren, welche alle Schichten des Körpers durchziehen und alle Organe umspinnen. Sie sind an ihren peripherischen Enden ausnahmslos blind geschlossen und nehmen entweder centrifugal stetig an Durchmesser ab bis zu feinsten capillaren Ausläufern (siehe Fig. 61), oder sie zeigen eine grössere oder geringere Zahl mehr



oder weniger umfänglicher, blasenartiger Erweiterungen (Ampullen), die namentlich stark bei den fliegenden Insekten entwickelt sind. Bei den Käfern sind die Ampullen verhältnissmässig klein, aber sehr zahlreich, bei den Zweiflüglern weniger zahlreich, aber um so grösser; namentlich finden sich im Abdomen der Zweiflügler zwei solcher Ampullen, welche fast den ganzen Abdominalraum erfüllen.

Der Durchmesser-Unterschied zwischen centralen Luftherzen und peripherischen Luftgefässen ist häufig sehr verwischt und es besitzen entweder nur einige Segmente oder auch nur ein einziges noch ausgebildete Luftherzen (siehe Fig. 57, h), oder endlich es lassen sich die Luftherzen nicht mehr unterscheiden von den peripherischen Ampullen.

Ueber die Struktur der Wandung des Luftgefässsystems ist schon früher das nöthige gesagt worden.

### § 130.

Bei den Wirbelthieren tritt uns das System der Aufenthaltsmedien einmal unter einer ganz eigenthümlichen Form entgegen, die eine besondere Besprechung verlangt, dann verliert es bei den Luftwirbelthieren nicht nur seine physiologische Bedeutung, sondern verkümmert so, dass es nur noch als embryonales Organ sich behauptet und später entweder vollständig verschwindet, oder in Abhängigkeit zu den Geschlechtswerkzeugen tritt. Dies letztere ist aber keineswegs etwas so Abnormes, als es auf den ersten Blick zu sein scheint. Die ursprüngliche Bedeutung des Wassergefässsystems ist die, eine Communication zwischen Perigastrium und der Aussenwelt zu schaffen. Die Geschlechtsorgane sind Organe des Perigastriums, wie später gezeigt werden soll, und ursprünglich ohne Verbindung mit der Aussenwelt, so dass ihre Produkte ins Perigastrium fallen; nichts natürlicher als dass sie entweder, wie bei Bryozoen und einem Theil der Echinodermen, die auch dem Wasserzutritt dienenden Oeffnungen des Perigastriums nach aussen zu ihrem Austritt benützen; oder wie in dem angezogenen Fall sich geradezu des Wassergefässsystems zur Herstellung ihrer Ausführungsgänge bemächtigen, was freilich nur geschehen konnte, nachdem dieses System seine ursprüngliche physiologische Bedeutung verloren hatte und somit zur Verkümmernng verurtheilt war. Dieser letztere Satz bedarf einer näheren Erklärung.

Bei den niederen, im Wasser lebenden Thieren führt das System Wasser. Bei der Entwicklung der wirbellosen Luftthiere war nun das natürlichste Mittel, diese Thiere dem neuen Aufent-

haltsmedium anzupassen, die Umwandlung des Wassergefäßsystems in ein Luftgefäßsystem, wie bei den Insekten. Bei den im Wasser lebenden Wirbelthieren finden wir nun unser System in voller Entwicklung und zwar als Wassergefäßsystem, allerdings nur der Wasserabfuhr, nicht mehr auch der Zufuhr dienend, also in funktioneller Beziehung Excretionsorgan geworden. Mit dem Fortschritt der Wirbelthiere zum Luftleben behauptet das System die einmal schon bei den Fischen angenommene excretorische Funktion, da zur Aufnahme des neuen Aufenthaltsmediums eine grosse Darmdrüse schon bei den Fischen vorbereitet war (Schwimmlase-Lunge, siehe später). Nun tritt zunächst eine Differenzirung ein: Ein Theil des Systems behauptet seinen physiologischen Rang als Excretionsorgan, ein anderer Theil wird von den Geschlechtsorganen, und zwar ausschliesslich den männlichen, behufs Excretion der Zeugungsstoffe annectirt. Diese Annexion wird für das System von verhängnissvoller Bedeutung, in so fern als bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren die mächtige Entwicklung der Geschlechtsorgane soviel von dem embryonalen Wassergefäßsystem absorhirt, dass es nicht mehr zwei Herren dienen kann. Es entsteht zur Befriedigung des excretorischen Bedürfnisses ein zweites, das Wassergefäßsystem gewissermaassen copirendes neues Organ, die bleibende Niere, die als Knospungsorgan des Endstückes vom Wassergefäßsystem anzusehen ist; damit ist derjenige Theil des Systems, welcher noch bei den Amphibien der Excretion gedient hat, gleichfalls pensionirt und mithin nach dem im morphogenetischen Abschnitt zu besprechenden Gesetze zur Verkümmerng verurtheilt.

Nach dieser Einleitung, welche zugleich meinen Fachgenossen gegenüber eine Rechtfertigung meiner Auffassung des fraglichen Körpertheils sein soll, gehen wir im nächsten Paragraphen zur speciellen Schilderung über.

### § 131.

Dem Wassergefäßsystem der Wirbelthiere hat die beschreibende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, da sie seine Homologie mit dem Wasser- und Luftgefäßsystem der wirbellosen Thiere ursprünglich übersah, verschiedene Namen gegeben. Bei den höheren Wirbelthieren, wo es, wie oben auseinandergesetzt, nur im Embryonalzustand vorhanden ist, wurde es nach dem um die Entwicklungsgeschichte verdienten Wolff mit dem Namen Wolff'sche Körper belegt. Als man später erkannte, dass der als Niere aufgeführte Körpertheil der Fische und Amphibien nichts anderes sei, als die stabil und zu voller Entwicklung

gelaugenden Wolff'schen Körper, schlug man das jetzt gewöhnlich gebrauchte Wort Urniere oder Vorniere vor.

In seinen ersten Anfängen, bei dem niedrigsten aller Wirbelthiere, dem Amphioxus, scheint es noch auf der bei den Würmern geschilderten sekundären Entwicklungsstufe zu stehen, nämlich als einige Paare drüsiger, den Wasserherzen homologer Körper, die ganz ohne Verbindung untereinander, wie die Wasserherzen der Würmer, in der Nähe des aus dem Perigastrium hinausführenden Abdominalporus liegen.

Bei allen übrigen Wirbelthieren tritt die Vorniere sogleich in tertiärer Entwicklungsstufe als wahres System mit einem Centralheil und peripherischen Ausstrahlungen auf, so wie es Fig. 56, pag. 92 (aber nur zum Theil) darstellt. Als System kündigt sie sich auch schon dadurch an, dass sie, wie die angezogene Figur zeigt, eine Verkörperung der Segmentierungsschnittlinien des Wirbelthieres ist. Die Centraltheile (Fig. 56, f) sind ein Paar durch die ganze Länge des Rumpfes hinziehende, die dorsalen Paramerenschnittlinien verkörpernde Röhren, die sogenannten Urnierengänge. Sie entstehen, wie später bei den Geschlechtsorganen gezeigt werden wird und uns durch Waldeyer gelehrt wurde, ähnlich wie das Rückenmarkrohr durch eine gegen das Perigastrium convexe Faltung des der Muscularis entsprechenden mittleren Keimblattes am äusseren Rand der Wirbelplättchen. Der gefaltete Theil schliesst sich zum Rohr ab und sondert sich von der übrigen Masse des Keimblattes ab. An ihrem, dem Kopfe zugewandten, Ende sind sie blind geschlossen, an ihrem Schwanzende öffnen sie sich entweder in ein später bei den Organen des Darmkanals zu schilderndes Darmorgan, die Allantoys (wie bei Reptilien, Vögeln und Säugern) oder in die früher beschriebene Kloake oder direkt in der Nähe des Afters und zwar hinter ihm, mit einem eigenen Porus; bald jeder ganz für sich, bald zuvor zu einem gemeinschaftlichen kurzen Ausführungsgang vereinigt oder endlich sich auch noch mit dem Ausführungsgang der Geschlechtswerkzeuge vereinigend (Fische, Amphibien, siehe Geschlechtsorgane). Das Verhältniss ist also hier ähnlich wie das der Haupttracheenstämme bei manchen Zweiflüglerlarven.

Die peripherischen, den isolirten Wasserherzen der Würmer homologen Theile (Fig. 56, a) sind Verkörperungen der Metamerenschnittlinien. Es finden sich, wie aus der Figur hervorgeht, deren ebenso viele Paare, als Metamerenschnittlinien am Rumpf vorhanden sind, und zwar liegen sie nach innen von dem Urnierengang (Waldeyer erklärt sie für Knospungen

den letzteren, nach früheren Autoren sind sie anfänglich isolirt und vereinigen sich erst nachträglich mit ihm). Ursprünglich solid, werden sie zu hohlen, zwischen den Myocommata (Fig. 56) liegenden Bläschen, deren Wandung nur aus einer Epithelialis besteht, und die durch einen stiel förmigen Kanal am Urnierengang hängen. Bei einigen Thieren (Eidechsenembryonen, dann bei Haisfischeu) hat man auf der Innenfläche des Kanals Flimmerhaare entdeckt. Gegen das Perigastrium bleiben diese Bläschen

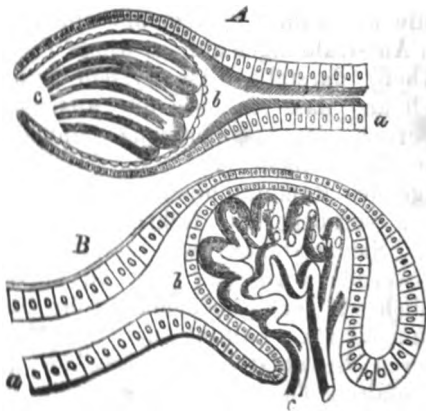


Fig. 74. Die Querstücke der Urniere (nach Remak). A. vom Embryo der Eidechse, B. von dem des Kaninchens, a. Epithelialrohr, b. der eingestülpte Theil desselben, c. der Malpighische Gefässknäuel, bei A flimmert des Epithel.

vollkommen geschlossen (was ja auch bei den Tracheen so ist); dagegen treten sie in eine eigenthümliche, durch Fig. 74 dargestellte Verbindung mit dem Blutgefässsystem. Am innern Rande jedes Bläschens bemerkt man (zuerst unabhängig davon) einen soliden Zellknäuel, der sich allmählig in ein mit der Aorta in Verbindung tretendes arterielles bipolares Wundernetz (siehe oben pag. 130) verwandelt. Diese Gefässknäule (s. Fig. 74 c.), nach ihrem Entdecker Glomeruli Malpighiani genannt, be-

gegenn beim Weiterwachsen den Wasserherzen und stülpen sie so in sich selbst ein, wie man mit der Faust die eine Hälfte eines Gummiballs in die andere einstülpen kann und wie es die Durchschnittzeichnungen der Fig. 74 anschaulich machen. Die Wandung des Bläschens ist jetzt in einen äusseren (a) und einen inneren, den Gefässknäuel überkleidenden Theil (b) zerfallen, die Lichtung spaltförmig geworden.

### § 132.

Bei den niedersten Fischen (Neunaugen etc.) bleibt das Wassergefässsystem auf der so eben geschilderten Entwicklungsstufe kältlebens; bei den höheren Fischen findet eine Weiter-

entwicklung in der Weise statt, dass die Querkanälchen, welche die primitiven, die Gefässknäuel beherbergenden Wasserherzchen mit dem Urnierengang verbinden, ausserordentlich in die Länge wachsen, sich aufknäueln und, da sie nun dicht zusammengedrückt werden, jederseits der Wirbelsäule eine compacte, das ganze Perigastrium durchziehende rothbraune Masse bilden, welche die bleibende Niere der Fische darstellt. Die Flüssigkeit, welche durch dieses Wassergefässsystem zur Abfuhr gelangt, ist ein Transsudat aus den malpighischen Gefässknäueln, enthält normal keine zelligen Gebilde, dagegen sehr viele Stoffe der rückschreitenden Metamorphose in Lösung, die in den untern Abschnitten, da die Flüssigkeit bei ihrem Durchgang durch das Wassergefässsystem concentrirter wird, häufig auskrystallisiren. Die Flüssigkeit wird Harn genannt, die Kanälchen, welche das Endbläschen mit dem Urnierengang verbinden, heissen Harnkanälchen und der Urnierengang selbst Harnleiter.

Bei den Amphibien tritt nun die schon in § 130 kurz angegebene Beziehung des Wassergefässsystems zu den Geschlechtsorganen auf, von der uns Fig. 75 ein Exempel liefert und zwar stellt A das Verhalten zu den weiblichen, B das zu den männlichen Genitalien des Salamanders dar. Zur Erklärung diene Folgendes: Der dem weiblichen Geschlechtsapparat angehörige als Eileiter amtierende Kanal (Müller'scher Gang) (A, od und B, c) hat sich mit dem Urnierengang verbunden, und zwar bald nahe seinem Ende, bald, besonders bei den Männchen, hoch oben. (Warum er sich auch beim männlichen Thiere findet, siehe später bei den Geschlechtsorganen.)

Bei den weiblichen Thieren (A) verharret das Wassergefässsystem in demselben Zustande wie bei den Fischen; seine Röhren bilden, indem sie sich zu einer mehr oder weniger compacten Masse zusammenlegen, die Urniere (r), aus der sie dann als Harnleiter (u) heraustreten, um sich zuerst mit einander zu einem kurzen Harnleiter (u') und dann mit dem Oviduct (od) zu dem gemeinschaftlichen Urogenitalkanal zu vereinigen.

Bei den männlichen Thieren (B) ist das Wassergefässsystem in direkte Verbindung mit dem Hoden (t) dadurch getreten, dass die vom Hoden aus sich entwickelnden Ausführungsgänge (Vasa efferentia [ve]) in die Niere (r) eindringen und sich mit den Harnkanälchen so verbinden, dass die aus ihr hervorkommenden Kanälchen (u) Harn und Samen führen und deshalb Vasa urospermatica genannt werden. Nach Waldeyer sind die Hodenkanälchen Knospungsorgane des Urnierenganges resp. seiner Seitenkanälchen, nach Andern entstehen sie zunächst unabhängig

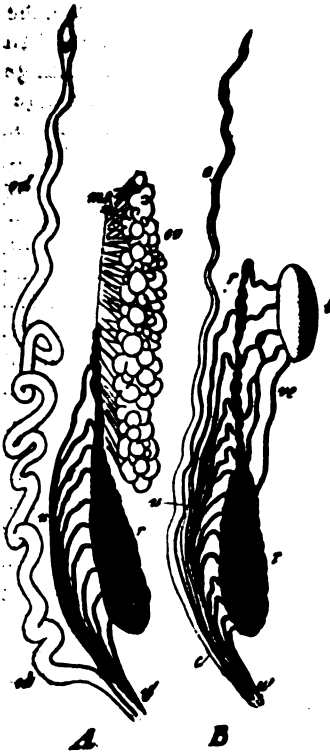


Fig. 75 Urogenitalapparat des Wassermolches (nach Gegenbaur). A. weibliches, B. männliches Organ der rechten Seite, ov. Eierstock, ms. dessen Aufhängeband, od. Eileiter, c. der letzterem entsprechende Kanal beim Männchen, r. Urniere, t. Hoden, ve. Ausführungsgänge des Hodens, u. Ausführungsgänge der Urniere, u'. Vereinigung aller Kanäle zum Urogenitalkanal.

von letzteren und ist die Verbindung eine nachträgliche.

Bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren tritt die früher angedeutete vollständige Verkümmern des embryonalen Wassergefäßsystems in folgender Weise ein. Die selbständig im Perigastrium sich entwickelnden weiblichen Keimdrüsen bekommen einen selbständig sich entwickelnden, anfangs nach hinten blind geschlossenen Ausführungsgang (nach seinem Entdecker der Müller'sche Gang genannt). Dieser verbindet sich bald höher oben, bald weiter unten mit dem Urnierengang. Bei dem weiblichen Geschlecht verkümmert das ganze Wassergefäßsystem und die mit ihm verbundenen Keime der männlichen Geschlechtsdrüse. Die beim erwachsenen weiblichen Thiere vorkommenden Reste sind: 1) Der Nebeneierstock (Epoophoron), der Rest der Urniere. 2) Das Paroophoron, der Rest der männlichen Geschlechtsdrüse. Bei den männlichen Thieren ist der Schwund kein so vollständiger. Die aus dem Hoden heraustretenden Samenkanälchen verbinden sich mit einem Theil der Kanälchen des Wassergefäßsystems und diese, die jetzt nur noch Samenausführungsgänge sind, stellen einen Körper dar, der sich als sogenannter Nebenhoden (Epididymis) dem Körper des Hodens anschmiegt. Diejenigen Kanäle des Wassergefäßsystems, welche in keinem Zusammenhang mit den Hodenschläuchen stehen, verkümmern und bilden die Paradidymis (Parepididymis Henle's, „corps innominé“ Giralde's).

In seiner Funktion als Excretionswerkzeug wird das Wassergefäßsystem ersetzt durch die bleibende Niere,

welche zufolge ihrer Entwicklung ein Organ des Endstückes vom Urnierengang ist, nach andern Forschern dagegen ein Organ der Kloakenhörner, in welche die Urnierengänge einmünden. Ohne diese übrigens nicht sehr wichtige Alternative in ihrer Entscheidung anticipiren zu wollen, schildern wir die bleibende Niere bei den Knospungsorganen des Darmkanals im Zusammenhang mit der Allantots.

### § 133.

Zum Schluss noch einige Worte über den Inhalt des Systems der Aufenthaltsmedien, welche an dieser Stelle passender stehen, als am Beginn der Schilderung. Wenn ich den fraglichen Körperbestandtheil System der Aufenthaltsmedien nenne, so geschieht es wieder nur nach dem Grundsatz: a potiori fiat denominatio. Der Inhalt des Luftgefäßsystems ist weder einfach atmosphärische Luft, noch der des Wassergefäßsystems einfach Wasser und zwar aus folgenden Gründen: Durch den gegenseitigen Stoffaustausch, welchen jeder lebendige Körpertheil mit den Aufenthaltsmedien unterhält, wird sowohl die Luft des Luftgefäßsystems, als auch das Wasser des Wassergefäßsystems in seinen Mischungsverhältnissen geändert. Einmal geschieht dies einfach in Folge der durch die Röhrenwand hindurch stattfindenden endosmotischen Vorgänge. Ferner wird da, wo sich das Wassergefäßsystem mit dem System der Ernährungsflüssigkeiten in Verbindung setzt, eine direkte Vermischung beider Flüssigkeiten stattfinden, ja in manchen Fällen, z. B. bei den Schnecken, lässt sich überzeugend darthun, dass unter Umständen durch das Wasserherz geradezu Ernährungsflüssigkeit nach aussen abfließen kann. Bei dem nach innen abgeschlossenen Wassergefäßsystem der niederen Wirbelthiere findet gar keine direkte Einführung von Wasser in das System statt, sondern dasselbe gelangt nur als indirektes Transsudat aus dem Blute dahin, zugleich lösliche Blutbestandtheile mit sich führend. Ueber die Stromrichtung des Inhaltes kann hier, da sie nicht wie bei dem System der Ernährungsflüssigkeiten zur Grundlage anatomischer Bezeichnungen geworden, hinweggegangen und auf den physiologischen Abschnitt verwiesen werden.

### Nervensystem.

#### § 134.

Das Nervensystem besteht aus soliden Strängen, den sogenannten Nerven, als den peripherischen Ausläufern, und aus

gleichfalls soliden (die Höhlungen im Gehirn und Rückenmark der Wirbelthiere können zunächst übergangen werden), meist von Zellen gebildeten Körpern, den sogenannten Ganglien, als Centraltheilen. Auf der niedersten Entwicklungsstufe, z. B. bei den Bryozoen und Tunicaten, wird das gesammte Nervensystem von einer einzigen multipolaren Zelle gebildet, deren Ausläufer die Nerven und deren Centrum das Ganglion vorstellt. Bei den meisten Enteraten aber haben wir es mit zusammengesetzteren Gebilden zu thun.

a) Centraltheile, Ganglien, sind in der Regel Aggregate von Ganglienzellen, welche, wie Fig. 30 (pag. 39) lehrt, in ein kernführendes Bindegewebe eingelagert oder eingescheldet sind, und zwischendurch ziehen dann die von den einzelnen Zellen entspringenden Nervenfasern, um zu den sogleich zu erwähnenden Nervenwurzeln zu gelangen. Bei den Ganglien mancher Wirbellosen sind keine deutlichen Zellen vorhanden, sondern ein kernhaltiges Protoplasma. Von einer bestimmten Lagerung der Zellen zu einander ist in vielen Fällen auch nichts zu sehen, in andern ist aber mehr oder minder deutlich eine concentrische Schichtung in der Weise zu beobachten, dass die Ganglienzellen die Peripherie, die davon entspringenden Fasern das Centrum einnehmen, wobei aber natürlich die peripherische Zelllage von den austretenden Nervenwurzeln durchbohrt wird oder auch sonst lückenhaft ist, so dass die Zellen oft in einzelne mehr oder minder zahlreiche, dem Ganglion aufsitzende Polster gruppirt sind. Die äusserste Umhüllung bildet die gleiche bindegewebige Masse, welche auch die Zellzwischenräume füllt und wird Nervenscheide (Neurilemma) genannt. Eine Complication entsteht, wenn das Centrum aus mehreren der eben beschriebenen Ganglien zusammengesetzt ist. Die Verbindung derselben geschieht vermittelt von den Zellen entspringender Nerven, die man in diesem Falle Commissuren nennt, und zwar, je nach ihrer Stellung zur Körperaxe, Längs- oder Quercommissuren. Ist die Aneinanderreihung der Ganglien eine lineare, so nennt man das Ganze eine Ganglienkette oder Ganglienstrang (siehe unten Fig. 80 B und C). Erfolgt sie dagegen in unregelmässig maschiger Weise, so nennt man dies ein Ganglien-geflecht.

### § 135.

Von besonderem Bau sind die Centraltheile bei den Wirbelthieren; sie treten auf unter der Gestalt eines hohlen Rohres, das in der Antimerenschnittlinie liegt und in gleicher Erstreckung alle Segmente des Körpers durchzieht: man nennt es das



**Centrum cerebrospinale** (Fig. 76). Dies ist entweder (wie bei dem niedersten Wirbelthier, dem Amphioxus) durchaus gleichartig gebaut oder es zerfällt der Länge nach in zwei, jedoch continuirlich in einander übergehende Theile. Der erste, von den Kopfsegmenten umschlossene Theil A a, b, c, d, eine umfängliche, aus mehreren Paaren von äusserst dickwandigen Blasen bestehende Masse, ist das sogenannte Gehirn (Cerebrum), das später genauer geschildert werden soll. Der die übrigen Segmente durchziehende, fast überall gleich dicke Theil (m) heisst das Rückenmark (medulla spinalis).

Die Entstehung des Rückenmarks ist aus Fig. 55 aus dem Querschnitt eines Embryo zu ersehen. In Folge dererspaltung der Muscularis in die Antimeren (e) entsteht in der Medianlinie des Rückens eine Furche, welche von der dort etwas verdickten Grenzschrift des Körpers ausgekleidet wird. Die Furche verwandelt sich allmählig durch das gesteigerte Wachstum der sie begrenzenden Ränder (c) in eine Rinne und endlich, durch das Verwachsen der Ränder (c) in der Medianlinie, wird der die Rinne auskleidende Theil (a) der Grenzschrift zu einem aus Grenzzellen gebildeten Rohr, das anfangs noch fest mit der Grenzschrift zusammenhängt, dann aber, so wie es Fig. 77 darstellt, sich von ihm ablöst, so dass die Epidermis (d) in continuo darüber wegzieht. Der Hohlraum wird *Canalis cerebrospinalis* (a') genannt und enthält eine seröse Flüssigkeit.

Die Wandung des Rohrs erfährt nun beim Weiterwachsen eine concentrische Differenzirung in folgender Weise. Anstossend an den Kanal bildet sich ein Grenzzellenhäutchen, welches beim Embryo meist, bei manchen Thieren auch noch im erwachsenen Zustande, Flimmerhaare trägt (nach Einigen soll im erwachsenen Zustande das ganze Häutchen verschwunden sein). Die übrige Rohrwand nimmt so bedeutend an Dicke zu, dass das Ganze

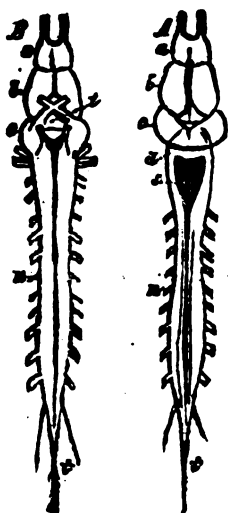
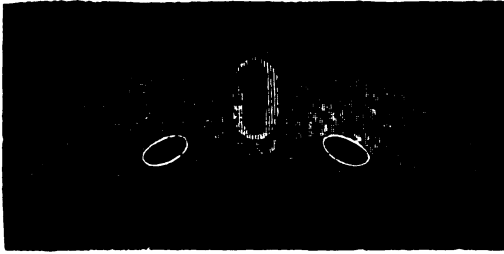
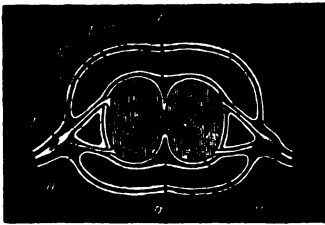


Fig. 76. *Centrum cerebrospinale* vom Frosch (nach Gegenbaur). A. Von oben, B. von unten, a, b, c, d. bilden zusammen das Gehirn und zwar a. Riechlappen, b. Hemisphären des Grosshirns, c. Schlapfen, von dem unten (B) die sich kreuzenden Sehnerven entspringen, d. Kleinhirn, i. Trichter, s. vierter Ventrikel, m. das Rückenmark mit den Wurzeln der davon abgehenden Nerven, t. Endfaden des Rückenmarks.



**Fig. 77.** Querschnitt eines Hühnerembryos (nach Dursy). a. Rückenmarksröhr, a' Cerebrospinalkanal, b. Darmepithel, c. Rückenath, d. Epidermis, e. Myocommata, f. Urnieren-gang, k. Bauchplatte der Muscularis, i. Muscularis des Darms, l. Chorda dorsalis, m. primitives Aortenpaar.



**Fig. 78.** Rückenmarksquerschnitt. Die Hüllen der Deutlichkeit wegen schematisch. a. Cerebrospinalkanal, b. dorsale, c. ventrale, graue Hörner, d. oberer, e. seitlicher, f. unterer Strang der weissen Masse, g, g. Medianfurchen, h. pia mater, i. viscerales, k. parietales Blatt der Arachnoidea, l. Arachnoidealhöhle, m. dura mater, n. motorische, o. sensitive Wurzel, p. deren Ganglion, v. Subarachnoidealraum.

ein solider Strang zu sein scheint und der Centralkanal (a) nur bei aufmerksamem Zusehen gefunden wird. Diese Dickenzunahme erfolgt jedoch nicht gleichmässig in der ganzen Peripherie; in der Medianebene bleibt oben und unten ein Streifen im Wachsthum zurück und die Folge ist, dass oben und unten eine ziemlich tiefe Rinne (s. Fig. 78, g) das

Röhr in eine rechte und linke Hälfte scheidet. Die zwei dünn gebliebenen Stellen nennt man obere und untere Commissur. In den beiden Seitenhälften des Röhrs ist mittlerweile Folgendes geschehen. Von den Zellen, die zu Ganglienzellen geworden sind, haben sich die Nervenfasern entwickelt; ein Theil derselben tritt unter rechtem Winkel ab, um die Nervenwurzeln (n, o) zu bilden, ein anderer Theil, der parallel der äusseren Oberfläche in der Axenrichtung verläuft, hat sich zu den Ganglienzellen in folgendes Verhältniss gesetzt: Er verläuft nach aussen von der in der Figur grau schattirten Zellenlage und da sich diese jederseits in zwei Stränge (b, c) geordnet hat, so bilden die Fasern jederseits drei Stränge, einen Seitenstrang (e) zwischen den beiden Zell-

strängen, einen obern (d) und einen untern (f) Strang zwischen den Medianfurchen (g) und den betreffenden Zellsträngen; die Zellstränge, von welchen man ein hinteres (dorsales) (bb) und ein vorderes (ventrales) (cc) Paar unterscheidet, werden nach der Gestalt, welche sie auf dem Querschnitt darbieten, die hinteren

und vorderen Rückenmarkshörner genannt. Von der peripherischen Kante der Zellstränge (beziehungsweise Hörner) gehen die Nervenwurzeln ab, wodurch dann die Trennung der drei Faserstränge eine vollständige wird. Die Zwischenräume zwischen den Ganglienzellen und Nervenfasern bildet eine feinkörnige und kernhaltige Masse, die sogenannte Neuroglia, über deren Bedeutung noch keine Stimmeneinhelligkeit erzielt ist. Die Einen erklären sie für eine eigenthümliche Sorte von Bindegewebe, nach Andern käme ihr die Bedeutung eines Protoplasmas zu, das eine hohe funktionelle Leistung zu besorgen hätte. Noch anzumerken ist, dass die zellige Masse des Rückenmarks von den Nervenfäden durch ihre grauliche Farbe absticht, während die letzteren milchweiss sind; man unterscheidet deshalb auch diese zweierlei Substanzen als graue und weisse Masse des Rückenmarks.

### § 136.

Dem bisher beschriebenen Bau des Rückenmarks, der eine gestörte concentrische Schichtung zeigt, fügen sich in der Peripherie die Hüllen des Rückenmarks an. Zuinnerst, dicht die Oberfläche des Rückenmarks überziehend, liegt eine zarte bindegewebige und blutgefässreiche Membran, die *pia mater* (Fig. 18, b), von welcher die Blutgefässe ausgehen, welche die Dicke des Rückenmarks durchziehen. Die *pia mater* senkt sich mittelst einer Duplicatur in die vordere und hintere Medianfurche bis auf deren Grund. Auf diese Haut folgt eine seröse Haut, die sogenannte *Membrana arachnoidea* oder Spinnwebhaut. Sie zerfällt, wie alle serösen Häute, in eine innere *viscerale*, der Oberfläche des Rückenmarks aufgewachsene (i), und eine *parietale* (k) Platte, welche mit der nachher zu besprechenden *dura mater* verbunden ist. An jeder Nervenwurzel gehen die beiden Blätter in einander über, indem die *Arachnoidea visceralis* um die, die *Arachnoidealhöhle* (l) quer durchsetzenden, Nervenwurzeln (o, n) eine trichterförmige Scheide bildet. Jedes Blatt der *Arachnoidea* besteht aus bindegewebiger Grundlage und einer aufliegenden Grenzzellenschicht vom Charakter des Endothels. Die von den beiden Blättern gebildete Höhle (l), welche das Rückenmark rings umgiebt und eine nicht sehr unbedeutende Capacität hat, wird *Arachnoidealhöhle* genannt und die sie erfüllende zellenlose, gelbliche Flüssigkeit *Arachnoidealflüssigkeit* oder *Cerebrospinalflüssigkeit*. Die Höhle scheint mit dem Lymphgefässsystem durch feine Oeffnungen zu communiciren. Das *viscerale* Blatt der *Arachnoidea* dringt an

den beiden Medianfurchen des Rückenmarks nicht, wie die pia mater, mittelst einer Duplicatur in die Tiefe, sondern überbrückt sie, und dadurch entsteht ein spaltförmiger Raum, welcher Subarachnoidealraum (r) genannt wird.

Nach aussen von dem Arachnoidealsack findet sich zum Schluss eine derbe, aus sehnentartigem Bindegewebe bestehende Umhüllungshaut, die dura mater oder harte Hirnhaut (m). Ihrer innern Fläche ist das parietale Blatt der Arachnoidea aufgelöthet. Sie besitzt auf ihrer Innenfläche rechts und links eine Längsreihe vorspringender Zipfel, welche sich an die Seiten des Rückenmarks anheften; diese Zackenreihe wird Ligamentum denticulatum genannt.

### § 137.

Von dem Rückenmark unterscheidet sich das eine Fortsetzung desselben bildende Gehirn, welches den Kopftheil des Nervencentrums bildet, durch folgende Strukturverhältnisse.

a) Wie das Rückenmark ursprünglich ein hohles Rohr, so ist das Gehirn ursprünglich eine hohle Blase oder besser gesagt, eine Doppelreihe hintereinander liegender, miteinander communicirender Blasen (siehe oben Fig. 50, a) In Folge der Zunahme der Wandstärke reduciren sich die Höhlungen auf ein System von Spalträumen, welche man die Hirnhöhlen oder Ventrikel des Gehirns nennt und die in offenem Zusammenhang mit dem Centralkanal des Rückenmarks stehen (siehe später).

b) Von den zwei die Wand des Rückenmarksrohrs zusammensetzenden Bestandtheilen der aus Ganglienzellen bestehenden grauen Masse und der aus Nervenfasern bestehenden weissen Masse gilt Folgendes:

α) Die graue Masse bildet weder eine zusammenhängende Schicht, noch zusammenhängende Stränge, sondern sie ist zerfallen in einzelne im Boden der Hirnblasen eingebettete, durch weisse Masse von einander geschiedene, symmetrisch vertheilte Massen, welche man graue Kerne oder Ganglien des Gehirns nennt und die wir demgemäss als Organe des Gehirns später anzuführen haben.

β) Die weisse aus Nervenfasern bestehende Masse hat an Volum ausserordentlich zugenommen und der Faserverlauf ist ein sehr mannigfaltiger und höchst verwickelter geworden, dessen Schilderung uns hier viel zu weit führen müsste, abgesehen davon, dass er durchaus noch nicht vollständig ermittelt ist. Das wichtigste davon, soweit es unumgänglich nothwendig zum

Verständnis der Hirnfunction ist, findet der Leser im physiologischen Abschnitt.

c) Als neues Strukturelement kommt die äussere graue Belegmasse, die graue Gehirnrinde hinzu, welche wie die grauen Kerne aus Ganglienzellen und reichlichen Mengen dazwischengelagerter Neuroglia besteht. Sie zeigt eine mehr oder weniger weitgehende Schichtung, da sie aus mehreren über einander liegenden Lagen von in Form und Grösse verschiedenen Zellen besteht. Bezüglich der näheren Verhältnisse dieser Schichtung muss auf die Spezialwerke verwiesen werden.

d) Die Hüllen des Gehirns sind dieselben wie die des Rückenmarks, nur besteht der Unterschied, dass die dura mater keine selbständige Haut, sondern mit der innern Beinhaut der Schädelkapsel fest verlöthet ist, während am Rückenmark diese beiden Häute durch einen ziemlich beträchtlichen von Venengeflechten erfüllten Zwischenraum getrennt sind.

#### § 138.

Die peripherischen Theile des Nervensystems, die Nerven, zeigen folgenden Bau: Die primären Nerven bestehen nur aus einer einzigen Nervenfaser, die stärkeren sekundären dagegen sind ein Bündel von solchen, zusammengehalten durch eine bindegewebige Masse, die bei den stärkeren Nerven immer noch von Gefässen durchzogen ist: die äussere Hülle wird Nerven-scheide, Neurilemma, genannt. Das centrale Nervenende nimmt immer seinen Ursprung aus der grauen Masse des Centrums, beziehungsweise einem Ganglion, und wird die Nervenwurzel genannt. Je nach der Funktion spricht man von centripetalleitenden (sensitiven) und centrifugalleitenden (motorischen) Nerven, ein funktioneller Unterschied, für den jedoch bis jetzt noch kein morphologischer nachgewiesen ist. Nur bei den Wirbelthieren lassen sich die sensitiven Nerven daran erkennen, dass ihre Wurzel kurz nach dem Austritt aus dem Centralorgan durch Einlagerung von Ganglienzellen zu einem intermediären Ganglion anschwillt, siehe oben Fig. 78, p. Die zusammengesetzten Nerven führen entweder beiderlei Fasern und heissen dann gemischte Nerven, oder nur einerlei Art, dann bleibt der Name motorisch beziehungsweise sensitiv. Nur bei ganz kleinen Thieren sind die Nerven von der Wurzel bis zu ihrem peripherischen Ende primär, d. h. aus einer einzigen Faser gebildet; bei grösseren Thieren beginnt der Nerv am Centrum als ein sekundäres, aus oft sehr vielen Nervenfäden zusammengesetztes Nervenbündel. In seinem Verlauf zur Peripherie findet eine dichotome oder polytome

Verästelung statt, indem sich das Bündel in zwei oder mehrere Bündel auflöst. Ganz unabhängig hiervon ist die früher beschriebene, innerhalb der Bündel vor sich gehende Gabelung der einzelnen Nervenfasern selbst.

Nebeneinander in derselben Richtung verlaufende sekundäre Nerven setzen sich häufig in der Weise in Verbindung, dass von dem einen sich ein Bündel löst, unter spitzem Winkel zum andern herantritt und mit ihm verschmilzt. Sind mehrere Nerven durch mehrfache derartige Anastomosen verhängt, so nennt man das Ganze ein Nervengeflecht (z. B. Armnervengeflecht, Hüftnervengeflecht). Dabei kommt es öfter vor, dass ein Nervenfasern, der mit einem anastomosirenden Bündel von einem Nerven zu einem andern übergegangen ist, mittelst einer andern Anastomose wieder zum ersten zurückkehrt. Das Resultat des peripherischen Verlaufs eines sekundären Nerven ist eine stetige Abnahme der Zahl der ihn bildenden Nervenfasern in Folge der Verästelung (die aber zu dieser nicht in proportionalem Verhältnis steht, da die Nervenfasern sich auf ihrem Zuge zur Peripherie, wie schon oben gesagt, theilen und

auf diese Weise vermehren); die letzten Enden sind dann primäre Fasern, welche sich entweder mit den peripherischen Nervenendzellen verbinden oder sich in Nervenendnetze auflösen oder in eine feinste Spitze auslaufend endigen. Während die zur Innervation der quergestreiften Muskelfasern bestimmten Nerven bis zuletzt markhaltig sind und in eine grosse motorische Nervenendzelle (siehe oben Fig. 30 pag. 39) auslaufen, hat man neuerdings gesehen (Frankenhäuser), dass die für die glatten Muskelfasern bestimmten nach Bildung eines feinsten Endnetzes in den Kernkörperchen der Muskelzelle enden (siehe Fig. 79).



Fig. 79. Nervenendigung in den glatten Muskelfasern einer kleinen Schlagader; sechshundertfach vergrössert (nach F. Arnold). c. Die Kerne der Muskelzellen.

## § 139.

Die topographischen Beziehungen des Nervensystems zu dem Thierkörper folgen zum Theil allgemeinen Gesetzen, zum Theil richten sie sich nach besonderen Umständen. Die allgemeineren Gesetze der Vertheilung bestehen hauptsächlich in der auch den anderen Systemen zukommenden Parallelität des Verlaufs mit den Segmentschnittlinien, weshalb dieses System ebenfalls eine Verkörperung des Segmentirungsschemas ist und zwar bei den homonom Segmentirten eine vollständige, bei den Heteronomen eine durch nachträgliche Verschiebungen und Wiederverwachsungen gestörte. Zum Unterschied vom Gefäßsystem gilt aber Folgendes. Beider Systeme Centra liegen in der Antimerenschnittebene, welche bekanntermaassen den Hautmuskelschlauch zweimal durchschneidet, einmal in der Dorsalnaht, dann in der Ventralnaht. So lange das Gefäßsystem nur in der einen Naht durch das capitipetal leitende Centralgefäß vertreten ist, steht das Nervencentrum zu diesem in Opposition, indem es mit Ausnahme des vordersten, des Kopfganglions, in der entgegengesetzten Naht liegt. Dies kann man sehr gut zur Orientirung des Thierkörpers benutzen, indem man die Seite, welche das Nervencentrum trägt, die Neuralseite, die andere mit dem Gefäßcentrum die Hämalseite nennt. Die Wirbelthiere wenden die Neuralseite nach oben, sie bildet also bei ihnen den Rücken; bei den Wirbellosen ist das Umgekehrte der Fall, die Neuralseite bildet bei ihnen den Bauch.

Während nun das Gefäßsystem auf höherer tertiärer Entwicklungsstufe auch in der andern vom Nervencentrum occupirten Naht ein zweites Centralgefäß erhält, hat es beim Nervensystem unter den wirbellosen Thieren mit dem ersten sein Bewenden. Bei den Wirbelthieren dagegen tritt zu diesem immer im Perigastrium liegenden primären Centrum noch ein zweites sekundäres, das Centrum cerebrospinale, welches in der Dicke des Hautmuskelschlauchs in der dorsalen Antimerenschnittlinie liegt und vom Perigastrium durch die Wirbelkörpersäule geschieden ist. Die letztere bildet sammt den von ihr ausgehenden oberen Knochenbogen und oberen Dornfortsätzen ein gegliedertes knöchernes Rohr, die Wirbelsäule, welche in ihrer Lichtung, dem Rückenmarkskanal, das Rückenmark, in ihrer vorderen Ausweitung, der Schädelhöhle, das Gehirn beherbergt (siehe später Knochensystem).

## § 140.

Die speziellen Verhältnisse bei den einzelnen Thiertypen sind in Kürze folgende:

Von dem den Wirbellosen allein zukommenden primären (perigastrischen) Nervencentrum ist der primär auftretende (bei den Protenteraten und Tunicaten allein vorhandene) Theil das auf der Haemalseite liegende Kopfganglion (Fig. 80, a), von welchem die höheren Sinnesnerven (am constantesten die Sehnerven) entspringen; es wird auch häufig nach seiner Lage auf dem Schlund das obere Schlundganglion genannt. Bei den Deutenteraten (Schnecken und Muscheln) treten in zweiter Linie mehrere auf der Neuralseite liegende Ganglien hinzu, von welchen das vorderste (Fig. 80 A, a') das constanteste ist und nach seiner Lage unteres Schlundganglion, bei den Muscheln Fussganglion genannt wird. Da es jederseits durch eine Commissur mit dem obern Schlundganglion verbunden ist, resultirt daraus ein den Anfang des Darmkanals (o) umfassender Nervenring, den man kurzweg den Schlundring nennt. Bei

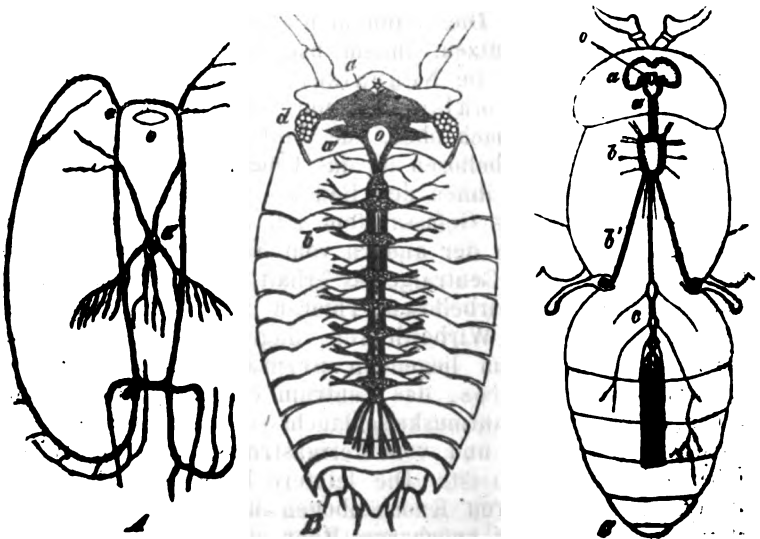


Fig. 80. Nervensystem A. der Miesmuschel (nach Duvernoy), B. einer Assel (nach Leydig), C. einer Bremse (nach Leydig), a, Kopfganglion, a' unteres Schlundganglion, b. und c. Ganglienreihe, o. Durchtrittsstelle der Speiseröhre durch den Schlundring. Bei C, b' der Nerv für die Schwingkolben.



den Muscheln trifft man ausser dem Schlundring nur noch ein Hauptganglion (das hintere, b), bei den Schnecken treten häufig noch weitere, mehr oder weniger unregelmässig zerstreute hinzu, alle miteinander durch Commissuren verbunden.

Bei den gegliederten Thieren (Fig. 80, B und C) bleibt der Schlundring, dagegen tritt zunächst eine bedeutende Vermehrung der auf der Neuralseite liegenden Ganglienpaare ein, indem bei den homonom Gegliederten jedem Segment ein Ganglienpaar zugeheilt ist; bei den heteronom Segmentirten (c) kommt es aber häufig zu einer mehr oder weniger vollständigen Verschmelzung der einer Segmentgruppe angehörigen Ganglienpaare. So z. B. verschmelzen bei den Insekten die drei den drei Brustsegmenten angehörigen Ganglienpaare gewöhnlich in ein einziges grosses Brustganglion (siehe C, b). Bei den Spinnen sind sämtliche Ganglienpaare der Neuralseite, auch das untere Schlundganglion, in ein einziges grosses Ganglion verschmolzen. Weiter ordnen sich die Ganglien der Neuralseite in einen Ganglienstrang oder ein sogenanntes Bauchmark, in dem jedes Ganglienpaar mit seinen Nachbarn nach vorn und hinten durch ein Paar von Längskommissuren verbunden ist. Wo die rechte und linke Hälfte jedes Ganglienpaares, statt sich in der Medianlinie zu berühren, auseinandergerückt sind, findet sich ausserdem je eine Querkommissur.

#### § 141.

Bei den Wirbelthieren, welche neben dem primären Nervencentrum noch ein zweites, höher stehendes Centrum cerebrospinale besitzen, durchzieht das erstere, der sogenannte Grenzstrang oder Nervus sympathicus, als eine doppelte, jederseits neben der Wirbelkörpersäule liegende Ganglienkette das Perigastrium; das letztere, das Centrum cerebrospinale, dagegen den in der Dicke der Längsmuscularis liegenden Schädel und Wirbelkanal. Beiderlei Centra sind durch Anastomosen in der Weise verbunden, dass das entsprechende Ganglion an der Stelle, wo ein Rückenmarksnerv austritt, mit diesem eine Verbindung eingeht, mittelst welcher ein Austausch sympathischer und cerebrospinaler Nerven erfolgt.

Das Centrum cerebrospinale dokumentirt seine Antheilnahme an der Segmentirung einmal durch seinen Zerfall in Gehirn und Rückenmark — ersteres dem Kopf, letzteres dem übrigen Segment angehörig — dann dadurch, dass, entsprechend jeder Metameren-Schnittlinie, ein Nervenpaar das Centrum verlässt; das Rückenmark selbst zeigt innerlich keine weitere

Gliederung; bei den vier niederen Abtheilungen der Wirbler erstreckt es sich durch die ganze Länge des Rückenmarkskanals, höchstens die letzten Schwanzwirbel ausgenommen. Bei den Säugern besteht dieses Verhältniss nur beim Embryo, später wird durch gesteigertes Wachsthum der Wirbelsäule das hintere Ende des Rückenmarks aus dem hintern Ende des Rückenmarkskanals herausgezogen, wobei sich natürlich der Weg, den die hinteren Nerven von ihrem Ursprung bis zu ihrem Austritt aus dem Rückenmarkskanal zurückzulegen haben, gradatim verlängert und der hintere Theil des Kanals mit einem Bündel langgestreckter Nerven erfüllt ist, das die *Anatomen cauda equina* nennen. Das Rückenmark ist bei den gliedmaassenlosen Thieren von vorn nach hinten ziemlich gleich dick; wo dagegen entwickeltere Gliedmaassen vorhanden sind, zeigt es an den beiden Abgangsstellen der Gliedmaassennerven eine namentlich bei den Vögeln sehr aussehliche Verdickung.

## § 142.



Fig. 81. Seitenansicht des Gehirns, der schattirte Theil zeigt das Gehirn eines Fisches (*Polypterus*) (nach Gegenbaur), und zwar I. Vorderhirn, II. Mittelhirn, III. Hinterhirn, a. Riechnerv, b. Sehnerv, c. verlängertes Mark, d. Zwischenhirn; darüber ist mit gebrochenen Linien gelegt P die Contour des Vorderhirns, III' die des Hinterhirns bei höheren Säugethieren, S. der Stirnlappen, T. der Scheitellappen, o. der Hinterlappen, R. die Sylvische Spalte.

Das Gehirn erfüllt bei den Fischen und Amphibien die Schädelhöhle nicht vollständig, wohl aber bei Vögeln und Säugern. Wie an der Herstellung der Schädelhöhle sich nur drei Segmente betheiligen, so besteht auch das Gehirn aus drei Paar von Anschwellungen (siehe Fig. 81), dem Vorderhirn (I), dem Mittelhirn (II) und dem Hinterhirn (III); das unpaare kurze Stück (d), zwischen I und II nennt man das Zwischenhirn, das kurze, gleichfalls unpaare, allmählig in das Rückenmark übergehende, aber noch innerhalb des Schädels liegende Stück (c) wird Nach-

hirn oder verlängertes Mark genannt. Bei Fischen, Amphibien und auch vielen Reptilien sind die drei Paare von Hirnblasen nahezu gleich gross, bei den Vögeln und Säugern

aber nimmt das Vorderhirn und in etwas geringerem Grade das Hinterhirn (siehe die punktirten Linien I' und III' der Fig. 81) dergestalt an Masse zu, dass das Mittelhirn zwischen ihnen als ein unbedeutendes doppeltes Höckerpaar (die sogenannten Vierhügel) fast verschwindet. Das Vorderhirn wird jetzt Grosshirn, seine beiden Hälften die Hemisphären des grossen Gehirns und das Hinterhirn Kleingehirn genaunt. Je weiter aufwärts in der Thierreihe, um so mehr überwiegt das grosse Gehirn an Masse die übrigen Abschnitte; seine Hemisphären haben sich nicht mehr blos nach hinten ausgedehnt, sondern unter Beschreibung einer hufeisenartigen Krümmung auch schief nach unten und vorn (siehe Fig. 81, T) und endlich, an der Knickungsstelle, noch einmal nach rückwärts (O). S nennt man den Stirnlappen, T den Schläfelappen, O den Hinterlappen und die Furche (R) zwischen S und T die Sylvische Spalte. Ein auf der höchsten Entwicklungsstufe sich einstellender morphologischer Charakter des Grosshirns sind dessen Windungen, welche durch Faltungen der grauen Hirnrinde entstehen. In die sie trennenden, oft sehr tiefen Spalten dringt die pia mater ein, die Arachnoidea überbrückt sie und so entstehen sehr vielverzweigte Subarachnoidealräumlichkeiten.

Von der mit dem Centralkanal des Rückenmarks communicirenden Hirnhöhle gilt Folgendes. Das Vorderhirn besitzt in jeder Hälfte einen spaltförmigen, in jeden Lappen einen Fortsatz schickenden Hohlraum, welchen man den Seitenventrikel nennt. In dem Zwischenhirn ist die Höhlung ein senkrecht stehender, nach beiden Seiten mit den Seitenventrikeln communicirender medianer Spaltraum (dritter Ventrikel). Das Mittel- und Hinterhirn durchzieht nur ein einfacher medianer Kanal (Sylvische Wasserleitung) und im verlängerten Mark wird durch das Auseinanderweichen der Oberstränge und das Fehlen der oberen Rohrwand der Cerebrospinalkanal zu einer nach oben offenen, rautenförmigen Grube (Rautengrube, vierter Ventrikel) (siehe Fig. 76, s), die an ihrer vorderen Spitze die Sylvische Wasserleitung aufnimmt, an der hinteren Spitze in den Centralkanal des Rückenmarks sich fortsetzt.

### § 143.

Die peripherische Ausbreitung des Nervensystems zerfällt, wie die der Gefässsysteme, in eine animale und eine viscerale. Bei den Thieren mit einfachem Nervencentrum entspringen die für den Darm bestimmten Nerven vom obern Schlundganglion und zeichnen sich durch zahlreiche intermediäre

Ganglien aus. Die Nerven für den Hautmuskelschlauch stammen für jedes Segment von dem ihm angehörigen Ganglienpaare.

Bei den mit doppeltem Centrum versehenen Wirbelthieren wird der Darmkanal mit seinen Organen vorzugsweise von dem Sympathicus aus mit Nerven versorgt (sympathische Nerven) und es zeichnen sich auch hier die visceralen Nerven durch eine reichliche Einlagerung von intermediären Ganglien und Gangliengeflechten aus. Hierzu gesellt sich jedoch noch ein dem Centrum cerebrospinale entspringendes Nervenpaar, der 10te Hirnnerv (Nervus vagus), welches Fasern zu den Gangliengeflechten schickt, von welchen die Lungen, das Herz, Magen und Speiseröhre sowie die Leber versorgt werden.

Alle übrigen von Gehirn und Rückenmark entspringenden Nerven (die sogenannten Cerebrospinalnerven) verbreiten sich im Hautmuskelschlauch, allein derselbe steht auch mit dem Sympathicus in Verbindung, und zwar dadurch, dass der letztere die Wandungen der Blutgefäße mit Nerven versorgt (vasomotorische Nerven) und so mit ihrer Hilfe zur Allgegenwärtigkeit gelangt.

Von den Cerebrospinalnerven gilt Folgendes: Aus dem Rückenmark entspringen ebensoviele Nervenpaare, als es Metamerenschnittlinien in seinem Bereiche gibt. Jedes Spinalnervenpaar setzt sich aus zwei Wurzeln zusammen, einer dorsalen, sensitiven (siehe oben Fig. 78, o), mit einem intermediären Ganglion versehenen, und einer ventralen, motorischen (n), die sich bei ihrem Austritt aus dem Wirbelkanal miteinander verbinden und dort auch die schon genannte Anastomose von dem Sympathicus aufnehmen; sie sind also gemischte Nerven. Die Verbreitung erfolgt in den angrenzenden Segmenten.

Bei den mit Gliedmaassen ausgerüsteten Wirbelthieren betheiligen sich an deren Versorgung immer mehrere Paare von Rückenmarksnerven, welche vor ihrem Eintritt in die Gliedmaassen ein Geflecht mit einander bilden. Die motorischen Fasern der Rückenmarksnerven endigen in den Muskeln, die sensitiven in der Haut, die Endigung der ihnen beigemischten sympathischen Nerven liegt wahrscheinlich in der Muscularis der Gefäße.

### § 144.

Die Hirnnerven weichen insofern von den Rückenmarksnerven ab, als wir hier scharf zweierlei Sorten von Nerven unterscheiden müssen.

1) Die höheren Sinnesnerven, welche nichts anderes vorstellen als die Stiele der später bei den Organen des

Nervensystems zu beschreibenden höheren Sinnesapparate, Nase, Auge und Ohr (bez. Riech-, Seh- und Hörnerv). Diese Nerven sind, im Gegensatz zu allen andern Nerven, nicht verästelt und treten zwischen den drei Spalten der vier Schädelwirbel in der oben angegebenen Ordnung durch die Schädelkapsel nach aussen.

2) Nerven, die den Rückenmarksnerven homolog sind. Solcher besitzt das Gehirn nur zwei Paare; eines, das zwischen Stirn- und Scheitelwirbel heraustritt, vorderes Hirnnervenpaar, und ein zweites zwischen Scheitelwirbel und Hinterhauptswirbel, hinteres Paar. Während nun aber bei den Rückenmarksnerven jedes dieser Paare zwei einheitliche Nerven gemischter Natur bildet, ist dies bei den Hirnnerven nur bei den niedriger organisirten Wirbelthieren, den Fischen, der Fall, bei den höheren spalten sich die Hirnnerven so, dass (von den mannigfaltigen Modificationen abgesehen) das vordere Paar in fünf Paare zerfallen ist, die selbständig aus dem Gehirn entspringen; nämlich der dreigetheilte Nerv (N. trigeminus), ein gemischter, sehr starker Nerv, der den grössten Theil des Gesichts versorgt; der Anflitznerv (N. facialis), ein motorischer für gewisse Muskeln des Gesichts und drei kleine motorische Nerven für die Augenmuskeln.

Das hintere Hirnnervenpaar ist in drei Paare zerfallen: den rein motorischen Zungenfleischnerven (N. hypoglossus) und zwei gemischte, den Beinnerven (N. accessorius) und den Lungenmagennerven (N. vagus). Bei den höheren Wirbelthieren kommt noch ein vom Halstheil des Rückenmarks mit vielen Wurzeln entspringender, in die Schädelkapsel hinaufsteigender und erst von dort in die Peripherie gehender Nerv gemischter Natur hinzu, der Zungenschlundkopfnerv (N. glossopharyngeus).

**Anm.** In der menschlichen Anatomie werden jetzt noch die Hirnnerven nach der Reihenfolge ihrer Ursprünge aus dem Gehirn von vorn nach hinten mit Zahlen als erstes, zweites etc. Hirnnervenpaar bezeichnet. Die deutschen Anatomen nehmen 12 Paare an, wie folgt: 1) Riechnerv (N. olfactorius); 2) Sehnerv (N. opticus); 3) gemeinschaftlicher Augenmuskelnerv (N. oculomotorius); 4) Rollmuskelnerv (N. trochlearis); 5) dreigetheilter Nerv (N. trigeminus); 6) äusserer Augenmuskelnerv (N. abducens); 7) Anflitznerv (N. facialis); 8) Hörnerv (N. acusticus); 9) Zungenschlundkopfnerv (N. glossopharyngeus); 10) Lungenmagennerv (N. vagus); 11) Beinnerv (N. accessorius); 12) Zungenfleischnerv (N. hypoglossus).

Die Varianten der Hirnnerven beziehen sich wesentlich auf die verschiedenartige Zerspaltung der zwei den Rückenmarksnerven homologen Nervenpaare, deren Schilderung hier zu weit führen

würde. Besondere Erwähnung verdient nur das merkwürdige Verhalten des *N. vagus* bei den Fischen, den Kiemenmolchen und den Larvenzuständen der höheren Amphibien. Der grösste Theil seiner sensibeln Fasern tritt zu dem sogenannten Seitennerven (*Ramus lateralis nervi vagi*) zusammen, welcher in die Spalte zwischen dem dorsalen und ventralen Theile der *Myocommata* tritt und dort durch die ganze Länge des Körpers verläuft, seine Aeste abschickend zu den später zu erwähnenden eigenthümlichen Sinneswerkzeugen, welche die Seitenlinie der Fische bilden. Bei den niedersten Fischen, den Myxinoiden, fehlt der Seitennerv, ebenso bei den höheren Wirbelthieren.

### Knochensystem, Skelet.

#### § 145.

Das Knochensystem kommt nur den Wirbelthieren zu und tritt noch bei den niedersten derselben in einer Form auf, welche diesen Namen kaum verdient. Den Namen Wirbelthiere verdankt eben diese Thierabtheilung dem Umstand, dass sie fast durchgängig ein Knochensystem besitzt, dessen Hauptbestandtheil die Wirbelsäule ist.

Das Knochensystem besteht auf seiner primären Entwicklungsstufe, welche sich bei dem *Amphioxus*, dem niedrigsten Wirbelthiere, zeitlebens erhält, nicht aus gesonderten Stücken, sondern aus dem System der Bindegewebsplatten (*Inscriptiones conjunctivae*, siehe oben § 77), welche die *Myocommata* von einander scheiden und sie in *Antimeren* und *Parameren* spalten; so ist denn auch der histologische Ausgangspunkt der Knochen gewöhnliches Bindegewebe.

Auf sekundärer Entwicklungsstufe treten erst innerhalb dieses Bindegewebschemas gesonderte Skeletstücke an bestimmten Punkten und von bestimmtem eigenartigem Gewebscharakter auf. In primärer Form sind diese discreten Stücke solide, deutlich concentrisch geschichtete Gebilde, an welchen ein aus hyalinem Knorpel bestehendes Centrum, der eigentliche Knorpelkern, von einem peripherischen, bindegewebigen Ueberzug der Knorpelhaut (*Perichondrium*) unterschieden werden kann. In den meisten Fällen sind diese Knorpel gefässlos, bei manchen höheren Knorpelfischen aber trifft man dieselben von Kanälen durchbohrt, in denen Blutgefässe, mitunter auch Nerven hinzuziehen. Bei den davon sogenannten Knorpelfischen bleiben die Skeletstücke

zeitlebens knorplig und erlangen bei den grösseren nur dadurch eine grössere Solidität, dass der Knorpel durch Einlagerung von Kalksalzen ossifiziert (Knochenknorpel); bei den Knochenfischen und den höheren Wirbelthieren weicht dieser sekundäre Zustand des Skelets, meist erst nach der Geburt,

dem tertiären Zustand, in welchem das Skelet entweder ganz aus Knochenstücken oder doch vorzugsweise aus solchen und einer geringeren Zahl sogenannter bleibender Knorpelstücke besteht.

### § 146.

Auch der Knochen ist ein concentrisch geschichtetes Gebilde, aber von höherem Schichtungsgrade und anderem Gewebscharakter als der Knorpel. Die Hauptmasse des Knochens ist Knochengewebe. In der Peripherie wird der Knochen überzogen von einer derben, aber sehr blutgefässhaltigen, bindegewebigen Haut, der Beinhaut (Periosteum). Die knöcherne Masse ist ausnahmslos durchzogen von einem feinen, netzartigen Kanalwerk, den sogenannten Havers'schen Kanälen (siehe Fig. 82), welche die Blutgefässe enthalten, und zeigt eine doppelsinnige, concentrische Schichtung. Einmal besteht die Masse an der Peripherie aus concentrischen Lamellen,

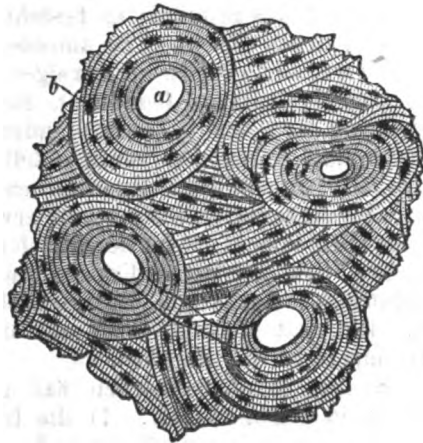


Fig. 82. Entkalkter Querschnitt aus einem Oberschenkelknochen, mässig vergrössert (nach Rollet). a. Havers'sche Kanäle, b. die concentrisch geschichtete Knochen-substanz.

welche parallel der Oberfläche des Knochens streichen, dann laufen im Innern Knochenschichten concentrisch zur Lichtung der Havers'schen Kanäle, wie es Figur 82, b zeigt. Die zwischen den letzteren übrig bleibenden Lücken sind dann von einer dritten, ebenfalls aus Lamellen bestehenden, sogenannten Schaltmasse erfüllt, deren Lamellen nach sehr verschiedenen Richtungen streichen.

Eine weitere Erscheinung concentrischer Schichtung ist folgendes Verhalten des Knochenkerns: Seine peripherische Lage besteht aus derbem, festem Knochengewebe, im Centrum ist dagegen entweder das Knochengewebe durch ein Netzwerk von Knochenmark führenden Kanälen (Markkanälchen) so durchbrochen, dass es eine schwammige Beschaffenheit erhält (*Substantia spongiosa*), oder es folgt auf eine mehr oder minder ausgedehnte spongiöse Schicht im Centrum eine ganz mit Mark gefüllte, von Knochenbälkchen mehr oder weniger freie Markröhre; das letztere ist aber nur bei den langgestreckten Knochen der Fall, die man deshalb auch Röhrenknochen nennt. Das Knochenmark, welches die centrale Markhöhle der Röhrenknochen und die feineren Kanäle der schwammigen Knochensubstanz erfüllt, zeigt zwei Formen, das rothe und das gelbe Knochenmark. Das erste ist das primäre; es besteht grösstentheils aus Primärzellen, an denen Bizzozero amoeboider Bewegung nachgewiesen hat, und aus sehr grossen, vielkernigen Protoplasmamassen (den sogenannten Myeloplaxen Robin's), die wahrscheinlich durch Verschmelzung der Primärzellen entstanden sind. Das gelbe Knochenmark enthält neben den vorigen Zellformen grosse Mengen von Fettzellen. Jugendliche Knochen enthalten nur rothes Mark, das gelbe Mark erscheint erst im erwachsenen Zustand.

Endlich kommt es im Bereich der Vögel, und zwar in bald grösserer, bald geringerer Erstreckung über das Skelet, zur Verdrängung des Marks aus der Markhöhle, an dessen Stelle Luft tritt. Die Luft gelangt theils aus der Lunge, theils aus der Ohrtrompete in die Knochen.

Bei den meisten Knochen hat man zweierlei Oberflächenparthien zu unterscheiden: 1) die freie, vom Periost bedeckte Oberfläche, welche an die umgebenden Weichtheile stösst und an welcher sich auch die Oeffnungen zum Ein- und Austritt der Blutgefässe finden, und 2) die Flächen, mittelst welcher die Knochen an einander stossen, um sich zum Skelet zu verbinden. An letzteren fehlt, wo die Verbindung eine gelenkige ist (siehe unten), die Beinhaut. An ihrer Stelle überzieht eine mässige Knorpellage — Gelenkknorpel, *cartilago articularis* — den Knochenkern, der an dieser Stelle dann auch fast ganz aus spongiöser Masse besteht.

Der Form und Struktur nach unterscheidet man die kurzen Knochen, deren Inneres ganz von spongiöser Masse gebildet ist, von den langen oder Röhrenknochen, welche eine Markröhre besitzen; eine dritte Form sind die platten Knochen (Schädel), an welchen eine äussere und eine innere Tafel aus compakter



**K**nochensubstanz und dazwischen die spongiöse Masse (Diploë) unterschieden wird.

### § 147.

Bezüglich der Entstehung kann man unterscheiden:

**Primäre Knochen**, die von Anfang an nur aus einem einzigen Knochenkern bestehen. **Sekundäre Knochen**, d. h. solche, die aus ursprünglich verschiedenartigen Stücken zusammengeschmolzen sind; bei den Röhrenknochen und den Wirbelkörpern sind dies meist drei Stücke, ein Mittelstück (Diaphyse) und zwei Gelenkstücke (Epiphysen). Die letzteren sind während der Periode des Längewachstums durch je eine Knorpelscheibe mit der Diaphyse verlöthet; mit der Verknöcherung derselben erfährt das Längenwachstum eine vollständige Sistirung oder wenigstens eine erhebliche Verlangsamung. **Tertiäre Knochen** kann man solche nennen, welche aus der Verwachsung von zwei oder mehr gleichwerthigen sekundären hervorgegangen sind; dahin gehört z. B. der Tarsusknochen der Vögel, der Mittelfussknochen der Zweihufer etc. Einen noch höheren, **quaternären Organisationswerth** haben die Wirbel der meisten Thiere, welche durch die Verwachsung eines sekundären Knochens (des Wirbelkörpers) mit drei, ja bisweilen fünf, unter sich nicht gleichen primären Knochen, den zwei Neuralbögen und dem Dornfortsatz oder diesen und den Pleuralbögen, entstanden sind. Eine **quintäre Bedeutung** haben endlich die Knochenstücke, welche, wie das Kreuzbein und die Schädelkapsel mancher Thiere, aus der Verschmelzung mehrerer Wirbel hervorgegangen sind.

### § 148.

Die Verbindung der Knochen zum Knochensystem oder Skelet geschieht in mannigfacher Weise.

1) Durch Naht (Sutura). Hierbei stossen die Knochen mit ausgezackten Rändern so aneinander, dass die Zacken des einen in die entsprechenden Vertiefungen des andern passen. Die schmalen Fugen sind mit einer weichen, fasrigen Masse ausgefüllt, welche sich mit den beiderseitigen Knochen in organischer Verbindung befindet. Diese Art Knochenverbindung gestattet keine Bewegung und findet sich besonders an den Schädelknochen.

2) Durch Einkeilung (Gomphosis); das eine Knochenstück steckt unbeweglich in einem Loch des zweiten, wie ein Pflock im Boden. Diese Art findet sich nur an den Zähnen.

3) Durch Fugen (Symphysis) oder Halbgelenke. Hierbei werden die einander zugewendeten Knochen durch einen dicken

**Zwischengelenksknorpel**, welcher an beiden Seiten dem Knochen aufgewachsen ist, verbunden; meist ist der Zwischengelenksknorpel ringförmig, so dass eine Art Gelenkhöhle vorhanden ist. Die Bewegung ist sehr beschränkt.

4) Durch ein Gelenk (*Articulatio*). Hierbei stossen die beiden Knochen mittelst überknorpelter, mehr oder weniger genau aufeinander passender, glatt polirter Flächen zusammen, welche je nach ihrer Form eine Bewegung bald nur in einer Richtung (einaxiges Gelenk, Charniergelenk, *Ginglymus*), bald in zwei Richtungen (zweiaxiges oder Sattelgelenk), bald in allen Richtungen (mehraxiges oder Freigelenk, *Arthrodia*, bei sehr tiefer Pfanne, Nussgelenk) gestatten.

Festgehalten werden die Knochenenden in ihrer Lage

a) durch die bindegewebig-sehnige Gelenkkapsel, welche als eine Brücke zwischen den Beinhäuten der beiden Knochen angesehen werden muss. Sie trägt an ihrer Oberfläche die, eine *Serosa* vorstellende, *Synovialmembran* mit einschichtigem Epithel und umschliesst mit den Knochenenden einen spaltförmigen Hohlraum, die Gelenkhöhle, welche mit einer geringen Menge einer klebrigen, gelblichen Flüssigkeit, der Gelenkschmiere (*Synovia*), erfüllt ist;

b) durch die Gelenkbänder, welche meist von sehniger Beschaffenheit sind; von diesen unterscheidet man äussere, der Gelenkkapsel aufliegende, nur lokale Verdickungen derselben darstellende, und innere, welche als eine Brücke zwischen den Längsaxen der beiden Knochen frei durch die Gelenkhöhle hindurchziehen;

c) bei manchen Gelenken findet sich zwischen den einander zugewendeten Knochenenden eine elastische, faserknorpelige Scheibe, der Zwischengelenksknorpel (*Cartilago interarticularis s. Meniscus*). Er ist entweder eine vollkommene Scheibe, so dass die Gelenkhöhle in zwei vollkommen geschiedene Räume zerfällt, oder in der Mitte durchbohrt. Ferner ist er entweder nur mit seinem peripherischen Rand der Innenfläche der Gelenkkapsel aufgewachsen, ohne mit dem Knochen selbst verlöthet zu sein, in diesem Falle nennt man ihn einen freien Meniscus; oder er ist in grösserer oder geringerer Ausdehnung mittelst seiner Fläche auf die Knochen aufgeheftet, dann wird er Zwischen-gelenksbandscheibe (*Annulus fibrosus*) genannt. Da im letzteren Fall die Bewegung der Knochen gegeneinander eine sehr beschränkte ist, so entstehen auf diese Weise die sub 3 erwähnten Halbelenke oder Symphysen.

## § 149.

Das Knochensystem oder Skelet unterscheidet sich wesentlich dadurch von allen andern Systemen, dass dasselbe nicht alle Schichten des Körpers durchsetzt, sondern nur eine einzige, die Muscularis des Hautmuskelschlauchs, in deren Spalträumen es entsteht. Wie die Muscularis selbst aus zwei wesentlich verschiedenen Schichten, der Längsmuscularis und der Ringmuscularis, besteht, so haben wir auch am Skelet zwei wesentlich verschiedene Theile zu unterscheiden, den der Längsmuscularis angehörigen Theil und den, welcher der Ringmuscularis angehört. Diese beiden Theile finden sich nicht bei allen Thieren gleichzeitig, indem zwar das Skelet der Längsmuscularis immer vorhanden ist, dagegen das der Ringmuscularis häufig fehlt, wie z. B. den Schlangen. Weiter unterscheiden sich diese beiden Theile in folgender Weise:

Wie oben bei dem Abschnitt über die Segmentirung ausgeführt wurde, verhält sich die Längsmuscularis ganz anders als die Ringmuscularis; die erste ist in zahlreiche, hintereinander liegende Längssegmente (Metameren) zerspalten, während die Ringmuscularis in der Längsaxe des Körpers nur in zwei Muskelringe, den Schulter- und Beckenring, gespalten ist. Demgemäss besteht das Knochengerüste der Längsmuscularis aus einer grossen Zahl einander homologer Theile, den unten zu schildernden Wirbelsystemen, deren jede Metamerenschnittlinie eins beherbergt. Alle diese Wirbelsysteme sind in einer Reihe aneinandergesetzt. Das Knochengerüste der Ringmuscularis besteht dagegen nur aus zwei einander homologen Theilen, dem Schulter- und Beckengürtel, welche in keiner direkten Verbindung miteinander stehen, sondern entweder nur indirekt, und zwar dadurch, dass jeder dieser Knochenringe mit gewissen Theilen des Knochengerüsts der Längsmuscularis sich verbindet, oder gar nicht, wenn die Knochenringe keine Verbindung mit den Wirbelsystemen erhalten. Auch hierin haben wir einen Unterschied gegenüber den andern Systemen, bei denen stets alle Theile in Continuität mit einander stehen.

Wir betrachten im Folgenden zuerst das Knochengerüst der Längsmuscularis, die Kette der Wirbelsysteme, und dann die zwei Knochenringe der Ringmuscularis.

## § 150.

Die Wirbelsysteme der Längsmuscularis bestehen je aus einem Centrum, zwei von ihm ausstrahlenden Bogenpaaren,

sammt Schlussstücken und einigen andern später zu erwähnenden Stücken.

a) Das Centrum der Wirbelsysteme entbehrt in seiner primären Form der Längssegmentirung, ist also für alle hintereinander liegenden Systeme ein einheitlicher, in der Antimerenschnittlinie der Muscularis liegender, gleich dicker, knorpliger Strang, welchen die Embryologen Chorda dorsalis oder Rückensaite nennen. Man betrachte sie auf Fig. 50 und Fig. 56 in der Flächenansicht, auf Fig. 55, l. und Fig. 77, l. im Querschnitt; sie stellt genau die Längsaxe des Körpers vor und endigt vorn und hinten mit einer kleinen knopfförmigen Anschwellung.

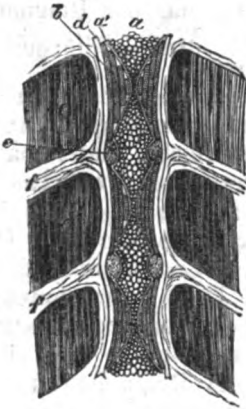


Fig. 83. Längsschnittansicht einer Fisch-Wirbelkörpersäule (schematisch). a. Chorda dorsalis, a', deren innere Scheide, b. die Durchschnitte der den Wirbelkörper bildenden Knochenringe, c. der Annulus fibrosus des Wirbelkörpergelenkes, d. die Beinhaut, e. die Myocommata der Längsmuscularis, f. die zwischen ihnen liegenden Inscriptioes conjunctivae.

Zu diesem primären, ungegliederten Centrum, welches nur bei dem niedersten Wirbelthiere (Amphioxus) zeitlebens der alleinige Repräsentant des Skeletcentrums bleibt, tritt bei den höheren Thieren sehr bald, in Folge eines neuen Aktes der concentrischen Schichtung, die Kette der sekundären Centren, der sogenannten Wirbelkörper. In ihrer primären Gestalt repräsentiren sie Knorpel oder Knochenringe (Fig. 83, b.) welche die Chorda umfassen, und zwar entspricht jeder Ring einer Metamere der Muscularis. Getrennt, bezüglich verbunden sind diese einzelnen Ringe durch eine der Metamerenspalte entsprechende, ringförmige Cartilago interarticularis (Annulus fibrosus), Fig. 83, c; producirt werden beiderlei Gebilde durch die nachher zur Beinhaut (beziehungsweise Knorpelhaut) werdende äussere Scheide der Chorda (d). Anfänglich sind die Ringe, die in der Mitte etwas eingeschnürt sind, von durchaus gleicher Wandstärke, meist aber ändert sich dieser Zustand in der durch

Fig. 83 veranschaulichten Weise. Dem primären Ring wird von Seiten der Beinhaut (d) eine neue Schicht aufgelagert, welche, um dem mittlerweile eingetretenen Längswachsthum gerecht zu

werden, nach vorn und hinten den Rand des ersten Ringes überragt. Indem sich dies fort und fort wiederholt, bekommt der Ring auf dem Längsschnitt die aus b ersichtliche Sanduhrform; in seiner Mitte am dicksten und nach vorn und hinten an Wandstärke abnehmend, besetzt er in seinem Innern für die Aufnahme der Chorda (a) zwei trichterförmige, mit den Spitzen verbundene Hohlräume (biconcaver Wirbel) und die Chorda selbst zeigt jetzt natürlich eine knotige Beschaffenheit, indem jedem Metameren-Zwischenraum je ein Knoten entspricht. In diesem Zustand, der bei den meisten Fischen und auch noch bei manchen Amphibien zeitlebens andauert, besteht somit das Centrum der Wirbelsysteme aus zwei Theilen; dem primären Centrum der knotig gewordenen Chorda dorsalis (a) und der Kette der sekundären, an ihr wie eine Perlschnur aufgereihten, ringförmigen Wirbelkörper, zwischen deren jedem ein Annulus fibrosus ein Halbgelenk herstellt. Dieser gegliederte Stab wird die Wirbelkörpersäule genannt.

Der weitere Organisationsfortschritt derselben besteht darin, dass das primäre Centrum (die Chorda) allmählig verschwindet, der Wirbelkörper solid wird und im Bereich des Annulus fibrosus sich um den dort am längsten verharrenden Rest der Chorda eine bindegewebige Belegmasse bildet, die nach Resorption der Chorda ein die Centra der beiden Wirbelkörper mit einander verbindendes inneres Gelenkband darstellt. Der ringförmige Zwischengelenksknorpel ist entweder ein freier Meniscus, z. B. in der Halswirbelsäule der Vögel, und dann ist das Ligamentum interarticulare ein straffes, sehniges Band; oder er ist ein festgewachsener Annulus fibrosus (wie allgemein bei den Säugern), und dann ist das Ligamentum interarticulare eine sulzig weiche, die Gelenkhöhle erfüllende Masse, die von den Anatomen Nucleus pulposus genannt wird. Auf dieser Entwicklungsstufe ist der Wirbelkörper nicht mehr biconcav, sondern seine capitale Gelenkfläche ist concav, die entgegengesetzte convex, oder, wie namentlich bei vielen Reptilien, umgekehrt. Auf dieser Entwicklungsstufe steht die Wirbelkörpersäule bei den meisten Mitgliedern der drei höheren Wirbelthierklassen.

### § 151.

b) Die peripherischen Theile der Wirbelsysteme haben in doppelter Beziehung eine andere Lage zu den Bestandtheilen der Muscularis, als die Wirbelkörper; einmal liegen sie nicht in der Antimerenschnittlinie, sondern in der Metamerenschnittlinie (Fig. 83, f); dann gehören sie, wie daraus mit

Nothwendigkeit folgt, nicht wie die Wirbelkörper dem Bereich eines Myocommas an, sondern dem Zwischenraume zwischen zweien derselben; sie stossen also auf die Wirbelkörpersäule nicht an der Stelle, wo ein Wirbelkörper liegt, sondern treffen die Stelle eines Zwischengelenkknorpels.

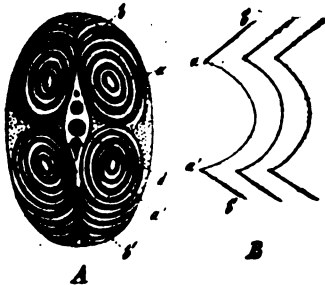


Fig. 84. A. Querschnitt durch einen Fischschwanz (nach F. Müller). B. Das Wirbelsystem, a. u. b. die oberen, a' b', die unteren Parameren der Myocommata, B. Seitenansicht vom Verlauf der Inscriptiones conjunctivae zwischen den Myocommata, welche erklärt, warum auf dem Querschnitt A mehrere Myocommata und deren Interscriptiones zu sehen sind, und zwar zwiebelschalig in einander geschachtelt.

Zum Verständniss der peripheren Theile ist es nöthig, das Verhalten der Muscularis der Wirbelthiere, welches von dem aller anderen Thiere abweicht, sich zu vergegenwärtigen. Während bei den wirbellosen Thieren der Querschnitt der Muscularis einen einfachen Kreis um einen einzigen Hohlraum, das Perigastrium, bildet, beschreibt die Muscularis der Wirbelthiere zwei Kreise, den einen um das Perigastrium, den andern um die Gehirn- und Rückenmarkshöhle. Am deutlichsten wird dieses Verhalten im Bereich des Schwanzes (siehe Fig. 84), weil hier die beiden Hohlräume, mithin auch die beiden Kreise der Muscularis, gleich gross sind, während im Bereich des Rumpfes das Ueberwiegen des Perigastriums über die Rückenmarkshöhle (siehe oben Fig. 53), das Verhalten minder deutlich erscheinen lässt.

Das Centrum des Skelets, die Wirbelkörpersäule, liegt nun im Knotenpunkt der beiden sich berührenden Kreise und so finden sich auch zwei knöcherne (bezüglich knorpelige) Bogenpaare, ein dorsales, zur Umfassung der Rückenmarkshöhle (Neuralbogen nach Owen), und ein ventrales, zur Umfassung des Perigastriums (Hämalbogen nach Owen). Da wo diese Bögen die Bauch- bezüglich Rückennaht berühren, fügt sich jedem Paare ein unpaares Schlussstück ein, deren oberes Neuralspina oder oberer Dornfortsatz, und deren unteres Hämalspina oder unterer Dornfortsatz genannt wird.

Ein weiterer Bestandtheil des Wirbelsystems sind die in Fig. 85, d angegebenen seitlichen Stücke, welche der Trennungslinie beider Muskelkreise entsprechen und Querfortsätze (Processus transversi) heissen.

Dieses Schema des Wirbelsystems gilt jedoch nicht für die ganze Erstreckung des Körpers, sondern nur für den Schwanz; am Rumpf, wo das Perigastrium zur Aufnahme des Darmkanals und seiner Anhänger einen beträchtlichen Durchmesser verlangt, treten an die Stelle der Hämalbögen, die hiezu nicht ausreichen, neue, allerdings ähnliche Elemente, die Pleuralbögen oder Rippenbögen. Dass wir die letzteren nicht als Modificationen der Hämalbögen betrachten dürfen, sondern als neue Elemente aufzufassen haben, geht daraus hervor, dass in einzelnen Fällen ein Wirbelsystem beiderlei untere Bogenpaare besitzt.

Die Pleuralbögen bestehen in primärer Form nur aus einem Knochenpaar, den Rippen (costae), welche mit den betreffenden Querfortsätzen in Verbindung stehen. In sekundärer Form tritt am centralen Ende der Rippe noch ein dem Wirbelkörper direkt sich anlegender Fortsatz, das Rippenköpfchen sammt Hals (siehe Fig. 85, f), auf und am peripherischen (ventralen) Ende gesellt sich zu der Rippe ein besonderes, beweglich mit ihr verbundenes Knochen- oder gewöhnlicher Knorpelstück, welches Rippenknorpel oder Sternocostalstück ( $g'$   $g''$   $g'''$ ) genannt wird. In diesem Fall findet sich immer, aber nicht an allen Rippenbögen, noch ein in der Bauchnaht liegendes, die Bögen zum Abschluss bringendes, meist paariges Skeletelement (Fig. 85, h), welches zu den Pleuralbögen eine ähnliche Schaltstellung einnimmt, wie die Wirbelkörper, indem es dem Bereich eines Myocommas angehört, und so von den intermyocommalen Rippenbögen nicht direkt, sondern an seiner Nahtverbindung getroffen wird. Dieses Element des Wirbelsystems nennen wir Bruststück oder Sternalstück. Herkömmlich bezeichnet man die Rippenbögen, deren Sternocostalstücke, wie  $g'$  und  $g''$ , das Bruststück erreichen, als

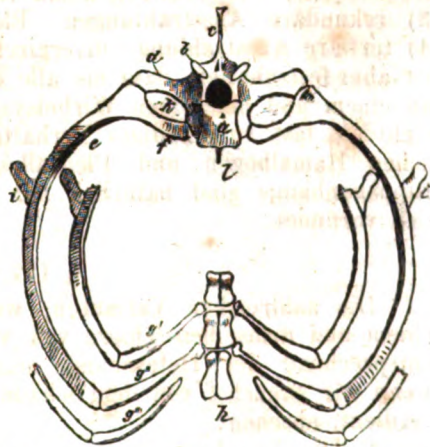


Fig. 85. Brustwirbelsystem (schematisch). a. Wirbelkörper, b. Neuralbogen, c. Neuralspina, d. Querfortsatz, e. Rippe, f. deren Hals,  $g'$ — $g'''$ . Rippenknorpel, h. Sternalstücke, i. Processus uncinati, k. Foramen vertebrale.

genannt wird. In diesem Fall findet sich immer, aber nicht an allen Rippenbögen, noch ein in der Bauchnaht liegendes, die Bögen zum Abschluss bringendes, meist paariges Skeletelement (Fig. 85, h), welches zu den Pleuralbögen eine ähnliche Schaltstellung einnimmt, wie die Wirbelkörper, indem es dem Bereich eines Myocommas angehört, und so von den intermyocommalen Rippenbögen nicht direkt, sondern an seiner Nahtverbindung getroffen wird. Dieses Element des Wirbelsystems nennen wir Bruststück oder Sternalstück. Herkömmlich bezeichnet man die Rippenbögen, deren Sternocostalstücke, wie  $g'$  und  $g''$ , das Bruststück erreichen, als

wahre Rippen die, welche es, wie g<sup>'''</sup>, nicht erreichen, als falsche Rippen.

Ein letztes, jedoch nur beschränkt vorkommendes Element eines Wirbelsystems ist der dem Hinterrand der Rippen schief aufgesetzte divergirende Anhang (i), der an den Brustrippen der Vögel (so wie ihn die Figur angiebt) als Hackenfortsatz (processus uncinatus) figurirt.

Rekapituliren wir, so besteht ein vollständiges Wirbelsystem aus folgenden Stücken: 1) Centrum, Wirbelkörper; 2) primäre peripherische Ausstrahlungen, a) Neuralbogen mit Neuralspina, b) Hämalbogen mit Hämalspina, c) Querfortsätze; 3) sekundäre Ausstrahlungen, Pleuralbogen mit Bruststück; 4) tertiäre Ausstrahlung, divergirende Rippenanhänge. Hierbei ist aber festzuhalten, dass nie alle diese Bestandtheile zusammen an einem und demselben Wirbelsystem sich vorfinden. Es besteht ein fast vollständiges Verhältniss der Ausschliessung zwischen Hämalbögen und Pleuralbögen und die divergirenden Rippenanhänge sind natürlich nur vorhanden, wo Pleuralbögen sich vorfinden.

#### § 152.

Die zahlreichen Varianten, welche die Wirbelsysteme an einem und demselben Thiere von vorn nach hinten aufweisen, entsprechend der Heteronomie seiner Segmentirung, bestehen, wenn wir zunächst von dem Schädel, der besondere Besprechung verdient, absehen:

1) In der Variation der die Systeme bildenden Elemente; so fehlen im Bereich des Schwanzes die Pleuralbögen, dafür sind die Hämalbögen entwickelt; am übrigen Rumpf ist das Umgekehrte der Fall, mit der Ausnahme, dass öfter einige Hals- und Brustwirbel wenigstens untere Dornfortsätze tragen. Weiter werden gegen das Schwanzende hin die Wirbelsysteme allmählig unvollkommen; zuerst verschwinden die Hämalbögen, später auch die Neuralbögen, so dass die letzten Schwanzwirbelsysteme nur noch aus dem Wirbelkörper bestehen.

2) In der wechselnden Verwachsung der primären Wirbelsystem-Elemente zu sekundären und tertiären Knochen. Eine sehr allgemeine Verwachsung ist die des Körpers, der Neuralbögen und Neuralspina zu einem einzigen sekundären Knochenstück, dem sogenannten Wirbelknochen. Im Bereich der Brust bleibt es bei dieser Verwachsung; die daselbst vorkommenden Pleuralbögen sind fast immer gelenkig mit den Wirbeln verbunden, und zwar bestehen zwei Verbindungen; ein



Gelenk zwischen dem Querfortsatz (Fig. 85, d) und dem Winkel der Rippe, und ein zweites zwischen dem Fortsatz f der Rippe und der Naht zwischen dem betreffenden Wirbelkörper und dem nächstvorhergehenden. Im Bereiche der Hals-, Lenden- und Beckenwirbelsäule verwachsen auch die (in diesem Falle jedoch verkümmerten) Pleuralbögen mit dem Wirbel. Halswirbel und Lendenwirbel unterscheiden sich aber in folgender Weise: Die verkümmerte Halsrippe besitzt an ihrem centralen Ende den mit dem Köpfchen endenden Fortsatz (f) gerade so wie die Brustrippe, trifft also auch mit zwei Punkten den Wirbel; mit dem Köpfchen den Körper, mit dem Winkel den Querfortsatz, so dass zwischen Wirbel und Rippe ein eiförmiges Loch (k) gebildet wird. Dieses Loch wird an den Halswirbeln Foramen transversarium genannt und daran sind die Halswirbel leicht von allen übrigen zu unterscheiden. Bei den Lendenwirbeln mangelt der Rippe der Fortsatz f; sie berührt also den Wirbel nur am Querfortsatz, mit welchem sie verwächst und so mangelt den Lendenwirbeln das Foramen transversarium. An den Kreuzbeinwirbeln ist das Verhältniss wie bei den Lendenwirbeln, nur dass die mit ihnen verwachsene Rippe sehr kurz, breit und dick ist. Einen eigenthümlichen Verwachsungsmodus zeigen erster und zweiter Halswirbel bei den zwei höheren Wirbelthierklassen wie auch bei einigen Reptilien. Es verwächst nämlich der dem ersten Halswirbel zugehörige erste Wirbelkörper mit dem Körper des zweiten Halswirbels, einen zahnartigen Fortsatz (Dens oder Processus odontoideus) an der Capitalfläche des letzteren bildend. Der erste Halswirbel vervollständigt sich nach unten, theils durch stärkeres Wachsthum der Neuralbögen, theils dadurch, dass eine Hämalspina die Lücke ausfüllt. Der erste Halswirbel, Träger oder Atlas genannt, dreht sich jetzt um den Zahnfortsatz des zweiten, den man Dreher, oder Epistropheus nennt.

3) Auf einer ungleichen Entwicklung der einzelnen Theile des Wirbelsystems. Nach dem später zu erörternden Wachsthumsgesetz der Knochen sind diejenigen Systeme und Systemtheile am meisten entwickelt, denen die grösste mechanische Arbeit aufgebürdet ist. So finden wir ausserordentliche Differenzen unter den Wirbelsystemen eines und desselben Thieres und es kann an einem und demselben System das eine, am andern das andere Stück stärker entwickelt, oder gegen-theilig verkümmert sein. Unter die belangreichsten Differenzen dieser Art gehört die so sehr wechselnde Entwicklung der Pleuralbögen. Sie sind im Bereich der Brust voll entwickelt,

im Bereich des Halses, der Lende und des Beckens so verkümmert, dass nur ihr centrales Ende noch vorhanden und, wie oben geschildert, dann mit dem Wirbel verschmolzen ist.

### § 153.

Weitere Varianten ergeben sich durch die verschiedene Verbindungsweise der Wirbelsysteme untereinander.

Die primäre Verbindungsweise ist die gelenkige Verbindung, und zwar haben wir deren folgende:

a) Die Verbindung zwischen den aneinandergrenzenden Wirbelkörpern, Wirbelkörpergelenk (gewöhnlich ein Halbgelenk); dies ist die konstanteste aller Verbindungen.

b) Ein Paar von Gelenken zwischen den Neuralbögen, indem gewöhnlich der vordere Neuralbogen mit einem Gelenkfortsatz sich über die Dorsalfläche des nächstfolgenden Neuralbogens hinschiebt (selten ist es umgekehrt); wo die Knochenstücke sich berühren, befinden sich überknorpelte Gelenkflächen. Häufig, namentlich im Bereich des Schwanzes und bei manchen Thieren (Cetaceen) auch weiter vorn, mangelt dieses Gelenk. Indem zwischen diesen beiderlei Gelenkungspunkten die Neuralbögen sich von einander entfernen, entsteht jederseits zwischen ihnen und dem Wirbelkörpergelenk ein in den Rückenmarkskanal führendes Loch, das Zwischenwirbelloch (Foramen intervertebrale), durch welches die Rückenmarksnerven heraustreten.

c) Wo vollständig entwickelte Pleuralbögen vorhanden sind, kommt eine dritte Verbindung, nämlich die der Sternalstücke zu Stande; dieselbe ist viel häufiger eine vollständige Verwachsung oder unbewegliche Suture, als ein Gelenk, welches dann immer ein, sehr geringe Bewegung gestattendes, Halbgelenk bleibt.

Dieses Verhalten ändert sich (abgesehen von dem Schädel) in vielen Fällen dahin, dass einzelne Wirbelsysteme mit einander knöchern verwachsen.

Einer der häufigsten Fälle trifft bei allen mit entwickelten Hintergliedmaassen versehenen Thieren zu, indem diejenigen Wirbelsysteme, mit denen sich der knöcherne Beckengürtel in Verbindung setzt, miteinander zu dem sogenannten Kreuzbein (os sacrum) verwachsen; bei den Reptilien treten nur zwei zusammen, bei den Säugethieren meist drei bis vier, selten bis neun, bei den Vögeln ist die Zahl viel grösser und geht bei den Straussen bis zu zwanzig. Seltener Verwachsungen sind: Die der Schwanzwirbelsäule in einen einzigen Knochen, bei den Fröschen und Kröten; die der Halswirbelsäule in ein Stück, bei

den Walthieren; endlich kommen bei manchen Vögeln, besonders den hühnerartigen, partielle Verwachsungen der Rückenwirbel und zwar entweder total an allen Berührungspunkten, oder blos mittelst der Dornfortsätze vor.

Wo vollständige Pleuralbögen vorhanden sind, wie bei Vögeln, Säugern und manchen Reptilien, kommt es auch an der Bauchseite zu Verwachsungen, und zwar seitens der Sternalstücke zu einem tertiären Knochen, dem Brustbein (sternum). Bei den Säugethieren ist die Verwachsung selten und tritt auch dann ziemlich spät ein, bei den Vögeln ist sie ganz allgemein und stellt das Brustbein einen grossen, breiten, die Brust deckenden Knochen vor, der längs seiner Mittellinie bei allen fliegenden Vögeln einen stark vorspringenden Knochenkamm (crista sterni) zum Ansatz der Flügelmuskeln besitzt.

#### § 154.

Wie der knöchernen Wirbelsäule die knorplige Chorda dorsalis entwicklungsgeschichtlich vorangeht, so dem knöchernen Schädel der knorplige Primordial- oder Urschädel, eine nicht-segmentirte Kapsel zur Aufnahme des Gehirns, die entweder ganz knorplig, oder, wo das Gehirn voluminöser ist, nur an der Basis knorplig, am Dach häutig ist. Beim Embryo anfangs und bei den meisten Knorpelfischen bleibend, ist diese Kapsel das einzige. Bei den Knochenfischen tritt zu dem knorpligen unsegmentirten Primodialschädel der knöcherne segmentirte Schädel als äussere Umhüllung auf, so dass beide zugleich vorhanden sind. Bei den Luftwirbelthieren wird der Primodialschädel im Laufe der Entwicklungsgeschichte von dem sekundären Knochenschädel vollkommen verdrängt.

Der knöcherne Schädel (cranium) (siehe Fig. 86) ist ein Complex von vier mit einander verschmolzenen Wirbelsystemen und einigen zwischen sie eingeschalteten, um die drei höheren Sinnesorgane sich bildenden Knochenstücken. Die vier Wirbelsysteme sind von hinten nach vorn: IV. Hinterhauptwirbel (Occipitalwirbel), III. Scheitelwirbel (Parietalwirbel), II. Stirnwirbel (Frontalwirbel) und I. Nasenwirbel (Nasalwirbel). Von diesen vier Wirbeln ist der erstgenannte den Rumpfwirbeln noch am ähnlichsten, während der letzte sich so weit von dem Urtypus entfernt, dass die meisten Anatomen seine Wirbelnatur übersehen haben. Wie wir bei den Rumpfwirbelsystemen meist eine innigere Beziehung zwischen den Centra und den Neuralbögen sehen, als zwischen den ersteren und den Pleural- oder Hämälbögen, so ist es auch



Fig. 86. Schädel eines Säugethieres von oben.  
 I. Nasenbeine, II. Stirnbeine, III. Scheitelbeine,  
 IV. Hinterhauptbein, 1. Zwischenkiefer. 3. Ober-  
 kiefer, 3' Jochbein, t. Thränenbein.

einem einzigen Gelenkkopf des Schädels gebildetes Nussgelenk. Von Oeffnungen am Schädel ist zuerst zu erwähnen das Hinterhauptsluch, durch welches die Schädelhöhle mit dem Rückenmarkskanal sich verbindet; die andere Gruppe von Oeffnungen sind die an der Basis des Schädels liegenden, zum Theil den Foramina intervertebralia homologen Austrittslöcher der Hirnnerven.

Die drei hinteren Schädelwirbel unterscheiden sich von

beim Schädel; man unterscheidet deshalb an demselben den von den Wirbelkörpern, Neuralbögen und oberen Dornfortsätzen gebildeten, zur Aufnahme des Gehirns bestimmten Gehirnschädel von dem aus den Pleuralbögen zusammengesetzten Gesichtsschädel. Wir betrachten zunächst den ersteren.

Der Gehirnschädel bildet eine mehr oder weniger geräumige Knochenkapsel, welche von mehreren Oeffnungen durchbohrt und mit der Wirbelsäule entweder durch ein Halbgelenk (Fische), oder durch ein Freigelenk (Reptilien, Vögel und Säuger) verbunden ist. Das Gelenk (Hinterhauptsgelenk) ist entweder (Säugethiere und Amphibien) ein einaxiges, von zwei Gelenkköpfen des Schädels gebildetes Gelenk, oder (Vögel und Reptilien) ein mehraxiges, von

den Rampfwirbeln durch die grosse Weite ihrer Neuralbögen, durch welche die Schädelhöhle umgrenzt wird. Die Körper haben ihre cylindrische Gestalt verloren, sind abgeplattet, unregelmässig und bei höheren Thieren fast immer zu einem einzigen Knochenstück, dem sogenannten Keilbein, oder Grundbein (*os basilare*) verwachsen. Der Körper des Hinterhauptswirbels betheiligte sich entweder bei der Bildung des Hinterhauptgelenkes (Reptilien und Vögel), oder dasselbe wird nur von den Neuralbögen gebildet (Säuger, Amphibien). Die Neuralbögen (*partes condyloideae*) des Hinterhauptswirbels sind gewöhnlich mit dem Körper und der umfänglichen flachen Neuralspina zu einem Stück, dem Hinterhauptbein (Fig. 86, IV), verschmolzen und mit dem Scheitelwirbel besteht entweder Nahtverbindung, oder knöcherner Verwachsung.

Der Scheitelwirbel unterscheidet sich von dem Hinterhauptswirbel durch die grössere Weite seines Bogens sowie dadurch, dass der Neuralbogen jederseits aus zwei Knochen besteht, dem an den Körper sich anschliessenden Schläfenbeinpaar (*os temporale*) und dem das Scheiteldach bildenden Paar der Seitenwandbeine (*os parietale*); die Neuralspina fehlt in manchen Fällen, oder sie ist in Form eines kleinen Schaltknochens dem Vorderrande der Seitenwandbeine angefügt, hier mit den letzteren verwachsend, wenn auch diese unter einander verwachsen sind.

Der Stirn wirbel besitzt als Bogen nur ein einziges Knochenpaar, die Stirnbeine (Fig. 86, II), die Neuralspina mangelt wohl immer. Jene umschliessen in Verbindung mit dem Körper des Stirnwirbels ein dem Hinterhauptloch entsprechendes Vorderhauptloch, welches durch das bei den Sinnesorganen zu besprechende siebförmig durchbrochene Knochenblatt (*Lamina cribrosa* des Riechbeins) gegen die nach vorn anstossende Nasenhöhle abgeschlossen wird.

Der vierte Schädelwirbel, Nasenwirbel, der letzte des ganzen Skelets nach vorn, zeigt eine ähnliche Verkümmern und Umbildung, wie es am entgegengesetzten Ende des Skelets am Schwanz, z. B. am letzten Schwanzwirbel der Vögel, vorkommt. Sein Körper ist nämlich in eine schmale, hohe Platte, die Nasenscheidewand der Anatomen, umgewandelt. Dieselbe stellt sich senkrecht vor das Vorderhauptloch, dasselbe in eine rechte und linke Hälfte scheidend und mit einem zugeschärften Rande in das Innere der Schädelhöhle vorspringend. Der hintere Theil ist gewöhnlich knöchern, der vordere bleibt knorpelig. Das Abnormste am Nasenwirbel ist die Stellung seiner Neuralbögen, die aber das Auffallende verliert, wenn wir uns

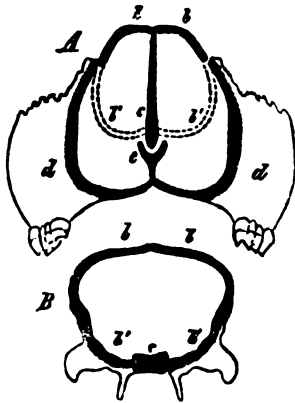


Fig. 87. Schematischer Querschnitt durch A. den Nasenwirbel, B. den Scheitelwirbel, c. die Körper des Wirbel, b. die obere, b' die untere Stücke des Neuralbogens, d. die Oberkiefer, e. Pflug-scharbein.

beistehende Figur 87 besehen. B zeigt uns das Schema eines gewöhnlichen Schädelwirbels, c den Körper, daran die aus zwei Knochenpaaren bestehenden Bögen, (b die Scheitelbeine, b' die Schläfenbeine). Bei dem Nasenwirbel A hat sich der Körper c zu einer so hohen, senkrechten Platte entwickelt, dass ihr oberer Rand die Bögen da trifft, wo sie sich in der Scheitellaht a vereinigen; von den Bögen ist nur je das Dachstück (b) erhalten, während die Seitentheile der Bögen (b') fehlen. Wir können uns entweder denken, dass sie wirklich nicht zur Entwicklung gekommen, oder mit den nach aussen anliegenden Oberkiefern (d) verschmolzen sind. Diese Dachstücke sind die Nasenbeine (ossa nasalia). Dass diese Deutung die richtige ist, wird namentlich auch daraus ersichtlich, dass die Nasenbeine offenbar die Homologa der Stirnbeine sind, mit denen sie sich auch

verbinden, und dass der Riechtheil der Nasenhöhle eine Fortsetzung der Schädelhöhle ist.

Die Schädelkapsel wird dadurch vervollständigt, dass sich

1) zwischen Occipitalwirbel und Scheitelwirbel (siehe unten Fig. 88 n) die knöcherne Gehörkapsel einschiebt, die von ihrer grossen Härte den Namen Felsenbein erhalten hat;

2) enthält der vom Nasenwirbel (unter Zuhülfenahme der Oberkieferknochen) umschlossene, durch die Nasenscheidewand in zwei Hälften geschiedene Raum die aus sehr zarten Knochenblättchen bestehenden Umhüllungen des Geruchsorgans. Man unterscheidet an ihnen die quer stehende Stelle, welche die beiden Vorderhauptlöcher schliesst, als Siebbein, und die zarten, gerollten und oft wieder dichotomisch getheilten Nasenmuscheln, die der Innenwand des Oberkieferknochens, seltener theilweise der Nasenscheidewand angewachsen sind (siehe später bei den Sinnesorganen).

## § 155.

Der Gesichtsschädel besteht aus den zu den Schädelwirbeln gehörigen unteren Bogenpaaren, von denen wir drei als Pleuralbögen, einen als Hämalbogen auffassen können. Bei der Schilderung desselben muss an das pag. 76 über die Kiemenbögen Gesagte angeknüpft werden. Von den daselbst geschilderten Kiemenbögen kommen bei der Bildung des Gesichtsschädels nur die drei ersten in Betracht, die übrigen gehören dem Halstheil des Rumpfes an und ihre Betheiligung am Knochen-system soll im nächsten Paragraphen besprochen werden. Wir beginnen mit dem

a) Paukenunterkieferbogen (Fig. 88, 4), demjenigen Pleuralbogen, welcher der Fuge zwischen Hinterhaupts- und Scheitelwirbel entspricht. Er ist bei allen Wirbelthieren mit knöchernem Skelet durch ein Paar rippenähnlicher Knorpelbögen (Meckel'scher Knorpel) vorgebildet. Um diesen, bei den Fischen zeitlich bestehenden, bei den höheren Wirblern (zum Theil) verschwindenden Knorpel bilden sich jederseits zwei oder drei Knochen; das dem Schädel näher liegende Stück wird Paukenbein (os tympanicum), von seiner Gestalt bei den Vögeln auch Quadratbein (os quadratum) (Fig. 88, 4' 4'') genannt, das

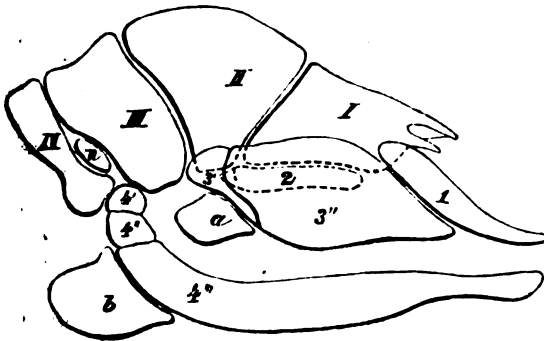


Fig. 88. Schema des Schädels der Wirbelthiere. I. Nasenwirbel, II. Stirnwirbel, III. Scheitelwirbel, IV. Stirnwirbel, n. Felsenbein, 1. Zwischenkieferbogen, 2. Pflugschaar, 3. Gaumen-Oberkieferbogen, 3'. Gaumenbein, 3''. Oberkieferbein, 4. Paukenunterkieferbogen, 4'. Quadratbein, 4''. Quadratojugale, 4'''. Zahnstück, a und b. divergierende Anhängel und zwar a. Flügelbein, (os pterygoideum), b. Kiemendeckel.

andere (4''), entferntere bildet den Unterkieferknochen (maxilla inferior s. mandibula) und zwar, da, wie wir sehen werden, der Unterkieferknochen nicht bei allen Thieren gleichen Organisationswerth hat, dessen Zahnstück. Bei den Fischen sind nun alle diese Knochen durch ein Halbgelenk oder Sutura miteinander und in ihrer Gesammtheit gelenkig mit dem Schädel verbunden. Das Quadratbein selbst ist häufig noch einmal oder zweimal gegliedert; im ersten Fall nennt man das dem Schädel anstossende Stück *os quadratum* s. str., das an den Unterkiefer stossende *os quadrato-jugale*, das im zweiten Fall hinzukommende mittlere das Schaltstück. Bei den Vögeln, Schlangen und Eidechsen ist das Quadratbein gelenkig mit dem Schädel und gelenkig mit dem Unterkiefer verbunden. Bei den Säugern, Schildkröten und Crokodilen ist dagegen das Quadratbein der Schädelkapsel unbeweglich aufgelöthet und ein Gelenk besteht nur zwischen ihm und dem Unterkieferbein. Endlich ist zu erwähnen, dass die beiden Unterkieferbeine an ihren vorderen Enden meist durch Naht oder knöchern verwachsen sind, mit Ausnahme der Schlangen, bei denen sie ein sehr dehnbares Band lose vereinigt.

Ein weiterer, den meisten Wirblern, wenn auch öfter in verkümmertem Zustande zukommender Bestandtheil des Paukenunterkieferbogens ist ein Paar divergirender Anhänge (b), welche wir als Homologa der *Processus uncinati* an den Vogelrippen anzusehen haben. Diese divergirenden Anhänge sitzen an der Verbindungsstelle zwischen Paukenbein und Unterkiefer, an deren hinterem Rande, und bestehen, wo sie, wie bei den Knochenfischen, voll entwickelt sind und zeitlebens ihre Selbstständigkeit behaupten, aus mehreren platten, randweise verbundenen Knochenstücken, die in ihrer Gesammtheit Kiemendeckelapparat genannt werden; je nach ihrer Lage unterscheidet man sie als *operculum*, *praeoperculum*, *suboperculum* und *interoperculum*. Bei Reptilien, Vögeln und Säugern ist dieser Kiemendeckelapparat verkümmert und verschmilzt, mehr oder weniger vollständig, früher oder später mit dem Unterkieferknochen, entweder ohne weitere Spuren zu hinterlassen, oder eine winklig vorspringende Knochenplatte bildend, welche als Unterkieferwinkel in den Handbüchern der Anatomie aufgeführt wird.

b) Der Gaumenoberkieferbogen (3) umgrenzt die Mundspalte zum Theil nach vorn und gehört der Spalte zwischen Scheitel und Stirnwirbel an. Er besteht ebenfalls aus zwei Knochenpaaren und einem Paar divergirender Anhänge, wie der



**vorhergehende.** Das dem Kopf näher liegende Knochenpaar (3') sind die beiden Gaumenbeine (*ossa palatina*), das entferntere (3) die beiden Oberkieferbeine (*ossa maxillaria*). Auch dieses Knochenpaar beschreibt zunächst einen Bogen um die embryonale Rachenhöhle, allein an ihrem innern Rande wachsen, wie pag. 78 beschrieben, zwei horizontal sich stellende Platten hervor, die Gaumenplatten, die in der Mittellinie verschmelzen und so den harten Gaumen bilden. An der Spitze bleiben jedoch die beiden Bogen getrennt, um den Zwischenkieferbogen zwischen sich zu fassen; durch diese, übrigens nicht überall in gleicher Ausdehnung erfolgende, Verwachsung werden die Bogen gegeneinander unbeweglich. Meist verwächst dann auch das Gaumenbein unbeweglich mit der Schädelkapsel und der Oberkieferknochen, indem er sich seitlich an den Nasenwirbel anlegt, auch noch mit diesem, nahtweise oder knöchern. Noch fester wird die Verbindung mit der Schädelkapsel durch eine die Augenhöhle unten umziehende Knochenbrücke (Jochbogen), die bei den Fischen eine Kette lose verhängter Knöchelchen ist, allein bei höheren Wirblern öfters dadurch zu einem sehr soliden Gebilde wird, dass sie nur aus einem einzigen Knochen (*os zygomaticum*) (siehe Fig. 86, 3') besteht, welcher sich einerseits mit dem Oberkiefer, andererseits mit einem Jochfortsatz des Stirnbeins und einem solchen des Schläfenbeins, zu einer festen, dreiarmligen Brücke verbindet. Als ein Schaltstück zwischen Oberkieferbein, Stirnbein und Nasenbein ist das um den Thränenkanal herum sich entwickelnde Thränenbein, *os lacrymale* (Fig. 86, t), auf das wir bei den Sinnesorganen noch kurz zurückkommen werden.

Der **divergirende Anfang** des Gaumenoberkieferknochens (Fig. 88, b) ist wieder am stärksten entwickelt bei den Fischen, wo er aus einem, vom Hinterrand des Gaumenbeins entspringenden, grossen platten Knochen besteht, der meist bis zum vordern Rande des *os quadratum* reicht, mit diesem sich nahtweise verbindend. Man nennt ihn Flügelbein (*os pterygoideum*). Bei den Vögeln ist er schlank, stielförmig und seine Verbindungen mit Gaumenbein und Quadratbein sind Freigelenke. Bei den Säugern erreicht er das Quadratbein nicht mehr, sondern endet nach rückwärts frei in der Muskulatur und ist vorn entweder nahtweise oder knöchern mit dem Gaumenbein verbunden. Bei den Schildkröten ist das Flügelbein fest mit Gaumenbein, Quadratbein und Schädelbein verwachsen, bei den Schlangen ist es sehr gross, beweglich und bei manchen mit Zähnen bewaffnet etc.

c) Die Fuge zwischen Stirnwirbel und Nasenwirbel besitzt

keinen Pleuralbogen, sondern statt dessen (nach dem früher erwähnten Gesetz der Ausschliessung) einen Hämalbogen (Fig. 88, 2), der aus einem einzigen, bald paarigen, bald unpaaren Knochen, dem Pflugschaarbein (vomer), besteht. Wie alle Hämalbögen ist er im Querschnitt ein v-förmiger Knochen (Fig. 87, e), der sich nur durch seinen sehr erheblichen Durchmesser von vorn nach hinten auszeichnet. Er schmiegt sich dem untern Rande des gleichfalls sehr in die Länge gestreckten Nasenwirbelkörpers an, eine Rinne zu dessen Aufnahme bildend und eben so nach hinten ein Stück weit an den gleichfalls messerartig endigenden Körper des Stirnwirbels, wodurch er seine, für die Hämalbögen charakteristische intercalare Stellung darthut. Ein weiterer Beleg für die von mir zuerst behauptete Homologie mit einem Hämalbogen ist der Umstand, dass zwischen seinen Schenkeln und dem untern Rande der Nasenscheidewand (beziehungsweise Grundbein) ebenso ein Kanal für eine unpaare Schlagader sich vorfindet, wie die Hämalbogen des Schwanzes mit den Schwanzwirbelkörpern einen Kanal für die unpaare Schwanzschlagader herstellen. Bei den Thieren, bei welchen es nicht zur Bildung eines Gaumens kommt (Fische), liegt der Vomer am Dache der Mundhöhle zu Tage und trägt bei manchen (z. B. den Lachsen und Consorten) Zähne.

d) Den Abschluss des Gesichtsschädels nach vorn bildet ein verkümmertes Pleuralbogenpaar (Fig. 88, 1), welches an der vordersten Spitze des Nasenwirbels sitzt und meist in unbewegliche Verbindung mit den Spitzen des Gaumenoberkieferbogens tritt, so dass es denselben nach vorn hin abschliesst. Die dem Bogen angehörigen Knochen nennt man Zwischenkiefer (*ossa intermaxillaria*); sie tragen bei den Säugethieren die Schneidezähne und bilden die seitliche und untere Einfassung des Naseneinganges. Bei den Fischen sind sie häufig im Verhältniss zu den Oberkiefern stärker entwickelt als bei den Säugern.

#### § 156.

Ueber die Variationen des Schädels bei den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere ist Folgendes zu sagen.

Bei den Fischen bestehen meist beiderlei Schädel neben einander fort, der knorpelige Primordialschädel und der Knochenschädel; am letzteren überwiegt der Gesichtsschädel weitaus den sehr kleinen Gehirnschädel, ferner findet man beim Fischschädel eine Auflösung mehrerer der früher angeführten Knochen in mehrere Stücke. Bei den Reptilien tritt der Primordial-

schädel in den Hintergrund und der knöcherne Schädel hat fester verbundene Knochen, immer ist aber noch der Gehirnschädel im Verhältniss zum Gesichtsschädel sehr klein. Die Knochen des Gesichtsschädels, die bei den Fischen noch sehr locker untereinander und mit dem Gehirnschädel verbunden und deshalb alle bis zu einem gewissen Grade gegeneinander beweglich sind, zeigen dieses Verhalten in ähnlichem Maasse nur noch bei den Schlangen; schon fester ist die Verbindung bei Amphibien, Eidechsen und bei den Krokodilen, endlich ist bloß noch der Unterkiefer beweglich gegen die Gesamtheit des übrigen, fest mit einander, meist nicht mehr bloß nahtweise, sondern knöchern verbundenen Kopfskelets. So ist es auch bei den Säugethieren.

Bei den Vögeln finden sich drei gegeneinander bewegliche Knochengruppen: a) Der Hirnschädel, dessen Nähte meist total verschwinden; b) der Oberschnabel, welcher aus Oberkiefer, Zwischenkiefer, Gaumenbein und Vomer zusammengesetzt wird, ist gegen den Gehirnschädel beweglich, aber nur bei den Papageien durch Vermittlung eines Halbgelenkes; bei den andern dadurch, dass der Oberschnabel mit der Stirne durch schwache, biegsame Knochen verbunden ist; die Verschiebung geschieht dadurch, dass die unter einem Winkel zusammenstossenden Quadratbeine und Flügelbeine, deren Verbindung unter einander und mit dem Schädel eine gelenkige ist, bei Streckung des Winkels den Oberschnabel heben; c) vollkommen frei beweglich ist der Unterkiefer.

Ferner unterscheiden sich die warmblütigen Wirbler (Säuger und Vögel) von den Kaltblütern durch die relative Grösse ihres Hirnschädels gegenüber dem Gesichtsschädel. Hierfür gilt übrigens folgendes Gesetz: Innerhalb einer und derselben engeren Verwandtschaft ist bei den grösseren Arten der Hirnschädel verhältnissmässig kleiner, als bei den kleineren; und ferner: Je intensiver das Wachsthum des Gehirns ist, desto grösser wird der Gehirnschädel im Verhältniss zum Gesichtsschädel. Am grössten ist deshalb der Gehirnschädel einerseits bei den Menschen und andererseits bei den kleinsten Vogelarten, welche die kleinen Säugethierarten in dieser Beziehung deshalb weit übertreffen, weil der Gesichtsschädel der Vögel allgemein viel kleiner ist, als bei den Säugern.

### § 157.

Eine besondere Besprechung verdient noch das Halsskelet. Von den zu einem Wirbelsystem gehörigen Theilen treten Körper,

Neuralbögen, Neuralspina und Pleuralbogenwurzel (wo sie vorhanden, auch die Hämalbögen) zum Aufbau eines Halswirbels zusammen. Die Körper der Pleuralbögen und die Sternalstücke bleiben ausser Zusammenhang mit den übrigen Theilen des Skelets und setzen das zusammen, was einige Forscher Visceralskelet, andere das Kiemenskelet nennen, und zwar deshalb, weil die fraglichen Knochenstücke in den Kiemerbögen des Halses liegen. Eine weitere Eigenthümlichkeit dieses Knochenapparates ist, dass er ganz aus seiner ursprünglichen Lage am Halse gelöst und an die Basis des Schädels hinaufgerückt ist, mit welchem er sich durch Bänder verbindet.

Am entwickeltesten ist das Kiemerbogenskelet bei den wasserathmenden Wirbeln (Fischen und Fischmolchen) (siehe Fig. 89); es besteht dort meist aus sechs Bogenpaaren (fünf vollständigen und einem hinteren sechsten, meist unvollständigen). Die Sternalstücke sind immer unpaar und werden copulae genannt (das vorderste speziell os entoglossum). Die Bögen sind der Länge nach in zwei bis vier Theile gegliedert und artikuliren, wie die

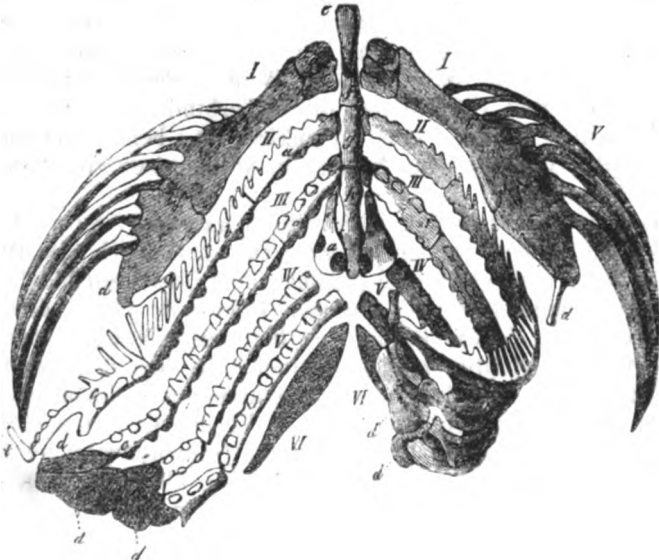


Fig. 89. Halsskelet des Flussbarsches (nach Cuvier). I—IV. Die sechs Bogenpaare, I. Zungenbeinbogen, II—V. Kiemerbögen, VI. untere Schlundkiefer, a b c d. die einzelnen Bogenstücke, die Stücke d der Kiemerbögen sind die, häufig Zähne tragenden, oberen Schlundkiefer, r. die Kiemenstrahlen (radii branchiostegi), e—h. die Sternalstücke, deren erstes als Zungenbein fungirt.

**Pleuralbögen** der Brust, mit den Verbindungsstellen der *Copulae*, verhalten sich also *intercalar* zu ihnen.

Jedes vollständig entwickelte Bogenpaar ist mit einer Vielzahl *divergirender* Anhänge in Form von Knochen oder Knorpelstrahlen versehen, welche dem nach rückwärts gerichteten Aussenrande schief aufgesetzt sind. Die Bogenpaare sind nicht gleichartig entwickelt, das erste Paar (I) wird Zungenbein genannt, es ist das stärkste und beständigste im Vorkommen, seine *divergirenden* Anhänge, die jedoch nur den Fischen zukommen, werden Kiemenstrahlen (*radii branchiostegi*) genannt und sind durch eine zwischen ihnen ausgespannte Hautduplikatur (Kiemenhaut, *membrana branchiostega*) verbunden. Die nachfolgenden Bögen werden Kiemenbögen im engeren Sinne genannt, sie sind von einander getrennt durch die Kiemenspalten, ihre *divergirenden* Anhänge sind knorplig und bilden den festen Kern der Kiemenblättchen. Von ihren vier Gliedern ist das dorsale, an die Schädelbasis anstossende, häufig zu einem unfählichen, mit oft sehr starken oder zahlreichen Zähnen besetzten Knochenstück umgestaltet, welches man oberen Schlundkiefer (*os pharyngeum superius*) nennt. Der hinterste Bogen ist meist verkümmert, indem er nur je aus einem Stück besteht, das häufig auch Zähne trägt; es heisst unterer Schlundkiefer (*os pharyngeum inferius*).

Bei den luftathmenden Wirbelthieren ist das Kiemenbogenskelet nur embryonal (oder im Larvenzustand) mehr oder weniger vollständig in Form von primordialen Knorpelstreifen (aber ohne *divergirende* Anhänge) vorhanden. Später verschwinden, beziehungsweise verkümmern die hintern Bögen und es erhält sich nur der erste Bogen, das Zungenbein, mit dem dazu gehörigen Sternalstück (Körper des Zungenbeins), bei Vielen (besonders entwickelt bei den Vögeln) auch das *os entoglossum*. Von den capitalen Endstücken erhält sich das des vorderen Paares, aber indem es sich als eines der Gehörknöchelchen (siehe Sinnesorgane) dem Schädel anfügt.

Ganz ausserordentlich entwickelte Zungenbeinhörner haben unter den Vögeln die Spechte.

#### § 158.

Das Skelet der *Ringmuscularis* besteht, wie diese selbst, aus zwei Knochengürteln und je einem Paar von denselben ausstrahlender *divergirender* Anhänge der knöchernen Gliedmaassengerüste. Der vordere wird Schulterring, der hintere Beckenring genannt; ihrer Lage nach gehören die

Knochengürtel dem Zwischenraume zwischen Ring- und Längsmuscularis an und zeigen die gleiche Segmentirung wie die Muskelringe, nämlich in zwei Paramerenpaare, einem dorsalen und einem ventralen. Da wo je an den Seiten des Körpers dorsale und ventrale Paramere zusammenstossen, entspringen die Gliedmaassen.

Jeder Knochengürtel besteht, wenn er vollständig entwickelt ist, aus drei primären Knochen, von denen immer einer der dorsalen, zwei der ventralen Paramere angehören; das dorsale Stück des Schulterrings heisst Schulterblatt (*scapula*), das des Beckengürtels Darmbein oder Hüftbein (*os ilii*). An den ventralen Stücken unterscheidet man das vordere und hintere (*capitale* und *anale*); am Schulterring liegt vorn das Schlüsselbein (*clavicula*), hinten das Rabenbein (*os coracoideum*), am Beckenring vorn das Schambein (*os pubis*), hinten das Sitzbein (*os ischii*).

In der Paramerennaht stossen alle drei Knochen zusammen und bilden gemeinschaftlich die Gelenkungsstelle für den ersten Gliedmaassenknochen (Armelenkspfanne, Hüftelenkspfanne).

Was die Verbindung der Knochen jedes Ringes untereinander betrifft, so kommen sehr vielfache Varianten vor, namentlich im Bereich des Schulterringes. Entweder sind alle drei beweglich durch Bandmasse verbunden (wie bei den meisten Vögeln und Reptilien), oder das *os coracoideum* ist verkümmert und mit dem Schulterblatt in ein Stück verwachsen, nur einen kurzen Fortsatz des letzteren bildend (Säugethiere); das Schlüsselbein ist in diesem Falle (bei kletternden, grabenden und fliegenden Säugethieren sowie beim Menschen) stark entwickelt und gelenkig mit dem Schulterblatt verbunden, oder es ist sehr verkümmert, ohne Verbindung mit den andern Knochen, oder es fehlt ganz (gehende und schwimmende Säuger). Endlich, bei den straussartigen Vögeln, sind alle drei Knochen mit einander verwachsen.

Verbindungen der Knochen der rechten und linken Seite mit einander, kommen in der Dorsalnaht nie vor, in der Ventralnaht stossen z. B. bei den Amphibien, welchen das Brustbein mangelt, Schlüsselbein und Rabenbein zusammen; bei den Vögeln ist die Verbindung der beiden Schlüsselbeine zu dem Gabelbein (*Furcula*) Regel, während das Rabenbein mit dem vordern Rande des Brustbeins gelenkig verbunden ist. Bei den Säugethieren ist das Schlüsselbein zur Articulation mit dem Brustbein gelangt, wofern es nicht verkümmert ist oder gar fehlt.

Die beiden Hälften des Beckenrings sind auf der Dorsalseite immer durch das Kreuzbein, mit welchem sie in Bandverbindung oder

halbgelenkiger oder knöcherner Verbindung stehen, geschieden. In der Bauchnaht sind sie entweder durch eine weite Brücke von Weichtheilen getrennt (bei allen Vögeln mit Ausnahme der Strausse), oder sie stossen dort unter Bildung eines Halb gelenkes zusammen, welches man die Schambeinfuge (*symphysis ossium pubis*) nennt.

Mit dem Skelet der Längsmuscularis steht der Schulterring entweder in gar keiner Verbindung, so z. B. bei allen gehenden und schwimmenden Säugern mit mangelndem Schlüsselbein; bei den andern besteht meist gelenkige Verbindung mit dem Brustbein (bei manchen Straussarten knöcherner), entweder durch das Rabenbein (Vögel), oder das Schlüsselbein (Säuger). Der Beckengürtel ist, wofern er nicht total verkümmert ist (Walthiere), in fester oder wenig beweglicher Verbindung mit einigen Wirbelsystemen, die in diesem Falle zu einem tertiären Knochen, dem Kreuzbein (siehe oben), verwachsen. Dieser Knochenkomplex wird das Becken (*pelvis*) genannt. Man nennt es da, wo die Schamfuge mangelt (Vögel), ein offenes, wo die ventralen Knochen zusammenstossen (Säuger), ein geschlossenes. Der von dem Beckenknochen umschlossene Hohlraum (Beckenhöhle) ist bei den weiblichen Säugethieren öfters weiter als bei den männlichen.

### § 159.

Das Knochengeriiste der Gliedmaassen (siehe Fig. 90) besteht, wo es voll entwickelt ist, aus mehreren, der Länge nach

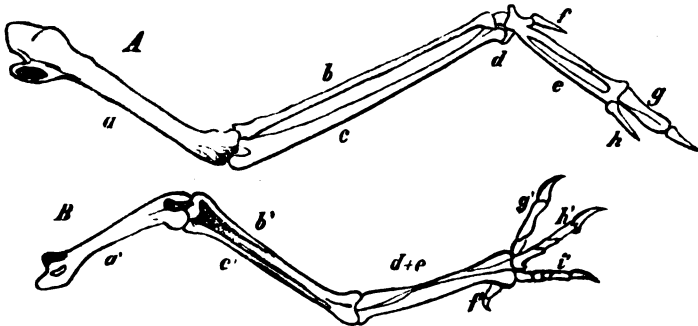


Fig. 90. Gliedmaassen vom Vogel. A. Flügel, B. Fuss, a, Oberarm, a' Oberschenkel, b, Radius, b' Tibia, c, Ulna, c' Fibula, d, Handwurzel, e, Mittelhand, d+e, Tarsus, f, g, h, Finger, f', g', h', i', Zehen.

aufeinanderfolgenden, meist gegeneinander beweglichen Abschnitten, deren erster, an den Knochenring anstossender, einknochig, deren zweiter zweiknochig, deren dritter und vierter von wechselnder aber immer höherer Knochenzahl ist, sofern nicht Verwachsungen und Verkümmierungen eine Reduktion bewirkt haben. Die an den Schulterring sich anschliessenden Knochen bilden das Armskelet, die an den Beckenring angehefteten das Fuss skelet.

Die erste einknochige Abtheilung besteht vorn (a) aus dem Oberarmknochen (humerus), hinten (a') aus dem Oberschenkelknochen (femur), die nächste zweiknochige Abtheilung enthält vorn das Speichenbein (radius) b und das Ellbogenbein (ulna) c, hinten Schienbein b' (tibia) und Wadenbein c' (fibula). Man hat darüber gestritten, ob Speiche und Schienbein, Elle und Wadenbein einander homolog seien oder umgekehrt. Sobald man die beiden Gliedmaassenpaare in ihre primäre Lage (wagrecht vom Körper abstehend, Hand- und Fussrücken dorsal gewendet) bringt, so ist die Sache nicht zweifelhaft; am Arm ist der Radius, am Fuss die Tibia der auf der Kopfseite liegende, also vordere Knochen und trägt das Gelenk für die Hand- bezüglich Fusswurzel. Dagegen liegt am Arm die Elle, am Fuss das Wadenbein gegen das Afterende hin (also hinten) und beide betheiligen sich an ihrem äusseren Ende nicht oder kaum an der Herstellung des Hand- und Fusswurzelgelenks. Was die entgegengesetzte Meinung aufkommen liess, ist Folgendes: Arm und Bein sind, namentlich bei Vögeln und Säugern, in gewissem Sinne in entgegengesetzter Weise so geknickt, dass am Arm die Speiche in den Knickungswinkel gerathen ist, am Fuss dagegen das Wadenbein (siehe Fig. 90). Dem entsprechend überwächst am Arm die Elle das Gelenk als Ellbogen, am Fuss dagegen ist das Schienbein mit der Kniescheibe der das Gelenk überwachsende Theil. Dieser das Gelenk überwachsende Theil ist entweder ein eigenes Knochenstückchen, wie am Fuss und heisst hier Kniescheibe (patella), selten (Fledermäuse) am Arm und heisst dann Ellenbogenscheibe; oder aber, wie beim Arm gewöhnlich, ein Knochenfortsatz (Ellenbogenhöcker, Olecranon).

Während die bisher genannten Abtheilungen des Arm- und Fuss skelets überall, wo die Gliedmaassen überhaupt entwickelt sind, übereinstimmende Anlage zeigen, variirt die noch folgende Abtheilung (vorn Hand, hinten Fuss) in sehr erheblichem Maasse. Das Allen Gemeinschaftliche ist, dass das fragliche Knochengerüste in doppelter Richtung, der Quere und der Länge nach, vielfach gegliedert ist. Unter der grossen Mannigfaltigkeit kann man jedoch zwei Typen unterscheiden:



a) Den unbestimmtgliedrigen der Fische, weil hier weder die Längs- noch die Quergliederung fest normirte Zahlenverhältnisse zeigt. In der Längsgliederung zeigen zwar die Fischflossen auch im Beginn sehr häufig die Fünzfahl, allein jede dieser Längsstrahlen (Flossenstrahlen) zeigt entweder gar keine, oder eine sehr vielfache quere Gliederung und endlich entweder keine weitere, oder eine mehrfache, dichotomisch erfolgende Längsgliederung.

b) Diesem primären Typus, welchem unter den höher stehenden Wirbeln nur noch die Walthiere angehören, steht gegenüber der bestimmtgliedrige Typus, bei welchem sowohl der Längs- als der Quergliederung eine bestimmte, freilich auch nicht ganz unwandelbare Zahl zu Grunde liegt, nämlich der Längsgliederung die Fünzfahl, der Quergliederung die Sechszahl. Die fächerförmige Entfaltung spricht sich bei diesem Typus darin aus, dass die Verbindung der Längsstrahlen vom Centrum gegen die Peripherie stufenweise lockerer wird. Die zwei ersten, an den vorderen (beziehungsweise Unter-) Schenkel anstossenden, queren Reihen meist sehr kurzer Knochen sind nämlich immer fester mit einander verbunden als die folgenden und bilden das Wurzelstück (Handwurzel, carpus, Fusswurzel, tarsus). Dasselbe besteht nach Gegenbaur's Untersuchungen ursprünglich aus neun Knochenstücken (siehe Fig. 91, A), die wesentlich in zwei queren Reihen liegen; in der ersten Reihe finden sich drei Stücke, davon zwei im Anschluss an die beiden Knochen des Vorderarms (bezüglich Unterschenkels (siehe Fig. 91, A, t, f), von Gegenbaur am Arm os ulnare und radiale, am Fuss os tibiale und fibulare genannt, das dritte (i) als Schaltstück (os intercalare) dazwischen. Die zweite Reihe umfasst fünf Knochen (A, 1—5) zur Articulation mit den entsprechenden fünf Mittelfussknochen. Der neunte Knochen (A, c) liegt im Centrum des Ganzen (os centrale). Diese Abtheilung zeigt, wie im nächsten Paragraphen besprochen werden soll, die grössten Varianten.

Die folgende, aus einer einzigen Reihe (I—V) gewöhnlich langgestreckter Knochen bestehende, Abtheilung wird das Mittelstück (Mittelhand, metacarpus, Mittelfuss, metatarsus) genannt. Sie sind, wofern nicht vollständige Verschmelzung eingetreten (siehe unten), meist lockerer mit einander vereinigt als die Wurzelstücke, aber doch fast immer noch durch Weichtheile verbunden.

Der Rest, meist aus drei Querreihen von Knochen bestehend, zeigt nun immer eine festere Vereinigung der Knochen in der

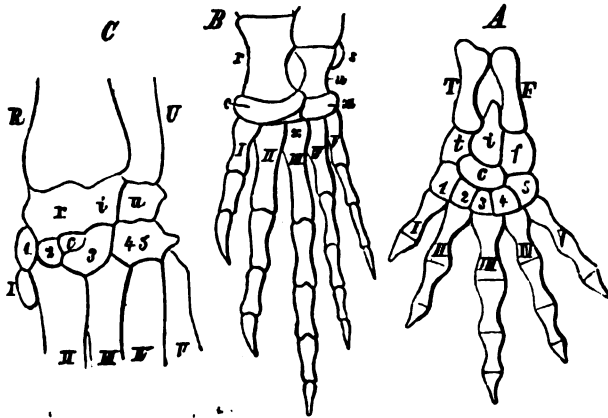


Fig. 91. Endstücke des Gliedmaassenskelets (nach Gegenbaur). A. Fuss von der Larve einer *Salamandra maculosa*, B. Hand des Krokodils, C. Handwurzel eines Nagethiers, U. Ulna, R. Radius, T. Tibia, F. Fibula, t. os tibiale, f. os fibulare, r. os radiale, u. os ulnare, i. os intermedium, c. os centrale, s. os accessorium, ca. die verschmolzenen Carpalknochen der zweiten Reihe, 1-5. Carpalknochen der zweiten Reihe, I-V. Knochen des Mittelstücks (Metacarpus, Metatarsus).

Längsrichtung, während der Quere nach entweder nur eine lockere Verbindung aus Weichtheilen oder gar keine Verbindung mehr besteht; die einzelnen Strahlen sind frei. Daher stammt denn auch eine andere Benennungsart, man nennt jeden Strahl vorn Finger (*digitus*), hinten Zehe, und zählt sie von innen nach aussen als ersten, zweiten, dritten etc. Finger (bezüglich Zehe). Jeder Strahl besitzt (die Vögel, manche Reptilien und Cetaceen ausgenommen) drei Knochenstücke (Phalangen) mit Ausnahme des innersten (ersten), dem in der Regel nur zwei Knochen zukommen und der deshalb auch der Ehre eines eigenen Namens gewürdigt worden ist, vorn Daumen (*pollux*), hinten grosse Zehe (*hallux*).

Die Unterschiede zwischen Hand und Fuss beruhen zum Theil auf der verschiedenartigen Knickung von Arm und Bein, von der schon früher die Rede war. Die Folge derselben ist, dass die Längsaxe der Hand eine einfache Fortsetzung der Längsaxe des Vorderarms ist, während die Axen von Fuss und Unterschenkel einen nach vorn geöffneten Winkel mit einander bilden. Dies führt, da die Fusswurzel das Gelenk nach hinten ebenso überwächst, wie wir dies an Knie und Ellbogen gefunden haben, zur Bildung der Ferse, an der sich aber

immer nur ein einziger Fusswurzelknochen beteiligt, den man deshalb das Fersenbein (*Calcaneus*) nennt, sonstige erhebliche Verschiedenheiten finden sich nur bei den zweibeinigen Thieren (Vögel), wovon unten.

### § 160.

Die Varianten des Gliedmaassenskelets betreffen theils die Schwankungen in der Knochenzahl der einzelnen Abtheilungen, theils die Beweglichkeit oder Unbeweglichkeit der Verbindungen, theils die relative Entwicklung der einzelnen Abschnitte.

In Bezug auf die Längenentwicklung finden die grössten Differenzen statt in den zwei ersten Abtheilungen (Oberarm, Oberschenkel; Vorderarm, Unterschenkel); bei den schwimmenden Thieren sind sie sehr kurz und wenig gegeneinander beweglich; bei den Gehenden, namentlich den zweibeinig Gehenden, dann bei den Fliegenden und Kletternden sind sie dagegen sehr lang. Bezüglich der Hand zeichnen sich nur die Fledermäuse und Flugeidechsen durch sehr lange Finger aus.

In der Verbindung der Knochen begegnet man folgenden Varianten: Die drei Hauptabtheilungen sind immer gegeneinander beweglich durch Gelenke verbunden, welche der Reihe nach heissen: vorn Schultergelenk, Ellenbogengelenk, Handgelenk; hinten Hüftgelenk, Kniegelenk, Sprunggelenk (oder Fersengelenk). Variabel dagegen ist Folgendes:

a) Bei den Fröschen sind *ulna* und *radius* zu einem einzigen Knochenstück verschmolzen, während sie bei den übrigen Wirblern durch Bandmasse verbunden, mehr oder weniger beweglich gegeneinander sind. Häufiger ist eine unbewegliche Verbindung von Schienbein und Wadenbein unter Verkümmern des letzteren zu einer dünnen Gräte, und auch wo dies nicht der Fall, ist die Beweglichkeit beider gegeneinander sehr gering.

b) Im Bereich von Hand und Fuss sind entweder alle Knochen beweglich miteinander verbunden, oder es kommt zu Verwachsungen im Bereich des Wurzelstückes und des Mittelstückes am Fuss der Vögel, sogar zur Verwachsung aller Knochen von Wurzel- und Mittelstück zu einem einzigen tertiären Knochen, dem Laufknochen (*tarsus*) (siehe Fig. 90, d+e). In Bezug auf die Knochenzahl kommen beim bestimmtgliedrigen Typus, namentlich im Bereich von Hand und Fuss, vielfache Varianten durch Reduktion der ursprünglichen Knochenzahl vor, die übrigens in manchen Fällen, namentlich am Wurzelstück, schwer von der Verwachsung zu unterscheiden ist. So schwankt die Zahl der Fuss- und Handwurzelknochen von 2—9, was

theils durch wirklichen Wegfall einzelner Knochen, oft aber nachweisbar durch Verwachsung entsteht. Z. B. in Fig. 91 C sehen wir in der ersten Reihe der Handwurzelknochen eine Verschmelzung von os radiale (r) mit os intermedium (i), in der zweiten Reihe ist Nr. 5 und 4 verschmolzen. In Figur 91 B fehlt in der ersten Reihe das Intermedium, die zweite Reihe ist durch zwei Stücke bezeichnet: ca ist eine Verschmelzung von Nr. 5, 4, 3 und x ein verkümmerter Rest von 2 und 1, die in ihrer Funktion durch das mächtig entwickelte os centrale (c) ersetzt sind. An dem Flügel der Vögel (Fig. 90 A, d) ist die ganze zweite Reihe ausgefallen und von der ersten nur das ulnare und radiale geblieben etc.

Im Bereich von Mittelhand und Mittelfuss haben wir es zunächst mit einer Zahlenverminderung zu thun; dieselbe geht entweder parallel mit der Verminderung der Zehen- und Fingerzahl, oder es ist ein Finger (bez. Zehe) weggefallen, der dazugehörige Mittelhandknochen noch da, aber verkümmert (siehe z. B. Fig. 91 C, I). Bei den Vögeln verschmelzen an Fuss und Hand (siehe Fig. 90 A, c) drei Mittelstücke randweise miteinander. Bei den Wiederkäuern, denen nur zwei Zehen zukommen, verschmelzen die beiden Mittelknochen ebenfalls seitlich zu einem einzigen Knochen, der aber durch eine doppelte Markhöhle seine Entstehung auch im erwachsenen Zustand noch anzeigt. Die Zahl der Finger und Zehen schwankt von 1—5 und zwar durch Wegfall, welchem aber immer eine Verkümmernng vorausgeht. Verkümmerte Zehen die öfters, wie beim Hund, gar nicht mehr mit dem übrigen Skelet zusammenhängen, nennt man Afterzehen oder Afterklauen.

Endlich variiert auch die Phalangenzahl der Finger und Zehen. Bei den Säugern, Amphibien und Reptilien folgt sie mit wenigen Ausnahmen dem oben gegebenen Schema, bei den Vögeln dagegen ist sie vollständig gestört. An der Hand derselben, die nie mehr als drei Finger trägt (Fig. 90 A f, g, h), ist der innerste und äusserste meist nur von einer Phalanx gebildet, der mittlere öfter von zwei bis drei. An dem meist vierzehigen Fuss nimmt die Phalangenzahl von innen nach aussen stetig zu, die Zahlen sind (wenige Fälle ausgenommen) von innen nach aussen 2, 3, 4, 5, wobei anzumerken, dass die Hinterzehe (f') die innerste ist.

## 10) Lehre von den Organen.

### § 161.

Mit dem Worte Organ verbinden wir hier nicht, wie gewöhnlich geschieht und dem Wortlaut (Organon, Werkzeug) entspricht, eine funktionelle, physiologische Vorstellung. Würden wir das thun, so wäre jedes Stückchen eines Thierkörpers ein Organ, da jedes mit Bezug auf den ganzen Körper eine bestimmte Verrichtung hat; also ein Organ des Ganzen ist; ja bei Thierstöcken und Thiergesellschaften ist sogar das Individuum mit Bezug auf diese Gesammtheit ein Organ. So ist z. B. ein Polizeidiener unzweifelhaft vom morphologischen Standpunkt aus ein Individuum, in funktioneller Beziehung dagegen ebenso unzweifelhaft das Organ eines Gemeinwesens.

Wir beanspruchen demnach hier für das Wort nur eine morphologische Bedeutung und bezeichnen damit Körpertheile, welche entweder durch einen lokalen Wachstumsprozess an einer Schicht oder Schichtengruppe sich gebildet haben (z. B. eine Drüse); oder dadurch entstanden sind, dass innerhalb einer Schicht durch Abspaltung eine weitere Sonderung der Theile eingetreten ist, wie z. B. durch weitere Sonderung und Zerspaltung der Muscularis die Muskeln entstehen. Auf Grund dieser Vorgänge hätten wir von vorn herein zwei Arten von Organen zu unterscheiden: Knospungsorgane und Abspaltungsorgane. Morphologisch unterscheiden sie sich dadurch, dass die ersteren sich über das Niveau ihres Mutterbodens (der Schicht) erheben, letztere nicht; man kann deshalb die ersteren auch passend eruptive Organe nennen.

Bei den ersteren ist entwicklungsgeschichtlich noch ein weiterer Unterschied zu machen. In einem Falle beobachtet man in einer bestimmten Schicht eine lokale Zellwucherung, die zur Bildung eines das Niveau der Schicht überhöhenden Zapfens führt; so entstehen z. B. die Drüsen, Gliedmaassen etc. Im andern Fall kommt es durch Vorgänge in der Umgegend des Bodens, auf dem das Organ entstehen soll, zu einer faltigen Erhebung und indem nun diese Falte selbständig weiter wächst, entsteht das Organ, z. B. die Klappen in den Gefässen. Man könnte die ersteren aktive, die letzteren passive Knospungsorgane nennen. Uebrigens wird in praxi die Entscheidung sehr schwer zu treffen sein. Auch den Unterschied zwischen Knospung und Abspaltung dürfen wir nicht zu streng nehmen, insofern z. B. ein Organ dadurch entstehen könnte, dass zuerst

eine Zelle oder Zellgruppe sich von ihrem Nachbarn ablöst (abspaltet) und dann erst lokales, knospenartiges Wachstum in ihr eintritt. Sicher konstatiert ist der umgekehrte Fall, namentlich bei Organen der Grenzschicht, dass nämlich ein durch einen Knospungs- oder Faltungsprozess entstandenes Organ sich von der seinen Mutterboden bildenden Schicht vollständig ablöst. Dahin gehört z. B. die Krystalllinse des Auges, das Labyrinth-säckchen des Ohrs und eine Anzahl fälschlich sogenannter Drüsen.

Wir bekommen also in erster Linie zweierlei Organe: 1) Knospungsorgane (*Organa eruptiva*); 2) Abspaltungsorgane (*organa excisa*). Die erste Abtheilung spaltet sich dann in a) sitzende Knospungsorgane (*organa eruptiva sessilia*) und b) abgeschnürte Knospungsorgane (*organa eruptiva amputata*).

Bei den eruptiven Organen ist keine Verwechslung mit unseren bisher aufgestellten morphologischen Kunstausrücken möglich, wohl aber ist eine Abgrenzung von Segment und Abspaltungsorgan nöthig, da die Entstehung beider auf dem gleichen Vorgang, dem der Schichtenzerspaltung, beruht. Der Unterschied ist nur ein gradweiser, indem die Segmentspalten zuerst auftreten und auf niederen Organisationsstufen auch die einzigen bleiben; die Organspalten treten später und erst auf höherer Organisationsstufe auf.

### § 162.

Die grösste Mannigfaltigkeit weisen nun die sesshaften eruptiven Organe auf. Zunächst besteht folgender wichtiger Unterschied:

Der ihrer Bildung zu Grunde liegende Vorgang hat wohl immer in einer ganz bestimmten Schicht seinen ursprünglichen Sitz und wir können darnach unterscheiden: Organe der Grenzschichten, Organe der Muskelschichten, Organe der Bindschichten etc. Allein nur in einzelnen Fällen bleibt die Hervorbildung eines Organs ohne Einfluss auf die anstossenden Schichten und hier ist dann zweierlei möglich:

1) Diese Schichten werden nur passiv in Mitleidenschaft gezogen, z. B. einfach durchbrochen (wie z. B. die Hornschicht von den Haaren, Federn etc. durchbrochen wird) oder, was das gewöhnlichere ist, ausgedehnt, um einen Ueberzug über das Organ zu bilden; so stülpen z. B. die Organe der animalen *Muscularis* die Haut einfach vor sich her. Solche eruptive Organe nennen wir einfache und können sie weiter eintheilen nach der Natur der aktiven Schicht und der Zahl der passiv in Mitleidenschaft gezogenen Schichten.

2) Nachdem eine Schicht zuerst passiv dem Andrang eines wuchernden Organs nachgegeben hat, kann sie nach einem seiner Zeit zu erörternden Wachsthumsgesetz aktiv dagegen reagiren, indem sie an der durch das Andringen gereizten Stelle ihrerseits ein Organ produziert; das einfachste Beispiel hierfür sind die Haare, welche zuerst als Organe der Epidermis einfach in die darunter liegende Bindschicht, die Cutis, hineinwachsen, bis diese ihr ein eigenes Organ, eine Papille, entgegenendet, welche jetzt erzwingt, dass das Wachsthum in umgekehrter Richtung gegen die Oberfläche hin sich äussert. Ein solches Organ müssen wir ein kombinirtes Organ nennen und diese Combination kann eine einfache, oder eine mehrfache sein. Combinirte Organe erster Ordnung nennen wir solche, bei deren Herstellung nur die Schichten einer einzigen Schichtengruppe mitwirken; z. B. Haar, Feder. Combinirte Organe zweiter Ordnung entstehen unter Mitwirkung von zweierlei Schichtengruppen, z. B. der Augapfel bildet sich unter Mitwirkung des Hautmuskelschlauchs und einer Gehirnblase. Der erstere liefert mit seiner Epidermis die Krystalllinse, mit seiner Cutis den Glaskörper, mit seiner Muscularis die Augenmuskeln; das Gehirn liefert die Häute des Augapfels und den Sehnerven. Combinirte Organe noch höherer Ordnung sind der gesammte Sehapparat, indem der Thränenapparat unter Mitwirkung einer neuen Schichtengruppe, der Rachenschleimhaut, entsteht und die Augenlider einer zweiten sekundären Antheilnahme des Hautmuskelschlauchs ihre Herkunft verdanken. Aehnlich hoch kombinirt sind der Gehörapparat, Harn- und Geschlechtsapparat etc. Wir wählen nun für die combinirten Organe höherer Ordnung den von Häckel vorgeschlagenen, allerdings etwas anders gebrauchten Ausdruck Organapparat.

Hier einige Worte der Rechtfertigung, warum ich mich der morphologischen Classification, welche Häckel in seiner generalen Morphologie vorgeschlagen, nicht anschliesse. Häckel hat die wichtigste morphologische Erscheinung, die concentrische Schichtung, ausser Acht gelassen. Nächste der Herstellung einer Vielzahl von Embryonalzellen ist der zweitwichtigste Vorgang die schichtweise Lagerung der Zellen und ihre Differenzirung entsprechend dieser Schichtung. Zunächst, und bei den Grenzsichten bleibend, fällt Schicht und Gewebe zusammen; allein auf höherer Stufe, nämlich mit Eintritt der Segment- und Organbildung, ist Schicht und Gewebe nicht mehr identisch, da die erstere mehrerlei Gewebe enthalten kann. Erst tertiär, also nach der Schichtenbildung, treten die anderen morphologischen

Einheiten, das System und das Organ, auf. Diese verhalten sich zur Schicht folgendermaassen: Die Systeme entstehen in den Schichtenspalten, die Organe entstehen aus den Schichten selbst durch Zerspaltung derselben, oder durch Knospung und Faltung aus ihnen. Ueber das Verhältniss von Segment und Organ wurde schon oben das Nöthige gesagt.

§ 163.

Ein dritter Unterschied in den eruptiven Organen wird bedingt durch die Knospungsrichtung. Um sie zu bestimmen, beziehen wir sie auf das morphologische Centrum des Thierkörpers, das Perigastrium, und nennen die, welche gegen dasselbe hinwachsen, centripetale Organe, die anderen centrifugale. Eine dritte Form bilden die, welche, wie die Haare, zuerst centripetal, dann centrifugal (oder umgekehrt) wachsen; wir nennen sie retrograde, oder rückläufige Organe.

Hieran knüpft sich ein, namentlich funktionell wichtiger Unterschied unter den Organen. Die centripetalen Organe, die

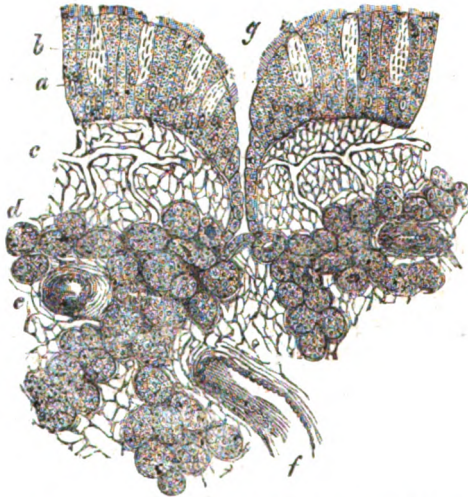


Fig. 92. Querschnitt der Nasenschleimhaut vom Schaf, a. Flimmerepithel, b. dessen Becherzellen, c. Bindschicht mit Capillaren, d. die Bläschen einer Schleimdrüse, g. deren Ausmündung, e u. f. Quer- und Schiefschnitt von grösseren Blutgefässen; 300fach vergrössert.

vorzugsweise von den Grenzschichten geliefert werden, sind häufig, aber nicht immer, in Folge eines concentrischen Differenzierungsprozesses hohl, mit einer am peripherischen Ende sitzenden Oeffnung auf der Körperoberfläche; sie bilden das, was die descriptive Anatomie Drüsen (Glandulae) nennt. Man rubrizirt sie zum Theil nach der Natur ihres Absonderungsproduktes (Schweissdrüsen, Talgdrüsen, Milchdrüsen etc.) Nach ihrer Gestalt unterscheidet man entweder Schlauchdrüsen (Glandulae tubulosae), die einen einfachen, bald geraden, bald gewundenen Schlauch darstel-



len, der an seiner Basis nach aussen (oder gegen einen inneren Hohlraum) geöffnet, am andern Ende blind geschlossen ist; oder gelappte, lobuläre Drüsen mit mehreren sekundären Abzweigungen; endlich die traubigen Drüsen (*Glandulae acinosae*). Man unterscheidet an letzteren die Ausführungsgänge und das Endbläschen (*Acinus*); letzteres ist entweder hohl, oder vollständig mit Zellen erfüllt. Selten besteht eine Drüse aus einem einzigen *Acinus*. Meist sitzen viele solcher *Acini* an einem gemeinschaftlichen, baumförmig verzweigten Ausführungsgang (siehe Fig. 92).

Schliesslich wäre hier noch zu erwähnen, dass man auch von einzelligen Organen spricht, die sich besonders in den Grenzschichten vorfinden; sie bestehen aus einzelnen Zellen, die in irgend einer Weise von ihren Nachbarn in Gestalt, Beschaffenheit und Verrichtung abweichen. Wir werden später einige kennen lernen.

#### § 164.

Als organproducirende Theile sind natürlich in erster Linie die Hauptschichten des Körpers zu nennen und sprechen wir deshalb von Organen der Grenzschichten, der Bindschichten, der Muskelschicht und den combinirten Organen derselben. Dann unterscheiden wir Organe des Darmschlauchs, des Hautmuskelschlauchs, der serösen Häute und des Perigastriums.

Ausser den Schichten können aber auch die Systeme Organe produciren. Bekanntlich haben auch sie einen concentrisch geschichteten Bau; namentlich gilt dies vom Gefässsystem und von dem Centrum cerebrospinale der Wirbelthiere. Die Organbildung erfolgt an den Systemen in derselben Weise wie an den Hauptschichtengruppen, durch lokale Wucherung einzelner Schichten; z. B. das Centralorgan des Blutgefässsystems, das Herz, entsteht durch lokale Wucherung der *Muscularis*, die Klappen der Blut- und Lymphgefässe durch Faltung und Wucherung der Bindschicht, die Lymphgefässdrüsen durch einen örtlichen Zellwucherungsprozess in der Umgebung von Lymphbahnen. Aehnliche örtliche Wucherungen an den peripherischen Nerven sind die Nervendrüsen (*Nebenniere* etc.). Immerhin aber ist anzumerken, dass die Organbildung an den Systemen nach jeder Richtung hin kümmerlich ist; in der Zahl, in der Mannigfaltigkeit der Knospungsheerde, der Combinationen und der speziellen Ausbildung.

Davon zu unterscheiden ist die Antheilnahme der Systeme an den Organen der Schichten. Meist verzweigen sie sich in

ihnen gerade so wie im Mutterboden derselben; in einigen Fällen dagegen (z. B. Schwellkörper) bildet ein hochentwickeltes Gefäßnetz den wesentlichsten Bestandtheil des Organs und dann liegt eine Combination vor. Ähnlich verhält es sich mit dem Nervensystem: Auf niederer Stufe sind die Sinnesorgane öfter nur combinirte Organe, erst auf höheren Stufen werden sie zu Organapparaten. Am Knochensystem könnten wir jeden Knochen ein Abspaltungsorgan nennen, allein da die Spaltlinien der Hauptsache nach dieselben sind wie die Segmentschnittlinien, so wenden wir den Namen Organ auf die Knochen nicht an, dagegen sind die an den Sehnenansätzen entstehenden Leisten oder zapfenartigen Erhabenheiten der Knochen als wirkliche Knospungsorgane derselben zu bezeichnen und in noch höherem Maasse die krankhaften Osteophyten etc.

### § 165.

Rekapituliren wir die Eintheilung, so unterscheiden wir

- 1) nach der Natur des organo-genetischen Prozesses: a. Abspaltungsorgane, b. Eruptivorgane;
- 2) nach dem späteren Verhältniss zum Mutterboden: a. sesshafte, b. abgeschnürte Organe;
- 3) nach der Wachstumsrichtung: a. centripetale, b. centrifugale, c. retrograde Organe;
- 4) nach dem Schichtungsmodus: a. solide, b. hohle;
- 5) je nach der Schichtenbetheiligung: a. einfache, b. combinirte Organe, c. Organapparate;
- 6) nach der Natur des Mutterbodens: a. epitheliale, b. conjunctivale, c. musculare Organe;
- 7) nach der Natur der sie producirenden morphologischen Einheit höherer Ordnung: a. Organe der Schichten, b. Organe der Systeme; ferner:  $\alpha$ . Organe des Hautmuskelschlauchs,  $\beta$ . Organe des Darmschlauchs,  $\gamma$ . Organe des Perigastriums.

Um der beschreibenden Anatomie gerecht zu werden, welcher die morphologische Anschauung ferner steht als die physiologische, und welche ausserdem noch eine grosse Menge von Vulgärnamen, wie Haare, Schuppen, Federn, Gliedmaassen, auführt, werden wir im Folgenden neben der streng morphologischen Schilderung noch auf die wichtigsten Vulgärnamen und physiologischen Beziehungen Rücksicht nehmen. Zum obersten Eintheilungsprinzip erheben wir selbstverständlich die in den früheren Abschnitten gewonnene Zerfällung des Thierkörpers in

Schichten, Schichtengruppen, Systeme. Die Organapparate, an deren Herstellung mehrere morphologischen Einheiten des Körpers Theil nehmen, werden dort ihre Besprechung finden, wo die Bildung des primären Theiles gezeigt wird.

### a) Organe des Hautmuskelschlauchs.

#### § 166.

Am Hautmuskelschlauch haben wir drei aktiv an der Organbildung sich betheiligende Schichten, die Epidermis, die Cutis und die Muscularis; die vierte hier vorkommende Schicht, die Cuticula, betheiligt sich nur passiv daran, indem bei dem, was wir Cuticularorgane nennen könnten, der veranlassende Vorgang in der die Cuticula ja überhaupt erzeugenden Epidermis liegt. Allerdings kommt es dabei häufig genug vor, dass nach erfolgter Bildung der betreffende aktive Theil der Epidermis verschwindet, so dass dann das ganze Organ aus Cuticularsubstanz besteht.

Derlei Cuticularorgane haben unter den Gliedertieren ein sehr allgemeines Vorkommen und treten in Gestalt von Haaren, Stacheln, Schuppen und dergleichen meist zahlreich über den Körper verbreitet auf. Bei den Gliederfüßlern entstehen sie um einen meist nur von einer einzigen Zelle der Epidermis ausgehenden Fortsatz, der nach der Bildung wieder verschwindet. Entweder bleibt ein Hohlraum zurück, oder die Lichtung wird verklebt. Im ersteren Fall können solche Haare beim Abbrechen zur Abfuhr von Flüssigkeiten dienen, die sich in der Lichtung angesammelt hatten und aus darunter liegenden Zellen bereitet wurden. Solche, namentlich bei Raupen vorkommenden Haare nennt man Nessel- oder Brennhaare. Die bei vielen Würmern vorkommenden Haare und Stacheln, die gleichfalls Cuticularbildungen sind, scheinen anders zu entstehen. Sie sitzen nicht einfach auf der Körperoberfläche auf, sondern stecken gleich den Haaren der Säugethiere in Hauttaschen.

#### § 167.

Die Epidermis kann, abgesehen von dem, was im vorigen Paragraph von ihrer Thätigkeit in Bezug auf die Cuticularorgane gesagt worden ist, nach zwei Seiten hin organschaffend auftreten.

1) Centrifugal erzeugt sie, namentlich bei den luftathmenden Wirbelthieren, durch lokale, reichlichere Produktion von Horn- gewebe die Hornschuppen, Hornzähne, Hornscheiden etc.

2) Durch centripetale Wucherungen entsteht vielerlei:

a) Die Hautdrüsen, die namentlich bei den Wirbel- thieren häufiger vorkommen. Sie sind anfangs solide Zellzapfen die von der malpighischen Schicht ausgehen und in die Cutis hineinwachsen; der solide Zellzapfen wird durch fettigen oder schleimigen Zerfall der centralen Zellen hohl und stellt dann ein einschichtiges Epithelialrohr vor, das von einer Glashaut (siehe pag. 52) aussen umgeben ist. Die anfänglich ohne Unter- brechung über den Zapfen hinziehende Hornschicht weicht später auseinander und so entsteht eine Ausfuhröffnung für die Drüse. Die Drüsen der Epidermis erreichen mit einer einzigen Aus- nahme, der weiblichen Brustdrüse, die eine mächtige, acinöse Drüse oder ein Aggregat solcher ist, keine sehr massige Ent- wicklung; man unterscheidet nach der Natur des Sekretes bei den höheren Wirbelthieren Schweißdrüsen (meist aufge- knäuelte Schlauchdrüsen), Talgdrüsen (meist schlauchförmig oder lappig verzweigt). Von den niederen Thieren gehören hierher die ganz ähnlich gebauten Spinnndrüsen der Spinnen.

b) An der Herstellung der Haare, Federn und Hufhörchen betheiligen sich centripetale Wucherungen der Epidermis; sie sollen weiter unten geschildert werden, da die genannten Organe combinirte Organe sind.

c) Bei Herstellung der später zu besprechenden Sinnes- organe spielen centripetale Auswüchse der Epidermis eine sehr wichtige Rolle, ja wir können sogar das sekundäre Centrum des Nervensystems der Wirbelthiere, das Gehirn und Rückenmark, ein durch Abschnürung entstandenes Organ der Epidermis nennen.

d) Bei den Krebsen entstehen aus der Epidermis hohle Drüsentaschen. Diese füllen sich mit einem chitinösen erhär- tenden Sekret, welches an der Oberfläche der Haut in Conti- nuität mit dem allgemeinen Chitinpanzer steht, mit dem es auch bei der Häutung jedesmal verloren geht, um wieder ersetzt zu werden. An das centrale Ende dieser Gebilde setzen sich Mus- keln fest und so leisten dieselben die gleichen Dienste wie eine Sehne.

3) Sind in der Epidermis die sogenannten einzelligen Organe zu erwähnen; dahin gehören z. B. die Nesselzellen und Schleuderzellen vieler niederen Wasserthiere (berüchtigt sind die- jenigen gewisser Schwimmpolypen und Quallen). Sie sitzen meist

gruppenweise in der Epidermis beisammen, sind grösser als die übrigen Epidermiszellen und an einem Ende in ein oft ungemein langes, hohles Haarröhrchen ausgewachsen. Letzteres liegt im Ruhezustand gleich einem Hautschuhfinger umgestülpt im Innern des Zelleibes; bei der Reizung des Thieres schnell es, sich wieder umstülpend, hervor und wirkt dann durch Einimpfung eines Giftes. In der Epidermis der Gliederthiere sieht man öfter einzellige Drüsen (siehe Fig. 93), einzelne Zellen, welche mittelst eines Kanals an der Oberfläche ausmünden, öfters aber nur in den Hohlraum eines der früher beschriebenen Chitinhaare; manchmal treten mehrere Zellen zu einer solchen Drüse zusammen. Ob wir zu den einzelligen Drüsen auch die schon früher pag. 33 geschilderten Becherzellen, die nicht blos im Epithel des Darmschlauchs, sondern auch in der Epidermis der Wasserthiere vorkommen, rechnen dürfen, mag dahingestellt bleiben.

### § 168.

Die Organe der Cutis sind meist centrifugal gerichtet und man hat für sie die Namen Papillen geschaffen. Es sind meist konische oder ähnlich gestaltete Erhebungen der Schicht, welche entweder einzeln, oder zu mehreren auf einer konischen oder sonst wie gestalteten Erhebung derselben Schicht beisammen stehen, — zusammengesetzte Papillen. Ihr ausgedehntestes Vorkommen haben sie bei den überhaupt durch eine mächtigere Cutis ausgezeichneten Wirbelthieren. In Bezug auf ihren Gewebscharakter zeigen sie erhebliche Unterschiede; bald sind sie von weichem Bindegewebe und führen vorzugsweise Blutgefässe, bald sind sie sehr nervenreich und beherbergen geradezu Nervenendorgane, wie die Tast- und Geschmackspapillen, bald sind sie verknöchert oder in eigenthümlicher Weise verhornt.

Die Papillen sind entweder ganz für sich bestehende

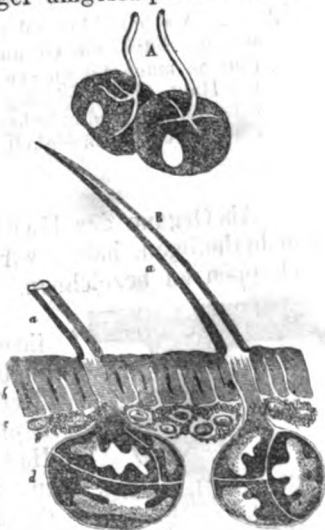


Fig. 93. Hautorgane niederer Thiere (nach Leydig). A. Einzellige Drüsen der Karpfenlaus (*Argulus foliaceus*). B. Querschnitt der Haut einer Raupe, a hohle Chitinhaare, die mit wenigzelligen Drüsen der Epidermis d in Verbindung stehen, b. Cuticula, c. Epidermis.

Organe, welche in der Dicke der über sie gelagerten, in diesem Falle mehrschichtigen Epidermis liegen, oder sie bilden im Verein mit Organen der Epidermis die im nächsten Paragraphen zu schildernden combinirten Organe.

Ann. Als eine besondere Erscheinung in der Cutis, die man in gewissem Sinne ein Organ nennen könnte, sind die Schleimkapseln (*bursae mucosae*) zu erwähnen, die sich namentlich da entwickeln, wo die Haut über frei liegende Knochen hinwegzieht (Ellbogen, Knie- scheibe); es sind umschriebene, im Unterhautzellgewebe befindliche, mit einer serösen Flüssigkeit gefüllte, spaltförmige Hohlräume.

### § 169.

Als Organe der Haut, an denen sich deren beide Schichten betheiligen, haben wir die Haare, Hufe, Zähne, Federn und Schuppen zu bezeichnen.

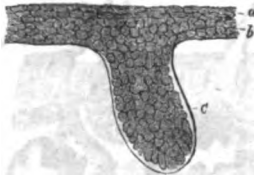


Fig. 94. Haaranlage (nach Kölliker). a. Hornschicht der Epidermis, b. Schleimschicht, c. Haaranlage.

Die Haare der Säugethiere beginnen ihre Entwicklung mit einem aus der malpighischen Schicht der Epidermis in die Tiefe wachsenden flaschenförmigen Zellzapfen (siehe Fig. 94, c), dem später eine Hautpapille so entgegenwächst, dass sie in die Spitze des Epidermiszapfens eindringt, ihm eine konische Vertiefung verleihend, wie sie eine Weinflasche besitzt. Das an der Spitze des Epidermiszapfens sitzende Wachstumscentrum kann nun

seine Thätigkeit nicht mehr centripetal geltend machen, sondern führt zur Bildung eines sekundären, konischen Zellzapfens, welcher centrifugal (durch Apposition an seinem inneren Ende) vordringt und sich durch den primären Zellzapfen, denselben aushöhlend, Bahn bricht, schliesslich auch die vorher unbetheilgte Hornschicht der Epidermis durchbohrt und als Haar an der Oberfläche erscheint. Der primäre Zellzapfen der Epidermis ist zum Haarbalg geworden, einem mehrschichtigen Epitelialrohr (siehe Fig. 95, d, e), an dessen äusserem Umfang eine Glashaut (g) ersichtlich ist. Das Haar besteht aus zwei oder drei Schichten: In der Peripherie die Haarepidermis, aus einer einzigen Lage blättchenförmiger Zellen (a), dann die eigentliche Haarsubstanz (b), die aus fest verkitteten Spindelzellen aufgebaut ist, und (c) das Mark aus isodiametrischen Zellen. Ein Säugethier besitzt gewöhnlich zwei Hauptarten von Haaren; die stärkeren, wohl immer markhaltigen Grannen- oder Conturhaare, deren Haarbalg bis in das Unterhautzellgewebe hineinragt und an den sich gewöhnlich ein

Bündelchen glatter Muskelfasern (arrector pili) ansetzt, und die feinen wohl immer marklosen Wollhaare. Diese beiden Arten sind meist so vereint, dass an dem Haarbalg eines Grannenhaares mehrere Bälge mit Wollhaaren hängen, die ihre Haare durch dieselbe Oeffnung in der Hornschicht heraustreten lassen. Der Haarwechsel beruht darauf, dass an dem alten Balge sekundär ein neuer knospt, dessen Haar, in denselben Balg eindringend, das alte aus dem Sattel hebt.

Im Anschluss an die Haare sind die Hufe zu erwähnen; sie sind nichts anderes, als ein grosses Bündel sehr starker, gerader Haare, die seitlich durch Horngewebe verkittet sind. Das einzelne Haar nennt man Hufröhrchen, weil dasselbe sehr weit hinauf hohl und mit einer sehr langen, blutgefässreichen Papille erfüllt ist. Die Röhrchen stehen senkrecht zur Abnutzungsfäche des Hufes. Eben so gebaut sind die Hörner des Rhinoceros.

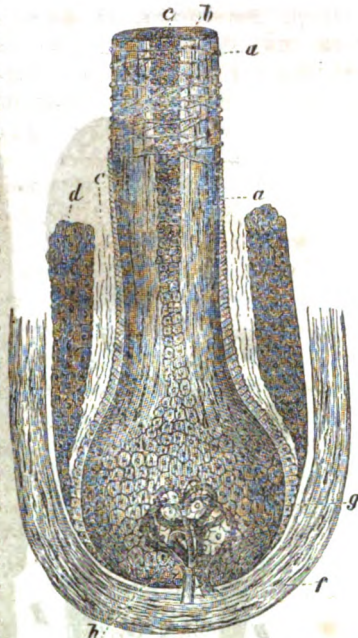


Fig. 95. Wurzeltheil eines Haares (nach Leydig). a. Oberhäutchen des Haares, b. Haarrinde, c. Haarmark, d. äussere Wurzelscheide, e. innere Wurzelscheide, f. bindegewebiger Theil des Haarbalgs, g. Glashaut, h. die Papille mit ihren Blutgefässen.

### § 170.

Bei den Federn der Vögel ist das Primäre eine grosse Lederhautpapille, welche als ein Zapfen über der Körperoberfläche sich erhebt, die Epidermis einfach vor sich her treibend, so dass sie einen Ueberzug von ihr erhält (siehe Fig. 96, A). Während nun dieser Federkeim in die Länge wächst, sondert sich das Epidermisrohr, das denselben überzieht, in eine Hornschicht (a) und eine Schleimschicht (b), welche letztere, so wie es Fig. 96 C, b im Querschnitt zeigt, im Umkreis eine Anzahl (in der Figur zehn) senkrecht stehender, aus Zellen zusammengesetzter Platten entwickelt. Die Platten verlaufen parallel der Längsaxe und liegen in ebensoviele Längsfurchen der Papille.



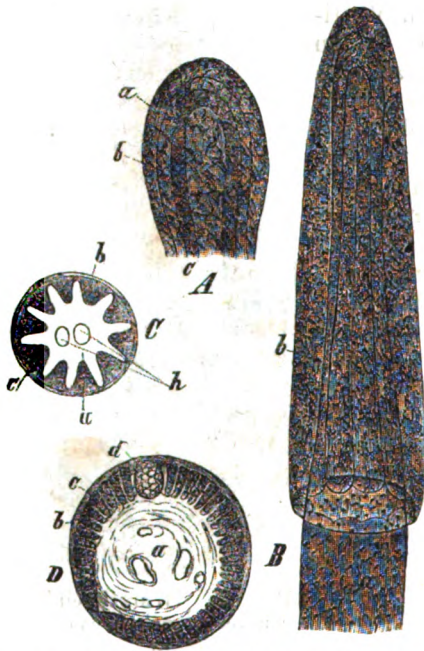


Fig. 96. Entwicklung der Feder (A B C nach Remak). A. Federanlage, a. Lederhantpapille, b. Epidermisscheide, c. Blutgefässschlinge. B. ältere Federanlage, a. Papille, b. Epidermisscheide, C. Durchschnitt von B. a. Papille, c. deren Blutgefässe, b. die senkrechten Epidermissleisten, die Anlagen der Federstrahlen, d. die abfallende Hornscheide. D. Schnitt durch die Anlage der sekundären (bleibenden) Feder, a. Papille mit Blutgefässquerschnitten, b. Epidermisscheide, c. Querschnitte der Fahnenstrahlen, d. Querschnitt des Schaftes.

Mit der Verhornung zieht sich die Papille an der Spitze durch Schwund zurück, die Platten lösen sich von der Hornscheide ab und die letztere zerbricht, so dass die Platten (c) jetzt frei stehen und sich zu einer cirkulären Federkrone ausbreiten; denn jede Platte zerfasert sich selbst wieder in Einzelhärchen, deren jedes aus einer Kette langgestreckter Zellen besteht. Das so entstandene Gebilde ist der Flaum, welcher den jungen Vogel zuerst bedeckt und den wir, im Gegensatz zu den folgenden, die primären Federn nennen. Die bleibenden, mit Schaft und doppelter Fahne versehenen sekundären Federn entstehen ebenso um eine colossale Papille innerhalb eines bei der Reife der Feder zersplitternden Hornrohres (siehe Fig. 96 D im Querschnitt), nur bildet sich in einer tiefen Längsfurche auf

der nach aussen gewendeten Seite der Papille ein Schaft (D,d) und in schief zu diesem stehenden Furchen der Papille die einzelnen Bestandtheile der Fahne (D,c), ganz so wie die einzelnen Fasern der Flaumfeder. An der Basis der Federpapille kommt es zu nichts der Art, sondern nur zur Abscheidung einer cirkulären Hornschicht, die den Federkiel vorstellt. Da wo der Kiel



in den Schaft übergeht, befindet sich der Nabel der Feder, durch welchen die Papille ursprünglich hindurchging, um vom Innern des Kiels an die hintere Seite des Schaftes zu gelangen. Bei der reifen Feder findet man im Nabel gewöhnlich noch das schwarze, vertrocknete Ende der Papille eingeklemmt und den basalen Theil als ein zerknittertes, vertrocknetes Häutchen im Innern des Kiels (die Seele der Feder). Während des Wachstums der Feder zieht sich die Papille stetig aus dem fertig gebildeten Theile der Fahne zurück und erfüllt nach vollkommener Entfaltung derselben nur noch einige Zeit als eine sehr blutgefäßhaltige Masse den Kiel. Anfänglich sitzt die jugendliche, primäre Flaumfeder auf der Spitze der bleibenden Feder, fällt aber noch vor deren vollständiger Reife ab.

Auch an den Federn unterscheidet man zwei stets neben einander vorkommende Arten, die Conturfedern und die darunter versteckten zarten Dunen. An die Bälge der ersteren setzen sich oft mehrere Muskelbündelchen, die der Cutis angehören, an, mittelst deren das Thier willkürlich sein Gefieder sträuben oder schlichten kann. Die Federn sind nie wie die Haare der Säuger gleichförmig über den Körper vertheilt, sondern stehen nur auf einzelnen Federfeldern, die durch vollkommen nackte Hautstellen geschieden sind; die Vertheilung dieser Federnfelder ist je nach der systematischen Stellung des Vogels verschieden.

### § 171.

Die Zähne sind ebenfalls combinirte Organe, bestehend aus einer Cutispapille und einem Epidermoidalüberzuge. Wir unterscheiden zwei Arten: 1) Hornzähne, bei welchen die Papille selbst weich, unverknöchert und nur der Epidermoidalüberzug stark verhornt ist. Solche Hornzähne besitzen manche niedere Wirbelthiere; die Barten der Walfische sind verschmolzene, sehr lange Hornzähne. 2) Die ächten oder Dentinzähne, bei denen die Papille wenigstens zum Theil durch Verkalkung erhärtet ist, während der Epidermoidalüberzug entweder einfach verhornt, oder gleichfalls verkalkt ist. Der äussere verkalkte Theil der Papille zeigt das in Fig. 39, a pag. 49 abgebildete Elfenbeingewebe und stellt den Dentinkern des Zahns vor. Der centrale, gewöhnlich nicht verkalkte, gefäß- und nervenreiche Theil der Papille heisst Zahnpulpa. Der versteinerte Epidermoidalüberzug, dessen Zellen zu langen, prismatischen, senkrecht zur Oberfläche stehenden Fasern (Schmelzfasern) geworden sind, wird Zahnschmelz genannt.

Die niederen Zahnformen bestehen nur aus der frei vortragenden Krone und sitzen lose der Haut auf, oder sie sind einem Knochen aufgewachsen. Die höher entwickelten Zähne besitzen eine Wurzel, mit welcher sie in der Alveole eines Knochens stecken. Die Wurzel entbehrt selbstverständlich eines Schmelzüberzugs, erhält aber statt dessen einen Ueberzug von Knochengewebe, welcher ein Produkt der als Beinhaut funktionirenden, zwischen Wurzel und Alveolenwand befindlichen bindegewebigen *Membrana alveolo-dentalis* ist.

Nur die Zähne niederer Gattung bilden sich aus ursprünglich frei vorstehenden Papillen, sind also einfache Organe. Bei den höher organisirten Formen bildet sich der Zahn in der Dicke der Haut, um erst später hervorzubrechen, ist also ein combinirtes retrogrades Organ. Die Bildungsweise veranschaulicht beistehende Figur 97.

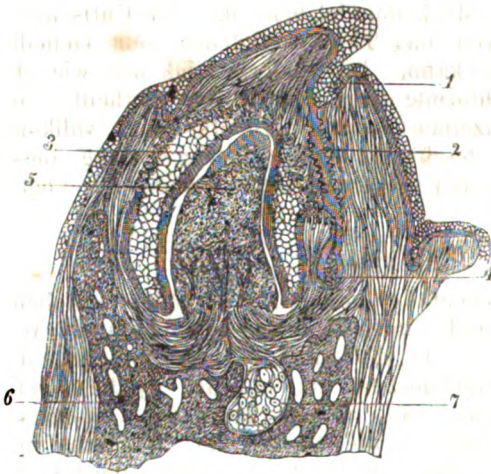


Fig. 97. Senkrechter Schnitt durch einen in der Entwicklung begriffenen Zahn (nach Waldeyer). 1. Die Zahnfurche, 2 der Hals des Schmelzkeims, 3. der zum Schmelzorgan gewordene Schmelzkeim des Milchzahns, 4. der Schmelzkeim für den bleibenden Zahn, 5. Lederhautpapille (Dentinkeim), 6. Unterkieferknochen, 7. Meckel'scher Knorpel.

Zuerst wächst aus der Schleimschicht der Epidermis ein Zapfen, der sogenannte Schmelzkeim, in die Tiefe, ganz so wie ein Drüsen- oder Haarkeim. Derselbe theilt sich dann gewöhnlich an seiner Spitze in zwei Lappen; der eine, zuerst sich entwickelnde, für den Milchzahn, der zweite, anfangs stationär bleibende, für den Ersatzzahn; in der Figur ist 2 der gemeinschaftliche Hals des Schmelzkeims, 4 der noch unentwickelte Theil, der für den Ersatzzahn bestimmt ist, und 3 der Schmelz-

keim für den Milchzahn, der bereits zu einer umfänglichen, über die Zahnpapille 5 hergestülpten Kappe (Schmelzorgan) geworden ist. Die unmittelbar an die Papillen anstossenden Zellen

des Schmelzorgans nehmen die Gestalt eines Cylinderepithels an und werden zu den Schmelzfasern, der übrige Theil des Schmelzkeims ist zum Untergang bestimmt. Bei vielen Zähnen findet man übrigens noch eine sehr dünne Lage verhornter Zellen über dem Schmelz (cuticula dentis), die ein Rest des Schmelzorgans sind. Die oberflächlichsten Zellen der Zahnpapille (Odontoblasten genannt), die dort eine continuirliche epithelartige Lage bilden, treiben gegen den Schmelzkeim hin je mehrere, allmähig an Länge zunehmende, mit seitlichen Fädchen besetzte Ausläufer (die späteren Zahnröhrchen, siehe Fig. 39, pag. 50) und in den von den Fasern gelassenen Zwischenraum wird die erhärtete Intercellulärsubstanz des Elfenbeins abgesondert. Der Durchbruch des Zahns erfolgt noch bevor sein Wurzeltheil fertig gebildet ist. Das Ausfallen der Milchzähne ist Folge des Andrängens des bleibenden Zahns, das zuerst Resorption der Wurzel des Milchzahns und dann mechanisches Verdrängen bewirkt.

Nach dem gröberen Bau unterscheiden wir 1) einfache, nur aus einer konischen Papille bestehende Zähne, dann 2) die namentlich bei den Nagern (auch beim Pferd) vorkommenden schmelzfaltigen Zähne. Die Oberfläche der Zahnpapille ist abgeflacht und mit sekundären Erhöhungen und Thälern besetzt, welchen der Schmelz genau angepasst ist. Schliesslich werden alle diese Verbindungen durch einen äusseren Cement ausgefüllt. Bei der später erfolgenden Abschleifung erscheint dann an der Oberfläche der Querschnitt von drei Substanzen, Elfenbein, Schmelz und äusserer Cement. 3) Zusammengesetzte Zähne (dentes compositi); viele Einzelzähne durch einen äusseren Cement zu einem gemeinschaftlichen Zahne verschmolzen (so wie der Huf aus einer Vereinigung von Haaren hervorging). Solche Zähne finden sich besonders bei den Fischen und auch bei einem Säugethier (Orycteropus).

#### § 172.

Die Schuppen sind Hautorgane, an deren Herstellung die Epidermis nur passiv Antheil nimmt; der Hauptbestandtheil ist eine Lederhautpapille, die — und das bildet einen gewissen Unterschied gegen die Zähne — nicht in der Peripherie, sondern im Centrum verknöchert. Allerdings gilt das nicht von allen Schuppenarten, wie z. B. die der Haifische in dieser Beziehung sich wie Zähne verhalten, indem sie ein weiches, unverknöchertes Centrum ähnlich der Zahnpulpa haben. Bei den Knochenfischen ist dagegen das Verhalten wie vorhin angegeben:

Im Centrum einer schief dem Körper aufsitzenden, plattgedrückten Papille entsteht ein erstes Schüppchen aus einer bindegewebigen Grundmasse, dem sich successive auf der untern Seite neue, immer grössere Schichten auflagern, so dass die Schuppe einen geschichteten Bau erhält. Der peripherische Theil der Papille verknöchert nicht und gewöhnlich wird derselbe, so weit er den freien, nach aussen gewendeten Spitzentheil der Schuppe überzieht, mechanisch abgerieben, so dass die Schuppe dort nackt zu Tage tritt. Jetzt bildet der weiche Theil der Papille keinen Sack mehr, sondern, da er ein Loch hat, eine Tasche, in welcher die Schuppe bei manchen Fischen nur sehr lose steckt. Bei den Schmelzschuppen (Ganoidschuppen) ist die Verkalkung der Schuppe eine viel vollständigere, die Substanz härter, so dass die freie Oberfläche einen Glanz hat wie der Schmelz der Zähne; allein eine eigentliche, aus der Epidermis gebildete Schmelzlage wie bei den Zähnen ist bei ihnen nicht vorhanden. Die Schuppen der Reptilien sind theils reine Hornschuppen, theils Knochenschuppen, die ausserdem noch von einer Hornschicht überzogen sind. Namentlich häufig finden sich auf dem Kopfe Knochenschuppen, die schon früh mit den Schädelknochen verschmelzen. Auf dieser Verbindung von Hautknochen mit den Knochen des Skelets beruht das Zustandekommen des Panzers der Schildkröten. Am vollständigsten ist bei diesen Thieren die Verwachsung der Rippen mit den Hautknochen, weniger vollständig die der Wirbel. Die Knochenschuppen der Schildkröten sind dann noch ausserdem von Horntafeln (Schildpatt) überzogen, welche Produktionen der Epidermis sind.

### § 173.

Die Muscularis des Hautmuskelschlauchs bildet zweierlei Organe, Abspaltungs- und Knospungsorgane. Die ersteren sind die Muskeln. Bei den niederen Thieren, wo die Muscularis von primärem Charakter ist, fehlt die Muskelbildung; auch auf sekundärer Stufe ist die Bildung eigentlicher Muskeln noch selten, obwohl hier schon isolirte Bündel von Muskelzellen vorkommen, aber noch ohne Sehnenbildung und ohne innigere Beziehung der Muskelfasern zueinander. Dies trifft man erst auf der höchsten, tertiären, Organisationsstufe der Muscularis, namentlich also an der animalen Muscularis der Wirbelthiere, aber selbst bei ihnen nicht durchweg; z. B. am Rumpf und Schwanz der Fische können keine gesonderten Muskeln dargestellt werden; die einzige Sonderung ihrer Muscularis ist die durch die Segmentirung bewirkte und bereits früher

beschrieben. Auch von den Reptilien gilt dies mehr oder weniger und erst bei Säugthieren und Vögeln ist die Muskelbildung allgemeiner, ohne aber in gleichem Maasse sich über alle Theile der Muscularis zu erstrecken. Am vollständigsten ist sie in der Ringmuscularis und namentlich in den von ihr ausgehenden Extremitäten. Unvollständiger schon ist sie in den beiden Theilen der Längsmuscularis, namentlich der des Rückens, am unvollständigsten in der Kreuzmuscularis.

Der Muskel besteht aus einer grösseren oder geringeren Zahl von Muskelbündeln, die durch weiches Bindegewebe zu primären, sekundären, tertiären etc. Bündeln vereinigt, schliesslich durch eine gemeinschaftliche Bindegewebshülle (die Fascie des Muskels) zusammengehalten sind und das darstellen, was man den Bauch des Muskels nennt. Die Muskelbündel liegen entweder alle parallel und senkrecht zur Axe des Muskels oder sie laufen zwar untereinander parallel, stehen aber schief zur Axe des Muskels (halbgefiederter Muskel), oder sie bestehen aus zwei Theilen, die in einer Mittelsehne unter spitzem Winkel zusammenstossen (gefiederter Muskel).

Hierzu kommt dann die aus einem straffen Bindegewebe bestehende Sehne. Diese steht entweder terminal — und zwar befindet sich an jedem Ende des Muskels eine solche, oder nur an einem Ende — oder sie setzt sich seitlich am Muskelbauch fort, oder im Innern desselben. Auch giebt es zweibauchige Muskeln, bei denen zwei Muskelbäuche durch eine Zwischensehne verbunden sind. Zwei- und mehrköpfige Muskeln nennt man solche, bei denen zwei oder mehr Muskelbäuche eine gemeinschaftliche Endsehne haben. Die Sehnen sind bald platte Bänder, bald runde Stränge von bläulich-weissem, perlmutterartig irisirendem Ansehen. Sie sind bald sehr lang, namentlich an den Gliedmaassen, bald kurz. Ihre Fasern verlaufen im Allgemeinen parallel der Axe und hängen auch der Quere nach fest zusammen, zeigen aber an manchen Sehnen auch eine Verflechtung. Der oberflächlichste Theil des sie bildenden Bindegewebes bleibt locker, zugig und bildet an langen Sehnen, namentlich da, wo sie über Gelenke setzen, festere Scheiden (Sehnenscheiden), die mit dem umgebenden Gewebe fester verbunden sind als mit der Sehne, so dass sich die letztere in ihr verschieben kann. Streckenweise kann die Verbindung zwischen beiden ganz gehoben sein und dann findet sich in der Höhle der Scheide eine der Gelenkschmiere ähnliche Flüssigkeit. Die Scheiden zeigen öfters an einer umschriebenen Stelle eine sehr beträchtliche, ringförmige Verdickung, die man dann eine Sehnenrolle

nennt, häufig markiren dieselben die Stelle, wo die Sehne ihre Zugrichtung ändert.

Bei vielen Thieren, namentlich bei den Vögeln und unter diesen wieder am häufigsten bei den hühnerartigen Vögeln, kommt es zu einer partiellen oder totalen Verknöcherung der Sehne, namentlich an den Fussmuskeln und Muskeln der Rumpfwirbelsäule. Bei andern Sehnen findet man knorplige Einstreuungen. Auch in den Sehnenrollen findet man manchmal Verknöcherungen (os humeroscapulare der Vögel). Als Sehnenverknöcherungen sind auch die feinen Gräten der Fische aufzufassen.

Die Verbindung der Sehne mit den Muskelfasern geschieht in der Weise, dass das die einzelnen Muskelbündel einschneidende Bindegewebe sich direkt unter entsprechender Verdichtung in die Substanz der Sehne fortsetzt; die Muskelfaser selbst hört mit einem abgerundeten Ende auf.

Die meisten Muskeln stehen in anatomischer Beziehung zum Skelet, indem sie mittelst ihrer Sehnen oder, wo solche fehlen, direkt mittelst des Muskelbauchs an einen Knochen, speziell dessen Beinhaut, angeheftet sind. Der Knochen zeigt an der Verbindungsstelle eine höckerige oder leistenartige Hervorragung. Entweder sind beide Enden des Muskels an einen Knochen geheftet, oder nur eines, während das andere in die Fascien übergeht oder an die Haut sich anheftet; wenige eigentliche Muskeln stehen mit dem Skelet in keinem Zusammenhang.

#### § 174.

Die zweite Art von Organen der animalen Muscularis sind die durch Knospung entstehenden Bewegungsorgane; sie sind von der Haut überzogene Fortsätze der Muscularis, die sich über das Niveau der Körperoberfläche emporheben, und entweder solid oder hohl. Wo eine Höhlung vorhanden ist, steht sie bei den Coelenteraten mit der Nahrungshöhle, bei den Enteraten mit dem Perigastrium in Verbindung. Die Höhlung ist entweder vielfach mit Ernährungsflüssigkeit gefüllt, oder es befinden sich in derselben Fortsätze der Flüssigkeitssysteme des Körpers; bei manchen Thieren beherbergen sie sogar Knospungsorgane des Darmkanals (z. B. Spinnen).

Bei den soliden Bewegungsorganen bildet entweder ein Zapfen der Muscularis die Axe des Organs, oder es liegt auf höheren Organisationsstufen (bei den Wirbelthieren) in der Axe des Organs ein Skeletbestandtheil und die Muscularis bildet einen gewöhnlich in Muskeln zerfallenen Mantel über die Skeletaxe,

welche letztere übrigens an manchen Stellen zu Tage tritt, natürlich noch von der Haut überzogen.

Der Antheil der Muscularis an der Zusammensetzung der Bewegungsorgane ist nicht immer gleich gross; bei Manchen bildet sie die Hauptmasse des Organs, z. B. bei den Gliedmaassen der Wirbelthiere, und die Haut stellt nur einen einfachen Ueberzug her; bei Andern (z. B. den Flügeln der Insekten, den Blattkiemen der Krebse, Stacheln der Seeigel etc.), bildet die Haut den wesentlichsten Theil und der Fortsatz der Muscularis dringt nur in die Basis oder gar nur bis zur Basis des Organs heran. Im letztern Fall ist das Bewegungsorgan zum grössten Theile eine kolossal entwickelte solide Hautpapille, die, wenn sie blattartig ausgebreitet ist, wie z. B. die Flügel der Insekten, aus zwei Lamellen besteht (also eine sogenannte Hautduplikatur ist), zwischen denen dann häufig in Form von sogenannten Nerven Fortsetzungen der Systeme hinziehen.

In der Beschaffenheit der Muscularis kommen sehr viele Variationen vor, von denen wir nur die wesentlichsten anführen. Bei den hohlen, weichen Bewegungsorganen (Tentakeln) der Echinodermen, Anthozoen, mancher Würmer etc. ist sie eine continuirliche, in Längs- und Ringmuscularis zerfallende Schicht. Bei den soliden Bewegungsorganen der höheren Thiere besteht der musculöse Inhalt des Organs aus Muskelbündeln oder Muskeln, welche im Allgemeinen parallel der Axe des ganzen Organs verlaufen; bei den Wirbelthieren lässt sich darthun, dass sie Fortsätze der Ringmuscularis sind.

Eine weitere Complication in dem Bau der Bewegungsorgane wird dadurch hervorgebracht, dass an ihnen auf höherer Organisationsstufe eine ähnliche, ebenso von der Muscularis ausgehende Segmentirung auftritt wie am ganzen Körper. Solche gegliederte Bewegungsorgane nennt man Gliedmaassen. Die Segmentirung erfolgt vorherrschend longitudinal, so dass die Gliedmaassen in eine Anzahl von Metameren zerfallen. Häufig kommt hierzu noch eine Radialsegmentirung (Paramerenbildung), wie bei den Gliedmaassen der Wirbelthiere; die letztere bewirkt dann eine dichotomische (fächerartige) Entfaltung der Gliedmaassen, so z. B. an den Flossen der weichflossigen Fische und an den Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere.

In Betreff der Gliederungszahl gilt dasselbe, was von der Segmentzahl des Gesamtkörpers gilt; auf niederen Organisationsstufen ist die Zahl eine sehr variable, auf höherer Organisationsstufe wird sie eine bestimmte. Gerade für diesen letz-

teren Fall besitzen wir dann Vulgärnamen; z. B. bei den Insekten bestehen (mit Ausnahme der wechselzählig gegliederten Fühlhörner) die unteren Gliedmaassenpaare aus fünf Hauptabschnitten, welche von der Basis gegen die Spitze hin heissen: Hüfte (coxa), Schenkelring (trochanter) — diese zwei Stücke sind sehr kurz —, dann Schenkel (femur), Schiene (tibia) und endlich Fuss (tarsus). Die vier ersten Abtheilungen bestehen je nur aus einer einzigen, die letzte Abtheilung aus mehreren Metameren. Paramerenbildung kommt bei den Krebsen öfter vor, bei den höheren Gliederfüsslern ist sie selten. Der Segmentierungsmodus der Wirbelthiergliedmaassen erhellt schon aus dem, was über deren Skelet in § 159 pag. 189 gesagt worden ist.

Als Sitz der Bewegungsorgane sind im Allgemeinen die Segmentschnittlinien zu bezeichnen. Aber nie betheiligen sich alle Segmentschnittlinien in gleicher Weise an der Gliedmaassenproduktion; z. B. bei den Seeigeln sind es nur die Metamerenschnittlinien des einzelnen Strahls, auf denen die Ambulacralfüsschen sitzen, und zwar auch nicht auf allen. Bei den Gliedthieren (Würmern, Gliederfüsslern) produciren nur die seitlichen Paramerenschnittlinien Bewegungsorgane, so dass man ein oberes und ein unteres Paar von einander unterscheidet. Die Heteronomie besteht nun bei diesen Thieren nebst Anderem auch darin, dass entweder beide Paare oder nur eines (das untere) entwickelt ist und dass nur ein Theil der Metameren Gliedmaassen producirt. Unter den Wirbelthieren producirt bei den Fischen die Antimerenschnittlinie, besonders die dorsale, oft sehr reichliche Gliedmaassen, die sogenannten unpaaren Flossen. Wir haben dieselben jedoch nicht als einfache Gliedmaassen, sondern als Complexe solcher anzusehen, indem nur jeder Flossenstrahl einem Gliedmaasse entspricht. In manchen Fällen stehen allerdings die Strahlen, von denen immer einer einer Metamere entspricht, einzeln, gewöhnlich aber ist eine grössere Zahl derselben durch eine Hautduplicatur zu einer einzigen Flosse vereinigt. Bei den übrigen Wirbelthieren producirt die Antimerenschnittebene keine Bewegungsorgane, sondern nur eine Paramerenschnittebene und hier wird es sehr deutlich, wie sich nur die Ringmuscularis an deren Bildung betheiligt. Letztere ist, wie schon früher angegeben, in zwei Muskelringe, Schulter- und Beckenring, und jeder Ring in vier Parameren, zwei rechts und zwei links, zerfallen. Wo nun die Parameren seitlich zusammenstossen, entspringt je ein Gliedmaass, deren somit höchstens zwei Paare vorhanden sind. An der Herstellung des muskulösen Theils der



Gliedmaassen betheiligen sich dann immer die zwei Parameren in der Weise, dass die dorsale die Streckmuskeln, die ventrale die Beugemuskeln des Gliedmaasses liefert.

### § 175.

Eine höchst wichtige Rolle bei der Differenzirung der Thierwelt in grössere Abtheilungen spielt die Metamorphose der Bewegungswerkzeuge, welche eines der auffälligsten Symptome der Heteronomie bei den segmentirten Thieren ist. Indem bezüglich des Details natürlich auf die spezielle Zoologie und Systematik verwiesen werden muss, sei hier nur beispielsweise von diesen Vorgängen bei den längsgegliederten Thieren Einiges hervorgehoben.

Die Metamorphose äussert sich z. B. in der Weise, dass die Gliedmaassen der einzelnen Segmentparthien nach einem vorübergehenden embryonalen Zustand mehr oder weniger grosser Uebereinstimmung sich nachher in verschiedener Weise entwickeln; die des Kopfes werden z. B. bei den Insekten zu den Mundwerkzeugen (Kiefern, Lippen, Fühlern), an der Brust entwickeln sich die unteren Paare zu Füssen, die oberen Paare bei den Insekten zu Flügeln, bei den Crustaceen zu Kiemen.

Ein weiterer, schon erwähnter Umstand ist, dass einzelnen Segmentparthien alle Gliedmaassen fehlen, anderen nur die oberen Paare etc.

Einen unendlichen Spielraum bietet der Natur die Gliederung der Bewegungswerkzeuge in der wechselnden Zahl der Glieder, jedoch nur auf den niedereren Organisationsstufen. Auf den höheren Organisationsstufen verlieren die Zahlen ihre Wandelbarkeit. Dagegen tritt hier eine bedeutende Abwechslung der einzelnen Abschnitte in ihrem Verhältniss zu einander, eine excessive Ausbildung einzelner Glieder oder Verkümmern derselben bis zum Schwund etc. auf.

Die ungeheure Formenmannigfaltigkeit der Gliederfüssler im Vergleich zu den ihnen an Gruppenzahl so sehr nachstehenden Wirbelthieren erklärt sich gerade aus dem Umstand, dass die letzteren nur zwei Gliedmaassenpaare besitzen, die ersteren eine sehr grosse Zahl, z. B. die Insekten allein an der Brust fünf Paare. Allerdings wird dieser Nachtheil bei den Wirbelthieren wieder zum Theil gemindert durch die grössere Zahl ihrer Rumpfsegmente.

## b) Organ des Darmschlauchs.

## § 176.

Wenn wir die Organentwicklung des Darmschlauchs vergleichen mit der des Hautmuskelschlauchs, so ist der erste wesentliche Unterschied der, dass im ersteren der Schwerpunkt der Organentwicklung in die Grenzschicht (das Epithel) fällt, während er im Hautmuskelschlauch in der Muscularis liegt.

Der zweite wesentliche Unterschied ist, dass im Darmschlauch die centripetalen Organe weit die centrifugalen überwiegen, im Hautmuskelschlauch war es umgekehrt. Da die centripetalen Organe meist Drüsen sind, so sind die Darmorgane der Hauptsache nach ebenfalls Drüsen.

Der dritte Unterschied ist der: Der Darmschlauch erreicht, wie schon früher bei Gelegenheit der Schichtung erwähnt wurde, nie dieselbe Höhe der Organisation, wie der Hautmuskelschlauch. Dies zeigt sich auch in der Organentwicklung. Bei den wirbellosen Thieren fehlt öfters die Organentwicklung am Darm noch ganz oder sie ist sehr spärlich und zwar dort, wo der Hautmuskelschlauch bereits reichlich mit Organen besetzt ist.

## § 177.

Cuticularorgane sind im Darmkanal nur in den ersten Abschnitten häufiger, und zwar in Form von Zähnchen. Ausserordentlich reich an derartigen Cuticularzähnchen der zierlichsten und mannigfaltigsten Art ist die Mundhöhle der Schnecken; auf dem muskulösen Wulst, den man Zunge nennt, stehen sie in Querreihen, mit nach rückwärts gerichteter Spitze. Auch die innere Oberfläche des Magens zeigt Cuticularzähne, namentlich bei vielen Krebsen, auch bei einigen Schnecken und Würmern. Sie bestehen entweder nur aus Chitin, oder sind ausserdem noch mit Kalk oder Kieselerde imprägnirt.

Das Epithel producirt für sich allein nur die kleineren Drüsen, bei den grösseren nehmen die übrigen Schichten des Darmkanals mehr oder weniger Antheil, wenn auch nur einen passiven, während der aktive Heerd der Entwicklung das Epithel ist. Bei den niederen Thieren kommen sowohl einzellige Drüsen, als auch die schlauchförmigen Drüsen vor; letztere sind cylindrische, in die Dicke der Darmwand eindringende und öfter sie vollkommen durchbohrende, weit in's Perigastrium hinausragende Auswüchse, die entweder durchaus hohl, also aus einem Epithelialrohr mit einer Glashaut gebildet (Spindrüsen der Raupen), oder nur in ihrem

basalen Theil hohl, gegen die Spitze hin vollständig mit Zellen erfüllt sind. In letzterem Fall ist aber doch ein Intercellulargang mehr oder weniger deutlich, der sich zwischen den Zellen hinzieht (Malpighische Gefässe der Insekten). Häufig sind bei den Wirbellosen die zusammengesetzten röhriigen Drüsen, mehrere Drüsenröhrchen, die in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang münden; dahin gehören viele der sogenannten Lebern der Crustaceen. Flaschenförmige Drüsen mit birnförmigem Endbläschen und feinem Ausführungsgange finden wir besonders unter den Speichel- und Giftdrüsen.

Mannigfaltiger und zahlreicher sind die Darmdrüsen bei den Wirbelthieren. Sehr verbreitet sind hier die Schlauchdrüsen (Lieberkühn'sche Drüsen), die im grössten Theile des Darms eine förmliche dichtgedrängte Schicht bilden, so dass die Innenfläche des Darms von ihren Oeffnungen siebförmig durchbrochen erscheint. Sie sind in ihrem blinden Ende entweder ganz mit Zellen gefüllt, oder durchaus hohl (siehe oben pag. 33 Fig. 22, A) und stecken in der Dicke der Bindschicht, die an der Basis der Drüsen eine eigene Lage von Muskelfasern (die *Muscularis Mucosae*) besitzt.

Mehr in den Anfangstheilen des Darmschlauchs (besonders in Mundhöhle, Nasenhöhle, Speiseröhre etc.) sitzen, aber meist zerstreut, acinöse Drüsen, von dem Bau wie oben Fig. 92. Sie liegen gleichfalls in der Dicke der Bindschicht. Endlich liefert das Epithel die Hauptmasse der grossen, die Wand des Darms durchbohrenden Drüsen, welche wir unten gesondert zu betrachten haben.

### § 178.

Die Bindschicht des Darms besitzt, ganz entsprechend der Cutis, nur centrifugale Organe, die man theils auch Papillen nennt, theils aber Zotten; es sind konische bis keulenförmige Erhebungen der Bindschicht, in deren Innerem Blutgefässschlingen und centrale Lymphräume, auch mehr oder weniger starke Fortsätze der *Muscularis mucosae* sich vorfinden.

Wo das Epithel mehrschichtig ist, wie im Bereich der Mundhöhle der Wirbelthiere, da stecken sie mehr oder weniger vollständig in der Dicke des Epithels; wo es einschichtig ist, wie in den mittleren Abschnitten, ragen sie als Zotten frei (natürlich vom Epithel überzogen) über die Oberfläche hervor, derselben ein sammtiges Ansehen verleihend. Bei manchen Thieren zeigen einzelne Darmabtheilungen statt der Darmzotten blei-

bende Faltenbildungen, welche bald durch maschige Communication Taschen erzeugen, bald als sogenannte Spiralklappen (Haifische) den Darm durchziehen, dessen Oberfläche vergrössernd. Die Zottenbildungen fehlen den niederen Thieren gänzlich, dagegen sieht man öfter im letzten Darmabschnitt (Libellenlarven) die Bildung zahlreicher Falten, die reich mit Tracheen durchsetzt sind (Darmkiemen).

Ueber die zum Theil als Sinneswerkzeuge dienenden Papillen der Mundhöhle vergl. Organe des Nervensystems. Zum Schluss wäre nur noch zu erwähnen, dass in der Speiseröhre der Seeschildkröten Hornzähne, als Ueberzug von grossen Binde-schichtpapillen, vorkommen. Die Muscularis des Darmschlauchs bildet, im Gegensatz zu der des Hautmuskelschlauchs, fast nie selbständige Organe. Von Muskelbildung kann man nur an dem sogenannten Muskelmagen der körnerfressenden Vögel sprechen, an welchem die Muscularis zwei mächtige, gleich Mühlsteinen wirkende, durch zwei Zwischenschnen mit einander verbundene Muskelmassen darstellt; dann lassen sich am After öfters stärkere Ansammlungen von Ringfasern als Schliessmuskeln bezeichnen. Ueber die Betheiligung der Muscularis bei den grossen Darmdrüsen siehe unten.

### § 179.

Als Organe, an denen sich sämtliche Schichten des Darmkanals betheiligen und die wir geradezu als Ausstülpungen der Darmwand zu bezeichnen haben, sind die Blinddärme zu erwähnen, von denen uns übrigens mannigfache Uebergangsstufen hinüberführen zu den im nächsten Paragraphen zu schildernden grossen Darmdrüsen. Die Blinddärme sind bald einfache, mehr oder weniger lange Blindsäcke, deren Wandung gerade so gebaut ist wie die Darmwand selbst, bald sind sie mehr oder weniger verzweigt. Sie sind öfter sehr lang und liegen entweder innerhalb des Perigastriums, oder reichen, wie z. B. bei manchen Spinnen, in die hohle Axe der Gliedmaassen hinein. Bei vielen Würmern (siehe oben Fig. 51) sind sie sehr zahlreich, indem sie sich in den Segmenten wiederholen. Bei den Fischen finden sich zahlreiche kurze solcher Blinddärme als sogenannte Pfortneranhänge (*appendices pyloricae*) (siehe unten Fig. 102, ap) am hintern Abschnitt des Magens. Bei den luftathmenden Wirbelthieren ist meist nur ein Paar, oder auch nur ein einziger solcher Blinddärme vorhanden.

## § 180.

Während am Hautmuskelschlauch die umfanglichsten, bedeutendsten und allgemeinsten Organe die von der *Muscularis* ausgehenden Bewegungsorgane sind, gehören die bedeutendsten Organe des Darmkanals unter die Kategorie der Drüsen.

Bei den wirbellosen Thieren findet sich sehr allgemein ein Paar (oder auch mehrere) von acinösen oder schlauchförmigen Drüsen, welche sich in den Anfangstheil des Darmschlauchs, Mundhöhle oder Schlund, öffnen und die man wohl mehr auf Grund einer gewissen Analogie als einer Homologie Speicheldrüsen nennt. In dieselbe Kategorie gehören wohl die bei vielen Insektenlarven, besonders bei Raupen, vorkommenden, auf der Unterlippe ausmündenden Spinnrösen (Sericterien). Die sehr lang gestreckten, oft das ganze Perigastrium bis zum Schwanzende hin einnehmenden und trotzdem noch aufgeknäuelten Schlauchdrüsen

bestehen aus einem Epithelialrohr von ungeheuren, mit gelapptem Kern versehenen Zellen (siehe Fig. 98, b),

das auf seiner inneren Oberfläche eine Cuticularis, auf seiner äusseren eine wohl ebenfalls als Cuticularis aufzufassende Glashaut trägt.

Eine zweite grössere Drüse oder Drüsengruppe der Wirbellosen gehört dem Mitteldarm an und wird gewöhnlich der Leber der Wirbelthiere parallelisirt, obgleich diese Parallele morphologisch wie physiologisch noch auf schwachen Füßen steht. Sie ist am entwickeltesten bei den Mollusken und Crustaceen und hat bei ihnen bald einen mehr schlauchförmigen, tubulösen Bau und zwar so, dass entweder viele Schläuche einzeln, oder mehrere mit gemeinschaftlichem Ausführungsgang in den Darm münden (bes. Crustaceen), bald aber (wie bei den Mollusken) einen acinösen Bau. Meist bestehen diese Drüsen nur aus einfachen durch cuticulare Häute zusammengehaltenen Epithelialröhren,

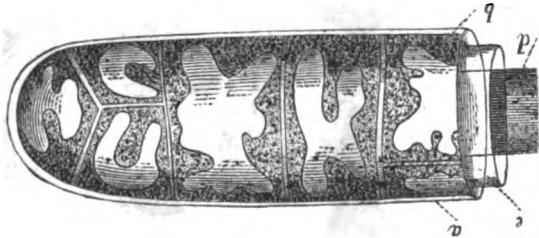


Fig. 98. Apicales Ende der Spinnrüse einer Raupe (nach Leydig). a. Acussere Cuticularis, b. die Drüsenzellen mit ihren grossen gelappten Kernen, c. innere Cuticularis, d. Seidenmasse.

mitunter kommen aber auch, wie Leydig nachgewiesen, Muskelringe oder Muskelnetze an denselben vor.

Bei den Insekten finden sich am Mitteldarm keine Drüsen, dafür sitzen an der Grenze zwischen Mitteldarm und Hinterdarm bei ihnen, den Spinnen und Tausendfüßern, zwei oder mehrere Paare von sehr langgestreckten, im Perigastrium aufgeknaulten, meist einfachen, seltener mit sekundären Aestchen besetzten Drüsenröhren, die sogenannten Malpighischen Gefäße (siehe Fig. 99 A, d und B, g); dies sind entweder Epithelialröhren, so wie sie Fig. 100 von der Raupe im Durch-

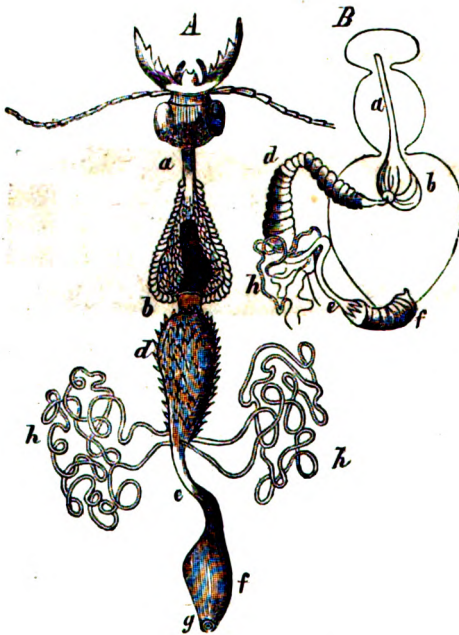


Fig. 99. A. Darmkanal eines Laufkäfers, B. Darmkanal der Biene; a. Speiseröhre, b. Kropf (Honigmagen), d. Chylusmagen, e. Dünndarm, f. Dickdarm, g. After, h Malpighische Gefäße (nach Owen).

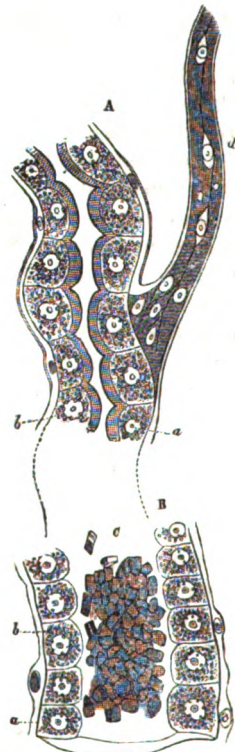


Fig. 100. Malpighisches Gefäß einer Raupe (nach Leydig). A. gelber, B. weißer Abschnitt, a. Glashaut, b. Cellularis, c. krystalinisches Sekret, d. Nerv.

schnitt darstellt, oder sie bestehen aus einer einzigen Zellreihe mit alternierend liegenden Zellen in einem Cuticularrohr, zwischen denen sich ein Intercellulargang hinzieht. Leydig lehrte uns zwei Arten von Malpighischen Gefässen kennen, solche von weisslichem Ansehen und solche von gelblichem, die aber öfters derart in Continuität stehen, dass die Basis des Schlauchs (siehe Fig. 100 B) die Beschaffenheit der weissen, der apicale Theil (A) die der gelblichen besitzt. Leydig betrachtet die weisslichen als Harndrüsen, die andern als Leberschläuche.

Weiter abwärts am Darmkanale der Wirbellosen finden wir nur noch solche Organe, welche zu dem später zu beschreibenden Organapparat der Geschlechtswerkzeuge gehören.

### § 181.

Bei den Wirbelthieren finden sich mit Ausnahme der Fische und fischartigen Amphibien grössere, in die Mundhöhle mündende Drüsen, die man gemeinhin Speicheldrüsen (bei den Schlangen Giftdrüsen) nennt; sie sind von acinösem Bau (siehe Fig. 101) und es sitzen entweder mehrere kleinere beisammen, die mit gesonderten Ausführungsgängen münden, oder es sind grössere acinöse Drüsen, die dann einen starken, mit einer Muscularis versehenen Ausführungsgang besitzen. Bei den höheren Wirbelthieren finden sich meist mehrere Paare, von welchen das grösste von seiner Lage den Namen Ohrspeicheldrüse (Parotis) trägt.

An den Speicheldrüsen hat Pflüger die innige Verbindung zwischen Drüsenzellen und Nervenfibrillen demonstrirt, die in Fig. 29, A. auf pag. 38 abgebildet und auch dort besprochen worden ist.

### § 182.

Am Halse der höheren Wirbelthiere und bei den halslosen Fischen unmittelbar hinter dem Kopfe, finden wir dreierlei

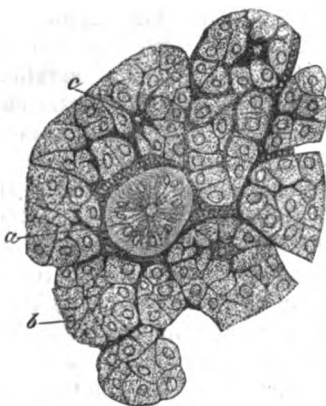


Fig. 101. Schnitt durch eine Speicheldrüse (nach Boll). a. Querschnitt eines Ausführungsganges, b. die Zellen der Acini, c. die verästelten Bindegewebszellen, welche die Acini umspinnen.

übrigens einander sehr ähnliche Organe, welche nach ihrer Entstehung (wie wenigstens am Hühnchen nachgewiesen) als abgeschnürte Organe des Epithels der Rachenhöhle zu betrachten sind. Bei der Bildung der Vorder- und Seitenwände der Mundrachenhöhle durch die Kiemenbögen entstehen da, wo die Kiemenbögen sich randweise verbinden, zunächst Taschen, welche das Epithel innen auskleiden. Dadurch, dass die an der Innenseite der Kiemenbögen hinlaufenden Aortenbögen sich von diesen gegen die Brust hinab zurückziehen, werden jene Taschen von ihrem Mutterboden losgelöst und sind dann geschlossene Epithelialbläschen, welche in der Dicke der Mundrachenhöhlenwand liegen und später weiter nach abwärts rücken. Die Epithelzellen fahren fort durch Theilung sich zu vermehren und so entstehen umfängliche Zellmassen, welche entweder das Bild lappiger Drüsen mit einem einzigen centralen Hohlraum (Thymus) — aber ohne Ausführungsgang — geben, oder durch stetige Wiederholung des Abschnürungsprozesses in eine grosse Zahl einzelner Zellennester zerfallen (Schilddrüsen). Letztere werden durch einen Akt concentrischer Schichtung zu hohlen, mit einer sogenannten colloiden (leimähnlichen) Flüssigkeit gefüllten, aus einer Epithelialis und einer Glashaut bestehenden Bläschen von mikroskopischer Kleinheit. Die Vulgärnamen für diese funktionell noch ganz räthselhaften Organe sind, da immer deren zweierlei vorkommen, Brieschen (Thymus) und Schilddrüse (Glandula thyriodea). Die erstere, untere Drüse, ist bei jungen Thieren am grössten und verschwindet im erwachsenen Zustand ganz oder bis auf unbedeutende Reste. Die Schilddrüse, die weiter kopfwärts liegt, zeigt diesen Volumwechsel nicht.

Die dritte Abschnürungsdrüse des Mundrachenepithels ist der Hirnanhang (Hypophysis cerebri), der bei der Bildung der Schädelbasis zuerst eine Tasche (Rathke's Tasche) ist, später abgeschnürt wird und ins Innere der Schädelkapsel gelangt.

### § 183.

Ein mächtiges, unter den Fischen jedoch noch nicht allgemein, wohl aber bei allen höheren Wirbelthieren constant vorkommendes Organ ist die Schwimmblase der Fische und die Lunge der höheren Rückgrathiere, Knospungsorgane des Epithels der Schlundröhre. Bei der Beschreibung müssen Schwimmblase und Lunge, die jedoch homologe Organe sind, auseinander gehalten werden.

Die Schwimmblase, deren Verhalten zum Darmrohr Fig. 102 vorführt, ist ein weiter, mit Luft gefüllter Sack, mit



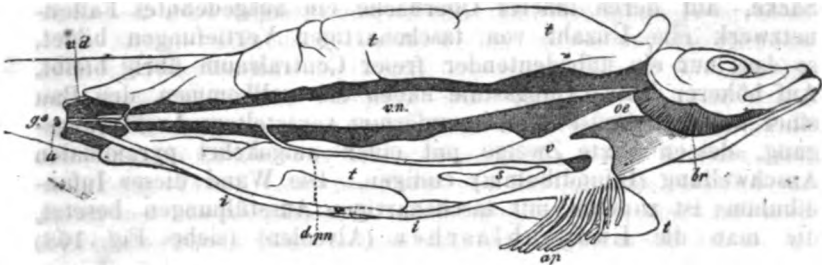


Fig. 102. Eingeweide vom Häring (nach Brandt und Ratzburg).  
oe. Speiseröhre, v. Magen, i. Darm, a. After, ap. Pforteranhänge,  
s. Milz, vn. Schwimmblase, d.pn. Luftgang, tt. Hoden, vd. Samenleiter,  
g. Genitalporus.

glatter innerer Oberfläche und ursprünglich immer mit einem dünnen, weichhäutigen Ausführungsgang, der von der Dorsalfläche des Darmrohrs, und zwar bald weit vorn von der Schlundröhre, bald wie in Fig. 102 vom Magen, entspringt. Der Struktur nach überwiegt meist das Bindegewebe, welches die Hauptwandstärke bildet und in eine äussere, unter dem Bauchfellüberzug liegende, sehr derbe, elastische, sehnenartige Lage und eine innere weiche sich scheiden lässt; bei manchen Fischen findet Knochenbildung in dieser Bindschicht statt. Das Epithel ist in den meisten Fällen Plattenepithel, beim Stör und einigen Ganoiden ein cylindrisches Flimmerepithel. Die Muscularis ist selten vollständig entwickelt, fehlt häufig ganz oder stellt nur einzelne isolirte Züge vor.

Die formellen Varianten sind sehr zahlreich, sie beziehen sich auf folgende Punkte: Bei vielen Fischen verschwindet im Laufe der Entwicklung der Ausführungsgang vollständig, oder er besteht noch, allein ist nicht mehr durchgängig; die Blase ist meist unpaar, selten ein paariger Sack. Bei vielen Fischen zerfällt er in zwei hintereinander liegende, durch eine Einschnürung geschiedene Säcke, deren Hohlräume entweder noch kommunizieren, oder (selten) getrennt sind. Der Luftgang steht dann mit dem hintern Sack in Verbindung. Ferner giebt es Schwimmblasen mit lappigen Anhängen, die mitunter selbst noch verzweigt sind. Endlich giebt es Schwimmblasen, die wir als Uebergänge zu Lungen betrachten müssen, weil ihre innere Oberfläche nicht mehr glatt ist, sondern durch vorspringende, netzartig sich verbindende Falten einen zelligen Charakter annimmt.

#### § 184.

Die vom Moment der Geburt an gleichfalls mit Luft gefüllten Lungen sind auf niedriger Entwicklungsstufe (Amphibien)

Säcke, auf deren innerer Oberfläche ein ausgedehntes Faltennetzwerk eine Unzahl von taschenartigen Vertiefungen bildet, so dass nur ein unbedeutender freier Centralraum übrig bleibt. Auf höherer Entwicklungsstufe haben sie vollkommen den Bau einer acinösen Drüse mit baumförmig verästeltem Ausführungsgang, dessen letzte Zweige mit einer umgekehrt pyramidalen Anschwellung (Infundibulum) endigen. Die Wand dieses Infundibulums ist rundum mit taschenartigen Ausstülpungen besetzt, die man die Lungenbläschen (Alveolen) (siehe Fig. 103)

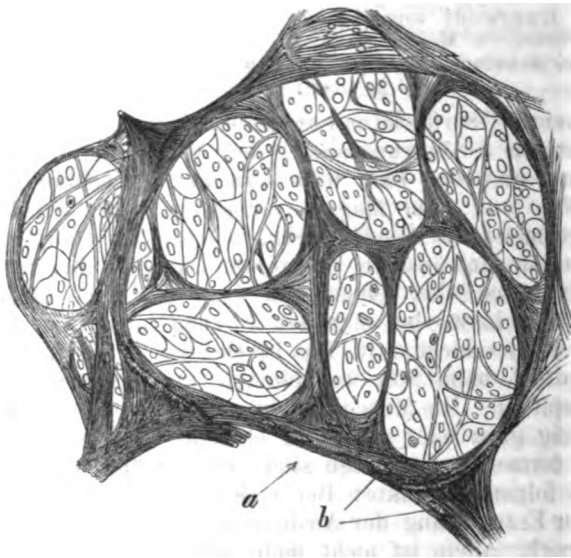


Fig. 103. Innere Oberfläche eines Lungenbläschens. a. Eingangsöffnung in das Infundibulum, b. Kerne glatter Muskelfasern; das Epithel der Alveolen fehlt. (Nach F. E. Schultze).

nennt. Sie zeigen also im Kleinen dieselbe Erscheinung wie die Froschlungen im Grossen.

In der Struktur der Wandung besteht folgender Unterschied. Zwischen den Lungenbläschen und den Ausführungsgängen (Bronchien): An den Lungenbläschen tritt die Muscularis ganz zurück; die Wand besteht zunächst aus einer bindegewebigen, von zahlreichen, V-artig sich theilenden, elastischen Fasern durchzogenen Schicht, in welcher zahlreiche Kerne liegen (siehe Fig. 102). Nach innen liegt auf ihr ein sehr engmaschiges Capillargefässnetz, das in eigenthümlicher Weise von einem Plattenepithel überlagert

wird: Bei der embryonalen Lunge, die noch keine Luft enthält und deren Capillaren auch noch lange nicht den Füllungsgrad zeigen wie die der functionirenden Lunge, ist es ein gewöhnliches, einschichtiges Plattenepithel aus randweise verklebten grossen Zellen. Mit der Ausweitung der Alveole und der prallen Füllung der Gefässe wird das Protoplasma aus derjenigen Partie der Zelle, welche über das Blutgefäss hinzieht, weggedrückt und sammelt sich dasselbe in der Zelle da an, wo der leere Raum der Capillarmasche liegt; eben dort befindet sich auch der Kern. Der erste Theil wird somit zu einer sehr dünnen, das Gefäss deckenden Platte ausgezogen, der zweite Theil bildet einen Zapfen, welcher den leeren Raum der Masche füllt. So ist das Verhältniss bei den Amphibien. Bei den höheren Wirbeln, bei denen die Epithelzellen verhältnissmässig (zum Gefässnetz) kleiner sind, trifft die oben geschilderte Umwandlung die Zellen in der Art, dass die das Gefäss deckenden Zellen ebenso zu dünnen Platten ausgezogen werden; die Zellen dagegen, welche in der Lücke des Netzes liegen, ihren ursprünglichen Tiefedurchmesser und ihr körniges Protoplasma behalten (siehe Fig. 104).

Im Gegensatz hierzu besitzen die röhrenförmigen Bronchien eine mehr oder weniger vollständige Muscularis, die, wie Fig. 103 zeigt, mit einzelnen Fasern schon am Infundibulum beginnt. Die nach innen davon liegende Conjunctiva (innere Faserschicht) besteht wesentlich aus der Länge nach verlaufenden elastischen Fasern und bildet eine Anzahl in die Lichtung vorspringender Längsfalten. Darauf folgt nach innen ein Epithel aus cylindrischen Flimmerzellen.

Während nun die feineren Bronchien untereinander und mit ihren Infundibula nur einfach durch interstitielles Bindegewebe verbunden sind, liefert letzteres an den grösseren Bronchien dadurch, dass der concentrisch differenzirende Einfluss noch über die Muscularis hinausreicht, eine vierte Schicht, die äussere Conjunctiva, welche gegen die stärkeren Bronchien hin immer mehr an Dicke gewinnt und endlich Knorpelbildung

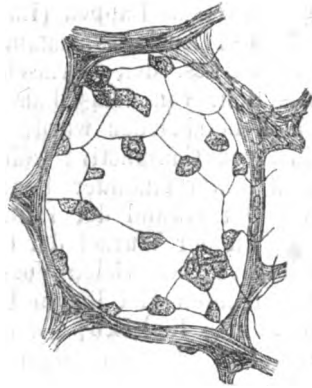


Fig. 104. Alveolenepithel aus einer Katzenlunge; durch Höllensteinlösung sichtbar gemacht (nach F. E. Schultz e).

aufweist. Anfangs sind es nur dünne, unregelmässig gestaltete Plättchen aus hyalinem Knorpel, die in der Dicke der äusseren Conjunctiva liegen und, je näher gegen die Luftröhre hin, um so mehr die Gestalt von Halbringen gewinnen. Endlich treten als neuer Bestandtheil an den grösseren Bronchien in Folge einer selbständigen Organbildung seitens des Epithels acinöse Schleimdrüsen auf, die manchmal sogar bis über die Muscularis hinaus in die äussere Conjunctiva vordringen.

Die Lunge bildet in den meisten Fällen zwei nebeneinander liegende, selten jedoch ganz symmetrische Massen (rechte und linke Lungen), und zwar dadurch, dass interstielles Bindegewebe, in welchem die grobe Verästelung der Blutgefässe erfolgt, alle Bestandtheile untereinander verlöthet. Häufig besteht jedoch jede Lunge wieder aus mehreren durch tiefere Spalten von einander geschiedenen Lappen (Lungenflügel).

Der Ausführungsgang der Lunge (Luftröhre, trachea) ist ein starkes, den Darmschlauch an Dicke öfter noch übertreffendes Rohr von demselben Bau, wie er für die stärkeren Bronchien beschrieben wurde, nur dass die Knorpelbildung in der äusseren Conjunctiva weit mächtiger ist und eine grössere Anzahl hinter einander liegender Knorpelhalbringe bildet, die an der Dorsalwand der Luftröhre offen sind.

An der Wurzel der Luftröhre, wo diese in den Darmschlauch mündet, bei vielen Vögeln auch an ihrer Theilungsstelle in den rechten und linken Bronchus, entwickelt sich das, was die Anatomen Kehlkopf nennen; man unterscheidet den oberen Kehlkopf, der der allgemeinere ist, von dem unteren, an der Gabelung sitzenden, der nur den Vögeln zukommt. Im Wesentlichen beruht ihre Bildung darauf, dass eigenthümlich gestaltete Knorpel (oder Knochenstücke) zu einem festen, durch Muskeln gegeneinander beweglichen Gerüste zusammentreten, welches innen von der Schleimhaut ausgekleidet ist. Letztere bildet an einer bestimmten Stelle mittelst ihrer Conjunctiva ein Paar einander gegenüber stehender, in die Lichtung des Kehlkopfs vorspringender Falten, die sogenannten Stimmbänder. Sie bestehen aus einer sehr elastischen Masse und sind an dem Knorpelgerüste so befestigt, dass sie, durch Muskelwirkung gespannt, einander genähert und von einander entfernt werden können. (Näheres ist in den speciellen Anatomien nachzusehen).

Die Ausmündung des Kehlkopfs in den Darmanfang geschieht in Form einer medianen Längsspalte, und zwar im Gegensatz gegen die Schwimmblase an der Bauchseite der Darmwand; die Oeffnung heisst Stimmritze. Bei den Säugethieren erhebt

sich von ihr nach vorn eine hohe Falte der Rachenschleimhaut, die zwischen sich eine Platte aus Faserknorpel trägt; dieses Organ heisst Kehldeckel. Der Kehlkopf ist immer durch Bänder und Muskeln mit dem nach vorn davon liegenden Zungenbeinapparat verbunden.

### § 185.

Von Varianten soll nur Folgendes angeführt werden. Bei den Reptilien und Amphibien sind die Lungen rundliche, oft sehr lang gestreckte Säcke, die lose in der allgemeinen Rumpfhöhle liegen, überzogen von dem Bauchfell. Bei den Säugethieren sind sie (mit dem Herz) in die Brusthöhle consignirt, die von der Bauchhöhle durch das Zwerchfell getrennt ist; sie liegen der Wandung derselben ganz dicht an, von eigenen serösen Säcken, den Lungenfellern, überzogen.

Hiervon unterscheiden sich die Lungen der Vögel in mehrfacher Beziehung. Erstens sind sie nur an ihrer ventralen Fläche vom Bauchfell überzogen, an der dorsalen ziemlich fest an die Brustwand angeheftet und zwischen die als senkrechte Leisten weit nach innen vorspringenden Rippen hineingefügt. Ferner unterscheidet man zweierlei lufthaltige Räume, die eigentliche Lunge und die Luftsäcke, welche gewissermassen das Ende der Lunge vorstellen, da der Hauptbronchus, nachdem er die Aeste für die Lunge abgegeben, sich in zwei sehr grosse, in der Bauchhöhle liegende Säcke, die Abdominalluftsäcke (Fliegbblasen), öffnet. Die Wandung derselben ist gebaut wie ein seröser Sack und besitzt Fortsätze, welche in den hinteren Theil des Skelets (Beine, Becken, Rumpfwirbelsäule) eintreten und dort die Axe der Knochen durchziehen, so dass diese Knochen überall, statt mit Mark, mit Luft gefüllt sind. Ausser diesen zwei Säcken liegen noch zwei weitere Paare in der Brusthöhle auf der ventralen Fläche der Lunge, ein Paar seitlich am Halse, welches die Knochen der Halswirbelsäule versorgt, und ein unpaarer, zwischen dem Gabelbein liegender Sack, der die Brustbeine und Knochen der Vordergliedmaassen mit Luft versieht, also im Ganzen neun Luftsäcke. In jeden mündet ein Bronchus mit einer grossen, stets klaffenden Oeffnung (in den unpaaren münden zwei Bronchi, ein rechter und ein linker). Die dadurch bewerkstelligte Pneumaticität der Knochen erstreckt sich bei den guten Fliegern über einen grösseren Theil des Skelets als bei den schlechten.

In Betreff der Luftröhre ist zu erwähnen, dass die Vögel zwei Kehlköpfe, einen oberen und unteren, haben, dass

die Knorpel derselben häufig geschlossene Ringe sind und verknöchern. Die Lungen der Reptilien sind ein Paar wurstförmiger, in der gemeinschaftlichen Rumpfhöhle liegender Säcke von meist ungleicher Grösse und zeigen bei den Schlangen eine ähnliche Zweitheilung in einen eigentlichen Lungenabschnitt von alveolarem Bau und in einen glattwandigen, einen einfachen Luftsack darstellenden Endtheil, der aber jederseits nur einfach und auch nicht so ausgebreitet und weit verzweigt ist, wie die Flugblasen der Vögel, offenbar aber den Abdominalluftsäcken letzterer homolog ist.

### § 186.

Durch lokale, einseitige Erweiterung oder Aussackung des Darms entsteht der Kropf (ingluvies) der Vögel, der besonders umfanglich bei Körnerfressern und Raubvögeln entwickelt ist. Er unterscheidet sich in der Wandstruktur von dem Darmabschnitt, an welchem er sitzt nur dadurch, dass die Ringmuscularis in eine Kreuzmuscularis verwandelt ist.

Ein ähnliches aber viel allgemeineres, durch lokale Ausweitung des Darms entstandenes Organ ist der Magen. Sein Sitz ist wichtig für die Benennung der Darmabschnitte; der vor dem Magen liegende Theil wird Schlund- oder Speiseröhre (oesophagus) genannt, der hinter ihm liegende Abschnitt Darm im engeren Sinn. Der Oesophagus entwickelt nur selten und auch dann nur einzelne, kleine, und zwar acinöse Drüsen. Sein Epithel ist bei Fischen, Vögeln und Säugern ein geschichtetes Plattenepithel, bei vielen Reptilien und Amphibien ein geschichtetes Flimmerepithel.

Der Magen (ventriculus) hat, wie der Kropf und überhaupt derlei Ausweitungsorgane, eine Kreuzmuscularis. Ferner ist seine Schleimhaut durch die Bildung der Magendrüsen ausgezeichnet; dieselben finden sich jedoch meist nicht in der ganzen Ausdehnung des Magens, sondern sehr häufig ist der an die Speiseröhre grenzende Theil (portio cardiaca) mit einem geschichteten Plattenepithel ausschliesslich versehen, und nur die an den Darm anstossende Abtheilung (portio pylorica) trägt Drüsen und ein Cylinderepithel. Oefter ist die portio cardiaca von dem Pylorustheil durch eine ringförmige Einschnürung geschieden (Nager), so dass zwei Magen unterschieden werden; eine weitere Sonderung zeigen uns die zusammengesetzten Mägen der Wiederkäuer und mancher Affen. Bei vielen Vögeln unterscheiden wir einen Drüsenmagen und einen Muskelmagen; der erste besitzt in der Dicke seiner Schleimhaut

zahlreiche gefiederte Schlauchdrüsen, der Muskelmagen eine in zwei starke Muskeln umgewandelte Muscularis (siehe oben) und das Sekret seiner Schlauchdrüsen ist zu einer derben Cuticularschwarte erhärtet.

Die Eintrittsöffnung der Speiseröhre in den Magen heisst Cardia, die Ausfuhröffnung in den Darm Pförtner (pylorus); an letzterer findet sich öfter ein ringförmiger, durch eine Verstärkung der Ringmuscularis gebildeter Wulst, den man die Pförtnerklappe nennt.

### § 187.

Am Anfang des Darms, kurz hinter dem Magen, sitzen bei den Wirbelthieren zwei sehr grosse Darmdrüsen, die Leber und die Bauchspeicheldrüse.

Die Leber entsteht als eine baumförmig verästelte Wucherung der Epithelialis des Darms, deren Ramificationen durch interstitielles Bindegewebe zu einer compacten Masse verkittet sind. Das Eigenthümliche im Bau der Leber ist, dass die letzten Verzweigungen der Drüsen, statt Endbläschen zu entwickeln, zu einem Netzwerk von Schläuchen verschmelzen, die allseitig mit einander communiciren. Dieses Endnetz besteht aus einem Epithelialrohr aus sehr grossen, glycogenhaltigen Zellen, den Leberzellen, die nur einen sehr feinen Intercellulargang zwischen sich lassen; ja bei den Lebern der höheren Thiere geht der röhrige Bau so ganz verloren, dass man nur ein Parenchym aus sehr grossen, polyedrischen Zellen unterscheiden kann, zwischen dem sich ein Netz von Intercellulargängen (Gallencapillaren) und ein Netz von Blutcapillaren so hinzieht, dass diese beiden Capillarnetze sich nirgends berühren, sondern stets durch eine Leberzelle geschieden sind, so wie es Fig. 105 darstellt. Jede Leberzelle hat für die an ihr hinziehenden beiderlei Gefässe halbrinnenförmige Vertiefungen, Figur 105, A. Natürlich passen die Halbrinnen der zwei ein-

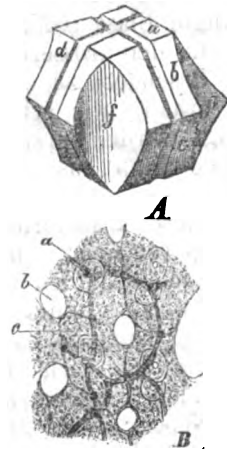


Fig. 105. Leberstruktur (nach Hering). A. eine Leberzelle, schematisch; f. und g. Halbrinnen für die Blutcapillaren, abcd Halbrinnen zur Aufnahme der Gallencapillaren. B. Stückchen eines Leberdurchschnittes, a. das Netz der Gallencapillaren, b. Querschnitte von Blutcapillaren, c. die Conturen der aneinander stossenden Leberzellen.

ander zugewendeten Flächen von zwei Leberzellen genau aufeinander.

Das Netz der Gallencapillaren steht nun in Verbindung mit den zur Abfuhr dienenden Gallengängen, die wie die Ausführungsgänge anderer Drüsen aus einem klein-zelligen Epithelialrohr, einer es einschließenden Bindschicht und bei den stärkeren Gallengängen aus einer, aber meist sehr unvollständigen, Muscularis bestehen. An den stärkeren Gallengängen sitzen ähnlich wie an den stärkeren Bronchien wieder secundäre Organe in Gestalt einfacher, schlauch- oder bläschenförmiger oder zusammengesetzterer Drüsen. Sämmtliche Gallengänge sammeln sich in einen einzigen Ausführungsgang (selten zwei oder mehr), der in den Darm mündet. Bei manchen Thieren, und zwar aus allen Wirbelthierabtheilungen, hängt seitlich an dem Hauptausführungsgang der Leber eine grosse gestielte Blase (Gallenblase), deren Wandung ähnlich gebaut ist wie die der grösseren Gallengänge.

Besonders zu erwähnen sind bei der Leber die Blutgefässe. Sie erhält, wie schon bei der Schilderung des Gefässsystems gesagt wurde, durch eine grosse Vene, die Pfortader, das rückläufige Blut aus dem Darmkanal. Die Pfortader folgt in ihrem Zug genau den Gallengängen und bildet schliesslich wie diese kranzförmige Gefässe um einzelne Partikelchen des Leberparenchyms, die man Leberläppchen nennt. Von diesen Kranzgefässen (den venae interlobulares) entspringt ein Capillarnetz, welches unter Bildung von Maschen, die in der Radialrichtung langgezogen sind, gegen das Centrum des Läppchens hinläuft und sich in die daselbst liegende Wurzel der abführenden Leberven ergiesst.

Neben dieser Zufuhr von Venenblut durch die Pfortader erhält die Leber durch die, übrigens viel schwächere Leberarterie arterielles Blut. Die Verzweigung dieses Gefässes ist im arteriellen Theil von den Pfortaderverzweigungen unabhängig, dagegen erfolgt der Abfluss in die Leberven.

Neuerdings will Pflüger eine ähnliche Verbindung der Leberzellen mit Nervenenden beobachtet haben, wie in den Speicheldrüsen.

Die zweite grössere Darmdrüse ist die Bauchspeicheldrüse (pancreas); sie ist ein sehr umfängliches Organ von ähnlichem Bau wie die Mundspeicheldrüse, mit einem einzigen oder mehreren, in der Nähe des Gallenganges oder sogar gemeinschaftlich mit ihm (Amphibien und einige Säuger) in den Darm einmündenden Ausführungsgängen.



## § 188.

Am hintersten Ende des Darms oder, wie Waldeyer angiebt, aus der Wurzel der dort einmündenden Urniergänge entwickelt sich bei denjenigen Wirbelthieren, deren Wassergefäßsystem (Urnere, siehe oben pag. 145) zur Verkümmernng verurtheilt ist, die Niere, die man im Gegensatz zu der Urnere die bleibende nennt. Sie beginnt als ein anfangs solider, später hohl werdender Zapfen der Darmepithelialis, der die Muscularis vor sich her drängt. Der Zapfen verästelt sich an seiner Spitze (oder auch seitlich) und bildet schliesslich mehrere Büschel sehr langer Drüsenröhrchen, die an ihrem blinden Ende genau so wie die Wasserherzchen der Urnere (siehe oben Fig. 74 auf pag. 146) einen kleinen Gefäßknäuel umwachsen, wobei sich die eine Hälfte des Endbläschens in die andere einstülpt. Interstitielles Bindegewebe vereinigt die Drüsenröhrchen zu einer von einer bindegewebigen Kapsel zusammengehaltenen Masse, die entweder vollständig compact oder von groblappigem Bau ist. Innerhalb dieser Masse verlaufen die Drüsenröhrchen, so wie es Fig. 106 angiebt, zunächst gerade gestreckt, bilden dann nach vorgängiger Schlängelung und erheblicher Diczuzunahme (Schaltstück) eine lange, rückläufige Schlinge und knäueln sich zum Schluss noch einmal. Diese Verlaufsrichtung bedingt in einer Niere zweierlei schon für das blosse Auge unterscheidbare Substanzen, Markschiicht, in welcher die Kanälchen gestreckt liegen, und Rindenschicht, welche den aufgeknäuelten Theil und die Endbläschen (glomeruli malphigiani) enthält. Da wo die Harnröhrchen in den gemeinschaftlichen Ausführungsgang (Harnleiter) münden, bildet derselbe eine trichterförmige Erweiterung (Nierenbecken), in welche das von den verbundenen Kanälchen hergestellte Nierenparenchym in Gestalt mehrerer konischer Zapfen hineinragt (Nierenpyramiden), auf deren Spitze die Sammelröhrchen münden.

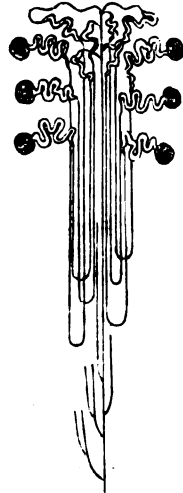


Fig. 106. Schematischer Verlauf der Nierenkanälchen (nach Ludwig).

Bezüglich der Drüsenröhrchen ist anzumerken, dass sie, wie aus Fig. 106 hervorgeht, an bestimmten Stellen ihres Verlaufes verschiedene Dimensionen haben und dem entspricht eine

verschiedene Beschaffenheit ihrer im Allgemeinen aus einer Glas-  
haut und Epithel bestehenden Wand. In den gewundenen Thei-  
len ist das Epithel aus sulzig weichen, unregelmässig geformten,  
sehr trüben Zellen gebildet, die zwischen sich unregelmässige  
Intercellulargänge lassen, so dass man eigentlich von keiner  
Lichtung des Rohrs sprechen kann. In den gestreckten Theilen  
ist dagegen das Epithel hell, die Zellen sind gut abgegrenzt  
und bilden ein regelmässiges Epithelialrohr; der Harnleiter  
ist ein starkes Rohr mit Muscularis und Bindschicht.

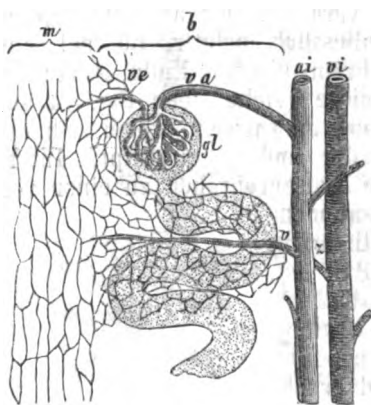


Fig. 107. Blutgefässe der Niere,  
schematisch (nach C. Ludwig).  
m. Raum der gerade verlaufenden,  
b. Raum der geschlängelten Harn-  
kanäle, ai. Arteria, vi. Vena inter-  
lobularis, gl. Glomerulus eines Harn-  
kanälchens, va. Vas afferens, ve.  
Vas efferens, vz. Sammelvenen aus  
den Capillaren.

Charakteristisch für Ur-  
niere und bleibende Niere sind die  
Gefässknäuel (siehe Fig. 107, gl),  
welche in die Endbläschen ein-  
gestülpt sind (mitunter auch in  
die Seitenwand eines Kanals).  
Es sind bipolare, arterielle Wun-  
dernetze mit einem zuführen-  
den (va) (vas afferens) und  
einem abführenden Gefäss (ve)  
(vas efferens), das sich erst  
nachher in eigentliche Capilla-  
ren auflöst.

### § 189.

Bei allen über den Fischen  
stehenden Wirbelthieren knospt  
da, wo der Darm sich mit dem  
Hautmuskelschlauch verbindet,  
an der ventralen Seite eine  
hohl werdende Blase, die mit  
dem Enddarm, beziehungsweise  
der Kloake, communicirt, die  
Allantois. Bei den Batra-  
chiern geschieht dies erst lange  
nach dem Verlassen des Eies  
und sie bleibt dort zeitlebens  
innerhalb der Bauchhöhle als  
ein zur Aufnahme des Harns  
bestimmter Behälter (Harnblase).  
Bei Reptilien, Vögeln und Säu-  
gethieren entsteht sie noch  
während des Eilebens und er-  
reicht eine so beträchtliche  
Grösse, dass sie aus dem zu  
jener Zeit noch offenen Haut-  
nabel als eine langgestielte,  
mit einer klaren Flüssigkeit  
erfüllte Blase herauswächst  
(siehe Fig. 108, pp). Bei den  
höchsten Säugethieren (z. B.  
Mensch) verschwindet der  
ausserhalb des Hautnabels  
liegende Theil sehr frühzeitig,  
bei allen andern aber bildet  
er einen wesentlichen



Fig. 108. Ein 25tägiger Hundeembryo, gerade gestreckt und von der Bauchseite her gesehen (nach Bischoff). a. Nasengruben, b. Augen, c. Unterkiefer, d. Zungenbeinbogen, e. rechtes, f. linkes Herzohr, g. rechte, h. linke Herzkammer, i. Aorta, k. Leber, zwischen ihren beiden Lappen die abgeschnittene Nabelvene, l. Magen, m. Darmachlinge, welche in den Stiel der Nabelblase, n, übergeht, o. Wolff'sche Körper, p. Allantois (zum Theil gezeichnet), q. obere, r. untere Gliedmassen.

Theil der Hülle des Fötus, indem er sich zwischen Amnion und Chorion (siehe entwicklungsgeschichtlichen Theil) ausbreitet. Der Stiel der Blase heisst Harnengang (Harnschnur, Urachus).

Nach der Geburt geht übrigens auch bei den zuletzt erwähnten Thieren der ausserhalb des Hautnabels liegende Theil verloren; der innerhalb der Bauchhöhle liegende Theil des Urachus geht bei Vögeln, Schlangen und vielen andern Reptilien gleichfalls unter, bei den Säugethieren, Schildkröten und mehreren andern Reptilien erhält sich der Basaltheil und erweitert sich zu einer umfanglichen, dreischichtigen, mit ziemlich starker Muscularis versehenen Blase, Harnblase, in deren Wurzeltheil der Harnleiter einmündet. Jene mündet ursprünglich in die Kloake, wo aber diese nachträglich in zwei Röhren

geschieden wird (siehe oben pag. 80), in den gemeinschaftlichen Urogenitalkanal.

Anm. Bei den Vögeln findet sich eine zweite, von der Kloake aus, aber an ihrem dorsalen Umfang, sich entwickelnde, taschenförmige Blase, die Bursa Fabricii, deren Hohlraum mit der Kloake communicirt.

### c) Organe des Perigastriums.

#### § 190.

Wenn wir absehen von dem schon bei der Schilderung des Perigastriums selbst erwähnten Fettkörper der Insekten und von den bei der Lehre von der Schichtung geschilderten serösen Säcken, die wir in gewissem Sinne ebenfalls Organe des Perigastriums nennen könnten, so bleiben als eigentliche Organe des Perigastriums nur die Geschlechtsorgane zu erwähnen.

Bei den Cölenteraten, denen ja das Perigastrium mangelt, verdienen sie selbstverständlich den Namen perigastrische Organe nicht; dort entstehen sie als Knospungsorgane in der Dicke des Perisoms, ohne dass sich genau fixiren liesse, von welcher Schicht die Organbildung ausginge. Sie treten erst bei der Geschlechtsreife als wulstige, solide Zellmassen auf, welche entweder auf der äusseren Oberfläche (öfter in grubigen Vertiefungen oder Taschen wie bei den Hydrozoen, siehe Fig. 45 auf pag. 72) oder auf der innern Oberfläche der Nahrungshöhle (Anthozoen) vorspringen und ihre Produkte (Eier oder Samen), im ersteren Falle direkt nach aussen, im letzteren Falle zunächst in die Nahrungshöhle, entleeren. Bei den Anthozoen sitzen sie in den oben pag. 81 beschriebenen muskulösen Scheidewänden, die in die Nahrungshöhle vorspringen, bei den Quallenfrüchten der Hydrozoen sitzen sie immer in einer den Parameren entsprechenden Zahl an den Verzweigungen der Nahrungshöhle.

#### § 191.

Die Enteraten besitzen auf primärer Entwicklungsstufe nur Keimorgane, von denen die männlichen Hoden (testis, didymis), die weiblichen Eierstöcke (ovarium, oophoron) heissen, während Keimorgane, welche beiderlei Elemente (männliche und weibliche) zugleich produciren, Zwitterorgane genannt werden. Auf sekundärer Organisationsstufe treten zu den Keimorganen Leitungskanäle, die zur Abfuhr oder zeitweiligen Beherbergung der Geschlechtsprodukte dienen — Eileiter (oviduct), Samenleiter (vas deferens).

Die Keimorgane gehören dem Perigastrium an und sind auf niederster primärer Stufe gesonderte Zellmassen (oder Einzelzellen), welche bei der Abhebung des Darmschlauchs vom Hautmuskelschlauch in der das Perigastrium darstellenden Spalte entweder frei, oder angeheftet an irgend einer Stelle auf der Innenfläche des Hautmuskelschlauchs liegen bleiben; in letzterem Falle entweder in Form von compacteren Zellmassen (siehe Fig. 109) oder als epithelartige Ausbreitungen, die aber immer nur umschriebene Stellen einnehmen (Keimepithel Waldeyers), siehe unten Fig. 110. Auf sekundäre Entwicklungsstufe können sich die Keimorgane in zweierlei Weise erheben:

1) In Folge Eintritts der concentrischen Differenzirung und einfachen Auswachsens der anfänglich bestehenden Zellklumpen gestalten sich Drüsenröhren oder Bläschen, in welchen eine Tunica propria von cellularem oder cuticularem Charakter den Zusammenhalt des Ganzen garantirt, während das Centrum entweder, auf niederer Stufe, nur, von einer Zellsorte, den Keimzellen (Hodenzellen oder Eizellen), oder, auf höherer Stufe, von zwei Arten von Zellen eingenommen wird, den eigentlichen im Centrum liegenden Keimzellen und den unter der Tunica propria liegenden, ein förmliches Epithelialrohr herstellenden Epithelzellen. Diese Drüsenröhrchen nennt man bei den weiblichen Organen Ovarialschläuche, bei den männlichen Hoden- oder Samenkanälchen. Sie sind entweder in der Einzahl (oder paarweise) vorhanden, oder es verbindet sich eine Mehrzahl derselben mit einem gemeinschaftlichen Ausführungsgang. In letzterem Fall können die Röhren frei ins Perigastrium hängen, oder sie sind durch interstitielles Bindegewebe zu einem compacten Ganzen verbunden. Bei den Hoden, deren Kanälchen meist sehr lang sind, kommt es dann gewöhnlich noch zur Aufknäuelung und Verästelung; die Gesamtlänge der Kanälchen eines Hodens ist bei den höheren Thieren eine enorme.

2) Eine zweite Art der Drüsenrohrbildung zeigen uns die Eierstöcke der höheren Wirbelthiere (siehe Fig. 110). Das Keimepithel (a), welches auf einer bindegewebigen Grundlage ruht, treibt in dieselbe, ähnlich wie bei der Bildung anderer

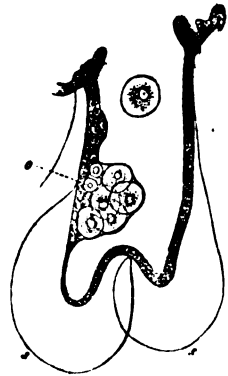


Fig. 109. Weibliches Keimorgan im Fussstummel eines Wurmes (Tomopteria) (nach Gegenbaur). o. Keimzellenlager, ss. äussere Umrisse des Fussstummels,



Fig. 110. Eierstockdurchschnitt von einem neugeborenen Kinde. a. Keimepithel, b. Anlage eines Ovarialschlauches, c. Eier, die noch innerhalb des Keimepithels liegen, d. ein Ovarialschlauch, im Begriff sich in Follikel zu gliedern, e. ein Haufen von Follikeln, f. einzelne Follikel, g. Blutgefässdurchschnitt (nach Waldeyer).

Jedes dieser Fächer besteht aus einer peripherischen Lage kleiner Epithelzellen (b) und im Centrum liegen mehrere grosse Eibildungszellen (a), die mit einander durch eine Art von Conjugation das Ei bilden (siehe hierüber den entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt). Sollen die Eier gelegt werden, so weichen die Scheidewände der Ovarialfächer auseinander. Dies ist das Verhalten bei den Insekten.

Bei den höheren Wirbelthieren treten die Ovarialschläuche zunächst auch auf die tertiäre Organisationsstufe, d. h. sie bilden eine Kette von Ovarialfächern (siehe Fig. 110, d.), deren jedes eine einzige Eizelle enthält; dann tritt aber, als quaternärer Zustand, eine vollständige Abschnürung der Ovarialfächer von einander ein. Jedes dieser Fächer bildet einen kugligen, sogenannten Eifollikel; sie liegen anfangs zu Haufen beisammen (e), schliesslich aber ganz einzeln (f) im interstitiellen Bindegewebe. Bei den Vögeln und Reptilien wächst indessen nur das centrale Ei durch eine vom Follikelepithel ausgehende ernährende Thätigkeit zu der sehr voluminösen Dotterkugel. Bei den Säugethieren treffen

**Drüsen, solide Zellzapfen (b), die sich zu langen Ovarialschläuchen (d) entwickeln.**

Bei den Hodenkanälchen tritt keine weitere Complication ein, allein bei den Ovarialschläuchen vieler Thiere (z. B. Insekten) begegnen wir einer tertiären, und bei den höheren Wirbelthieren sogar noch höheren Organisationsstufen.

Die tertiäre Organisationsstufe besteht in einer Abgliederung des Ovarialschlauchs zu einer Kette von sogenannten Ovarialfächern (siehe Fig. 111, D).



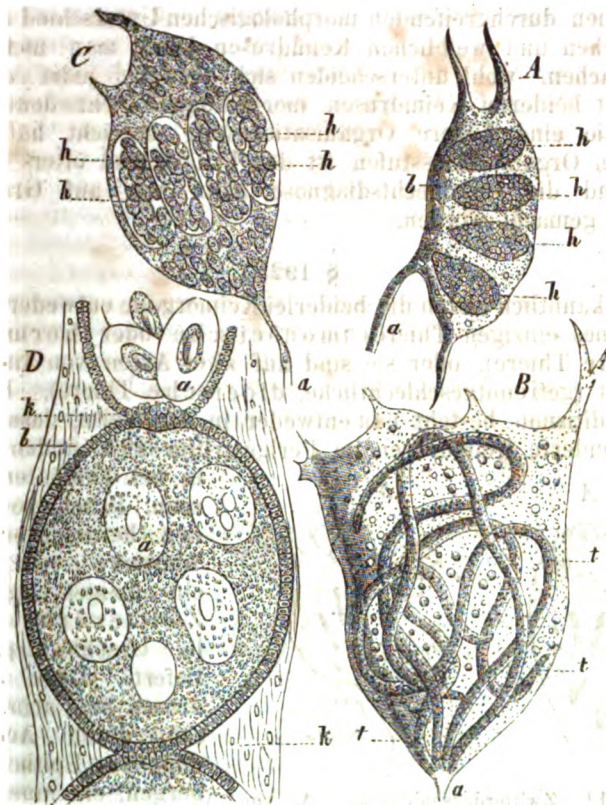


Fig. 111. Geschlechtsdrüsenentwicklung der Schmetterlinge (nach Bessels). A, Hodenanlage einer vierzehn Tage alten Wolfsmilchraupe, hh, die Anlage der vier Hodenschläuche, b, die in den Ausführungsgang (a) sich fortsetzende Umhüllungsmasse. B, Der Hoden einer Spinnerraupe kurz vor der Verpuppung, t, die vier Hodenschläuche, a, der Ausführungsgang. C, die Eierstocksanlage einer Spinnerraupe, hh, die Anlage der vier Ovarialschläuche, a, der Ausführungsgang, der sich in die zellige Umhüllungsmasse fortsetzt. D, ein Stück der ausgebildeten Ovarialröhre der erwachsenen Spinnerraupe mit drei Ovarialfächern, k, Hüllsubstanz, b, Follikelepithel, a, die Eibildungszellen.

wir eine noch höhere, quintäre, Stufe: Eine einseitige Weiterwucherung des Follikelepithels bringt das Ei in eine excentrische Lage, dann bildet sich central ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum von mehrschichtigem Epithel umschlossen, in dessen Dicke inmitten einer höckerigen Stelle (discus proligerus) das Ei liegt. Diese Art Follikel nennt man Graaf'schen Follikel.

Einen durchgreifenden morphologischen Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Keimdrüsen kann man nicht namhaft machen, wohl unterscheiden sich aber bei jeder einzelnen Thierart beiderlei Keimdrüsen morphologisch sehr deutlich, sobald sie eine höhere Organisationsstufe erreicht haben; auf niederen Organisationsstufen ist der Unterschied öfters sehr gering und die Geschlechtsdiagnose kann nur auf Grund des Inhalts gemacht werden.

### § 192.

Bekanntlich sitzen die beiderlei Keimorgane entweder in dem Leib eines einzigen Thieres (monöcische oder hermaphroditische Thiere), oder sie sind auf zwei Arten von Individuen vertheilt (getrenntgeschlechtliche, diöcische Thiere). Der Hermaphroditismus besteht nun entweder in der Weise, dass zweierlei gesonderte Keimdrüsen im Perigastrium sich finden (so ist

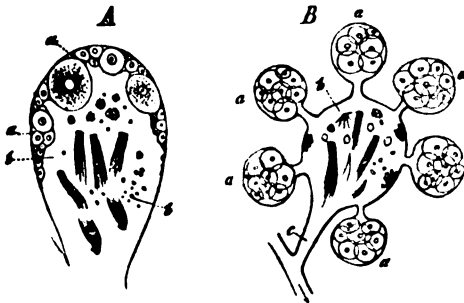


Fig. 112. Zwitterdrüsenbläschen A. von der Gartenschnecke, B. von einer Nacktschnecke (teolidia), a. Eikeimepithel (bei B in Follikel geschieden), b. Samenzellen und schon gebildete Samenfädenbüschel, c. Ausführungsgang (nach Gegenbaur.)

es bei Tunikaten, Bryozoen, Brachiopoden und den hermaphroditischen Würmern), oder so, dass ein einziges Organ, eine Zwitterdrüse, beiderlei Geschlechtsprodukte liefert. Diese Zwitterdrüsen sind acinöse Drüsen, deren Acini ein doppeltes Epithel beherbergen, ein inneres, den Hohlraum des Bläschens zunächst begrenzendes kleinzelliges, und darunter ein grosszelliges (siehe Fig. 112); ersteres besteht aus den Hodenzellen, das letztere ist Eikeimepithel. Bei der Geschlechtsreife lösen sich zuerst die kleinen Zellen zu Samenflüssigkeit auf, dann beginnt die Eibildung in dem grosszelligen Epithel.

Bei den getrennt geschlechtlichen Thieren sind zwei Fälle zu unterscheiden:

1) Dasselbe Organ, welches in dem einen Individuum weibliches Keimorgan ist, ist im andern männliches, beiderlei Organe sind also homolog. Diesen Fall hielt man bis vor kurzem eigentlich für die Regel, jetzt hat aber Waldeyer wenigstens für



die Wirbelthiere als vielleicht allgemeine Regel Folgendes nachgewiesen:

2) Diese Thiere (auch der Mensch) sind ursprünglich Hermaphroditen, bei denen jedes Individuum mit einem Eikeimepithel und mit einem dem Wassergefäßsystem frühzeitig sich affiliirenden (nach Waldeyer sogar aus ihm hervorknospenden), aus Röhren bestehenden männlichen Organ versehen ist. Die Trennung der Geschlechter kommt indessen dadurch zu Stande, dass bei der Weiterentwicklung entweder die männliche, oder die weibliche Keimanlage verkümmert, während die andere sich fort entwickelt. Einige Fische (Serranus) sind jedoch vollkommene, bleibende Hermaphroditen unter den Wirbelthieren.

Durch Waldeyers Entdeckung ist natürlich die Vermuthung nahe gelegt, es möchte auch der erstere Fall bei sorgfältiger Prüfung der Entwicklungsvorgänge noch weitere Einschränkungen erfahren.

### § 193.

Auf primärer Entwicklungsstufe der Geschlechtsorgane, wo Ei- und Samenleiter als gesonderte Organe fehlen, findet zweierlei statt:

a) Die Keimorgane entleeren ihre Produkte ins Perigastrium; diese kommen entweder dort einfach zur Entwicklung und durchbrechen später das Perisom des dann meist zu Grunde gehenden Mutterthieres (pädogenetische Gallmücken, Ammenschläuche der Cercarien etc.), oder sie verlassen das Perigastrium unter Benutzung von Oeffnungen des Hautmuskelschlauchs, die auch sonstigen Zwecken, z. B. der Wasserzufuhr (siehe oben Wassergefäßsystem), dienen (Bryozoen, Ophiuren, viele Fische. Diese Oeffnung heisst dann Genitalporus oder Porus excretorius.

b) Die Keimorgane heften sich bald an den Hautmuskelschlauch, bald an das Ende des Darmschlauchs an, und erhalten eine direkte Oeffnung nach aussen; der Basaltheil zieht sich dann mitunter in eine kurze Röhre aus (siehe Fig. 102 pag. 223); so ist es bei vielen niederen Wirbellosen und bei vielen Fischen.

Davon wohl zu unterscheiden sind die besonderen Abfuhrorgane, welche auf sekundärer Entwicklungsstufe zu den Keimorganen hinzutreten und so die Bildung eines complicirteren Organapparates bewirken. Allerdings muss gesagt werden, dass es Fälle genug gibt, in welchen es schwierig ist, zu unterscheiden, ob der oben unter b) angeführte Fall, oder der so eben erwähnte vorliegt. Mit Hinweglassung solcher zweifelhaften

Fälle, die namentlich in das Bereich der Wirbellosen fallen, beschränken wir uns im folgenden Paragraphen zunächst auf die Schilderung der Vorgänge bei den Wirbelthieren und die Mittheilung des Wesentlichsten aus dem Verhalten der ableitenden Organe bei den Wirbellosen.

§ 194.

Wo bei den männlichen Wirbelthieren eigene Samenleiter vorhanden sind, lehrt uns die Entwicklungsgeschichte, wie schon früher beim Wassergefäßsystem geschildert wurde, dass diese Samenleiter Theile des Wassergefäßsystems sind. Ob die Verbindung zwischen Hoden und Wassergefäßsystem eine nachträgliche ist, oder ob, wie Waldeyer angibt, die Hodenkanälchen Knospungsorgane des Wassergefäßsystems sind, kann natürlich erst durch weitere Forschungen festgestellt werden; nur möchte ich als gegen Waldeyer sprechend die Thatsache anführen, dass bei den meisten Fischen die Hoden zeitlich unabhängig von dem Wassergefäßsystem bleiben. In Verbindung mit der nicht minder feststehenden Thatsache, dass die Entwicklungsphasen der höheren Organismen bleibende Zustände niedriger Stehender desselben Typus wiederholen, spricht dies für die Anschauung derjenigen Embryologen, welche die ursprüngliche Selbständigkeit der Hoden behaupten. Der Urnierengang wird in diesem Falle zum Samenleiter (vas deferens), die Kanälchen der Urniere zum Nebenhoden (Epididymis). Die Samenleiter münden entweder direkt in die Kloake, oder verbinden sich zuerst mit den Ausführungsgängen der bleibenden Niere zu einer gemeinschaftlichen und bei den Säugethieren (Monotremen ausgenommen) auch selbständig auf der Oberfläche des Hautmuskelschlauchs ausmündenden Röhre (Harnröhre).

Dieser Organapparat complicirt sich noch durch folgende Bildungen:

1) Können an den Samenleitern sekundäre Anhangsorgane von Drüsennatur knospen und zwar von mehrerlei Art, z. B. die Samenbläschen (vesiculae seminales), schlauchförmige, meist gewundene Blindsäckchen, und die Vorstehdrüse (Prostata), die ein Ringwulst von einer grossen Anzahl kleinerer, durch Bindegewebe zu einer Masse vereinigter acinöser Drüsen ist.

2) Treten hinzu centrifugale Knospungsorgane des Hautmuskelschlauchs, die äusseren Geschlechtswerkzeuge. Der wesentlichste Theil derselben sind sogenannte Schwellkörper, cylindrische Zapfen mit der schon früher beschriebenen Gefäß-

anordnung im Innern, die an ihrer Basis von Muskeln, den Schwellkörperschnürern, umfasst werden. Entweder findet sich nur ein einziger medianer Schwellkörper (Vögel) oder ein Paar derselben (Schlangen), die jeder für sich in Schwanztaschen liegen, oder ein Paar, die in der Medianlinie des Körpers mit einander randweise vereint sind (Säugethiere). Das so gebildete männliche Begattungsglied (Penis) steht entweder in keiner weiteren anatomischen Verbindung mit dem Urogenitalkanal und ist ein solider, bloß die Adaptirung der beiderlei Geschlechtsöffnungen bei der Begattung sichernder Apparat (Vögel, Reptilien); oder der Urogenitalkanal wächst gleichfalls über die Körperoberfläche in die Höhe, wobei er sich der Rinne zwischen den beiden vereinigten Schwellkörpern (an der caudalen Seite) anschmiegt. Jetzt besteht der Penis aus drei in einem gemeinschaftlichen Ueberzug der Haut steckenden Theilen, den zwei Schwellkörpern und dem Urogenitalkanal, welcher letztere sich selbst mit einem circulären, am vordern Ende zu einer umfanglichen Kappe (glans penis, Eichel) sich ausdehnenden Schwellkörper umgiebt. In der bindegewebigen Scheidewand zwischen den Schwellkörpern entstehen bei manchen Säugern (z. B. Hund und Marder) Knochenplatten oder stielartige Knochen (Penisknochen).

Endlich ist anzumerken, dass bei sehr vielen Säugern, wie beim Menschen, der Hoden seine ursprüngliche Lage an der Dorsalwand des Perigastriums verlässt und durch einen über dem Hüftgelenk sich bildenden, die Muscularis schief durchsetzenden Kanal (Leistenkanal, *canalis inguinalis*) aus der Bauchhöhle heraus unter die äussere Haut gelangt. Letztere dehnt sich zu einem mit starker Muscularis conjunctivae versehenen Sacke (Hodensack, *Scrotum*) aus. Ursprünglich zwei Säcke, ein rechter und ein linker, die durch die mediane Kloakenöffnung getrennt sind, verwachsen sie unter Nahtbildung in der Medianlinie mit einander zu einem einzigen, der jedoch durch eine innere bindegewebige Scheidewand in zwei Fächer geschieden ist. Da der Hoden an seiner Ventralfläche mit dem Bauchfelle verwachsen ist, so stülpt er eine Tasche desselben mit sich in den Hodensack hinaus. Diese Peritonealtasche heisst Scheidenhaut und ihre Höhlung steht entweder zeitlebens oder wie beim Menschen (normal) nur anfangs mit der Peritonealhöhle in Verbindung, um sich später abzuschneiden.

### § 195.

Die Eileiter der höheren Wirbelthiere entwickeln sich im Gegensatz zu den Samenleitern als eigene Ausführungs-

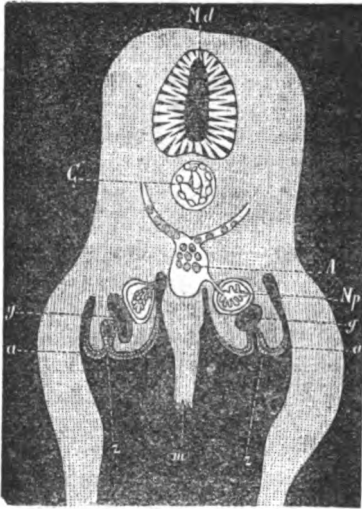


Fig. 113. Querschnitt durch einen neun und neunzig Stunden alten Hühnchenembryo (nach Waldeyer), md. Rückenmarksröhr; C. Chorda dorsalis; A. Aorta, mp. malpighische Gefäßknäuel der Urniere, y. Urnierengang, a. Keimepithel, z. die rinnenförmige Faltung desselben zur Bildung des Müller'schen Ganges, z' derselbe geschlossen, aber noch in Verbindung mit dem Keimepithel, m. Gekrösplatte des Darms.

gänge, deren embryonale Vorstufe der Müller'sche Gang genannt wird. Er entsteht (siehe Fig. 113) dadurch, dass eine Faltung des Eikeimepithels zunächst eine von ihm ausgekleidete Längsrinne (z), dann durch Ueberwachsen und Schliessung der sie begrenzenden Leisten über ihr ein Epithelialrohr (z') bildet, welches am capitalen Ende gegen die Peritonealhöhle offen bleibt, an seinem caudalen Ende dagegen blind geschlossen ist. Dieses letztere Ende wächst jedoch an seiner Spitze fort und durchbohrt entweder den Urnierengang, und zwar bald hoch oben, bald nahe an seinem Caudalende; oder direkt ohne Vermittlung des Urnierengangs die Kloakenwand, um sich in dessen Cavum zu öffnen. Dieser Kanal ist der Eileiter (Oviduct) der Anatomen (s. Fig. 75, o pag. 148). Er steht an seinem capitalen Ende häufig nicht in direkter Verbindung mit dem Eierstock, dann setzt sich nur das den Kanal auskleidende Flimmerepithel auf dem Peritoneum bis an das Ovarium fort, welches letztere

selbst zeitlebens von dem Eikeimepithel (nicht, wie man früher glaubte, vom Bauchfell) bedeckt bleibt. Die trichterförmige Beschaffenheit der Oeffnung des Eileiters und verschiedene Lagerungsverhältnisse bieten jedoch eine gewisse Garantie, dass die durch Platzen des Follikels sich entleerenden Eier in der Regel in den Eileiter hineingelangen.

Auf primärer Entwicklungsstufe ist der Oviduct ein einfaches Rohr, auf sekundärer gliedert er sich in einige Abschnitte: Der capitale behält seine ursprüngliche Beschaffenheit, ein dreischichtiges Rohr mit Flimmerepithel, und führt den Namen Tube. Ein darauf folgender Abschnitt weitet sich bei den Thieren, welche lebendige Junge gebären oder voluminöse Eier

liefern (Vögel, Reptilien), zu einem weiten Schlauche oder Sack, dem Ei- oder Fruchthälter (uterus), aus, der sich durch eine mit schlauchförmigen Drüsen versehene Schleimhaut und eine starke Muscularis von der Tube unterscheidet. Der Fruchthälter mündet nun (Vögel und Reptilien) direkt in die Kloake; wo sich aber, wie bei den Säugern (Monotremen ausgenommen), die Kloake in einen Urogenitalkanal und eine Mastdarmhöhle spaltet, findet die Ausmündung des Uterus in den ersteren statt. Bei den höheren Säugethieren vereinigt sich rechter und linker Uterus theilweise (uterus bicornis), oder ganz in einen einzigen unpaaren Behälter. Der Urogenitalkanal der weiblichen Thiere ist viel weiter als der der männlichen Thiere, behufs Aufnahme des männlichen Begattungsgliedes. Eine halbmondförmige Falte hinter der Vereinigung der Harnröhre mit dem Genitaltheil des Kanals (Jungferhäutchen, Hymenium) begründet eine weitere Sonderung dieses Abschnittes. Der Theil hinter dem Hymenium wird Scheide (Vagina), der nach vorn gelegene Scheidenvorhof genannt.

Der weibliche Genitalapparat wird (aber nur bei den Säugethieren) durch Organe des Hautmuskelschlauchs, äussere Geschlechtstheile, vervollständigt, welche denen der männlichen Thiere vollständig homolog sind, aber meist auf niedriger Entwicklungsstufe stehen bleiben. Dem Penis homolog ist die aus zwei in der Medianlinie verbundenen Schwellkörpern bestehende Clitoris der weiblichen Thiere, die jedoch (einige Affen ausgenommen) viel kürzer ist als beim Männchen und im Scheidenvorhof versteckt liegt. Die Harnröhre setzt sich nie wie beim Männchen auf die Clitoris fort. Dem Hodensack der männlichen Thiere entsprechen die am Scheideneingang (Schamspalte, vulva) liegenden grossen Schamlippen (Labia majora); sie dienen nicht wie beim Manne zur Herbergung der Keimdrüse, sondern es sind flache, nur mit Fettgewebe erfüllte Hautsäcke; die Eierstöcke bleiben im Perigastrium sitzen.

### § 196.

Die Ausführungsgänge der Keimorgane bei den wirbellosen Thieren stehen bei beiden Geschlechtern wohl immer in Continuität mit den Keimdrüsen selbst und entstehen auch gleichzeitig mit ihnen, aber, wie Fig. 111, A u. C lehren, aus einer besondern, die Anlage der Keimschläuche umgebenden bindgewebigen Umhüllungsmasse. Ferner zeigen sie meist dieselben Erscheinungen wie die der Wirbelthiere; einerseits lokale Ausweitungen der Eileiter, die zu längerer Beherbergung der Eier,

namentlich bei den Lebendiggebärenden, dienen (entsprechend dem Uterus der Säuger), dann sekundäre blindsackige oder trüsige Anhangsorgane von mannigfaltiger Bedeutung.

So finden sich bei den weiblichen Geschlechtsorganen der Wirbellosen häufig gestielte Blasen, welche bei der Begattung den Samen des Männchens in sich zu längerer Beherbergung aufnehmen, sogenannte Samentaschen (receptaculum seminis), wie z. B. bei den Insekten (siehe Fig. 114, rs) und den Mollusken.

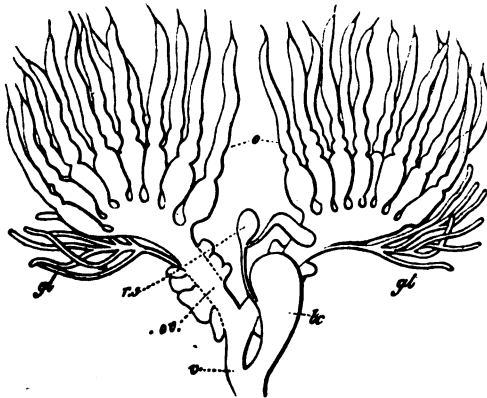


Fig. 114. Weibliche Geschlechtsorgane eines Käfers (*Hydrobius*) (nach Stein). o. Ovarialschläuche, ov. Eileiter mit Drüsentaschen besetzt, v. Scheide, bc. Begattungstasche, rs. Samentasche.

Ein zweites, namentlich den Insekten zukommendes Anhangsorgan der weiblichen Ausführungsgänge ist die zur Aufnahme des männlichen Gliedes dienende Begattungstasche (Bursa copulatrix) (s. Fig. 114, bc). Ein drittes, bei Gliedertieren und Mollusken sehr häufiges Anhangsorgan des weiblichen Apparats sind einfache oder verästelte oder quastenförmige Schlauchdrüsen (Fig. 114, gl.), welche bald Eiweissdrüsen (zur Herstellung

der eiweissigen Umhüllungen), bald einfach accessorisches Drüsen genannt werden, weil ihre Function nicht festgestellt ist. Hierher gehört auch der mit einem Kalkconcrement (Liebespfeil) gefüllte Pfeilsack der Schnecken. Doch sind alle diese Nebenorgane nicht constant.

Die Ausführungsgänge der Hoden sind weniger reich an Anhangsorganen als die Eileiter, doch fehlen sie vielen Insekten nicht, auch kommen an den Samenleitern lokale Ausweitungen zur längeren Herbergung des Samens (Samenblasen) vor; das Wurzelstück zeichnet sich häufig durch grössere Wandstärke aus und wird Ductus ejaculatorius genannt.

Anm. Es ist möglich, dass unter den Anhangsorganen der Ei- und Samenleiter bei den getrennt geschlechtlichen Thieren einzelne später noch als Reste einer hermaphroditischen Anlage (ähnlich wie bei den Wirbelthieren) erkannt werden.

Bei den Zwitterdrüsen findet sich entweder nur ein einfacher Ausführungsgang, oder es bestehen deren zwei, die mitunter dann eine Strecke weit vereinigt laufen, und zwar so, dass beide Hohlkanäle auf dieser Strecke mit einander communiciren (Schnecken).

Aeussere Genitalien sind bei den Wirbellosen sehr häufig, und zwar bei den männlichen Thieren als Begattungsglieder (Penis), die namentlich bei den Käfern sehr gross sind, dann aber auch, bei den weiblichen Thieren, als Legeröhren oder Legebohrer von oft beträchtlicher Länge (Schlupfwespen, viele Orthopteren etc.) In beiden Fällen sind diese Theile bewegliche Organe des Hautmuskelschlauchs.

Ueber Ei und Samen siehe den physiologischen Abschnitt.

#### d) Organe der Systeme.

##### § 197.

Die Organproduction der Systeme steht auf einer viel niedrigeren Stufe als die der Schichten und ist nur bei dem Nervensystem deshalb ausgedehnter, weil gewisse Endorgane desselben in Verbindung mit Organen der Schichten Organapparate von hoher morphologischer Complication und höherem physiologischen Werthe, die Sinnesapparate, bilden. Ueber die Rolle, welche das Luftgefäss- und Nervensystem bei der Metamorphose der Insekten spielt, siehe im entwicklungsgeschichtlichen Theil.

#### a) Organe des Knochensystems.

##### § 198.

Das Knochensystem producirt, wenn wir von den schon genannten Sehnenansätzen und den krankhaften Osteophyten absehen, nur zweierlei Knospungsorgane: Die Knochenzapfen der Hörner und die Geweihe bei den Wiederkäuern. Sie entspringen aus den Stirnbeinen als starke, von einer Beinhaut und der äusseren Haut überzogene Knochenzapfen, die bei den Geweihträgern sich meist noch verästeln. Die Verschiedenheit zwischen Horn und Geweih beruht auf dem verschiedenartigen Verhalten des Hautüberzugs. Bei den Hörnerträgern producirt derselbe die starke, bleibende, sich stetig verdickende Hornscheide; bei den Geweihen ist der Knochenkern von

einer auch das Periost in sich begreifenden, behaarten und sehr gefässreichen Haut (Bast) überzogen. Bei Beendigung des wenige Monate beanspruchenden Wachstums stirbt dieser Ueberzug ab, so dass der Knochenkern nackt zu Tage tritt. Von diesem Augenblick an beginnt in demselben, wie immer wenn ein Knochen des ihn ernährenden Periosts beraubt ist, ein Absterbungsprozess (Necrosis) unter Bildung einer Demarkationslinie zwischen dem todten und lebendigen Theile; dies führt zum jährlichen Geweihabwurf. Die neue Wucherung beginnt auf der Demarkationsfläche des lebendig gebliebenen Stirnzapfens. Bei den Hörnern mangelt dieser jährliche Wechsel.

### β) Organe des Gefässsystems.

#### § 199.

Das Gefässsystem entwickelt folgende Organe:

1) Die Centralorgane (Herzen), die besonders bei dem Blutgefässsystem der höheren Thiere eine bedeutende Organisationshöhe erreichen. Sie entstehen aus lokalen Ausweitungen mit beträchtlicher Diczunahme der Muscularis. Bei den Herzen der Wirbelthiere haben wir es ausserdem noch mit Knickungen des primitiven Rohres zu thun, die der Ausweitung vorangehen und vielleicht sie auch dadurch bedingen, dass der auf die Knickungsstelle wirkende oscillirende Druck der Blutsäule als Wachstumsreiz wirkt. Das Herz der Wirbelthiere geht, wie aus Fig. 66, f pag. 120 und Fig. 68 pag. 124 ersichtlich, aus einem doppelt geknickten Rohr hervor. Die nach hinten convexe Knickung weitet sich zur Herzkammer aus, die kopfwärts convexe zu den Vorkammern. Faltenbildungen auf der innern Oberfläche, an welchen sich Endothel, Conjunctiva und Muscularis betheiligen, führen zur Zerlegung der Herzhöhle in Kammern (siehe Gefässsystem). Ferner sind noch nebst den auch sonst im Gefässsystem vorkommenden Klappen die Papillarmuskeln zu erwähnen, zapfenförmige, in die innere Lichtung vorspringende Auswüchse der Muscularis, von deren Spitze Sehnen entspringen zum Ansatz an bestimmte Herzklappen. Am Blutgefässsystem ist die Bildung der Centralorgane allgemeiner und häufiger als am Lymphgefässsystem, dagegen zeigt das letztere häufig mehrere Herzen, während beim Blutgefässsystem auf höheren Organisationsstufen stets nur ein Herz vorkommt. (Das Schwanzherz der Aale ist die sehr isolirte Erscheinung eines zweiten Centralorgans.) Am Wasser- und Luftgefässsystem finden



sich sehr häufig viele der Segmentzahl entsprechende Centralorgane, die schon früher geschildert wurden.

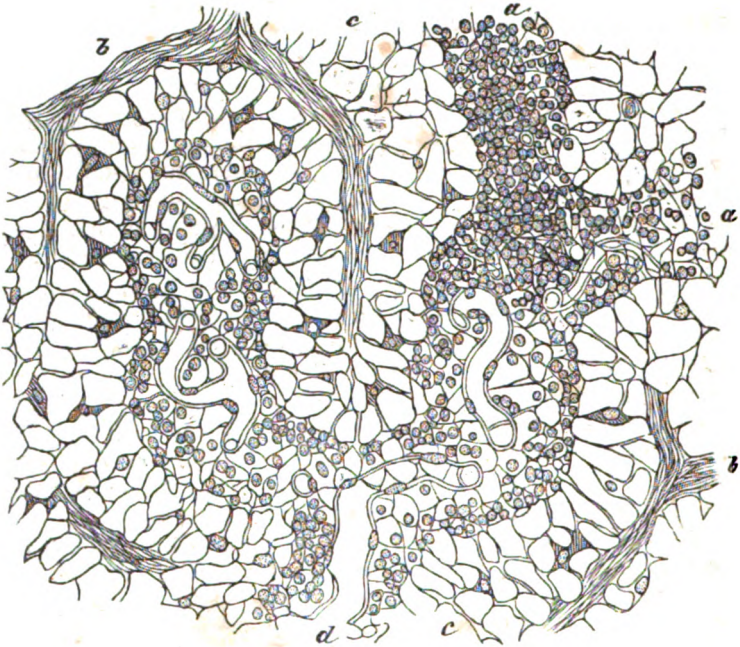
### § 200.

2) Die Klappen, sehr häufige Vorkommnisse im Gefäßsystem der Ernährungsfüssigkeiten. Am constantesten finden sie sich im Herzen, dann in ungemeiner Häufigkeit an dem Lymphgefäßsystem der Säuger. Auch die Venen zeigen (aber nur in den grösseren) Klappenbildungen, während die Arterien entweder gar keine besitzen, oder nur im Aortenstiel, wo sie (namentlich bei vielen Fischen) sehr zahlreich sind. Man unterscheidet zwei Arten von Klappen; die häufigsten sind die Taschenklappen, entstanden aus Falten der innern Gefäßhaut mit nachträglicher Verdickung und Verstärkung des bindegewebigen Antheils. Die Falten stehen so, dass sie eine Tasche bilden, deren Oeffnung nach der Richtung des Blutstroms liegt. Die grossen Taschenklappen an dem Ursprung der Arterien aus dem Herzen heissen Semilunarklappen. Die zweite Klappenart sind die nur im Herzen vorkommenden Segelklappen oder Zipfelklappen. Auch sie sind Faltungen (Duplikaturen) der innern Herzhaut mit Verdickung des conjunktivalen Theils und haben eine dreieckige Gestalt; mit einer Dreieckseite sitzen sie fest auf der Herzfläche, an die zwei andern freien Ränder und an die hintere, der Herzwand zugekehrten Fläche setzen sich die Sehnen der Papillarmuskeln an. Die Zipfelklappen stehen paarweise oder zu drei neben einander an den Oeffnungen zwischen Kammer und Vorkammer des Herzens.

### § 201.

3) Ferner müssen als Organe des Gefäßsystems gewisse Gebilde bezeichnet werden, die man unter dem allgemeinen Namen Drüsen subsummirt hat. Diesen Namen verdienen sie in so fern, als in ihnen eine Canalisirung vorhanden ist; ihre Hohlräume communiciren mit der Lichtung der Gefässe. Schwerlich entstehen sie aber an den Gefässröhren, wie die Darm- und Hautdrüsen, als ursprünglich solide centrifugale Wucherungen der Grenzschicht. Am ausgedehntesten entwickeln sie sich am Lymphgefäßsystem der höheren Wirbelthiere, bekannt unter dem Namen Lymphdrüsen.

Ihre primäre einfachste Form sind die Lymphfollikel, die in der Conjunctiva des Darms einzeln oder haufenweise (Peyer'sche Plaques) liegen. Der Kern derselben ist sogenanntes adenoides Gewebe, d. h. ein Netzwerk sehr feiner, in Essigsäure löslicher



**Fig. 115.** Durchschnitt einer Lymphdrüse (nach v. Recklinghausen.)  
 a. Balkenwerk des adenoiden Gewebes, b. bindegewebige Scheidewände zwischen den von einem Fasernetze durchzogenen, mit c bezeichneten spaltförmigen Lymphräumen, d. ein im Centrum der adenoiden Balken verlaufendes Blutgefäss.

Fasern (siehe Fig. 115, a). Die Keime, welche in die Knotenpunkte da und dort eingebettet sind, lassen vermuthen, dass es ein Netzwerk aus Sternzellen ist. Die Maschenräume sind dicht vollgepfropft mit rundlichen kleinen Zellen. Diese Masse ist durchzogen von Blutkapillaren und auf der Oberfläche umspannen von spaltförmigen Lymphräumen.

Die sekundäre Stufe stellen die eigentlichen Lymphdrüsen dar, von denen Fig. 115 ein Durchschnittsbild giebt. Das adenoides Gewebe a mit den darin eingebetteten Blutgefässen d bildet ein Maschenwerk, dessen natürlich gleichfalls netzförmige Zwischenräume c Lymphspalten sind, die freilich dadurch, dass auch sie von Fasernetzen durchzogen werden, keine freie Lichtung besitzen. Uebrigens ist jede Lymphspalte durch eine stärkere, bindegewebige Scheidewand (Trabekel) b immer in zwei Hälften

geschieden. Man unterscheidet ferner zuführende und abführende Lymphgefässe. Diese Lymphdrüsen, die stellenweise bis über Haselnussgrösse erreichen und namentlich an gewissen Stellen gruppenweise beisammensitzen, sind dann von einer bindegewebigen, mit den Trabekeln in Zusammenhang stehenden, manchmal von glatten Muskelfasern reichlich durchsetzten Bindegeweshülle überzogen. Solche Drüsen finden sich aber nur auf höheren Organisationsstufen und zwar massenweise im Gekröse, an der Wurzel der grösseren Darmorgane, am Halse, in der Leisten- gegend, Achselgrube etc.

Bei den wirbellosen Thieren finden wir keine derartigen Bildungen am Gefässsystem, jedoch ist nicht zu läugnen, dass der aus einem Netzwerk von Zellschläuchen bestehende Fettkörper der Insekten in morphologischer Beziehung etwas ganz ähnliches ist, wie die von den Lymphspalten umgebenen Follikularstränge.

Eine ganz besondere Gefässdrüse, sowohl was den Bau als die beträchtliche Grösse betrifft, ist die Milz der Wirbelthiere. Der Hauptunterschied besteht darin, dass die Milz der Hauptsache nach vom Blutgefässsystem gebildet wird und dadurch in gewisser Beziehung einem Schwellkörper gleicht, indem die Arterien nicht in Capillaren, sondern in ein labyrinthisches Netzwerk von unregelmässig gestalteten weiten Venenräumen sich ergiessen. Diese findet man nicht einfach mit Blut, sondern mit einem Brei von farbigen Blutkörperchen (Milzpulpa) erfüllt, der besonders die buchtigen Seitenerweiterungen des Schwellkörpergewebes einnimmt. Die Wandungen der Schwellkörper Räume, die wir also als Blutgefässwandungen anzusehen haben, bilden natürlich ein netzförmiges Balkenwerk, welches an der Peripherie mit der

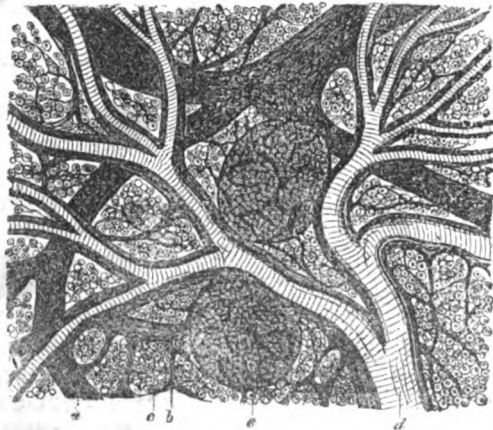


Fig. 116. Schnitt durch die Milz (nach Leydig). a. und b. das bindegewebige, die Schwellkörper Räume umgrenzende Balkenwerk, c. die mit Milzpulpa angefüllten Schwellkörper Räume, d. eine Arterie, e. Malpighisches Körperchen.

straffen Bindegewebskapsel des ganzen Organs fest verbunden ist und reichlich elastische und auch unzweifelhafte muskulöse Elemente enthält. Der zweite, auffallendere Bestandtheil der Milz sind knopfförmige, hirsekorn-grosse Ansammlungen adenoiden Gewebes in der Scheide der Arterien, an denen sie wie seitliche Beeren aufsitzen (malpighische Körperchen) (siehe Fig. 116); wir haben sie wohl als primäre Lymphdrüsen anzusehen, wie denn auch die Milz von einem reichen Lymphgefässnetz durchzogen ist. Die Milz liegt immer in der Nähe des Magens, durch ihre Blutgefässe und das Peritoneum an ihn geheftet.

### § 202.

Die Systeme der Aufenthaltsmedien sind noch ärmer an Organbildung als die der Ernährungsflüssigkeiten und es sind neben den schon früher angeführten Centralorganen derselben (den Luft-, Wasserherzen und Ampullen) allenfalls nur noch die bei den Luftgefässen vieler Insekten vorkommenden Stimmorgane zu erwähnen. Sie bestehen der Hauptsache nach aus frei in die Lichtung des Stigmas vorspringenden plattenartigen Falten der Chitinhaut (siehe Fig. 117, b). Bald ist es nur eine einzige Falte, häufiger sind ein Paar einander gegenüber stehender vorhanden. Funktionell entsprechen sie den Stimmbändern am Kehlkopf höherer Thiere und können durch Muskeln einander so genähert werden, dass die zwischendurch streichende Luft sie in Schwingung versetzen muss. Oefter sitzen sie auf einer starken, das Stigma umsäumenden Chitinleiste (Brummrings) und bei manchen Insekten, z. B. Cicaden, sind noch Resonanzorgane aus Chitinhautduplikaturen vorgelegt. Zum Schluss wären dann allenfalls noch die Apparate zum Verschluss der Tracheen

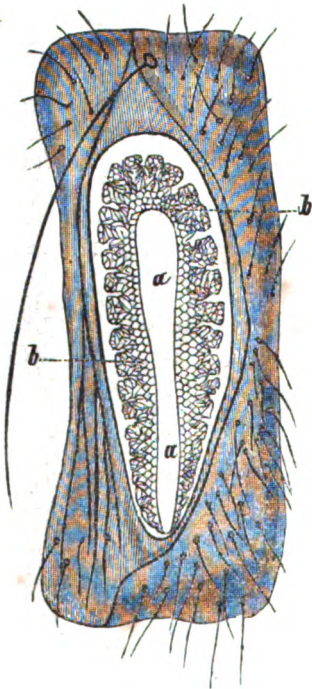


Fig. 117. Stimmorgan der Fliege (nach Landois.)  
a. die Stimmritze, b. die beiden schwingenden Stimmbänder.



zu erwähnen, die von chitinösen, die Trachee umfassenden und durch Muskeln gegen einander beweglichen Verdickungen der Chithinhaut gebildet werden.

### γ. Organe des Nervensystems.

#### § 203.

Das Nervensystem produziert an dreierlei Orten Organe; einmal am Centraltheile, dann an den peripheren Enden, endlich, aber selten, im Verlaufe der Nerven. Die physiologisch unbedeutendsten Nervenorgane sind die Nervenendrüsen, Zellnester, die der Scheide einzelner Ganglien etc. anhängen und bei niederen Thieren sich längs des Ganglienstranges wiederholen. Ob man die Nebennieren der höheren Thiere hinzu rechnen darf oder nicht, steht jedenfalls noch dahin.

Wichtiger sind dagegen die peripherischen Organe, die durch Hinzutreten besonderer Elemente zu den Nervenendzellen oder durch Vereinigungen letzterer entstehen, und die Knospungs- und Abspaltungsorgane der Centraltheile. Wir beschreiben zuerst die peripheren Organe als die einfacheren.

#### § 204.

Die peripheren Organe des Nervensystems liegen mit wenigen Ausnahmen im Hautmuskelschlauch. Die Muscularis enthält nur ein einziges Organ, das überdies von sehr

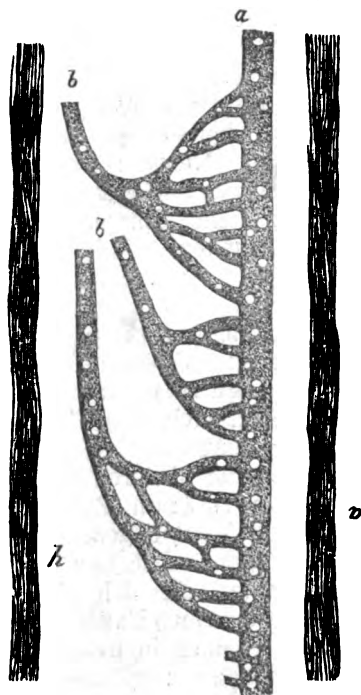


Fig. 118. Durchschnitt durch das Kästchen eines elektrischen Organs vom Mormyrus (nach M. Schulze); v. vordere positive, h hintere negative Seite der bindegewebigen Kästchenwand, a, die elektrische Platte, b, die in sie eintretenden Nerven.

beschränktem Vorkommen ist (bei einigen Fischen, Zitteraal, Zitterrochen, Zitterwels etc.), nämlich das elektrische Organ. Seine Entstehung ist noch nicht ermittelt und es lässt sich nur vermuthen, dass es aus der Muscularis angehörigen Zellen entsteht. Die elektrischen Organe bestehen aus zahlreichen bindegewebigen, schichtweise liegenden Kästchen, die mit einer gallertigen Flüssigkeit erfüllt sind. Auf der einen Wand jedes Kästchens liegt eine protoplasmatische vielkernige Schicht (siehe Fig. 118, a), in welche sich starke Nerven einpflanzen (elektrische Endplatte). Die Lage des Organs ist sehr verschieden; beim Zitterrochen zu beiden Seiten des Kopfes, beim Zitteraal zu beiden Seiten des Schwanzes; beim ersteren stammen die Nerven vom Gehirn, beim letzteren sind es zahlreiche Spinalnerven; beim Zitterwels erhält jedes Organ eine einzige colossale, sich verästelnde Primitivfaser, die aus einer einzigen kolossalen, multipolaren Rückenmarksganglienzelle entspringt. Mehrere Forscher heben mit Recht eine gewisse morphologische Uebereinstimmung der elektrischen Platte mit der motorischen Endplatte der Muskelnerven (siehe oben pag. 39 Fig. 29) hervor.

### § 205.

Die meisten peripheren Organe des Nervensystems liegen in Cutis oder Epidermis und werden ihrer Verrichtung halber Sinnesorgane genannt. Während bei den höheren, dem Menschen näher stehenden Thieren die Deutung dieser Organe nahezu allseitig (ganz freilich auch noch nicht) durchgeführt ist, kann von den niederen Thieren nicht das Gleiche gesagt werden.

Im primären Zustand sind sie blosse Nervenendzellen, die in der Haut liegen. Bei den mit einer Cuticula versehenen Thieren (namentlich den im Wasser lebenden), tritt häufig eine Chitinborste, die sich über die Nervenzelle erhebt (und sich vielleicht um einen Endfaden derselben gebildet hat) hinzu. Diese Organe scheinen in manchen Fällen nur den allgemeinen Namen Tastorgane zu verdienen, bei den Crustaceen hat man aber Gründe dafür, dass gewisse Arten derselben für Schallschwingungen empfindlich sind und nennt sie deshalb Hörhaare (siehe Fig. 119). In engere Beziehung zu dieser Funktion hat Leydig eigenthümliche, meist in Gruppen beisammenliegende Nervenendzellen gebracht, die bei den Luftinsekten an verschiedenen Stellen des Körpers der Chitindecke anliegen. In einzelnen Fällen zeigt letztere eine eigenthümliche Beschaffenheit, welche sie physiologisch als Trommelfell aufzufassen berechtigt; die

Besonderheit dieser Nervenendzellen besteht darin, dass sie in ihrem Innern einen festen, spindelförmigen Körper (Hörstift Leydigs) besitzen. Von den mit einer mehrfach geschichteten Epidermis versehenen Wirbelthieren liegen die Nervenendorgane nur bei den Wassertieren noch in der Epidermis selbst. Sie erscheinen als Gruppen von Nervenendzellen, öfter mit Endfäden versehen, die in grubigen oder kanalartigen Einsenkungen der Epidermis (Schleimkanäle) sitzen; namentlich reich an derartigen, in

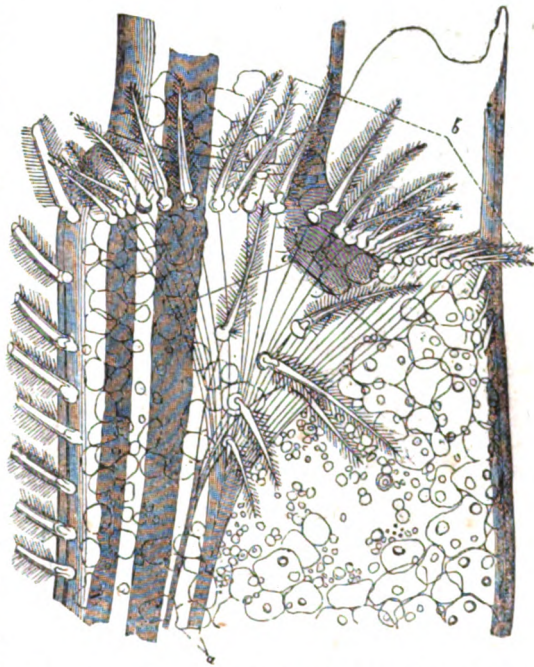


Fig. 119. Hörhaare am Fühlhorn einer Garneele (nach Hensen). a. Nerv, b. die Hörhaare, c. die von den Hörhaaren in den Nerven sich fortsetzenden zarten Chitinfäden.

ihrer Funktion noch räthselhaften Organen ist die Verzweigung des Seitennerven bei Fischen und bei Amphibienlarven. Bei letzteren findet nach der Verwandlung auch eine Umbildung dieser Nervenendorgane zu drüsenähnlicher Beschaffenheit (Leydig) statt. Bei den in der Luft lebenden Wirbelthieren sind die Nervenendorgane in die Spitze der Papillen der Cutis versenkt. Man kennt bis jetzt drei wohlunterschiedene Formen, deren gemeinschaftlicher Charakter darin besteht, dass eine Nervenendzelle von eigenthümlichen bindegewebigen Hüllen umlagert ist. Pacinische Körper nennt man diejenigen, bei denen die Hüllen einen concentrisch zwiebelschaligen Bau besitzen. Bei den Tastkörperchen mangelt die zwiebelschalige Beschaffenheit und zahlreiche, meist der Quere nach verlaufende Zellkerne geben dem Ganzen das Ansehen eines Tannenzapfens. Die dritte Form, die Krauseschen Endkolben, welche vorzugs-

weise in Schleimhäuten, aber auch in der äussern Haut sich finden, stellt wohl nur eine niedrigere Organisationsstufe vor (spärliche Hüllenbildung)

## § 206.

Unter den Endorganen des Nervensystems verlangen einige ein gesonderte Besprechung, weil sie sich bei den höheren

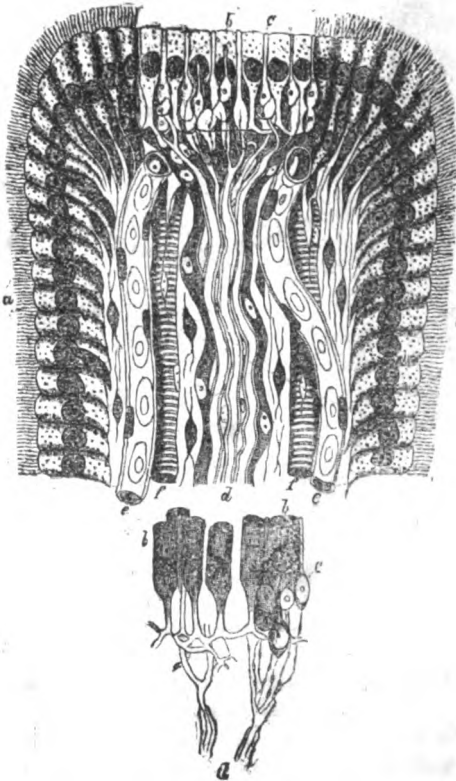


Fig. 120. Senkrechter Schnitt durch die Geschmackspapille eines Frosches, a. einschichtiges Flimmerepithel; b. die Geschmackspalte mit flimmerlosen Cylinderzellen bedeckt, zwischen denen Nervenendzellen stehen (in der untern Figur ist das Verhältniss der letzteren zu den Nervenfasern a deutlicher). d. Nerven, e. Blutgefässe mit Blutkörperchen, f. quergestreifte Muskelfasern.

Thieren zu complizirten Organapparaten erheben; doch gilt dies nicht von allen diesen Organen in gleichem Maasse.

Das Geschmacksorgan verdient auch auf höchster Stufe den Namen Organapparat nicht, ja nicht einmal den Namen Organ. Bei den wirbellosen Thieren ist noch keine morphologische Lokalisation für die Geschmacksfunktion entdeckt worden und selbst bei den Fischen ist es nicht besser. Erst weiter aufwärts finden wir auf der Oberfläche der Zunge eigenthümlich gestaltete Lederhautpapillen von besonderer Grösse und meist, trotz des mehrschichtigen Epithels, über die Körperoberfläche prominirend, die sogenannten Geschmackspapillen. Sie sind bald einfache Papillen (Amphibien), bald Papillae compositae, d. h. mehrere Papillen stehen auf einer gemeinschaftlichen, gleichfalls pro-



minirenden Papille und was sie zu Nervenendorganen stempelt, ist, dass zwischen die gewöhnlichen Epithelialzellen ihres Ueberzuges Nervenendzellen (siehe Figur 120) eingelagert sind, die mit ihren Endstäbchen die ganze Dicke des Epithels durchsetzen. Bei den höheren Wirbelthieren unterscheidet man dreierlei Formen von Geschmackspapillen (filiformes, fungiformes und circumvallatae); die ersteren sind die einfachsten, allgemeinsten, die letzten die complizirtesten, nur in geringer Zahl vorkommenden. Auf den hornigen Zungen der Vögel scheinen besondere Geschmacksorgane zu fehlen.

### § 207.

Eine etwas höhere Organisationsstufe erreicht das Geruchsorgan bei den Wirbelthieren. Bei den Wirbellosen kennen wir mit Sicherheit nichts Homologes oder Analoges; man vermuthet nur, dass dieser Sinn in den Fühlhörnern (wenigstens bei den Insekten) zu suchen sei. Bei den Fischen (wie bei den Embryonen der höheren Thiere) ist das Organ eine grubige Vertiefung der äusseren Haut, deren Oberfläche durch Faltenbildung vergrössert ist. In dem Epithel dieser Riechgruben stecken zwischen gewöhnlichen Epithelzellen besondere, mit Endstäbchen und Endhärchen versehene Nervenzellen (siehe Fig. 28, D pag. 38). Die höhere Organisationsstufe des Organs zeigen die Thiere mit durchbohrtem Gaumen (Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, sowie einige Knorpelfische). Hier ist das Geruchsorgan in das Innere der Nasengänge verlegt, wo das Riechepithel den oberen Abschnitt einnimmt. Von den Reptilien angefangen, erlangen die Faltenbildungen der Riechhaut Stabilität und zwar dadurch, dass sich in der Dicke derselben Knorpel und Knochenlamellen (Nasenmuscheln) entwickeln, die sich mit den knöchernen und knorpeligen Wänden der Nasenhöhle verbinden; gewöhnlich sind es drei Paare an der Aussenwand der Nasenhöhle aufgewachsener Muscheln, von denen aber nur die obere ein Riechepithel besitzt; gegen das Vorderhauptloch hin treten diese Knochenlamellen unter Bildung einer das Vorderhauptloch abschliessenden queren Knochenplatte (Siebbein) zusammen.

Hierzu kommt nun noch dreierlei: Ein durch lokale Wucherung und Faltung entstandenes Organ des Hautmuskelschlauchs, die äussere Nase, an welcher sich auch die Muscularis durch Lieferung besonderer Nasenmuskeln betheiligt; sie dienen zum Verschluss oder Ausweitung der Nasenöffnungen und zur Bewegung der ganzen Nase, wo diese eine stärkere (beim Elephanten, Tapir bis zum Rüssel gediehene) Entwicklung zeigt. Gewöhnlich

kommt es innerhalb der Nasenwände zur Bildung von Knorpeln (Nasenknorpeln).

Das zweite Element ist ein Hirnorgan, die sogenannten Riechkolben, ein Paar kolbiger, gestielter und entweder urspränglich, oder bleibend hohler Knospungsorgane des Hirns, aus dessen apicalem und ventralem Umfange die pinselförmig sich verästelnden Riechnerven entspringen.

Das dritte Element sind Drüsen mehrfacher Art, nämlich innerhalb der Riechhaut schlauchförmige (Bowman'sche) Drüsen, ausserhalb der Riechhaut kleinere acinöse Schleimdrüsen und endlich grössere acinöse, in der Nasenhöhle sich öffnende Drüsen; so findet man bei den Vögeln eine grosse äussere Nasendrüse auf der Stirne, bei den Säugern in der Kieferhöhle gelagert. Wie wir nachher sehen werden, öffnet sich auch der Thränenapparat in den vordersten Theil der Nasenhöhle.

### § 208.

Das Gehörorgan tritt unter den niederen Thieren als morphologisch individualisirtes Gebilde am frühesten bei den Weichthieren (Quallen, Mollusken, Würmer) auf, und zwar als Hörbläschen; bei den Thieren mit hartem Perisom (Stachelhäuter, Gliederfüssler) fehlt es entweder ganz, oder wird nur durch die schon oben § 205. erwähnten Hörhaare (Crustaceen), oder (nach Leydig), bei den Insekten, durch die gleichfalls oben erwähnten zerstreuten Hörzellen repräsentirt; nur bei den heuschreckenartigen Thieren finden sich grössere Anhäufungen von solchen Hörzellen. Die Gehörbläschen der Weichthiere sind hohle Kapseln, deren Wandung aus einer äusseren Cuticularis und einem inneren Nervenepithel (oder einer kernhaltigen Protoplasmaschicht) gebildet wird. In vielen Fällen sieht man dem Epithel steife Borsten aufsitzen. Die Lichtung der Blase ist von einer Flüssigkeit und von einem einzigen grossen oder vielen kleinen kalkigen Concrementen (Hörsteinen) erfüllt. Diese Hörbläschen liegen immer im Perigastrium, entweder direkt auf einem der Ganglien des Schlundrings (meist dem untern Paar) oder es tritt von den letzteren ein ungetheilter Nerv an sie heran, der sich mit der Wandung verbindet.

Bei den Wirbelthieren entsteht der wesentlichste primäre Theil des Gehörorgans, das Labyrinth, als ein centripetales Faltungsorgan der Epidermis, welches sich mit einem vom Gehirn entspringenden unverästelten Nerven, dem Hörnerven, verbindet. Ein Theil der Epithelzellen dieser Hörtasche verwandelt sich in Nervenendzellen mit haarartigen, frei in die Tasche vorragenden

Endborsten von verschiedener Länge. Die Tasche ist sehr tief und steht durch einen Kanal mit der äusseren Oberfläche in Verbindung. Dieses bei Embryonen und manchen Knorpelfischen (Chimära) zu Recht bestehende Verhältniss weicht auf höherer Organisationsstufe einer Abschnürung dieser Hörtasche von ihrem Mutterboden, so dass sie als geschlossener Sack (Labyrinthsäckchen) in der Dicke der Kopfwand erscheint. Von dem Verbindungskanal mit der Oberfläche bleibt oft noch ein Stück als Recessus Labyrinthi (Aquaeductus vestibuli der Säuger) bestehen. Der weitere Prozess besteht in der Gliederung dieses Säckchens und in der Bildung von Knorpel- und später Knochenkapseln (Felsenbein) um dasselbe; die Gliederung ist das Resultat der Knospung von zwei Arten sekundärer Aussackungen. Die eine Art bildet spaltförmige, einer halbkreisförmigen Westentasche vergleichbare Aussackungen — auf niederen Organisationsstufen in ein- bis zweifacher, meist aber dreifacher Anzahl — nach drei verschiedenen Richtungen, nach oben, aussen und hinten, die durch Verwachsung der gegenüberliegenden Wände im Centrum zu halbzirkelförmigen Kanälen werden. Ein vierter eigenartiger Auswuchs des Labyrinthsäckchens besteht (Amphibien) nur aus einer mässig tiefen, halbkugligen Seitentasche; bei Reptilien und Vögeln nimmt er allmählich die Gestalt eines mässig langen, sanft gekrümmten Schlauchs an und endlich bei den Säugern ist er viel länger und schneckenartig in drei bis fünf Windungen aufgerollt. Daher trägt dieser Fortsatz den Namen Schnecke oder Schneckenfortsatz. Diesen vier Fortsätzen gegenüber heisst der ihnen zum Wachsthumsausgang dienende ursprüngliche Hörsack der Vorhof.

Jeder halbzirkelförmige Kanal besitzt an dem Ende seines einen Schenkels eine Auftreibung, Ampulle, das Nervenepithel ist auf diese Stelle beschränkt. Das knöcherne Labyrinth, d. h. die knöcherne oder knorpelige Umhüllung, welche alle Theile des sogenannten häutigen Labyrinths umgiebt, ist überall von dem häutigen Theil durch einen Zwischenraum getrennt, der mit einer Flüssigkeit (Perilymphe) erfüllt ist. Letztere entsteht durch Verflüssigung des dort ursprünglich gelegenen Bindegewebes. An Bogengängen und Vorhof ist dieser Zwischenraum ringsum vorhanden und der häutige Theil des Vorhofs, der sich gewöhnlich in zwei Hörsand enthaltende Säckchen sondert, liegt fast frei in der Perilymphe, nur durch den Nerven gehalten. Anders bei der Schnecke: Hier verbindet sich so, wie es die Querschnittfiguren in Fig. 121 zeigen, der Knochen an zwei einander gegenüberliegenden Stellen mit dem häutigen Schneckenrohr;

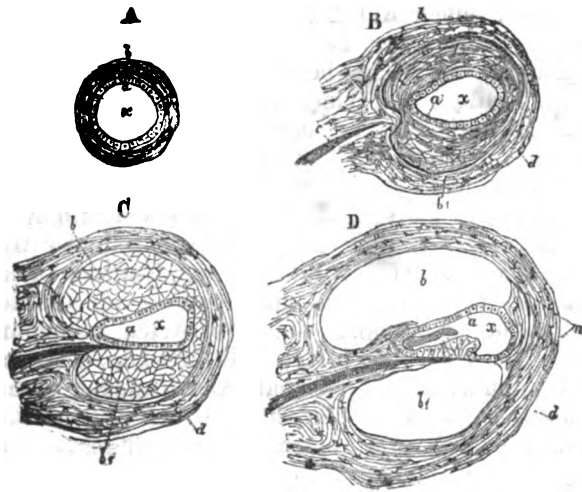


Fig. 121. Entwicklung des Schneckenrohrs im Querschnitt, x. Lichtung des Epithelialrohrs, a. dessen Epithel, b. u. b'. der bindegewebige Theil des Rohrs, der allmählig sich zu Perilymphe verflüssigt und so (D) die Bildung der obern und untern Schnecken-*treppe* veranlasst; c. Nerv, d. der knöcherne Theil der Schnecke. A. Anfangsstadium, D. Endstadium. Schematisch (nach Hasse).

dadurch wird der die Perilymphe enthaltende Raum in zwei oben und unten vom häutigen Schneckenrohr liegende Röhren, b, b', obere und untere Schnecken*treppe* genannt, zerfällt. An dem epithelialen Schneckenrohr bleibt der mit a bezeichnete Theil ein gewöhnliches Epithel, während am unteren Umfang (Fig. D) ein durch das ganze Rohr sich erstreckender Theil zu einem Nervenepithel wird (Hörleiste).

Zu diesem Hauptbestandtheil des Gehörgans treten:

1) Bei Säugern, Vögeln, vielen Sauriern und den Fröschen eine gestielte, von der Rachenschleimhaut aus sich entwickelnde Tasche, das mittlere Ohr, an dem man zwei Theile unterscheidet, den Endsack, die Pauken- oder Trommelhöhle, und den dieselbe mit den Rachenhöhle verbindenden Kanal, die Ohrtrumpete (Tuba Eustachii). Die Veranlassung zur Bildung dieser Tasche bildet die Kiemenspalte zwischen Paukenunterkieferbogen und Zungenbeinbogen; sie entsteht aus dem basalen Ende derselben, indem bei dem randweisen Verwachsen dort eine gegen die Rachenhöhle geöffnete Tasche bleibt.

2) Der bei den Säugethieren, Vögeln und manchen Reptilien sich entwickelnde äussere Gehörgang als Pendant zur

Paukenhöhle; da wo beim Verwachsen der genannten Kiemenspalte innen eine Tasche als Anlage der Paukenhöhle bleibt, erhält sich aussen eine von der äusseren Haut ausgekleidete Tasche, die zum äusseren Gehörgang wird. Beide Taschen sind durch eine dünne Bindegewebslamelle getrennt, die innen von einer Fortsetzung des Rachenepithels, aussen von einer Fortsetzung der Epidermis ausgekleidet ist. Diese Scheidewand heisst Trommelfell. Sie ist abnormerweise manchmal noch von einem feinen Kanal durchbohrt, als Rest der embryonalen Kiemenspalte.

3) Wie früher (pag. 181) geschildert wurde, enthält jeder Kiemenbogen im Embryonalzustand als Axe einen Knorpelstreifen. Von den Knorpelstreifen derjenigen zwei Kiemenbögen (Paukenunterkieferbogen und Zungenbeinbogen), welche die zur Bildung des Trommelfells führende Kiemenspalte begrenzen, wird je das basale Stück losgelöst und gelangt in die Dicke des Trommelfells, wo die Stücke im Wachsthum zurückbleiben und die Gehörknöchelchen bilden. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln findet sich nur ein einziger stabförmiger Fortsatz, die *Columella*. Bei den Säugern finden sich drei miteinander artikulirende Knochen (Hammer, Ambos und Steigbügel), die eine vom Trommelfell aus die Paukenhöhle durchsetzende und mit dem knöchernen Labyrinth verbundene Kette bilden.

4) Die Ohrmuschel, welche sich fast allgemein bei den Säugern, unter den Vögeln nur bei wenigen (Eulen) finden; ist ein Knospungsorgan des Hautmuskelschlauchs, welches sich an dem Umfang der äusseren Gehöröffnung erhebt und im Wesentlichen eine Hautfalte ist, die zwischen ihren beiden Blättern eine Knorpelplatte und einige auf ihr ausstrahlende Muskeln enthält.

### § 209.

Das Sehwerkzeug (Auge) ist auf primärer Organisationsstufe meist das centrale (Kopf-) Ganglion und zwar dadurch, dass es mit einem das Licht absorbirenden Pigmentfleck bedeckt ist. Auf sekundärer Stufe besteht das Auge aus einem Nervenendgebilde, an welchem sich mehr oder weniger deutlich ein Aussenglied von einem Innenglied unterscheiden lässt. Das letztere steht in direkter Verbindung mit einem (meist vom Kopfganglion entspringenden) Nerven, dem Sehnerven, und ist zelliger oder protoplasmatischer Natur. Das Aussenglied, welches wegen seiner vollkommenen Durchsichtigkeit bei den niederen Thieren auch Krystallkegel genannt worden ist, ist dem Innengliede entweder bloß vorgelagert (niedere Thiere), oder in festerer Verbindung

mit ihm (siehe Fig. 28 C, a, b pag. 38) und ist entweder als ein Auswuchs (Endstäbchen des Innengliedes) zu betrachten, oder aus einer oder mehreren seitlich sich zusammenlegenden Zellen (der Epidermis) entstanden. Dieses Nervenendgebilde ist von Pigment eingewickelt, so jedoch, dass der Krystallkegel frei vom Licht getroffen werden kann. Diesem sogenannten einfachen Auge, das bei Mollusken und Gliederthieren entweder allein, oder neben dem folgenden vorkommt, stehen gegenüber

die tertiären, sogenannten zusammengesetzten Augen, bei welchen eine Vielzahl der vorhergenannten einfachen Augen in einer Fläche bei einander liegen; in dieser Vereinigung heissen sie Sehhaute (oder Sehepithel). Wir unterscheiden aber bei ihnen zwei Hauptarten, von denen die erste die niedere, die zweite die höhere Form bildet, nämlich:

a) die convexen Augen; die pyramidal gestalteten Einzelaugen, deren Basis nach aussen, deren Spitze einwärts gewendet ist, legen sich nach hunderten und tausenden zu einer ein Kugelsegment darstellenden Fläche zusammen, sämmtlich überzogen von einer durchsichtigen Chitinhaut, welche in ebenso viele Felder (Facetten) getheilt ist, als Einzelaugen vorhanden sind (facetirte Augen). Diese Facetten sind bald hexangular, bald quadratisch. Das Pigment liegt zwischen den Krystallkegeln und dort sind auch radiär verlaufende contractile Zellen beobachtet worden. Diese Art von Augen finden sich bei den Gliederthieren sehr allgemein, und zwar allein oder neben einigen Einzelaugen, die man dann Punktaugen nennt.

b) Die concaven Augen der Wirbelthiere und Tintenfische tragen diesen Namen nicht deshalb, weil das ganze Auge concav wäre (es ist im Ganzen ebenfalls kuglig), sondern deshalb,

weil die aus den Einzelaugen gebildete Sehhaute ihre concave Fläche dem Licht zuwendet. Dieses Verhältniss ist jedoch ein sekundäres; die primäre Augenblase des Embryo ist ein centrifugales Knospungsorgan der Gehirnblase, welches sich in einen Stiel und eine terminale kuglige Blase sondert. Beide Theile sind anfänglich hohl und communiciren mit den Hirnven-

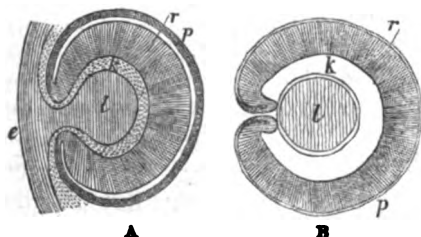


Fig. 122. Entwicklung der sekundären Augenblase (nach Schenk). A. Einstülpungsstadium. B. Abschnürungsstadium. e. Epidermis, l. Linse, c. Optis, k. Glaskörper, r. Retina, p. Choroidea mit Pigmenthaut.

trikeln. Dieser primären Augenblase wächst (siehe Fig. 122, A), und zwar von der Seite her, ein centripetales Knospungsorgan der Haut entgegen; dasselbe besteht aus einem birnförmigen, schliesslich kugligen Zapfen der Epidermis (siehe Fig. 122, l) und einem diesen überziehenden Antheil der Cutis (k). Das Ergebniss ist eine Einstülpung der primären Augenblase, so dass wir jetzt an ihr einen eingestülpten inneren Theil (r) und einen nicht eingestülpten äusseren Theil (p) zu unterscheiden haben; wir nennen sie jetzt die sekundäre Augenblase. Im weiteren Verlauf wird das Hautorgan, so wie es Fig. 122 B darstellt, von seinem Mutterboden abgeschnürt und die sekundäre Augenblase, nachdem sie noch eine Zeitlang eine dem Einstülpungsort entsprechende Spalte (Choroidealspalte in Fig. 122 B, s) besass, zu einer neuerdings kugligen, geschlossenen Blase, an welcher wir als Inhalt das abgeschnürte Hautorgan, als Hülle eine doppelwandige Blase erkennen; das Ganze nennen wir Augapfel (Bulbus), der also seiner Natur nach ein combinirtes Organ ist. Die gleiche seitliche Einstülpung betrifft auch den hohlen Sehnerven, so dass er zuerst zu einer Rinne wird, die sich aber schliesst. Jetzt ist der Sehnerv solid und der sekundäre, aus der Rinne entstandene Kanal enthält nur die Blutgefässstämme, die sich in der Sehnhaut verbreiten.

Von dem den Bulbus füllenden Hautorgan wird der epidermoidale, allmähig excentrisch gegen die Lichtseite des Auges vorrückende Theil (e) zu der Krystalllinse, wobei die Zellen zu lang gestreckten, meridional sich legenden Fasern auswachsen; sie ist bei den Wasserthieren kuglig, bei den Lufthieren eine biconvexe Linse. Der Cutisantheil schwillt an dem der Lichtseite abgewendeten Umfang zu einem grossen, aus gallertigem Bindegewebe bestehenden, glasartig durchsichtigen Gebilde, dem Krystallkörper (corpus vitreum) an, umfasst aber mit einer dünnen Lamelle die ursprünglich in seinem Centrum liegende Linse. Diese die Lichtseite der Linse überziehende Platte heisst Linsenkapsel.

An der Augenblase bildet der eingestülpte innere Theil die Sehnhaut, Nervenhaut (Retina), an der man wieder mehrere Schichten unterscheidet: Die centralste, (deren Elemente siehe Fig. 28, c. pag. 38), besteht aus tangential laufenden Nervenfasern, die äusserste aus einer Schicht äusserst zahlreicher Nervenendzellen (Stäbchenschicht), die an der Spitze die Aussenglieder tragen; die Spitze ist gegen den äusseren Theil der Augenblase gerichtet (also dem Lichte abgewendet). Zwischen diesen beiden Schichten liegen Schichten intermediärer Nervenzellen.

Der äussere Theil der sekundären Augenblase fällt in folgender Weise dem Gesetz der concentrischen Schichtung anheim. In der Peripherie entwickelt sich eine bindegewebige, blutgefässarme, feste Kapsel, die sich über den Sehnerven als dessen Scheide und von ihr in die Dura mater des Gehirns fortsetzt. Nach innen von ihr liegt eine fast nur von Blutgefässen und spärlichem, meist pigmenthaltigem, interstitiellem Bindegewebe gebildete Schicht, Aderhaut (Choroidea), und auf dieser liegt nach innen, anstossend an die Stäbchenschicht der Retina, ein einschichtiges polygonales Plattenepithel, dessen Zellen dicht mit Pigment gefüllt sind (Pigmenthaut).

Alle Schichten der Augenblase erleiden nun eine weitere Differenzirung, indem an der Lichtseite des Bulbus folgende Veränderungen eintreten.

1) Die bindegewebige Augenkapsel wird dort in der Ausdehnung eines kleinen Kugelsegmentes glasartig durchsichtig (Hornhaut), während der Rest derselben (Sclerotica) eine derb-sehnige Beschaffenheit erhält und öfter (Vögel, manche Fische und Reptilien) Knocheneinlagerungen (Sclerotalring) erhält.

2) Alle übrigen Schichten lösen sich im Bereich der Hornhaut von dieser los, einen Zwischenraum lassend, den man vordere Augenkammer nennt. Der abgelöste Theil (Iris oder Regenbogenhaut) erhält (aber öfters erst nach der Geburt) durch Schwund des Gewebes eine centrale Oeffnung (Pupille). Sie unterscheidet sich von dem der Sclerotica anliegenden Theil der Augenhäute in folgender Weise: Einmal hört die Retina schon jenseits der Ablösungsstelle unter allmäliger Dickeabnahme auf und setzt sich nicht auf die Iris fort, die nur von Choroidea und Pigmenthaut gebildet wird. Fürs zweite finden wir in ihr muskulöse Einlagerungen: eine circuläre, die Pupille umziehende Lage (Sphincter pupillae), dann an der Ablösungsstelle der Iris von der Hornhaut einen starken, nach innen prominirenden Muskelring (Ciliarmuskel). Es sind offenbar die Contraktionen dieses Muskels, welche bewirken, dass der ihn hinten überziehende Theil der Aderhaut und Pigmenthaut eine strahlige Faltenbildung (Strahlenkranz, Corona ciliaris) erhält. Ob in der Regenbogenhaut eine dritte muskulöse Einlagerung aus radial verlaufenden Fasern sich befindet, ist noch streitig. Alle diese muskulösen Einlagerungen sind sekundärer Natur (glatte Fasern).

### § 210.

Als accessorische Organe treten zu dem Augapfel folgende Theile:



1) Die Augenmuskeln. Indem die primäre Augenblase die Muskularis durchwächst, stülpt sie einen sich vorn öffnenden Muskeltrichter aus ihr heraus. Derselbe besteht entweder (z. B. beim Pferd) aus zwei Lagen; in diesem Fall bildet die innere einen vollkommen geschlossenen Trichter, der jenseits des Augapfeläquators sich an diesen ansetzt. Oder er besteht nur aus einer, der äusseren, Lage; diese verbindet sich diesseits des Äquators mit dem Augapfel und zerfällt in vier sogenannte gerade und zwei schiefe Augenmuskeln, die mit platten Sehnen sich in die Sclerotica verlieren; ein siebenter dieser Muskeln verbindet sich nicht mit dem Bulbus, sondern strahlt in das obere Augenlid aus.

2) Der Conjunctivalapparat. Er fehlt bei den Fischen meist noch ganz; die äussere Haut zieht sich über den Augapfel hinweg, wobei sie sich verdünnt, in grösserer oder geringerer Ausdehnung fest mit dem Bulbus verwächst und im Bereich der Hornhaut ebenfalls vollkommen durchsichtig wird; dieser Verschiedenheit halber nennt man sie Bindehaut (Conjunctiva). Bei einigen Fischen erhebt sich die Haut im Umkreis des Augapfels unter Faltenbildung zu rudimentären Augenlidern, bei den Amphibien sind sie schon vollkommener, allein erst bei Reptilien, Vögeln und Säugern geschieht Folgendes. Der Raum, in welchem der Augapfel liegt, wird nach unten und aussen vom Gaumenoberkieferbogen begrenzt, nach innen und oben von dem Nasenzwischenkieferbogen. Diesen Raum können wir demnach als die Ecke einer Kiemenspalte betrachten. Die Bindehaut geht am äusseren Augenwinkel in die Gesichtshaut über, am innern in den Theil der Rachenschleimhaut, welcher bei der Trennung des Rachens in Mund und Nasenhöhle der letzteren zufällt. Wenn nun die vordere Spitze des Gaumenunterkieferbogens und der äussere Lappen des Nasenzwischenkieferbogens am innern Augenwinkel sich nähern, so bildet diese letztere Fortsetzung der Bindehaut zur Nasenschleimhaut zuerst eine tiefe Rinne (Augennasenrinne), die in der Folge überbrückt wird. So entsteht ein Kanal, der vom innern Augenwinkel in die Nasenhöhle führt (Thränenkanal). Gleichzeitig erhebt sich die äussere Haut im Umkreis der Bindehaut in Form einer circumlären, oder zweier gesonderten Falten (oberes und unteres Augenlid). Diese wachsen über das Auge hinweg einander entgegen und verwachsen schliesslich miteinander, so dass das Auge einen zweiten Hautüberzug erhält, der aber von ihm durch einen spaltförmigen Raum, den Bindehautsack, getrennt ist; dieser Sack setzt sich am innern Augenwinkel in den Thränenkanal fort.

Hierbei giebt es folgende Modifikationen: a) Die Verwachsung der Augenlider tritt nicht ein (viele Reptilien); b) sie wird eine dauernde, vollständige (Schlangen); in diesem Fall wird die Haut dem Auge gegenüber auch durchsichtig, verwächst aber nicht mit dem Bulbus, sondern der Bindehautsack gestattet eine freie Bewegung des Auges hinter der Haut; c) die Verwachsung der Augenlider löst sich wieder (Vögel und Säuger) nach der Geburt, so dass eine Spalte (die Augenlidspalte) entsteht. In diesem wie im ersten Fall (a) sind die Lider durch einen circumlären Muskelzug zum Verschluss und durch radiale Fasern zur Oeffnung der Lidspalte befähigt. Das Augenlid ist eine Hautduplikatur, deren äussere Platte eine Fortsetzung der Gesichtshaut, deren innere eine Fortsetzung der schleimhautartigen Bindehaut ist.

Bei Vögeln und manchen Kaltblütern bildet sich hinter den Augenlidern am innern Augenwinkel noch eine lidartige Duplikatur der Bindehaut, welche durch Muskeln über den Bulbus herübergezogen werden kann (Nickhaut).

Von den Amphibien aufwärts entwickelt das Epithel der Bindehaut Conglomerate acinöser Drüsen. Das eine, am innern Augenwinkel gelagerte, unter der Nickhaut mündende, ist die Harder'sche Drüse, die am äussern Winkel liegende ist die Thränendrüse. In der Dicke der Augenlider liegt eine Reihe an deren Rand ausmündender, eigen gestalteter Talgdrüsen (Meibom'sche Drüsen).

Die vorliegende Darstellung ergibt, dass der conjunctivale Apparat in ähnlicher Weise aus einer Kiemenspalte hervorgeht, wie mittleres und äusseres Ohr. Der Thränenkanal entspricht der Ohrtrumpete, die Augenlider mit Bindehautsack dem äusseren Ohr.

### § 211.

Was Zahl und Lage der Augen betrifft, so ergeben sich folgende Verschiedenheiten:

Bei den Wirbelthieren liegen sie in der Zweizahl am Kopfe und die Augennerven sind ein Hirnnervenpaar, das dadurch von allen andern sich unterscheidet, dass diese Nerven sich kreuzen (aber nur zum Theil, ein Theil der Fasern bleibt auf derselben Seite). Bei den höheren Wirbellosen ist Zahl und Lage der Augen ebenso, die Nerven stammen vom obern Schlundganglion, aber die Kreuzung mangelt. Unter den Würmern tritt eine Vermehrung der Augen ein, z. B. beim Blutegel auf fünf Paare; bei der Gattung *Polyophthalmus* trägt sogar jedes Segment ein Augenpaar und

bei *Fabricia* sitzen Augen nicht blos am Kopf-, sondern auch am Analende. Bei den kopftragenden Mollusken sitzt ein Augenpaar am Kopf, bei den Acephalen fehlen die Augen, oder es sitzen deren am Mantelrande eine grosse Zahl (Pecten). Unter den Gliederfüsslern besitzen die Spinnen zahlreiche Punktaugen auf dem Rücken des Cephalothorax und bei den Insekten sind öfter neben den zwei facetirten Augen noch einige Punktaugen vorhanden. Bei den Echinodermen sitzen die Augen, wo sie vorhanden sind, einzeln, an den Spitzen der Strahlen bei den Seesternen, an der analen Spitze der Ambulacralen bei den Seeigeln. Aehnlich ist es bei den Quallenfrüchten, wo die an den Rändern der Quallenscheibe liegenden, der Zahl der perigonalen Individuen entsprechenden Randkörper wenigstens zum Theil als Augen gedeutet werden müssen.

### § 212.

Als eine eigentliche Organbildung an den Centraltheilen des Nervensystems sind zu betrachten:

1) Die schon früher erwähnten primären Augenblasen und die Riechkolben (centrifugale Knospungsorgane).

2) Die an dem Gehirn der Wirbelthiere auftretenden, gleichfalls früher (pag. 160) beschriebenen Hirnblasen, in die sich durch Faltungsprozesse zunächst das ganze Gehirn gliedert (Vorderhirn, Mittelhirn, Hinterhirn). Durch weitere Faltungen entstehen an dem Vorderhirn zunächst die Hirnlappen und endlich auf höchster Stufe die Hirnwindungen. Neben diesen nach aussen vorspringenden Faltenbildungen zeigen sich auch centripetale Falten, welche in den Hohlraum des Vorderhirns prominiren. Dahin gehört der Streifenhügel und das Ammonshorn, Bezeichnungen, die von Gestalt und Aussehen dieser Hervorragungen genommen sind. Auch das Hinterhirn (kleine Gehirn) zeigt auf höherer Entwicklungsstufe Faltenbildungen, die in der Quere verlaufen.

3) Endlich entstehen durch Zerspaltung der centralen grauen Masse schon im verlängerten Mark und im Boden der übrigen Hirnabschnitte die grauen Kerne, welche zu bestimmten Nervenursprüngen in Beziehung treten, deren Schilderung uns jedoch hier zu weit führen würde; hierüber sind die speziellen Handbücher nachzusehen.

## II) Lehre von den Individualitäten.

### a) Von den morphologischen Individualitäten.

#### § 213.

Unter dem Worte Individuum hat man ursprünglich diejenige organische Einheit verstanden, mit welcher eine Thier- oder Pflanzenspezies auf der höchsten Stufe ihres Entwicklungsprozesses anlangt. Da man bei Schaffung dieses Namens nur die höheren Thierformen, besonders den Menschen im Auge hatte, so ist die Benennung Individuum — Untheilbares — begreiflich. Allein sobald das Wort auf die gesamte organische Welt angewendet wird, muss zunächst die Vorstellung von der Untheilbarkeit des Individuums vollkommen aufgegeben werden. Die bei den einzelligen Organismen so gewöhnliche Fortpflanzung durch Theilung, die auch bei Cölateraten, Echinodermen und Würmern noch vorkommt, dann die Thatsache, dass viele Thiere unbeschadet ihrer Fortexistenz gewaltsam getheilt werden können (Würmer, Coelenteraten), und endlich die Transplantationsversuche, welche selbst bei den vollkommensten Thieren noch gelingen (Verpflanzung eines Knochens von einem Thier in den Körper eines andern etc.), sind Belege für die Nothwendigkeit dieser Begriffsänderung.

Fortschreitende morphologische Einsicht zeigte weiter auf das unzweifelhafteste, dass die Endform, zu welcher eine Thier- oder Pflanzenspezies am Ende ihrer Entwicklungslaufbahn gelangt, von sehr verschiedenem morphologischen Werthe ist. Wenn wir z. B. die Endformen der höheren Thiere in morphologischem Sinne Individuen nennen, so müssen wir die vieler Coelenteraten und Protenteraten eine Vereinigung von Individuen, eine Individuengesellschaft nennen. Diese morphologische Nichtübereinstimmung der Endformen des Thier- und Pflanzenreichs zwingt uns zunächst, einen höheren morphologischen Namen zu schaffen, der alle Endformen umfasst, mögen sie Individuen oder Vereinigungen solcher sein. Häckel hat hierfür das Wort Bion (Lebensform) geschaffen.

Wollen wir nun weiter klassifiziren, so bereitet uns die Einheit der organischen Natur Schwierigkeiten, welche thatsächlich unüberwindlich sind, eine Erkenntniss jedoch, die für den verständigen Naturforscher keineswegs traurig ist, da die Einheit der Natur wichtiger ist als die Systematik. Zoologen und Botaniker haben sich der Reihe nach mit mehr oder weniger Glück

bemüht, eine durchsichtige Ordnung zu schaffen. Der neueste Versuch von Häckel hat entschieden die Erkenntniß sehr gefördert, doch kann ich nur einen Theil desselben annehmen. Die Natur dieses Werkes als Lehrbuch zwingt mich jedoch, meine Auffassung einfach zu geben, ohne eine Auseinandersetzung und Rechtfertigung meiner übrigens nicht erheblichen Abweichungen von Häckel hinzuzusetzen.

Die Schwierigkeit besteht darin: Die Lebensformen zeigen nicht bloß einfach die Zusammensetzungen, welche wir Individuenvereinigungen nennen, sondern alle möglichen anderen Zusammensetzungen (aus Zellen, aus Schichten, aus Segmenten etc.); wir müssen also zuerst fixiren: Wie unterscheiden sich die zusammengesetzten Individuen von den Individuenvereinigungen?

Den Ausdruck Individuenvereinigung sollte man beschränken 1) auf diejenigen Vereinigungen, welche nach dem Gesetz der Ramifikation erfolgen, wobei die einzelnen Theile durch ihre gleichartige Organisationshöhe den Anspruch auf gleichen morphologischen Werth haben. Dies giebt einen genügenden scharfen Unterschied gegen die mit Knospungsorganen besetzten Thiere, bei denen der Körper auf einer entschieden höheren Organisationsstufe steht als das Organ. Allerdings dürfen wir uns nicht verhehlen, dass der Organisationsunterschied alle Grade durchlaufen kann, so dass zweifelhafte Fälle entstehen müssen, in denen nicht mehr unterschieden werden kann, ob ein mit Organen besetztes Individuum, oder ein aus Stamm und sekundären Individuen gebildeter Individuenstock vorliegt;

2) auf diejenigen linearen Vereinigungen organischer Einheiten, in denen wieder alle Theile die gleiche Organisationshöhe besitzen und der Umstand, dass die Vereinigung eine temporäre, mit Ablösung endigende ist für die Stocknatur spricht. Dass auch hier zweifelhafte Fälle entstehen müssen, nämlich ob Individuenkette, oder ein aus Metameren bestehendes Individuum, ist natürlich. Allein, dass es solche Fälle giebt, ist eben Folge der Einheit der organischen Natur. Dem gegenüber steht das morphologische Einzel-Individuum, für das ich den Namen Individuum beibehalte und das entweder der Theil einer Individuengesellschaft ist oder selbständig lebt. Das Charakteristische an ihm ist: Die wesentlichen, Allen gemeinsamen Bestandtheile desselben stehen in concentrischem Verhältniss zu einander. Die Theile, bei denen dies nicht der Fall ist, haben ungleiche Organisationshöhe und stehen in einem physiologischen Subordinationsverhältniss zueinander (über die

zweifelhaften Fälle gilt hier natürlich dasselbe wie oben). Mit dem Worte Individuum ist aber nichts ausgesagt über die absolute Organisationshöhe. Diese kann bekanntlich sehr verschieden sein und da die Zunahme derselben auf einer Spaltung in immer mehr und höhere morphologische Einheiten, beziehungsweise auf einer Zusammensetzung aus solchen besteht, so müssen wir also, um die morphologische Bezeichnung Individuum mit den morphologischen Einheiten, welche in den früheren Abschnitten geschildert sind, in Einklang zu bringen, noch Einiges anfügen.

Ein Individuum kann sein:

1) Eine Cytode (Wurzelfüßler); viele Wurzelfüßler übrigens sind Individuenvereinigungen.

2) Eine Zelle; alle sogenannten einzelligen Organismen (Unicellulata, z. B. Amöben).

3) Ein Zellenkomplex und damit beginnt eine endlose Mannigfaltigkeit nach Zahl, Ordnung und Verbindungsweise der Zellen, die namentlich gross ist bei den Pflanzen. Bei den Thieren genügt es fast vollständig, die locker geeinigten Zellkomplexe als Vereinigung einzelliger Individuen dem geschichteten Zellkomplex gegenüber zu stellen, dem wir den Rang eines Individuums zugestehen. In weiterer Complication gelangen wir

4) zu den Vereinigungen mehrerer geschichteter Zellkomplexe; diese Vereinigung kann wieder, wie bei derjenigen der Zellen, entweder so erfolgen, dass wir das Ganze eine Individuenvereinigung nennen müssen, oder so, dass es ein Individuum bildet; in letzterem Fall nennen wir den einzelnen Theil ein Segment. Häckel hat nun für beiderlei Vereinigungen den Namen Personen gebraucht und unterscheidet die Individuenvereinigungen als Buschpersonen von den eigentlichen Personen, denen individueller Werth beigelegt werden muss. Dem mag ich nicht beipflichten, der Name Person bleibt passender beschränkt auf die Vereinigungen von individuellem Charakter, d. h. die geschichteten und segmentirten Thierleiber.

Nach dieser einleitenden Auseinandersetzung wenden wir uns zu der Betrachtung der verschiedenen Formen der Individuenvereinigungen.

## § 214.

Die Individuenvereinigungen, gewöhnlich auch Individuenstöcke genannt, entstehen durch folgende genetischen Prozesse:

1) Durch seitliche Knospung (Knospungsstöcke),

also durch denselben Vorgang, welchem auch ein Theil der Organe seine Entstehung verdankt. Dies erklärt, warum es Fälle geben muss, in welchen die Unterscheidung zwischen einem Organ und einer Stockindividualität nicht mehr getroffen werden kann. Die durch seitliche Knospung entstandenen Stöcke zeigen einen Gegensatz von primären und sekundären Individuen. Das primäre Individuum wird die Hauptaxe des Stockes genannt, die sekundären heissen Nebenaxen oder Sprossen, auch giebt es bei öfterer Wiederholung des seitlichen Knospungsprozesses Sprossen von erster, zweiter, dritter Ordnung etc. In diesem Falle müssen wir dann noch diejenigen der letzten Ordnung besonders benennen, und diese heissen wir terminale Individuen. Sind diese terminalen Individualitäten alle gleich beschaffen, so nennen wir einen solchen Stock monomorph (eingestaltig); sind sie dagegen verschieden, so heissen wir den Stock polymorph; dieser Polymorphismus kann sich in dreifacher Weise äussern:

a) Durch verschiedene Organisationshöhe der terminalen Individualitäten; z. B. bei den Einen öffnet sich die Nahrungshöhle nach aussen durch einen apicalen Mund, oder es unterbleibt dies; oder die eine Individualität produziert ein Organ, die andere nicht.

b) Durch blosse Gestaltverschiedenheit, die eine ist cylindrisch, die andere blattförmig etc.

c) Der auffälligste Unterschied entsteht, wenn ein Theil der terminalen Individualitäten ein Compositum ist, gegenüber den anderen einfachen; das bekannteste Beispiel bieten uns die phanerogamen Pflanzen, bei denen die terminale Individualität, das Blatt, durch Zusammenstreten eine höhere componirte Individualität, die Blüthe, erzeugt. Diesen Prozess zeigen uns unter den Thieren zwei Gruppen:

α) Die Hydrozoen (siehe Fig. 123, d); bei vielen Arten derselben treten mehrere im Kreise stehende terminale Individualitäten durch randweise Verwachsung (meist zu vier oder acht) zu einem Pe-

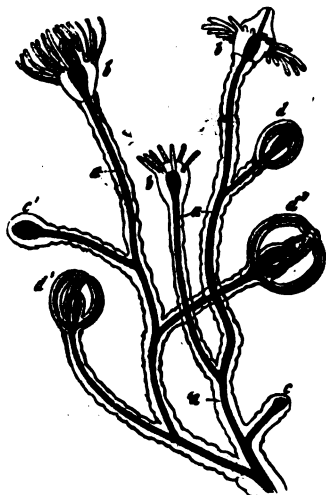


Fig. 123. Stock von *Eudendrium ramosum*, a. primäres Individuum, b. einfache terminale Individuen, c. ein in der Entwicklung begriffenes, d—d'. Quallenfrüchte in der Entwicklung begriffen (nach Gegenbaur).

rignonium zusammen. Eine im Centrum stehende Individualität bleibt frei und übernimmt morphologisch und physiologisch dieselbe Rolle, wie bei einer Pflanzenblüthe Ovarium und Pistille. Diese zusammengesetzte Form der terminalen Individualitäten — ich nenne sie Individuenkreis — verdient auch beim Thierstocke den Namen Blüthe. Bei den Blüthen der Thierstöcke treten ähnliche Verschiedenheiten auf, wie bei denen der Pflanzenstöcke, nämlich geschlechtliche und geschlechtslose Blüthen. Die letzteren bestehen nur aus dem Perigon, die centrale geschlechtliche Individualität mangelt; sie finden sich, wo sie überhaupt vorkommen, (viele Siphonophoren) neben den ersteren an einem und demselben Stocke und sind zuerst nach ihrer Funktion als Schwimglocken bezeichnet worden. Unter den geschlechtlichen Thierblüthen finden wir sowohl solche mit stark entwickeltem Perigon, als auch solche mit verkümmertem bis fehlendem Perigon; bei den letzteren bleibt nun auch gewöhnlich das centrale geschlechtliche Individuum auf niedriger Entwicklungsstufe (ohne Nahrungshöhle und Mundöffnung), die ersteren zeigen dagegen folgende, bei den Pflanzen nicht vorkommende Erscheinungen. Das sexuelle Individuum erlangt mit dem Besitz einer apikalen Mundöffnung eine höhere Organisationsstufe als die Individualitäten des Perigons, dann löst sich die Blüthe vom Stock ab und führt unter Nahrungsaufnahme und Wachsthum ein selbständiges Leben, wird also zum Bion. Diese selbständigen Thierblüthen kannte man lange, bevor ihre Entstehung ermittelt wurde, und als man sie erkannte, fasste man sie als eine der Erscheinungen des Generationswechsels auf. Dass darin eine andere Auffassung Platz greifen muss, wird der entwicklungsgeschichtliche Theil lehren; hier sei nur bemerkt, dass man vor Erkenntniss des wahren Sachverhalts diesen selbständigen Thierblüthen den Namen Quallen (Medusae) gab. Jetzt nennt man sie Quallen- oder Medusenfrüchte und für den zu ihrer Bildung führenden Prozess habe ich den Namen Anthogenesis (Blüthenbildung) schon früher vorgeschlagen.

β) Die Anthogenesis scheint mir aber noch eine andere Thiergruppe zu zeigen, in deren Betreff man bisher anderen Anschauungen huldigte, nämlich diejenigen Echinodermen, deren geschlechtliche Endform an einer Larve knospt. Diese Larve trägt alle Charaktere eines Protenteraten und verhält sich zu dem an ihm knospenden Echinoderm gerade so, wie der Hydrozoenstock zu den an ihm knospenden Quallenfrüchten, mit dem Unterschied, dass die Larve kein Stock, sondern ein Individuum ist; dann,



dass sie (vielleicht mit Ausnahme einiger Seesterne) nur eine einzige Blüthe produziert; ferner, dass in der Regel nach Bildung des Echinoderms die Larve noch vor der Ablösung desselben zu Grunde geht, weil das Echinoderm, dessen Knospung vom Perigastrium ausgeht, erstens den Hautmuskelschlauch der Larve durchbricht, und zweitens den Magen derselben annectirt, sie also der Möglichkeit der Fortexistenz beraubt. Dadurch, dass sie aber bei einigen Seesternen nach der Loslösung fortlebt, wird dargethan, dass die Zusammenstellung der Echinodermbildung und der Quallenfruchtbildung einiges Recht für sich in Anspruch nehmen darf. Eine weitere Berechtigung liegt in der morphologischen Uebereinstimmung des Echinoderms mit der Qualle, beide sind Individuenkreise, nur mangelt dem Echinoderm das centrale Individuum, es besteht blos aus den Perigonindividuen, deren jedes selbst geschlechtlich ist. Jedoch selbst dieser Unterschied wird gemildert, wenn wir die Ophiuren und Crinoideen betrachten, bei welchen ein Gegensatz besteht zwischen der centralen Scheibe und den peripheren Armen, die in Bezug auf die Sexualität den gleichen Gegensatz zeigen wie die Quallenfrüchte; denn entweder ist die centrale Individualität geschlechtlich, die perigonale geschlechtlos (Ophiuren, die meisten Quallenfrüchte), oder es ist umgekehrt (Crinoideen und einige Quallenfrüchte). Auch der Einwand ist nicht stichhaltig, dass es Echinodermen giebt, welche sich ohne die Zwischenstufe einer Larve direkt aus dem Ei entwickeln, denn es scheint dies auch bei einigen Quallen vorzukommen. Dies ist so zu deuten: An einem Ende der Reihe stehen Bionten, bei denen der Stock (bezüglich die Larve) über die Blüthe sehr überwiegt (letztere perigonlos und sesshaft bleibt). Von da an beginnt eine zunehmende Präponderanz der Blüthe über den Stock bezüglich die Larve, bis die letztere nur noch die Rolle eines sehr ephemeren Vorkeims spielt und schliesslich aus dem individuellen Entwicklungsgang so ganz eliminirt wird, dass wir vielleicht auch nicht mehr eine Andeutung davon wahrnehmen können. Jedenfalls empfiehlt sich diese Auffassung des Echinoderms schon deshalb, weil die morphologische Uebereinstimmung der Echinodermen und Medusen, der seit lange die Systematik Ausdruck verlieh, auf eine gemeinschaftliche morphogenetische Ursache, die Anthogenesis, zurückgeführt werden kann und damit ein wissenschaftliches Bedürfniss befriedigt wird. Der immer noch bleibende wesentliche Unterschied beider liegt einmal darin, dass bei den Medusen Stock und Blüthe cölenterat sind, bei den Echinodermen Larve und Blüthe enterat; dann darin, dass die Individua-

litäten der Medusen ungegliedert, also vom Organisationswerth eines Segmentes, die der Echinodermen gegliedert, also vom Organisationswerth einer Person sind.

§ 215.

2) Ferner führt zur Stockbildung die unvollständige Quertheilung (Kettenstöcke), also derselbe Prozess, der die Metamerenbildung bewirkt; es müssen deshalb Fälle vorkommen, in welchen es schwierig ist, zwischen einer Metamere und einer Stockindividualität zu unterscheiden. Ein solcher Fall sind die Bandwürmer; was hier mehr für eine Individuenkette spricht, ist erstens der Umstand, dass die Folgestücke in allem und jedem vollständig miteinander übereinstimmen; dann, dass sie

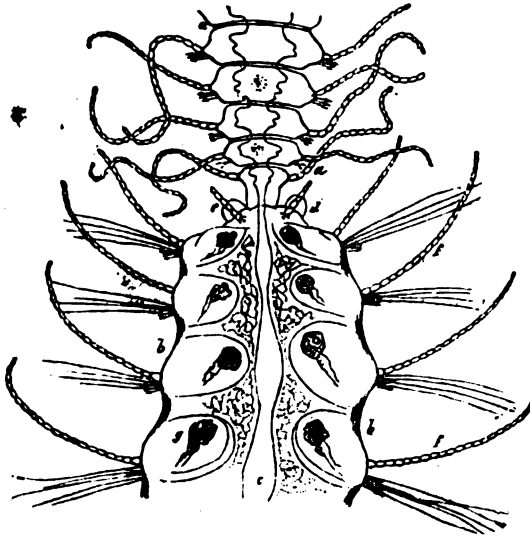


Fig. 124. Quertheilung der *Syllis prolifera*; aa, die Endsegmente des vorderen Individuums, b, die Kopfsegmente des hinteren Individuums, c, Darmschlauch, d, Augen, e, Fühler des Kopfsegmentes, f, Fühler der Rumpfsegmente, g, Wassergefäße.

nach ihrer Ablösung als Proglottiden noch einige Zeit als selbständige Bionten existiren; und endlich der Gegensatz zwischen einer primären Individualität, dem sogenannten Kopfe, welcher den

Wachsthumsausgangspunkt für die Bandwurmkette bildet. Unzweifelhafte Kettenstöcke, und zwar Personenstöcke, zeigen manche Würmer, bei denen ein intercalares Wachstum mit nachträglicher Sonderung die Segmentkette einer Person in zwei Abschnitte theilt (siehe Fig. 124); der vor-

dere erhält durch Ausbildung von Endsegmenten seine Ergänzung, der hintere durch Ausbildung von Kopfsegmenten. Jetzt sind zwei Personen so verbunden, dass der Kopf des einen dem Afterende des andern angewachsen ist. Oefter sind drei, vier bis fünf Personen in dieser Weise verbunden. Diese Stockbildung ist jedoch keine

bleibende, die Personen sind vielmehr zur vollständigen Loslösung bestimmt.

Ganz dasselbe gilt von den Individuenketten, welche einen vorübergehenden Zustand in der Entwicklung der bedecktäugigen Medusen bilden. Das primäre sesshafte, polypenförmige Individuum zeigt eine vom Mundpol gegen den Gegenmundpol hin fortschreitende Metamerenbildung, die darauf beruht, dass das Perisom ringförmige Einkerbungen erhält. Die zwischen den Kerben liegenden Metameren nehmen gegenüber den Ringkerben einen so bedeutenden Querschnitt ein, dass sie eine Kette von gelappten Scheiben darstellen, deren Mittelpunkte nur noch durch eine schmale Substanzbrücke verbunden sind. Endlich löst sich eine Metamere nach der andern los und wird zum geschlechtsreif werdenden Bion, zur Meduse. Man hat diesen Vorgang der Biontenbildung *Strobilisation* genannt.

Anzumerken ist hier, dass die sogenannten Kettensalpen keine Kettenstöcke, entstanden durch Quertheilung, sind, sondern sich durch seitliche Knospung an einem Keimstock bilden, welcher als Organ einer Mutterindividualität anzusehen ist; entweder bleibt der mit sekundären Individualitäten besetzte Keimstock mit den Mutterindividuen zu einem Stock verbunden (*Doliolum*), oder er löst sich ab und die Kette besteht nun aus dem Keimorgan und den sekundären Individuen.

### § 216.

3) Schliesslich führt zur Stockbildung die unvollständige Längstheilung, also derselbe Prozess, der die Parameren erzeugt. Eine Verwechslung mit Parameren ist aber deshalb nicht möglich, weil die Theilung immer eine Zweitheilung ist (bei der Paramerenbildung treten immer mehrere sich kreuzende Schnittebenen auf); dann deshalb, weil die beiden Individualitäten dem gemeinschaftlichen Basaltheil aufsitzen. Diese Form der unvollkommenen Längstheilung nennen wir Gabelung, wenn die Verbindung der Individuen nur durch den gemeinschaftlichen Basaltheil vermittelt ist; *Fasciation* dagegen, wenn die Individualitäten auch seitlich verbunden bleiben (*Hirnkorallen*); zwischen beiden kommen alle möglichen Uebergangsstufen vor. Die *Fasciation* erzeugt fächerförmige, oder, wenn *Fasciation* in mehreren Axen erfolgt, halbkugliche Stöcke; die Gabelung arborescirende Stöcke, die sich aber von den ganz ähnlichen, durch seitliche Knospung entstandenen, dadurch unterscheiden, dass der Gegensatz von primären, sekundären und terminalen Individualitäten mangelt.

## b) Lehre von den biologischen Individualitäten.

## § 217.

Diese setzen sich aus morphologischen Individualitäten (Bionten) zusammen und unterscheiden sich von den letzteren dadurch, dass ihr Zusammenhang kein morphologischer, sondern ein biologischer ist. Doch lässt sich keine ganz scharfe Grenze gegenüber den morphologischen Individualitäten ziehen, wie sofort ersichtlich wird. Die genetischen Prozesse, welchen sie ihre Entstehung verdanken, sind diejenigen, welche man zusammenfassend die Fortpflanzung nennt; siehe darüber den geschichtlichen Theil dieses Handbuchs.

## § 218.

Die primäre biologische Individualität ist das Paar. Sie findet sich nur bei den Thieren mit getrennten Geschlechtern; bei den bisexualen (hermaphroditischen) Thieren fällt diese biologische Individualität mit der morphologischen (dem Bion) zusammen; das Gleiche ist der Fall bei den Individuenstöcken und Ketten, bei welchen der Stock bisexuell ist, nicht aber da, wo die Stöcke geschlechtlich getrennt sind.

In biologischer Beziehung unterscheiden wir:

1) Nach der Zeit;

a) das temporäre Paar; in diesem Falle sind die beiden Geschlechtsträger nur während der Fortpflanzungszeit (Paarungszeit) miteinander in Beziehung, und zwar nur behufs Erhaltung der Gattung, nicht zum Zwecke der Erhaltung des Individuums;

b) das copulirte Paar; die beiden Theile stehen im Verhältniss der Ehe auf Lebensdauer und Zweck der Vereinigung ist hier meist nicht blos die Erhaltung der Gattung, sondern auch noch die des Individuums.

2) Nach der Zahl der sich vereinigenden Individuen;

a) das monogamische Paar, bestehend aus einem Weibchen und einem Männchen;

b) das polygamische Paar, bei welchem das eine Geschlecht durch mehrere Individuen vertreten ist. Der häufigere Fall ist der, bei welchem mehrere Weibchen einem männlichen Thiere gepaart sind; diese stehen dann in dem Verhältniss dauernder Copulation, z. B. Hühnervögel. Beim umgekehrten Verhältniss, bei welchem die Zahl der Männchen überwiegt (viele Fische und Amphibien), besteht meist blos eine temporäre

Vereinigung, nur zum Behuf der Begattung (die Klumpen der Thaufrösche zur Begattungszeit).

3) In morphologischer Beziehung unterscheiden wir

a) das homomorphe Paar, bei welchem Männchen und Weibchen sich nur in Bezug auf die Geschlechtsapparate unterscheiden (primäre Geschlechtscharaktere);

b) das allomorphe Paar, bei welchem die beiden Geschlechter noch durch anderweite Merkmale (sekundäre Geschlechtscharaktere) unterschieden sind. Diese sind sehr mannigfaltiger Natur und beziehen sich auf Differenzen in Form, Farbe, Besitz besonderer Organe (Kämme, Sporen, Geweihe etc.), ferner auf differente Ausbildung bestimmter Organe, Grössenunterschiede und in den extremsten Fällen auf differenter Entwicklungshöhe: Das eine Geschlecht ist verkümmert, oft bis zu einem hohen Grade; diese Verkümmerng betrifft bald das Männchen (besonders bei den niederen Crustaceen, wo häufig das verkümmerte Männchen in eine Art von ectoparasitischem Verhältniss zum Weibchen tritt), bald das Weibchen, wie namentlich bei manchen Schmetterlingen.

Eine weitere Sonderung wird bei dem allomorphen Paar durch zweierlei Verhältnisse hervorgebracht:

α) Das eine Geschlecht, und zwar wie es scheint blos das weibliche, kann durch zwei, sogar drei verschiedene Formen repräsentirt sein, von denen dann öfters nur die eine (seltener beide) von dem Männchen sich durch sekundäre Geschlechtscharaktere unterscheidet. Diesen Fall, der bisher namentlich bei Schmetterlingen entdeckt worden ist, hat man Dimorphismus (resp. Polymorphismus) der Geschlechter genannt.

β) Etwas ähnliches wird dadurch hervorgebracht, dass zu den in das Begattungsverhältniss tretenden zwei Geschlechtern eine dritte sogenannte Ammenform tritt, die zu dem Paar in elterlichem Verhältniss steht. Die Amme erzeugt nämlich, ohne dass es der Begattung zweier Geschlechter bedürfte, oft erst nach mehrfachen Ammengenerationen das geschlechtlich getrennte Paar (Blattläuse, Flohkrebse etc.). Noch weiter complicirt kann die biologische Individualität dadurch werden, dass zwei Ammenformen, eine primäre (Grossamme) und eine sekundäre (Ammen), vorhanden sind (wie bei den Egelwürmern); sogar Fälle von drei Ammenformen (Urgrossamme, Grossamme und Amme) sind beobachtet.

### § 219.

Die sekundäre biologische Individualität ist die Familie. Sie besteht aus einer Vereinigung von Bionten, die im Verhältniss

der Generationsfolge zu einander stehen, also aus Eltern und Nachkommen. Wir unterscheiden:

1) Die acephale (kopflose) Familie, bei welcher alle Individualitäten im Verhältniss der Coordination stehen, und nennen sie Schwarm. Dies ist eine ausserordentlich häufig vorkommende Vereinigung bei niederen und höheren Thieren (viele gesellig lebende Vögel, namentlich Wasservögel, dann Saatkrähen, Webervögel etc., unter den niederen Thieren viele Mollusken, Krebse, Polycistinen etc.). Bekannt sind jene enormen Schwärme von Seethieren (Krebse, Schwimmschnecken, Polycistinen etc.), denen man wegen ihrer oft meilenweiten Ausdehnung den Namen Thierbänke gegeben hat (Austernbank, Korallenbank, das aus Polycistinen gebildete gelbe chinesische Meer etc.), doch sind diese Bänke bald einartig (unispezifisch, von einer Thierart gebildet), bald mehrartig (multispezifisch); die letzteren nennen wir aggregirte Schwärme. Anzumerken ist, dass die Schwärme vieler Insekten, z. B. der Canthariden, Heuschrecken, nicht aus mehreren Generationen bestehen; die Individuen sind zwar von gemeinschaftlicher Abstammung, aber gleichalterig.

2) Die cephal Familie, Herde, Volk, Kette, Rudel etc. genannt. Hierbei steht an der Spitze der Gesellschaft ein Oberhaupt (Leitthier), zu dem alle übrigen im Verhältniss der Subordination stehen; dieses Oberhaupt ist meist ein männliches Thier (Patriarchie), seltener (z. B. Gamsen) ein weibliches (Matriarchie). Bei den cephalen Familien, welche nur für eine Generationsdauer sich bilden und die nur aus Eltern und Kindern bestehen (Rebhühner etc.), ist das Oberhaupt eines der beiden Eltern, bei den dauernden cephalen Familien langlebiger Thiere (Kraniche, Wildgänse, Elephanten etc.), welche mehrere Generationen umfassen, ist das Leitthier theils durch Anciennität, theils auch durch Leistungsfähigkeit zu seiner cephalen Stellung berufen.

### § 220.

Die tertiäre biologische Individualität, die sich aus der sekundären, der Familie, heraus entwickelt, ist der Staat. Der wesentlichste Charakter ist die Arbeittheilung innerhalb der Gesellschaft, der dann häufig auch eine morphologische Differenz entspricht; man nennt diese Theile Stände. Diese Art biologischer Individualität bilden nur gewisse Insekten (Termiten, Ameisen, Bienen etc.) und der Mensch.

Bei der Bildung der Staaten sind zwei Fälle scharf zu sondern:

a) Der Staat entwickelt sich dadurch, dass die aus der Fortpflanzungsthätigkeit entstandene Familie an Kopffzahl zunimmt und sich staatlich gliedert; derartige Staaten nennen wir Generationsstaaten. Die niederste Form derselben ist der sogleich zu erwähnende sexuelle oder Geschlechtsstaat, die höchste, nur beim Menschen vorkommende Form ist der nationale Staat.

b) Der Staat entsteht durch örtlichen Zusammenfluss von Individuen, welche nicht im Verhältnisse näherer Verwandtschaft zueinander stehen und mit mehr oder weniger grossen Differenzen behaftet sind; diese Art von Staat kommt nur beim Menschen vor und wird der aggregirte (internationale) Staat genannt (Amerika, Schweiz).

Die Generationsstaaten sind die natürlicheren, weil das jede Organisation bedingende Verhältniss der Subordination in der Anwesenheit der verschiedenen Altersstufen bereits gegeben ist (Anciennitätsprinzip); bei den aggregirten Staaten ist die Gewinnung einer staatlichen Organisation weit schwieriger, weil die Bestandtheile anfangs durchaus coordinirt sind, das Anciennitätsprinzip über die Familie hinaus aber wirkungslos ist. Bei der Fortentwicklung des aggregirten Staates unterscheiden wir folgende Stadien: a) den bilateralen Staat, Parteistaat (Amerika), machtlos nach aussen, Kampf im Innern, Zwangssituation des Individuums; b) Oligarchie, Herrschaft, ausgeübt zuerst von einer Geldaristokratie, die dann nach dem Vererbungsgesetz übergeht in diejenige Geburtsaristokratie, welche wir das Patriziethum nennen (klassische Republiken, Schweiz); c) erfolgt nicht vorher der Untergang eines solchen Staates, so erreicht er das Stadium der Tyrannis, um dann den Weg allen Fleisches zu gehen.

### § 221.

Dem gegenüber und entschieden höher steht der aus der cephalen Familie heraus sich entwickelnde Generationsstaat, dessen Mitglieder durch Blutsverwandtschaft verbunden sind. Diese Staatenform treffen wir bereits bei den Thieren und wir können sie je nach den Entwicklungsstadien in folgender Weise gliedern:

1) Der sexuelle Staat oder Geschlechtsstaat, zerfällt in zwei Stände, Geschlechtsstand (sexuale Individuen) und Arbeiterstand (ungeschlechtliche Individuen). Der erste Stand besorgt die Erhaltung der Gattung, der zweite die Erhaltung des Individuums. Dieser Staat zeigt folgende Varianten:

a) Der Geschlechtsstand ist der primäre, herrschende Theil, die Arbeiter sind im Verhältniss der Abhängigkeit (manche Ameisen, Hummeln etc.); dieser Zustand geht meist rasch über in das Gegentheil; b) der Arbeiterstand gelangt materiell zur Herrschaft, aber nur in dem Sinne, wie der Herr zum Sklaven seiner Bediensteten wird (Bienen, viele Ameisen).

Ein weiterer Unterschied entsteht a) durch das verschiedene Verhältniss der Geschlechter innerhalb des Geschlechtsstandes, entweder ist nur ein Weibchen vorhanden (Matriarchie, z. B. bei Bienen, Wespen, Hornissen) neben vielen Männchen, oder beide Geschlechter sind vielköpfig; b) durch weitere Sonderung innerhalb des Arbeiterstandes; er gliedert sich in Wehrstand und Nährstand (Soldaten und Arbeiter); diese Form, die wir den Militärstaat nennen, findet sich ausser beim Menschen noch bei Ameisen und Termiten.

2) Der Sklavenstaat ist die sekundäre, höhere Form des Generationstaates und eine Consequenz des Militärstaates, der auf dem Wege der Eroberung sich eine Summe von Individuen einverleibt, welche zu ihm nicht im Verhältniss der näheren Blutsverwandtschaft stehen und die nun nicht, wie bei dem früher geschilderten aggregirten Staate, in das Verhältniss der Coordination treten (und damit ein organisationswidriges Verhältniss schaffen), sondern in das Verhältniss der Subordination (Herrenstand und Sklavenstand). Diese Staatsform sehen wir, ausser beim Menschen, bei mehreren Ameisenarten; besonders bekannt sind die Sklavenstaaten der *Formica rufescens* und *sanguinea*. Anfangs besteht noch innerhalb des Herrenstandes der Gegensatz zwischen Geschlechtsstand und geschlechtslosem Stande; derselbe schwindet und dann verschmilzt dieser Gegensatz mit dem anderen: die Herren sind alle geschlechtlich, die Sklaven ungeschlechtlich. Endlich schwindet auch dieser Gegensatz, die Sklaven werden geschlechtlich und jetzt kann wieder dasselbe eintreten wie beim sexualen Staat, dass der Herrenstand in ein Abhängigkeitsverhältniss zum Sklavenstand gelangt (altes Rom, dann im Sklavenstaat mancher Ameisen).

3) Der Proprietätsstaat ist eine unmittelbare Folge des vorigen. Während das Sklavenmachen eine Einverleibung anderer Individuensummen ist, die noch in ein geschlechtliches Verhältniss zu den Herren treten können, greift der Aneignungstrieb weiter nach Thierarten, bei denen dieses Verhältniss nicht mehr möglich ist — Bildung von Hausthieren, so entstehen die Hirtenstaaten; oder nach Pflanzen — Bildung von Cultur-



**pflanzen, — Agriculturstaaten.** Ueber das Verhältniss des Proprietätsstaates zum Sklavenstaat ist übrigens zu bemerken, dass sie entweder in dem der Alternative stehen, d. h. entweder blosse Sklavenhaltung oder blosse Viehhaltung aufweisen; oder in dem der Combination: Haltung von Sklaven und Vieh. Ausser dem Menschen zeigen uns dieses Verhältniss sehr viele Ameisen. Als Hausvieh fungiren bei ihnen besonders Blattläuse und einige Käferarten (Claviger). Unter diesen Proprietätsthieren unterscheiden wir aber meist zwei Arten, eigentliches Zuchtvieh und geduldete Einsassen (Myrmecophilen), als welche letztere besonders eine grosse Zahl Käfer figurirt. Dieselben leben von den Abfällen und besorgen also die Reinigung der Ansiedelung. Das Verhältniss zu den staatenbildenden Thieren ist bald lockerer, bald inniger. Neuerdings hat man unter den südamerikanischen Ameisen auch noch die andere, beim Menschen so häufige Form des Proprietätsstaates, den **Agriculturstaat** gefunden; diese Staaten bauen kunstgerecht eine Grasart an, von der sie leben, die Samen werden gesät, geordnet, magazinirt, die Felder gebaut und gejätet.

Damit sind wir am Ende dessen angelangt, was die Thierwelt auf dem Gebiete der Staatenbildung leistet. Die Fortentwicklung der staatlichen Organismen, welche die Menschenstaaten darbieten, überschreitet die Aufgabe dieses Handbuchs; nur das sei gesagt, dass die höchste Stufe der staatlichen Organisationsform, die constitutionelle Monarchie, von den **Generationsstaaten** im nationalen Staat erreicht worden ist, während die Aggregation es nur zu den niederen, sogenannten republikanischen und föderativen oder absolutistischen Staatsformen zu bringen vermochte.

#### e) Von den systematischen Individualitäten.

##### § 222.

Die biologischen Individualitäten sind der Ausgangspunkt für die Entwicklung noch höherer Individualitäten, die wir die systematischen nennen, da ein anderer als genealogischer Zusammenhang zwischen den ihr angehörigen Individualitäten nicht besteht, nämlich weder ein morphologischer, noch ein biologischer. Die systematischen Individualitäten bestehen aus einer grösseren, oft sehr grossen Zahl von biologischen Individualitäten und stufen sich in einer unendlichen Nüancirung ab. Früher hielt man dafür, dass die biologischen Individualitäten sich auf dem Wege der Vermehrung durch Fortpflanzung nur bis zu einer

ganz bestimmten systematischen Individualität, der sogenannten Art oder Spezies, entfalten könnten. Man nahm an, für jede solche Art sei auf eine für uns räthselhafte Weise eine biologische Individualität, ein Paar, erschaffen worden und dieses habe sich allmählig auf dem Wege der Fortpflanzung zu einer systematischen Individualität, der Spezies, entfaltet. Diesen unzweifelhaften Irrthum gründlich und wohl für immer beseitigt zu haben, ist nach mehreren niedergekämpften Versuchen früherer Forscher (Lamark, Göthe etc.) das Verdienst Darwins. Jetzt sieht man die Sache so an:

Die biologische Individualität hat die Fähigkeit, sich durch die Fortpflanzung zu entfalten und an Kopfzahl und geographischer Ausdehnung zu gewinnen. Gelingt dies über ein gewisses Maass hinaus, so müssen die später zu besprechenden morphogenetischen Einflüsse zu Differenzirungen führen. Diese Differenzirungen äussern sich zunächst nur in unbedeutenden Modifikationen von Grösse, Entwicklungshöhe des Gesamtindividuums oder einzelner Theile desselben, in Differenzen an Form, Farbe etc., und zwar zeigt sich die eine Summe von biologischen Individualitäten in dieser Beziehung plastischer als die andere. Diese Differenzirungen müssen aber im Laufe der Zeit einen immer grösseren Betrag erreichen, da die Wirkung der morphogenetischen Einflüsse, weil sie continuirlich ist, sich cumulirt. So lange nun diese Differenzirung unter dem Bilde der Fasciation (siehe oben pag. 273) verläuft, sprechen wir nur von einer Variation innerhalb der Summe der biologischen Individualitäten (Varietät). Bilden sich dagegen Gegensätze aus, welche gestatten, diese Summe in zwei oder mehrere, durch keine oder nur spärliche Zwischenformen verbundene Gruppen zu sondern, so nennen wir diese Gruppen systematische Individualitäten. Der erste Grad dieser Sonderung fällt am häufigsten mit einer örtlichen (geographischen) Sonderung zusammen und dies giebt dann die primäre systematische Individualität, die Lokalrasse oder Lokalvarietät. Seltener tritt in der freien Natur eine biologische Sonderung der auf dem gleichen Territorium lebenden Individuen auf, allein künstlich geschieht es bei der Thierzucht und die so entstandene primäre systematische Individualität nennen wir die biologische Rasse. Zwischen den Rassen stösst geschlechtliche Vermischung noch auf keine Hindernisse.

Ist der Gegensatz in den morphogenetischen Einflüssen, welcher diese Differenz erzeugte, ein geringer, und sind die die Rasse beherbergenden Lokalitäten durch keine das Ortsbewegungs-

vermögen des betreffenden Thiers übersteigende Hindernisse getrennt, so bleibt es bei diesem niederen, noch durch spärliche, an den Lokalgrenzen entstehende Zwischenformen verbundenen Divergenzgrade. Stellen sich dagegen der Vermischung der Lokalrassen an der Grenze unüberschreitbare Hindernisse entgegen, oder, wenn dies nicht ausgeschlossen, sind die biologischen Bedingungen dem Gedeihen dieser Zwischenformen hinderlich und ist der Gegensatz in den morphogenetischen Einflüssen ein schroffer, so nimmt die morphologische Differenz zu, es mangeln die Zwischenformen und jetzt tritt die Sonderung in die sekundären systematischen Individualitäten ein, welche wir Art oder Spezies nennen. Das Wesentliche an diesem Divergenzgrade ist, dass die geschlechtliche Vermischung gar nicht mehr, oder nur schwierig möglich. Klar ist aber, dass es zahlreiche Fälle geben wird, wo es unmöglich ist zu entscheiden, ob wir die primäre oder die sekundäre Individualität vor uns haben, und wo wir uns begnügen müssen, Grösse und Natur der Divergenz zu messen; dies gilt ebenso von allen höheren systematischen Individualitäten. Es ist auch nur ein formelles (aber gerade deshalb gerechtfertigtes und durch die Geschichte unserer Wissenschaft sanktionirtes) Bedürfniss, wenn wir von noch höheren systematischen Einheiten sprechen. Eine Summe von Spezies nennen wir ein Genus (Gattung); bei dieser schwindet der lokale Charakter, den die Spezies meist noch sehr entschieden trägt, gewöhnlich ganz. Eine Summe von Gattungen nennen wir eine Familie (die systematische zum Unterschied von der biologischen); mehrere derselben bilden die Ordnung, mehrere Ordnungen die Classe, mehrere Classen den Kreis oder Typus etc. Diese hergebrachten Bezeichnungen reichen aber längst nicht mehr aus, da die genealogische Verästelung eine fast unbegrenzte ist, und die Systematik ist jetzt schon genöthigt, sich der Methode der Stammbaumtafeln zu bedienen und darauf zu verzichten, die verschiedenen Rami- fikationsgrade gesondert zu benennen. (Siehe auch den morphogenetischen und geschichtlichen Abschnitt.)

## 12) Lehre von den organischen Grundformen.

### § 223.

Am besten an das Ende des morphologischen Abschnittes setzen wir die Lehre von den Grundformen der Organismen, welche eben so gut einer rein stereometrischen Betrachtung zu-

gänglich sind wie die Grundformen der anorganischen Individualitäten, der Krystalle. Diese von Bronn, Burmeister und mir angeregte Betrachtungsweise des Thierkörpers ist von Häckel in seiner allgemeinen Morphologie bis in die feineren Details verfolgt und als abgesonderte Disciplin unter dem Namen Promorphologie abgeschieden worden. Wir stellen das Wesentlichste davon hierher, weil die bisher beschriebenen Sonderungen des Thierkörpers uns die Anhaltspunkte für die Axen der organischen Individuen geben.

Vorausgeschickt sei: Der wesentliche Unterschied des organischen Körpers vom Krystall liegt darin, dass beim ersteren meist nur die Axen mit vollständiger Deutlichkeit entwickelt, die Flächen dagegen einmal nicht eben und dann nicht durch Kanten von einander geschieden sind. Man kann also bei ihnen nur von idealen Flächen reden. Bei dem Krystall ist es umgekehrt, hier sind die Flächen real in die Augen springend, die Axen dagegen das mehr Ideale, Abstrahirte. Wir nennen deshalb den anorganischen Krystall einen sechs-, acht-, zwölf- etc. Flächner, die organische Individualität einen  $x$ -Axer.

Nach diesen Gesichtspunkten klassifiziren wir (im Wesentlichen nach Häckel):

### § 224.

- A) Axenlose Thiere (Anaxonia H.), Klumpen, (Bathybius, viele Schwämme etc.).
- B) Axenfeste Thiere (Axonia).
  - I. Gleichaxer; (Homaxonia) und zwar a) Kugeln, wenn jede durch den Mittelpunkt gezogene Axe jeder andern gleich ist; oder b) Polyeder, wenn eine bestimmt begrenzte Zahl von gleichen Axen vorhanden ist. Bei diesen Formen sind alle Theile nur bezogen auf einen gemeinschaftlichen Mittelpunkt.
  - II. Hauptaxer (Protaxonia H.). Hier sind alle Theile bezogen auf eine Mittellinie, die Hauptaxe. Je nachdem nun diese Mittellinie die einzige ist oder nicht, theilt man sie folgendermaassen:
    - 1) Einaxer (Monaxonia); sie zerfallen wieder in:
      - a. gleichpolige (Sphäroid, Cylinder), wenn die Flächen, welche die Axe verbindet, gleich sind (Haplopola, nach Häckel);
      - b. ungleichpolige, wenn die beiden Flächen verschieden sind (Ei, Kegel) (Diplopola, Häckel).
    - 2) Kreuzaxer (Stauraxonia H.). Ausser der die

- Mittellinie bildenden Hauptaxe finden sich noch senkrecht zu ihr stehende, sich kreuzende und unter einander gleiche sekundäre Axen (Kreuzaxen). Die stereometrische Grundform ist die Pyramide und wir haben zu unterscheiden, je nachdem die Flächen, welche die Hauptaxe verbindet, einander gleich oder verschieden sind
- a) gleichpolige Kreuzaxer (St. homopola H.); die stereometrische Form ist die Doppelpyramide;
  - b) ungleichpolige Kreuzaxer (St. heteropola H.), die stereometrische Grundform ist die einfache Pyramide. Während alle vorhergenannten Grundformen nur einzelne Repräsentanten unter den einzelligen, zwei- und dreischichtigen Thieren haben, sind die ungleichpoligen Kreuzaxer durch eine grosse Menge Thierarten repräsentirt, wie z. B. alle Anthozoen, Quallenfrüchte und Echinodermen.

Hauptaxe ist die Linie, welche die Basis der Pyramide mit ihrer Spitze verbindet, und man unterscheidet demnach an ihr einen Basalpol und einen Apicalpol. Da der erstere in der Regel die Mundöffnung des Thieres trägt, so wird er auch Mundpol (P. oralis) und die Basalfläche selbst Mundfläche (area oralis, Peristomium) genannt. Der Apicalpol trägt häufig den After; da jedoch der After bei den Kreuzaxern häufig fehlt, auch öfters aus dem Apicalpol herausrückt, so hat man dann dem von manchen Autoren gebrauchten Ausdruck Afterpol die Bezeichnung Gegenmundpol (P. aboralis) und der Fläche den Namen Gegenmundfläche (Antistomium) geben. Für die Axe selbst ist der Häckel'sche Name Längsaxe sicher nicht zutreffend, da sie nicht immer die längste ist. Auch aus ihrer Lage im Raum lässt sich keine Benennung ableiten, denn sie steht z. B. bei den Hauptaxern senkrecht auf der Wand- oder Haftfläche, und zwar so, dass der Mundpol entweder abwärts gewendet ist (dies trifft sich nur bei den freilebenden Thieren), oder nach aufwärts, wie bei den sesshaften. Bei den nachher zu besprechenden Hauptebnern (Centrepipeda), wo die Axe gleichfalls vorhanden ist, liegt sie wagrecht zur Wandfläche. Man kann sie deshalb nur entweder Mundafteraxe oder primäre Hauptaxe nennen.

Der Ausdruck „sekundäre oder Kreuzaxen“, bezeichnet die bei diesen Thieren vorhandene radiale Segmentirung und man

hat dabei Folgendes zu unterscheiden (siehe hierzu Fig. 52, pag. 86.): 1) Die Kreuzaxen, *a* m, welche zwischen den Parameren liegen; man nennt sie *interradial*, weil die Paramere hier auch Strahl, Radius, genannt wird. 2) Die Kreuzaxen, *b* m, welche in der Antimerenschnittlinie jedes Strahls liegen; sie heissen *radiale Kreuzaxen*. Darauf gründet sich nun ein neuer Unterschied unter den heteropolen Kreuzaxern:

$\alpha$ ) Ist die Zahl der Parameren eine gerade Zahl (4, 6, 8 oder allgemein  $2n$ ), ein Fall, der bei Quallenfrüchten, Anthozoen der gewöhnlichere ist, so ist jede Kreuzaxe entweder *radial* oder *interradial*, ihre beiden Pole also gleichnamig; Häckel nennt sie *isopola*.

$\beta$ ) Ist dagegen die Zahl der Parameren ungerade ( $2n-1$ ) wie bei den meisten Echinodermen (siehe Fig. 52) — die gewöhnlichste ist die Fünffzahl — so ist jede Kreuzaxe zur Hälfte, von *b* bis *m*, *radial*, über die Hauptaxe hinaus, von *m* bis *a*, dagegen *interradial*, ihre beiden Pole sind also ungleichnamig; man nennt sie dann *semiradiale Axen* und die ganze Form *Stauraxonia heteropola anisopola*.

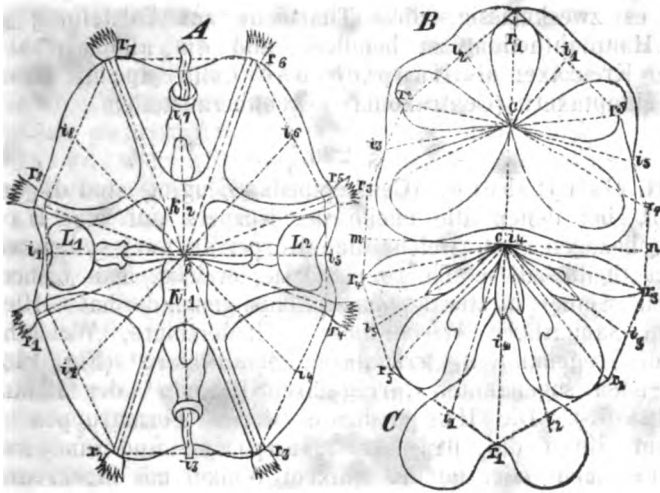
### § 225.

Folgender Umstand bedingt einen weiteren Zerfall der Pyramidenthiere (d. h. der heteropolen Kreuzaxer):

$\alpha$ ) Entweder sind alle Kreuzaxen (*radiale*, *interradiale* und *semiradiale*) einander gleich — *reguläre Pyramide* (*homostaure Kreuzaxer*); hierher gehören alle die streng regulären Strahlthiere, also die meisten Quallenfrüchte, Korallenthiere, Seesterne etc.;

$\beta$ ) oder die Kreuzaxen sind ungleich — *heterostaure Kreuzaxer*, die also einer *irregulären Pyramide* entsprechen, einer Pyramide, deren Basis nicht ein gleichwinkliges Vieleck ist, sondern ein solches, bei dem ein Winkelpaar spitziger, ein rechtwinklig dazu liegendes Paar stumpfer ist, als die übrigen; eine solche Pyramide nennt man eine *zugeschrägte (amphithecte) Pyramide*; siehe Fig. 125, A.

$\alpha\alpha$ . Ist die Seitenzahl dieser Pyramide eine gerade Zahl ( $2n$ ) wie in Fig. 125 A, so kann man sie durch zwei rechtwinklig in der Hauptaxe sich schneidende Ebenen halbiren, so dass jede Hälfte das Spiegelbild der andern ist. Führt man beide Schnitte zugleich aus, so zerfällt die Pyramide in vier Theile, von denen je zwei aneinander liegende symmetrisch sich verhalten, je zwei diametral einander gegenüberliegende congruent sind. Diese Form, welche z. B. die Rippenquallen



**Fig. 125.** Die ganze und halbe amphithecate Pyramide (nach Hackel). **A.** Die ganze amphithecate Pyramide, projectirt auf die Basalfache, darauf eingezeichnet der Grundriss einer Rippenqualle,  $r^1$ – $r^6$  die radialen Kreuzaxen,  $i^1$ – $i^6$  die interradialen Kreuzaxen,  $c$  Projection der Hauptaxe,  $k_1$ ,  $k_2$  zeigt die Lage der einen Halbirungsebene an,  $L_1$ ,  $L_2$  die Lage der andern. **B.** Projection der halben amphithecate Pyramide mit verschobener Spitze,  $c$  darauf eingezeichnet die Contur eines irregularen Seeigels,  $i$ , interradiale,  $r$ , radiale Kreuzaxen. Halbirung blos moglich in der durch  $c$ – $r'$  bezeichneten Ebene. **C.** Projection der halben amphithecate Pyramide, bei der die Spitze der Pyramide  $c$  nicht verschoben ist, darauf eingezeichnet das Schema einer Schmetterlingsbluhe,  $i$ , interradiale,  $r$ , radiale Kreuzaxen.

besitzen, nennen wir eine ganze amphithecate Pyramide und die damit behafteten Organismen *Heterostaura autopola*, weil die beiden Pole der Kreuzaxen auch bei dieser irregularen Pyramide gleichnamig sind;

$\beta\beta$ . hat dagegen die amphithecate Pyramide eine ungerade Seitenzahl (siehe Fig. 125 B u. C), so ist eine Halbirung dieser Pyramide in zwei symmetrische Halfen nur noch in einer, die Hauptaxe aufnehmenden Ebene moglich, die man dann Hauptebene (siehe unten) nennt. Ihre stereometrische Grundform erhalten wir, wenn wir eine amphithecate Pyramide von der doppelten Seitenzahl halbiren, und nennen sie demgemass eine halbe amphithecate Pyramide; naturlich sind auch hier, wie bei der ungeradseitigen regularen Pyramide, die beiden Pole aller Kreuzaxen ungleichnamig (*allopola*). Da bei den *allopola* Heterostauraen mit dem Auftreten einer Hauptebene ein neues Moment fur die Orientirung des Thierkorpers gegeben ist,

so ist es zweckmässig, diese Thatsache zur Aufstellung einer neuen Hauptabtheilung zu benutzen und die allopolen heterostauren Kreuzaxer als Hauptebener (Centrepipeda) allen anderen Hauptaxern (Centraxonia) gegenüberzustellen.

### § 226.

III. Hauptebener (Centrepipeda, Zeugita) sind diejenigen Formen, bei denen alle Theile des Körpers auf eine Hauptebene bezogen sind, welche den Körper in zwei symmetrische Hälften theilt; diese Thiere sind die, welche man bisher im weiteren Sinne bilateral-symmetrische genannt hat. Hierher gehören sämtliche Wirbelthiere, Gliederthiere, Weichthiere, dann die sogenannten „irregulären Strahlthiere“ (Fig. 125 B), die meisten sogenannten „irregulären Blüten“ der Botaniker (Fig. 125 C.). Die Hauptebene dieser Formgruppen wird bestimmt durch die primäre Hauptaxe und eine zweite, sich unter mehr oder minder spitzem Winkel mit ihr kreuzende neue Hauptaxe, die wir Bauchrückenaxe (Dorsoventralaxe) nennen. Das Auftreten dieser neuen Axe ist bedingt durch denselben Umstand, wie das der ersten Hauptaxe. Letztere ist der Ausdruck der centrifugalen Wachstumsrichtung. Unter Centrum verstehen wir zunächst den Erdmittelpunkt, dann aber auch die Haftfläche im Allgemeinen, aus Gründen, die im morphogenetischen Abschnitt entwickelt werden sollen. Sobald nun im Lauf der Entwicklung diese primäre Axe aus ihrer senkrechten Stellung zur Haftfläche herauskommt und sich neigt, oder gar horizontal sich legt, so macht sich der centrifugale Einfluss wieder geltend durch eine von dem Segmentierungsmodus unabhängige, sogenannte Richtaxe, die natürlich ungleichpolig ist. Der der Haftfläche zugewandte Pol ist der Bauchpol, der entgegengesetzte der Rückenpol. Die durch Hauptaxe und Richtaxe gelegte Hauptebene zeigt natürlich, da beide Axen ungleichpolig sind, zwei polare Gegensätze, die um so ausgesprochener sind, je mehr der Winkel, unter dem sich Hauptaxe und Richtaxe kreuzen, sich einem rechten nähert. Den durch die Hauptaxe ausgedrückten Gegensatz bezeichnen wir gewöhnlich als vorn und hinten, den durch die Richtaxe ausgedrückten als oben und unten. Die Pole aller übrigen auf dieser Hauptebene senkrecht stehenden Axen unterscheiden wir als rechten und linken Pol. Unter den Hauptebenern gewinnen wir nun folgende Unterabtheilungen:

1) Aus dem Verhalten der Hauptebene zu den Segmentierungsrichtungen ergeben sich zwei Unterschiede:



a) Ist die Zahl der Segmente eine ungerade, so muss die eine Hälfte der Hauptebene in eine Segmentspalte, die andere Hälfte in die Mitte eines Segmentes fallen, d. h. zur Hälfte interrarial, zur Hälfte radial sein, was wir bekanntlich semiradial nennen. Dies sind Häckel's Amphipleuren, die „irregulären Strahlthiere“ (bes. viele Echinodermen) der Autoren (Fig. 125 B u. C).

b) Ist die Zahl der Segmente eine gerade, so ist die Hauptebene durchaus interrarial und jedem Segment rechts von der Hauptebene entspricht eines links von ihr. Natürlich gehören hierher auch diejenigen nicht segmentirten Thiere (Mollusken), bei welchen die Hauptaxe, so wie die Dorsoventralaxe, blosser Richtaxe, nicht Ausdruck einer Segmentspalte ist, weil mit der Segmentirung auch der Gegensatz von radial und interrarial hinwegfällt. Dies sind die Jochpaarigen (Zygopleuren) Häckels; (die bilateralsymmetrischen Thiere der Autoren im engeren Sinne des Wortes). Während bei den Amphipleuren der Winkel, unter welchem sich Hauptaxe und Richtaxe schneiden, meist kein rechter, sondern ein spitzer ist, wird er hier immer ein rechter Winkel. Die Mundafteraxe liegt parallel der Haftfläche. Halten wir diese Axe als die Hauptpyramidenaxe fest, so können wir wieder unterscheiden nach der Seitenzahl der Pyramide; hier kann ich nun aber mit Häckel's Eintheilung nicht harmoniren. Er unterscheidet Tetrapleuren und Dipleuren und stellt z. B. zu den ersteren die Würmer, die er auf dem Querschnitt aus vier Antimeren (Parameren mihi) zusammengesetzt darstellt. Wie ich auf pag. 89 gezeigt, bestehen aber die Würmer aus sechs Parameren: zwei dorsalen, zwei ventralen und zwei lateralen, sie sind also Hexapleuren; der Unterschied kommt daher, dass Häckel die Fusstummeln radial auffasst, während ich sie für interrarial erklären muss. Für die Auffassung der Gliedmaassen als interrarial lassen sich unter Anderem auch die Erscheinungen bei der Metamorphose der Insekten anführen. Die Imaginalscheiben, welche die Träger der Gliedmaassen sind, entwickeln sich an Tracheen- oder Nervenstämmen, deren intercalare Stellung zu den Metameren und Parameren früher schon betont wurde. Zu seinen Dipleuren stellt Häckel die meisten höheren Thiere (Gliederfüssler und Wirbelthiere), allein auch diese zeigen, wie ich in Fig. 53 pag. 87 nachwies, gleichfalls sechs Parameren (mit Ausnahme der meisten Fische, die Tetrapleuren sind); Dipleuren im wahren Sinne des Wortes sind nur die Muscheln. Weiter findet folgender wesentliche Unterschied zwischen Gliederfüsslern und Wirbelthieren

bei Häckel keine Berücksichtigung: Die ersteren haben nur eine Hauptebene, die letzteren haben zwei Hauptebenen, nämlich als zweite Ebene die Lateralebene, welche den Körper in Bauch- und Rückenhälfte theilt, die zwar nicht ganz, aber doch annähernd symmetrisch (siehe z. B. Fig. 84 pag. 172) sich verhalten. Beim Gliederthiere ist die Lateralebene nur eine Richtebene, keine reale Spaltrichtung wie beim Wirbelthiere, das Thier also in dieser Richtung nicht halbirbar. Wir können diesen Unterschied so präzisiren: Die Gliederthiere sind halbe amphithecete Pyramiden, die Wirbelthiere bestehen aus zwei halben amphitecten Pyramiden. Bei den meisten Fischen sind beide Halbpymiden halbe Rhombenpyramiden, bei den übrigen Wirblern ist nur die dorsale Pyramide eine halbe Rhombenpyramide, die ventrale eine halbe achtfächige Pyramide. Ich theile deshalb die Zygopleuren in

α) hemipyramidale; hierher gehören die Mollusken (Dipleura), Gliederfüßler und Würmer (Hexapleura);

β) dihemipyramidale; und zwar Tetrapleura (die meisten Fische) und Hexapleura (die übrigen Wirbelthiere).

Jede dieser Abtheilungen kann nun wieder in zwei Formen-  
gruppen gespalten werden: Steht nämlich die Hauptebene senkrecht zur Haftfläche, so sind die rechte und linke Hälfte gleich entwickelt, neigt sie sich dagegen im Laufe des Wachsthums so, dass sie mit der Haftebene einen spitzen Winkel bildet oder gar ihr parallel läuft, so bedingt der durch die Lothlinie der Haftfläche repräsentirte morphogenetische Einfluss eine Differenzirung der rechten und linken Körperhälfte (gestörte Symmetrie). Von den Hemipyramidalen gehören hierher die meisten Schnecken und die Seitenmuscheln, von den Dihemipyramidalen die Schollen (Pleuronectes). Häckel hat diesen Unterschied durch die Vorsylben Eu- und Dys- bezeichnet, also hätten wir Euhemipyramidale und Dyshemipyramidale, Eudihemipyramidale und Dysdihemipyramidale.



**Lehrbuch**  
der  
**allgemeinen Zoologie.**

Ein Leitfaden  
für Vorträge und zum Selbststudium

von

**Gustav Jäger,**

med. et chir. Dr., Professor an der Kgl. polytechnischen Schule und der Kgl. Thierarzneischule  
zu Stuttgart sowie der land- und forstwirtschaftlichen Akademie zu Hohenheim.

**II. Abtheilung:**  
Physiologie.



Leipzig,  
Ernst Günther's Verlag.  
1878.



# Vorwort

## zum zweiten Bande.

---

Im Folgenden übergebe ich den zweiten Band der allgemeinen Zoologie meinen Schülern und Fachgenossen. Derselbe enthält die Physiologie im engern Sinne. Ich habe mich bemüht, auch bei diesem Abschnitt gerade so wie beim morphologischen, welchen der erste Band enthält, die genetische und comparative Methode nach Möglichkeit durchzuführen. Dass die grosse Lückenhaftigkeit unseres Wissens über die Physiologie so vieler niederen Thiere und unsere völlige Unkenntniss über die Ursachen der spezifischen Unterschiede im Lebensprozess der verschiedenen Thiere diese Aufgabe ungemein erschwerte, brauche ich wohl meinen Fachgenossen nicht zu sagen, andererseits aber bin ich mir auch sehr wohl bewusst, dass ich eine Aufgabe übernommen habe, welcher mein persönliches Wissen und meine persönliche Kraft nach mehr als einer Richtung hin nicht gewachsen war, — bezweifle auch gar nicht, dass bei manchen Passus ein gewiegterer Physiologe als ich auch die Achsel zucken wird und vielleicht mit Recht. Wenn ich nun, diese Schwierigkeiten und Gefahren nicht achtend, den Versuch dennoch gemacht habe, so geschah es 1) weil derselbe überhaupt einmal, und zwar jetzt, gemacht werden musste und kein anderer ihn machte; 2) weil ich die Frage: Soll einer, der zwar ein guter Physiologe, aber ein schlechter Zoologe ist, oder einer, der zwar ein schlechter Physiologe ist, aber die Bedürfnisse des jetzigen Standes der Zoologie kennt, den Sprung ins Wasser thun? — weil ich, sage ich, diese Frage in letzterem Sinne beantworten musste, und zwar darum:

Dass eine grosse Kluft zwischen der zünftigen Zoologie und der zünftigen Physiologie klapft, wer wollte das läugnen? Andererseits kann niemand in Abrede ziehen, dass die Zoologie durch die Entwicklungstheorie vor Fragen gestellt ist, welche sie auf dem bisher fast ausschliesslich von ihr cultivirten morphologischen Wege nicht lösen kann, deren Lösung vielmehr eine Verbindung von Morphologie und Physiologie verlangt; und ferner, dass die zünftige Physiologie durch die innige, historisch gewordene Verbindung mit der Heilkunde veranlasst ist, gerade die speziellen Fragen in der Physiologie zu studiren, wobei eben die allgemeinen, welche der Zoologie allein gebrauchen kann, entschieden zu kurz kommen. Hat ja die Physiologie auch noch nicht den leisesten Anlauf dazu genommen, die spezifischen, für den vergleichenden Zoologen und Morphologen so höchst wichtigen, auf Distanz wirkenden Schmeck- und Riechstoffe zu studiren, die als Träger der spezifischen thierischen Triebe das sind, was auf der Lokomotive der Lokomotivführer, d. h. das „geistige“ leitende und treibende Prinzip.

Dieser Zustand der beiderseitigen Wissenschaften ist der beste Beweis, dass das Bedürfniss für die Ueberbrückung der Kluft auf Seite der Zoologen stärker und dringender ist, als auf Seite der Physiologen, und daraus ergibt sich mit Nothwendigkeit, dass die Zoologie zuerst einen Brückenschlag versuchen musste: Wenn der Prophet nicht zum Berge kommt, so muss der Berg zum Propheten gehen. Ist die Brücke, die ich im nachstehenden zu schlagen versuchte, schlecht und gebrechlich, so wird man ihr doch wohl das Verdienst des guten Willens nicht absprechen können, im übrigen gebe ich sie mit Vergnügen derjenigen Kritik preis, deren Absicht nicht das Zerstören, sondern das Bessermachen ist.

Der dritte Band, den ich im folgenden Jahre vollenden zu können hoffe, wird die Biologie und die Geschichte (Ontogenese mit ihren beiden Zweigen, der Morphogenese und Physiogenese, und die Phylogenese) enthalten.

Stuttgart, den 30. Juni 1877.

G. Jäger.

# Register des zweiten Bandes.

## III. Abschnitt.

### Lehre von den inneren Verrichtungen des Thierkörpers.

#### Allgemeine Physiologie.

	Seite
1. Einleitung § 1—2 . . . . .	1
2. Allgemeine chemisch-physikalische Vorbemerkungen § 3—28 . . . . .	5
Diffusionsvorgänge § 3—12 . . . . .	5
Filtration § 13 . . . . .	11
Spannkraft und Arbeit § 14—15 . . . . .	11
Centralkräfte § 16—18 . . . . .	12
Chemische Bewegungen § 19—20 . . . . .	15
Masse- und Molekularbewegungen § 21—25 . . . . .	17
Umwandlung der Bewegungen § 26—28 . . . . .	22
3. Allgemeines über das Protoplasma § 29—38 . . . . .	27
Lebenskraft § 29 . . . . .	27
Leben und Tod § 30—33 . . . . .	28
Todter Zustand § 34—37 . . . . .	32
Lebender Zustand § 38 . . . . .	37
4. Wechselbeziehung zwischen Thier- und Pflanzenreich § 39—46 . . . . .	38
Assimilation in der Pflanze § 40—44 . . . . .	38
Destruktion im Thier § 45—46 . . . . .	44
5. Der Stoffwechsel des Protoplasmas. a) Stoffwechselbedingungen § 47—62 . . . . .	46
Chemische Erfordernisse des Mediums § 48—54 . . . . .	47
Physikalische Erfordernisse des Mediums § 55—58 . . . . .	50
Ernährung § 59—62 . . . . .	52
6. Der Stoffwechsel des Protoplasmas. b) Stoffaufnahme und Abgabe § 63—73 . . . . .	55
Athmung § 64—65 . . . . .	56
Ernährung auf festem Wege § 66 . . . . .	57
Resorption § 67—69 . . . . .	58
Absonderung § 70 . . . . .	60
Stoffwechselfhythmus § 71—73 . . . . .	61
7. Der Stoffwechsel des Protoplasmas. c) Stoffumwandlung § 74—94 . . . . .	63
Kohlenhydrate § 75 . . . . .	64
Fette § 76—77 . . . . .	65

	Seite
Albuminate § 78—83 . . . . .	68
Albuminatsynthesen § 84—85 . . . . .	77
Geschmack- und Geruchstoffe § 86 . . . . .	80
Gase § 87—88 . . . . .	84
Salze § 89—93 . . . . .	85
Wasser § 94 . . . . .	89
<b>8. Kraftwechsel des Protoplasmas. a) Wechselbeziehung zwischen Kraft- und Stoffwechsel § 95—104 . . . . .</b>	<b>90</b>
Verbrennungswärme § 95—96 . . . . .	90
Beziehung des Rhythmus § 97—98 . . . . .	92
Beziehung der Intensität § 99—103 . . . . .	94
<b>9. Kraftwechsel des Protoplasmas. b) Erregbarkeit, Reize und Erregung § 105—129 . . . . .</b>	<b>100</b>
Erregbarkeit § 106—108 . . . . .	100
Reize § 109—111 . . . . .	102
Gewöhnung § 112 . . . . .	105
Uebung § 113 . . . . .	106
Stimmung § 114—115 . . . . .	107
Die Sinne § 116 . . . . .	111
Der Erregungsakt § 117—122 . . . . .	112
Erregbarkeitsformen und -Stufen § 123—128 . . . . .	118
<b>10. Kraftwechsel des Protoplasmas. c) Thierische Elektrizität § 130—139 . . . . .</b>	<b>123</b>
Physikalische Theorie § 132 . . . . .	124
Chemische Theorie § 133 . . . . .	126
Erscheinungen § 134—139 . . . . .	128
<b>11. Kraftwechsel des Protoplasmas. d) Thierische Contraktilität § 140—156 . . . . .</b>	<b>134</b>
Primäre Contraktilität § 142 . . . . .	135
Sekundäre Contraktilität § 142 . . . . .	138
Tertiäre Contraktilität Erscheinungen § 143—149 . . . . .	140
„ „ Theorie derselben § 150—152 . . . . .	144
Muskel und Nerv verglichen § 153—156 . . . . .	147
<b>12. Kraftwechsel des Protoplasmas. e) Thierische Wärme und thierisches Licht § 157—169 . . . . .</b>	<b>152</b>
Quelle der Wärme § 157 . . . . .	152
Menge derselben § 158—160 . . . . .	154
Wärmeverlust § 161—162 . . . . .	156
Warmeregulirung § 163 . . . . .	158
Thierisches Licht, Erscheinungen § 164—166 . . . . .	159
Bedingungen des Leuchtens § 167 . . . . .	164
Quellen desselben § 168—169 . . . . .	165
<b>13. Entwicklungsvorgänge im Protoplasma. a) Wachstum § 170—189</b>	<b>166</b>
Erscheinungen § 171—174 . . . . .	167
Bedingungen § 175—183 . . . . .	172
Formung durch Wachstum § 184—189 . . . . .	181
<b>14. Entwicklungsvorgänge im Protoplasma. b) Theilung und Verjüngung § 190—219 . . . . .</b>	<b>187</b>
Theilungsreife § 190 . . . . .	187
Theilungsfähigkeit § 191 . . . . .	188
Aeusserer Bedingungen § 192—193 . . . . .	189
Verjüngungsprozesse § 194—211 . . . . .	191



	Seite
Sporung § 194 . . . . .	191
Conjugation § 195 . . . . .	193
Geschlechtliche Verjüngung § 196—211 . . . . .	195
Geschlechtliche Differenzirung § 197—198 . . . . .	195
Eibildung § 199 . . . . .	198
Samenfadenbildung § 200—203 . . . . .	200
Befruchtung § 204 . . . . .	204
Befruchtungsfähigkeit § 205—209 . . . . .	206
Erfolg der Befruchtung § 210—211 . . . . .	211
Erfolg der Verjüngung § 212—219 . . . . .	213
Secessive und adhäsive Theilung § 212—213 . . . . .	213
Dotterfurchung § 214—219 . . . . .	214
<b>15. Entwicklungsvorgänge im Protoplasma. c) Anpassung und</b>	
Differenzirung § 220—245 . . . . .	221
Direkte und indirekte Anpassung § 220 . . . . .	221
Anpassungsfähigkeit § 221—226 . . . . .	222
Anpassungsursachen § 227 . . . . .	226
Erfolg der Anpassung § 228 . . . . .	227
Differenzirung § 229—245 . . . . .	228
Differenzirungsfähigkeit § 230—232 . . . . .	229
Concentrische Differenzirung § 233—242 . . . . .	231
Kernbildung § 234—237 . . . . .	232
Membranbildung § 237—242 . . . . .	234
Ciliogene Differenzirung § 243 . . . . .	238
Polare Differenzirung § 244—245 . . . . .	239
<b>16. Entwicklungsvorgänge im Protoplasma. d) Vererbung § 246—284</b>	241
Erscheinungen § 246—252 . . . . .	241
Grundlagen der Vererbung § 253—257 . . . . .	245
Beharrungsvermögen gegenüber der Ernährung § 258—266 . . . . .	248
Variabilität durch Nahrungswechsel § 267 . . . . .	254
Beharrungsvermögen der Geschlechtsstoffe § 268—270 . . . . .	256
Beharrungsvermögen bei der Entwicklung § 271—273 . . . . .	257
Constanz bei der Verjüngung § 274—277 . . . . .	261
Vererbung des Geschlechtscharakters 278—282 . . . . .	263
Variabilität in Folge von Befruchtungsconstellationen 283—284 . . . . .	266
<b>17. Die sociologischen Funktionen. a) Allgemeines § 285—309 . . . . .</b>	267
Zellstaat § 285—309 . . . . .	267
Verhalten gleichartiger Zellen zu einander § 286—294 . . . . .	268
Verhalten ungleicher Zellen zu einander § 295—300 . . . . .	273
Arbeitsheilung § 301—304 . . . . .	278
Die strategischen Prinzipien der Arbeitstheilung § 305—309 . . . . .	280
<b>18. Die sociologischen Funktionen. b) Concentrische Differen-</b>	
zierung derselben (Physiologie der Schichten) § 310—334 . . . . .	283
Erste Schichtungsstufe (solide Thiere) § 310 . . . . .	283
Nahrungshöhle § 311—313 . . . . .	284
Exoderm und Entoderm der Dnodermaten § 314—316 . . . . .	287
Mesoderm der Tridermaten § 317 . . . . .	290
Pentadermaten § 318—320 . . . . .	290
Heptadermaten § 321—324 . . . . .	292
Weitere Spaltung der festen Schichten § 325—327 . . . . .	295
Spaltung der flüssigen Schicht in Lymphe und Blut § 328—334 . . . . .	297

	Seite
<b>19. Die sociologischen Funktionen. c) Physiologie der Systeme</b>	
§ 335—383 . . . . .	302
Systeme der Ernährungsflüssigkeiten § 337—349 . . . . .	303
Das einheitliche System der niederen Thiere § 337—338 . . . . .	303
Das geschlossene Blutgefäßsystem § 339—348 . . . . .	306
Das Lymphgefäßsystem § 349 . . . . .	313
System der Aufenthaltsmedien § 350—356 . . . . .	314
Wassergefäßsystem § 351—354 . . . . .	315
Luftgefäßsystem § 355—356 . . . . .	318
Knochensystem § 357 . . . . .	319
Nervensystem § 358 . . . . .	320
Die elementaren Nervenmechanismen § 359—363 . . . . .	321
Verknüpfung der Elementarmechanismen § 364—368 . . . . .	324
Die psychischen Mechanismen § 369—383 . . . . .	328
Psychogenesis § 370—371 . . . . .	329
Empfindungsmechanismen § 372—376 . . . . .	331
Willensmechanismus § 377—378 . . . . .	334
Gemeingefühlscentrum § 379 . . . . .	336
Intelligenzhöhe § 380 . . . . .	336
Funktionsweise des Erfahrungsmechanismus § 381 . . . . .	337
Das Bewusstsein § 382—383 . . . . .	338
<b>20. Die sociologischen Funktionen. d) Wagerechte Differenzirung</b>	
derselben § 384—429 . . . . .	341
α. Physiologie der Körperseiten und Segmente § 384—429 . . . . .	341
Die Körperseiten § 384—385 . . . . .	341
Die Segmente § 386—392 . . . . .	342
β. Physiologie der Organe § 393—429 . . . . .	349
Quantitative Bedeutung der Organe für den Stoffwechsel § 394 . . . . .	350
Qualitative Bedeutung der Organe für den Stoffwechsel § 395—401 . . . . .	351
Resorptionsmechanismen § 396 . . . . .	352
Athmungsmechanismen § 397—399 . . . . .	352
Sekretionsmechanismen § 400—401 . . . . .	355
Fortpflanzungsorgane § 402—405 . . . . .	357
Bedeutung der Organe für den Kraftwechsel § 406 . . . . .	361
Wärmeökonomie § 406—407 . . . . .	361
Schutzorgane § 409 . . . . .	363
Bewegungsorgane § 410 . . . . .	364
Empfindungsorgane § 411—430 . . . . .	365
Allgemeines § 411—412 . . . . .	365
Vorthheil der Organbildung für die Empfindungsfunktion § 413—417 . . . . .	367
Differenzirung der Sinne § 418 . . . . .	371
Allgemeiner Tastsinn § 419 . . . . .	372
Chemische Sinne § 420 . . . . .	373
Physikalische Sinne § 421 . . . . .	374
Gehörsinn § 422—424 . . . . .	375
Gesichtssinn § 425—429 . . . . .	378



Seite	80	Zeile	3	von oben basischem statt neutralem.
„	91	„	24	von oben 24 statt 240.
„	100	„	1	von oben 9 statt 6.
„	101	„	3	von unten ist anzufügen: Vermehrung des Wassergehalts erhöht die Erregbarkeit und vermindert die Leitungsfähigkeit.
„	134	„	5	von unten 11 statt 10.
„	199	„	16	von oben kuglige statt käsige.
„	224	„	12	von unten § 51 und 69 statt 000.
„	231	„	9	von oben wegen ihrer geringeren Festigkeit statt wegen ihrer Festigkeit.
„	243	„	9	von unten bildet statt sichert.
„	252	die Zeilen	10—14	enthalten einen Irrthum: nur die Pferde verdauen kein Fleisch, bei den Rindern wird es verdaut.
„	264	in Absatz	4	weisen statt beweisen.
„	302	Zeile	16	von oben Benetzung statt Bewegung.
„	308	„	13	von oben die Venenwurzeln statt der Venenwurzel.
„	309	„	19	von oben denen statt dem.
„	323	„	7	von unten Aktion statt Aktiven.
„	324	„	6	von unten splanchnicus statt splanchnicus.
„	326	„	19	von oben Synkinesie statt Synkinasie.
„	328	„	13	von oben Ueberreiz statt Nervenreiz.
„	335	„	7	und 22 von oben Willensmechanismen statt Willensorganismen.
„	344	„	9	von oben in dem statt , indem.
„	348	„	7—8	von oben er statt sie.
„	356	„	20	von oben schlafsuchtigen statt schlafsuchtigen.
„	372	„	15	von unten ist werden zu streichen.
„	378	„	5	von unten ist wir zu streichen.
„	380	„	7	von oben umgesetzt statt eingesetzt.

### III. Abschnitt.

## Lehre von den inneren Verrichtungen des Thierkörpers.

### Allgemeine Physiologie.

#### I. Einleitung.

##### § 1.

Während die toten Naturkörper in chemischer und physikalischer Beziehung ein stabiles Gleichgewicht haben, d. h. den chemischen und physikalischen Existenzbedingungen sich zwar accommodiren, allein nach gewonnener Anbequemung im Gleichgewicht verharren, zeigen die lebendigen Naturkörper ein auffallend labiles, rhythmischen Störungen unterworfenes Gleichgewicht in chemischer und physikalischer Beziehung, d. h. sie ändern bei gleich bleibenden äusseren Umständen ihre chemische Zusammensetzung durch rhythmische Aufnahme, Umwandlung und Absonderung von Stoffen (Stoffwechsel), und ihren physikalischen Zustand durch rhythmische Aufnahme, Umwandlung und Absonderung von Bewegungen und Spannkraften (Kraftwechsel). Die daraus sich ergebenden Erscheinungen, deren auffälligste die sichtbaren Bewegungen und Formveränderungen sind, nennen wir **Leben** oder „**Lebenserscheinungen**“ und die Wissenschaft, welche sich mit ihrer Beschreibung und Erklärung befasst, ist die **Physiologie** oder „**Lehre vom Leben**“. Der geschichtliche Entwicklungsgang dieser Disciplin, die Bedürfnisse der Arbeitstheilung, sowie sachliche Umstände haben zu einer Gliederung dieser Wissenschaft in mehrere Disciplinen geführt. Man kann nämlich die Lebenserscheinungen in drei Gruppen sondern:

a) Die innerlichen, deren Rhythmus ein sehr kurz dau-

einander ist, und die man deshalb für die wesentlichsten zu halten hat, weil ihre Sistierung auch nur auf kurze Zeit in der Regel den Tod d. h. das Aufhören sämtlicher Verrichtungen nach sich zieht. Es handelt sich hier um die innerlichen Vorgänge des Kraft- und Stoffwechsels, die das Thier auch im Ruhezustand ausführt (Athmung, Saftzirkulation, Stoffumwandlung, Wärmebildung oder — wie bei der Pflanze — Wärmeabsorption). Diese mehr innerlichen Vorgänge bilden den Gegenstand der Physiologie im engeren Sinne des Wortes.

b) Die äusseren, deren Rhythmus ein längerer ist; also die durch längere Zwischenpausen unterbrochene, nach aussen hin gerichtete Thätigkeit oder äussere Arbeit des Thieres, durch die es in Beziehung zum Naturganzen, den übrigen Thieren, der Pflanzenwelt und den unorganischen Naturkörpern tritt, wobei es sich aber nicht blos um das aktive, sondern auch um das passive Verhalten des Thieres gegenüber den äusseren Umständen handelt. Diese Vorgänge sind Gegenstand einer eigenen Disciplin, der Biologie oder Beziehungsphysiologie, und müssen in einem besondern Abschnitt schon deshalb abgehandelt werden, weil sie eine eigenartige Behandlungsmethode verlangen.

c) Eine dritte Gruppe bilden die Entwicklungsvorgänge. Sie verlaufen zwar auch rhythmisch, aber der Rhythmus hat sehr grosse Intervalle, innerhalb deren es sich um continuirliche d. h. nichtrhythmische Veränderungen handelt. Während die zwei vorhergehenden Verrichtungen mit keinen auffallenden dauernden Formveränderungen verbunden sind, ist dies bei den Entwicklungsvorgängen in ausgiebigem Masse der Fall, so dass sie in engster Beziehung zu der Morphologie treten und eine ganz eigenartige Behandlungsmethode verlangen. Auch sie müssen in einem gesonderten Abschnitt behandelt werden.

## § 2.

Die Herstellung eines Lehrgebäudes ist bei der allgemeinen Physiologie mit viel grösseren Schwierigkeiten verknüpft als bei der allgemeinen Morphologie, sobald man an dasselbe die Anforderung stellt, den einzig richtigen wissenschaftlichen Weg, den der genetischen Synthese, zu betreten, und sobald man der Gesamtheit des Thierreiches gerecht werden will: weil das Material, das die Detailforschung herbeigeschafft hat, nach zwei Richtungen hin grosse Lücken aufweist.

Die empfindlichste Lücke ist, dass die physiologische Untersuchung sich bisher fast ausschliesslich mit dem erwachsenen



Zustand der Thiere befasst und der Thatsache zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat, dass den Zuständen der verschiedenen Körpergewebe des erwachsenen Thieres (Muskel, Nerv, Drüse etc.) ein viel einfacherer Zustand der lebendigen Substanz, der des Eiprotoplasmas und Embryonalzellenprotoplasmas, vorausgeht, dessen Verrichtungen sich erheblich von denen der fertigen Gewebe unterscheiden. Während die Morphologie über eine ganz leidliche Kenntniss der formellen Umwandlung einer Embryonalzelle in eine Muskelzelle, Nervenzelle u. s. w. verfügt, wissen wir über die physiogenetische Umwandlung sowie überhaupt über den Zusammenhang von Form und Struktur mit der Art der Verrichtung äusserst wenig.

Die zweite Lücke ist die, dass bisher nur einige wenige Thiere und fast nur solche höherer Organisation (Frosch, Hund, Kaninchen, Taube etc.) einer eingehenderen physiologischen Analyse unterworfen worden sind, so dass die vergleichende Methode fast jedes exakt physiologischen Anhaltspunktes entbehrt und darauf angewiesen ist, aus dem morphologischen Befund und den mehr oberflächlichen biologischen Beobachtungen Schlüsse zu ziehen, die auf sehr schwankem Boden stehen.

Ein dritter misslicher Umstand ist der, dass die Experimentalphysiologie sich mit wenigen Ausnahmen nicht blos an die komplizirtesten Thierkörper (die Wirbelthiere) mit Hartnäckigkeit anklammert und die niederen einfacheren vernachlässigt, sondern auch im Thierkörper selbst wieder die differenzirtesten Gewebsarten, wie Muskel und Nerv, den elementaren einfacheren Gewebs-elementen (Lymphkörperchen, Bindegewebskörperchen etc.) gegenüber, bei ihren Untersuchungen bevorzugt, wofür allerdings triftige technische Gründe vorliegen.

Ein vierter Uebelstand ist folgender: Der Körper höherer Thiere ist kein einfacher Organismus, sondern eine organisirte Gesellschaft von unter sich verschiedenen Elementarorganismen d. i. den zahllosen, different funktionirenden Gewebszellen. Es handelt sich mithin um zweierlei ganz verschiedenartige Verrichtungsgruppen in einem solchen Thierkörper: 1) um die privaten Lebensvorgänge der einzelnen Elementarorganismen (Zellen), welche die eigentlichen Träger der Lebensvorgänge sind — ich will sie kurzweg die elementaren Vorgänge nennen; 2) um die Beziehungen der Elementarorganismen zu einander, Vorgänge, welche ich wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Beziehungen zwischen den einzelnen Gliedern einer menschlichen Gesellschaft die sociologischen nennen will. Von diesen zweierlei Vorgängen hat die Physiologie, namentlich die verglei-

chende Physiologie, soweit man von einer solchen Wissenschaft überhaupt schon reden kann, sich hauptsächlich um die letzteren, die sociologischen, gekümmert, während die elementaren Vorgänge, als die viel schwieriger zu erforschenden, erst seit kurzem und noch lange nicht in genügender Ausdehnung einer Analyse unterworfen worden sind.

Angesichts dieser Lückenhaftigkeit des Materials mag es vielleicht verfrüht sein, in folgendem den Versuch zu wagen, ein Lehrgebäude der allgemeinen Physiologie zu entwerfen, welches mit den elementaren Vorgängen des einfachen Protoplasmas beginnt, aus ihnen die elementaren Vorgänge in den differenzirten Elementarorganismen der höheren Thiere genetisch ableitet und erst dann zu den sociologischen Erscheinungen übergeht. Es mag ferner vielleicht verfrüht sein, die bisher in der Physiologie noch allgemein vorherrschende lediglich beschreibende Methode durch die genetische zu ersetzen. Wenn ich es trotzdem thue, selbst auf die Gefahr hin, ein Gebäude von ebenso labilem Gleichgewicht zu errichten, wie das der lebendigen Substanz selbst ist, so geschieht es aus folgendem Grunde.

Solange die im Dienste der Medizin arbeitende Physiologie und die wissenschaftliche Zoologie, trotz mancher schon gezogenen Beziehungsfäden, noch durch eine so breite Kluft in Gegenstand und Methode geschieden sind, wie gegenwärtig, ist in beiden Disciplinen nicht nur der Fortschritt gehemmt, sondern auch der Unterricht; denn beide verlangen zwar Arbeitstheilung, allein ohne das Verständniss der Einheit ist kein wissenschaftliches Erfassen, sondern nur berufsmässiges Abrichten möglich. Ein Blick in die neuere Literatur zeigt denn auch deutlich, dass das Bedürfniss einer Annäherung beiderseits vorliegt, denn die Physiologie, insbesondere die Physiochemie, dehnt ihre Untersuchungen auf immer weitere Kreise der Thierwelt aus, und die Zoologie, die eine Zeit lang ganz ausschliesslich die Morphologie und Biologie cultivirte, pflegt in immer grösserer Ausdehnung physiologische Studien. Darin liegt die sachliche Rechtfertigung. Bezüglich der Methode muss gesagt werden, dass die genetische Methode wissenschaftlich notorisch höher steht als die beschreibende, und da die Zoologie den Fortschritt zur genetischen Auffassung mit Erfolg gemacht hat, so muss einmal versucht werden, wie weit sich die Physiologie ihr unterwerfen lässt. Immerhin ergibt sich aus dem Obigen, dass es sich nur um einen ersten und deshalb unvollkommenen Versuch handeln kann.

Unter den physiologischen Lehrbüchern der Gegenwart verdient wegen seiner Vielseitigkeit und daraus entspringenden Brauchbarkeit für den Zoologen besondere Erwähnung: J. Ranke, Grundzüge der Physiologie III. Auflage 1875.



## 2. Allgemeine chemisch-physikalische Vorbemerkungen.

### § 3.

Vor Erörterung der Erscheinungen an der thierischen Substanz ist es nöthig, einiges Allgemeine über den Kraft- und Stoffwechsel, wie er sich auch in den nichtbelebten Naturkörpern vollzieht, voranzuschicken, wobei es sich jedoch durchaus nicht um eine erschöpfende Darlegung aller Verhältnisse, sondern nur um die Hervorhebung derjenigen handelt, welche bei dem Kraft- und Stoffwechsel des Protoplasmas spezieller in Betracht kommen.

Genauere Belehrung möge der Leser, ausser in den Lehrbüchern der Chemie und Physik, noch in folgenden besonderen Schriften suchen: J. R. Mayer, die Mechanik der Wärme; Fick, medizinische Physik; Fick, die Naturkräfte in ihrer Wechselbeziehung; Helmholtz, die Wechselwirkung der Naturkräfte; die Werke von Tyndall und Clausius.

### § 4.

Unter den chemisch-physikalischen Prozessen, die bei den Lebenserscheinungen in Betracht kommen, seien zuerst die Erscheinungen der Diffusion geschildert. Dieselben sind ein Theil der allgemeinen Anziehung, welche alle Stoffe auf einander ausüben und bestehen in Folgendem:

1) Zwei Flüssigkeiten (tropfbare oder gasförmige) durchdringen sich, vorausgesetzt, dass sie überhaupt mischungsfähig sind, auch ohne Vermittelung der chemischen Verwandtschaft und mechanischer Erschütterung und ohne dass dabei eine chemische Verbindung vor sich geht, gegenseitig so innig, dass schliesslich der ursprünglich nur von einer derselben eingenommene Raum von einer gleichmässigen Mischung beider erfüllt wird: Diffusion im engeren Sinne des Wortes.

2) Bei den Beziehungen zwischen einer Flüssigkeit und einem festen Körper sind zwei Fälle auseinander zu halten:

a) Ueberwiegt die Adhäsion der Moleküle der Flüssigkeit an die des festen Stoffes über die Cohäsion, mit welcher sich die Moleküle des festen Körpers festhalten, so diffundirt der feste Körper in die Flüssigkeit: Lösung.

b) Ist der Körper in der Flüssigkeit nicht löslich, so ist zweierlei möglich: entweder verhalten sie sich ganz indifferent, oder es findet ein einseitiger Austausch statt d. h. es dringt Flüssigkeit zwischen die Moleküle des festen Körpers, so dass dieser sein Volumen vergrössert: Quellung.

Im folgenden sind diese Verhältnisse im Einzelnen zu besprechen.

### § 5.

Gasabsorption nennt man die Diffusion von Gasarten in tropfbare Flüssigkeiten. Jede Flüssigkeit nimmt unter sonst gleichen Verhältnissen von jedem Gase, mit dem sie in Berührung ist, ein ganz bestimmtes Volum auf. Allein dieses ist je nach der Natur des Gases oder der Flüssigkeit verschieden gross und für ein und dasselbe Paar von Gas und Flüssigkeit nimmt die absorbirte Menge mit steigender Temperatur ab, mit steigendem Drucke zu. Hat eine Flüssigkeit unter bestimmten Verhältnissen Gase absorbirt und ändert sich Druck und Temperatur derart, dass unter diesen Verhältnissen nur ein geringeres Gasquantum absorbirt werden könnte, so entweicht dieser Ueberschuss aus der tropfbaren Flüssigkeit in die darüber stehende Gasschicht: Gasaushauchung. Da mit dem Druck das Volumen eines Gases in geradem Verhältniss steht, so kann man den Satz auch so formuliren: Bei gleicher Temperatur nimmt eine bestimmte Flüssigkeit von einer bestimmten darüber stehenden Gasart stets gleiche Volumina auf und die Ziffer, welche dieses Verhältniss bezeichnet, wird der Absorptionscoëffizient genannt. Z. B. der Absorptionscoëffizient für Wasser und Kohlensäure ist bei 0° Temperatur 1,7967, bei 20° Temperatur 0,9; für Wasser und Sauerstoff bei 0° 0,041, bei 20° 0,02838. Sobald eine Flüssigkeit die ihrem Absorptionscoëffizienten und der gegebenen Temperatur entsprechende Gasmenge aufgenommen hat, so heisst sie gesättigt. Diese Sättigung ist sofort aufgehoben, sobald ein Theil des Gases in der Flüssigkeit chemisch gebunden wird; sie nimmt dann für jedes gebundene Volum ein neues auf, sofern nicht durch die neuentstandene chemische Verbindung der Absorptionscoëffizient der Flüssigkeit verändert worden ist. Auf der Gasabsorption und Gasaushauchung beruht die Athmung der in der Luft lebenden Thiere; die der Wasserthiere beruht darauf, dass zwei sich berührende Flüssigkeiten ihre Gase gegeneinander austauschen. Sobald in der Flüssigkeit *a* die Gasmenge geringer wird als in *b*, diffundirt Gas von *b* in *a*; steigt dagegen in *a* die Gasmenge höher, als sie in *b* ist, so diffundirt Gas von *a* in *b*.

### § 6.

Die Diffusion tropfbarer Flüssigkeiten in Gasarten heisst Verdunstung. Der Betrag derselben, der für ein und dasselbe Paar

von Gas und Flüssigkeit unter gleichen Umständen gleich, für verschiedene Gas- und Flüssigkeitscombinationen verschieden ist, nimmt bei einer und derselben Combination mit der Temperatur zu und ab mit zunehmendem Sättigungsgrade des Gases mit Dampf, so dass dieser Betrag in einem bestimmten Punkte gleich Null wird: Sättigungspunkt. Man sagt jetzt auch: die Dampfspannung, die durch den Druck einer Quecksilbersäule gemessen werden kann, habe ihr Maximum erreicht. Jede Flüssigkeit besitzt eine bestimmte Dampfspannung, von der es abhängt, wie viel Flüssigkeit nöthig ist, um eine bestimmte Gasart bei bestimmter Temperatur mit Dampf zu sättigen. Der Druck, unter dem die Gasart selbst steht, wirkt in so fern auf die Verdunstung, als deren Geschwindigkeit bei steigendem Druck abnimmt. Bei der Verdunstung wird Wärme gebunden.

Die Verdunstung kommt physiologisch nur bei den in der trocknen Luft lebenden Thieren vor, indem sie einen steten Wasserverlust derselben bedingt.

### § 7.

3) Unter Lösung versteht man die Diffusion fester Stoffe in tropfbare Flüssigkeiten, wobei der feste Körper zergeht, seine Moleküle sich von einander entfernen und sich zwischen die Moleküle der Flüssigkeit lagern. Lösung tritt ein, wenn die Cohäsion der Moleküle des festen Körpers von der Adhäsion derselben an die Flüssigkeitsmoleküle übertroffen wird. Die Lösung erfolgt ebenfalls in bestimmten Verhältnissen, welche mit der Natur der Flüssigkeit und des festen Stoffes wechseln. Von weiterem Einfluss ist die Temperatur, indem im allgemeinen mit steigender Temperatur die Löslichkeit eines bestimmten festen Körpers steigt; manche Stoffe dagegen lösen sich bei allen Temperaturen in gleichen Mengen, manche andere sind sogar bei niedriger Temperatur löslicher als bei höherer. Bei jeder Lösung wird Wärme gebunden und zwar mehr als bei der Schmelzung des festen Stoffes, und um so mehr, je grösser die Verdünnung ist. Da das spezifische Gewicht einer Lösung stets höher ist als das aus der Flüssigkeit und dem festen Stoff berechnete mittlere, und da der Gefrierpunkt und Siedepunkt der Flüssigkeit erniedrigt, beziehungsweise erhöht wird, so hat man es mit einer innigeren Bindung zwischen den Molekülen des Lösungsmittels und des gelösten Stoffes zu thun.

Die Löslichkeit eines Stoffes in einer Flüssigkeit wird bald erhöht, bald erniedrigt, wenn in der letzteren bereits ein anderer Stoff gelöst ist, sie kann aber auch unverändert bleiben.

Ein Mittelding zwischen Lösung und Quellung zeigen die sogenannten colloid en Stoffe, zu denen die wichtigsten organischen Verbindungen (Albuminate etc.) gehören; hier ist die Cohäsion der Moleküle des festen Stoffes nicht völlig überwunden. Die Stoffe, welche ächte Lösungen geben, nennt man im Gegensatz hierzu Krystalloide.

### § 8.

4) Diffusion von Flüssigkeiten in feste Stoffe heisst Quellung, Imbibition, und es ist eine charakteristische Eigenschaft aller die thierischen und pflanzlichen Gewebe bildenden Stoffe, dass sie besonders quellungsfähig sind. Jeder quellungsfähige Stoff nimmt aus einer bestimmten Flüssigkeit eine endliche Menge in sich auf (Quellungsmaximum), wodurch ein bestimmtes Quellungsverhältniss gegeben ist. Dieses Quellungsverhältniss wechselt je nach der Natur der Flüssigkeit und des quellbaren Stoffes, ferner mit der Temperatur und dem Grade sowie der Dauer der Austrocknung, in der der feste Stoff vor dem Beginn der Quellung sich befand.

Quellungsfähige Körper sind auch hygroscopisch d. h. sie ziehen den in der Luft vorhandenen Wasserdampf an und verwenden ihn zur Quellung. Alle thierischen Stoffe sind in hohem Grade hygroscopisch.

Von der Quellungsflüssigkeit kann ein Theil durch Druck leicht ausgepresst werden, ein anderer widersteht den kräftigsten Druckwirkungen. Dasselbe Verhalten besteht gegenüber der Entwässerung durch Wärme: Ein Theil entweicht sehr leicht schon bei gewöhnlicher Temperatur, während ein anderer erst bei hoher Temperatur verdrängt werden kann.

### § 9.

Wenn die Quellungsflüssigkeit eine Lösung ist, so ändern sich die Quellungsmaxima sowohl mit der Natur als mit dem Prozentgehalt des gelösten Stoffes. Z. B. wenn trockene Harnblase von Wasser 3,1 Theile aufnimmt, so nimmt sie von einer 9%igen Kochsalzlösung 2,88 und von einer 13,5%igen nur 2,35 Theile auf; getrockneter Herzbeutel nimmt von einer 5,5%igen Kochsalzlösung 1,35, von einer eben solchen Glaubersalzlösung 1,15 Theile auf.

Weiter zeigt sich, dass der in den gequollenen Körper aufgenommene Theil der Lösung stets eine geringere Concentration besitzt als die zurückbleibende, unspülende Flüssigkeit und

zwar ist dies Verhältniss entweder ein constantes oder es wechselt mit dem Prozentgehalt der Lösung. Dies gilt jedoch nur von demjenigen Theil der aufgenommenen Lösung, welcher sich durch Auspressen nicht entfernen lässt; der auspressbare Theil hat den gleichen Prozentgehalt, wie die umspülende Flüssigkeit.

Diffundiren gleichzeitig zwei Lösungen in einen quellbaren Körper, so werden die Quellungsverhältnisse der einen durch die der andern alterirt, wenn beide Lösungen mischbar sind. Sind dagegen zwei Lösungen oder Flüssigkeiten nicht mischbar, so ist zweierlei möglich:

- a) Die zuerst eingedrungene Flüssigkeit verhindert die andere am Eindringen, z. B. ein wässrig imbibirter Stoff verhindert die Imbibition durch Oel und umgekehrt;
- b) es wird die zuerst imbibirte Flüssigkeit durch eine nachfolgende verdrängt, z. B. Alcohol durch ätherische Oele (wovon man in der Conservirungstechnik Gebrauch macht).

### § 10.

5) Unter Hydrodiffusion versteht man die gegenseitige Diffusion zweier tropfbarer Flüssigkeiten oder Lösungen in einander, unabhängig von Erschütterung, spezifischem Gewicht etc. Der Endeffekt, der eine völlige Ausgleichung der Unterschiede ist, hängt in seiner Geschwindigkeit ab

1) von der Natur des gelösten Stoffes und der bezüglichen Flüssigkeiten,

2) von der Temperatur, indem die Geschwindigkeit mit der Temperatur steigt.

Der einfachste Fall ist die Diffusion einer wässrigen Lösung in Wasser. Hier ist die Geschwindigkeit einmal abhängig von der Natur des gelösten Stoffes. In dieser Beziehung besteht ein höchst bemerkenswerther Gegensatz zwischen den sogenannten colloiden und krystalloiden Substanzen, indem die ersteren eine viel geringere Diffusionsgeschwindigkeit haben als die letzteren. Z. B. wenn die des colloiden Eiweisses gleich 1 gesetzt wird, so ist die von dem ebenfalls noch colloiden Gummi = 4,30, die des krystalloiden Rohrzuckers = 8,68, die des krystalloiden Kochsalzes = 19,05. Concentrirtere Lösungen diffundiren rascher als verdünntere.

Aus einem Lösungsgemenge diffundirt jeder Stoff für sich, d. h. als wäre er für sich allein gelöst.

### § 11.

Die wichtigste Hydrodiffusion ist die Osmose d. h. die

Diffusion zweier Lösungen oder Flüssigkeiten, die durch eine Membran geschieden sind, die nur intramolekulare Poren besitzt.

Bedingung der Osmose ist: a) dass die beiden Flüssigkeiten verschiedenartig sind, b) dass dieselben die Membran imbibiren können; c) für die Osmose eines gelösten Stoffes ist Bedingung, dass jenseits der Membran eine ihn lösende Flüssigkeit sich befindet, die eine Anziehung auf ihn ausübt und dass seine Moleküle nicht grösser sind als die Poren der Membran. Hierbei fand Traube, dass die Poren einer Membran stets etwas kleiner sind als die Moleküle des Membranbildners; dass die Grösse des Moleküls eines Körpers in geradem Verhältniss steht zu seinem Atomgewicht, dass also kein Stoff durch eine Membran diffundirt, der ein gleiches oder höheres Atomgewicht hat als der Membranbildner; dass der Membranbildner durch die von ihm selbst gebildete Membran nicht diffundiren kann; dass endlich ein Stoff um so leichter diffundirt, je kleiner seine Moleküle im Verhältniss zu denen des Membranbildners sind. Da die thierischen Membranen aus colloiden Verbindungen bestehen, so diffundiren colloide Lösungen schwer oder gar nicht, dagegen die niederatomigen Krystalloide leicht. Hierauf beruht die Scheidung beider aus Lösungsgemischen mittelst der Dialyse.

## § 12.

Sind die Bedingungen zur Osmose vorhanden, so sind die Erscheinungen folgende:

1) Die beiden Flüssigkeiten mischen sich durch die Membran hindurch ganz unabhängig von hydrostatischem Druck, ja sogar gegen denselben, bis zu völliger Gleichheit vermittelt sich kreuzender Ströme.

2) Die sich kreuzenden Ströme sind in ihrer Stärke meist nicht gleich. Hat man z. B. einerseits eine Lösung eines festen Stoffes, andererseits nur dessen Lösungsmittel, so sind die Mengen, welche von dem Stoff in das Lösungsmittel und von diesem zurück in die Lösung gehen, nicht gleich und das Gewichtsverhältniss wird das endosmotische Aequivalent des betreffenden gelösten Stoffes genannt.

3) Das endosmotische Aequivalent ist um so grösser, je grösser die Differenz im Atomgewicht zwischen Membranbildner und gelöstem Stoff und je grösser die Anziehung ist, welche zwischen Lösungsmittel und gelöstem Stoff besteht.

4) Die Zeit, welche bis zu völliger Ausgleichung beider Ströme verstreicht, steigt mit der Dicke der Membran und verkürzt sich

mit steigender Temperatur und steigendem endosmotischen Aequivalent.

5) Die Geschwindigkeit der Diffusionsströme ist um so grösser, je grösser die quantitative chemische Differenz ist; dieselbe nimmt also im Verlauf der Osmose gradatim ab. Ausserdem ist sie um so grösser, je grösser das endosmotische Aequivalent.

Die osmotischen Erscheinungen spielen eine äusserst wichtige Rolle beim Stoffwechsel der Organismen, sind aber, wie wir später sehen werden, beim lebenden Protoplasma ganz erheblich modificirt.

### § 13.

Membranen, welche ausser den intramolekularen Poren auch noch gröbere, sogenannte Strukturporen, besitzen (und die meisten thierischen Membranen sind solche), zeigen ausser der Osmose noch die Erscheinungen der Filtration, d. h. sie lassen eine Flüssigkeit auch dann durch, wenn auf der anderen Seite kein anziehend wirkendes Lösungsmittel sich befindet, vorausgesetzt, dass die Flüssigkeit unter einem gewissen Druck sich befindet, der nicht durch Gegendruck völlig aufgehoben ist. Die Menge der filtrirenden Flüssigkeit steigt a) mit der Grösse des Spannungsunterschiedes, was natürlich sowohl durch Steigerung des inneren Druckes als durch Minderung des Gegendruckes hervorgerufen wird, b) mit der Porosität der Membran.

Aechte Lösungen (als solche sind die von krystalloiden Stoffen zu betrachten) gehen in der Regel unverändert durch die Membran; bei unächten Lösungen (als solche sind die von colloiden Stoffen zu betrachten) filtrirt entweder, bei geringem Druck, nur das Lösungsmittel und die etwa beigemischten krystalloiden Stoffe, während von dem colloiden Stoffe gar nichts durchgeht; oder, bei stärkerem Druck, ein der Drucksteigerung parallel gehendes Quantum des colloiden Stoffes, allein so, dass die zurückbleibende Lösung stets gesättigter ist als die filtrirte. So lässt Blut bei schwächerem Druck nur sein Wasser und seine Krystalloide (Salze, Extractivstoffe etc.) durch, und erst bei höherem geringe Mengen von Eiweiss, Fibrinogen etc.

### § 14.

Bei den Vorgängen des Kraftwechsels kommt zuerst das Verhältniss von Spannkraft und freier Bewegung (lebendiger Kraft) in Betracht. Ursache der betreffenden Erscheinungen sind die Anziehungsverhältnisse, welche zwischen den Stoffen bestehen und die wir allgemein als Centralkräfte

bezeichnen. Diese Anziehungen befinden sich entweder in gesättigtem oder ungesättigtem Zustand, letzteres sobald die im Anziehungsverhältniss bestehenden Stoffe sich nicht vereinigt haben, weil ein Hinderniss dieser Vereinigung entgegensteht. Ungesättigten Zustand einer Anziehung nennt man Spannkraft, auch verfügbare Arbeit. Dieselbe geht in eine freie Bewegung, lebendige Kraft oder Arbeit, über, sobald das Hinderniss, welches sich der Vereinigung der im Anziehungsverhältniss stehenden Körper entgegenstellt, beseitigt wird. Diesen Vorgang nennt man die Auslösung der Spannkraft.

### § 15.

Das Resultat der Auslösung ist, dass die im Anziehungsverhältniss stehenden Körper diesem folgen und mit einer bestimmten Kraft und Geschwindigkeit gegen einander stürzen, was ein zu Tage tretender Bewegung im Gegensatz zu der vorhergehenden Ruhe ist. Diese freien Bewegungen äussern sich in verschiedener Weise (wovon später) und haben die Eigenthümlichkeit, dass sie sich auf ihre Umgebung fortpflanzen, d. h. von dem Ort, wo sie entstanden sind, fortgeleitet werden. Das Ergebniss der Fortleitung für die Körper, welche die freie Bewegung erzeugt haben, ist, dass sie zur Ruhe kommen d. h. sie befinden sich jetzt im Zustand gesättigter Anziehung. Wir können also sagen: Spannkraft ist der Zustand ungesättigter Anziehung zwischen verschiedenen Körpern, und freie Bewegung (lebendige Kraft) entsteht, während sie in den Zustand der ganz oder relativ gesättigten Anziehung übergehen. Die Menge freier Bewegung, die erscheint, steht in mathematisch genauem Verhältniss zur Stärke der Anziehung, die im ungesättigten Zustand vorhanden war.

Betrachten wir nun die verschiedenen Anziehungsverhältnisse deren es dreierlei giebt: Anziehung der Masse, Anziehung der Moleküle, Anziehung der Atome.

### § 16.

Die Masseanziehung\*), die von den andern Anziehungen sich dadurch unterscheidet, dass ihr Fernwirkung zukommt (im umgekehrten Quadrat der Entfernung), ist im ungesättigten Zustande, so lange sich die im Anziehungsverhältniss stehenden Körper nicht

\*) Anm. Die gewöhnlichste Form der Masseanziehung ist die Schwere, die nach allen Richtungen des Raumes wirkt; ist die Masseanziehung polarisirt, so heisst sie magnetische Anziehung. Letztere Anziehungsart kommt wohl nur dem Eisen zu und kann in ihm durch Einwirkung eines elektrischen Stromes erzeugt werden.



berühren. Im latenten Zustand, d. h. als Spannkraft, äussert sie sich durch einen mittelst Gewichtseinheiten zu bestimmenden Druck auf die Körper, welche die Sättigung der Anziehung hindern, also als Druckkraft oder Gewicht. Beim Uebergang aus dem ungesättigten in den ganz oder relativ gesättigten, äussert sie sich als mechanische Bewegung, Massebewegung oder mechanische Arbeit. Sie wird gemessen nach dem Gewicht der sich bewegenden Masse und dem Weg, den sie in der Zeiteinheit (Sekunde) zurücklegt: der Geschwindigkeit. Mit andren Worten: Die Kräfteinheit ist das halbe Produkt aus der Masse und dem Quadrat der Geschwindigkeit. Als grosse Kräfteinheit bezeichnet man den Kilogrammometer, als kleine den Grammometer.

Will man die Masseanziehung aus dem gesättigten Zustand in den der Spannkraft überführen, also die sich anziehenden Körper von einander entfernen, so ist die Anwendung einer der Masseanziehung entgegen wirkenden freien Bewegung, eine mechanische Arbeit, erforderlich, die hierbei verschwindet d. h. in eine Spannkraft übergeht, die bei ihrer Auslösung gerade so viel mechanische Arbeit verrichtet, als zu ihrer Erzeugung verwendet wurde.

### § 17.

Bei der Anziehung der Moleküle eines Körpers hat man zweierlei zu unterscheiden: a) Die Cohäsion, die Anziehung gleichartiger Moleküle, und b) die Adhäsion, die Anziehung verschiedenartiger Moleküle. Diese beiden Centrakräfte haben keine Fernwirkung, sondern wirken nur innerhalb kurzer Distanzen. Hier ist die Sache etwas komplizirter. Im gesättigten Zustand befindet sich die Cohäsion nur wenn die Moleküle vollkommen ruhen; das ist zugleich der Zustand, in welchem der Körper den denkbar kleinsten Raum einnimmt. In den ungesättigten Zustand geht sie über, sobald die Moleküle in die nachher zu schildernden molekularen Bewegungen gerathen, weil diese distanzirend auf die Moleküle, also der Cohäsion entgegen, wirken.

Bei dieser Distanzierung sind zweierlei Phasen zu unterscheiden: Ueberschreitet dieselbe die Wirkungssphäre der Cohäsion nicht, so hat der Körper eine endliche Ausdehnung und es nimmt mit der Distanzierung das Volum des Körpers zu und seine Festigkeit ab; wird die Wirkungssphäre überschritten, so hört die Cohäsion auf und die Moleküle fallen auseinander, der Körper hat keine endliche Ausdehnung mehr. Den ersteren Fall nennt man die Lockerung der Cohäsion, den letzteren ihre Aufhebung. Die Distanzierung der Moleküle erfordert, eben so wie die Distanzierung bei

der Masseanziehung, Kraftaufwand d. h. Arbeit und zwar in Form der sogenannten molekularen Bewegungen, als deren wichtigste und allgemeinste die Wärme fungirt (molekulare Arbeit)\*). Diese Wärme verschwindet bei der Distanzierung, wird latent, während sie wieder frei wird, sobald die Distanzierung ganz oder theilweise aufgehoben wird. Eine Distanzierung, bei der Wärme latent wird, ist jede Ausdehnung eines Körpers, erfolge sie mit oder ohne Aenderung des Aggregatzustandes (Schmelzung, Verdampfung, Lösung). Aufhebung bez. Verminderung der Distanzierung, die mit Freiwerden von latenter Wärme verläuft, ist jede Volumabnahme, erfolge sie mit oder ohne Aenderung des Aggregatzustandes (Dampfcondensirung, Erstarrung, Auskrystallisirung aus Lösungen).

Aehnliche Verhältnisse walten bei der Adhäsion ob, und wo, wie bei Lösung und Auskrystallisirung, ein Kampf zwischen Adhäsion und Cohäsion stattfindet, ergeben sich complizirtere Verhältnisse, deren Erörterung uns hier zu weit führen würde.

### § 18.

Die chemische Affinität ist das auch nur in sehr kurzer Distanz wirksame Anziehungsverhältniss, in welchem die Atome zu einander stehen und das sie veranlasst, sich zu Molekülen zu vereinigen. Hierbei ist gerade so wie bei der molekularen Anziehung die Affinität gleichartiger Atome (chemische Cohäsion) und die verschiedenartiger Atome (chemische Adhäsion) zu unterscheiden. Auf der absoluten und relativen Stärke dieser beiderlei Affinitäten beruhen die chemischen Eigenschaften eines Körpers. Ueberwiegt die chemische Cohäsion über die chemische Adhäsion, so wird ein solcher Körper schwer chemische Verbindungen eingehen und bestehende werden leicht zerfallen. Umgekehrt: Ist die chemische Adhäsion stärker entwickelt als die Cohäsion, so werden solche Stoffe leicht chemische Verbindungen eingehen und diese werden sehr dauerhaft sein.

In praxi unterscheidet man diese beiderlei Affinitäten vorläufig nicht, sondern versteht unter chemischer Affinität nur die nach aussen d. h. anderartigen Atomen gegenüber wirksame chemische Adhäsion, die natürlich gleich ist der Differenz zwischen der Cohäsion und wirklichen Adhäsion.

Das Eigenthümliche der chemischen Affinität ist:

1) dass es sich hierbei um bestimmte Gewichtseinheiten handelt, die wir gleich näher bezeichnen werden;

\*) Anm. Ueber das Mass für diese Arbeit und die Natur der Wärmebewegung siehe die nächsten Paragraphen.

2) dass sie nicht nach allen Richtungen des Raums, sondern nur nach einer oder einigen bestimmten Richtungen des Raumes thätig ist.

Aus diesen Gründen kommen folgende technische Ausdrücke in Betracht: a) Unter Atom versteht man die kleinste Gewichtsmenge eines Körpers, welche in einer chemischen Verbindung vorkommt. Ein Atom kann nicht für sich allein bestehen, sondern tritt immer mit einem oder mehreren anderen (gleichartigen oder verschiedenen) zu einem Molekül zusammen. b) Ein chemisches Molekül ist eine Vereinigung von (gleichartigen oder differenten) Atomen und ist die kleinste Gewichtsmenge eines Körpers, welche im freien Zustand existiren kann und in Dampf-Form bei 0° und 760 Mm. Barometerstand den Raum von 2 Atomen Wasserstoff einnimmt c) Das chemische Aequivalent ist diejenige Menge eines Körpers, welche eine bestimmte Gewichtsmenge eines andern in einer chemischen Verbindung zu ersetzen vermag. d) Chemische Valenz ist diejenige Gewichtsmenge eines Körpers, welche ein Atom Wasserstoff in einer chemischen Verbindung zu ersetzen vermag. Wie viel valent oder wie viel werthig ein Atom eines Körpers sei, ergibt sich aus der Zahl von Wasserstoffatomen, welche dasselbe unter den möglichst günstigen Bedingungen zu binden im Stande ist. Wir unterscheiden deshalb 1, 2, 3 und 4werthige Atome, sowohl bei chemischen Elementen (d. h. Körpern, welche mit den heutigen Hilfsmitteln der Chemie nicht weiter in verschiedenartige Bestandtheile zerlegt werden können), als auch bei chemisch ungesättigten Verbindungen, sogenannten Radikalen (d. h. Atomkomplexen, welche sich ähnlich den Elementatomen unverändert von einer chemischen Verbindung in eine andere überschieben lassen und dort vermöge der Valenzen, welche noch ungesättigt in ihnen vorhanden sind, haften).

Aus dem über die chemische Valenz Gesagten ergibt sich, dass die chemische Anziehung nicht wie die Schwere nach allen Richtungen des Raumes wirkt, sondern nach einer oder mehreren bestimmten d. h. nach so vielen, als der Körper Valenzen hat, deshalb kommen den Molekülen bestimmte Formen zu.

Ein weiterer Punkt bei der chemischen Affinität ist, dass die Stärke der Anziehung zwischen den Atomen (oder Radikalen) mit der chemischen Natur der Stoffe wechselt, so dass wir zwischen stärkeren und schwächeren Affinitäten zu unterscheiden haben.

### § 19.

Die wichtigsten Affinitäten, mit denen es die Physiologie zu thun hat, sind die, welche zwischen Sauerstoff (2werthig), Stickstoff (3 oder 5werthig), Kohlenstoff (4werthig) und Wasserstoff

(1werthig) bestehen. Starke Affinitäten sind die zwischen Sauerstoff einerseits, Kohlenstoff und Wasserstoff andererseits, schwächer sind die Affinitäten zwischen Kohlenstoff einerseits, Wasserstoff und Stickstoff andererseits, sowie die Affinität zwischen Stickstoff und Wasserstoff, am schwächsten ist die zwischen Kohlenstoff und Stickstoff.

Der Uebergang einer chemischen Affinität aus dem ungesättigten in den gesättigten Zustand heisst chemische Verbindung (bei Sauerstoff speciell Oxydation). Der Effekt der Bewegung, mit welcher die Atome zusammenstürzen, ist eine eigenartige freie d. h. leitbare Bewegung des so entstandenen Moleküls, also eine Molekularbewegung, die sich entweder nur als Wärme, oder auch noch als Licht äussert. Tritt ausser Wärme noch Licht auf, so nennen wir den Prozess Verbrennung (das Nähere über diese Molekularbewegungen s. in § 248 u. fgg.) und die entstandene Wärme Verbrennungswärme.

Hat sich eine chemische Affinität gesättigt, so ist jetzt umgekehrt auch ihre Ueberführung in den ungesättigten Zustand möglich durch Trennung der im Anziehungsverhältniss stehenden Atome. Diesen Vorgang nennt man die chemische Zersetzung (wo es um sich um den Sauerstoff handelt Desoxydation). Genau so wie bei der Masseanziehung und der molekularen Anziehung ist auch hier zur Trennung ein Aufwand freier Kraft oder die Einsetzung einer stärkeren Centrakraft d. h. einer stärkeren Affinität nöthig. Wenn man es mit der stärksten Affinität zu thun hat, z. B. der zwischen Sauerstoff und Wasserstoff oder der zwischen Sauerstoff und Kohlenstoff, so gelingt die Zersetzung nur durch Aufwand einer freien Kraft und zwar einer Molekularbewegung (besonders Wärme, auch Licht), die hierbei latent wird. Will man eine schwächere Affinität aus dem gesättigten Zustand in den ungesättigten überführen, so kann man hierzu ausser einer Molekulararbeit auch eine stärkere Affinität anwenden (z. B. um eine Verbindung von Kohlenstoff und Wasserstoff zu zersetzen, die des Sauerstoffs zu den genannten Elementen), indem jetzt die schwächere durch die stärkere ersetzt wird. Hierbei tritt eine Molekularbewegung auf (Wärme etc. wird frei); aber da ein Theil der mit der stärkeren Affinität gegebenen Kraft zur Lösung der schwächeren Affinität verbraucht wird, also verschwindet, so ist die freiwerdende Molekularbewegung nur der unverbrauchte Rest der in der stärkeren Affinität enthaltenen Kraft.

## § 20.

Fassen wir kurz zusammen, bei welchen durch die chemische

Affinität beherrschten Vorgängen freie Bewegung entsteht resp. verschwindet.

1) Freie Bewegung entsteht unter Verschwinden von Spannkraft: a) wenn eine ungesättigte Affinität gesättigt wird; b) wenn eine schwächere Affinität durch eine stärkere ersetzt wird; c) wenn eine Verbindung, in welcher nur ein Theil der Valenzen gesättigt ist, die übrigen sättigt. d) Eine successive Entbindung freier Bewegung, die in der Physiologie eine so grosse Rolle spielt, findet statt, wenn hochatomige Verbindungen, welche durch schwache Affinitäten verhängt sind, successive in niederatomige und zwar solche, bei denen stärkere Affinitäten gesättigt sind, übergehen.

2) Umgekehrt verschwindet freie Bewegung und entsteht Spannkraft: a) wenn eine chemische Verbindung völlig zersetzt wird; b) wenn aus einer durch starke Affinität zusammengehaltenen chemischen Verbindung eine solche gemacht wird, in der nur schwächere Affinitäten gesättigt sind; c) wenn aus einer chemischen Verbindung, in welcher alle Affinitäten gesättigt sind, eine solche wird, in der nicht alle gesättigt sind. d) Ein successives Verschwinden freier Bewegung tritt dann ein, wenn eine niederatomige Verbindung, in der starke Affinitäten gesättigt sind, allmählich in eine hochatomige, in der schwache Affinitäten herrschen, übergeführt wird; dieser Vorgang spielt eine wichtige Rolle bei der Assimilationsthätigkeit der Pflanzen.

## § 21.

Nachdem wir das Verhältniss von freier Bewegung und Spannkraft an den wichtigsten Fällen besprochen, müssen wir uns noch mit den freien Bewegungen gesondert beschäftigen. Wie theilweise aus dem obigen schon ersichtlich, handelt es sich um mehrere Arten von Bewegung: 1) Mechanische Bewegung oder Masse-Bewegung, wobei sich ein Körper im Ganzen durch den Raum bewegt, ohne dass dabei nothwendig die einzelnen Moleküle des Körpers ihre Stellung zu einander verändern, z. B. die Bewegung eines fallenden Steines, eines sich drehenden Rades etc. Diese Bewegung ist schon in § 16 zur Genüge besprochen worden. 2) Molekulare Bewegungen d. h. Bewegungen, bei denen die einzelnen Moleküle eines Körpers innerhalb desselben durch Veränderung ihrer Stellung sich gegeneinander bewegen. Da sie zum Theil ganz verschieden auf unsere Sinne wirken, müssen sie in den folgenden Paragraphen speziell erläutert werden. 3) Intramolekulare Bewegungen d. h. solche, welche

die Moleküle um ihre eigene Axe ausführen. Auch diese erfordern eingehendere Besprechung.

### § 22.

Die molekularen Bewegungen sind nur verständlich, wenn man annimmt, jeder Körper bestehe aus stofflichen Theilen und dazwischen befindlichen leeren Räumen, so dass sich die stofflichen Theile innerhalb des Körpers gegeneinander bewegen können. Solcher Molekularbewegungen gibt es nun zweierlei resp. dreierlei, die gleichzeitig möglich sind:

1) Bewegungen, die jedes Molekül für sich, unabhängig von seinen Nachbarn, ausführt. Diese äussern sich als „geleitete Wärme“ und von ihrer Intensität und Form hängt die Temperatur, der Aggregatzustand und die Ausdehnung des gesammten Körpers ab. Wir können uns die Erscheinungen, welche diese Molekularbewegung hervorbringt, am besten erklären, wenn wir annehmen, sie gleiche der Bahn-Bewegung der Himmelskörper im Weltenraum, repräsentire also eine kreisende Bewegung um einen Schwerpunkt, die mit einer gewissen Centrifugalkraft erfolgt, also der Cohäsion der Moleküle entgegenwirkt (siehe § 17). Gehen wir hierbei vom festen Aggregatzustand aus und nehmen wir an, dass die genannte Molekularbewegung erst stillstehen würde, wenn man einen festen Körper auf  $273^{\circ}$  unter seinen Gefrierpunkt abkühlen könnte. Von hier an aufwärts beginnt die kreisende Bewegung, und man kann sich jetzt die Erscheinungen bei steigender Temperatur so vorstellen, als wirke die Erwärmung gleich einem tangentialen Stoss auf das rotirende Molekül, wodurch dessen Centrifugalkraft gesteigert wird. Das Resultat ist eine Vergrößerung des Bahndurchmessers, was zu der bekannten Gesamtausdehnung des Körpers und, mit der Entfernung der Schwerpunkte der Moleküle, zu einer Lockerung des Zusammenhalts führt (Lockerung der Cohäsion).

Nimmt man an, die Bewegung sei ursprünglich kreisförmig, so werden fortgesetzte Tangentialstösse, die stets aus einer Richtung kommen, die Bahn allmählig in eine elliptische von immer grösserer Streckung verwandeln. Die elliptische Bahn und die Lockerung des Zusammenhalts durch grössere Entfernung der Bahnmittelpunkte führt zur ersten Aenderung des Aggregatzustandes, nämlich dem Uebergang aus dem festen Aggregatzustand in den flüssigen. Im ersteren behaupteten die Schwerpunkte der Molekülbahnen ihre Winkelstellung zu einander und so behauptete der Gesamtkörper eine bestimmte, von der Einwirkung der Massenanziehung (Schwerkraft) unab-

hängige Gestalt. Sobald nun die Distanz der Schwerpunkte gross und die Ellipse der Bahn gestreckt genug geworden ist, hat sich die Verschieblichkeit der kreisenden Moleküle soweit gesteigert, dass die Schwerkraft die Cohäsion überwiegt und die Moleküle der ersteren folgen, so dass der Körper keine bestimmte Gestalt mehr besitzt; das ist der flüssige Aggregatzustand. Suspendirt man in einer Flüssigkeit sehr feinvertheilte feste Stoffe, z. B. Tusche, so giebt das unter dem Namen Brown'sche Molekularbewegung bekannte Phänomen ein Bild der molekularen Wärmebewegung: die Moleküle bewegen sich rotirend um einen fortschreitenden Mittelpunkt. Bei steigender Temperatur wird diese Bewegung immer heftiger.

Zur Erklärung des dritten Aggregatzustandes, des gasförmigen, kann man folgendes annehmen: Im festen und flüssigen Aggregatzustand bewegen sich die Moleküle in geschlossenen Bahnen, was zur Folge hat, dass der Gesamtkörper eine endliche Grösse d. h. ein bestimmtes Volumen besitzt, über welches hinaus er bei gleichbleibender Temperatur sich nicht auszudehnen strebt, weil die Cohäsion noch wirksam ist. Dem gegenüber ist der gasförmige Zustand durch das unendliche Ausdehnungsbestreben charakterisirt, d. h. der Körper hat kein bestimmtes Volumen mehr, die Cohäsion hat aufgehört zu wirken. Dies lässt sich so erklären: Durch die mit der steigenden Erwärmung gegebenen, fortgesetzten, in einer Richtung erfolgenden Tangentialstösse ist die Bahn zuerst zu einer immer gestreckteren Ellipse geworden und hat sich endlich, bei noch grösserer Steigerung der Centrifugalkraft, in eine Parabel oder Hyperbel geöffnet, das Kreisen ist also zu einer ins Unendliche fortschreitenden Bewegung geworden.

Um die Wärmebewegungen zu messen, bedienen wir uns der durch sie bewirkten Ausdehnung der Körper, indem wir graduirte Thermometer anwenden, und nennen eine Wärmeeinheit, (Calorie) diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um ein bestimmtes Volumen destillirten Wassers von 0° Celsius um einen Thermometergrad zu erwärmen. Bei der grossen Calorie ist das Volumen ein Kilogramm, bei der kleinen ein Gramm, also ist eine grosse Calorie = 1000 kleinen Calorien.

Nach ihrer Herkunft unterscheidet man hauptsächlich Reibungswärme, welche durch Hemmung von Massenbewegung entsteht, und Verbrennungswärme, die bei Sättigung chemischer Affinitäten entsteht.

### § 23.

2) Die zweite Art molekularer Bewegungen sind solche, bei

denen die Moleküle gemeinschaftliche, schichtweise übereinstimmende Lageveränderungen ausführen, und zwar oscillirende d. h. Schwingungen, die sich von einer Stelle geradlinig nach allen Richtungen des Raumes hin fortpflanzen. Die Bewegung der Moleküle erfolgt entweder senkrecht zur Axe der Fortpflanzung: stehende oder transversale Schwingungen, auch Strahlen genannt, oder in der Richtung der Axe: Verdichtungs- oder longitudinale Wellen. Schwingungen von geringer Schwingungszahl (zwischen 16 und 38000 pro Secunde, mithin etwa 11 Oktaven) rufen die Empfindung von Schall in uns hervor. Schwingungen von höherer Schwingungszahl machen auf unsere Empfindungswerkzeuge zunächst einen ähnlichen Eindruck wie die im vorigen Paragraphen geschilderten Wärmebewegungen und werden deshalb als Wärmestrahlen bezeichnet. Erst wenn die Zahl der Schwingungen in der Sekunde etwa 400 Billionen geworden, fangen sie an Lichtempfindung (zuerst rothes Licht) hervorzurufen: Lichtstrahlen. Die Lichtempfindung hält an bis zu der Schwingungszahl von 7—800 Billionen pro Secunde. Noch schnellere Schwingungen wirken auf unsere Sinnesorgane nicht mehr, verrathen sich aber dadurch, dass sie noch chemische Zersetzungen hervorrufen: chemische Strahlen. Abgesehen von den Schallschwingungen haben also diejenigen Strahlen, welche blos Wärmewirkung äussern, die niedrigsten Schwingungszahlen (40000—400 Billionen), die welche blos chemisch wirken, die höchsten (von 7—800 Billionen aufwärts); die Strahlen, die in der Mitte liegen, haben combinirte Wirkung.

Schallschwingungen d. h. Schwingungen von einer geringeren Schwingungszahl als 40000 pro Secunde, können nur Stoffe ausführen, welche eine gewisse Dichtigkeit haben; die rascheren, immer transversal erfolgenden Schwingungen, die wir als Wärmestrahlen, Lichtstrahlen und chemische Strahlen unterscheiden, setzen eine geringere Dichtigkeit des Stoffes voraus und werden, da sie selbst noch bei der äussersten uns möglichen Verdünnung der wägbaren Materie fort dauern, als Schwingungen eines hypothetischen Stoffes, der alle wägbare Materie durchdringen soll und Aether genannt wird, betrachtet.

### § 24.

3) Eine eigenthümliche Art von molekularer Bewegung ist die elektrische. Sie ist weder eine kreisende, noch eine oscillirende, sondern eine geradlinig fortschreitende, fliessende (elektrischer Strom), bei welcher zwei entgegengesetzt (polar) sich verhaltende Richtungen, die negative, von welcher der Strom



sich entfernt, und die positive, gegen welchen er sich bewegt, zu unterscheiden sind. Diese Bewegung kann natürlich nur dann eine continuirliche sein, wenn ein Kreislauf möglich ist (d. h. in einer geschlossenen Kette), andernfalls ähnelt sie einem geradlinigen Stoss. Ob die Moleküle des Leiters diese Bewegung selbst ausführen oder ob dies, nach der bisherigen Annahme, Seitens eines eigenen (imponderablen) elektrischen Fluidums geschieht, wird erst die Zukunft, voraussichtlich aber im Sinne der ersteren Alternative, entscheiden.

Hier ist noch ergänzend hinzuzufügen, dass diese Art von Bewegung nicht nur als freie Bewegung (elektrischer Strom), sondern auch als Spannkraft (elektrische Spannung) auftreten kann.

Nach ihrer Entstehungsursache unterscheiden wir Reibungs-  
elektrizität, die durch Hemmung von Massebewegung entsteht, Thermoelektrizität, die durch Hemmung von Wärmebewegung sich bildet, und den galvanischen Strom, der entsteht, wenn zwischen zwei im sogenannten elektromotorischen Spannungsverhältniss stehenden Körpern (Elektromotoren) eine doppelte (Kreis-) Leitung so hergestellt ist, dass die eine dieser Verbindungen die Möglichkeit einer Sättigung chemischer Affinität, d. h. einer Entbindung chemischer Spannkraft, bietet; man könnte sie deshalb auch chemische Elektrizität nennen. Letztere Art von elektrischer Bewegung ist die für die Physiologie wichtigste. Induktionselektrizität ist die, welche durch einen Strom in einem benachbarten Leiter hervorgerufen wird, Magnetelektrizität die, welche ein magnetischer Körper in einem benachbarten Leiter erzeugt.

### § 25.

Die letzte Art von Bewegungen, die ich oben als intramolekulare bezeichnet habe, können wir uns am bequemsten wieder als Rotation denken, und zwar weil auch hier ein Gegensatz zwischen einer centripetalen Anziehung und einer Centrifugalkraft in Erscheinung tritt. Zugleich wird erst hierdurch die Analogie zwischen den Bewegungen der Himmelskörper und der Moleküle vollständig. Wie erstere ausser ihrer Zirkelbewegung um den Centalkörper (Bahnbewegung) noch eine Rotation um ihre eigene Axe haben, so werden die genannten intramolekularen Bewegungen eine Rotation des Moleküls um seine eigene Axe sein. Die Annahme einer solchen Bewegung, die mit der § 22 geschilderten fortschreitenden Bahnbewegung in innigem Intensitätszusammenhang steht, erklärt uns die Erscheinungen der Dissociation von chemischen Verbindungen, bei denen also das Molekül ein Compositum aus verschiedenartigen Atomen ist, die durch eine central wirkende

Anziehungskraft, die chemische Affinität, zusammengehalten werden. Denken wir uns diese rotirend um einen gemeinschaftlichen Schwerpunkt, so haben wir in der Rotationsgeschwindigkeit jene der chemischen Affinität entgegenwirkende Centrifugalkraft, welche, wenn sie stark genug geworden ist, die Affinität überwindet und die Dissociation herbeiführt. Nehmen wir an, dass bei der steigenden Erwärmung eines Körpers nicht bloß die Rotation des Moleküls auf seiner Bahn um einen Schwerpunkt (siehe § 22) an Geschwindigkeit zunimmt, sondern auch die Rotation des Moleküls um seine eigene Axe, so erklärt sich hieraus, dass bei fortschreitender Erwärmung die Kraft, mit der sich die verschiedenartigen Atome im Molekül einer chemischen Verbindung festhalten, abnimmt, und der Moment der Dissociation, in welchem die Atome auseinanderfahren, wäre dann ähnlich aufzufassen, wie der Uebergang der elliptischen Bahnbewegung in die parabolische oder hyperbolische bei dem Uebergang eines Körpers aus dem flüssigen Aggregatzustand in den gasförmigen. Mithin wären diese intramolekularen Bewegungen nur eine Theilerscheinung der im § 22 geschilderten Wärmebewegung und zwar so:

Erwärmen wir einen Körper auf irgend eine Weise (durch Zuleitung von Wärme, Reibung, Verbrennung etc.), so vermehren wir sowohl die Geschwindigkeit der Bahnbewegung, als die der Rotationsbewegung des Moleküls. Nun reagirt von diesen beiden Bewegungen auf unsere Wärmemesser nur die erstere, die letztere nicht, deshalb ist letztere der latent werdende Theil der zugeführten Wärme. Da nun das Verhältniss, in welchem die zugeführte Wärmebewegung sich in diese beiderlei Bewegungsarten des Moleküls (die für Messinstrumente wahrnehmbare Bahnbewegung und die unmerkliche Axendrehung) theilt, mit der chemischen Natur des Körpers wechselt, so ist die Wärmemenge, die man einem Körper zuführen muss, um ihn von  $0^{\circ}$  auf  $1^{\circ}$  zu erwärmen, nicht für alle Stoffe gleich gross. Daraus ergibt sich für jeden Körper eine sogenannte spezifische Wärme.

### § 26.

Alle freien Bewegungen können nicht nur in Spannkraft übergeführt werden, sondern es lässt sich auch die eine in die andere umwandeln, und beides geschieht nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft in stets sich gleichbleibenden mathematischen Verhältnissen, sogenannten Aequivalenten. Das wichtigste der bis jetzt festgestellten Aequivalente ist das zwischen der Wärme (einer molekularen Bewegung) und der mechanischen

**Bewegung (Massebewegung):** das mechanische Aequivalent der Wärme. Dasselbe ist gegeben durch die Zahl 424 d. h. eine grosse Wärmeinheit (gr. Calorie) ist = 424 Kilogramm-meter, die kleine = 424 Gramm-meter. Das besagt: Wenn eine Wärmebewegung in mechanische Bewegung umgewandelt wird, so gibt die grosse Calorie 424 Kilogramm-meter, und umgekehrt, wenn mechanische Bewegung in Wärmebewegung umgewandelt wird, so geben je 424 Kilogramm-meter eine grosse Wärmeinheit d. h. soviel Wärme, als nöthig ist, um 1 Kilogr. Wasser von 0° auf 1° Celsius zu erwärmen.

Für das Licht hat man gefunden: Wenn die Sonnenstrahlen eine Minute lang auf einen Quadratdecimeter irdischer absorbirender Oberfläche fallen, so werden ungefähr 0,4 Wärmeinheiten erzeugt. Für elektrische Bewegung ist das Aequivalent noch nicht genau festgestellt.

### § 27.

Die Umwandlung einer freien Bewegung in eine andere bedingt, dass die erste als solche verschwindet; wenn z. B. Licht in Wärme umgewandelt wird, so hat es aufgehört Licht zu sein, und wenn mechanische Bewegung in Wärme umgewandelt wird, so ist die Massebewegung verschwunden.

Die Umwandlung einer freien Bewegung in eine andere oder in Spannkraft ist selten eine totale, sondern meist nur eine theilweise, dabei verschwindet von der ersteren Bewegung nur derjenige Theil, der umgewandelt worden ist.

Die Ursache, wodurch eine freie Bewegung in eine andere umgewandelt wird, ist allgemein das Auftauchen eines Hindernisses, welches sich dem Fortschreiten der ersteren entgegenstellt. Wenn z. B. Licht auf einen undurchsichtigen Körper trifft (der es nicht reflektirt, wovon nachher), so wird es, weil es an seinem Fortschreiten gehindert ist, sich in Wärme umwandeln. Wenn ein fallender Körper an seiner Fortbewegung durch den Erdboden gehindert wird, so verwandelt sich die Massebewegung in Wärmebewegung. Wenn die Moleküle des Dampfes in einem Dampfkessel an der Ausführung ihrer Wärmebewegung gehindert werden, so verwandelt sich die Wärmebewegung in eine mechanische Bewegung des Dampfkolbens. Wenn wir der Massebewegung eines sich drehenden Rades ein Hinderniss entgegenstellen, so verwandelt sich dieselbe in Wärmebewegung (Reibungswärme).

Das Hinderniss, das die Umwandlung erzwingt, geht von den wägbaren Stoffen, die ausserhalb der sich bewegenden Stoffe

liegen und ihn begrenzen, den begrenzenden Medien, aus, so dass wir sagen können, eine Umwandlung finde statt, wenn eine freie Bewegung aus einem Medium in ein anderes übergeht, jedoch nicht mit Nothwendigkeit, und zwar aus folgenden Gründen:

Ein Medium kann sich den freien Bewegungen eines angrenzenden Mediums gegenüber in dreifach verschiedener Weise verhalten:

1) Die Bewegung wird an dem Eindringen in das Medium verhindert, also zurückgeworfen, reflektirt. Ob dies geschieht, hängt von der Natur und der Beschaffenheit der Oberfläche des getroffenen Mediums, der Art der freien Bewegung, um die es sich handelt, und dem Winkel, unter welchem die Bewegung die Oberfläche trifft, ab. Diese Eigenschaft eines Mediums nennen wir dessen Reflexionsfähigkeit, z. B. für Licht, Schallwellen etc.

2) Das Medium gestattet der freien Bewegung einzudringen, ohne sie umzuwandeln. Die Bewegung schreitet jetzt in dem neuen Medium als solche fort, wird geleitet. Diese Eigenschaft nennen wir die Leitungsfähigkeit eines Mediums z. B. für Wärme, Elektrizität, Licht etc.

3) Das Medium gestattet der Bewegung, in dasselbe einzudringen, aber nur indem sie dieselbe in eine anderartige umwandelt, nicht als solche fortleitet. Diese Eigenschaft nenne ich die Empfindlichkeit.

### § 28.

Es ist klar, dass die drei genannten Eigenschaften eines Mediums oder, sagen wir jetzt, Körpers gegenüber freien Bewegungen in dem angrenzenden Medium im Verhältniss der, zwar nicht absoluten, aber relativen Ausschliessung zu einander stehen, was folgende Erwägung zeigt.

Ein Körper, der eine Bewegung stark und leicht reflektirt, wird ein schlechter Leiter und natürlich auch wenig empfindlich sein. Andererseits: Ein Körper, der eine Bewegung in sich eindringen lässt, sie absorbiert, wird sie nicht reflektiren. In ebensolchem Verhältniss der Ausschliessung steht Leitungsfähigkeit und Empfindlichkeit: Ein guter Leiter wird die Bewegung nicht umwandeln, und einer, der sie umwandelt, wird sie schlecht leiten. Betrachten wir einige der wichtigsten Bewegungen in diesem dreifachen Verhalten der Medien zu ihnen, weil dies für das Verständniss der Physiologie von grosser Wichtigkeit ist:

1) Das Licht. Ein Körper, der das Licht als solches leitet d. h. ohne Umwandlung, ist durchsichtig (diaphan). Ein durchsichtiger Körper ist nun ein schlechterer Reflektor als ein undurchsichtiger und wird Licht schlecht in Wärme umwandeln, also wenig gegen Licht empfindlich sein. Ist ein Körper undurchsichtig, ein schlechter Lichtleiter, so wird er, was auf seine Oberflächenbeschaffenheit ankommt, entweder gut reflektiren oder das Licht gut absorbiren d. h. in Wärme umsetzen, empfindlich gegen Licht sein.

Wollen wir z. B. einen Thermometer empfindlich für Licht machen, so überziehen wir ihn mit einer matten, nicht reflektirenden und undurchsichtigen Schicht, z. B. Russ. Stoffe, welche Lichtbewegung leicht in Dissociationsbewegung (intramolekulare) umwandeln, also besonders empfindlich gegen die sogenannten chemisch wirkenden Lichtstrahlen sind, verlieren in demselben Moment ihre Durchsichtigkeit. (Photographie.)

2) Wärme. Ein guter Wärmeleiter wird wenig empfindlich gegen Wärme sein, d. h. er wird, weil er die Wärme nicht in sich aufhäuft, schwer schmelzen, und weil er sie nicht in Dissociationsbewegung umwandelt, schwer verbrennen. Umgekehrt, ein schlechter Wärmeleiter wird, weil er dieselbe in sich aufhäuft und leicht in Dissociationsbewegung umwandelt, leicht schmelzen und leicht verbrennen.

3) Elektrizität. Ein guter Leiter für Elektrizität wird unter ihrem Einfluss sich weder stark erwärmen, noch sich leicht zersetzen. Setzen wir dagegen dem elektrischen Strom ein Hinderniss in Gestalt eines schlechten Leiters entgegen, so wird sich eine starke Umwandlung in Wärme oder Dissociationsbewegung vollziehen oder elektrische Spannung entstehen.

4) Mechanische Bewegung. Bei ihr handelt es sich um zweierlei Verhältnisse: 1) um die Eigenschaften des Körpers, den eine mechanische Bewegung trifft, d. h. um die Cohäsionsverhältnisse seiner Massetheilchen; 2) um das Mass seiner Verschieblichkeit als Ganzes. Hierdurch wird die Sache ziemlich kompliziert. Fassen wir das Mass seiner Verschieblichkeit als Ganzes für sich allein ins Auge, so wird er um so vollständiger den mechanischen Stoss reflektiren können, je weniger er geeignet ist ihn zu leiten oder je weniger er sich durch ihn verschieben lässt, und umgekehrt wird er um so schlechter reflektiren, je besser er die Bewegung leitet, oder je leichter er sich verschieben lässt.

Setzen wir seine Verschieblichkeit als Ganzes gleich Null, so kommt nur die Cohäsion seiner Massetheile in Betracht. Diese zeigt sich in

zweierlei Eigenschaften: 1) in seiner Festigkeit, d. h. dem Widerstand, welche die Massetheilchen einer gegenseitigen Lageveränderung entgegenzusetzen; wir unterscheiden darnach weiche und feste Körper; 2) in seiner Elastizität: Diese besitzt ein Körper, wenn seine Massetheilchen, aus ihrer ursprünglichen gegenseitigen Lage gerückt, wieder in dieselbe zurückzukehren streben. In dieser Beziehung unterscheidet man eine vollkommene Elastizität, bei welcher die Massetheilchen nach Aufhören der mechanischen Einwirkung wieder vollkommen in ihre ursprüngliche Lagerung zurückkehren, von einer unvollkommenen, in welcher diese Rückkehr entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Grade stattfindet.

Diese beiden Eigenschaften können sich in folgender Weise kombiniren: 1) Ein Körper kann sehr fest sein, der Verschiebung seiner Theile einen grossen Widerstand entgegenzusetzen, allein dabei eine unvollkommene Elastizität besitzen d. h. die Theile kehren nach der Verschiebung nicht oder nur wenig in ihre alte Lage zurück. 2) Ein Körper hat eine geringe Festigkeit, er leistet der Verschiebung seiner Massetheilchen einen geringen Widerstand, aber seine Elastizität ist sehr vollkommen, d. h. sie kehren nach Aufhören der verschiebenden mechanischen Kraft vollkommen in die alte Lage zurück; dahin gehört im allgemeinen die lebendige Substanz. 3) Ein Körper ist sehr fest und besitzt eine vollkommene Elastizität; dahin gehören z. B. die meisten Hartgebilde des thierischen Körpers wie die Knochen. 4) Die Festigkeit ist gering und die Elastizität sehr unvollkommen; dahin gehören die Substanzen, die wir teigig und flüssig nennen.

Betrachten wir nun das Verhalten dieser verschiedenen Eigenschaften gegenüber einer mechanischen Bewegung. z. B. einem mechanischen Stoss: so besteht die Reflexionsfähigkeit darin, dass derselbe zurückgeworfen wird; die Leitungsfähigkeit darin, dass kein Zurückwerfen, sondern eine Verschiebung der Massetheilchen des getroffenen Körpers erfolgt, die nach Mass, Masse und Geschwindigkeit möglichst der des stossenden Körpers gleicht; die Empfindlichkeit darin, dass die mechanische Bewegung in eine molekulare, z. B. Wärme, umgewandelt wird.

Das Verhältniss der Ausschliessung zwischen den drei genannten Eigenschaften zeigt sich in folgender Weise:

Ein fester Körper, vorausgesetzt dass er sich als Ganzes nicht verschieben lässt, ist ein schlechter Leiter für mechanische Bewegung, weil er der Verschiebung seiner Massetheilchen grossen Widerstand entgegensetzt; er wird also, gleiche Elastizität vorausgesetzt, besser reflektiren, einen Stoss zurückwerfen, als ein

weicher, der die mechanische Bewegung leicht in eine mechanische Verschiebung seiner Massetheilchen überführt d. h. mechanische Bewegung weiter leitet.

Ein vollkommen elastischer Körper wird besser einen mechanischen Stoss reflektiren als ein unvollkommen elastischer, weil seine Fähigkeit zur mechanischen Verschiebung seiner Massetheilchen, d. h. zur Leitung einer mechanischen Bewegung, in hohem Grade dadurch beeinträchtigt ist, dass die Theilchen nach ihrer Verschiebung mit einer der verschiebenden Kraft ebenbürtigen die alte Lage einzunehmen streben. Wir verwenden deshalb überall da, wo es sich um Verhinderung der Fortleitung, also um die möglichst vollständige Reflexion einer mechanischen Bewegung, namentlich des mechanischen Stosses handelt, Stoffe, die eine vollkommene Elastizität besitzen; die gleiche Rolle spielen die vollkommen elastischen Substanzen in der Mechanik des Thierkörpers.

Das Verhältniss der Ausschliessung zwischen Empfindlichkeit einerseits, Leitungs- und Reflexionsfähigkeit andererseits zeigt sich bei der mechanischen Bewegung in folgendem: Ein fester Körper, der eine Bewegung schlecht leitet, wird sich stärker erwärmen d. h. einen grösseren Theil der ihn treffenden mechanischen Bewegung in Wärme umwandeln als ein weicher, der die mechanische Bewegung leicht leitet. Ein eine mechanische Bewegung gut reflektirender oder vollkommen elastischer Körper wird sich nicht so leicht erwärmen als einer, der sie schlecht reflektirt. Combiniren wir beides, so wird ein Körper von geringer Festigkeit, aber vollkommener Elastizität (und dahin gehören viele Stoffe des Thierkörpers) am wenigsten empfindlich gegen mechanische Bewegung sein d. h. am wenigsten Reibungswärme erzeugen, während feste und sehr unvollkommen elastische Körper am empfindlichsten sind.

Diese Verhältnisse sind für das Verständniss der Physiologie von entscheidender Bedeutung, da die lebendige Substanz und die von ihr gebildeten Gerüstsubstanzen sich von den leblosen Stoffen dadurch unterscheiden, dass sie molekulare Bewegungen schlecht leiten und reflektiren und demgemäss gegen sie in hohem Grade empfindlich sind, während sie umgekehrt gegen mechanische Bewegung in ausgesprochenem Masse wenig empfindlich sind d. h. sie leicht leiten oder reflectiren und wenig Reibungswärme produziren.

### 3. Allgemeines über das Protoplasma.

#### § 29.

Wie schon Bd. I § 33 bemerkt, ist der eigentliche Träger der Lebenserscheinungen bei Thier und Pflanze das sogenannte Pro-

toplasma, aus dem bei den niedersten Thieren der ganze Leib besteht, während bei den meisten Thieren hierzu noch flüssige und feste Stoffe andrer Art treten, die Absonderungen des Protoplasmas sind und an dem Lebensprozess nur einen passiven Antheil nehmen. Die Aufgabe der physiologischen Forschung ist, die Lebenserscheinungen als ein nothwendiges Ergebniss der Struktur, der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Protoplasmas und der von aussen kommenden stofflichen und physikalischen Einwirkungen auf dasselbe zu erkennen und zu schildern. Diese Aufgabe kann jedoch zur Zeit nur in unvollkommener Weise gelöst werden, da uns hiezu noch viele elementare Kenntnisse abgehen. Früher, namentlich vor Beginn der mikroskopisch physiologischen Forschung, war die Möglichkeit noch weit geringer und so nahm man damals an, das Protoplasma sei der Sitz einer ganz eigenthümlichen, von den in der unorganischen Natur waltenden Kräften wesentlich verschiedenen, sogenannten Lebenskraft, welche allein im Stande sei, aus dem materiellen Substrat der lebendigen Substanz die eigenthümlichen chemischen und physikalischen Leistungen, die uns als Lebenserscheinungen entgegentreten, zu entwickeln. Diese Auffassung ist jetzt verlassen und man nimmt an, dass die Lebenserscheinungen auf demselben Wechselspiel von Kraft- und Stoffumwandlung beruhen wie die Erscheinungen an der unorganischen Substanz, dass es sich hierbei nur um eine eigenthümliche Modifikation dieser Erscheinungen handle, die ihre Ursache in der eigenthümlichen Struktur und chemisch-physikalischen Beschaffenheit der lebendigen Substanz finden, und mit Recht hofft man auch die noch dunkeln Punkte im gleichen Sinne aufzuhellen.

### § 30.

Die Eigenthümlichkeit der lebendigen Substanz besteht darin, dass sie uns in drei ganz verschiedenartigen Zuständen entgegentritt, nämlich in dem thätigen, dem ruhenden und dem toten, deren charakteristische Unterschiede wir an die Spitze der physiologischen Detailerörterung setzen wollen. Der Hauptunterschied ist der, dass das, was wir Lebenserscheinungen nennen, nur an die zwei ersten Zustände gebunden ist, die wir deshalb auch zusammenfassend den lebendigen Zustand des Protoplasmas nennen, während im toten Zustande diese weggefallen sind und das Protoplasma sich wie ein unorganischer Körper — allerdings ein solcher ganz eigener Art — verhält. Das Merkwürdige dabei ist, dass diese beiden Hauptzustände sich nur



durch scheinbar äusserst geringfügige Modifikationen der Substanz von einander unterscheiden.

### § 31.

Der Hauptunterschied zwischen dem toten und lebendigen Zustand ist folgender. Im ersteren sehen wir entweder gar keinen oder einen continuirlichen Stoff- und Kraftwechsel, dessen Intensität zwar je nach den Umständen wechseln kann, der aber unter gleichbleibenden Umständen gleichbleibt und dessen Ergebniss immer eine Zerstörung der chemischen und physikalischen Struktur, also ein destruktiver Stoff- und Kraftwechsel ist.

Im lebenden Zustand dagegen ist der Stoff- und Kraftwechsel ein rhythmischer, d. h. er zeigt qualitative und quantitative Schwankungen zwischen jenen zwei oben genannten Zuständen, dem ruhenden und thätigen, und dieser Wechsel erfolgt, ohne dass die äusseren Verhältnisse, die auf die lebendige Substanz wirken, irgend erhebliche correspondirende Schwankungen zeigen, so dass man zu der Ueberzeugung kommen muss, dass diese Schwankungen von rhythmischen Zustandsveränderungen im Innern der lebendigen Substanz ausgehen.

Weiter ergibt sich dann, dass der Stoff- und Kraftwechsel nicht wie im toten Zustand ein einseitig destruktiver, sondern ein regulativer ist: der Zerstörung des chemisch-physikalischen Bestandes steht eine restitutive Thätigkeit gegenüber, so dass der Körper bei oberflächlicher Betrachtung unverändert zu bleiben scheint, trotzdem dass in rhythmischer Weise Leistungen von ihm ausgehen in Form von Stoff- und Kraftabsonderung. Es entspricht also diesen Absonderungen von Stoffen und Kräften eine quantitativ (aber nicht qualitativ) entsprechende Aufnahme von Stoffen und Kräften, wobei sich Aufnahme und Abnahme bis zu einem gewissen Grad und unter gewissen Umständen völlig die Wage halten: ein Stoff- und Kraftwechsel, den wir deshalb auch einen conservirenden nennen könnten, im Gegensatz zu dem destruktiven Stoff- und Kraftwechsel, den das tote Protoplasma zeigt, wenn nicht durch den Ausdruck „conservirend“ die falsche Vorstellung erweckt würde, als handle es sich um ein Stillstehen der Vorgänge. Der zutreffendste Ausdruck ist jedenfalls „regulativ“, weil es sich thatsächlich um regulative Einrichtungen handelt, durch deren Anwesenheit sich der lebendige Zustand des Protoplasmas vom toten unterscheidet, Einrichtungen, die uns allerdings ihrer Natur

nach nicht näher bekannt sind, mit deren Wirkung wir uns aber später beschäftigen werden.

### § 32.

Der tote und der lebende Zustand können im Allgemeinen nur in einer Richtung in einander übergehen, d. h. der lebende in den toten, aber nicht umgekehrt. Dagegen gibt es einen Zwischenzustand, den wir den des latenten Lebens nennen, wobei der Kraft- und Stoffwechsel völlig oder fast völlig stillsteht, demnach weder ein destruktiver, noch ein regulativer Stoffwechsel stattfindet. Aus diesem Zustand ist der Uebertritt in den lebendigen Zustand wieder möglich, jedoch nur innerhalb eines für jede Protoplasmaart mehr oder weniger festbegrenzten Zeitraums, nach dessen Ablauf der Tod eintritt. Der Zustand des latenten Lebens wird, soviel bis jetzt bekannt ist, durch dreierlei Umstände herbeigeführt:

1) Durch eine erhebliche Abnahme des Wassergehaltes, die jedoch einen gewissen Grad nicht übersteigen darf. Dieser Fall ist ungemein häufig bei den Pflanzensamen, bei denen überhaupt die Fähigkeit zum latenten Leben am ausgebildetsten ist. Unter den Thieren zeichnen sich viele Infusorien, dann die Bärthierchen, Anguilluliden etc. aus. Zufuhr des nöthigen Wassergehaltes stellt den lebendigen Zustand wieder her.

2) Herabminderung der Temperatur bis in die Nähe des Gefrierpunktes oder wirkliches Gefrieren. Das ist ein bei den niederen, in der Luft lebenden Thieren sehr häufiger Fall, namentlich entwickelt ist diese Fähigkeit bei vielen Eiern und Larven von Insekten, welche lange steif gefroren bleiben können. Langsame Steigerung der Temperatur stellt den lebendigen Zustand wieder her.

3) Kann eine Einkapselung, welche die Einwirkung der später zu besprechenden Lebensreize ausschliesst, an und für sich allein schon einen Latenzzustand herbeiführen, ohne dass Temperaturerniedrigung mitwirkt. Dieser Fall gilt besonders von den Eiern der Thiere, wobei jedoch gesagt werden muss, dass die Latenz keine völlige ist.

Die Fähigkeit, in dem Latenzzustand zu verharren, ist bei den verschiedenen Thieren sehr ungleich und wechselt auch je nach den Entwicklungszuständen der Thiere; andererseits darf aber auch gesagt werden, dass wohl bei allen Protoplasmaarten zwischen dem lebendigen und toten Zustand ein, wenn auch häufig sehr kurzes Stadium der Latenz liegt, in welchem eine Wiederbelebung möglich ist.

## § 33.

Daraus, dass die Lebenserscheinungen des Protoplasma an die Anwesenheit und Funktionirung gewisser regulativer Einrichtungen gebunden sind, ergibt sich, dass der Uebergang aus dem lebenden Zustand in den toten durch definitive Zerstörung dieser Regulirungsapparate herbeigeführt wird, während es sich bei dem Zustand des latenten Lebens nur um die zeitweilige Einstellung ihrer Funktionirung handelt. Derlei Einflüsse sind mehrere namhaft zu machen:

1) Wenn die Zufuhr derjenigen Materialien, die den regulativen Stoffwechsel unterhalten, nämlich Sauerstoff und Nährstofflösungen, eingestellt wird (Sistirung von Athmung und Ernährung); oder, anders gesagt, wenn dem Protoplasma die Möglichkeit entzogen wird, dem destruktiven Theil seines Stoffwechsels den restitutiven entgegen zu setzen.

2) Eine erhebliche Aenderung des Wassergehaltes nach auf- oder abwärts, übermässige Quellung so gut wie Vertrocknung, was durch sehr verschiedene Umstände herbeigeführt wird. So kann Wasserentziehung durch einfache Verdunstung und durch Wasser absorbirende Chemikalien (Alkohol, Salze etc.) herbeigeführt werden, übermässige Quellung aber wird ebensowohl durch destillirtes Wasser, als durch gewisse wässrige Lösungen bewirkt.

3) Gerinnung der gelösten Albuminate, wobei jedoch, wie es scheint, ziemlich allgemein zwei Stufen der Gerinnung zu unterscheiden sind, eine gelatinöse und eine fibrilläre (Hermann). Im gelatinösen Stadium ist eine Rückkehr in den lebendigen Zustand möglich durch Wiederauflösung des Gerinsels, während dies im fibrillären Zustand nicht mehr möglich ist. Der Uebergang aus dem gelatinösen Zustand der Gerinnung in den fibrillären scheint einfach eine Funktion der Zeit zu sein. Die Gerinnung scheint durch die meisten der Einwirkungen, die wir Lebensreize oder schlechtweg Reize nennen, weil sie das lebendige Protoplasma aus dem ruhenden Zustand in den thätigen versetzen, herbeigeführt zu werden, und die Erhaltung des Lebens nur darauf zu beruhen, dass durch Einflüsse, die später besprochen werden sollen, die Gerinnung jedesmal, ehe sie das gelatinöse Stadium überschritten hat, wieder gelöst wird. Fehlen diese lösenden Einflüsse oder ist die Reizeinwirkung so stark, dass sofort die Gerinnung fibrillär wird, so tritt Tod ein. Wir können also sagen: Alle Einflüsse, welche das lebendige Protoplasma aus dem ruhenden Zustand in den thätigen versetzen, können es auch unter

bestimmten Bedingungen und bei heftiger Einwirkung in den toten überführen.

4) Chemische Umwandlung der (gelösten und festen) Albuminate in anderartige, meist niederatomige Verbindungen: Albuminoide (Hornstoff, Mucin, Leim gebende Substanz etc.), Fette, Kohlenhydrate oder Krystalloidverbindungen. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass, wenn diese Umwandlungen partiell sind, der Rest des Protoplasmas im lebendigen Zustand verharret, seine Lebenserscheinungen nur vermindert und gehemmt sind. Weiter ist anzumerken, dass eine solche chemische Umwandlung der Albuminate auch im lebendigen Zustande stetig fort dauert, allein durch den restitutiven Theil des Stoffwechsels stetig wieder ersetzt wird, so dass der lebendige Zustand intakt bleibt.

5) Eindringen von Stoffen in das Protoplasma, welche die Wirkung des Sauerstoffs auf dessen oxydable Bestandtheile verhindern. Dieser Umstand kommt also so ziemlich auf dasselbe hinaus, wie die unter 1) aufgeführte Behinderung der Athmung. Solche Stoffe sind z. B. Kohlenoxyd-, Stickoxyd- und Blausäure-Gas.

Stoffe, welche schon in kleinen Mengen das Protoplasma aus dem lebendigen in den toten Zustand überführen, nennt man Gifte.

### § 34.

Der tote Zustand wird bei vielen Protoplasmaarten eingeleitet durch den Zustand der Starre oder Totenstarre, der seinen Namen von den Erscheinungen hat, die am Protoplasma der willkürlichen Muskeln besonders stark und auffallend hervortreten. Man kann diese Erscheinungen als eine Durchmesser-Veränderung im Sinne der Kuglung, d. h. als eine Verkürzung aller Längsdurchmesser unter Vergrößerung der Querdurchmesser, nennen, die mit mehr oder weniger grosser Kraft erfolgt und zwar unter Bildung von freier Wärme. Die Ursache ist eine Gerinnung von Albuminaten, weshalb das Protoplasma getrübt, fest und hart wird. Das Volum ist dabei etwas geringer geworden und seine Elasticität hat abgenommen. Die Reaktion, die beim ruhenden lebendigen Protoplasma, wie es scheint, stets schwach alkalisch oder wenigstens neutral ist, ist sauer geworden durch Bildung von freien Säuren (bes Fleischmilchsäure) und sauren Salzen. Dabei hat sich der Gehalt an Kohlenhydraten (beim Muskel Glycogen) gemindert und ist Kohlensäure gebildet worden; Ergebnisse, die zusammengehalten mit der Wärmeentwicklung beweisen, dass eine Oxydation stattgefunden hat.

Nicht jedes Protoplasma zeigt den ganzen eben beschriebenen Symptomencomplex, namentlich fehlen bei verschiedenen Arten (z. B. beim Nervenprotoplasma) die Durchmesserveränderungen. Auch kann man an Protoplasmaarten, die unter gewöhnlichen Umständen alle obigen Erscheinungen aufweisen, das Eintreten der Starre durch bestimmte Behandlung, z. B. beim Muskel durch Abbrühen, verhindern.

Da die Starre auf Gerinnung der Albuminate zurückzuführen ist, so gilt für sie das in § 33, 3. Gesagte, dass nämlich die Starre zwei Stadien hat: das Stadium der gelatinösen Gerinnung, aus welchem eine Rückkehr zum lebendigen Zustande durch Einflüsse, welche die Gerinnung lösen, wieder möglich ist, und das zweite Stadium der fibrillären Gerinnung mit Contraktion des Gerinsels, in dem diese Möglichkeit nicht mehr vorhanden, die Todtenstarre eine definitive geworden ist.

Je nach der Ursache, welche die Starre hervorgerufen hat, unterscheidet man verschiedene Starren. Die Säurestarre ist entweder dadurch entstanden, dass unter Einfluss von heftigen Reizen sich grössere, nicht mehr zur Neutralisirung gelangende Mengen von Säuren im Innern des Protoplasmas gebildet haben, oder dadurch, dass Säuren von aussen einwirken; letztere Fähigkeit besitzen jedoch nicht alle Säuren, z. B. die Mineralsäuren nicht. Als Wasserstarre bezeichnet man die durch destillirtes Wasser hervorgerufene. Auch andere, chemisch indifferente Stoffe können Starre erzeugen. Eine weitere Starre ist die Temperaturstarre, die in eine Wärmestarre und eine Kältestarre zerfällt. Die erstere tritt für jede Protoplasmaart bei einer bestimmten Temperatur ein (beim Muskel des Warmblüters mit 48—50°, bei dem von Kaltblütern mit 40° Celsius). Die Kältestarre fällt im allgemeinen mit dem Gefrierpunkt des Wassers zusammen.

Starre und latenter Zustand des Lebens dürfen, obwohl sie in manchen Fällen zusammenfallen, doch nicht als identisch betrachtet werden.

### § 35.

Ist die Starre eine definitive geworden, d. h. unwiderruflich eingetreten, so hängt das weitere Verhalten des Protoplasmas von einer Reihe von Umständen ab. Es wird nämlich entweder chemisch und physikalisch zerstört oder es wird conservirt, d. h. es besteht mehr oder weniger unverändert fort, verhält sich aber jetzt wie ein unorganischer Körper, zeigt keinen rhythmischen Stoff und Kraftwechsel mehr.

Ob das eine oder andere geschieht, hängt vor allem vom Wassergehalt ab; je geringer dieser ist, um so mehr erhält sich das Protoplasma unverändert, deshalb ist eine der einfachsten Conservirungsmethoden des Fleisches seine Trocknung. Umgekehrt, je wasserhaltiger das Protoplasma, desto rascher wird es zerstört. Der Wassergehalt, den das lebende Protoplasma besitzt, ist hinreichend, um die Zerstörung herbeizuführen.

Der zweite Umstand ist der Temperaturgrad. Bei 0° und darunter wird es fast unverändert conservirt, mag es saftig oder trocken sein. Von hier an ist das Verhalten verschieden: getrocknetes Protoplasma verhält sich steigenden Temperaturen gegenüber ziemlich gleichgültig, bis es bei einer sich über den Siedepunkt des Wassers erhebenden Temperatur entweder verbrennt (bei Anwesenheit von Sauerstoff) oder der trockenen Destillation anheimfällt. Im saftigen Zustande steigt vom Gefrierpunkt an die Zersetzungsfähigkeit bis zu der Temperatur, in welcher die Albuminate gerinnen (40—50° Celsius); von hier an nimmt mit steigender Temperatur die Zersetzungsfähigkeit ab und bei der Siedehitze leistet es einen erheblichen Widerstand, obwohl jetzt einzelne Bestandtheile desselben in Pepton verwandelt und gelöst werden. Die Abnahme der Zersetzungsfähigkeit bei höheren Temperaturen unterhalb der Siedehitze des Wassers beruht theils auf der Gerinnung der Albuminate, theils darauf, dass in dieser Temperatur die belebten Fäulnisfermente, die bei der Zersetzung eine so grosse Rolle spielen, nicht leben können. Gekochtes Fleisch ist weniger zersetzungsfähig als frisches, theils weil die Fermente getödtet sind, theils weil der Wassergehalt, vermindert worden ist, theils weil die Albuminate geronnen sind.

Der dritte Umstand ist die Anwesenheit von Sauerstoff. Man hat den Einfluss des Sauerstoffs auf die Zersetzung eine Zeit lang bedeutend überschätzt, indem man ihm die Wirkung der Fermente (§ 36) zuschrieb; jetzt weiss man, dass seine Anwesenheit zwar die Zersetzung begünstigt, aber weder unbedingt nöthig ist, noch für sich allein die Zersetzung bewerkstelligen kann, ausgenommen wenn ihm grosse Zeiträume zu Gebote stehen (Verwesung, Vermoderung).

### § 36.

Der wichtigste Umstand bei der Zersetzung ist die Anwesenheit belebter Fermente, niedriger Organismen, die man als Vibriionen, Bacterien etc. bezeichnet und zu den Spaltpilzen (Schizomyceten) rechnet, aber noch nicht genügend studirt hat,

weil ihre extreme Kleinheit der Forschung grosse Schwierigkeiten entgegensetzt. So viel ist sicher, dass sie im keimfähigen Zustand in die Luft verstäuben und letztere in der Nähe der mit Organismen besetzten Erdoberfläche stets solche Keime enthält, welche sofort ihre Entwicklung und Vermehrung beginnen, sobald sie auf ein geeignetes Nährstoffsubstrat fallen; ein solches sind fast alle stickstoffhaltigen Substanzen, welche sich in Lösung oder genügend durchfeuchtetem Zustande befinden. In diesen leiten sie durch ihre Lebensthätigkeit die sogenannte Fäulnisgärung ein. Die saure Reaktion, welche die Starre (jedoch nicht immer) begleitet, weicht jetzt einer alkalischen Reaktion in Folge von Ammoniakentwicklung. Es erscheinen übelriechende Gase, besonders Schwefelwasserstoff, Phosphorwasserstoff, Schwefelammonium etc., dann Kohlensäure, Stickstoff und verschiedene theils flüssige, theils lösliche Zersetzungsprodukte (siehe Bd. I § 5). Dieser Prozess dauert bis zur völligen chemischen und physikalischen Zersetzung des Protoplasmas fort.

Die Thätigkeit der belebten Fermente ist an einen gewissen, nicht zu niedrigen Wassergehalt geknüpft, sowie an eine Temperatur, welche nicht unter den Gefrierpunkt des Wassers geht und nicht höher ist als 50—60° Celsius.

Ausserdem gibt es eine Reihe von chemischen Stoffen, welche diese Fermente tödten oder lähmen und deren man sich deshalb als Conservierungsmittel bedient. Hierzu gehören die meisten Mineralsäuren, einige organische Säuren, worunter insbesondere die Salicylsäure und Carbolsäure zu nennen sind, dann das Tymol, viele Metallsalze, Alkohole, Aether, Fette, Glycerin etc.

Die Conservierung zu naturhistorischen Zwecken geschieht theils durch Einlegung in Alkohol oder wässrige Lösungen von Sublimat, Chromsäure, chromsaurem Kali, Glycerin, Arsenikaten etc. (feuchter Einschluss) oder durch Trocknung mit oder ohne vorgängige Imprägnirung mit gewissen Salzen, wobei insbesondere die schwefelsaure Thonerde eine wichtige Rolle spielt. Hat man keine solche Imprägnirung vorgenommen, so tränkt man die getrockneten Theile mit Harzlösungen.

Die Conservierung zu culinaren Zwecken geschieht durch Einsalzen mit Kochsalz und Salpeter, durch Trocknen mit oder ohne Räucherung, durch Eingiessen in Fett, mit oder ohne vorgängige Abtödtung etwaiger schon anwesender Fermente durch Kochen, oder durch luftdichten Einfluss nach vorgängigem Kochprozess, um, nach der Zerstörung der bereits anwesenden, neuen Fermenten den Zutritt zu verwehren.

Ein eigenthümlicher postmortaler Zersetzungsprozess, der jedoch nur bei eiweissreicherem Protoplasma vorzukommen scheint, ist die fettige Degeneration, die jedoch, wie wir sehen werden, auch im lebendigen Protoplasma Platz greifen kann. In todtem, mit lebendigem nicht mehr in Beziehung stehendem Protoplasma tritt sie als Bildung von Leichenwachs (adipocire), einer Ammoniakseife, auf. Es erinnert dieser Vorgang an die Entstehung von Fetten aus Eiweissverbindungen beim Reifen des Käses; doch weiss man noch nichts davon, ob, wie das beim Käse der Fall zu sein scheint, ein Ferment dabei mitwirkt.

### § 37.

Eigenthümlicher Art sind die Absterbeprozesse, die ein Protoplasma zeigt, welches noch mit lebendigem Protoplasma in Stoffwechselbeziehung steht, wobei jedoch zu bemerken ist, dass nicht jedes Protoplasma diese Formen aufweist. Sie unterscheiden sich von denjenigen Absterbeprozessen, welche im vorigen Paragraphen geschildert sind, im Allgemeinen dadurch, dass sie sowohl nach Raum als Zeit mehr allmählig vor sich gehen und dass die Einschaltung eines Starrezustandes hierbei noch nicht beobachtet worden ist.

Der eine dieser Prozesse ist die Albuminoidmetamorphose oder albuminoide Degeneration, wobei es sich um die chemische Umwandlung der Albuminate in die niederatomigen Albuminoide handelt. Ein sehr allgemeines Vorkommen hat die Mucinmetamorphose d. h. die Umwandlung in Schleimstoff. Sie erfolgt im Allgemeinen nur bei Anwesenheit von genügenden Mengen von Wasser; ob Sauerstoff dazu nöthig ist, scheint noch nicht ermittelt. Ausser dem Auftreten des Mucins ist das auffälligste die starke Quellung, die mit dieser Metamorphose verbunden ist und die schliesslich auf eine völlige Verflüssigung d. h. die Bildung einer colloiden Lösung hinausläuft. Die zweite Albuminoidmetamorphose ist die in Hornstoff, welche jedoch auf das Protoplasma der Wirbelthiere beschränkt ist und auch hier nur ausgesprochen bei den Pulmonaten vorkommt. Die Bedingungen scheinen einseitige Vertrocknung unter Saftnachschiebung von der entgegengesetzten Seite und Einwirkung von Sauerstoff zu sein. Es ist ihr nur das Protoplasma der Grenzzellen der genannten Thiergruppe unterworfen. Die Leimmetamorphose besprechen wir besser bei der Physiologie des Zellkittes, weil es sich hier mehr um die Bildung plastischer Protoplasmaarten handelt.

Der zweite Absterbeprozess ist die schon § 36 erwähnte



**Fettmetamorphose oder fettige Degeneration des Protoplasmas.** Sie vollzieht sich mehr in der Tiefe des Thierkörpers, scheint also von der direkten Einwirkung äusserer Umstände nicht abzuhängen, aber begünstigt zu werden 1) durch eine verminderte Einwirkung des Sauerstoffes und 2) durch Abwesenheit oder Verminderung des Einflusses von Protoplasmareizen. Sie zeigt sich als Auftreten von feinsten Fetttröpfchen im Innern des Protoplasmas, wahrscheinlich durch Umwandlung der Albuminate in neutrale Fette unter Abspaltung eines stickstoffhaltigen Paarlings. Das Fett bleibt entweder im Innern des Protoplasmas aufgespeichert, wobei die kleinen Tröpfchen allmählich zu einem grossen Tropfen verschmelzen (Bildung von Fettzellen), oder das Protoplasmastück zerfällt in eine emulsive Masse, bestehend aus den einzelnen Fetttropfen, die noch mit Albuminathüllen umgeben sind (Milchbildung). Dieser Zustand kann durch Verseifung und oxydative Zerstörung des Fettes in gänzliche Auflösung übergehen.

Die dritte Art ist die Farbstoffdegeneration. Hier kommen zweierlei Formen vor, deren physiologische Bedingung ganz verschieden ist: Die Hämoglobinmetamorphose zeigt nur das Blutzellenprotoplasma der Wirbelthiere, sie ist zwar auch als Absterbeprozess des Protoplasmas aufzufassen, da die Erregbarkeit, wenn auch nicht ganz verloren, beträchtlich vermindert ist und dieser Metamorphose auch ein Verfall der Struktur folgt; aber dieses metamorphosirte Protoplasma spielt noch eine äusserst wichtige sociologische Rolle, wovon später. Die Melaninmetamorphose, wobei im Protoplasma schwarze Farbstoffkörner auftreten, ist anfangs immer partiell, kann aber auch, wie es scheint, zu gänzlichem Absterben führen.

Die vierte Form ist die Petrification durch successive Ablagerung von Erdsalzen, namentlich Kalksalzen (Verkreidung), wodurch das Protoplasma verdrängt wird. Diese Degeneration, die meist sociologische Zwecke hat, auch pathologisch vorkommt, tritt sporadisch in allen Thierabtheilungen auf.

Genauerer Untersuchungen bedarf noch die Amyloid-Degeneration, wobei es sich um die Bildung eines eigenthümlichen, in seinem Verhalten gegen Jod an Cellulose und Stärke erinnernden Albuminates, das Amyloid, handelt. Sie kommt physiologisch und pathologisch vor und hat gleichfalls (völlige?) Vernichtung der Erregbarkeit zur Folge.

### § 38.

Der lebendige Zustand des Protoplasmas zeigt uns mehrere Gruppen verschiedenartiger Erscheinungen.

Die eine Erscheinungsreihe beruht auf der Fähigkeit, einen rhythmischen Kraft- und Stoffwechsel zu unterhalten, d. h. abwechselnd in Ruhezustand und Thätigkeitszustand überzugehen, eine Fähigkeit, welche die Physiologen als Erregbarkeit bezeichnen.

Die zweite Gruppe sind die continuirlich und allmählich sich vollziehenden: das Wachstum und die Anpassungserscheinungen; letztere sind der merkwürdigste und bisher noch am wenigsten studirte Theil der Lebensvorgänge und zerfallen in ontogenetische und phylogenetische Veränderungen.

Die dritte Gruppe bilden die morphogenetischen Vorgänge, d. h. das Protoplasma erscheint unter bestimmten Formen. Dieselben sind zwar in dem morphologischen Abschnitt beschrieben, allein es ist im physiologischen Abschnitte zu erläutern, dass und wie die bestimmte Form eine Funktion des Protoplasmas ist.

Jede dieser drei Gruppen von Lebenserscheinungen wird in einem besonderen Abschnitt besprochen werden.

#### **4. Die Wechselbeziehung zwischen Thier- und Pflanzenreich.**

##### **§ 39.**

Wie bereits früher gesagt, bestehen die rhythmischen Verrichtungen des Protoplasmas auf Kraft- und Stoffwechselforgängen eigenthümlicher Art und zum Verständniss derselben muss die Erörterung der Wechselbeziehung zwischen zweierlei Protoplasmaarten, der thierischen und der pflanzlichen, vorausgesendet werden.

Diese Beziehung ergibt sich aus der in Bd. I § 1 angegebenen Thatsache, dass das Thier die wichtigsten Bestandtheile des Protoplasmas nicht in sich selbst erzeugt, sondern einfach dem Pflanzenreich unmittelbar (Pflanzenfresser) oder mittelbar (Fleischfresser) entnimmt. Die Eigenthümlichkeiten des thierischen Protoplasmas sind also auf die Vorgänge zurückzuführen, die bei der Bildung der genannten Stoffe in den Pflanzen stattfinden und letztere verdienen deshalb zuerst geschildert zu werden.

##### **§ 40.**

Die betreffenden Prozesse in der Pflanze setzen die Anwesenheit von Protoplasma, und zwar einer bestimmten Art von Pro-

toplasma, voraus, welcher wir den Namen chlorophyllogenes d. h. blattgrün erzeugendes Protoplasma geben wollen; denn seine Eigenthümlichkeit besteht darin, dass in ihm ein eisenhaltiger, eigenthümlicher Farbstoff, das Chlorophyll, auftritt und zwar unter Einwirkung des Sonnenlichtes, besonders des direkten, weniger des zerstreuten.

Ein solches Protoplasma zeigt zweierlei ganz entgegengesetzte Kraft- und Stoffwechselfvorgänge. Der eine, den die Botaniker Stoffwechsel im engeren Sinne nennen, gleicht ganz dem, welcher auch dem thierischen Protoplasma zukommt. Er besteht in einer Oxydation hochatomiger Bestandtheile des Protoplasmas unter Absorption von Sauerstoff und Erzeugung von Kohlensäure, Wasser, Wärme und mechanischer Bewegung. Dieser Stoff- und Kraftwechsel findet in allem Pflanzenprotoplasma, also auch in dem chlorophylllosen, jederzeit, jedoch wahrscheinlich in rhythmischer Weise statt. Sobald jedoch chlorophyllhaltiges Protoplasma dem Sonnenlicht oder auch nur dem zerstreuten Tageslicht ausgesetzt wird, so beginnt ein von den Chlorophyllkörnern ausgehender und entgegengesetzter Kraft- und Stoffwechsel, welchen die Botaniker Assimilation nennen.

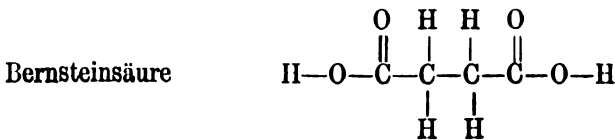
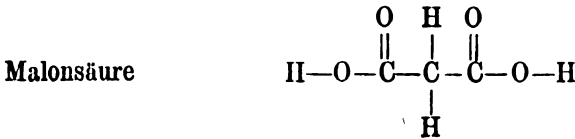
#### § 41.

Die Materialien, mit denen die Assimilation arbeitet, sind der Hauptsache nach Kohlensäure, Wasser, Ammoniakverbindungen, Salpetersäure, Schwefelsäure, Kaliverbindungen etc. (siehe Bd. I § 1), also lauter Verbindungen, in welchen die chemischen Affinitäten des Kohlenstoffs und Wasserstoffs zum Sauerstoff, und die des Stickstoffs zu Sauerstoff und Wasserstoff völlig gesättigt sind. Die arbeitende Kraft ist die im Sonnenlicht gegebene freie Molekularbewegung und das Ergebniss dieser molekularen Arbeit ist eine allmähliche Aufhebung dieser Sättigung, indem der Sauerstoff successive aus seinem Verband mit den genannten Atomen abgelöst und frei gemacht und die so freigewordenen Affinitäten dieser Atome und Radikale durch schwächere Affinitäten ersetzt werden. So wird z. B. die starke Affinität des Kohlenstoffs zum Sauerstoff durch die schwächere Affinität des ersteren zum Wasserstoff ersetzt, sobald im Chlorophyllprotoplasma Kohlensäure und Wasser neben einander sich befinden und Licht einwirkt. Aus dem Wasser, das eine Verbindung von zwei Atomen Wasserstoff mit einem Atom des zweierwerthigen Sauerstoffs ist, wird ein Atom Wasserstoff abgelöst und es bleibt das Hydroxyl (H O) zurück, welches als Radikal funktionirt, da die eine Affinität des Sauerstoffs

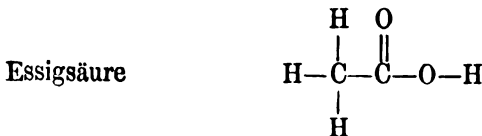
nicht gesättigt ist. Der Kohlensäure wird Sauerstoff geraubt und die frei gewordenen Affinitäten des vierwerthigen Kohlenstoffs bemächtigen sich des aus dem Wasser abgeschiedenen Wasserstoffs, mit dem sie jetzt Kohlenwasserstoffgruppen bilden, die ungesättigte Affinitäten haben und sich mit einander sowie mit dem Hydroxyl etc. verhängen.

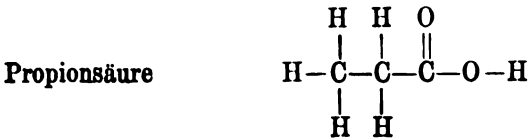
Indem die Abscheidung des Sauerstoffs Zug um Zug vorschreitet, entstehen immer complizirtere Atomverkettungen, welche der Hauptsache nach aus Kohlenwasserstoffgruppen und Hydroxylgruppen bestehen.

Als Beispiel für diesen Prozess diene die stets in dem Pflanzenprotoplasma sich entwickelnde Reihe, wobei aus Kohlensäure und Wasser zuerst Oxalsäure, dann Malonsäure und weiter Bernsteinsäure wird.



Einen andern Rhythmus hält die Fortentwicklung ein, welche man die Fettsäuren-Reihe nennt.



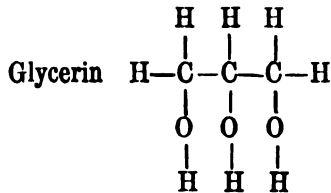


Diese Reihe geht soweit, dass bei der Palmitinsäure 16 Atome Kohlenstoff und 32 Atome Wasserstoff und bei der Stearinsäure 18 Atome Kohlenstoff und 36 Atome Wasserstoff auf die noch übrig gebliebenen zwei Atome Sauerstoff kommen, mithin nur ein Wasserstoffatom (das der Hydroxylgruppe) und drei Affinitäten eines Kohlenstoffes mit Sauerstoff gesättigt sind, während bei allen übrigen Affinitäten an die Stelle der starken Affinität von Kohlenstoff und Wasserstoff zu Sauerstoff die viel schwächere Affinität zwischen Kohlenstoff und Wasserstoff getreten ist.

#### § 42.

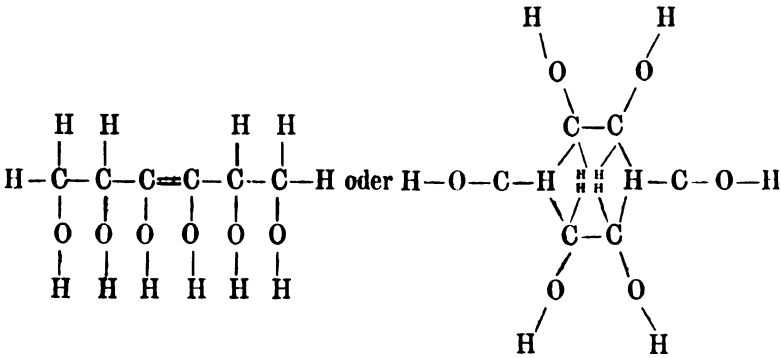
Die niederen Glieder dieser Umwandlungsreihen von Kohlen- säure und Wasser im Pflanzenprotoplasma haben den Charakter von Säuren (Oxalsäure, Bernsteinsäure, Aepfelsäure, Weinsäure, Citronensäure, Fettsäuren etc.) und die Endprodukte sind, soweit sie hier in Betracht kommen, zweifacher Natur:

1) Neutrale Fette, d. h. dreifache Aether eines drei- atomigen Alkohols, des Glycerin. Seine Formel ist:



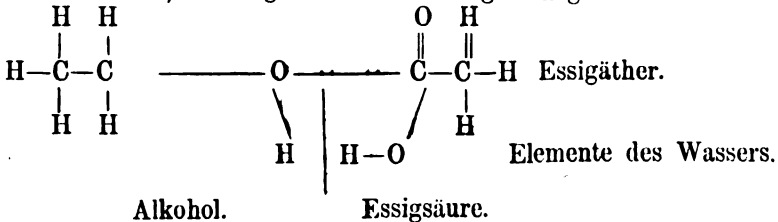
Die drei unten stehenden Wasserstoffatome der drei Hydroxyl- gruppen können durch je ein Molekül einer Säure der Fettsäure- reihe (Triglyceride) z. B. Triolein, Tripalmitin, Tristearin etc. ersetzt werden.

2) Die sogenannten Kohlenhydrate. Die erste Stufe derselben scheinen die krystalloiden Zuckerarten zu sein, deren Constitution allerdings noch nicht festgestellt ist, die aber höchst wahrscheinlich als vielatomige Alkohole zu betrachten sind. Denkbare Constitutionen für den Traubenzucker sind:



Nach der Theorie Baeyers über die Entstehung des Zuckers in der Pflanze wird aus der Kohlensäure Kohlenoxyd, welches sich mit 2 Theilen frei gewordenen H zu Formylaldehyd (C O H<sub>2</sub>) verbindet; denn durch Einwirkung von Alkalien erhält man aus Formylaldehyd einen zuckerartigen Körper.

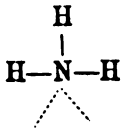
Die zweite Stufe der Kohlenhydrate sind die unlöslichen Kohlenhydrate: Stärkemehl und Holz faser, und die Colloiden, Gummi und Dextrin, die man als Anhydride der Zuckerarten, d. h. als durch Entfernung eines Wassermoleküls entstanden, ansieht. Sie würden sich also zu den Zuckerarten verhalten wie der Aether zu einem Alkohol, wie folgendes Schema zeigen möge:



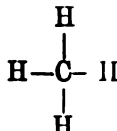
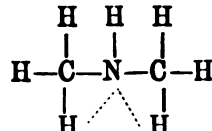
### § 43.

Wie die Albuminate in den Pflanzen gebildet werden, ist noch durchaus nicht ermittelt. Die eine Ansicht ist, dass der eine Bestandtheil die löslichen Kohlenhydrate, die Zuckerarten, seien; andererseits spricht das Auftreten von Fetten bei der Rückbildung der Albuminate zu Gunsten dieser letzteren. Als Bezugsquelle für den zu ihrer Constitution nöthigen Stickstoff kann nur das Ammoniak betrachtet werden. Die Art und Weise, wie sich der Stickstoff mit ternären Verbindungen, solchen aus C O und H, verbindet, ist soviel bekannt, eine dreifache:

1) Aminverbindungen, in welchen Wasserstoffatome des Ammoniaks oder des Ammoniumoxydulhydrates durch Kohlenwasserstoffgruppen ersetzt sind, z. B.

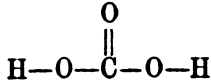


Ammoniak.

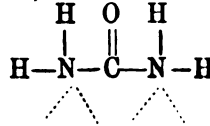
Radikal des  
Methylalkohols.

Dimethylamin.

2) Amidverbindungen, in welchen die Hydroxylgruppe (O H) in Säuren durch N H<sub>2</sub> ersetzt ist, z. B.:

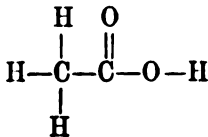


Kohlensäurehydrat.

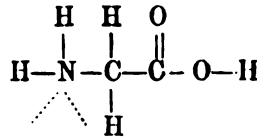


Carbamid (Harnstoff).

3) Amidosäuren, Säuren, in welchen Wasserstoffatome des Radikals (nicht der Hydroxylgruppe) durch die Gruppe N H<sub>2</sub> ersetzt sind, z. B.:



Essigsäure.



Amidoessigsäure (Glycin).

In allen Fällen handelt es sich, wie aus Obigem ersichtlich, darum, dass eine der Affinitäten zwischen Stickstoff und Wasserstoff durch die schwächere Affinität von Stickstoff und Kohlenstoff ersetzt wird.

Welcher der drei Fälle bei der Bildung der Albuminate aus Zucker oder Fett und Ammoniak stattfindet, ist nicht bekannt. Die einen nehmen eine direkte Bildung an, Pfeffer lässt zuerst das Asparagin, das die Amidverbindung der Aepfelsäure ist, entstehen, weil dieser Stoff in der That in den Pflanzen zur Zeit der Keimung sehr verbreitet auftritt.

Ueber den Ursprung des Schwefels, von dem jedoch noch nicht fest steht, ob er im engeren Sinne zum Molekül der Albuminate gehört, ist bloß darüber kein Zweifel, dass er den schwefel-

sauren Salzen entnommen wird, dass es sich also hierbei wieder um die Ersetzung der starken Affinität zwischen Schwefel und Sauerstoff durch eine schwächere (entweder die zwischen Schwefel und Wasserstoff oder zwischen Schwefel und Kohlenstoff) handelt.

Ueber die phosphorhaltigen organischen Stoffe, deren Synthese wahrscheinlich auch im Pflanzenprotoplasma eingeleitet wird, soll weiter unten im Zusammenhang gesprochen werden.

#### § 44.

Aus dem Gesagten erhellt, dass die Assimilation im chlorophyllhaltigen Protoplasma der Pflanzen ein Reduktionsprozess ist, d. h. ein Zersetzungs Vorgang, bei welchem unter Abspaltung von Sauerstoff Stoffe entstehen, welche wegen der steigenden Complication ihrer Molekularstruktur und wegen Ersetzung der starken Affinitäten des Sauerstoffs durch schwächere Affinitäten ein sehr labiles Gleichgewicht haben, und bei Anwesenheit von freiem Sauerstoff stets bereit sind, dieser stärkeren Affinität zu folgen und sich wieder zu Kohlensäure, Wasser und Ammoniak zu oxydiren. Die Abscheidung des Sauerstoffs erfordert natürlich einen Aufwand von lebendiger Kraft, die hierbei verschwindet und jetzt nach dem in § 4 Gesagten in Form von Spannkraft (als Affinität des Sauerstoffs) in diesen chemischen Verbindungen aufgestapelt ist. Dass die lebendige Kraft, die, wie wir oben gesehen haben, Licht und Wärme ist, hierbei wirklich als solche verschwindet, geht daraus hervor, dass grüne Pflanzentheile abkühlend wirken, trotzdem dass sie das Licht absorbiren, während ein toter Körper, der das Licht absorbirt, sich im Gegentheil erwärmt. Daraus ergibt sich, dass die in den genannten Assimilationsprodukten enthaltenen Spannkraft ein Produkt der Sonnenkräfte sind.

#### § 45.

Indem nun die Thiere diese pflanzlichen Assimilationsprodukte (Albuminate, Kohlenhydrate und Fette), und ausserdem freien Sauerstoff, in sich aufnehmen, gelangen sie in den Besitz der in ihnen enthaltenen Spannkraft und zugleich des Mittels, sie zu entwickeln (des Sauerstoffs). Damit dies geschieht, bedarf es nur noch des auslösenden Momentes. Als solches fungiren freie Bewegungen, die theils von aussen andringen, theils im Innern entstehen und die deshalb den Namen „Reize“ tragen. Wir werden darüber weiter unten Genaueres erörtern, nachdem wir zuvor die Wege geschildert haben, welche hierbei die Atomumlagerung verfolgt.



## § 46.

Der Weg der Atomumlagerung ist der einer ganz allmählichen Oxydation, wobei die schwächeren Affinitäten zwischen Kohlenstoff, Stickstoff und Wasserstoff durch die stärkeren, insbesondere die von Sauerstoff zu Kohlenstoff und Wasserstoff, ersetzt werden, und deren Endprodukte Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Schwefelsäure etc., also diejenigen Stoffe sind, von welchen der Assimilationsprozess in der Pflanze ausging.

Hieraus ergibt sich eine höchst bedeutungsvolle Wechselbeziehung in Form eines Kreislaufes zwischen thierischem und pflanzlichem Leben, indem die Stoffe, welche das eine fertig gebildet hat und nicht mehr weiter verwendet, für das andere die wichtigsten Nährstoffe sind. Die Pflanze erhält von dem Thier Kohlensäure und Ammoniak und bildet daraus die wichtigsten Nährstoffe für das Thier (Albuminate, Fette und Kohlenhydrate) sowie freien Sauerstoff, den das Thier ebenso nöthig braucht. Dieser Kreislauf muss jedoch so verstanden werden: Das Thier ist absolut abhängig von der Pflanze, indem ihm die Fähigkeit, seine hochatomigen Körperbestandtheile selbst aus unorganischem Material zu bilden, völlig abgeht; es kann aus dem letzteren nur freien Sauerstoff, Wasser und gewisse Salze beziehen. Auf der andern Seite kann die Pflanze allerdings die vom Thier produzierte Kohlensäure und Ammoniak verwenden, allein da diese Verbindungen auch in der unorganischen Natur vorhanden sind, und zwar in viel reichlicherer Menge, so bedarf sie der Thätigkeit der Thiere nicht nothwendig. Wir können also sagen: Wo keine Pflanzen sind, kann das Thier nicht existiren, weil ihm die wichtigsten Nährstoffe fehlen und weil es, sofern es in ein abgeschlossenes Quantum von Luft oder lufthaltigem Wasser eingeschlossen ist, sich selbst allmählich des freien Sauerstoffs beraubt. Bringen wir dagegen in ein abgeschlossenes Quantum von Luft oder Wasser gleichzeitig Thiere und Pflanzen im richtigen Verhältniss, so erhalten sie sich gegenseitig die Lebensbedingungen. Ein Experiment dieser Art sind die Aquarien.

Der Krätewechsel zwischen Thier und Pflanze ist jedoch kein Kreislauf wie der der Stoffe. Hier muss ein neuer Faktor, die Sonnenkraft, hinzu kommen. Die Stoffe, welche die Pflanze zu sich nimmt (Kohlensäure, Wasser und Ammoniak), sind wegen völliger Sättigung ihrer Affinitäten baar an Spannkraften. Erst in der Pflanze beladen sie sich gewissermassen mit solchen, die von den Sonnenkräften erzeugt werden. Treten sie jetzt in den Thierkörper, so werden diese Spannkraften

wieder frei gemacht, nach aussen entladen als Wärme, mechanische Bewegung, Lichtbewegung etc. und das Endprodukt sind wieder spannkraftlose Verbindungen.

## 5. Der Stoffwechsel des thierischen Protoplasmas.

### a) Die Stoffwechselbedingungen.

#### § 47.

Bei dem Stoffwechsel im thierischen Protoplasma haben wir es mit drei aufeinander folgenden Stufen zu thun: 1) mit der Aufnahme von Stoffen, 2) mit der Umwandlung derselben und 3) mit ihrer Ausscheidung.

Die Aufnahme der Stoffe, die in Ernährung und Athmung zerfällt, setzt die Anwesenheit von bestimmten Nährstoffen und dem Athmungsmittel voraus, sowie gewisse äussere Verhältnisse, unter denen diese Stoffe dem Protoplasma geboten werden.

Alles das fassen wir mit der Bezeichnung Stoffwechselbedingungen zusammen und diese sind begreiflicherweise theils chemischer, theils physikalischer Natur. Diese zu schildern muss die erste Aufgabe unserer Betrachtung über den Stoffwechsel des Protoplasmas sein.

#### § 48.

Die unerlässlichste Stoffwechselbedingung für das Protoplasma, wenn es die rhythmischen Lebensfunktionen ausführen soll, ist die, dass es von einem tropfbar flüssigen Medium umgeben ist. In der trocknen Luft kann es höchstens ein latentes Leben führen (siehe § 32) und auch dieses nicht auf die Dauer. Soll es funktionieren, so muss es von einer tropfbaren Flüssigkeit umspült sein und zwar aus folgenden Gründen:

1) Bedarf das Protoplasma zu seiner Funktionirung eines bestimmten Quellungsgrades, den es nur behaupten kann, wenn es von einer Quellungsflüssigkeit umgeben ist.

2) Gewisse Stoffe kann das Protoplasma nur aufnehmen, wenn sie ihm in flüssiger Form, d. h. als Lösung geboten werden.

3) Die meisten Stoffe, welche das Protoplasma in seinem Inneren aus den eingedrungenen Nährstoffen durch chemische Umwandlung erzeugt, und die entfernt werden müssen, wenn die

Lebensfunktionen nicht sistirt werden sollen, können, da sie bei gewöhnlicher Temperatur nicht flüssig sind, nur durch Auswaschung, die von der umspülenden Flüssigkeit besorgt wird, entfernt werden.

#### § 49.

Was die Natur der umspülenden Flüssigkeit betrifft, so ist vor allem festzustellen, dass dieselbe eine wässrige sein muss; in keiner andern (in Alkohol, Aether, Oelen etc.) kann das Protoplasma funktionieren. Ebenso wenig aber darf die Flüssigkeit chemisch reines, destillirtes Wasser sein und zwar aus mehrfachen Gründen:

1) Entzieht chemisch reines Wasser dem Protoplasma gewisse zu seiner Funktion unentbehrliche Bestandtheile; z. B. seine Salze, und gewisse Extraktstoffe;

2) ruft solches Wasser eine so hochgradige Quellung hervor, dass die Regulationsvorrichtungen, von denen der Rhythmus der Lebensthätigkeit abhängig ist, schon mechanisch gestört werden und Lösungen fester Theile erfolgen, die nothwendig zur Funktion sind;

3) fehlen dem chemisch reinen Wasser die in den folgenden §§ erwähnten Stoffe, die das Protoplasma unausgesetzt haben muss, wenn es funktionieren soll.

Das destillirte Wasser ist demgemäss als Protoplasmagift und zwar als ein sehr heftiges zu bezeichnen.

#### § 50.

Fragen wir, welche Stoffe das Wasser in Lösung enthalten muss, wenn es das Leben des Protoplasmas ermöglichen soll, so muss als absolut unerlässlich freier, d. h. auspumpbarer Sauerstoff genannt werden. In jedem sauerstofflosen Wasser erlischt das Leben des Protoplasmas in verhältnissmässig kurzer Zeit, wie begreiflich ist, wenn wir wissen, dass die Lebenserscheinungen auf Oxydationen im Innern der Protoplasmas beruhen. So sicher das Feuer erstickt, wenn ihm nicht stets freier Sauerstoff zugeführt wird, erlischt auch das Leben ohne steten Nachschub dieses Elementes.

#### § 51.

In zweiter Linie stehen gelöste feste Stoffe, über die etwas ausführlicher gesprochen werden muss. Wie wir später sehen werden, ist einer der wichtigsten Faktoren, nicht bloß für das Leben überhaupt, sondern für die Eigenartigkeit des Lebens be-

stimmter Protoplasmaarten und die Energie dieses Lebens ein für jede Protoplasmaart bestimmter Quellungsgrad. Jedes Stückchen Protoplasma hat einen eigenen Mechanismus, von dessen Unversehrtheit seine rhythmischen Funktionen abhängig sind und dieser Mechanismus ist einem bestimmten Volumen des Protoplasmas angepasst (siehe § 71). Sobald durch höhere Quellung das Volumen über ein gewisses Mass hinaus vergrößert wird, zerreisst dieser Mechanismus. Wir müssen uns das Protoplasma dabei etwa vorstellen wie ein Uhrwerk, das in einer Hülle von Gummi befestigt ist; blasen wir die Hülle über ein gewisses Volumen auf, so wird der Mechanismus zerstört. Die umspülende Flüssigkeit muss also so zusammengesetzt sein, dass sie diese Quellung nicht hervorbringt, eine Eigenschaft, welche der Physiologe als Indifferenz bezeichnet.

### § 52.

Ob eine Flüssigkeit indifferent ist, hängt theils von der Beimischung gelöster Stoffe und dem Concentrationsgrad der Lösung, theils von der Beschaffenheit des Protoplasmas selbst ab.

Bei dieser letzteren kommt erstens die Festigkeit des Mechanismus, der der Quellung entgegenwirkt, zweitens der Grad der natürlichen Quellung in Betracht. In letzterer Beziehung ist zu bemerken, dass das Protoplasma jeder Thierart seinen eigenthümlichen, durch seinen prozentischen Wassergehalt ausdrückbaren Quellungsgrad hat, der z. B. bei dem Protoplasma der niedersten Thiere ein viel höherer ist, als bei dem hochorganisirter Thiere. Das Muskelprotoplasma des Menschen enthält ca. 75% Wasser, das der Infusorien ist zwar noch nicht genau bestimmt, allein nach den wenigen Analysen über den Wassergehalt niederer Thiere, die z. B. bei den Quallen 99,8% Wasser ergaben, beträgt letzteres jedenfalls weit über 90%. Je grösser der natürliche Quellungsgrad eines Protoplasmas ist, um so geringerer Mengen von gelösten Stoffen bedarf die umspülende Flüssigkeit, wenn sie die Eigenschaft der Indifferenz haben soll; so ist wohl die Thatsache zu verstehen, dass die geringen Mengen von Salzen und organischen Stoffen, welche das Wasser unserer natürlichen süssen Gewässer in Lösung enthält, bereits genügen, dasselbe zu einer indifferenten Flüssigkeit für das freie Protoplasma der niedersten Süsswasser-Organismen zu machen.

Weitaus die Mehrzahl der Protoplasmaarten verlangt aber die Anwesenheit grösserer Mengen von gelösten Stoffen in der umspülenden Flüssigkeit und im allgemeinen können wir sagen, je geringer der natürliche Quellungsgrad des betreffenden Proto-

plasmas ist, um so concentrirter muss — *ceteris paribus* — die umspülende Flüssigkeit sein.

### § 53.

Für viele Protoplasmasorten genügen hierzu bestimmte Salze, unter denen das allerwichtigste das Kochsalz ist. Das Meerwasser, in welchem weitaus das meiste desjenigen thierischen Protoplasmas lebt, das im freien, nicht eingekapselten Zustande vorkommt, ist eine Kochsalzlösung von einem, in den verschiedenen Meeren zwar verschiedenen, aber in einem und demselben Meere sehr wenig variirenden Concentrationsgrade; es enthält 2,6—3,5 % Kochsalz. Jede erhebliche Veränderung dieses Concentrationsgrades nach auf- oder abwärts, namentlich wenn sie plötzlich geschieht, raubt dem Meerwasser seine Indifferenz gegenüber dem freien Protoplasma. So kann z. B. die Aussüßung, welche ein tropischer Gewitterregen in der Lagune eines Korallenriffes zur Ebbezeit, oder in einem durch die Ebbe abgeschnittenen Meerestümpel hervorbringt, sämmtliche zartere, dort lebende Seethiere, unter den Erscheinungen einer Quellungs Zunahme blitzartig schnell tödten.

Welche Rolle die übrigen zahlreichen, jedoch in sehr geringen Mengen, in den natürlichen Wassern (besonders im Meerwasser) in Lösung befindlichen Salze bezüglich der Indifferenz spielen, ist noch viel zu wenig untersucht. Wir wissen nur, dass ausser dem Kochsalz auch die übrigen neutralen Natronsalze den Charakter der Indifferenz an sich tragen (J. Ranke), während im Gegensatz hierzu die Kalisalze sehr heftig auf den Mechanismus des Protoplasmas einwirken, indem sie schon in geringen Mengen denselben unter Quellungserscheinungen zerstören. Da die natürlichen Wasser, auch das Meerwasser, nur sehr geringe Mengen von Kalisalzen enthalten, so erklärt sich auch die Indifferenz derselben für freies Protoplasma von der negativen Seite.

### § 54.

Von weiteren in Wasser löslichen Stoffen kommt die Eigenschaft der Indifferenz den löslichen und den colloidien Kohlenhydraten und Albuminaten zu. Diese finden sich bekanntlich in den natürlichen Gewässern nicht, dagegen sind einige derselben, insbesondere die Albuminate, ein regelmässiger und absolut nöthiger Bestandtheil des umspülenden Mediums, in welchem das im Leib höherer Thiere eingekapselte Protoplasma lebt. Nach allem hat dieses letztere Protoplasma einen entschieden ge-

ringeren Wassergehalt, mithin einen niedrigeren Quellungsgrad, als das freie Protoplasma der niedersten Wasserthiere und deshalb reicht für ersteres das Kochsalz nicht aus, um der umspülenden Flüssigkeit die erforderliche Indifferenz zu geben; vielleicht weil zu concentrirte Lösungen desselben in anderer Weise nachtheilig einwirken. So sehen wir denn in Blut und Lymphe der höheren Thiere zu dem Kochsalz, das nie fehlt, noch Albuminate treten, die hier also nicht nur die Bedeutung von Nährstoffen, sondern auch die von indifferenten Stoffen haben.

### § 55.

Was die physikalischen Bedingungen des umspülenden Mediums betrifft, so kommen hier mehrere Verhältnisse in Betracht:

1) Muss die Temperatur desselben selbstverständlich höher sein als der Gefrierpunkt der Flüssigkeit; sie darf aber auch nicht den Grad erreichen, in welchem die Albuminate des Protoplasmas gerinnen.

2) Muss die Flüssigkeit unter so grossem Druck stehen, dass sie den absolut nöthigen Sauerstoff festhalten kann. Deshalb hat das thierische Leben eine allerdings für die einzelnen Thiere verschieden hohe Grenze in Bezug auf die Meereshöhe, und bei Versuchen, sich über diese zu erheben, erlischt das Leben.

3) Ein entschieden wichtiger Faktor ist der Bewegungszustand des umspülenden Mediums. Absolute Stagnation desselben scheint für jedes Protoplasma auf die Dauer verhängnissvoll zu sein und zwar aus verschiedenen Gründen:

a) Weil die chemischen Verbindungen, die das Protoplasma in seinem Innern erzeugt und durch Exosmose und Filtration an das umspülende Medium abgibt, ohne Bewegung dieses Mediums nicht rasch genug durch blosse Diffusion weggeführt werden können; die Abfuhr ist aber nöthig, weil diesen Stoffen die Eigenschaft der Indifferenz nicht zukommt. b) Weil das Protoplasma dem umspülenden Medium den freien Sauerstoff entzieht und die Diffusionsgeschwindigkeit des letzteren nicht gross genug ist, um bei absoluter Stagnation den nöthigen Nachschub zu liefern.

Aus diesen Gründen ist es nöthig, dass stets neue Portionen des Mediums mit dem Protoplasma in Berührung kommen, was allerdings auf zweifache Weise geschehen kann: Wenn das Protoplasma ruht, so muss sich das Medium bewegen, oder wenn letzteres ruht, so muss das Protoplasma in ihm sich fortbewegen.

Die Bewegung des Mediums kann wieder auf verschiedene

Weise zu Stande kommen: Entweder wird es ohne Zuthun des Protoplasmas bewegt, wie das bei dem fließenden natürlichen Wasser der Fall ist, oder das Protoplasma erzeugt die Bewegung mittelst Flimmerhaaren oder, wie bei der Blut- und Lymphbewegung im Leib der höheren Thiere, durch sociologische Einrichtungen.

#### § 56.

Wie schon angedeutet, ist die elementarste, das Leben des Protoplasmas ermöglichende indifferente, wässrige Flüssigkeit das Wasser in seinem natürlichen Zustand als Meerwasser oder Süßwasser, da dasselbe überall wo es mit der sauerstoffhaltigen Atmosphäre in Berührung ist, genügend freien Sauerstoff und gelöste Stoffe in richtiger Menge und Qualität enthält, vorausgesetzt dass nicht ganz besondere Verhältnisse obwalten. Solche ungünstige Verhältnisse bestehen in Thermen, wo die Temperatur zu hoch, in Mineralwässern, wo die Concentration oder die Natur der gelösten Stoffe ungünstig ist, endlich dann, wenn in dem Wasser so viele Thiere oder chlorophyllose Pflanzen oder chlorophyllhaltige, aber nicht belichtete Pflanzen leben, dass die an der Oberfläche stattfindende Absorption des Sauerstoffs aus der Atmosphäre den Bedarf der Thiere nicht decken kann. Solche Verhältnisse treten z. B. in zu dicht besetzten Fischteichen ein, zumal wenn ein Teppich von Wasserlinsen oder eine Eisdecke die Sauerstoffabsorption hindert.

#### § 57.

Die natürlichen Wasser genügen jedoch nur für das hochgequollene freie Protoplasma der niedersten Thiere als umspülendes Medium. Die wasserärmeren Protoplasmaarten verlangen eine Zusammensetzung der Flüssigkeit, wie sie eben in der freien Natur nicht vorkommt.

Als Ersatz tritt hier eine von dem Protoplasma selbst auf dem Wege der Absonderung bereitete sogenannte Ernährungsflüssigkeit ein. Diese kann sich jedoch nur in solchen Thierleibern bilden, welche aus einer Vielzahl von Protoplasten aufgebaut sind; ihre Bildung ist also eine sociologische Erscheinung.

Die primäre, bei Thierleibern mittlerer sociologischer Organisation allein genügende Ernährungsflüssigkeit, der man den Namen Lymphe giebt, ist eine Lösung, die als Hauptbestandtheile Kochsalz und Albuminate, sowie freien Sauerstoff enthält. Bei noch höheren Graden sociologischer Complication des Leibes reicht dieses

eine Medium nicht aus, hauptsächlich weil es nicht im Stande ist die nöthige Menge von freiem Sauerstoff zu gewinnen; hier tritt dann eine zweite, sekundäre Ernährungsflüssigkeit, das Blut, hinzu, worüber später das Nähere gesagt werden soll.

### § 58.

Wo ein derartiges künstliches Medium nöthig ist, sehen wir ganz allgemein eine Abkapselung des Protoplasmas gegen die natürlichen Medien. Dies geschieht entweder durch erhärtende Stoffe, welche das Protoplasma auf seiner freien Fläche absondert (z. B. Chitinhäute), oder dadurch, dass die den Gesamtkörper nach aussen begrenzenden Protoplasmastücke (Grenzellen) unter stärkerem oder schwächerem Verlust gewisser Lebenseigenschaften, die auf die feindselige Einwirkung des äusseren Mediums zurückzuführen sind, die Abkapselung übernehmen

Dieser Prozess der Abkapselung und die Bildung einer inneren, das Protoplasma umspülenden Flüssigkeit ermöglicht endlich auch die Entstehung von Thieren, die in der Luft leben, also von der Anwesenheit eines tropfbarflüssigen, sie von aussen umspülenden Mediums unabhängig sind. Für dieses neue gasförmige Medium ist nur erforderlich, dass es freien Sauerstoff und von Kohlensäure nicht so viel enthält, dass die Abgabe der im Protoplasma sich fortwährend bildenden Kohlensäure behindert ist, ferner dass es keine Gase enthält, welche die Einwirkung des Sauerstoffs auf das Protoplasma hindern. Diese Anforderungen erfüllt im allgemeinen die atmosphärische Luft, die ein Gemenge von etwa  $\frac{3}{4}$  Stickstoff und  $\frac{1}{4}$  Sauerstoff ist, fast überall an der Erdoberfläche bis in ziemlich bedeutende Höhen des Luftkreises. Da die Luft nur in bestimmten Fällen so mit Wasserdampf gesättigt ist, dass sie dem Thierkörper kein Wasser entziehen kann, so erwächst einer grossen Zahl von Luftthieren die Aufgabe zur Aufrechterhaltung des Mischungszustandes ihrer inneren Ernährungsflüssigkeit tropfbarflüssiges Wasser in sich aufzunehmen, wozu besondere, nur auf sociologischem Wege herzustellende Einrichtungen gehören.

### § 59.

Die zweite Stoffwechselbedingung für das Protoplasma (ausser der Anwesenheit eines sauerstoffhaltigen, indifferenten umspülenden Mediums) ist die Zufuhr derjenigen festen Stoffe, deren es zur Unterhaltung seines Stoff- und Kraftwechsels bedarf. Die Nothwendigkeit dieser Zufuhr entfällt nur im Zustande des latenten Lebens und giebt sich aus folgendem:



1) Bewirkt der in das Protoplasma aus dem umspülenden Medium eindringende Sauerstoff eine fortdauernde oxydative Zerstörung der das Protoplasma bildenden Stoffe (Gewebsbildner Band I pag. 3) und dieser Abgang muss ersetzt werden.

2) Bedarf das Protoplasma gegen die zerstörende Einwirkung des Sauerstoffs auf seine Gewebsbildner eines gewissen Schutzes, der dadurch geleistet wird dass demselben stets Stoffe zugeführt werden, welche leichter oxydirbar sind, als die Gewebsbildner und deshalb den Sauerstoff (natürlich nicht allen) neutralisiren; dahin gehören die Bd. I pag. 12 aufgeführten Brennstoffe.

3) Werden bei dem Vorgang der Absonderung nicht nur die Zerfallprodukte der Gewebsbildner und Brennstoffe fortgeführt, sondern mit ihnen auch gewisse Stoffe, insbesondere Salze, welche ersetzt werden müssen, weil sie für die Aufrechterhaltung des Mischungszustandes der Quellungsflüssigkeit des Protoplasmas sowie der Mechanik und Chemik desselben erforderlich sind.

4) Bei den Thieren, deren Protoplasma in einem selbstbereiteten umspülenden Medium, d. h. in einer Ernährungsflüssigkeit lebt, ist nicht nur die Zufuhr der sub 1—3 genannten eigentlichen Nährstoffe nöthig, sondern auch die der Stoffe, welche zur Aufrechterhaltung der Mischung der Ernährungsflüssigkeit erforderlich sind, also der indifferenten Salze, und bei Lufthieren auch noch des Wassers.

## § 60.

Die zur Zufuhr erforderlichen festen Stoffe, insbesondere die Nährstoffe, sind in der freien Natur einzeln für sich nicht anzutreffen, sondern nur als sogenannte Nahrungsmittel, Nährmittel, d. h. als Mischungen verschiedenartiger Nährstoffe mit einander, meistens auch noch mit anderen Stoffen, denen die Qualität eines Nährstoffes nicht zukommt.

Die letztgenannten Beimischungen können zweifacher Natur sein:

Die einen sind Stoffe, welche, in der Quellungsflüssigkeit des Protoplasmas oder in den vom letztern gelieferten Verdauungsflüssigkeiten nicht löslich, unverwerthbar für den Stoffwechsel sind. Dergleichen Stoffe enthält fast jedes Nährmittel und sie sind nicht blos unschädlich, sondern spielen auch durch den mechanischen Reiz, den sie auf das Protoplasma ausüben, eine später zu besprechende wichtige Rolle.

Eine zweite Gruppe von Beimischungen bilden die, welche einem Naturkörper, der der Hauptsache nach eine Nährstoffmischung ist, seine Eigenschaft als Nährmittel rauben, indem sie, mit dem Protoplasma in Berührung gebracht, dasselbe tödten. Solche Stoffe

nennen wir giftige Stoffe, Protoplasmagifte. Der Begriff „Gift“ ist natürlich ein sehr relativer. Ein Stoff, welcher für eine bestimmte Protoplasmaart Gift ist, ist es nicht für andere; so sprechen wir von Nervengiften, Blutgiften, Muskelgiften, Wirbelthiergiften, Insektengiften, Hasengiften etc. Insektenpulver ist z. B. ein heftiges Gift für Insektenprotoplasma, während es auf das der Wirbelthiere nicht zu wirken scheint. Ferner kennen wir sogenannte giftfeste Thiere, die auf viele, bei anderen Thieren sehr heftig wirkenden Gifte nicht reagieren; ein bekanntes Beispiel ist der Igel. Relativ ist der Begriff „Gift“ ausserdem in quantitativer Beziehung. So sind manche Salze, die ein Protoplasma zugeführt erhalten muss, um zu funktionieren, z. B. die Kalisalze, ja sogar das so nöthige Kochsalz, in stärkeren Dosen Gifte, während selbst die stärksten Gifte in genügender Verdünnung unschädlich sind.

Eine weitere Voraussetzung bezüglich der Mischungsverhältnisse der Nahrung ist, dass letztere alle erforderlichen Nährstoffe enthalten. Hierbei handelt es sich in qualitativer Beziehung um viererlei: 1) die stickstoffhaltigen Gewebsbilder, 2) die stickstofflosen Brennstoffe, 3) die Nährsalze, 4) Geschmacksstoffe; In quantitativer Beziehung um das Mengeverhältniss dieser 4 Stoffgruppen (Nährstoffverhältniss). Besser bekannt ist nur das zwischen Gewebsbildern und Brennstoffen (bei den höheren Thieren c. 1:5). Enthält ein Nahrungsmittel alle drei Stoffgruppen im richtigen Verhältnis, so nennt man es ein Universalnahrungsmittel oder eine ausreichende Nahrung. Ist dies nicht der Fall, so kommt eine ausreichende Nahrung nur durch eine Mischung von Nahrungsmitteln zu Stande.

Endlich kann ein Nahrungsmittel sämtliche erforderliche Nährstoffe enthalten, aber nicht in dem erforderlichen Mengeverhältniss. Auch hier kommt eine ausreichende Nahrung nur durch eine Nahrungsmittelmischung zu Stande.

Nahrungsmittel für das thierische Protoplasma sind nur andere Organismen oder Theile von solchen, also Pflanzen oder andere Thiere, beziehungsweise Theile von solchen. Da diese alle protoplasmahaltig sind, so enthalten sie durchgängig sämtliche erforderliche Nährstoffe und eignen sich entweder unmittelbar zur Ernährung des Protoplasmas, oder sind ein passendes Object zur Bereitung eines die Ernährung bewerkstellenden Speisebreies.

#### § 61.

Zwischen den so sehr verschiedenen Nahrungsmitteln und den ungemein verschiedenartigen Thieren bestehen Beziehungen der Wahlverwandschaft: Jede Thierart wählt unter den von der

äusseren Natur gebotenen Nahrungsmitteln entweder ein einziges bestimmtes aus (monophage Thiere), oder eine Gruppe einander ähnlicher (polyphage Thiere), und diese nennt man ihre natürliche Nahrung. Basirt ist diese Wahlverwandschaft seitens der Nahrungsmittel auf die Beimischung der sogenannten Geschmacks- und Geruchstoffe. Diese sind der Hauptsache nach bei den Pflanzen ätherische Oele, organisch-saure Salze und Alkaloide. Bei den Thieren spielen flüchtige Säuren eine Rolle; im Grossen und Ganzen sind sie aber hier noch so gut wie unbekannt und doch knüpfen sich an ihre Kenntniss die wichtigsten Fragen der allgemeinen Zoologie, weshalb diese Unkenntniss sehr bedauerlich ist.

Seitens des sich ernährenden Thieres beruht die Wahlverwandschaft zu einem bestimmten Nahrungsmittel, die man den Nahrungsinstinkt nennt, offenbar auf dessen eigener chemischer Zusammensetzung, bei der wieder die unbekanntesten aller chemischen Verbindungen, die Extraktivstoffe und insbesondere gerade die schmeckenden und riechenden die entscheidende Rolle spielen. Wir werden im nächsten Abschnitt bis zu einem gewissen Grade dieses Verhältniss aufklären können.

### § 62.

Die dritte Stoffwechselbedingung ist die rhythmische Einwirkung der später zu besprechenden physikalischen Reize, sowie gewisser chemische Reize, welche den Gleichgewichtszustand des Protoplasmas stören. Man nennt diese Einwirkungen zusammenfassend die Lebensreize. Wo diese fehlen, nützt weder die Anwesenheit eines geeigneten umspülenden Mediums, noch die der Nahrungsmittel, um den für das Leben charakteristischen Stoffwechsel zu erzeugen; denn zur Ausübung desselben ist Bewegung d. h. das Freiwerden latenter Kraft erforderlich und für dieses sind die Lebensreize das auslösende Moment.

## 6. Der Stoffwechsel des thierischen Protoplasmas.

### b) Stoffaufnahme und Abgabe.

### § 63.

Bei der Stoffaufnahme und Abgabe unterscheidet man gewöhnlich Athmung und Ernährung sammt Absonderung. Das Objekt der ersteren sind Gase, von denen der Sauerstoff das aufgenommene, die Kohlensäure das abgegebene ist. Bei der Ernährung und Absonderung handelt es sich um die festen Stoffe und das Wasser. Diese Sonderung ist jedoch keine elementar

begründete, denn bei dem Protoplasma sind diese beiden Vorgänge meist auf's innigste verknüpft; dagegen stossen wir bei den aus vielen Zellen aufgebauten Thierkörpern auf eine räumliche Sondernung der beiden Prozesse auf dem Wege der Arbeitstheilung. Soweit es sich nun bei dieser Arbeitstheilung um sociologische Erscheinungen handelt, haben wir hier davon Umgang zu nehmen und bis auf Weiteres nur die Athmung als den Stoffwechsel der Gase, die Ernährung und Absonderung als den Stoffwechsel der festen und tropfbarflüssigen Theile zu unterscheiden.

#### § 64.

Die Athmung des Protoplasmas, die man bei dem eingekapselten Protoplasma der höheren Thiere Gewebsathmung nennt, basirt zunächst darauf, dass das Protoplasma den freien Sauerstoff des umspülenden Mediums begierig anzieht. Es handelt sich hierbei nicht um die in § 5 geschilderte einfache Absorption der Gase durch Flüssigkeiten, sondern um eine intensive chemische Anziehung, weshalb auch die Sauerstoffabsorption den Gesetzen der Gasabsorption durchaus nicht folgt. Welcher der verschiedenen Protoplasmabestandtheile diese Anziehung auf den freien Sauerstoff ausübt, ist nicht ermittelt, sondern es steht nur die Thatsache fest, dass bei den Thieren mit hämoglobigenem Protoplasma, das Hämoglobin, das doch selbst schon eine entschiedene chemische Anziehungskraft zu dem Sauerstoff hat, wenn es in Berührung mit lebendem Protoplasma kommt, denselben nicht festzuhalten vermag, sondern an letzteres abgeben muss. Hierauf basirt die Gewebsathmung der Blut führenden Thiere.

Der Sauerstoff wird von dem Protoplasma nicht unmittelbar und in ganzer Quantität zu Oxydationen verwendet, sondern es sprechen mehrere Umstände dafür, dass eine Sauerstoffaufspeicherung stattfindet. Dem Blute kann man den aufgespeicherten, an das Haemoglobin lose gebundenen Sauerstoff im Vacuum wieder (jedoch nicht vollständig) entziehen; ob auch dem Protoplasma ist noch nicht untersucht; jedoch sprechen die Verhältnisse bei den niedersten vielzelligen Thieren dafür, dass ein Protoplasmastück an ein benachbartes einen Theil des von ihm absorbirten Sauerstoffes abzugeben vermag (indirekte Gewebsathmung). Im allgemeinen aber ist nicht bekannt, dass das thierische Protoplasma je den absorbirten Sauerstoff unter den gewöhnlichen Luftdruckverhältnissen wieder an die Atmosphäre als freien Sauerstoff abgeben würde.

Der den freien Sauerstoff der atmosphärischen Luft begleitende freie Stickstoff findet sich stets, aber in relativ ge-

ringerer Menge als in der Luft, in dem umspülenden Medium und wird ebenfalls von dem Protoplasma absorbiert; Dies geschieht aber lediglich nach den Gesetzen der Gasabsorption durch Flüssigkeit, da Protoplasma und freier Stickstoff in keinem andern Anziehungsverhältniss zu einander stehen, als in dem jeder Diffusion zu Grunde liegenden. Derselbe kommt deshalb für die Athmung nur als Verdünnungsmittel des Sauerstoffes in Betracht.

### § 65.

Gegenstand der Gasabgabe (Ausathmung) ist die Kohlensäure. Wie wir im folgenden Abschnitt sehen werden, entsteht sie, und zwar als freie Kohlensäure (Kohlensäurehydrat), stets im Protoplasma, und da sie zu keinem der Protoplaststoffe in einem näheren Anziehungsverhältniss steht, so gehorcht sie völlig den Gesetzen der Gasdiffusion, d. h. sie diffundirt aus dem Protoplasma in das umspülende Medium, sobald in letzterem der Kohlensäuredruck geringer ist als im Protoplasma. Dies ist in der freien atmosphärischen Luft stets der Fall und deshalb auch in jeder Flüssigkeit, die (nach Raum oder Zeit) in ausgiebige Berührung mit der atmosphärischen Luft kommt. Solche Flüssigkeiten sind sowohl die natürlichen Gewässer als die Ernährungsflüssigkeiten, sofern die hierfür erforderlichen sociologischen Einrichtungen getroffen sind. Unterstützt wird die Abfuhr der Kohlensäure durch das umspülende Medium, wenn dasselbe Stoffe enthält, welche die Kohlensäure entweder förmlich chemisch binden oder absorbiren. In den natürlichen Gewässern spielen diese Rolle der kohlensaure Kalk, der so oft ein Bestandtheil der Stoffe des Bodens der Gewässer ist, und die grünen Pflanzen, welche bei Belichtung die Kohlensäure absorbiren. (siehe § 41). In den sogenannten Ernährungsflüssigkeiten schreibt man diese Rolle dem kohlensauren Natron und dem zweibasisch phosphorsauren Natron zu, das dieselben enthalten.

### § 66.

Bei den festen Stoffen giebt es zweierlei Arten der Aufnahme und Abgabe, nämlich auf dem festen und auf dem flüssigen Wege.

Bei dem freien Protoplasma der niedersten Organismen, die in natürlichen Wassern leben, erfolgt die Aufnahme der Hauptsache nach auf festem Wege, indem andere kleine, aus Protoplasma bestehende Organismen in dem Protoplasma kleben bleiben und von diesem durch amöboide Bewegungen, oder durch die

Bewegungen der Flimmerhaare in die teigig weiche Masse hineingedrückt oder von derselben umflossen werden. Hier findet dann eine Scheidung der löslichen, als Nährstoffe verwendbaren Theile von den unlöslichen statt, welche letztere mit Hilfe der amöboiden Bewegungen des Protoplasmas wieder ausgestossen werden. In dieser Weise ernähren sich die meisten protoplastischen und einzelligen Thiere und auch manche mehrzellige, wie die Schwämme und Polycistinen. Unter den Protoplasmaarten im Leibe höherer Thiere sind vor allem die amöboiden Wanderzellen zu nennen, die sich in den Ernährungsflüssigkeiten und den Gewebslücken umhertreiben; auch sie können auf gleiche Weise feste Stoffe in sich aufnehmen.

### § 67.

Dieser primären Ernährung der niedersten Organismen steht die secundäre Ernährungsweise der höheren gegenüber, die sich dadurch von der primären unterscheidet, dass die Nahrungsmittel nicht im Ganzen und als feste Körper in das Innere des Protoplasmas aufgenommen werden, sondern aus ihnen eine Nährstofflösung bereitet wird, die das Objekt für die Aufnahme bildet. Die Aufnahme dieser Lösung durch das Protoplasma nennt man Resorption. Der Ausdruck „Nährstofflösung“ ist jedoch nicht exakt. Es ist nicht immer nothwendig, dass alle Nährstoffe tatsächlich in Lösung übergegangen sind, denn bei manchem Protoplasma sind die Strukturporen gross genug, um auch sehr fein zertheilte feste Stoffe durchzulassen; namentlich gilt dies von dem fein emulsiv vertheilten Fett.

Den Akt der Bereitung einer Nährstofflösung aus den Nahrungsmitteln bezeichnet man als Verdauung, und die primäre, jedoch stets mit den unverdaulichen Resten der Nahrungsmittel gemischte Nährstofflösung wird als Speisebrei, Chymus, bezeichnet.

Bei den im Innern eines anderen Organismus lebenden parasitischen Thieren ist die Bereitung des Speisebreies häufig von der eigenen Thätigkeit der Parasiten unabhängig; ihnen fällt nur die Arbeit der Resorption zu und den Speisebrei bereitet der Wirth. Bei den nicht parasitischen Thieren (übrigens auch bei manchen Parasiten) ist die Verdauung eine sociologische Funktion des Thierkörpers selbst. Die Nahrungsmittel werden in einem, von Stücken lebendigen Protoplasmas umgebenen Raum, die Nahrungshöhle, aufgenommen und dort mit den von dem angrenzenden lebendigen Protoplasma abgesonderten Verdauungssäf-

ten gemischt. Letztere sind wässrige Flüssigkeiten, in denen die Nährstoffe sich entweder einfach auflösen, oder durch die in denselben enthaltenen Verdauungsfermente chemisch so umgeändert werden, dass sie resorptionsfähig werden. Dieser chemische Vorgang ist wesentlich eine hydrolytische Spaltung und die Spaltungsprodukte zeichnen sich dann durch eine grössere Löslichkeit und Diffusibilität vor ihren Bildnern aus. (Näheres im folgenden Abschnitt.)

### § 68.

Für das porösere Protoplasma und die einfacheren sociologischen Verhältnisse niederer Organismen wie die der Nesselzellen führenden Coelenteraten und mancher Parasiten genügt diese primäre Nährstofflösung, die wir Speisebrei nennen, völlig zur Ernährung. Wo aber die sociologischen Verhältnisse complicirter sind und das Protoplasma kompakter ist, ist die Herstellung des Speisebreies nur der erste, gewissermassen vorbereitende Akt der Ernährung, und jetzt übernehmen jene schon § 57. beschriebenen Ernährungsflüssigkeiten, die Lymphe und das Blut, die Vermittlerrolle. Sie treten in Stoffwechselbeziehung zu dem Speisebrei, wobei die die Nahrungshöhle begrenzenden Protoplaststücke eine regulirende und filtrirende Rolle übernehmen, mischen sich die brauchbaren Theilen des Speisebreies bei und erlangen so die Eigenschaft, nicht nur als umspülende indifferente Flüssigkeit dem Protoplasma gegenüber, sondern auch als Ernährungsflüssigkeit, d. h. als Nährstofflösung zu funktioniren, welcher das Protoplasma seine Nährstoffe im Wege der Resorption entnimmt.

### § 69.

Bei der Aufnahme gelöster Stoffe, und des Wassers als Lösungsmittels, in das Protoplasma (Resorption), denkt man natürlich sofort an Endosmose und Quellung. Diese sind deshalb möglich, weil das Protoplasma eine poröse, von wässriger Lösung imbibirte Membran ist, also in sich eine Quellungsflüssigkeit enthält, deren Zunahme oder endosmotischem Verkehr mit dem umspülenden Medium nichts im Wege zu stehen scheint. Der Versuch lehrt jedoch sogleich, dass dieser Verkehr sich im lebenden Protoplasma völlig anders gestaltet als in toten Membranen. J. Ranke hat nachgewiesen, dass das Protoplasma nur dann durch Quellung gelöste Stoffe in sich aufnimmt, wenn seine Lebensenergie geschwächt oder ganz vernichtet ist. Hierbei ist es nach ihm gleichgültig, ob diese Schwächung der

Lebensenergie durch die zur Imbibition dargebotenen, von aussen eindringenden Stoffe erzeugt wird, oder ob innere physiologische Zustände die Lebensenergie alteriren. (J. Ranke's Imbibitions-gesetz.)

Die erste Art der Imbibitionsursachen ist also eine bestimmte Beschaffenheit des umspülenden Mediums. Wir verlangten von demselben in § 51 Indifferenz. Dies muss nun des Näheren dahin erläutert werden: Sobald diese Indifferenz vermindert wird durch Beimengung von Stoffen, welche die Lebensenergie des Protoplasmas herabsetzen, tritt Resorption ein. Solche Beimengungen sind alle, welche einen schwachen sauren oder einen stärkeren alkalischen Zustand des Mediums veranlassen, ferner die Kalisalze, und wahrscheinlich gehören auch dahin die zahlreichen Geschmacks- und Geruchstoffe, die ein Nahrungsmittel enthalten muss, wenn es von einem Thiere aufgenommen werden soll, obwohl bei diesen noch die sociologischen Wirkungen auf die Absonderung der Verdauungssäfte hinzukommen (wovon später).

Die zweite Art von Imbibitionsursachen, die inneren, sind vor allem die durch die Lebensreize erzeugten Stoffwechselforgänge, die, wie im folgenden Abschnitt gezeigt wird, das Auftreten von schwachen Säuren und sauren Salzen im Innern der Protoplasmas zur Folge haben. Ihre Anwesenheit vermehrt sofort die Quellbarkeit des Protoplasmas, sodass dasselbe jetzt auch aus einer indifferenten Flüssigkeit neue Mengen aufnimmt. Daraus erhellt die absolute Nothwendigkeit der rhythmischen Einwirkung der Lebensreize für die Stoffwechselforgänge, wovon § 62 gesprochen wurde.

### § 70.

Die Kehrseite dieser Stoffaufnahme durch Quellung in Folge einer Schwächung der Lebensenergie des Protoplasmas ist die parallel damit gehende Stoffabgabe oder Absonderung. Die Stoffe, deren Entfernung aus dem Protoplasma stattfinden muss, wenn es weiter funktionieren soll, sind eben diejenigen, deren Anwesenheit seine Lebensenergie schwächt und es in den Zustand der Ermüdung versetzt, also die bei der Protoplasmaarbeit entstehenden Säuren und sauren Salze, die J. Ranke deshalb als Ermüdungsstoffe bezeichnet. Indem sie jenen der Imbibition günstigen Zustand des Protoplasmas herbeiführen, entwickeln sie zugleich einen lebhafteren exosmotischen Verkehr, durch welchen die Ermüdungsstoffe nach aussen in das umspülende Medium austreten. Hierdurch wird die Lebensenergie wieder hergestellt und damit kehrt das Protoplasma in jenen Zustand



der Indifferenz gegen das umspülende Medium zurück, sofern dieses indifferent ist.

Bei der Absonderung kommt jedoch nicht nur die Diffusion während des Zustandes gelähmter Lebensenergie in Betracht, sondern auch, dass mit des Wiederkehr der Lebensenergie eine Contraction des Protoplasmas unter Auspressung einer gewissen Flüssigkeitsmenge und Volumverminderung des Protoplasmas erfolgt.

### § 71.

Hieraus ergibt sich, dass das Protoplasma in Bezug auf seine Stoffwechselfähigkeit zweierlei Zustände zeigt: 1. den Sättigungszustand, in welchem es weder aufnimmt noch abgibt, 2. den Hungerzustand, in welchem es leicht aufnimmt und abgibt. Weiter ergibt sich daraus, dass der Stoffwechsel des Protoplasmas ein rhythmischer ist, indem dieses abwechselnd aus dem Sättigungszustand in den Hungerzustand und umgekehrt übergeht.

Die Ursache, dass das Protoplasma nicht in einem dieser Zustände dauernd verharrt, sondern rhythmisch von dem einen in den andern übergeht und vice versa, ist wohl in folgenden Verhältnissen zu suchen:

Das Protoplasma besteht aus leicht oxydablen chemischen Verbindungen und hat ein grosses Absorptionsvermögen für Sauerstoff. Zugleich steht es fortwährend unter dem Einfluss der chemischen und physikalischen Lebensreize, welche das auslösende Moment für die Oxydation bilden. Als letzteres wirken sie jedoch, gleiche Reizstärke vorausgesetzt, nur unter zwei Umständen: 1) wenn genügend freier Sauerstoff im Protoplasma aufgespeichert ist, 2) wenn in dem Protoplasma keine Stoffe enthalten sind, welche die Wirkung des Sauerstoffs auf die oxydablen Theile beeinträchtigen; solche Stoffe sind die Ermüdungsstoffe.

Befindet sich das Protoplasma im Zustande der Sättigung und Ruhe, so findet während dessen kein Verbrauch von Sauerstoff und doch eine stete Zufuhr, also eine Sauerstoffaufspeicherung, statt. Sobald diese die bestimmte Höhe erreicht hat, die nöthig ist, damit die stets vorhandenen Lebensreize wirken können, gelangt das Protoplasma in den Zustand der Thätigkeit durch Entbindung freier Kräfte, während Sauerstoff verbraucht wird und ermüdend wirkende Oxydationsprodukte auftreten. Durch den Einfluss der letzteren hören die Lebensreize, trotzdem, dass sie möglicherweise in ungestörter Stärke vorhanden sind, auf zu wirken,

das Protoplasma tritt in einen neuen Ruhezustand, der aber nicht der der Sättigung, sondern der des Hungers ist. Während dieses Zustands findet der oben geschilderte Stoffaustausch mit dem umspülenden Medium statt. Das Ergebniss des letzteren ist die Aufnahme neuer gelöster Nährstoffe und die Absonderung der Ermüdungsstoffe. Das Protoplasma kehrt somit in den Zustand der Sättigung, d. h. der Beladung mit neuen Nährstoffen, zurück. Dieser Zustand ist zuerst ein Ruhezustand, weil während der Thätigkeitsperiode der freie Sauerstoff zu Oxydationen verbraucht, also verloren gegangen ist. Erst wenn die Sauerstoffaufspeicherung, die allmählig vor sich geht, die genügende Höhe erreicht hat, fangen die Lebensreize wieder an zu wirken, und dem Zustande der Ruhe folgt der der Thätigkeit.

### § 72.

Es ist klar, dass diese Rhythmik des Stoffwechsels einen Mechanismus im Protoplasma voraussetzt, welchem die Fähigkeit einer Art von Selbststeuerung zukommt. J. Ranke giebt von demselben (pag. 117 seines Lehrbuches) folgende Vorstellung: Man muss von der Voraussetzung ausgehen, dass die Oberfläche des Protoplasmas von Poren senkrecht durchsetzt ist und dass es eine Struktur aus kontraktile Theilen besitzt, die das Protoplasmastück so durchsetzen, dass sie alle Punkte der Grenzschicht diametral mit einander in Verbindung bringen und so einen Zug auf die peripherischen Theile in der Richtung des Zentrums ausüben können. Von der Stärke dieses Zuges muss nothwendig die Durchgängigkeit der Poren der Oberfläche abhängen. Der Sättigungszustand des Protoplasmas wäre der, bei welchem der Zug so stark ist, dass die Poren völlig verschlossen sind. Jede Verminderung der Lebensenergie des Protoplasmas vermindert diesen Zug, die Poren öffnen sich und der Diffusions- und Imbibitionsverkehr findet statt. Hebt sich die Lebensenergie, so gewinnt der Zug seine ursprüngliche Stärke, der Porenverschluss kehrt zurück.

Hierbei haben wir es begreiflicherweise auch mit Schwankungen des Volumens zu thun. Das Aufhören des Porenverschlusses führt zu einer Volumzunahme durch Quellung. Die Rückkehr desselben ist von einer vorgängigen Volumverminderung abhängig und diese wird dadurch bewirkt, dass der verstärkte Zug der kontraktile Theile einen Theil der eingedrungenen Flüssigkeit wieder auspresst. Findet keine Rückkehr zum normalen Leben statt, wenn z. B. die aufgenommene Flüssigkeit das Protoplasma

tödet, so wird so lange Flüssigkeit in die Zelle eintreten können, als der dadurch in der Zelle steigende Druck noch die Widerstand leistenden Theile des Protoplasmas zu dehnen vermag, was je nach der Elastizität dieser Gebilde verschieden sein wird.

### § 73.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen, so sehen wir, dass die eigenthümlichen Erscheinungen eines rhythmischen Stoffwechsels hauptsächlich zurückzuführen sind auf die grosse Labilität des chemischen und physikalischen Gleichgewichts des Protoplasmas und seine Absorptionsfähigkeit für den freien Sauerstoff. Sobald die Sauerstoffaufspeicherung eine gewisse Höhe erreicht hat, bewirken die stets vorhandenen Lebensreize eine Störung des chemischen Gleichgewichts, indem sie Oxydationen auslösen. Dieser Vorgang stört das physikalische Gleichgewicht, d. h. vermindert die Elastizität der festen Protoplasmatheile und in Folge davon wird auch das Diffusions- und Filtrationsgleichgewicht zwischen Protoplasma und umspüledem Medium gestört. Die Folge dieser letzteren Störung ist eine Veränderung der Mischungsverhältnisse des Protoplasmas, in Folge dessen es zu dem ursprünglichen chemischen und physikalischen Gleichgewichtszustand zurückkehrt.

Als der eigentliche Störenfried ist also von chemischer Seite der Sauerstoff, von physikalischer Seite das zu bezeichnen, was wir Lebensreize nennen und bei der Besprechung der Kraftwechselfvorgänge seine Schilderung finden wird.

## 7. Der Stoffwechsel des thierischen Protoplasmas.

### c) Die Stoffumwandlung.

### § 74.

Wenden wir uns zu der Betrachtung des Chemismus in dem thierischen Protoplasma, der freilich nur unvollständig, d. h. mehr in seinen Endprodukten als in seinen Zwischenstadien, bekannt ist. Im allgemeinen kann man sagen, dass der Weg der umgekehrte ist von dem, welchen die § 41 u. folg. beschriebene Assimilation in der Pflanze ging. Im speciellen handelt es sich hauptsächlich um die Rückbildung der drei wichtigsten Stoffgruppen, der Albuminate, Kohlenhydrate und Fette, die in Gegenwart von freiem (ozonisirtem) Sauerstoff eine oxydative Zersetzung erfahren, wobei die Lebensreize das auslösende Moment spielen.

Bei den übrigen Bestandtheilen des Körpers, insbesondere den Salzen, handelt es sich zum Theil auch um chemische Umwandlungen, von denen die der phosphorsauren Salze die wichtigste ist, aber weniger um Oxydationen als um Spaltungen und wechselseitige Zersetzungen. Ein Theil der Salze, z. B. sicher ein Theil des Kochsalzes, passirt das Protoplasma, ohne chemische Umwandlungen zu erfahren und dasselbe gilt vom grössten Theil des Wassers.

Wir werden in Folgendem die Umwandlungsgeschichte der einzelnen Stoffgruppen gesondert behandeln, unter Einbeziehung derjenigen Umwandlungen, welche manche derselben bei der ausserhalb des Protoplasmas erfolgenden Verdauung durchmachen, weil sich dieser Prozess schwerlich erheblich von demjenigen unterscheidet, welchen diese Stoffe bei ihrer Lösung durchmachen, wenn sie als feste Körper in das weiche Protoplasma der niederen Organismen eingetreten sind.

### § 75.

Bei den Kohlenhydraten sind die löslichen (die Zuckerarten) von den in Wasser unlöslichen (Stärkemehl und Cellulose) zu unterscheiden. Eine Mittelstufe bilden die colloiden Formen (Dextrin und Gummi). Direkt durch Resorption können nur die löslichen Zuckerarten aufgenommen werden. Die festen kann amöboides nacktes Protoplasma natürlich auf mechanischem Wege auch direkt aufnehmen, dagegen ist das kompaktere oder in Zellhaut eingekapselte Protoplasma auf den Resorptionsweg angewiesen und dieser setzt eine nur durch chemische Umwandlung zu bewerkstelligende Verflüssigung voraus. Diese erfolgt bei den festen Kohlenhydraten, indem sie unter Einfluss von hydrolytischen, vom Protoplasma abgesonderten Fermenten unter Zutritt von Wasser in das Molekül in Zucker übergeführt werden; Stärke und Cellulose enthalten  $C_6 H_{10} O_5$ , der aus ihnen sich bildende Traubenzucker  $C_6 H_{12} O_6$ . Bei der Umwandlung von Stärke in Zucker entsteht zuerst das colloide Dextrin ( $C_6 H_{10} O_5$ ); die schwierigere Umwandlung der Cellulose in Zucker durch Protoplasmaeinfluss ist noch nicht studirt.

Bei der Geschichte des Zuckers im Körper ist zuerst zu constatiren, dass im thierischen Protoplasma ein Zuckeranhydrit vorkommt, der vom Pflanzenprotoplasma fehlt, also das Produkt einer synthetischen Thätigkeit des thierischen Protoplasmas sein muss: das Glycogen, das mithin als das thierische Stärkemehl zu betrachten ist. Das Schicksal des Glycogens ist, dass es sehr leicht durch Hydrolyse zu gährungsfähigem Zucker wird.

Ausser dem der Stärke entsprechenden Glycogen findet sich im thierischen Protoplasma das auch in der Pflanze auftretende, oben genannte Zwischenglied zwischen Stärke und Zucker, das Dextrin. Ob es seine Anwesenheit nur einfacher Aufnahme oder einer Synthese aus Zucker verdankt, steht dahin.

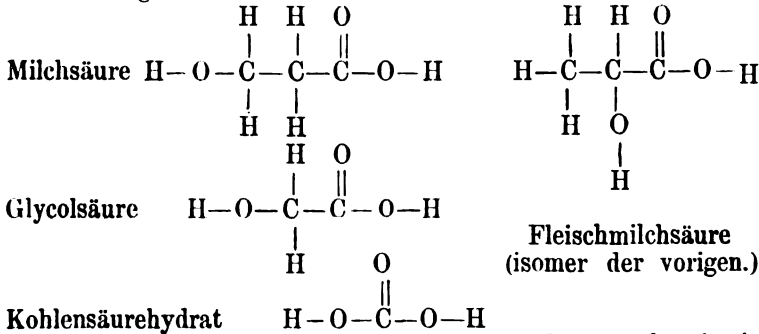
Ferner findet man im Protoplasma drei Zuckerarten:

1) Den Traubenzucker,  $C_6 H_{12} O_6$ , der zweier Gährungen, der alkoholischen und der Milchsäuregährung, fähig ist;

2) den Milchzucker,  $C_{12} H_{22} O_{11}$ , der also dem Traubenzucker gegenüber ein Anhydrit ist, und

3) den Muskelzucker (Inosit),  $C_6 H_{12} O_6$ , der dem Traubenzucker isomer ist und wie dieser auch im pflanzlichen Protoplasma getroffen wird. Diese beiden sind direkt nur zur Milchsäuregährung befähigt, dagegen kann der erstere nach Hydrolyse in eine der Alkoholgährung fähige, also dem Traubenzucker ähnliche Zuckerart, die Lactose, übergehen.

Bei der Rückbildung der genannten Zuckerarten im thierischen Protoplasma handelt es sich immer um die eine Gährung, der alle diese Zuckerarten direkt fähig sind, um den Uebergang in Milchsäure durch einfache Spaltung:  $C_6 H_{12} O_6 = 2C_3 H_6 O_3$ . Letztere geht durch Oxydation entweder direkt oder durch die Zwischenstufe der Glycolsäure in Kohlensäure und Wasser über, worüber folgende Reihe belehrt.



Demnach handelt es sich um die successive Herausnahme eines Kohlenstoff- und zweier Wasserstoffatome, die sich unter Zutritt von drei Sauerstoffatomen zu Kohlensäurehydrat verbinden.

### § 76.

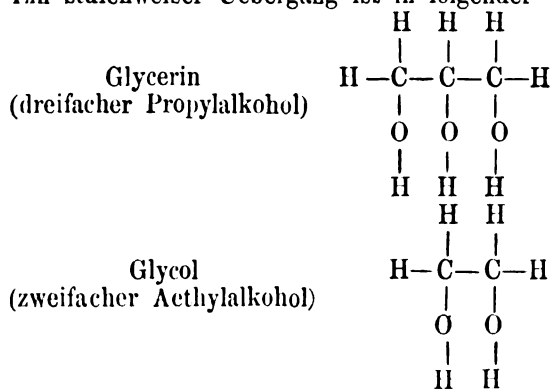
Bei den Fetten, die bekanntlich mit Wasser sich nicht mischen, ist die Aufnahme in das wässrig imbibirte Protoplasma direkt nicht möglich. Dieselbe setzt eine feine emulsive Vertheilung derselben

voraus. Diese erfolgt leicht in Lösungen von colloiden Stoffen unter Einfluss mechanischer, zertheilend wirkender Bewegungen, und namentlich leicht, wenn ein Theil derselben verseift wird, wozu die Anwesenheit verfügbarer Alkalien erforderlich ist. Die feinen, durch die Emulsion entstandenen Fetttröpfchen werden von hüllenlosem amöboidem Protoplasma wie feste Körper behandelt und aufgenommen. Ist das Protoplasma in Hüllen eingeschlossen, so hängt die Aufnahme erstens von der Grösse ihrer Poren, zweitens davon ab, ob die diese Poren ausfüllende wässrige Flüssigkeit durch Beimischung gewisser, sowohl mit Fett als mit Wasser mischbarer Stoffe, zu denen im Leib der höheren Thiere insbesondere die Gallenbestandtheile gehören, den Capillarwiderstand der Porenwand gegen das Durchpassiren von Fett herabmindert. Im Leibe höherer Thiere giebt es sicher Protoplasmaarten, die entweder selbst so compact oder in so compacte Hüllen eingeschlossen sind, dass das Fett als solches auch im Zustand der Emulsion nicht in dieselben einzudringen vermag. In diesem Fall dürfte die vorgängige Bildung einer in Wasser löslichen Fettseife die Vorbedingung der Aufnahme sein.

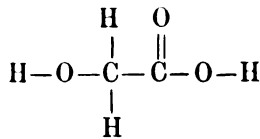
## § 77.

Die Verseifung der Fette, erfolge sie nun vor oder nach Aufnahme derselben in das Protoplasma, besteht in einer Spaltung in eine Fettsäure und Glycerin, wobei erstere mit einem Alkali sich zu einer Fettseife verbindet. Ausserdem ist aber auch eine hydrolytische Spaltung der neutralen Fette in eine freie Fettsäure und Glycerin als erste Stufe der Rückbildung möglich.

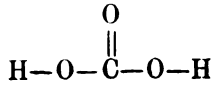
Die Schicksale des Glycerins stehen wohl nur soweit fest, dass in letzter Instanz aus ihm Kohlensäure und Wasser entsteht. Ein stufenweiser Uebergang ist in folgender Weise denkbar:



Glycolsäure

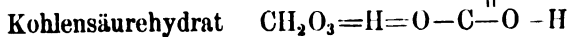
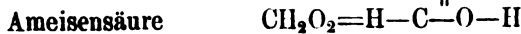
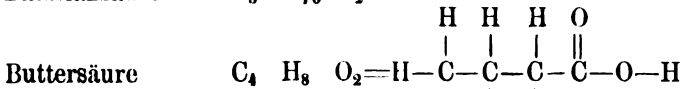


Kohlensäurehydrat



Die Rückbildung der Fettsäuren erfolgt sehr wahrscheinlich nach dem gleichen Princip wie die der Milchsäuren, nämlich durch successiven Austritt von einem Atom Kohlensäure und zwei Atomen Wasserstoff unter Oxydation dieser zu Kohlensäurehydrat, worüber folgende Reihe belehren mag:

Stearinsäure	$\text{C}_{18}$	$\text{H}_{36}$	$\text{O}_2$
Palmitinsäure	$\text{C}_{16}$	$\text{H}_{32}$	$\text{O}_2$
Myristinsäure	$\text{C}_{14}$	$\text{H}_{28}$	$\text{O}_2$
Laurostearinsäure	$\text{C}_{12}$	$\text{H}_{24}$	$\text{O}_2$
Caprinsäure	$\text{C}_{10}$	$\text{H}_{20}$	$\text{O}_2$
Caprylsäure	$\text{C}_8$	$\text{H}_{16}$	$\text{O}_2$
Capronsäure	$\text{C}_6$	$\text{H}_{12}$	$\text{O}_2$
Baldriansäure	$\text{C}_5$	$\text{H}_{10}$	$\text{O}_2$



Ob alle oder welche dieser Zwischenglieder auftreten, ist nicht bekannt und der Weg scheint auch nicht überall der gleiche zu sein.

### § 78.

Bei den Albuminaten haben wir es, ähnlich wie bei den unlöslichen Kohlenhydraten, mit einer der Aufnahme vorausgehenden Umwandlung (Verdauung) zu thun, bei welcher es sich nicht blos um die Lösung ungelöster Albuminate, sondern um eine Veränderung des Moleküls im Sinne geringerer Molekulargrösse und damit grösserer Diffusibilität (siehe § 11) zu thun. Der Vorgang ist eine hydrolytische (unter Eintritt von Wassermolekülen in das Molekül erfolgende Spaltung, die unter Einfluss eines vom Protoplasma gelieferten hydrolytischen Fermentes vor sich geht. Die so entstandenen Verbindungen sind die Eiweisspeptone, deren chemische Constitution ebensowenig bekannt ist wie die der Albuminate. Ihre hervorstechende Eigenschaft gegenüber den Albuminaten ist die weit grössere Diffusibilität ihrer Lösungen durch Membrane. Setzt man den Widerstand einer Albuminlösung gegen Endosmose = 100, so ist der der Peptonlösungen nur = 7–10.

### § 79.

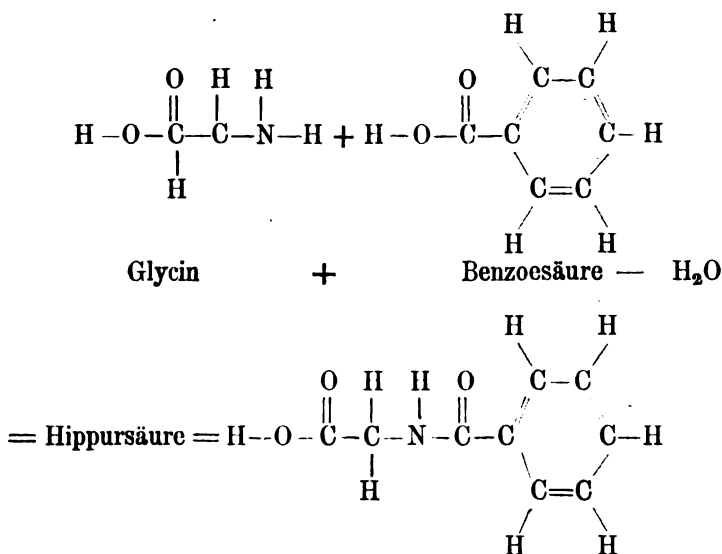
Bei den weiteren Schicksalen der Peptone hat man ihre, zwar neuerdings bestrittene, aber theoretisch kaum zu entbehrende Rückverwandlung in Albuminate (und in die noch höher zusammengesetzten Stoffe Haemoglobin, Vitellin etc.) im Innern des Protoplasmas (durch Wiederaustritt der Wassermoleküle) von ihrer Rückbildung zu unterscheiden. Weiter hat man wahrscheinlich zu unterscheiden zwischen der Rückbildung der Albuminate, die schon im Protoplasma sind, und der der Peptone.

Von den Peptonen weiss man, dass sie durch hydrolytische Einflüsse (unter Wasseraufnahme) sich in einige der im Körper von Thieren stets anzutreffende Amidosäuren, besonders Glycin, Leucin und Tyrosin, spalten.

Das Glycin (die Amidoessigsäure) tritt jedoch frei als solches nicht im Protoplasma auf, sondern als Bestandtheil sogenannter gepaarter Säuren, von denen zwei im Körper aufgefunden sind:

1) Die Hippursäure, die im Harn der Pflanzenfresser als Ausscheidungsprodukt auftritt; sie ist Glyco-Benzoesäure nach der Formel:





Die Hippursäure spaltet sich, jedoch ausserhalb des Körpers, durch Wasserentziehung in Glycin und Benzoësäure, welche letztere eine aromatische Säure (Phenylameisensäure) ist, deren weitere Umwandlungen also nicht hierher gehören.

2) Glycocholsäure (Glycin + Cholalsäure — H<sub>2</sub>O), die in der Galle zu Tag tritt. Die Cholalsäure ist C<sub>24</sub>H<sub>40</sub>O<sub>5</sub> (Constitution unbekannt). Durch Wasserentziehung zerfällt die Glycocholsäure in Glycin und Cholalsäure. Ersteres zerfällt wahrscheinlich (wenigstens kann es das) in Ammoniak und Glycolsäure und letztere (§ 77) zu Kohlensäurehydrat. Die Cholalsäure liefert durch Wasserentziehung Choloidinsäure oder Dyslysin, Stoffe, deren weitere Rückbildung noch nicht erforscht ist.

Das Leucin (die Amidocaprinsäure) kommt frei als solches im Protoplasma (jedoch nicht in jedem) vor; seine weitere Zersetzung im Körper ist nicht studirt, höchst wahrscheinlich wird es allmählig in Harnstoff zurückgeführt.

Das Tyrosin, eine Amidosäure unbekannter Constitution \*),

\*) Anm. Nach Einigen gehört das Tyrosin in die Gruppe der aromatischen Verbindungen und wäre Benzol (C<sub>6</sub>H<sub>6</sub>), in welchem 3 Atome H ersetzt sind durch NHC<sub>2</sub>H<sub>5</sub>, OH und COOH.

tritt stets mit Leucin auf und wird schliesslich wohl ebenfalls in Harnstoff zurückgeführt.

In welcher Form der Schwefel der Peptone bei ihrer Rückbildung austritt, ist nicht bekannt.

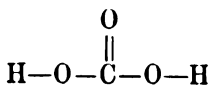
### § 80.

Die Rückbildung der Albuminate ist allem bis jetzt bekannten zufolge in ihren ersten Stadien eine sehr mannigfaltige und bei verschiedenen Protoplasmasorten, und wiederum bei einer und derselben Sorte unter verschiedenen Umständen verschieden. Einige Rückbildungen, die Albuminoidmetamorphose, Fettdegeneration etc., sind schon § 37 besprochen worden, weshalb wir sie hier übergehen.

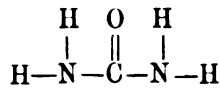
Auf den weiteren Stufen der Zersetzung scheint grössere Uebereinstimmung zu bestehen, indem sich hier allgemein Amidosäuren zu bilden scheinen, und zwar neben den im vorigen Paragraphen geschilderten drei Amidosäuren (Leucin, Tyrosin und Glycin) noch einige weitere, nämlich Taurin, Butalanin, Serin (nur im Seidenleim der Insekten), Cystin und zwei Amidosäuren, in denen die Ammoniakgruppe durch eine substituierte Ammoniakgruppe vertreten ist: Kreatin und Sarcosin.

Neben diesen Amidosäuren treten stickstoffhaltige Körper von bis jetzt unbekannter Constitution auf: Harnsäure, Xanthin, Hypoxanthin (=Sarcin), Carnin, Guanin, Kreatinin, Allantoin, Inosinsäure und Kynurensäure, was ein Beweis für die mannigfaltige Zersetzungsmöglichkeit der Albuminate ist.

Auf der nächsten Stufe wird die Uebereinstimmung noch grösser, indem aus den Amidosäuren und den zuletzt aufgeführten, noch unaufgehellten Verbindungen Amide entstehen und zwar fast allgemein ein ganz bestimmtes Amid, der Harnstoff, das Biamid der Kohlensäure:



Kohlensäure.



Harnstoff.

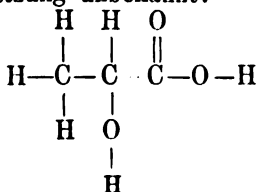
Die letzte Stufe der Rückbildung, die jedoch unter normalen Verhältnissen stets erst nach der Ausstossung des Harnstoffs aus dem Protoplasma erfolgt, ist die Umwandlung desselben in kohlenensaures Ammoniak durch Hydrolyse:



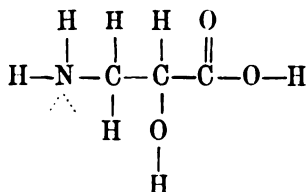
baminsäure ( $H_2NCO$ ) tritt, um mit ihr Harnstoff zu bilden, während die Schwefelsäure als schwefelsaures Salz das Protoplasma verlässt.

Das Butalinin ist Amido-Baldriansäure, eine Säure der Fettsäurereihe (siehe § 77), steht mithin dem Leucin (der Amidocaprinsäure) sehr nahe, indem es nur eine Gruppe  $C H_2$  weniger enthält. Seine weitere Zersetzung, namentlich ob es Harnstoff bildet, ist nicht bekannt.

Das Serin des Seidenleims ist Amidomilchsäure; seine Zersetzung unbekannt:



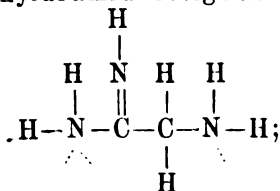
Milchsäure



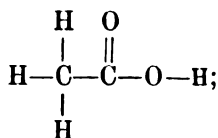
Serin.

Das Cystin ist schwefelhaltig und wird angesehen als Serin, in welchem ein O durch S vertreten ist. Seine Zersetzung ist nicht erforscht, muss aber in letzter Instanz Kohlensäure Ammoniak und Schwefelsäure, oder Schwefelwasserstoff enthalten.

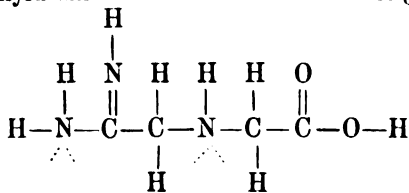
Das Kreatin ist ein sehr allgemeines Produkt der rückschreitenden Metamorphose der Albuminate, namentlich des Muskel- und Nervenprotoplasmas, während das Leucin und Tyrosin mehr im Drüsenprotoplasma entsteht. Seiner Constitution nach ist es Methyluramidoessigsäure:



Methyluramin



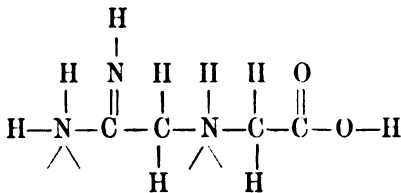
Essigsäure



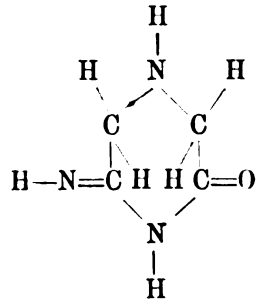
Kreatin.

Die Zersetzungen des Kreatin sind mannigfaltig:

1) Durch Abgabe von  $H_2 O$  wird es zu Kreatinin:



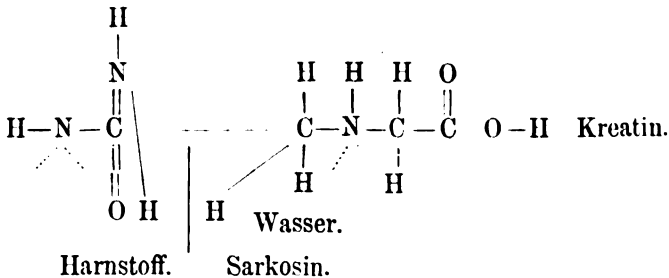
Kreatin



Kreatinin

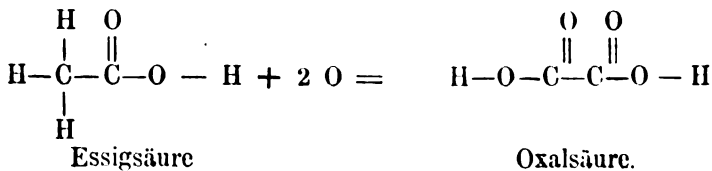
Die weitere Zersetzung des Kreatinins sind noch nicht studirt.

2) Unter Wasseraufnahme zerfällt es in Sarkosin und Harnstoff:

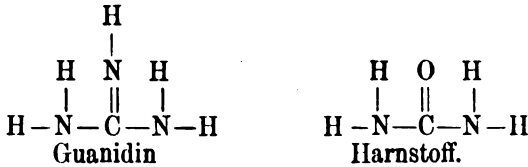


Das Sarkosin ist Methylamidoessigsäure, also Methylglycin. Seine weitere Zersetzung ist noch nicht bekannt und es käme hierbei das § 79 über das Glycin gesagte in Betracht.

3) Durch Oxydation liefert das Kreatin Methyluramin und Oxalsäure, welche letztere aus der in dem Molekül des Kreatins steckenden Essigsäure durch Aufnahme von zwei Atomen O entsteht:

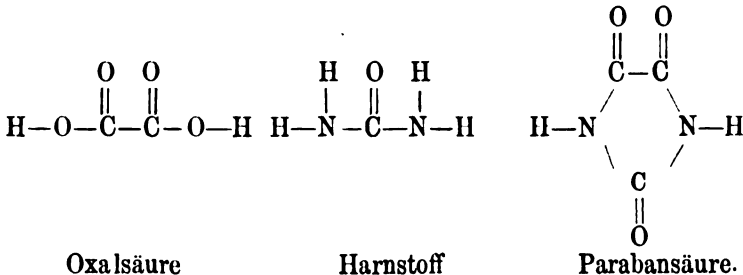


Die letztere geht durch weitere Oxydation in Kohlensäure über. Methyluramin ist Guanidin —  $C H_2$  und Guanidin (Biamido-Imido-Grubengas) ist von dem Harnstoff nur dadurch verschieden, dass in ersterem das Atom C mit der zweiwerthigen Gruppe N H, im Harnstoff mit dem zweiwerthigen O-Atom verbunden ist:



Mithin ist es möglich, dass Guanidin durch Hydrolyse in Harnstoff und Ammoniak zerfällt.

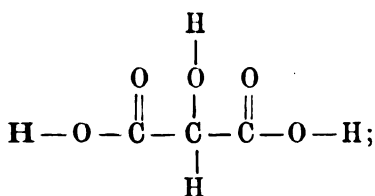
4) Bei einer andern Oxydation liefert das Kreatin Methylparabansäure, die durch Wegfall der Methylgruppe ( $C H_2$ ) zu Parabansäure wird. Letztere ist Oxalylharnstoff:



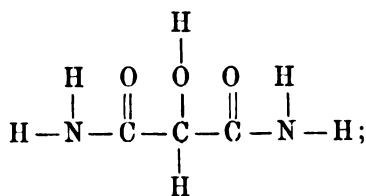
Somit ist auch von hier aus der Zerfall des Kreatins in Harnstoff und Oxalsäure und schliesslich in Kohlensäure und Ammoniak möglich; wir dürfen deshalb annehmen, dass das Kreatin wohl immer durch die Zwischenstufe des Harnstoffs seine endliche Auflösung in Kohlensäure und Ammoniak bewerkstelligt.

## § 82.

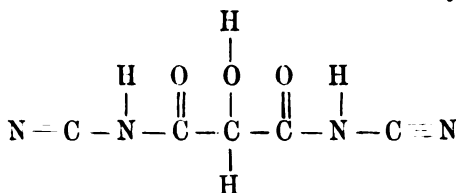
Die Harnsäure ist neben dem Harnstoff die wichtigste Stufe, welche die Albuminate bei ihrer Rückbildung durchwandern. Sie tritt im Protoplasma in der Form von sauren Salzen (Natron- und Ammoniaksalzen) auf. Ihre wahrscheinlichste Constitution ist Tartronyl-Cyanamid:



Tartronsäure

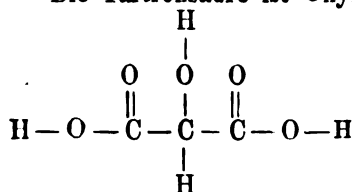


Tartronylamid

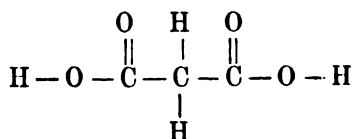


Harnsäure

Die Tartronsäure ist Oxymalonsäure:



Tartronsäure

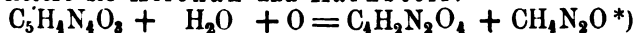


Malonsäure.

Letztere geht durch Wegfall von  $\text{CH}_2$  in Oxalsäure und diese durch Oxydation in Kohlensäure über.

Von Zersetzungen der Harnsäure sind folgende bekannt:

1) Durch Oxydation und Wasseraufnahme bei Gegenwart von Säuren liefert sie Alloxan und Harnstoff:

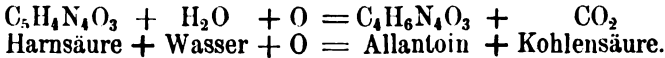


Harnsäure + Wasser + O = Alloxan + Harnstoff

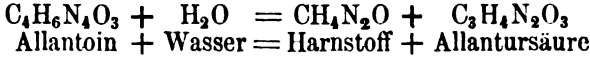
Das Alloxan ist Mesoxalylharnstoff und liefert durch weitere Oxydation Kohlensäure und Parabansäure, welche letztere, wie oben gezeigt, in Harnstoff und Oxalsäure zerfallen kann.

2) Bei Gegenwart von Alkalien liefert die Oxydation und Hydrolyse der Harnsäure: Allantoin und Kohlensäure:

\*) Anm. Nachdem im bisherigen die ausführliche Schreibweise der chemischen Formeln nach der Kettentheorie eine genügende Vorstellung von der gegenwärtigen Anschauung über die Constitution der Moleküle der organischen Körper gegeben, beschränke ich mich im folgenden auf die alte Schreibweise der Formeln, welche nur die Atomzahlen angiebt.



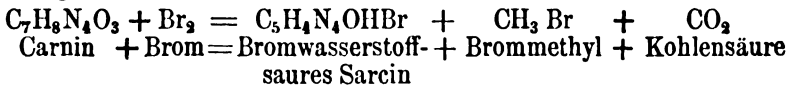
Das Allantoin spaltet sich durch Hydrolyse in Harnstoff und Allantursäure:



Die Constitution der letzteren und ihre weitere Zersetzung ist nicht bekannt.

### § 83.

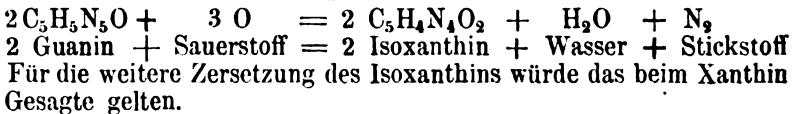
Es folgt jetzt eine Reihe von Stoffen, die in sehr innigen Beziehungen zu einander stehen: Carnin (neuerdings im Fleisch-extrakt entdeckt) kann durch Behandlung mit Brom unter Oxydation und Abgabe von Kohlensäure und  $\text{CH}_3$  in Sarcin (Hypoxanthin) übergeführt werden:



Aus Sarcin erhält man durch weitere Oxydation Xanthin ( $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_2$ ), das sich von der Harnsäure ( $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$ ) nur durch ein Atom O unterscheidet, also wahrscheinlich durch Oxydation in diese übergehen kann.

Das Guanin,  $\text{C}_5\text{H}_5\text{N}_5\text{O}$ , kann sich in zweierlei Weise durch Oxydation zersetzen:

1) Unter Stickstoffentwicklung und Wasseraustritt in einen dem Xanthin isomeren Körper, Isoxanthin:



2) Andere Oxydationsmittel zerlegen unter Sauerstoff- und Wassereintritt das Guanin in Guanidin, Parabansäure und Kohlensäure:



Nach dem, was oben über Guanidin und Parabansäure gesagt ist, liegt also auch hier die Zersetzung in der Richtung von Harnstoff und Kohlensäure und damit in Kohlensäure und Ammoniak vor.

Ueber die Inosinsäure ( $\text{C}_5\text{H}_8\text{N}_2\text{O}_6$ ), die im Muskelprotoplasma vorkommt, und die im Hundeharn auftretende Kynurensäure,  $\text{C}_{16}\text{H}_{14}\text{N}_2\text{O}_5$  (?) ist nichts Näheres bekannt.



## § 84.

Eine weitere chemische Betrachtung hat sich mit den Stoffen zu befassen, die durch Synthese im Protoplasma aus Eiweiss gebildet werden.

Das Haemoglobin,\*) das bis jetzt nur im Körper der Wirbelthiere und einiger Schnecken (Paludina) gefunden worden ist, ist ein Compositum aus einem, dem Globulin sehr ähnlichen (aber durch O nicht löslichen) Eiweiss und einem eisenhaltigen Farbstoff, dem Haematin, dessen Constitution nicht bekannt ist. In diese beiden Stoffe spaltet es sich nämlich sehr leicht durch alle Einflüsse, die Eiweisskörper coaguliren und fällen, sowie durch Einwirkung auch der schwächsten Säuren und der Alkalien. Die procentische Zusammensetzung des Haematins ist  $C_{68}H_{70}N_8Fe_2O_{10}$ . Im freien Zustande kommt es im Körper nicht vor.

Eine weitere Zersetzung erleidet das Haematin in sauren Lösungen, indem es in einem eisenfreien Körper das Hämatoidin (auch Haematoporphyrin genannt)  $C_{68}H_{74}N_8O_{12}$ , offenbar durch Hydrolyse übergeht. Dieses Hämatoidin ist fast oder vielleicht ganz identisch mit dem in der Galle auftretenden Bilirubin dem man die Formel  $C_{16}H_{18}N_2O_3$  giebt (diese Zahlen 4 mal genommen geben fast die obige Formel des Haematoidins) und welches man deshalb neben anderen Gründen als das erste Zersetzungsprodukt des Hämatins betrachtet. Aus dem Bilirubin entsteht (aber wahrscheinlich nicht im Körper) durch Oxydation und Hydrolyse das Biliverdin ( $C_{16}H_{20}N_2O_5$ ), im Körper dagegen geht das Bilirubin unter Aufnahme von  $H_2O$  über in Bilifuscin ( $C_{16}H_{20}N_2O_4$ ) und dieses durch Aufnahme von  $H_2O + O$  über in Biliprasin ( $C_{16}H_{22}N_2O_4$ ).

An diese Gallenfarbstoffe schliessen sich die Harnfarbstoffe, die theils eisenfrei, theils eisenhaltig sind (Urobilin, Urohaematin, Urrhodin, Uroerytherin) an. Sie sind entweder direkt Umsatzprodukte des Hämatins oder Umsatzprodukte der Gallenfarbstoffe; das eine, das Urobilin, kommt wenigstens in der Galle regelmässig vor.

Als Melanin bezeichnet man schwarze oder braune eisenhaltige Farbstoffe, die sicher Umsatzprodukte des Haematins sind.

Von den spezifischen thierischen Farbstoffen sind nur sehr wenige gekannt und noch weniger sind die Chromogene derselben ermittelt, jedenfalls bilden die letzteren einen integrirenden Theil des Keimprotoplasmas der Thiere.

\*) Anm. Hierdurch ist das Bd. I in § 24 über den Blutfarbstoff Gesagte ergänzt und berichtigt und durch den folgenden Paragraphen der § 10 des ersten Bandes.

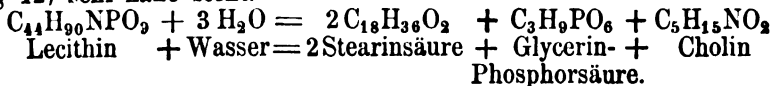
## § 85.

Im Protoplasma der Thiere, und zwar im undifferenzirten der Thiereier (unter den differenzirten Arten besonders im Nervenprotoplasma), findet man verschiedene, zum Theil phosphorhaltige organische Verbindungen, die jedoch noch nicht allseitig und zur Genüge gekannt sind, von denen auch noch nicht bekannt ist, in wie weit sie durch die Assimilationsthätigkeit des Pflanzenprotoplasma vorgebildet werden und in wie weit das thierische Protoplasma die Synthese selbst besorgt. Ein Fingerzeig in ersterer Richtung ist, dass man jetzt in den Samen von Getreide und Leguminosen das Lecithin und in dem Saft unreifer Zuckerrüben sowie im Laube von *Lycium barbarum* einen Stoff gefunden hat, der mit einem der Zersetzungsprodukte des Lecithins, dem Cholin, sehr nahe verwandt ist: das Oxycholin (Betaïn).

Der eine dieser Nervenstoffe ist das phosphorlose Cerebrin dessen Constitution noch nicht bekannt ist (es enthält 66,35 C; 2,29 N; 10,96 H; 20,40 O), das man aber als stickstoffhaltiges Glycosid betrachtet, weil sich Zucker daraus abspalten lässt. Es bildet im Wasser kleisterartige Quellungen, welche die Bd. I. S. 8 abgebildeten Myelinfiguren erzeugen. Seine Zersetzung im Körper ist nicht bekannt.

Das Lecithin ist der wichtigste phosphorhaltige Stoff des thierischen Protoplasmas. Im Eiprotoplasma steht es im Verband mit einem Albuminat (als Vitellin, Ichthin, Ichthidin, Emydin etc.). Im Nervenprotoplasma ist es mit dem Cerebrin enger vergesellschaftet, worüber jedoch die Ansichten auseinander gehen. Nach den einen ist nämlich das von Liebreich als Protagon bezeichnete Extrakt aus der Nervensubstanz ein Gemenge von Cerebrin und Lecithin; nach den andern eine von Cerebrin und Lecithin verschiedene Verbindung, nämlich ein Glycosid des Lecithins. Das letztere hat ähnliche Eigenschaften wie das Cerebrin, d. h. es giebt mit wenig Wasser eine kleisterartige, mit viel Wasser eine durchsichtige Gallerte.

Das Lecithin spaltet sich leicht hydrolytisch in Glycerinphosphorsäure, Cholin und Fettsäuren verschiedener Art, woraus hervorgeht, das es den echten Fetten (Triglyceriden), Verbindungen von Glycerin mit drei Fettsäuremolekülen, (siehe § 42) sehr nahe steht.



Diaconow betrachtet es deshalb als glycerinphosphorsaures Cholin, wobei aber im Radikal der Glycerinphosphorsäure zwei



Das Glycol enthält die Bedingungen zur Oxydation in  $C O_2$  und  $H_2 O$ , während das Trimethylamin bei der Zersetzung ausserdem noch Ammoniak liefern muss. Für die Geschichte des Lecithins ist es wichtig, dass man in den Pflanzen, wie oben schon gesagt, das Oxycholin oder Oxyneurin findet, während das Cholin in der Galle der höheren Thiere gefunden wird. Wir dürfen also vielleicht annehmen, dass das Oxycholin die Stufe in aufsteigender Entwicklung des Lecithins, das Cholin die Stufe in der rückschreitenden Zersetzung des Lecithins ist. Die weitere Zersetzung des Cholins in dem thierischen Protoplasma ist nicht erforscht.

Die Glycerinphosphorsäure ist Glycerin (s. § 42), in welchem der Wasserstoff der einen der drei Hydroxylgruppen durch Phosphorsäure ersetzt ist. Bei der Zersetzung entstehen phosphorsaure Salze, die im Harn austreten. Die Elemente des Glycerins theilen das Schicksal der Fettzersehung. Ausserdem ist jedoch auch eine synthetische Bildung der Glycerinphosphorsäure im thierischen Protoplasma, bei Gegenwart von saurem phosphorsauerm Kalk, Alkalien und Fetten, ziemlich ausser Zweifel und dasselbe findet bei der Verdauung der Fette in den Nahrungshöhlen der höheren Thiere statt. Diese Umstände sprechen für eine synthetische Bildung des Lecithins auch im Thierkörper, und man ist deshalb neuerdings geneigt, dem Lecithin überhaupt eine sehr wichtige Rolle bei jeder Protoplasmabildung zuzuschreiben.

Ueber das Cholesterin,  $C_{26}H_{43}(OH)$ , das jedenfalls als ein hochatomiger Alkohol zu betrachten ist und im Thier- und Pflanzenprotoplasma getroffen wird, und zwar in ersterem an denselben Orten, wo wir auch das Lecithin und sein Zersetzungsprodukt, das Cholin, finden, wissen wir nach keiner Richtung hin etwas Näheres. Wir können aus der genannten Vergesellschaftung nur die Vermuthung schöpfen, es sei eine Durchgangsstufe des Cerebins oder Lecithins, sowohl bei deren Synthese im Pflanzenprotoplasma, als bei deren Zersetzung im thierischen Protoplasma.

## § 86.

Der dunkelste Punkt des Chemismus im Thierprotoplasma sind die Geschmacks- und Geruchstoffe. Jede Thierart hat ihren spezifischen Geruch, der sich aus allen Protoplasmaarten seines Körpers entwickeln lässt und ein stetes Excret desselben bildet. Die Specificität geht sogar noch weiter: Bei dem Menschen haben nicht blos die verschiedenen Rassen und Völker einen auch für den unentwickelten Geruchssinn des Menschen deutlich ver-

schiedenen Ausdünstungsgeruch, von denen der der Neger, Chinesen, Juden etc. unsere Sinne am auffälligsten berührt, sondern das sichere Auffinden eines Menschen durch seinen Hund, lediglich mittelst des Geruchs, beweist, dass es nicht bloß spezifische, sondern sogar individuelle Geruchsstoffe oder wenigstens Geruchstoffmischungen giebt. Die biologische Beobachtung zeigt uns, dass die weitgehende Differenzirung dieser flüchtigen Stoffe wohl durch die ganze Thierwelt geht, denn bei Thieren fast aller Abtheilungen lässt sich constatiren, dass die Zusammenfindung der Geschlechter, die Erkennung der Familienangehörigkeit etc. auf die Anwesenheit eines ganz bestimmten spezifischen Ausdünstungsgeruchs basirt ist. Bei monogamischen Vögeln ist sogar die Annahme individueller Geruchstoffmischungen unabweisbar.

Weiter lässt sich hierüber sagen, dass die Art der Geruchsstoffe nicht bloß spezifisch bis individuell ist, sondern dass es auch Familien-, Ordnungs- und Classengerüche gibt, d. h. dass die Ausdünstungsgerüche der Arten bei aller Verschiedenheit eine gewisse, den grösseren systematischen Gruppen entsprechende Uebereinstimmung zeigen. Beispiele für Gattungsgerüche sind u. a. der Krähengeruch, Geiergeruch, Katzengeruch, Pferdegeruch, Rindergeruch, Antilopengeruch. Die Verwandtschaft der Ausdünstungsgerüche ganzer Ordnungen tritt am schärfsten in die Erscheinung bei dem Nagethiergeruch, dem Affengeruch, Raubthiergeruch, Wiederkäuergeruch, und die der Ausdünstungsgerüche ganzer Klassen bei dem Fischgeruch, Reptiliengeruch, Säugthiergeruch. Ganz dasselbe gilt auch für die Geschmacksstoffe, nur dass hierüber unsere Erfahrungen noch unvollständiger sind.

Man führt gewöhnlich die Verschiedenheit des Ausdünstungsgeruches der Thiere auf die Art ihrer Nahrung zurück, allein so einfach ist die Sache denn doch nicht. Ein insektenfressender Vogel riecht ganz anders als ein insektenfressendes Säugethier, ein insektenfressendes Reptil oder ein insektenfressendes Insekt, das pflanzenfressende Nagethier riecht entschieden anders als der pflanzenfressende Wiederkäuer. Ein Pferd und ein Ochse, denen wir genau die gleichen Futterstoffe geben, haben einen durchaus verschiedenen Ausdünstungsgeruch und das Gleiche gilt von dem Menschen und seinem Hund oder Schwein, auch wenn er letztere mit seinen Küchenabfällen füttert. Andererseits darf nicht geleugnet werden, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Geruche der Nahrung und dem der Ausdünstung besteht. So hat der Ausdünstungsgeruch der Aas fressenden Thiere etwas gemeinsames, ebenso der der Fischfresser, allein wenn man sich gerade hierauf berufen wollte, so kann ich versichern, dass ein Fisch-

reihher, eine Fischotter, ein Taucher, ein Pelikan und ein Seehund, selbst wenn sie lange mit der gleichen Fische-species gefüttert werden, doch ganz deutlich verschieden riechen.

Aus diesen Gründen, die auf Selbsterfahrung beruhen, geht meine Ansicht dahin, dass der spezifische Ausdünstungsgeruch der Thiere eine Geruchstoffmischung ist, die in folgender Weise zu Stande kommt:

Ein Theil der in der Ausdünstung erscheinenden Geruchstoffe entstammt direkt der jeweiligen Nahrung (Nahrungsgeruch). Hierbei gibt es zwei Fälle: Der Geruchstoff der Nahrung passirt das Protoplasma ohne verändert zu werden, und dieser Fall ist offenbar der seltenste, oder er wird chemisch umgeändert, ein Fall, der sehr häufig und leicht zu beobachten ist. Das in den Körper aufgenommene Terpentin z. B. wird in einen im Harn erscheinenden, veilchenartig riechenden Stoff umgewandelt; nach Genuss von Zwiebeln entsteht bei Mensch und Affe ein ähnlicher, aber von dem der Zwiebeln deutlich verschiedener Geruchstoff. Ganz ebenso gibt es einen gewissen Nahrungsgeschmack.

Ein anderer Theil der Geruchstoffe im Ausdünstungsgeruch ist ein spezifisches Protoplasmaprodukt (Protoplasmageruch) und der Ausdruck einer ganz bestimmten chemischen Zusammensetzung der Protoplasmabestandtheile, welche für die betreffende Thierart ganz charakteristisch und das materielle Substrat der Vererbung ist. Das Molekül der Protoplasmabestandtheile enthält nämlich einen Geruchstoffgenerator (Odorigen), der für die bestimmte Spezies, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse etc. ein ganz bestimmtes chemisches Individuum ist, auf dessen Natur die spezifische chemische Beschaffenheit des Thieres mit allen seinen Consequenzen für die Vererbung der physiologischen, morphologischen und biologischen Besonderheit zurückzuführen ist. Ob diese gleiche chemische Verbindung auch der Erzeuger des spezifischen Geschmacks, das Saporigen, oder ob dies eine besondere Substanz ist, entzieht sich zunächst der Beurtheilung.

Da die exakte Chemie uns hier fast vollständig im Stiche lässt, so sind wir in Bezug auf die Odorigene und Saporigene lediglich auf Vermuthungen angewiesen, allein bei der grossen Wichtigkeit dieser Stoffe für die Lehre von der Vererbung des spezifischen Charakters, der Constanz der Art, der biologischen Beziehung der Geschlechter, der biologischen Beziehung zwischen Thier und Nahrung, ist es vielleicht zu entschuldigen, wenn ich einige Erwägungen gebe.

Der einzige feste Boden, den diese unter sich haben, ist die Thatsache, dass unter den Geruchstoffen, die das thierische Pro-

toplasma liefert, flüchtige Fettsäuren (Buttersäure, Ameisensäure, Capronsäure etc.) eine erhebliche Rolle spielen; dies weist darauf hin, dass die Fette bei der Erzeugung der thierischen Geruchsstoffe betheilig sind. Die Fette sind nun aber nicht im strengsten Sinne des Wortes Protoplasmabestandtheile; als solche dürfen wir, wie es scheint, nur die Albuminate und die Lecithinverbindungen ansehen; dagegen kommen die Fette in sofern in Betracht, als das Molekül des Lecithins eine Fettsäure, und das Molekül der Albuminate wahrscheinlich ein fettsaures Glycerid enthält.

Wir haben in § 85 gesehen, dass es ein Palmitinlecithin, ein Oleinlecithin, kurz vielleicht ebensoviele Lecithine giebt, als Fettsäuren oder Combinationen aus zwei Fettsäuren. Auf Grund dessen darf man auch daran denken, dass es ein Palmitinalbuminat, Oleinalbuminat, Stearinalbuminat etc., kurz so vielerlei Albuminate als Fettsäuren und Fettsäurecombinationen giebt. Damit wäre eine Aussicht für die von der Biologie zwingend verlangte Differenzirung der Protoplasmaarten eröffnet. Allein Angesichts der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Thierarten, für die es ebensoviele verschiedene Protoplasmaarten geben muss, ist damit nur ein ganz geringer Theil der Specifität der Protoplasmas erklärt.

Ein anderer Fingerzeig scheint mir in folgendem zu liegen: Wenn diejenigen Recht haben, welche das bekannte Rückbildungsprodukt der Albuminate, das Tyrosin, für ein Glied der aromatischen Verbindungen mit dem Benzol-Kern halten (siehe § 79), so könnten wir in ihm entschieden einen Geruchstoffgenerator erkennen, wobei wir natürlich verschiedene Tyrosinarten annehmen müssten.

Freilich sind das alles lediglich Vermuthungen, und auch sie eröffnen, sollten sie richtig sein, nur den kleinsten Theil der Wege, auf welchen die Specialisirung des Protoplasmas zu Stande kommt. Die Sache musste aber hier in einer von einem Zoologen verfassten allgemeinen Physiologie besprochen werden, weil auf diesem Gebiete, d. h. dem der Geruchsstoffe (und Geschmacksstoffe), die Brücke zwischen Zoologie und Physiologie geschlagen werden muss. So lange hier noch Dunkel herrscht, ist ein entscheidender Fortschritt weder auf dem Gebiete der Zoologie, noch auf dem der Physiologie zu erwarten. Bei der Wichtigkeit der Sache kann ich mich nicht enthalten, hier die fast ausschliesslich im Dienste der medicinischen Praxis arbeitenden Experimentalphysiologen und physiologischen Chemiker daran zu erinnern, welche ausgedehnte Anwendung die Geschmacks- und Geruchsstoffe, insbesondere die pflanzlichen, in der Heilkunde finden. Ich möchte

sie ferner daran erinnern: Geschmack und Geruch sind unsere chemischen Sinne; alles nun, was auf diese einen Eindruck macht, beweist schon dadurch, dass es von massgebendem Einfluss auf den Chemismus des Protoplasmas ist. Die Thatsache, dass für eine grosse Menge von Stoffen unser Geschmacks- und Geruchssinn ein unendlich feineres Reagens ist, als alle Methoden der Experimentalchemie, beweist, dass diese Stoffe für das Leben und die Verrichtungen des Protoplasmas von der einschneidendsten Bedeutung sind. Es ist ganz richtig, dass für unsere praktischen biologischen Aufgaben die physikalischen Sinne wichtiger sind, allein für die exakte Wissenschaft sind die von den Physiologen so auffallend vernachlässigten Geschmacks- und Geruchsstoffe und die mit ihnen arbeitenden Sinneswerkzeuge unendlich viel wichtiger, und von ihrer Erforschung hängt in erster Linie der Fortschritt der Wissenschaft vom Leben ab.

### § 87.

Was den Chemismus der Gase betrifft, so ist zuerst vom Sauerstoff zu sagen, dass er im Protoplasma wohl total aus dem freien Zustand in den gebundenen übergeht. Eine weitere, jedoch noch näher zu untersuchende Umänderung ist die vorgängige Ozonisirung desselben. Dass das Haemoglobin des Wirbelthierprotoplasmas eine solche hervorbringt, ist sicher, ob dagegen das haemoglobinlose Protoplasma der zahlreichen niederen Thiere das gleiche thut, ist nicht bekannt, aber sehr wahrscheinlich. Durch die Ozonisirung ist der Sauerstoff in einen Zustand gebracht, in welchem der geringste Anstoss genügt, um die Oxydation vorhandener oxydabler Verbindungen — und das sind alle wesentlichen Protoplasmabestandtheile — zu bewirken, was denn auch fortwährend, aber in rhythmischer Weise, geschieht. Aus dem hämoglobinhaltigen Protoplasma der Blutzellen lässt er sich auspumpen, aus andern Protoplasmaarten gelingt dies nicht. Während die letzteren den Blutzellen einen Theil ihres Sauerstoffs entziehen können, verlässt er das gewöhnliche Protoplasma niemals in freier Form, sondern nur gebunden an Kohlenstoff als Kohlensäure, an Wasserstoff als Wasser, an Schwefel als schwefelsaure Salze und in den früher beschriebenen stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukten der Albuminate. Der grösste Theil des Sauerstoffs (88—98%), verlässt das Protoplasma in der Kohlensäure.

### § 88.

Ueber die Schicksale der Kohlensäure wissen wir, dass der allergrösste Theil im Protoplasma aus der Oxydation des



Kohlenstoffs der organischen Verbindungen entsteht und dass sie keine weiteren Zersetzungen im thierischen Protoplasma erfährt. In wie weit sich die Kohlensäure der kohlensauen Salze an dem Stoffwechsel theilnimmt, ist noch nicht untersucht. In dem calcigenen Protoplasma der zahlreichen niederen Thiere muss ein Freiwerden von Kohlensäure aus dem doppelkohlensauen Kalk, den diese Thiere in sich aufnehmen, vorausgesetzt werden. Der grösste Theil der Kohlensäure verlässt das Protoplasma im freien Zustand, nach den Gesetzen der Gasaushauchung (siehe § 5). Allein Entgasungsversuche mit der Luftpumpe zeigen, dass die Kohlensäure des Protoplasmas in zwei Theile zerfällt, in einen grösseren auspumpbaren, und in einen kleineren Theil, der dem Auspumpen widersteht, weil er offenbar fester gebunden ist. Die Entfernung des letzteren Theils setzt eine Auslösung aus seinem Verband durch eine Säure voraus, die stärker ist als Kohlensäure. Solche Säuren entstehen nun, wie wir oben sahen, überall im Protoplasma bei seinem Stoffumsatz, und treiben offenbar einen Theil der fester gebundenen Kohlensäure aus, aber nicht alles; ein Rest, freilich ein geringer, verlässt das Protoplasma in kohlensauen Salzen.

Das Stickstoffgas, das  $\frac{1}{5}$  der freien atmosphärischen Luft und  $\frac{2}{3}$  der Gase im tellurischen Wasser, also die grösste Masse der freien elementaren Gase bildet, verhält sich — so wichtig dieses Element sonst als Constituens der Albuminate ist — ganz indifferent dem Protoplasma gegenüber. Es wird in ihm nicht durch Zersetzungen gebildet und auch nicht zu Synthesen verwendet und deshalb ist bei ihm von einem Chemismus gar keine Rede; es findet sich in dem Protoplasma stets in einer dem Mariotte'schen Gesetze entsprechenden Menge.

Von anderen Gasen, die der Körper höher organisirter Thiere ausscheidet, wie Schwefelwasserstoffgas, Kohlenwasserstoff, Ammoniak, Wasserstoffgas, ist es wahrscheinlich, dass sie extraprotoplasmatischen Stoffzersetzen entstammen.

Aus dem Obigen erhellt, dass das Protoplasma mehr Gewichtstheile Gase produziert als absorbirt, weil in ihm eine Menge fixer Verbindungen (Albuminate, Kohlenhydrate und Fette) zum grössten Theil in den gasförmigen Zustand übergeht.

#### § 89.

Ueber den Chemismus der Salze giebt es nur Untersuchungen an höheren Thieren und es ist deshalb nicht immer zu unterscheiden, welche ihrer Wandlungen innerhalb und welche ausserhalb des Protoplasmas in den Körperflüssigkeiten stattfinden.

Für das Kochsalz, dessen Bedeutung für die Indifferenz des umspülenden Mediums schon § 53 besprochen wurde, steht die Thatsache fest, dass es mit dem phosphorsauren Kali im Protoplasma eine wechselseitige Zersetzung eingeht, indem Chlorkalium und phosphorsaures Natron entstehen. Diese Thatsache ist besonders in sofern wichtig, als Nahrungsstoffe, die viel phosphorsaures Kali enthalten (solche sind im allgemeinen Pflanzen und unter diesen besonders die Samen der Leguminosen) viel Kochsalz umsetzen, also einen grossen Verbrauch dieses für die Zusammensetzung von Blut und Lymphe unentbehrlichen Stoffes zur Folge haben. Eine weitere Zersetzung, die das Kochsalz erfährt, ist die Zerlegung in freie Salzsäure, die bei den höheren Thieren einen Bestandtheil des vom Labzellenprotoplasma gelieferten Verdauungssaftes ist (während das Natron sich noch zum Theil mit der frei gewordenen Phosphorsäure verbindet). Indem dieselbe sich später wieder mit dem Natron der gallensauren Salze verbindet, entsteht neuerdings Kochsalz.

Was den Zustand des Kochsalzes im Protoplasma betrifft, so ist zu constatiren, dass wohl der grössere Theil mit diesem offenbar in keiner innigen Beziehung steht, sondern sich eben nur als Lösung in der Quellungsflüssigkeit befindet und leicht durch die umspülende Flüssigkeit ausgewaschen wird. Einen andern Theil hält dagegen das Protoplasma energisch fest.

### § 90.

Bei den phosphorsauren Alkalien (Kali und Natron) handelt es sich um mehrere Zersetzungsarten.

Fürs erste haben wir es mit dem Wechsel von sauren, neutralen und alkalischen Salzen zu thun. Wenn die phosphorsauren Alkalien als neutrale oder alkalische zum Protoplasma in Beziehung treten, können sie durch die in letzterem auftretenden freien Säuren, die ihnen einen Theil ihrer Basis entziehen, zu sauren Salzen werden, wie dies ja bei der Speisebreibildung der Wirbelthiere constatirt ist. Andererseits können die sauren Salze in neutrale und alkalische verwandelt werden. Endlich ist auch noch die Abspaltung der Phosphorsäure, die dann zur Bildung der so wichtigen Glycerinphosphorsäure verwendet wird, ein jedenfalls bei höheren Thieren regelmässiger Vorgang. Letztere Säure findet dann ihre Verwendung einerseits bei der Bildung des Lecithins (§ 85), andererseits bei der Bildung der Knochenerde im Protoplasma der Wirbelthiere (und Brachiopoden?), indem sie den milchsauren Kalk zersetzt und den unlöslichen basisch-phosphorsauren Kalk bildet.

Das phosphorsaure Natron ist, wie alle Natronsalze,

ein indifferentes Salz, das vom Protoplasma nicht festgehalten, also leicht durch die umspülende Flüssigkeit ausgewaschen wird. Es ist deshalb auch diejenige Verbindung, in welcher die Phosphorsäure aus dem Protoplasma wieder nach aussen tritt. Dagegen sind drei Wirkungen desselben von Wichtigkeit: 1) vermitteln die alkalischen und neutralen Salze die Löslichkeit der Albuminate (im Thier- und Pflanzenprotoplasma); 2) bindet, wovon schon § 65 die Rede war, das zweibasische phosphorsaure Natron die freie Kohlensäure und vermittelt so deren Ueberführung; 3) erhält es einige schwerlösliche Stoffe, z. B. den oxalsauren Kalk und die Harnsäure, in Lösung. Von grösster Bedeutung ist ausserdem das alkalische phosphorsaure Natron für die so nöthige Alkalescenz der Ernährungsflüssigkeiten, wodurch die bei der Protoplasmaarbeit entstehenden freien Säuren (Kohlensäure und Milchsäure) und das saure phosphorsaure Kali wieder gesättigt werden.

Ueber das phosphorsaure Kali wurde schon oben bemerkt, dass bei Zusammentreffen mit Kochsalz kreuzweise Zersetzung zu phosphorsaurem Natron und Chlorkalium entsteht. Das phosphorsaure Kali hat wie alle Kalisalze eine grosse Adhäsion an Protoplasma, ist ein heftiger Reiz für dasselbe und wird von ihm im Gegensatz zu den leicht auswaschbaren Natronsalzen sehr festgehalten. Im ruhenden erhaltenen Protoplasma scheint es als neutrales Salz sich zu befinden, während es bei Protoplasmaarbeit durch die hier entstehenden Säuren in saures Salz übergeführt wird, in welcher Form es nach J. Ranke Ermüdungsstoff ist. Es scheint dann auch offenbar nicht mehr so festgehalten zu werden, denn es verlässt das Protoplasma als saures Salz.

### § 91.

Die phosphorsauren Erdsalze (Kalk und Magnesia) stehen insbesondere zu dem osteogenen Protoplasma der Wirbelthiere in höchst wichtiger Beziehung und es handelt sich hierbei wieder um den Wechsel zwischen sauren und neutralen Salzen, um die Abspaltung der Phosphorsäure zur Bildung der Glycerinphosphorsäure und um gegenseitige Zersetzungen mit anderen Salzen. Nach Benecke enthält die Nahrung das neutrale Salz, das unter Einfluss der Säure des Magensaftes zu saurem Salz wird und als solches in Blut und Protoplasma eindringt.

Ausserdem entsteht auch im Protoplasma der phosphorsaure Kalk aus dem eingeführten kohlen-sauren Kalk und der freien Phosphorsäure oder Glycerinphosphorsäure, und zwar entweder direkt oder dadurch, dass aus dem kohlen-sauren Kalk der Nahrung zuerst milchsaurer Kalk (im Magen und Darm),

dieser in den Geweben durch Oxydation der Milchsäure zu kohlen-saurem Kalk und letzterer dann unter Einfluss der Glycerinphosphorsäure zu dem neutralen Erdphosphat wird. Die Löslichkeit des letzteren ist auf das rhythmische Auftreten freier Säuremengen im arbeitenden Protoplasma basirt und tritt im Wirbelthierprotoplasma in eine nähere chemische Beziehung zu dem Collagen der Intercellularsubstanz, wodurch eine relativ bleibende Deponirung des Phosphats als Knochensubstanz bewerkstelligt wird. Von den niederen Thieren halten nur die Brachiopoden die Erdphosphate in grösserer Quantität zurück. Das Protoplasma selbst aber scheint dieselben nicht besonders festzuhalten, sondern nur die plastischen Protoplasmaabsonderungen.

### § 92.

Die schwefelsauren Salze werden mit der Nahrung stets in den Thierkörper eingeführt, schon weil das pflanzliche Protoplasma sie als wichtigen Bestandtheil für die Bildung der Albuminate aufnehmen muss. Im thierischen Protoplasma scheinen sie keinen funktionell wesentlichen Bestandtheil zu bilden, sondern nur eine Rolle als Auswurfstoff zu spielen. Sie entstehen nämlich fortwährend in demselben bei der Zersetzung der Albuminate (siehe § 81). Hierbei ist dann nur folgende Beziehung wichtig: Da alle Schwefelsäure der Albuminate das Protoplasma als neutrales Salz verlässt, so werden damit dem Protoplasma Basen, namentlich Alkalien entzogen. Es ergiebt sich mithin von dieser Seite die Nothwendigkeit einer steten Zufuhr von Alkalien, und es scheint hier insbesondere ein solches Verhältniss zwischen den Phosphaten und der Schwefelsäure aus den Albuminaten zu bestehen, dass die ersteren als neutrale Salze in das Protoplasma eintreten, dann einen Theil ihrer Basen an die Schwefelsäure abgeben und nun als saure Salze das Protoplasma sammt den schwefelsauren Salzen verlassen. Uebrigens können auch die kohlensauren Salze die Alkalilieferung besorgen.

### § 93.

Von den kohlensauren Salzen sind nicht viele chemische Umwandlungen zu berichten. Bei dem kohlensauren und doppelt-kohlensauren Kalk, welcher stets mit Nahrung und Wasser in das Protoplasma gelangen muss, kann es sich nur um die Ueberführung in milchsäuren, fettsäuren und phosphorsauren Kalk und die Deposition des in Wasser unlöslichen kohlensauren Kalkes

im Protoplasma oder der Interzellulärsubstanz handeln, was bei gewissen Protoplasmaarten in kolossalem Masstabe geschieht (calcigenes Protoplasma, wobei zwischen exocalcigenem und endocalcigenem Protoplasma zu unterscheiden ist).

Bei den kohlelsauren Alkalien handelt es sich erstens um solche, die schon fertig in den Körper mit der Nahrung eingeführt werden, zweitens um solche, die aus den pflanzensauren Alkalien im Protoplasma durch Oxydation der Pflanzensäuren entstehen. Im allgemeinen dürften die kohlelsauren Alkalien im thierischen Protoplasma als Schlacke angesehen werden im Gegensatz zu der wichtigen Rolle, welche sie im Pflanzenprotoplasma bei der Assimilation spielen, doch betheiligen sie sich einmal am Transport der Kohlensäure, indem sie in doppeltkohlelsaure Salze übergehen, ferner tragen sie ihr Theil zur Alkalescenz der umspülenden Medien, also zur Neutralisirung der bei der Protoplasmaarbeit auftretenden freien Säuren und sauren Salze bei und leisten Dienste bei der Verseifung der Fette.

#### § 94.

Bei dem Chemismus des Protoplasmas spielt natürlich das Wasser eine äusserst wichtige Rolle, und wie wir später sehen werden, gilt ein Gleiches bezüglich der morphogenetischen Eigenschaften, die wesentlich von dem Grade des Wassergehaltes des Protoplasmas abhängen und zwar so, dass, je geringer der Wassergehalt, um so befähigter das Protoplasma zu sociologischer Composition und Differenzirung ist. Das freie Protoplasma ist das wasserhaltigste; mit der Einkapselung sinkt der Wassergehalt und um so mehr, je gründlicher die Abkapselung ist. Von grossem Einfluss auf den Wassergehalt ist der Gehalt des Protoplasmas und des umspülenden Mediums an Kochsalz; je salzhaltiger, um so wasserhaltiger ist das Protoplasma.

Für den Chemismus gilt: Je wasserhaltiger das Protoplasma, um so labiler ist — unter sonst gleichen Umständen — das chemische Gleichgewicht.

Ferner handelt es sich beim Wasser darum, 1) dass es das Constituens des umspülenden Mediums, das Lösungsmittel für alle Protoplasmabestandtheile, kurz das Vehikel für den ganzen Stoffwechsel ist; 2) dass es bei den Spaltungsvorgängen, von denen viele hydrolytischer Natur sind, also Eintritt von Wassermolekülen in die Constitution der Spaltprodukte verlangen, als Constitutionsfactor figurirt; 3) dass es eine wichtige Rolle im Wärmehaushalt des Protoplasmas der Luftthiere spielt, in-

dem es bei der Verdunstung Wärme bindet; 4) dass von dem Grade des Wassergehaltes der Kraftwechsel in hohem Masse abhängt, wovon später.

Das Wasser tritt natürlich zumeist als solches in das Protoplasma, und wohl das meiste passirt ohne chemische Veränderung. Ausserdem entstehen nicht unbedeutende Mengen von Wasser fortwährend durch Oxydation des Wasserstoffs der Protoplasmabestandtheile, wovon schon früher die Rede war, und zwar um so mehr, je stärker das Protoplasma arbeitet, sodass also Arbeit den Wassergehalt des Protoplasmas zunächst vermehrt. Mithin hat das Wasser auch die Bedeutung einer Schlacke des Protoplasmas.

### 8. Der Kraftwechsel des thierischen Protoplasmas.

#### a) Wechselbeziehung zwischen Kraft- und Stoffwechsel.

##### § 95.

Aus dem über den Stoffumsatz im thierischen Protoplasma Gesagten geht zur Genüge hervor, dass hierbei fortwährend Spannkraften entbunden, d. h. in freie Bewegungen übergeführt werden, dass mithin das thierische Protoplasma im mechanischen Sinne eine Kraftmaschine ist. Es gilt jetzt zu erläutern, in welchem qualitativen und quantitativen Zusammenhang die Erscheinungen der Kraftentbindung mit jenen chemischen Umsetzungen stehen.

Bei der quantitativen Frage handelt es sich natürlich darum, wie viel Kraft entbunden wird, wenn die im Körper zur stufenweisen Oxydation kommenden Albuminate, Fette und Kohlenhydrate zuletzt zu Kohlensäure, Wasser und Ammoniak verbrennen. Man sieht hierbei zunächst von der verschiedenen Form, unter welcher die freien Kräfte auftreten können, ab und nimmt an, dass sie alle in der Form von Wärme erscheinen, bezeichnet diese als Verbrennungswärme und drückt sie in der Summe der Wärmeeinheiten aus, die ein Gramm des betreffenden Stoffes liefert.

Bei der empirischen Bestimmung dieser Grössen erhält man nicht ganz übereinstimmende Werthe und zwar deshalb, weil nicht alle zur Entbindung gelangenden Spannkraften als ableitbare Wärmebewegung auftreten, sondern ein, wenn auch kleiner Theil verbraucht wird (also verschwindet), um die dabei in Betracht kommenden Aenderungen des Aggregatzustandes und Atomverschiebungen zu bewerkstelligen, eine Arbeit, die man „Verbrennungsarbeit“

nennt. Die faktisch erhaltene Verbrennungswärme ist also gleich der Summe der im Körper frei werdenden Spannkraft abzüglich der auf Verbrennungsarbeit verwendeten Kraft. Da wir nun nicht im Stande sind, zu bestimmen, wie viel Spannkraft unter den im lebendigen Protoplasma obwaltenden Bedingungen auf Verbrennungsarbeit aufgewandt werden muss, so sind die nachstehenden von Frankland ermittelten Ziffern nur annähernd richtig:

Ein Gramm von		liefert bei Verpuffung mit chloresurem Kali und Manganhyperoxyd
Traubenzucker . . . . .	3277	Wärmeeinheiten (kleine)
Rohrzucker . . . . .	3348	"
reines Eiweiss . . . . .	4998	"
reine Muskelfaser vom Ochsen	5103	"
Ochsenfett . . . . .	9069	"
Harnstoff . . . . .	2206	"
Harnsäure . . . . .	2615	"
Hippursäure . . . . .	5883	"

Aus dem, was § 26 über das mechanische Aequivalent der Kräfte gesagt worden ist, erhellt, dass die Kräfte, die bei der Oxydation der Stoffe im Protoplasma erzeugt werden, höchst bedeutende sind. So berechnet man, dass die Kraftmenge, welche ein erwachsener Mensch durch den Umsatz seiner Nährstoffe in 24 Stunden erzeugt = 2,3 — 2,7 Millionen (kleiner) Wärmeeinheiten ist, d. i. so viel Wärme als nöthig ist, um 240 Hectoliter Wasser von 0° auf 1° Celsius zu erwärmen. Da eine Wärmeeinheit gleich einer mechanischen Arbeit von 424 Grammeter ist, so repräsentirt diese Wärmesumme eine Arbeit von 1144,8 Millionen Grammeter, also eine Hebung von rund 1,15 Millionen Kilo auf einen Meter in 24 Stunden, was pro Sekunde eine Arbeit von 13,2 Kilogrammeter ist. Nehmen wir das Körpergewicht eines Menschen gleich 75 Kgr., so könnte ein Mensch, vorausgesetzt dass alle Spannkraft als mechanische Arbeit frei würde (was natürlich nie möglich ist), sein eigenes Körpergewicht in 24 Stunden auf 15,333 Meter Höhe erheben.

### § 96.

Aus den Zahlen des vorigen Paragraphen geht weiter hervor, dass das Fett relativ die grösste Summe von lebendigen Kräften entwickelt und zwar etwa 2,7 mal so viel als die gleiche Gewichtsmenge Zucker. Diese Ziffer nennt man, da der meiste Zucker, den das Thier in sich aufnimmt, aus dem Stärkemehl (und dem löslichen Theil der Cellulose) stammt, das Stärkemehläquivalent des Fettes, und sie bedeutet, dass das Fett als Nahrungs-

mittel 2,7 mal mehr werth ist, als das Stärkemehl. In der Praxis stellt sich jedoch das Aequivalent nach neueren Untersuchungen erheblich niedriger. Ferner erhellt aus obigem, dass die Kraft-erzeugung durch die Oxydation der Albuminate eine geringere ist als die aus Zucker, da dieselben im Körper nicht völlig verbrannt, sondern nur in Harnstoff, Harnsäure oder Hippursäure umgesetzt werden, mithin die Verbrennungswerthe dieser Stoffe (wenn auch nicht völlig) von der Ziffer der Albuminate in Abzug gebracht werden müssen.

Endlich erhellt aus jenen Zahlen, dass die Ausnutzung der Spannkkräfte in der Nahrung verschieden ist, je nachdem ein Thier seine Albuminate in Harnstoff oder Harnsäure oder Hippursäure umwandelt. Die beste Ausnutzung haben die Säugethiere, die das meiste in Harnstoff umsetzen, während die Ausnutzung bei den Vögeln, Reptilien und Insekten geringer ist, weil sie der Hauptsache nach Harnsäure abscheiden. Unter den Säugethiere haben die Fleischfresser, die neben dem Harnstoff noch Harnsäure bilden, eine bessere Ausnutzung als die Pflanzenfresser, welche neben dem Harnstoff es nur bis zur Hippursäure bringen. Warum man in der Praxis dennoch die Pflanzenfresser als Arbeitsthiere vorzieht, liegt darin, dass Pflanzennahrung billiger zu beschaffen und die Arbeitsleistung bei den Pflanzenfressern weniger explosiv ist als bei den Fleischfressern. Andererseits erklärt obiges Verhältniss die physische Ueberlegenheit des Fleischfressers über den Pflanzenfresser und giebt dem Menschen Veranlassung, für sich ein grösseres Gewicht auf die Fleischnahrung als auf die Pflanzennahrung zu legen. Einen ziffermässigen Beleg hierfür geben auch die Versuche J. Ranke's an sich selbst: Er lieferte bei Fleischnahrung 2,78 Millionen Wärmeeinheiten, bei gemischter Nahrung 2,2 Millionen, bei stickstoffloser Nahrung 2,06 Millionen.

### § 97.

Nachdem so die eine rein quantitative Beziehung zwischen Kraft- und Stoffwechsel festgestellt ist, müssen wir uns auch noch nach den verschiedenen qualitativen Beziehungen umsehen.

Eine der wichtigsten ist die Beziehung, welche zwischen dem Rhythmus derselben besteht: Wir haben den Rhythmus des Stoffwechsels aus § 70 und 71 als einen Wechsel zwischen zwei Zuständen kennen gelernt: dem des Sattseins, in welchem das Protoplasma gar keinen oder nur einen sehr beschränkten Stoffwechsel mit den umspülenden Medien unterhält, und dem Zustande des Hungers, während dessen ein lebhafter doppelseitiger Stoff-



wechsel, bestehend aus Nahrungsaufnahme (Resorption) und Absonderung (Secretion) stattfindet.

Um die Beziehungen dieses Stoffwechselrhythmus zum Kraftwechsel zu verstehen, soll, den specielleren Erörterungen späterer Paragraphen vorgreifend, in kurzem der Rhythmus des Kraftwechsels geschildert werden.

Derselbe besteht in dem abwechselnden Auftreten von drei verschiedenen Zuständen: 1) Dem Zustand der Thätigkeit oder Arbeit, während dessen sich die später zu schildernden Erregungsvorgänge im Protoplasma abwickeln in Folge einer als Erregbarkeit bezeichneten Eigenschaft des lebendigen Protoplasmas und in Folge einer Einwirkung der das auslösende Moment bildenden „Reize“. 2) Dem Zustand der Müdigkeit oder Arbeitsunfähigkeit, der darin besteht, dass die Erregbarkeit des Protoplasmas ganz aufgehoben oder wenigstens soweit vermindert ist, dass die Stärke der es treffenden Reize nicht mehr zur Erregung ausreicht und somit Ruhe herrscht; die Ursache dieses Zustandes ist, wie wir später sehen werden, Mangel an Sauerstoff und Anwesenheit der sogenannten Ermüdungsstoffe. 3) Dem Zustand der Müssigkeit oder Arbeitsfähigkeit, der darin besteht, dass die Erregbarkeit, also die Fähigkeit zu arbeiten, vollständig vorhanden ist, allein die Abwesenheit von Reizeinwirkungen Ursache ist, dass die Ruhe nicht gestört, somit keine Arbeit verrichtet wird; dieser Zustand scheint bei niedrig-differenziertem Protoplasma nicht mit völliger Ruhe, sondern mit partieller Thätigkeit verbunden zu sein.

Diese drei Zustände wechseln in der Weise mit einander ab, dass auf den Zustand der Arbeit der Zustand der Müdigkeit folgt; der diesen Zustand herbeiführende Vorgang heisst die Ermüdung. Der Müdigkeit folgt der Zustand der Müssigkeit und der ihn herbeiführende Vorgang wird die Erholung genannt. Der Zustand der Müssigkeit geht wieder in den der Arbeit über, sobald die von aussen kommende Reizung hinzutritt.

#### § 98.

Die Beziehung zwischen dem eben geschilderten Rhythmus des Kraftwechsels und dem des Stoffwechsels ist folgende:

Der Zustand des Sattseins fällt zusammen mit dem Zustand der Müssigkeit. Mit dem Eintritt in den Zustand der Thätigkeit oder Arbeit beginnt ein lebhafterer Stoffwechsel der aber vorwiegend negativer Art ist, d. h. es überwiegt die Stoffabgabe über die Aufnahme. Damit ist der Anfang für den Eintritt des

Hungerzustandes gegeben, der in seinem Höhepunkt mit dem Zustand der Müdigkeit zusammenfällt. Mit der Stillung des Hungers (der Sättigung) und der Beseitigung der Müdigkeit (der Erholung) tritt das Protoplasma in den gesättigten und müssigen Zustand zurück.

Für das Verständniss des Lebens und der praktischen Aufgaben der Lebenserhaltung und Erhaltung der Arbeitsfähigkeit ist es von grösster Wichtigkeit zu wissen, dass sich Kraft- und Stoffwechsel auch in ihrem Rhythmus bedingen und zwar nicht nur einseitig, sondern gegenseitig. Man ist nämlich sehr geneigt, als das wichtigste Moment der Lebenserhaltung die Ernährung zu betrachten und den in der Arbeit gegebenen Faktor weniger als Bedingung, sondern mehr als die Folge der Ernährung anzusehen. Dass das nicht richtig ist, dass wir es vielmehr mit gegenseitiger Bedingung zu thun haben, lässt sich aus dem bisherigen in folgender Weise ableiten.

Der Prozess der Ernährung oder Sättigung, welcher den müssigen oder arbeitsfähigen gesättigten Zustand herbeiführt, fällt nicht in den Zustand der Arbeit, sondern in den des Hungers und der Müdigkeit und beide, Hunger und Müdigkeit, werden nur durch die im folgenden Kapitel zu schildernden mechanischen und chemischen Vorgänge herbeigeführt, aus denen sich die Arbeit des Protoplasmas zusammensetzt.

Aus dem Gesagten ergibt sich mit Nothwendigkeit:

1) Dass die Arbeit durch Ruhepausen unterbrochen sein muss, wenn die Arbeitsfähigkeit nicht völlig verloren gehen soll, und dass dieselben lang genug sein müssen, um die Aufnahme des nöthigen Ersatzes für das während der Arbeit verloren gegangene Material zu ermöglichen.

2) Dass die Arbeit bis zum Eintritt stärkerer Müdigkeitsgrade fortgesetzt werden muss, um dem Stoffwechsel, der zur Erholung führen soll, die nöthige Energie zu geben.

Bei der praktischen Wichtigkeit der Sache sollen im folgenden zwei nach entgegengesetzten Seiten von der Mittelnorm abweichende Fälle in ihren Folgen besprochen werden.

## § 99.

Unter äusseren Bedingungen, welche in Rücksicht auf die Ernährung möglichst günstig sind, dagegen möglichst ungünstig in Bezug auf Kraftwechsel, also z. B. in dem Zustand, welchen wir bei unserem Mastvieh absichtlich herbeiführen, tritt allmählich eine Veränderung in der Zusammensetzung des Protoplasmas ein, die

wir als fettige Degeneration bezeichnen. Sie besteht in einer Zunahme des Fettgehaltes und entsprechender Abnahme des Gehaltes an Eiweiss. Da das Eiweiss der den Sauerstoff anziehende und aufspeichernde Theil des Protoplasmas ist, so ist mit der Abnahme des Eiweisses eine wesentliche Bedingung der Erregbarkeit vermindert. Da ferner das Fett in Form kleiner, regellos im Protoplasma zerstreuter Körper auftritt, so wird dasselbe zu einer Hemmung für den linear fortschreitenden Erregungsvorgang, wie dies aus dem folgenden klar werden wird, und das ist wieder eine Beeinträchtigung der Erregbarkeit. So wird in dem Masse, als die Fettaufspeicherung und Verarmung an Albuminaten zunimmt, die Erregbarkeit successive sinken, bis sie schliesslich ganz erlischt und damit das Leben überhaupt.

Eine weitere Veränderung betrifft die physikalische Qualität des Protoplasmas; da seine elastischen Cohäsionskräfte von den Eiweisskörpern abhängen, so vermindern sich seine elastischen Eigenschaften und seine Festigkeit, womit die mechanische Leistungsfähigkeit vermindert ist.

Die eben geschilderten, der Lebenserhaltung ungünstigen Veränderungen sind auch der Grund, warum wir das Schlachtvieh vor der Tötung mästen: seine Qualität als Nahrungsmittel wird nämlich chemisch und physikalisch verbessert.

Chemisch insofern: Da ein Universalnahrungsmittel nach § 60 eine Mischung von 1 Theil stickstoffhaltiger und 5 Theilen stickstoffloser Nährstoffe (Fett oder Kohlenhydrate) sein soll, so steht das fettig degenerirte gemästete Protoplasma einem Universalnahrungsmittel viel näher als das fast nur stickstoffhaltige Nährstoffe (Eiweiss) enthaltende Protoplasma eines Arbeitstieres.

Physikalisch insofern: Da mit dem Gehalt an Eiweiss auch die Festigkeit abnimmt, ist das brüchige Fleisch des gemästeten Thieres leichter als das zähe feste des Arbeitstieres zu verdauen.

Wir haben § 72 gehört, dass im gesättigten Zustand ein Porenverschluss des Protoplasmas besteht, der erst im Hungerzustand einer Oeffnung der Poren weicht. Darnach können wir uns die Veränderungen bei der Mästung etwa so erklären: Da in Folge des geringen Bewegungsmasses nur spärliche Mengen von Ermüdungsstoffen gebildet werden, so ist die Porenöffnung eine geringere, und dass dies gerade die Aufnahme der Eiweisskörper beeinträchtigen muss, ergibt sich daraus, dass sie unter allen Stoffen die geringste Diffusibilität haben. Während so der Nachschub von Eiweiss in das Protoplasma gehemmt ist, dauert im Organeiweiss eine langsame Zersetzung fort, die darin besteht, dass aus demselben Fett wird; während bei genügend starker Erregung

das aus dem Organismus durch Abspaltung entstehende Fett gewissermassen in statu nascenti sofort weiter oxydirt und zur Arbeitsleistung verwendet wird, sammelt es sich bei der Mästungsrube an. Daraus ergibt sich, dass der Mästungszustand auf die Dauer zum Ruin des Protoplasmas führen muss.

### § 100.

Das entgegengesetzte Missverhältniss zwischen Kraft- und Stoffwechsel, d. h. ein übermässig starker Kraftwechsel, führt gleichfalls zum Ruin des Protoplasma durch Uebermüdung, wenn demselben nicht eine in gleichem Masse verstärkte Stoffaufnahme das Gleichgewicht hält. Die wesentlichen Momente sind hierbei folgende:

Die der Arbeitsleistung zu Grunde liegende oxydative Zerstörung trifft in erster Linie die leichten oxydirbaren stickstofflosen Bestandtheile des Protoplasmas (Fette und Kohlenhydrate), allein so bald diese verbraucht sind, wird das Organeiwiss d. h. das aktive Gerüste des Protoplasmas und sein arbeitender Mechanismus angegriffen und successive zerstört. Allerdings tritt zunächst der regulirende Factor dazwischen, dass die hierbei entstehenden Ermüdungsstoffe den Mechanismus vor weiterer Zerstörung schützen, weil sie die Erregbarkeit aufheben, allein da sie als leicht diffundirbare Stoffe rascher ausgewaschen werden, als die schwer diffundirbaren den Ersatz bildenden Eiweisskörper nachdringen können, so muss es successive zur Zerstörung des Protoplasmas kommen, wenn der Kraftwechsel in dem Momente wieder aufgenommen wird, in welchem mit der Auswaschung der Ermüdungsstoffe und der ebenfalls rasch wieder erfolgenden Ladung des Protoplasmas mit Sauerstoff die Erregbarkeit wieder hergestellt ist. Das äussere Symptom dieser Zerstörung ist eine Volumabnahme (Consumption) und wahrscheinlich zuletzt eine Zerstörung des Mechanismus im Protoplasma mit definitiver Vernichtung der Erregbarkeit, worüber allerdings noch nähere Untersuchungen angestellt werden müssen.

Im Ganzen scheinen die Vorgänge dieselben zu bleiben, ob man dem Protoplasma die Nahrungszufuhr gänzlich abschneidet (es aushungert), oder ob man seinen Sollbestand durch übermässige Steigerung des Kräftewechsels in der oben angegebenen Weise schädigt.

### § 101.

Aus dem in den letzten drei Paragraphen Geschilderten ergibt sich nun, dass der Rhythmus von Kraft- und Stoffwechsel sich

auch zeitlich bedingen. Da die Höhe der Arbeitsleistung von der Masse des vorhandenen Kraft erzeugenden Materials abhängt, diese aber, gleiche Energie vorausgesetzt, von der Dauer des Aufnahmeporgangs, so müssen die zwischen den einzelnen Arbeitsperioden liegenden Ruhepausen eine bestimmte Dauer haben. Hierbei kommt ein regulirend wirkender Faktor in Betracht: War die der Pause vorausgehende Arbeit mit einem starken Stoffverbrauch verbunden, so hat sie auch grosse Ermüdung und Hunger erzeugt damit ist die Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas gesteigert worden und das ist gleichbedeutend mit einer Abkürzung der zur Sättigung erforderlichen Zeitdauer. Umgekehrt: War die vorhergehende Arbeit gering, so wird zwar ein geringeres Mass von Nachschub nöthig sein, allein da Hunger und Ermüdung nicht den hohen Grad erreicht haben, so ist eben auch die Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas geringer. Dieser regulirende Vorgang hat zur Folge, dass (natürlich innerhalb gewisser Grenzen) starke Arbeitsleistungen keine längeren Ruhepausen erfordern als schwache.

### § 102.

Ein langer und eigentlich noch nicht völlig entschiedener Streit betrifft die Rolle, welche die zwei wichtigsten Stoffgruppen des Protoplasmas, einerseits die stickstoffhaltigen (das Eiweiss), andererseits die stickstofflosen (die Kohlenhydrate und Fette) bei der Arbeitsleistung spielen. Zunächst steht jetzt fest, dass beide Stoffgruppen unentbehrlich zur Arbeitsleistung sind, dass einer jeden hierbei eine eigene Aufgabe zufällt, so dass sie im Verhältniss der Arbeittheilung zu einander stehen, endlich dass eine gewisse, aber nur einseitige Vikarirung stattfindet. Das Nähere besteht in Folgendem:

Das Eiweiss und zwar derjenige Theil, den man Organeiwiss nennt bildet ohne allen Zweifel den eigentlichen arbeitenden Mechanismus, zum Unterschied von dem Cirkulationseiwiss, das in dem umspülenden Medium oder in der Quellungsflüssigkeit in Lösung sich befindet. Jedenfalls können wir uns nicht denken, dass der mechanische Theil der Protoplasmaarbeit, die sogenannte Zuckung, von etwas anderem ausgeht, als von dem Organeiwiss.

Die zweite Aufgabe des Eiweisses ist die Absorption und Aufspeicherung des Sauerstoffs, worüber wohl kein Zweifel mehr besteht.

Die bei der Arbeitsleistung nothwendig eintretende Zerstörung trifft offenbar zuerst die stickstofflosen Verbindungen, die leichter

oxydirbar sind, als Eiweiss und letzteres giebt hierbei seinen Sauerstoff an die zur Oxydation kommenden Stoffe ab. Das Ergebniss der Oxydation sind Verschiebungen in dem aus Eiweiss bestehenden Mechanismus, die mit einer gewissen, von den oxydirten stickstofflosen Verbindungen gelieferten Kraft erfolgen, wozu jedoch nur ein Theil der wirklich frei gewordenen Kraft verwendet wird, während ein anderer Theil in Form von molekularen freien Bewegungen (insbesondere Wärme) auftritt und zur Fortleitung gelangt.

Hierbei wird aber auch eine gewisse Portion Eiweiss mit zerstört, deren Grösse aber unter den gewöhnlichen Verhältnissen sich gleich bleibt, ohne Rücksicht darauf, ob viel oder wenig Arbeit geleistet worden ist.

Dieser Sachverhalt ändert sich aber offenbar unter zwei Umständen dahin, dass das Eiweiss in grösserem Umfang sich oxydativ an der Arbeitsleistung bethelligt:

1) Wenn im Protoplasma der Vorrath an stickstofflosen Brennstoffen erschöpft wird, dann tritt Eiweisszersetzung vikarierend für die Zersetzung der Brennstoffe ein und leistet so beide Theile der Arbeit.

2) Wenn die Reizstärke sehr gross ist, so scheint auch bei noch vorhandenem Brennstoffmaterial die chemische Constitution des Eiweisses in grösserer Ausdehnung eine Erschütterung zu erfahren. Dieser Fall bedarf aber noch der Bestätigung, während der erste kaum mehr bezweifelt werden kann, wenn man die Veränderungen beim Hungerstoffwechsel und bei zu Tode gehetzten Thieren in Betracht zieht.

### § 103.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die günstigsten Bedingungen für das Mass der Kraftleistung folgende sind:

1) Ein gewisses mittleres Verhältniss von Eiweiss und Brennstoffen. Mit der Abnahme der Brennstoffe und Zunahme des Eiweisses wird zwar die momentane Kraft der Arbeit steigen, allein auf Kosten der Dauer der Arbeit; es tritt bald Erschöpfung des Brennstoffvorrathes ein. Umgekehrt, bei Zunahme des Fettes über den günstigen Mittelbetrag hinaus, wird, wie das schon § 99 gesagt wurde, die Kraft der Arbeit abnehmen, ohne dass die Ausdauer gewinnt, weil das körnig vertheilte Fett eine Hemmung für den Erregungsvorgang bildet, mithin Verkürzung der mechanischen Leistung unter Auftreten von Reibungswärme.

2) Für die Ausdauer der Arbeit ist die günstigste Be-

dingung die, wenn in dem umgebenden Medium Brennstoffe genug bereit liegen um sofort den Ersatz zu liefern namentlich aber wenn dies Fette sind, weil diese einen höheren Brennwerth haben als die Kohlenhydrate. Damit stimmt die Thatsache, dass die Holzhauer im Gebirge in ihrer Nahrung grosse Mengen von Fett aufnehmen, geradezu Schmalz trinken, und dass die Gemsjäger das löslichste Kohlenhydrat, den Zucker, mitnehmen, um sich die nöthige Ausdauer zu sichern und sich möglichst schnell neue Kräfte zuzuführen. Die Aufnahme des Fettes erfordert aber eine stärkere Porenöffnung des Protoplasmas, also stärkere Ermüdungsgrade als die Aufnahme des leicht diffundirbaren Zuckers. Deshalb passt letzterer für leichtere, ersteres für schwere Arbeit besser.

#### § 104.

Die im thierischen Protoplasma freiwerdenden Kräfte treten, gerade so wie in den unbelebten Körpern, in all den verschiedenen Formen zu Tage, die wir § 21 beschrieben haben: als Wärmebewegung: thierische Wärme, als elektrische Bewegung: thierische Elektrizität, als Lichtwellen: thierisches Licht, als Schallwellen thierische Geräusche und Töne, als Massebewegung: thierische Contraktivität.

Die allgemeinsten dieser Bewegungsformen sind die Wärme und elektrische Bewegung, die wohl keinem Protoplasma fehlen. Nicht so allgemein ist die Contraktivität. Dem undifferenzirten Protoplasma scheint sie ganz allgemein zuzukommen, während unter den differenzirten Protoplasmaarten die einen (wie das Muskelprotoplasma) sie in hohem Grad, andere (wie das Nervenprotoplasma) sie, soweit ersichtlich, gar nicht besitzen. Die Lichtbewegung kommt nur gewissen Protoplasmaarten bestimmter Thiere, die man deshalb *Leuchtthiere* nennt, zu. Die Schallbewegung entsteht bei vielen Thieren mittelbar aus dem Zusammenwirken kontraktiler und schwingungsfähiger Theile, ist also in diesem Fall eine *sociologische* Erscheinung. Ausserdem tritt sie auch direkt im Protoplasma selbst auf als *Protoplasmaeräusch*, ist aber bis jetzt nur an dem stark kontraktilen Muskelprotoplasma (Muskelgeräusch) beobachtet worden.

Da die Erscheinungen des Kraftwechsels hiernach ziemlich komplizirt sind, so müssen wir sie in einige besondere Betrachtungsreihen zerlegen.

## 6. Der Kraftwechsel des thierischen Protoplasmas.

### b) Die Erregbarkeit, die Reize und der Erregungsvorgang im Allgemeinen.

#### § 105.

Wie wir bereits § 97 erfahren, ist das Charakteristische des Kraftwechsels ein rhythmisches Schwanken zwischen einem Zustand der Ruhe (bei welchem wir Müdigkeit und Müßigkeit unterschieden haben) und einem Zustand der Thätigkeit. Die Fähigkeit in den Zustand der Thätigkeit überzugehen, wird die Erregbarkeit genannt. Dieselbe ist am höchsten entwickelt in dem Zustande der Müßigkeit, nimmt während des Thätigkeitszustandes allmählig ab und ist im Müdigkeitszustand auf ihrem niedrigsten Niveau angekommen. Die molekularen Vorgänge, auf welchen die Thätigkeit beruht, werden die Erregungsvorgänge genannt und der Akt der Ueberführung des Protoplasmas aus dem müßigen in den thätigen oder erregten Zustand heisst Erregung. Die bewirkende Ursache der Erregung wird der Reiz genannt.

Im Folgenden betrachten wir zuerst die Erregbarkeit, dann die Reize, weiter die Erregungsvorgänge im Ganzen und endlich die einzelnen Bestandtheile des komplizirten Erregungsvorgangs.

#### § 106.

Mass und Form der Erregbarkeit ist, wie wir schon oben gesehen haben, bei einem und demselben Protoplaststück eine wechselnde, je nach den drei Kraftwechselluständen, so dass wir von verschiedenen Erregbarkeitsstadien sprechen können. Ausserdem werden wir später sehen, dass die Erregbarkeit auch eine verschiedene bei den verschiedenen Protoplasmaarten ist: spezifische Erregbarkeit der besondern Protoplasmaarten, bei welcher es sich um zweierlei Momente, das qualitative und das quantitative, handelt. Die quantitativen Unterschiede der spezifischen Erregbarkeiten bezeichnet man als spezifische Erregbarkeitsstufen, die qualitativen als spezifische Erregbarkeitsformen.

Die Punkte, welche bei der Erregbarkeit in Betracht kommen sind folgende:

- 1) Die Zeit, welche zwischen der Einwirkung des Reizes und



dem Eintritt der Erregung verstreicht: Dauer der latenten Reizung.

2) Die Dauer des Erregungszustandes an der vom Reiz getroffenen Stelle des Protoplasmas: Erregungsdauer.

3) Die Geschwindigkeit, mit welcher der Erregungsvorgang von der getroffenen Stelle über zusammenhängende Protoplasmassen sich fortpflanzt: Erregungsleitung.

4) Die Höhe der minimalen Reizstärke, die eben noch hinreicht, eine Erregung hervorzubringen und die man den Schwellenwerth des Reizes nennt, ist ein Masstab für die Leichtigkeit der Erregung.

5) Die Ausgiebigkeit des Erregungsvorgangs bei einer und derselben Reizstärke: Erregungsstärke.

6) Die Länge der Zeit, während welcher das Protoplasma bei Fortdauer der Reizung seine Erregbarkeit bewahrt, ohne in den Zustand der Müdigkeit zu verfallen: Ermüdbarkeit.

### § 107.

Die allgemeinen chemischen Bedingungen der Erregbarkeit sind folgende:

1) Die Grösse und Ausgiebigkeit derselben steht in geradem Verhältniss zu der Menge des in dem Protoplasma vorhandenen d. h. locker gebundenen Sauerstoffs.

2) Je reicher (innerhalb gewisser Grenzen) das Protoplasma an Albuminaten ist und zwar an Organeiwass, und je ärmer (natürlich wieder innerhalb gewisser Grenzen) an Wasser und Fett, desto erregbarer ist es. Wie bereits § 102 angegeben, hat dies seinen Grund darin, dass nach Hennebergs Untersuchungen die so wichtige Sauerstoffaufspeicherung vom Eiweiss ausgeht, sowie darin, dass offenbar die electromotorisch wirksamen Theile aus Albuminaten bestehen.

3) Die Rolle des Fettgehaltes bei der Erregbarkeit ist ebenfalls schon § 99 kurz präzisirt: Mit der Menge des verfügbaren Fettes nimmt die Ermüdbarkeit des Protoplasmas ab, allein die Einlagerung des Fettes in das Protoplasma setzt die Erregungsstärke offenbar herab und zwar um so mehr, je weniger fein es darin vertheilt ist (siehe auch später).

4) Die Erregbarkeit ist an einen bestimmten mittleren Wassergehalt gebunden; eine Aenderung desselben nach beiden Richtungen hin alterirt die Erregbarkeit sehr erheblich.

5) Die Erregbarkeit steht im umgekehrten Verhältniss zur Anwesenheit einer Gruppe von Stoffen, die man aus diesem Grunde

als Ermüdungsstoffe bezeichnet. Festgestellt ist diese Beziehung (hauptsächlich durch J. Ranke) für die Kohlensäure, die Milchsäure und das saure phosphorsaure Kali.

Ueber das Verhalten der übrigen Protoplasmastoffe zur Erregbarkeit ist noch wenig bekannt. Von den Kohlenhydraten weiss man, dass dieselben ein wichtiges Material für die Entbindung freier Kräfte sind, also eine ähnliche Rolle spielen wie das Fett. Von den rückgebildeten Stoffen und Auswurfstoffen besitzt man einige Anhaltspunkte dafür, dass sie als Ermüdungsstoffe wirken, d. h. dass sie die Erregbarkeit vermindern und schliesslich vernichten.

### § 108.

Ueber die allgemeinen physikalischen Bedingungen der Erregbarkeit ist folgendes bekannt:

1) Dieselbe ist an eine bestimmte Temperatur in der Weise gebunden, dass eine Abweichung von derselben sowohl nach abwärts als nach aufwärts die Erregbarkeit herabsetzt.

2) Die Erregbarkeit ist nach Qualität und Quantität abhängig von dem physikalischen Bau. Darauf beruht die grosse Verschiedenheit im funktionellen Verhalten der verschiedenen Protoplasmaarten, deren jede ihre spezifische Erregbarkeit besitzt. Wir werden im Folgenden Gelegenheit haben, hierauf näher einzugehen.

3) Die Erregbarkeit ist an einen bestimmten Aggregatzustand der Albuminate geknüpft, von denen gewisse im flüssigen, andere im festen Aggregatzustand sich befinden. Wenn die ersteren faserig gerinnen, so ist die Erregbarkeit vernichtet. (Siehe hierüber auch das was in § 34 über Starre gesagt wurde)

4) Die Erregbarkeit ist von bestimmten elektromotorischen Eigenschaften des Protoplasmas abhängig, welche in dem Kapitel von der thierischen Elektrizität näher geschildert werden sollen.

### § 109.

Die auslösenden Momente für den Kraftwechsel sind die sogenannten Reize, welche die Erregung veranlassen. Als Reize funktioniren alle Einwirkungen, welche eine plötzliche Störung des chemischen oder physikalischen Gleichgewichts im Protoplasma erzeugen und hierzu sind sowohl chemische als kinetische Einwirkungen befähigt.

Bei dieser Störung des Gleichgewichts handelt es sich a) um chemische Zersetzungen, namentlich Oxydationen; b) um Störungen

des Aggregatzustandes, also Gerinnung flüssiger Stoffe und Verflüssigung fester; c) um Störung des mechanischen Gleichgewichts durch Druck, Zerrung, Quellung oder Schrumpfung; d) um Störung des elektrischen Gleichgewichts, worüber näheres bei Schilderung der thierischen Elektrizität.

Aus der Thatsache, dass die Erregung die Störung einer Gleichgewichtslage ist und dass jede Störung einer solchen mit der Annahme einer neuen Gleichgewichtslage endet, die Ruhe ist, geht hervor, dass stetige, d. h. in ihrer Intensität sich gleichbleibende Einwirkungen nur im Moment ihres Auftreffens auf das Protoplasma erregend einwirken, diese Eigenschaft aber sofort verlieren, sobald die neue Gleichgewichtslage gefunden ist. Daraus folgt, dass die Erregung nur durch einzelne Stösse zu Stande kommt, welche gegen das labile chemisch-physikalische Gebäude des Protoplasmas geführt werden. Für die einzelnen Reize ergibt sich demnach folgendes:

Massenbewegungen wirken nur, insofern sie Stoss- oder Druckschwankungen sind. Von den molekularen Bewegungen wirken am nachhaltigsten die, welche aus Schwingungen bestehen, weil jeder Schwingung ein Stoss entspricht; dahin gehören die Schall-, Licht- und Wärmeschwingungen. Die elektrische Bewegung, welche keine Oscillation, sondern eine stetig fließende ist, wirkt nur bei ihrem Eintritt in das Protoplasma (Schliessungsreiz), bei ihrem Aufhören (Oeffnungsreiz) und dann, wenn und so oft der elektrische Strom Dichtigkeitschwankungen ausführt. Weiter ist für alle diese als Reiz wirkende Stösse erforderlich, dass sie mit einer gewissen Plötzlichkeit, d. h. ruckweise wirken; langsam erfolgende Zustandsveränderungen wirken nicht erregend.

Von den chemischen Reizen gilt dasselbe: Als Reize wirken nur solche, welche plötzliche Gleichgewichtsstörungen und zwar Störungen des chemischen Gleichgewichts, Störungen des Aggregatzustandes oder Störungen des mechanischen Gleichgewichtes hervorrufen. Dahin gehören vor allem Säuren, organische wie anorganische, viele Metallsalze, unter diesen besonders die Kalisalze, die Natronsalze erst in hoher Concentration, dann alle Stoffe, die dem Protoplasma rasch Wasser entziehen (z. B. Kochsalz in fester Form, Alkohol, heisse Körper etc.) oder rasch stärkere Quellung hervorrufen, wie destillirtes Wasser.

#### § 110.

Ein weiterer Punkt ist das Verhalten des Protoplasmas gegen die quantitativen Verschiedenheiten der Reize.

Zuerst ist zu sagen, dass ein Reiz, um eine Erregung zu erzeugen, eine gewisse Stärke haben muss. Dieses Minimalmass bezeichnet man als den Schwellenwerth des Reizes, von der Vorstellung ausgehend, dass ein Reiz, wenn er Erregung hervorrufen soll, in das Protoplasma eindringen, über die Schwelle desselben treten muss. Dieser Schwellenwerth richtet sich natürlich nicht bloß nach der Natur des Reizes, sondern nach dem Grad der Erregbarkeit des Protoplasmas: er muss bei geringer Erregbarkeit grösser sein als bei hoher.

Von dem Schwellenwerth angefangen steigt mit dem Zunehmen der Reizstärke die Stärke der Erregung bis zu einem Maximum, über das hinaus keine Steigerung der Erregung, sondern eine totale Zerstörung des Protoplasmas eintritt: Todeswerth des Reizes.

Innerhalb dieser Werthgrenzen ist jedoch noch ein Unterschied zu machen. Reizstärken des unteren Theils der Skala rufen bei dem hochdifferenzirten leitenden Protoplasma der Nerven *Empfindung*, die Stärken des oberen Theils der Skala *Schmerz* hervor. Die Reizstärke, bei welcher die Empfindung in Schmerz übergeht, wird *Schmerzwerth* des Reizes genannt. Das Eintreten des Schmerzes fällt wohl mit dem Eintritt der Zerstörung des Organeiwisses zusammen. Nähere Untersuchungen hierüber fehlen noch.

### § 111.

Ueber die qualitativen Unterschiede der Reize ist folgendes zu sagen:

1) Es gibt *allgemeine Reize*, welche jedes Protoplasma erregen. Dahin gehören alle kinetischen Vorgänge, welche mit den molekularen Eigenbewegungen des Protoplasmas nicht synchron sind (siehe § 112) und alle chemischen Reize, welche den Aggregatzustand, Spannungszustand und das chemische Gleichgewicht der allgemeinen Protoplasmabestandtheile (Albuminate, Fette, Kohlenhydrate etc.) stören.

2) Es gibt *spezifische Reize* und zwar *quantitativ* und *qualitativ* spezifische Reize, d. h. Reize, welche nicht jedes Protoplasma reizen oder bei denen verschiedene Werthe nothwendig sind, um verschiedene Protoplasmaarten zu reizen. Das Verhalten des Protoplasmas in dem Punkt bildet einen Bestandtheil der schon § 106 angeführten spezifischen Erregbarkeit desselben. So gibt es spezifische Reize für Nervenprotoplasma, Muskelprotoplasma, Drüsenprotoplasma, Insektenprotoplasma, Wir-

belthierprotoplasma etc. etc. (Vgl. auch das § 60 über die verschiedenen Gifte gesagte). Unter den spezifischen Reizen spielen insbesondere die chemischen Reize eine Hauptrolle, so dass wir sagen können: Spezifische Reize sind solche, welche das chemische (und, wiewohl seltener, physikalische) Gleichgewicht der spezifischen Protoplasmabestandtheile, worunter wohl insbesondere die spezifischen Geschmacks- und Geruchsstoffe zu verstehen sind, stören.

Ueber die Qualität der spezifischen Reize, die der Hauptsache nach zu den chemischen gehören, ist folgendes zu bemerken:

Ein chemischer Stoff verhält sich entweder indifferent gegen das Protoplasma d. h. er erregt es nicht; oder er ist ein adäquater (angenehmer) Reiz, d. h. er ruft erst bei verhältnissmässig starker Concentration Schmerz oder Tod hervor; oder es ist ein inadäquater Reiz, entweder weil sein Todeswerth ein sehr niedriger ist (giftige Stoffe) oder weil sein Schmerzwerth ein sehr niedriger ist (widrige Stoffe).

Ob ein Stoff sich indifferent adäquat oder inadäquat verhält, hängt natürlich einmal von seiner eigenen Zusammensetzung ab und dann von der chemischen Struktur der bestimmten Protoplasmaart d. h. ob dessen allgemeine oder spezifische Stoffe von ihm alterirt werden. Diese spezifische chemische Beschaffenheit des Protoplasmas wird sein chemischer Instinkt genannt.

## § 112.

Allen Reizen gegenüber besitzt das Protoplasma (freilich innerhalb gewisser Grenzen) die Fähigkeit der Gewöhnung. Mit der grossen Labilität seines Gleichgewichts ist nämlich eine hohe Fähigkeit, neue Gleichgewichtslagen anzunehmen, also mit solchen Einflüssen, die sonst das Gleichgewicht stören, sich ins Gleichgewicht zu setzen, verbunden. Dies hat natürlich zur Folge, dass die Erregung durch anhaltende, gleichmässig wirkende Reize zunächst an Stärke abnimmt und schliesslich ganz ausbleibt. Derartige Beobachtungen lassen sich an Gehör-, Gesicht- und Tastsinn machen: z. B. monotone Geräusche wirken schliesslich nicht mehr als Reiz, wohl aber ihr plötzliches Aufhören oder Stärkeschwankung. Das Gleiche gilt von einem lange Zeit gleichbleibenden Lichtreiz und von Tastreizen mit monotonem Rhythmus, z. B. dem Pulsschlag. Bei der geleiteten Wärme liegt die Gewöhnung klar zu Tage: sie besteht hier darin, dass das Protoplasma die gleiche Temperatur wie das Medium annimmt d. h. dass jetzt die Moleküle des Protoplasmas denselben Wärme-

bewegungsrhythmus annehmen, den die des umgebenden Mediums haben. Aehnlich haben wir uns dann wohl auch die Gewöhnung an Schallschwingungen, Lichtschwingungen etc., als Annahme eines synchronen Rhythmus seitens der molekularen Bewegungen des Protoplasmas zu denken. Wir müssen dann die Lehre von der Reizwirkung dahin ergänzen, dass wir sagen: Als Reize wirken rhythmisch schwankende kinetische Reize nur so lange, als ihr Rhythmus mit dem Rhythmus der Eigenbewegungen des Protoplasmas nicht synchron ist; die Synchronie tritt aber bei gleichbleibendem Reizrhythmus (innerhalb gewisser Grenzen) mit der Zeit ein, in Folge einer Fähigkeit des Protoplasmas, die wir Anpassungsfähigkeit oder Gewöhnungsfähigkeit nennen.

Dass es auch den chemischen Reizen gegenüber eine Anpassungsfähigkeit giebt, zeigen die Erfahrungen des Geruchs- und Geschmackssinnes: z. B. heftige Gerüche wirken schliesslich nicht mehr als Reiz, wenn sie lange Zeit in gleich bleibender Stärke einwirken oder sie verlieren wenigstens bedeutend an Reizungsfähigkeit.

Die Physiologen haben die Erscheinung der Gewöhnung, die im praktischen Leben eine so wichtige Rolle spielt, und für die wissenschaftliche Zoologie von grösstem Interesse ist, bisher theils gar nicht beachtet, theils für Wirkung der nachher zu besprechenden Ermüdung gehalten. Allein schon eine oberflächliche Erwägung lehrt, dass zwischen Ermüdung und Gewöhnung scharf unterschieden werden muss: die physikalische Gewöhnung ist ein Akt der Anpassung des Rhythmus und beruht sicher nicht auf Bildung von Ermüdungsstoffen. Die chemische Gewöhnung ist noch völlig dunkel.

### § 113.

Ein zweiter Anpassungsvorgang ist die Uebung. Bekanntlich bringt wiederholte und namentlich kräftige, von genügenden Erholungspausen unterbrochene und durch entsprechend reichliche Ernährung unterstützte Thätigkeit in dem Protoplasma eine Beschaffenheit zu Wege, welche sich als erhöhte Arbeitsfähigkeit äussert, d. h. bei gleicher Reizstärke fällt die Erregung nach Kraft, Ausdauer und Leitungsgeschwindigkeit stärker aus und es nimmt auch der Schwellenwerth des Reizes ab, kurz die Erregbarkeit ist in allen ihren Faktoren erhöht.

Diese Erscheinung ist Folge einer continuirlichen, durch die Thätigkeit selbst bewirkten chemischen und physikalischen Veränderung, die in folgendem zu bestehen scheint:

1) Die chemische Veränderung ist die entgegengesetzte von der in § 99 geschilderten: Zunahme des Gehaltes an Eiweiss und Abnahme an Fett und Wasser. Der wichtigste negative Faktor scheint hierbei die Entwässerung zu sein, da die Erscheinungen der Uebung um so rascher eintreten, je mehr die Umstände auf das Protoplasma entwässernd wirken. Der Akt der Entwässerung ist noch nicht aufgeklärt. Während der Arbeit nimmt zunächst, was über jeden Zweifel erhaben ist, der Wassergehalt zu, allein eben so sicher ist durch Analysen festgestellt, dass das geübte Protoplasma wasserärmer ist als ungeübtes. Mir scheint die Entwässerung darauf zu beruhen, dass die Vermehrung des Eiweissgehaltes eine kräftigere Contraction des Protoplasmas am Schluss der Erholung d. h. der Auswaschung der Ermüdungsstoffe zur Folge hat und hierdurch wird das Protoplasma stärker ausgepresst. Ob der Gehalt des Protoplasmas an Salzen durch die Uebung verändert wird, ist noch nicht untersucht, überhaupt der ganze praktisch und sicher auch hygienisch äusserst wichtige Prozess der Uebung noch nicht genügend studirt.

2) Die physikalischen Veränderungen bei der Uebung bestehen bei dem kontraktilen Protoplasma zunächst in einer Zunahme der Festigkeit d. h. der elastischen Kräfte: Geübter Muskel ist fester und deshalb belastungsfähiger, ob seine Hubhöhe also der Maximalwerth der Verkürzung zunimmt, ist nicht untersucht, aber wahrscheinlich.

Eine weitere Veränderung betrifft die hemmenden Theile des Protoplasmas, die mit der Struktur gegeben sind. Der Erregungsvorgang ist, wie wir später sehen werden, für die Hemmnisse ein zerstörender Akt und dann vollzieht er sich in linear fortschreitender Richtung. Eine genügend oft wiederholte Durchleitung des Erregungsvorgangs ist also wohl von ähnlicher Wirkung auf die Hemmnisse, wie das Befahrenwerden einer Strasse auf die daselbst das Hemmniss bildenden Beschlagsteine, 1) werden sie verkleinert 2) in lineare Lagerung gebracht, so dass zwischen ihnen Fahrgeleise entstehen, in denen die Hemmnisse auf das mindeste Maass reduziert sind. In der That zeigt uns das durch Kraft und Geschwindigkeit des Erregungsvorgangs so hoch ausgezeichnete Protoplasma des quergestreiften Muskels und des Nervenaxencylinders eine einer befahrenen Strasse ähnliche Struktur in den regelmässigen linearen Lagerungen der Protoplasma Körner. Wir werden später noch einmal auf die Sache zurückkommen.

#### § 114.

Ein gleichfalls eingehender Untersuchung noch sehr bedürf-

tiger Anpassungsvorgang ist die bis jetzt nur an dem leitenden Protoplasma der Nervenfasern beobachtete, also wahrscheinlich für diese Differenzierungsstufe spezifische Fähigkeit, welche ich die *Stimmungsfähigkeit* des Protoplasmas nennen möchte. Sie äussert sich, soweit bis jetzt bekannt, in Folgendem: Wenn ein Nerv so gelagert ist, dass sein Ende, aussergewöhnliche Umstände abgerechnet, immer nur von einer einzigen Reizsorte getroffen werden kann, also z. B. nur von Lichtstrahlen, oder nur von Schallwellen, oder nur von Druckschwankungen, so bildet sich zwischen Reiz und dem Protoplasma ein eigenthümlicher Zustand der *Adäquatheit* aus, der bei den Specialsinnesnerven in Folgendem sich äussert: Wenn man z. B. künstlich den Sehnerven, der im Normalzustand nur von Lichtstrahlen getroffen wird, für den also diese der adäquate Reiz sind, mechanisch oder elektrisch reizt, so verändert sich dadurch die Qualität des Erregungsvorgangs, von der offenbar die Qualität der Empfindung unserer Centralorgane abhängig ist, nicht; es tritt gleichfalls Lichtempfindung ein.

Zu dieser Thatsache gesellt sich die zweite, dass das leitende Protoplasma der physikalischen Sinnesnerven, wie uns die Selbstbeobachtung lehrt, in seinen Erregungsvorgängen nicht bloss eine *quantitative* sondern auch eine *qualitative* Uebereinstimmung mit dem Reiz zeigt, denn anders kann die Thatsache nicht ausgedrückt werden, dass wir verschiedene Farben sehen und verschiedene Töne hören. Die wissenschaftliche Untersuchung dieser verschiedenen Reizsorten hat uns gelehrt, dass der Unterschied zwischen den Farben und den Tonhöhen nur in einer verschiedenen Länge der betreffenden molekularen Schwingungen, kurz in einer Verschiedenheit des Bewegungsrhythmus besteht.

Die schon früher angezogene Beobachtung Bernsteins, dass die Tonhöhe des Muskelgeräusches gleichen Schritt hält mit der Zahl der Reizstösse, die der Muskel empfängt, beweist, dass der Erregungsvorgang im Protoplasma einen Rhythmus annehmen kann, der mit dem Rhythmus des Reizes übereinstimmt. Daraus ergibt sich für die Ausbildung der in Frage stehenden Adäquatheit des Protoplasmas gegenüber von kinetischen Reizen folgende Anschauung:

Wenn ein Protoplasma nur von einem Reiz mit stets gleichbleibendem Rhythmus getroffen wird, so vollzieht sich in ihm ein Anpassungsvorgang. Dieser lässt sich offenbar nur mit der bei musikalischen Instrumenten bekannten Thatsache vergleichen, dass die resonirenden Theile allmählig die Fähigkeit



gewinnen, auf bestimmte Töne mit besonderer Leichtigkeit in gleichen Eigenschwingungen zu antworten. Sie werden durch Molekularveränderungen, welche die sie erregenden Töne allmählich hervorrufen, auf die betreffende Tonhöhe gestimmt, so dass ihnen jetzt ein Eigenton zukommt. Bei den aus Holz gefertigten resonirenden Theilen eines solchen Instrumentes können wir uns diesen Vorgang etwa so vorstellen, dass die einzelnen Holzfasern oder Holzfaserbündel gleichsam Saiten vorstellen, die, wenn sie stets von demselben Ton getroffen werden, allmählig die dem betreffenden Tone entsprechende Spannung annehmen, kurz sich in eine auf eine bestimmte Tonhöhe (oder einen entsprechenden Oberton derselben) gestimmte Saite verwandeln. Wir können uns dadurch auch vorstellen, warum gerade das Holz sich so sehr zur Verwendung als resonirender Bestandtheil eines Instrumentes eignet: weil es aus zahlreichen, durch weiche Theile getrennten einzelnen härteren Fasern besteht, die einzelnen Saiten gleichen; so kann es sich allmählig durch den Prozess des Ausspielens gewissermassen in ein Saiteninstrument mit adäquat gestimmten Saiten verwandeln.

Suchen wir uns nun aus dem vorigen eine Vorstellung von der Stimmung des Protoplasmas zu machen, so ist klar, dass hier von Stimmung durch verschiedene Spannung nicht gesprochen werden kann. Vielmehr werden wir hier an das Phänomen der Chladni'schen Klangfiguren denken müssen. Diese kommen bekanntlich so zu Stande: Bestreut man eine Glasplatte mit kleinsten Körperchen und lässt die Platte erklingen, so bleiben nur die Körperchen, welche auf den Schwingungsknoten liegen, ruhig, die anderen werden abgeschleudert.

Wie wir später sehen werden, ist das Protoplasma von feinsten Körperchen durchsetzt, die ein Hinderniss für den Erregungsvorgang bilden. Nehmen wir nun an, wozu uns die Ergebnisse an den Sinnesnerven zwingen, dass der Erregungsvorgang einen dem Reizrhythmus synchronen Schwingungsrhythmus hat, so werden wir bei dem Erregungsvorgang von Erregungsknoten analog den obigen Schwingungsknoten zu sprechen haben. Da die Erregung, wie wir später sehen werden, ein ihre Hindernisse vernichtender, beziehungsweise vermindernder Vorgang ist, so gewinnen wir jetzt folgende Vorstellung von der Stimmung des Protoplasmas:

Letztere besteht darin, dass an den Erregungsknoten die Erregungshindernisse intakt bleiben, im Zwischenraum zwischen zwei Erregungsknoten vermindert werden. Dies hat zweierlei zur Folge: 1) Ein Reiz, dessen Rhythmus mit der Vertheilung der Erregungs-

hindernisse harmonirt, wird leicht geleitet und ist der adäquate Reiz; 2) ein Reiz dagegen, dessen Rhythmus mit der Vertheilung der Erregungshindernisses collidirt, also inadäquat ist, wird gar nicht mit seinem spezifischen Rhythmus weiter geleitet, sondern der durch ihn eingeleitete Erregungsvorgang nimmt den Rhythmus an, welcher der Vertheilung der Erregungshindernisse entspricht, ähnlich wie eine Saite, die auf einen Eigenton gestimmt ist, diesen ertönen lässt, man mag sie reizen wie man will. 3) Weiter ist dann begreiflich, dass ein solcher inadäquater Reiz auch sehr leicht den Charakter eines widrigen Reizes gewinnt, denn wenn er stark genug ist, um sich seine Wege zu bahnen, so müssen Collisionen entstehen, die stärkere Zerstörungen zur Folge haben, so dass der Reiz den Schmerzenswerth erreicht oder überschreitet, während bei dem adäquaten Reiz solche Collisionen gar nicht eintreten.

Da, wie wir später wahrscheinlich machen werden, die Hindernisse, um die es sich hierbei handelt, sichtbar sein werden, so geben vielleicht histologische Untersuchungen seiner Zeit näheren Aufschluss über die Richtigkeit dieser Theorie von der Stimmung des Protoplasmas.

### § 115.

Die Stimmungsfähigkeit des Protoplasmas ist offenbar auch die Basis der seelischen Funktionen desselben. Nehmen wir an, dass das Protoplasma der centralen Ganglienzellen eben so stimmungsfähig ist, wie das der Nervenfasern und dass im Gehirn sociologische Einrichtungen bestehen, welche bewirken, dass ein Reiz von einem ganz bestimmten Rhythmus immer nur in eine und dieselbe Ganglienzelle oder Ganglienzellengruppe geleitet wird und alle Reize von anderartigem Rhythmus von der Zuleitung ausgeschlossen sind, so muss sich auch in ihr Adäquatheit für einen ganz bestimmten Reizrhythmus ausbilden. Dann werden Erregungen, die von anderer Seite z. B. auf den die Ganglienzellen unter einander verbindenden Bogenfasern anlangen, einen Erregungsvorgang auslösen, der 1) in seinem Rhythmus dem Reiz entspricht, der die Stimmung des Protoplasmas erzeugt hat, 2) sich leicht zentrifugal auf das Sinneswerkzeug in derjenigen Nervenfasern fortpflanzen wird, durch welche die Stimmung erfolgt ist.

Wir können uns so wenigstens einigermaßen eine mit den bekannten physikalischen Vorgängen übereinstimmende Vorstellung davon machen, auf welche Weise das Seelenorgan zu einem Abklatsch der auf dasselbe einwirkenden Reize wird. Auf der

Sinnhaftigkeit der Beziehungen besteht aus demselben 119. Auf dem Rückblick gewahrt der Fortschritt der verschiedenen Nervenfasern der Fibrillen der Vorstufe, nicht, aber, wenn die Erregung bis in das betreffende Sinnesorgan ausläuft, der Halluzination sich steigert, und die Annahme der Verhältnisse ist die Erklärung einer Erregung, an der niemand sonst die verschiedenen veränderlichen Beziehungen, welche in diesem Erregungsrythmus hervortritt, auf der sie gesammelt sind.

### § 116.

Wie schon früher in § 109 gesagt wurde, sind die Reize qualitativ sehr verschieden: es sind theils körperliche Vorgänge, theils chemische Einwirkungen und auf das Verhalten des Protoplasmas gegen diese verschiedenen Reizarten bezieht es sich, wenn wir von verschiedenen Sinnen des Protoplasmas sprechen. Die Fähigkeit von Lichtreizen erregt zu werden, nennen wir schon Lichtsinn oder den Gesichtssinn, das Verhalten gegen Schallwellen den Gehörsinn, das gegen Wärmeschwingungen den Wärmesinn, das gegen Druckschwankungen den Tastsinn und das gegen chemische Einwirkungen den chemischen Sinn, wobei Geschmackssinn das Verhalten gegen gelöste Stoffe, Geruchssinn das gegen gasförmige bezeichnet.

Unter den physikalischen Sinnen ist wohl der Wärmesinn der allgemeinste und am wenigsten an gesonderte Einrichtungen gebunden. Die Erregung tritt hier ein, sobald die Wärme des umspülenden Mediums mit einer gewissen Geschwindigkeit und um einen gewissen Betrag von der Eigenwärme des Protoplasmas abweicht. Ueber die Grenzen der erlaubten Temperaturen ist schon früher gesprochen worden.

Lichtsinn ist in seiner Stärke sehr variabel und wird von verschiedenen Umständen beeinflusst. Im allgemeinen ist er um so stärker, je weniger durchsichtig d. h. lehtleitungsfähig das Protoplasma ist. Deshalb sehen wir überall, wo der Lichtsinn gesteigert ist, das Protoplasma durch Einlagerung von Pigmentkörnern undurchsichtig gemacht. Die Lichtwahrnehmung beruht also auf Lichthemmung oder, wie man sich auch ausdrückt, auf Lichtabsorption, wobei die Lichtbewegung in eine andere Molekularbewegung (Wärme und elektrische Bewegung) übergeht. Ferner scheint die Stärke des Lichtsinns und speciell der Farbensinn von der Fähigkeit des Protoplasmas zur Annahme eines so ungeheuer raschen Erregungsrythmus wie der des Lichtes ist, abzuhängen. Bei grobkörnigem und grob-

gebautem Protoplasma werden wir deshalb wohl keinen speciellen Lichtsinn annehmen dürfen, sondern hier wirkt das Licht dann wohl nur insoweit als Reiz, als dasselbe sich bei der Absorption in Wärme umsetzt, so dass bei dem undifferenzirten Protoplasma Wärmesinn und Lichtsinn zusammenfallen dürften.

Ein ähnliches Verhältniss besteht wohl für Tastsinn und Gehörsinn. Erst wenn das Protoplasma Anlagerungen oder Einlagerungen von besonders schwingungsfähigen Festgebilden erhält, so steigt seine Empfindlichkeit für Schallwellen; bei dem undifferenzirten Protoplasma werden die Schallwellen eben wie Druckschwankungen wirken. Der Tonsinn, d. h. die Fähigkeit zur Unterscheidung von Tönen sowie der Farbensinn beruhen auf dem § 114 beschriebenen Anpassungsvorgang der Stimmung.

Von den zwei chemischen Sinnen ist wohl der Geschmacksinn, d. h. die Fähigkeit von chemischen Stoffen, die im umspülenden Medium gelöst sind, gereizt zu werden, der allgemeinste und elementare, der Geruchssinn dagegen das Ergebniss der Anpassung an andere äussere Bedingungen. Für die Erregbarkeit durch chemische Stoffe ist die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas offenbar entscheidender als der physikalische Bau.

### § 117.

Mit Bezug auf die allgemeine Wirkung der Reize ist zuerst die Thatsache sammt ihrer Consequenz zu besprechen, dass dieselbe in einer Verminderung bis Vernichtung der Erregbarkeit des Protoplasmas besteht. Dieser auf den ersten Blick sonderbare Sachverhalt findet seine einfache Erklärung, wenn man bedenkt, dass die Erregbarkeit eine Funktion des unveränderten Zustandes des Protoplasmas, d. h. desjenigen Zustandes ist, den ich als den der Müs sig keit bezeichnet habe, und dass die in der Erregung frei werdenden lebendigen Kräfte ihre Entstehung nur der oxydativen Zerstörung von Protoplasmabestandtheilen verdanken. Dieses wird also nothwendig durch die Erregung in einen zerstörten, also solchen Zustand versetzt, in welchem die Fähigkeiten des müssigen Zustande herabgemindert sind und diese sind eben die, welche wir mit dem Wort Erregbarkeit bezeichnen.

Suchen wir uns ein Bild von den bei der genannten Zerstörung stattfindenden molekularen Vorgängen zu machen, so müssen wir zuerst die Thatsache voraussenden, dass es nur auf die Reizstärke ankommt, ob ein Reiz die Erregbarkeit des Protoplasmas total vernichtet, d. h. dasselbe tödtet, oder nur ab-



schwächt. Der Unterschied zwischen den beiden Fällen besteht darin, dass im ersten Fall eine totale Zerstörung derjenigen physikalischen Konstruktion, auf der die Erregbarkeit beruht, stattfindet, im zweiten nur eine partielle. Das Partiellein der Zerstörung besteht nun wahrscheinlich in Folgendem:

1) Die Zerstörung ist qualitativ beschränkt, d. h. sie trifft nur eine gewisse Sorte von Protoplasmabestandtheilen und zwar diejenigen, welche leichter zerstörbar sind. Das sind, wie schon § 102 gesagt wurde, offenbar die stickstofflosen Bestandtheile (Fette und Kohlenhydrate). Dies geht aus der experimentell erhärteten Thatsache hervor, dass bei einer innerhalb gewisser Grenzen sich haltenden Steigerung der Reizung die Analyse der Auswurfstoffe ein Plus an stickstofflosen Verbindungen ergibt, während die stickstoffhaltigen Auswurfstoffe erst bei einer hohen Steigerung der Reizstärke, welche den Schmerzwerth überschreitet, auftreten (Vermehrung des Kreatingehaltes im Fleisch zu Tode gehetzter Thiere). Dass bei mässiger Reizstärke vorzugsweise die stickstofflosen Protoplasmabestandtheile zerstört werden, und erst bei hoher Reizstärke die Albuminate, geht auch daraus hervor, dass die in der Starre zum Ausdruck kommende Gerinnung der Albuminate erst eine Wirkung hoher Reizstärken ist.

2) Bei mässiger Reizstärke ist die Zerstörung der Protoplasmabestandtheile quantitativ beschränkt. Dies ergibt sich daraus, dass die Erregbarkeit durch den Reiz nicht auf einmal vernichtet wird, sondern auch ohne vorgängige Zufuhr neuer Stoffe der Erregungsvorgang eine grosse Reihe von Wiederholungen erfahren kann.

3) Bei mässiger Erregungsstärke ist die Zerstörung auch eine Frage des Umfangs und des Ortes. Die Thatsache, dass der Erregungsvorgang sich von der Einfallstelle des Reizes auf das ganze Protoplasmastück fortpflanzt, beweist, dass die Zerstörung nicht auf den Einfallsort beschränkt ist, d. h. dass sie sich über das ganze Protoplasmastück erstreckt. Auf der andern Seite aber weist die qualitative und quantitative Beschränkung der Zerstörung, die oben dargethan wurde, darauf hin, dass die Verbreitung der Zerstörung über das ganze Protoplasmastück keine absolut gleichmässige, sondern eine räumlich parzellirte ist, d. h. dass dieselbe sich auf einzelne in dem Protoplasmastück zerstreute Punkte, die ich Erregungsmittelpunkte nennen will, beschränkt. Welches diese sind, davon soll später, wenn von den Zuckungserscheinungen gesprochen wird, näher die Rede sein. Ich will hier andeuten, dass sie meiner Ansicht nach in optisch wahrnehmbaren Strukturelementen des Protoplasmata zu suchen sind.

## § 118.

Ein weiterer Faktor, um zum mechanischen Verständniss des Erregungsvorgangs zu kommen, ist folgender: Bei der Zerstörung handelt es sich um die Oxydation bestimmter Protoplasmabestandtheile, d. h. darum, dass die schwachen Affinitäten der betreffenden chemischen Elemente durch stärkere, namentlich durch die zum Sauerstoff, ersetzt werden. Dies setzt die Lösung des von den schwachen Affinitäten gebildeten Verbandes voraus, was nur durch eine Vermehrung der centrifugal wirkenden Bewegungen der betreffenden Atome, also durch Steigerung der § 25 geschilderten Dissociationsbewegungen, derselben möglich ist.

Setzen wir das in Zusammenhang mit dem, was oben über die Parzellirung des Erregungsvorgangs auf bestimmte Erregungsmittelpunkte gesagt wurde, so besteht der Erregungsvorgang darin, dass durch denselben an bestimmten Punkten des Protoplasmas die Dissociationsbewegungen der Atome des Kohlenstoffs und Wasserstoffs so gesteigert werden, dass der Sauerstoff seine stärkere Affinität geltend machen kann.

Halten wir das Gesagte mit dem zusammen, was § 112 über die Gewöhnung gesagt wurde, so kommen wir zu folgendem Ergebniss für das Wesen des Erregungsvorgangs:

Erregung tritt ein, wenn Bewegungen in das Protoplasma eindringen oder sonst wie in ihm erzeugt werden, welche mit seinen eigenen Molekularbewegungen nicht synchron sind. In diesem Fall entstehen in dem Protoplasma räumlich zerstreute Collisionsknoten, in welchen das Aufeinanderprallen zweier entgegengesetzten Molekularbewegungen Reibungswärme erzeugt. Diese nimmt die Form von Dissociationsbewegung an und wenn freier Sauerstoff vorhanden ist, so erfolgt in diesen Erregungsmittelpunkten oxydative Zerstörung der Protoplasmabestandtheile unter Entbindung derjenigen freien Kräfte, welche durch die Differenz der alten und neuen Affinitätsstärken ausgedrückt ist. Sobald sich aber eine Harmonie des Rhythmus der Eigenbewegungen des Protoplasmas und der Bewegungen des reizenden Faktors ausgebildet hat, wozu das Protoplasma die Fähigkeit besitzt, kommen keine Collisionsknoten mehr zu Stande und damit bleibt die in oxydativer Zerstörung bestehende Erregung aus.

## § 119.

Aus der Thatsache, dass die Erregbarkeit eine Eigenschaft des Protoplasmas ist, die durch den Vorgang der Erregung abgeschwächt oder ganz aufgehoben wird, ergibt sich mit Nothwendigkeit ein Kraftwechselrhythmus, wie es bereits § 97 kurz als der rhythmische Wechsel zwischen drei Zuständen, dem müssigen, thätigen, und ermüdeten geschildert wurde. Dem, was in jenem Paragraphen über diesen Rhythmus gesagt wurde, soll nun noch Folgendes hinzugefügt werden:

Die Ermüdung, also der Vorgang, durch welchen der thätige Zustand in den ermüdeten übergeht, ist ein allmählicher, d. h. er wird durch eine in kurzem Rhythmus sich wiederholende Reihenfolge von Erregungsakten hervorgebracht, mit deren Zahl die Tiefe der Ermüdung zunimmt.

Die Veränderungen, welche die Ermüdung herbeiführen, sind negativer und positiver Art. Die negative ist die Abnahme des verfügbaren Sauerstoffes und der verfügbaren Brennstoffe. Diese Seite wird aber von der positiven Veränderung übertroffen; die letztere bewirkt, dass die Müdigkeit ihre grösste Tiefe lange vor Verbrauch sämtlicher Brennstoffe erreicht und künstlich herbeigeführt werden kann, ohne dass der Brennstoffvorrath angegriffen wird. Dieser positive Theil besteht darin, dass die mit dem Erregungsvorgang verknüpften chemischen Zersetzungen Stoffe liefern, deren Anwesenheit die Ermüdung d. h. die allmähliche Abnahme der Erregbarkeit bedingt. (Vgl. § 107).

Die Vorgänge, welche das ermüdete Protoplasma in den müssigen Zustand zurückführen, und die wir als Erholung bezeichnen, bestehen gleich der Ermüdung ebenfalls aus einem positiven und einem negativen Theil, nur dass hier der negative oder die Entfernung der Ermüdungsstoffe überwiegt. Diese Entfernung ist theils ein chemischer, theils ein physikalischer Akt. Der physikalische ist die Auswaschung der Ermüdungsstoffe durch das umspülende Medium, was durch die mit der Ermüdung eintretende Oeffnung des Porenverschlusses erleichtert wird. Der chemische Akt beruht darauf, dass die wesentlichsten Ermüdungsstoffe Säuren und saure Salze sind, die ihre ermüdende Wirkung verlieren, sobald sie neutralisirt sind. Eine solche Neutralisirung findet statt, wenn alkalisch reagirende Stoffe vorhanden sind. Solche sind, wie wir später sehen werden, 1) innerhalb des Protoplasmas, das im müssigen Zustand eine schwach alkalische Reaktion zeigt, vorhanden, so dass letzteres bis zu einem gewissen Grade aus eigenem Vorrath der Ermüdung entgegenwirkt. Ist jedoch der Vorrath von Alkales-

cenz erschöpft, was sich darin zeigt, dass das Protoplasma im Ganzen eine saure Reaktion angenommen hat, so kann 2) die chemische Erholung von dem umspülenden Medium ausgehen, sofern dieses verfügbare Alkalien in Lösung enthält. Dies gilt von Blut und Lymphe, deren Alkalinität mithin eine sehr wesentliche Eigenschaft für die Erfüllung der diesen Flüssigkeiten obliegenden sociologischen Funktionen ist. Dieser Umstand ist auch der Grund, warum für freies Protoplasma eine leichte Alkalescenzenz des umspülenden Mediums der Erhaltung der Erregbarkeit günstiger ist als das Gegentheil; dies lässt sich z. B. bei Flimmerzellen und Samenfäden sehr deutlich experimentell zeigen.

Die positive Seite der Erholung ist die Zufuhr der Stoffe, die während des Erregungsvorganges zerstört worden sind, wobei es sich um den Sauerstoff und die fixen Protoplasmabestandtheile handelt. Für die Aufnahme der letzteren unterliegt es nach den Versuchen über den Unterschied in der Quellungsfähigkeit zwischen müssigem und ermüdetem Protoplasma kaum einem Zweifel, dass diese am energischsten im ermüdeten Zustande stattfindet, während im müssigen Zustande die Resorptionskraft wenn nicht gleich Null, so doch bedeutend geschwächt ist. Auch in Bezug auf die Aufspeicherung des Sauerstoffs findet ein Intensitätsunterschied zwischen dem ermüdeten und dem müssigen Zustand statt, denn Voit und Pettenkofer fanden, dass die während des Schlafes stattfindende Sauerstoffaufspeicherung nach einem ermüdenden Arbeitstage stärker ist als nach einem Ruhetag.

### § 120.

Was die formalen Verhältnisse der Erregungsvorgänge betrifft, so haben wir zunächst zwischen den einzelnen Erregungsakten und der Cumulation von solchen zu unterscheiden.

Jedem Stoss, der gegen das labile Gebäude des Protoplasmas von einem Reiz geführt wird, entspricht ein Erregungsakt. Dieser folgt aber dem Stoss nicht sofort, sondern es liegt zwischen beiden Momenten, was schon mehrfach angedeutet, ein bei geringeren Erregbarkeitsgraden oft erheblich langer Zeitraum, den man die Dauer der latenten Reizung oder die Latenzdauer nennt. In diese Zeit fällt die Schwächung des natürlichen Zusammenhaltes im Protoplasmagebäude und der Erregungsakt ist gleichsam der durch diese Schwächung ermöglichte partielle Einsturz des Protoplasma-baues.

Der Erregungsakt selbst lässt sich mit einer Schwingung oder einer Welle vergleichen und experimentell als eine Curve



aufschreiben, die uns zeigt, dass der Akt aus zwei Theilen, einem ansteigenden und einem absteigenden Theil besteht, zwischen denen ein Maximum der Erregungsstärke liegt. Der ansteigende Theil ist kürzer als der absteigende.

Bei der Messung des Erregungsakts ist die Höhe der Curve das Mass für die Stärke der Erregung, die Länge der Curve das Mass für die Dauer des Erregungsaktes.

Ein weiterer Punkt ist, dass die Erregung an dem Einfalls-punkt des Reizes auftritt und die Erregungswelle sich von hier aus mit einer für die verschiedenen Erregbarkeitsstufen verschiedenen Geschwindigkeit fortpflanzt: Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Aus dieser Thatsache ergibt sich, dass nur die Erregung der vom Reiz direkt getroffenen Stelle eine direkte Wirkung des Reizes ist, für die Erregung aller folgenden Querschnitte aber besteht der Reiz in dem Erregungsakt des nächstvorhergehenden Querschnittes.

### § 121.

Die Stärke des Erregungsaktes nimmt einerseits zu mit der Stärke des Reizes und mit ihm steigt auch die Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Andererseits ist die Stärke des Erregungsaktes auch ein Produkt der Masse des Protoplasma; je grösser die Masse, um so grösser der Gesamteffekt. Hierbei führt der Umstand, dass der Erregungsakt nicht in allen Querschnitten des Protoplasmas gleichzeitig erfolgt, sondern fortgeleitet wird, zu der Erscheinung des lawinenartigen Anschwellens der Erregung. Dieses ist jedoch nur bei der grossen Leitungsfähigkeit, wie sie dem Nervenprotoplasma zukommt, deutlich ausgesprochen und hier auch näher untersucht. Prüft man nämlich an einem langgestreckten Nerven, der an seinem einen Ende von einem Reiz erregt wird, die Stärke des Erregungsvorgangs auf verschiedenen Querschnitten zwischen beiden Enden, so ergibt sich eine stetige Zunahme desselben von dem gereizten Ende bis zum entgegengesetzten.

Wir müssen uns das wohl so vorstellen: Der Reiz repräsentirt eine von seiner Stärke abhängige Kraft, die mit dieser in das Protoplasma eintritt. Die Kräfte, die er dort entbindet, sind grösser als seine eigenen und diese übernehmen nun die Rolle des Reizes für die nächstanstossende Stelle, deren Erregung mithin um das stärker ausfällt, um was der primäre Reiz von der durch ihn ausgelösten Bewegung übertroffen wird. Dies wiederholt sich von Querschnitt zu Querschnitt, so dass in jedem neuen

Querschnitt zu der Erregungsstärke des vorhergehenden eine neue Summe freier Kraft sich addirt.

### § 122.

Eine weitere Erscheinung ergibt sich aus einer Cumulation einzelner Erregungsakte, wenn wiederholte Reizstöße erfolgen. Sobald die Intervallen zwischen den einzelnen Stößen so kurz werden, dass die Erregungswelle nicht mehr ablaufen kann, ehe ein neuer Reizstoss folgt, tritt eine Summirung der Erregungsstärken ein und je rascher die Reizfolge wird, um so mehr verwandeln sich die einzelnen Erregungsakte in einen dauernden Zustand, dem man den Namen Tetanus giebt. Derselbe ist nach aussen hin scheinbar ein Ruhezustand, dagegen ist er im Innern von gesteigerter Intensität aller mit dem Erregungsakt verbundenen molekularen Vorgänge begleitet. Den Beweis dafür liefern die im Tetanus gesteigerten chemischen Umsetzungen, die Anwesenheit der für den Erregungsakt charakteristischen physikalischen (elektrischen und elastischen) Veränderungen und, namentlich beim kontraktilen Protoplasma, die Dauer der mit dem Erregungsakt verbundenen Formveränderung, wovon bei Betrachtung der Contractilität und Elektrizität gesprochen werden soll.

### § 123.

Im § 106 wurde darauf hingewiesen, dass die Erregbarkeitsverhältnisse nicht bei allen verschiedenen Protoplasmaarten die gleichen seien, dass wir spezifische Erregbarkeitsformen und Erregbarkeitsstufen zu unterscheiden haben. Im folgenden sei eine Uebersicht über die wichtigsten dieser Erregungsformen gegeben mit dem Bemerkten, dass wir auf die Sache noch einmal zurückkommen werden, wenn von dem wichtigsten, nämlich dem mechanischen Theil der Erregungsvorgänge, der sogenannten thierischen Contractilität, gesprochen werden wird.

Ferner ist noch vor auszuschicken, dass die Differenz in den spezifischen Erregbarkeitsformen sowohl mit chemischen als physikalischen Unterschieden im Bau des Protoplasmas zusammenhängt und dass wir im Stande sind, eine gewisse Skala von Erregbarkeitsstufen aufzustellen, die in Harmonie steht mit den morphologischen Differenzierungsstufen, welche das Protoplasma bei seiner ontogenetischen und phylogenetischen Differenzierung successive erreicht. Wir werden deshalb ein drittes Mal auf den Gegenstand zurückzukommen haben, wenn von den continuirlichen, d. h. nicht rhythmischen

Veränderungen zu reden ist, deren quantitativer Theil die Wachstums- und Theilungserscheinungen, deren qualitativer die Formungs- und Anpassungsvorgänge sind.

### § 124.

Als primäre Erregbarkeit bezeichne ich das Verhalten des sogenannten amöboiden Protoplasmas. Quantitativ ist sie dadurch charakterisirt, dass alle Vorgänge der Erregung mit äusserster Langsamkeit und geringer Stärke vor sich gehen: Lange Dauer der latenten Reizung, sehr langsamer Verlauf des Erregungsaktes, äusserst geringe Leitungsgeschwindigkeit für den Erregungsvorgang, geringe Kraftentfaltung, geringe Absonderung. Qualitativ charakterisirt sie das Vorhandensein von zweierlei Contraktionsformen, einer totalen, in allgemeiner Kugelung sich äussernden Contraktion und partiellen, regellosen Contraktionen welche zur Bildung wandelbarer Protoplasmafortsätze (Pseudopodien, Wurzelfüsse, Scheinfüsse etc.) führt, die bei totaler Contraktion wieder eingezogen werden, so dass zwischen beiden Contraktionsformen ein Verhältniss der Ausschliessung besteht. Ferner ist dieser Stufe eigenthümlich, dass offenbar das Müssigkeitsstadium fehlt: Wenn das Protoplasma nicht ermüdet ist, so ist es stets erregt, entweder total oder partiell.

Bei der primären Erregbarkeit können wir noch zwei Unterformen unterscheiden:

1) Die Erregbarkeit des undifferenzirten hochamöboiden Protoplasmas.

2) Die des Protoplasmas primärer oder nur in sehr geringem Grade differenzirter Zellen, die ich schwachamöboid nenne.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Formen ist jedoch nur ein gradweiser und dahin festzustellen: Bei dem hochamöboiden Protoplasma ist die Erregbarkeit entschieden geringer, die Erregungsvorgänge sowie die latente Reizung wickeln sich langsamer ab, als bei dem schwachamöboiden Protoplasma. Qualitativ besteht der Unterschied darin, dass bei dem schwachamöboiden Zellprotoplasma in der Excursionsweite der partiellen Contraktionen, die entschieden geringer sind, ein hemmender Einfluss zur Erscheinung kommt, der offenbar von dem Zellkern ausgeht. Uebrigens ist zu bemerken, dass der genannte Unterschied nicht sehr durchgreifend ist. Man findet undifferenzirtes Protoplasma, dessen amöboide Erscheinungen schwach sind, und Zellprotoplasma, bei dem

der Vergesellschaftung der Individuen, sondern auch in der der Zellen Müßiggang nur möglich ist und entsteht unter dem Schutze der Gesellschaft.

Ferner ist das genetische Verhältniss zu erwähnen: Der Ausgangspunkt für die Entwicklung aller ontogenetischer Anpassung entspringenden Erregbarkeitsformen ist die primäre Erregbarkeit und von deren beiden Formen ist die hochamöboide die anfängliche, die schwachamöboide die sekundäre. Die andern drei Formen stehen offenbar im Verhältniss der Ausschliessung, d. h. die primäre Erregbarkeit geht entweder über in die sekundäre oder in die tertiäre oder die in quaternäre, in Folge von Anpassungsvorgängen, die später geschildert werden sollen.

Ein anderer Gegensatz unter den verschiedenen Erregbarkeitsformen ist der zwischen der quaternären Erregbarkeit (der Nerven), bei der die Erregung ohne Contraktionserscheinungen verläuft, und der aller übrigen, bei denen die Erregung immer von mechanischen Verschiebungen d. h. Contraktilitätserscheinungen begleitet ist. Offenbar steht damit im Zusammenhang, dass das Nervenprotoplasma eine weit höhere Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang hat als die leitungsfähigste aller kontraktilen Protoplasmaarten, die des quergestreiften Muskels. Ich möchte diesen Unterschied damit fixiren, dass ich mit Bezug auf das Verhalten zur Erregung das Nervenprotoplasma leitendes, das kontraktile Protoplasma hemmendes nenne. Auch auf diesen Punkt werden wir später noch einmal zurückkommen müssen, da er für die Theorie der Erregung sehr wichtig ist.

### § 129.

Im bisherigen ist die Erregung als ein einheitlicher Akt behandelt und sind ihre allgemeinen Bedingungen geschildert worden; nun handelt es sich aber bei der Erregung um complizirte Veränderungen chemischer und physikalischer Natur und um complizirte Effekte, die wieder theils chemisch, theils physikalisch sind.

Der chemische Effekt der Erregung ist die Bildung und Absonderung (Secretion) von sogenannten Auswurfstoffen, von denen wir gesehen haben, dass ein Theil (die Ermüdungsstoffe) vor ihrer Absonderung die Erregbarkeit nachtheilig beeinflussen.

Der physikalische Effekt der Erregung ist ein noch weit komplizirterer, da es sich hierbei einestheils um die Veränderung der elektrischen und elastischen Eigenschaften, theils um die Entbindung von freien Bewegungen mechanischer und molekularer

Art handelt, die nur dann verstanden werden, wenn wir jede dieser Veränderungen einzeln besprechen, was in den folgenden Kapiteln geschehen soll. Hier wäre nur noch als allgemeiner Punkt voranzuschicken, dass der chemische (sekretorische) und physikalische (kinetische) Gesammteffekt, wie es aus dem vorigen Kapitel erhellt, immer in geradem Verhältniss zu einander stehen, dass aber in sociologischer Beziehung bald der eine bald der andere in den Vordergrund tritt, so dass man wohl von vorzugsweise sekretorischem und vorzugsweise kinetischen Protoplasma sprechen kann, worunter aber also durchaus nicht verstanden werden darf, dass die eine Sorte bloß secernirt, die andere bloß freie Bewegungen erzeugt.

## 10. Der Kraftwechsel des thierischen Protoplasmas.

### c) Die thierische Electricität.

#### § 130.

Nach allem, was wir jetzt wissen, ist der wichtigste Theil der Lebenserscheinungen das ganz eigenthümliche electricische Verhalten des Protoplasmas, weshalb auch das Studium der thierischen Electricität gegenwärtig den Brennpunkt der Bestrebungen der Experimentalphysiologen bildet. Bahnbrechend waren die Untersuchungen von E. du Bois-Reymond, an welche sich die von Helmholtz, Pflüger, J. Ranke, Bernstein, Donders etc. anschliessen. Das missliche für den in vorliegender Schrift eingeschlagenen Weg genetischer Darstellung ist, dass die Ausschlag gebenden Untersuchungen der genannten Forscher nicht am primären d. h. undifferenzierten Protoplasma, sondern gerade an denjenigen zwei Protoplasmaarten angestellt worden sind, welche die fortgeschrittenste ontogenetische Differenzirung erfahren haben: an Muskel und Nerv. Der Grund ist einfach der, dass das undifferenzierte Protoplasma technisch ein ungemein viel schwierigeres Untersuchungsobjekt ist und dass nur im Muskel- und namentlich im Nervenprotoplasma die elektrischen Erscheinungen durch Massenwirkung und durch eine besondere chemisch-physikalische Disposition jene Stärke gewinnen, welche sie unseren eben relativ noch sehr unvollkommenen Präzisionsinstrumenten zugänglich macht.

Wenn nun trotzdem hier, wo es sich nur um allgemeine, jedem Protoplasma zukommende Eigenschaften handelt, von dem elektrischen Verhalten gesprochen wird, so geschieht dies

sie sehr ausgiebig sind, allerdings nie so extrem, wie sie bei ersterem beobachtet werden können.

### § 125.

Als sekundäre Erregbarkeit bezeichne ich die, mit welcher das Phänomen der Flimmerung verbunden ist. Sie stimmt mit der vorhergehenden Stufe darin überein, dass neben der totalen, als Kugelungsbestreben sich äussernden Contraction der Zelle, die namentlich bei den freilebenden Wimperzellen (der Wimper- und Geisselinfusorien sowie der Samenfäden) gut entwickelt ist, ebenfalls, wie bei der primären Erregbarkeit, noch partielle Contractionen verbunden sind. Diese bestehen in rhythmischen Schwingungen stabiler d. h. nicht einziehbarer Protoplasmafortsätze. Damit fehlt auch hier das Müsiggkeitsstadium, denn die Flimmerung wird nur durch Ermüdung unterbrochen.

Was das quantitative Element dieser spezifischen Erregbarkeitsstufe betrifft, so weist die Beobachtung, dass die Dauer der latenten Reizung bei Flimmerzellen bis zu fünf Sekunden betragen kann und die Erregung den Reizungsmoment ziemlich lang überdauert, auf eine niedrigere Erregbarkeitsstufe oder auf einen langsamen Verlauf des allgemeinen Erregungsvorgangs hin sowie darauf, dass wir es hier mit einer Differenzirung der Erregbarkeit in zweierlei Erregbarkeiten, die der Flimmerhaare und die des Zellprotoplasmas zu thun haben. Die des letzteren scheint mit der des schwachamöboiden Protoplasmas übereinzustimmen, während die der Flimmerhaare weit höher ist. Ueber das Mechanische der Flimmerung soll in dem Abschnitt von der Contractilität gesprochen werden.

### § 126.

Als tertiäre Erregbarkeit bezeichne ich die der Muskelzellen. Quantitativ unterscheidet sie sich von den zwei vorhergehenden Stufen durch entschieden lebhaftere Abwicklung der Vorgänge und Entfaltung grösserer mechanischer Kräfte, qualitativ durch das Fehlen der unmüssigen partiellen Contractionen; es kommt nur die Totalkontraktion vor. Uebrigens zerfällt diese Erregbarkeitsstufe in zwei ganz erheblich verschiedene Formen:

- 1) Die der sekundären (glatten) Muskelfasern.
- 2) Die der tertiären (quergestreiften) Muskelfäden.

Der qualitative Unterschied zwischen diesen beiden Formen der tertiären Erregbarkeit ist nicht sehr erheblich und ergibt sich daraus, dass die glatte Muskelfaser offenbar nur einen Erregungsmittelpunkt

hat, ihren Kern, während bei der tertiären viele Erregungsmittelpunkte vorhanden sind, worüber später ausführlicher. Um so beträchtlicher ist der quantitative Unterschied in Zeit und Kraft. Die quergestreifte Muskelfaser entfaltet viel bedeutendere mechanische Kräfte und die Erregungsvorgänge verlaufen viel rascher, als bei der glatten, die in diesem Punkt die sekundäre Erregungsform nicht sehr hoch übersteigt. Die Dauer der latenden Reizung ist bei der tertiären Muskelfaser nur 0,01 Sekunden, die Dauer der Erregungswelle 0,8 Sekunden, während diese Zeitmasse bei der glatten Faser mehr als hundertmal grösser sind.

### § 127.

Die quaternäre Erregbarkeit ist die der Nervenfasern. In quantitativer Beziehung ist sie durch die grosse Geschwindigkeit, welche hier der Erregungsvorgang erreicht, ausgezeichnet. Darüber, ob bei dem Nerv die Dauer der latenten Reizung kürzer ist als beim quergestreiften Muskel, wo sie 0,01 Sekunde beträgt, finde ich keine Angabe, dagegen ist die Erregungswelle der Nerven namentlich in ihrem absteigenden Theil kürzer als die des Muskels und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung um mehr als das zehnfache grösser als beim Muskel. In qualitativer Hinsicht ist der Mangel der Contractilität charakteristisch. Endlich sehen wir gerade bei dieser Erregbarkeitsstufe die § 114 beschriebene Stimmbarkeit am höchsten entwickelt.

### § 128.

Ueberblicken wir noch einmal die in den vorigen Paragraphen geschilderten Erregbarkeitsformen, um ihr Verhältniss zu einander näher ins Auge zu fassen.

Zunächst finden wir einen Gegensatz zwischen den zwei ersten und den zwei letzten Formen. Die letzten kommen nur bei Protoplasma vor, das im Innern vielzelliger Organismen eingeschlossen ist, während das frei lebende Protoplasma nur die zwei ersten Erregbarkeitsformen besitzt, ohne dass dieselben jedoch auf das freilebende Protoplasma beschränkt wären.

Die zwei ersten Erregbarkeitsformen zeigen ausser allgemeiner Contraction partielle unmässige Contractionen, die bei den zwei letzten fehlen, so dass bei diesen ein ausgesprochenes Müsstigkeitsstadium vorkommt. Die Entstehung der beiden letzteren ist offenbar, wovon später die Rede sein wird, Wirkung sociologischer Anpassung und es ist eine hübsche Analogie, dass nicht blos in

der Vergesellschaftung der Individuen, sondern auch in der der Zellen Müßiggang nur möglich ist und entsteht unter dem Schutze der Gesellschaft.

Ferner ist das genetische Verhältniss zu erwähnen: Der Ausgangspunkt für die Entwicklung aller ontogenetischer Anpassung entspringenden Erregbarkeitsformen ist die primäre Erregbarkeit und von deren beiden Formen ist die hochamöboide die anfängliche, die schwachamöboide die sekundäre. Die andern drei Formen stehen offenbar im Verhältniss der Ausschliessung, d. h. die primäre Erregbarkeit geht entweder über in die sekundäre oder in die tertiäre oder die in quaternäre, in Folge von Anpassungsvorgängen, die später geschildert werden sollen.

Ein anderer Gegensatz unter den verschiedenen Erregbarkeitsformen ist der zwischen der quaternären Erregbarkeit (der Nerven), bei der die Erregung ohne Contraktionserscheinungen verläuft, und der aller übrigen, bei denen die Erregung immer von mechanischen Verschiebungen d. h. Contraktilitätserscheinungen begleitet ist. Offenbar steht damit im Zusammenhang, dass das Nervenprotoplasma eine weit höhere Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang hat als die leitungsfähigste aller kontraktilen Protoplasmaarten, die des quergestreiften Muskels. Ich möchte diesen Unterschied damit fixiren, dass ich mit Bezug auf das Verhalten zur Erregung das Nervenprotoplasma leitendes, das kontraktile Protoplasma hemmendes nenne. Auch auf diesen Punkt werden wir später noch einmal zurückkommen müssen, da er für die Theorie der Erregung sehr wichtig ist.

### § 129.

Im bisherigen ist die Erregung als ein einheitlicher Akt behandelt und sind ihre allgemeinen Bedingungen geschildert worden; nun handelt es sich aber bei der Erregung um complizirte Veränderungen chemischer und physikalischer Natur und um complizirte Effekte, die wieder theils chemisch, theils physikalisch sind.

Der chemische Effekt der Erregung ist die Bildung und Absonderung (Secretion) von sogenannten Auswurfstoffen, von denen wir gesehen haben, dass ein Theil (die Ermüdungstoffe) vor ihrer Absonderung die Erregbarkeit nachtheilig beeinflussen.

Der physikalische Effekt der Erregung ist ein noch weit komplizirterer, da es sich hierbei einestheils um die Veränderung der elektrischen und elastischen Eigenschaften, theils um die Entbindung von freien Bewegungen mechanischer und molekularer



Art handelt, die nur dann verstanden werden, wenn wir jede dieser Veränderungen einzeln besprechen, was in den folgenden Kapiteln geschehen soll. Hier wäre nur noch als allgemeiner Punkt vorzuschicken, dass der chemische (sekretorische) und physikalische (kinetische) Gesamteffekt, wie es aus dem vorigen Kapitel erhellt, immer in geradem Verhältniss zu einander stehen, dass aber in sociologischer Beziehung bald der eine bald der andere in den Vordergrund tritt, so dass man wohl von vorzugsweise sekretorischem und vorzugsweise kinetischen Protoplasma sprechen kann, worunter aber also durchaus nicht verstanden werden darf, dass die eine Sorte bloß secernirt, die andere bloß freie Bewegungen erzeugt.

## 10. Der Kraftwechsel des thierischen Protoplasmas.

### c) Die thierische Electricität.

#### § 130.

Nach allem, was wir jetzt wissen, ist der wichtigste Theil der Lebenserscheinungen das ganz eigenthümliche electricische Verhalten des Protoplasmas, weshalb auch das Studium der thierischen Electricität gegenwärtig den Brennpunkt der Bestrebungen der Experimentalphysiologen bildet. Bahnbrechend waren die Untersuchungen von E. du Bois-Reymond, an welche sich die von Helmholtz, Pflüger, J. Ranke, Bernstein, Donders etc. anschliessen. Das missliche für den in vorliegender Schrift eingeschlagenen Weg genetischer Darstellung ist, dass die Ausschlag gebenden Untersuchungen der genannten Forscher nicht am primären d. h. undifferenzierten Protoplasma, sondern gerade an denjenigen zwei Protoplasmaarten angestellt worden sind, welche die fortgeschrittenste ontogenetische Differenzirung erfahren haben: an Muskel und Nerv. Der Grund ist einfach der, dass das undifferenzierte Protoplasma technisch ein ungemein viel schwierigeres Untersuchungsobjekt ist und dass nur im Muskel- und namentlich im Nervenprotoplasma die elektrischen Erscheinungen durch Massenwirkung und durch eine besondere chemisch-physikalische Disposition jene Stärke gewinnen, welche sie unseren eben relativ noch sehr unvollkommenen Präzisionsinstrumenten zugänglich macht.

Wenn nun trotzdem hier, wo es sich nur um allgemeine, jedem Protoplasma zukommende Eigenschaften handelt, von dem elektrischen Verhalten gesprochen wird, so geschieht dies

deshalb, weil theils direkte Beobachtungen, theils Analogieschlüsse darüber keinen Zweifel lassen, dass die eigenthümlichen elektrischen Erscheinungen nicht Privilegien jener hochdifferenzirten Protoplasmaarten sondern Gemeingut alles lebendigen Protoplasmas sind. Einerseits hat man nämlich an einigen auf niederer Differenzirungstufe stehenden Protoplasmaarten, wie den Flimmerzellen und dem Drüsenzellenprotoplasma, ähnliche elektrische Vorgänge nachweisen können. Andererseits ist an Muskel und Nerv das vollständige Zusammenfallen der Veränderungen im elektrischen Verhalten mit den übrigen Erregungserscheinungen und zwar sowohl nach der Seite des Rhythmus als nach der Seite der Intensität so überzeugend für den causalen Zusammenhang, dass wir auch da, wo wir nur den der Beobachtung so leicht zugänglichen contractilen Theil der Erregungsvorgänge kennen, das Vorhandensein der elektrischen Veränderungen annehmen müssen. Wenn man es freilich versucht, aus den Ergebnissen der Untersuchungen über das Muskel- und Nervenprotoplasma das, was Eigenschaft jeder Protoplasmaart ist, von dem, was spezifische Eigenthümlichkeit der zwei hochdifferenzirten Protoplasmaarten ist, zu scheiden, so muss im Voraus auf die Möglichkeit eines Irrthums aufmerksam gemacht werden.

### § 131.

Die elektrischen Erscheinungen an Muskel und Nerv sind der Art, dass wir sie erklären können, wenn wir annehmen, das Protoplasma bestehe aus kleinsten elektromotorischen Theilchen, zwischen denen sich eine leitende Flüssigkeit befindet, oder anders gesagt, die in einer leitenden Flüssigkeit liegen (physikalische Theorie der thierischen Elektrizität von Du Bois-Reymond) oder sie enthalten kleinste feste Theile, die sich in einem elektrischen und deshalb elektromotorisch wirksamen Gegensatz gegen die Grundmasse, in der sie eingelagert sind, befinden, und dieser elektrische Gegensatz beruhe auf einer differenten chemischen Beschaffenheit, indem die festen Theilchen saure, die flüssigeren alkalische Reaktion besitzen, entsprechend der bekannten Thatsache, dass Säuren sich negativ elektrisch zu Alkalien verhalten, indem bei der Elektrolyse von Salzen die ersteren an der positiven Elektrode (Anode), die Alkalien an der negativen (der Kathode) austreten (chemische Theorie der thierischen Elektrizität von J. Ranke).

### § 132.

Zur physikalischen Theorie ist folgende Erläuterung zu geben:

Die elektromotorischen Elemente kann man sich wie ein cylindrisches Stück Zink (positivelektrisch) denken, das an beiden Enden eine Platte von (negativelektrischem) Kupfer trägt, so dass also der Querschnitt negativ elektrisch ist gegen die Peripherie oder, wie man sich ausdrückt, gegen den Längsschnitt (Fig. 1 A). Einen solchen Körper nennt man peripolar (d. h. die Peripherie ist polar gegen den Querschnitt) im Gegensatz zu einem dipolaren Körper, bei welchem ein polarer Gegensatz zwischen den beiden Enden oder den beiden Querschnitten besteht. Ein dipolarer Körper ist z. B. ein Zinkcylinder, der nur auf einer Seite eine Kupferplatte trägt. Begreiflicherweise kann man sich einen peripolaren Körper auch so denken, dass man zwei dipolare mit ihren gleichnamigen Seiten zusammenlegt, z. B. zwei Zinkcylinder, deren jeder nur an einer Seite eine Kupferplatte trägt, so dass sich Zink und Zink berühren (Fig. 1 B).

Liegt ein solcher peripolarer Körper in einer leitenden Flüssigkeit, so müssen in ihm fortwährend elektrische Ströme nach zwei entgegengesetzten Richtungen kreisen, so wie es

nebenstehende Figur 1 A u. B zeigt, nämlich von dem positiven Zink ausserhalb durch die leitende Flüssigkeit beiderseits den negativen Kupferplatten, und von diesen innerhalb des Körpers zu dem Zink. Dass dem so ist, kann man mittelst eines stromprüfenden Apparates an einem künstlichen Modell aus Zink und Kupfer constatiren, indem man die beiden Elektroden an verschiedenen Punkten anlegt. Dabei zeigt sich, dass die Multiplikatornadel verschieden starke Ströme oder gar keine anzeigt, je nachdem die Berührungspunkte der Elektrode, gewechselt werden. Die wichtigsten Anordnungen der Berührungspunkte mit den Elektroden zeigt das in Fig. 2 gegebene Schema.

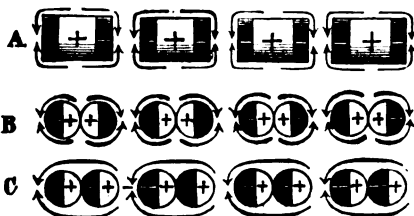


Fig. 1.

Schema des elektrischen Verhaltens des Protoplasmas: A. Reihe einfacher peripolarer Elemente; B. dipolare Elemente in paarweiser peripolarer Anordnung C. dipolare Elemente in dipolarer d. h. säulenartig polarisierter Anordnung.

1) Wählt man die durch punktirte Linien dieser Figur verbundenen Punkte, so erhält man gar keinen Strom, weil in dem Multiplikatorkreis zwei gleich starke entgegengesetzte Ströme eintreten, die sich aufheben: un wirksame Anordnung.

2) Wählt man zwei der durch feine Linien in der Figur verbundenen Berührungspunkte, so erhält man einen Strom, aber derselbe ist schwach, weil in den Kreis zwei entgegengesetzte Ströme

eintreten, von denen nur der eine stärker ist als der andere; was auf die Magnetnadel des Stromprüfers wirkt, ist nur die Differenz zwischen den Stärken dieser beiden Ströme.

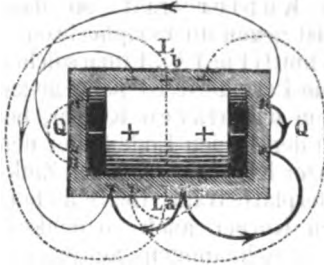


Fig. 2.

Ein peripolares Element in einem flüssigen Leiter. Die Bogen geben die verschiedenen Anlegungsweisen eines stromprüfenden Apparats: die punktirten Bogen sind die unwirksamen Anordnungen, die schwachlinigen Bogen die schwachwirksamen, die starklinigen die starkwirksamen Anordnungen. L Längsschnitt Q Querschnitt; ab elektrischer Aequator.

3) Wählt man die durch starke Linien verbundenen Punkte, so zeigt der Stromprüfer starke Ströme an, da in diesem Fall nur ein einziger Strom in den Multiplikator tritt.

Damit ist bewiesen, dass ein solcher peripolarer Körper einen elektrischen Aequator (a b der Figur) besitzt, von welchem Ströme nach entgegengesetzten Richtungen abfließen, wie es bei der Fig. 1. A u B angenommen wurde.

Untersucht man nun einen lebendigen Muskel oder Nerv im müssigen Zustand mit dem Stromprüfer, so erhält man das ganz gleiche Ergebniss wie an dem Zinkkupfermodell; man findet den elektrischen Aequator und die entgegengesetzten Ströme und dieser Befund ergibt nicht blos der ganze Muskel und Nerv, sondern

jedes, selbst das kleinste noch untersuchbare Stück, so dass man zu der Annahme genöthigt ist, diese Gebilde seien nicht ein einziger peripolarer Körper, sondern seien aus einer Unzahl von kleinsten derartigen Elementen zusammengesetzt. Von seinen Entdeckern wurde dieses eigenthümliche elektrische Strömungsverhältniss „ruhender Nerven- und Muskelstrom“ genannt. Ich möchte ihn, da er seine grösste Intensität im Zustand der Müssigkeit hat, den Müssigkeitsstrom nennen.

Von der höchsten Wichtigkeit ist ferner die Thatsache, dass mit dem Schwund des Lebens auch dieses eigenthümliche elektrische Verhalten verschwindet und dass jede Lebensäusserung d. h. jeder Thätigkeitsvorgang von einer Veränderung des genannten Verhaltens begleitet ist.

### § 133.

Ueber die chemische Theorie J. Ranke's ist folgende nähere Erörterung zu geben:

Die Mikroskopiker benutzen längst das karminsaure Ammoniak zur Sichtbarmachung der feineren Struktur des Protoplasmas, in-

dem bei Behandlung hiermit gewisse feinste Theile desselben stark und dauerhaft gefärbt werden, andere gar nicht oder wenigstens nicht dauerhaft. Eine Färbung mit dem karminsauren Ammoniak, die durch Wasser nicht wieder ausgewaschen werden kann, setzt, da das karminsaure Ammoniak in Wasser löslich ist, die Anwesenheit einer freien Säure voraus, welche das Ammoniak von der in Wasser unlöslichen Karminsäure trennt und letztere niederschlägt. Dies beweist nun, dass die sich färbenden Strukturelemente des Protoplasmas eine freie Säure enthalten, die sich nicht färbenden zunächst keine. Da aber das lebende Protoplasma im Ganzen eine alkalische Reaktion hat, so sind wir zur Annahme gezwungen, dass die sich nicht färbenden Theile die Träger der alkalischen Reaktion sind. Da Säuren und Alkalien zu einander im Verhältniss der elektromotorischen Spannung stehen (die Säure negativ, das Alkali positiv), so hätten wir uns vorzustellen, das Protoplasma sei aufgebaut aus peripolaren Elementen, in welchen die mit Karminsäure sich nicht färbenden alkalischen Strukturtheile die Rolle des positiven Zinks, die sich färbenden, also sauer reagirenden Theile die Rolle des negativen Kupfers spielen. Die Säuren, die in Betracht kommen können, sind die Kohlensäure, die Fleischmilchsäure und die Säure des sauren phosphorsauren Kali.

Beim Nerv ist der sich färbende, also saure Theil der Axencylinder, der sich nicht färbende, also alkalische Theil die Markscheide; beim Muskel färbt sich die flüssigere Grundsubstanz, ungefärbt bleiben die festeren Fleischprismen; in dem indifferenten Protoplasma färbt sich, wie im Muskel, die weichere Grundsubstanz, farblos bleiben die festeren Protoplasmakörner; in den Zellen besteht der gleiche Gegensatz in der Reaktion zwischen dem Zellkern und dem Zellprotoplasma, worüber später näheres.

Bestätigend für die Ranke'sche Theorie ist, dass das Absterben des Protoplasmas und das Aufhören des peripolar-elektrischen Verhaltens genau mit dem Uebergang der alkalischen Reaktion des Protoplasmas in die saure Hand in Hand gehen: indem jetzt auch die alkalisch reagirenden Strukturelemente sauer werden, ist der das elektrische Verhalten bedingende elektromotorische Gegensatz zwischen sauren und alkalischen Theilen verschwunden. An dem Protoplasma des Frosches kann man durch Tränkung mit den genannten, die saure Reaktion bedingenden Stoffen und Wiederauswaschen und Neutralisiren abwechselnd den peripolar-elektrischen Zustand verschwinden lassen und wieder herstellen, was J. Ranke bewiesen hat.

Die Ranke'sche Theorie schliesst begreiflich die physikalische

von Helmholtz nicht aus, sondern vervollständigt sie. Die von Helmholtz aus theoretischen Gründen angenommenen elektromotorischen Moleküle sind durch Ranke zu sichtbaren Strukturbestandtheilen des Protoplasmas geworden. Damit ist die Möglichkeit eröffnet, die Eigenthümlichkeiten des protoplasmatischen Kraftwechsel und die Modifikationen desselben, welche uns die verschiedenen Protoplasmasorten zeigen, in ursachlichen Zusammenhang mit der optisch wahrnehmbaren Struktur zu bringen, wozu ein Versuch im Verlauf dieser Schilderungen gemacht werden soll.

### §. 134

Ausser dem in den vorhergehenden Paragraphen beschriebenen peripolar elektrischen Zustand kann das Protoplasma in rhythmischer Weise in einen zweiten Zustand elektrischen Verhaltens übergehen, welchen man als den dipolar elektrischen oder elektrotonischen bezeichnet. In der Weise, wie derselbe jetzt geschildert werden soll, hat man ihn allerdings nur am Nervenprotoplasma gefunden; allein der Umstand, dass alle Einwirkungen, welche im Nerven Elektrotonus erzeugen, in anderen Protoplasmaarten die Erscheinungen der Erregung hervorrufen, lassen schliessen, dass ein ähnlicher Zustand in allen Protoplasmaarten auftritt, wenn sie aus dem müssigen in den thätigen Zustand übergehen.

Auf künstliche Weise erzeugt man diesen Zustand am leichtesten, wenn man durch das Nervenstück einen constanten elektrischen Strom schiebt. Den hierbei stattfindenden inneren molekularen Vorgang muss man sich ganz ähnlich vorstellen, wie den bei der Elektrolyse einer Flüssigkeit, z. B. der des Wassers in Wasserstoff und Sauerstoff mittelst des konstanten Stroms, wobei der Wasserstoff an der negativen Elektrode (der Kathode), der Sauerstoff an der positiven (der Anode) sich abscheidet. Zur Erklärung dieses Zersetzungsvorgangs nimmt man bekanntlich an, der constante Strom übe derart eine Richtkraft auf die Wassermoleküle aus, dass alle zwischen den beiden Polen befindlichen Moleküle eine bestimmte gleichartige Stellung, mit ihrer Wasserstoffseite gegen die negative Elektrode, mit ihrer Sauerstoffseite nach der positiven Anode einnehmen. Nennt man die Sauerstoffseite negativ und die Wasserstoffseite positiv, so wäre das Wassermolekül ein dipolarer Körper, ähnlich einem Zinkcylinder, der nur auf der einen Seite eine Kupferplatte trägt. Stehen solche dipolare Körper in einer Reihe, so dass sie alle ihre gleichnamigen Seiten nach der gleichen Richtung sehen, so nennt man eine solche Anordnung eine säulenartige Polarisation (Fig. 1 C).

In einem ganz ähnlichen Zustand befindet sich, wie die Prüfung der ableitbaren Ströme ergibt, das Protoplasma, wenn es von einem constanten elektrischen Strom durchflossen ist und dieser Zustand heisst Elektrotonus. Jedoch würde man sich die Sache viel zu einfach vorstellen, wenn man sich jetzt das Protoplasmastück als eine Voltaische Säule dächte, in welcher nach Verbindung ihrer beiden Enden durch einen Leiter ein einziger, von einem Ende zum anderen fortschreitender Strom sich bewegt, und annehmen wollte, dass von den entgegengesetzten Strömen des peripolaren Zustandes, die man kurzweg als Nervenstrom bezeichnet, im dipolaren Zustand nichts mehr vorhanden wäre; im Gegenteil: Man hat es jetzt mit zweierlei Strömungen im Protoplasma zu thun (Fig. 3), 1) dem ursprünglichen Nervenstrom, welcher aus zwei vom Aequator a b entgegengesetzt fliessenden Strömen 'N und 'N besteht, 2) dem neuen Elektrotonusstrom E, der nur in einer Richtung, von z zu y, läuft.

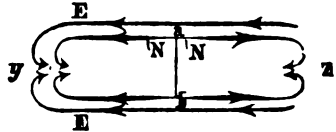


Fig. 3.

Schema des elektrischen Verhaltens der Nerven im Elektrotonus. a b elektrischer Aequator 'N 'N die vom Aequator nach entgegengesetzten Richtungen gehenden Theile des Nervenstroms. E, Elektrotonusstrom.

Hieraus ergibt sich, dass das Protoplasmastück nicht mehr in zwei gleiche nur umgekehrt durchflossene Stücke zerfällt, sondern in zwei ungleiche: In dem Stück vom Aequator bis y laufen beide Ströme in gleicher Richtung, in dem Stück vom Aequator a b bis z laufen sie entgegengesetzt. Man sagt jetzt, die erste Strecke befinde sich in der positiven Phase des Elektrotonus, die zweite Strecke in der negativen.

Soviel über das qualitative Verhalten des elektrotonischen Zustandes. Was das quantitative betrifft, so könnte man sich zunächst vorstellen die elektrischen Erscheinungen seien jetzt verstärkt, da man zweierlei Ströme im Protoplasma hat, allein dem ist nicht so. Hat man nämlich an das Protoplasmastück, so lange es im peripolaren Zustand sich befindet, die Elektroden eines Stromprüfers angelegt, so zeigt die Nadel im Multiplikatorkreis in dem Augenblick, in welchem das Protoplasma in den Elektrotonus übergeht, eine negative Schwankung, zum Beweis, dass die Gesamtstärke der beiden Ströme im Protoplasma geringer ist als die des müssigen Nervenstroms allein. Wir werden später sehen, dass dieser Abnahme der Stromstärke im Elektrotonus eine Kräfteumwandlung d. h. eine innere Arbeit entspricht.

## § 135.

Eine weitere Eigenthümlichkeit des elektrotonischen Zustandes ist, dass auch abgesehen von der verschiedenen Richtung der Ströme in den zwei Hälften des Protoplaststückes, der elektromotorische Zustand des Protoplastas an den beiden Berührungspunkten, an welchen der polarisirende, den Elektrotonusstrom erzeugende constante Strom einwirkt, nicht gleich ist.

An der negativen Elektrode des polarisirenden Stromes (der Kathode) wird die Erregbarkeit des Nerven, d. h. die Leichtigkeit, mit welcher er aus dem peripolaren Zustand in den elektrotonischen übergeht, erhöht und die Erregbarkeit nimmt nach Entfernung des polarisirenden Stromes zuerst ab (negative Modification), dann zu, bis er in eine positive Modification übergeht, die erst allmählich in den ursprünglichen Zustand abklingt. Diesen Zustand nennt man *Katelectrotonus*.

Umgekehrt: An der positiven Elektrode (der Anode) wird die Erregbarkeit vermindert und nach Beseitigung des polarisirenden Stromes steigt sie (positive Modifikation), um allmählich in den vorhergehenden Zustand zurückzukehren. Dieser Zustand heisst *Anelectrotonus*.

Diese beiden Zustände sind an dem von dem betreffenden Elektroden berührten Punkte am stärksten ausgebildet und ihre Stärke nimmt von hier aus nach beiden Richtungen hin, d. h. sowohl gegen die andere Elektrode hin (intrapolare Strecke), als auch, sofern man die Elektroden nicht an den Enden des Nerven, sondern auf beliebige Punkte des Verlaufs aufgesetzt hat, nach der entgegengesetzten Seite, also auf der extrapolaren Strecke allmählich ab.

Bezüglich der intrapolaren Strecke ist noch folgendes zu sagen: Da an der Anode die Erregbarkeit vermindert, an der Kathode erhöht ist, so muss auf ihr ein Punkt existiren, wo sie unverändert ist: Indifferenzpunkt. Dieser Punkt hat nun nicht in allen Fällen die gleiche Lage gegenüber den Berührungspunkten beider Elektroden: Bei schwachen Strömen liegt er näher an der Anode, d. h. die Strecke, auf welcher die Erregbarkeit erhöht ist (zwischen Kathode und Indifferenzpunkt) ist länger als die Strecke, auf welcher er vermindert ist (zwischen Indifferenzpunkt und Anode), woraus sich ergibt, dass die Erregbarkeit der ganzen intrapolaren Strecke zusammengenommen erhöht ist. Bei starken Strömen liegt der Indifferenzpunkt der Kathode näher, jetzt ist die Strecke mit gesteigerter Erregungsfähigkeit kürzer als die mit verminderter, also ist die Erreg-



barkeit der gesammten intrapolaren Strecke vermindert. Natürlich bei mittelstarker, wobei der Indifferenzpunkt in der Mitte liegt, ist die Summe der Erregbarkeitsstärken gleich, also dieselbe im ganzen gleichgeblieben.

### § 136.

Für die Erklärung des Elektrotonus hatte man eine Zeitlang nur die physikalische Theorie von Helmholtz. Nach ihr bestehen die peripolaren Elemente des Protoplasmas aus zwei mit ihren gleichnamigen Polen verbundenen dipolaren Elementen (Fig. 1 B.) Der Elektrotonusstrom entsteht nach dieser Theorie, wenn die beiden dipolaren Elemente ihre Stellung zu einander im Sinne der säulenartigen Polarisirung verändern, d. h. dass sie sich nicht mehr die gleichnamigen, sondern die ungleichnamigen Seiten zuwenden (Fig. 1 C). Denken wir uns das eine der dipolaren Elemente feststehend, so müsste das zweite zum Zweck der säulenartigen Polarisirung sich  $180^\circ$  um seine eigene Axe schwenken und die verschiedene Stärke, in welche der Elektrotonus auftreten kann, wäre dadurch erklärt, dass diese Drehung des einen dipolaren Elementes nicht stets das Maximum ( $180^\circ$ ) erreicht.

J. Ranke hat nun nachgewiesen, dass der Elektrotonus auch mit chemischen Veränderungen verläuft und durch chemische Einwirkungen eben so gut hervorgerufen werden kann, wie durch den constanten Strom, dass es sich hier wieder um den elektromotorischen Gegensatz der negativen Säuren und der positiven Alkalien handelt und dass sich daraus alle Erscheinungen erklären.

Legt man die Elektroden eines polarisirenden Stromes an, so zeigt derselbe nach Beseitigung der Elektroden an der Anlagerungsstelle der Anode eine saure Reaktion, an der der Kathode eine verstärkte alkalische Reaktion.

Macht man eine kurze Strecke des Nerven oberflächlich sauer reagirend, so sinkt hier die Erregbarkeit gerade so, wie wenn man die Anode angelegt hätte: Anelektrotonus. Macht man eine kleine Strecke durch Kali oberflächlich alkalisch, so steigt die Erregbarkeit, als hätte man Kathode angelegt: Katelektrotonus.

Auch die negative Schwankung im abgeleiteten Strom erklärt sich, weil durch Versuche Ranke's festgestellt ist, dass Tränkung des Protoplasmas mit Säuren sowohl als mit Alkalien den Nervenstrom vermindert oder ganz aufhebt.

Endlich erklären sich hieraus die oben erwähnten positiven

und negativen Modifikationen der Erregbarkeit nach Entfernung der Elektroden des polarisirenden Stroms: So lange der Strom geschlossen ist, liegen die Produkte der Elektrolyse (Säure und Alkali) oberflächlich; nach Entfernung der Elektroden dringen sie in die Tiefe und rufen die Modifikationen hervor.

### § 137.

Die bisher an Muskel und Nerv angestellten Versuche haben nun ergaben, dass die rhythmisch auftretenden Thätigkeitsercheinungen des Protoplasmas, die sich als mechanische Bewegungen, Wärmebewegungen (Lichtbewegungen) und chemische Zersetzungen äussern, in dem Augenblick auftreten, in welchem das Protoplasma aus dem peripolar-elektrischen in den elektrotischen (oder einen ihm sehr ähnlichen) übergeht. Weiter haben sie ergeben, dass die Fähigkeit des Protoplasmas, diesen Wechsel des elektrischen Verhaltens vorzunehmen, in genauem Verhältniss zu seiner Erregbarkeit steht, und dass alle Reize, welche eine Erregung verursachen, auch diesen Wechsel des elektrischen Verhaltens hervorrufen. Demnach ist die Erregbarkeit offenbar nichts anderes als die Fähigkeit zu diesem Wechsel und das Wesentliche des Erregungsvorganges ist eben dieser Wechsel des elektrischen Verhaltens.

Dass dem so ist, lehrt am besten die Vergleichung von Muskel und Nerv. Der Unterschied zwischen beiden besteht darin, dass die Erregung sich im Nerven in gar nichts anderem äussert, als in der negativen Schwankung des Müssigkeitsstromes, während im Muskel derselbe von einer mechanischen Bewegung, der sogenannten Zuckung, begleitet ist. Die weitere Thatsache, dass die Erregung im Nerven, wo sie von keiner Zuckung begleitet ist, rascher geleitet wird als im Muskel, wo die Zuckung hinzukommt, beweist, dass die Zuckung das Ergebniss einer Hemmung des elektrischen Vorgangs ist, also die dabei entfalteten Effekte elektrodynamische sind. Wir werden auf diesen Umstand bei der Lehre von der Kontraktilität zurückkommen. Hier handelt es sich nur darum, zu constatiren, dass das grundwesentlichste des Erregungsvorgangs, von dem die Erklärung aller Erregungsformen ausgehen muss, der Wechsel des elektrischen Verhaltens ist.

### § 138.

Um noch einige Eigenthümlichkeiten des elektrischen Ver-

haltens kennen zu lernen, muss noch auf folgende Erscheinung hingewiesen werden. Experimentirt man mit dem constanten elektrischen Strome an einem lebenden Nervenmuskelpräparat, d. h. an einem Nerven, der mit seinem Muskel noch in Verbindung steht oder einem Muskel nur anliegt, so überzeugt man sich, dass der Muskel nicht bloß bei der Schliessung des constanten Stroms, sondern auch bei der Oeffnung desselben und ebenso bei jeder Dichtigkeitsschwankung des Stromes zuckt.

Durch Pflüger ist die Sache noch genauer dahin präzisirt worden: Erregung tritt ein, wenn in einer Nervenstrecke Katelektrotonus entsteht oder zunimmt, oder Anelektrotonus verschwindet oder abnimmt (Pflügers Zuckungsgesetz).

Aus dem Umstand, dass im Anelektrotonus die Erregbarkeit herabgemindert, im Katelektrotonus erhöht ist, was für letztere den Werth hat, dass er als stärkerer Reiz wirkt, d. h. letzterer ein stärkerer Reiz ist, als ersterer; aus dem weitem Umstand, dass zu geringe Reizstärken nicht mehr wirken und zu starke die Erregungsfähigkeit für einige Zeit vollständig vernichten und dass zweierlei Versuchsanordnungen an einem Nervenmuskelpräparat (absteigender, also in der Richtung gegen den Muskel fließender Strom, und aufsteigender), möglich sind, ergeben sich für den Eintritt der Zuckung resp. Erregung folgende Fälle: 1) Ist der Strom schwach, so entsteht nur bei der Schliessung eine Zuckung und zwar bei auf- und absteigendem Strom, d. h. es ist nur der bloß bei der Schliessung wirkende Katelektrotonus noch im Stande eine Zuckung zu bewirken, der nur bei der Oeffnung wirksame Anelektrotonus dagegen ist hierzu zu schwach; 2) ist der Strom mittelstark, so entsteht bei beiden Stromesrichtungen Oeffnungs- und Schliessungszuckung; 3) ist der Strom stark, so entsteht beim aufsteigenden Strom nur Oeffnungszuckung, beim absteigenden nur Schliessungszuckung, weil an der Anode die Erregbarkeit so vermindert ist, dass die vom Katelektrotonus ausgehende Erregung nicht durchdringt.

### § 139.

J. Ranke stellt nun folgende Ansicht über den Zusammenhang der elektrischen Eigenschaften des Protoplasmas mit seiner Erregbarkeit auf (S. 677 seines Handbuches).

Da beim Elektrotonus in der katelektrotonischen Strecke die Erregbarkeit erhöht und der ableitbare Strom vermindert, in der anelektrotonischen Strecke die Erregbarkeit vermindert und der Nervenstrom verstärkt ist, so stehen Erregbarkeit und

Stärke des Müssigkeitsstromes in umgekehrtem Verhältniss, d. h. der Müssigkeitsstrom, den wir im müssigen Muskel und Nerv kennen lernten, ist, wenn wir die Erregung als Bewegung auffassen, eine Bewegungshemmung. Soll also Erregung eintreten, so muss der Müssigkeitsstrom abgeschwächt werden. Daher erklärt sich jetzt die von v. Bezold und Bernstein gefundene Thatsache, dass die in der negativen Schwankung des stromprüfenden Apparates erkennbare Abschwächung des Müssigkeitsstroms nicht mit der Zuckung zusammenfällt, sondern ihr vorausgeht, d. h. in die schon früher besprochene Zeit der latenten Reizung fällt.

Weiter erklärt sich daraus die Thatsache, dass alle Einflüsse, welche den Müssigkeitsstrom in seiner Energie mindern, wie z. B. höherer Wassergehalt des Protoplasmas, umfänglichere saure Reaktion, kurz alle die Einflüsse, welche in ihrer Steigerung das Absterben des Protoplasmas zur Folge haben, oder anders gesagt, alle Einflüsse, welche die Lebensenergie des Protoplasmas schwächen, die Erregbarkeit steigern. Daraus erklärt sich z. B. die Thatsache, dass unmittelbar vor dem Absterben die Erregbarkeit gesteigert ist, dass sie bei kranken und geschwächten Personen gesteigert ist, so dass schon geringe Reize bei ihnen die heftigsten Krämpfe hervorrufen können. Diesen Gründen J. Ranke's möchte ich noch den weiteren Umstand hinzufügen, dass lebendiges Protoplasma die Elektrizität schlechter leitet als totes, ein Beweis, dass der dem lebendigen Protoplasma zukommende Müssigkeitsstrom die Bedeutung einer Hemmung hat.

Weiter ist noch hervorzuheben, der genannte Strom ist ein müssiger, d. h. keine Arbeit nach aussen vollbringender, weil er aus zwei entgegengesetzten, also gegenseitig sich aufhebenden Strömen besteht. Ihm gegenüber können wir den elektrischen Vorgang der Erregung einen Thätigkeitsstrom nennen, weil derselbe eine nach einer bestimmten Richtung fortschreitende molekulare Bewegung ist.

## 10. Der Kraftwechsel des thierischen Protoplasmas.

### d) Die thierische Contraktilität.

#### § 140.

Alles undifferenzirte Protoplasma und von den differenzirten Protoplasmaarten alle mit einziger Ausnahme des Nerven sind

im Stande, unter Einwirkung der Reize, mechanische Bewegungen auszuführen, eine Fähigkeit, welche man die thierische *Contractilität* nennt. Früher schrieb man diese Eigenschaft nur einer einzigen Protoplasmaart, dem Muskel zu, der allerdings diese Fähigkeit in ganz besonders hohem Masse nach Raum, Zeit und Lastbewegung besitzt, während man jetzt dieselbe als elementare Eigenschaft des Protoplasmas kennen gelernt hat, die z. B. dem Keimprotoplasma allgemein zukommt und auf dem Wege der Anpassung einerseits zu hoher Vollkommenheit (Muskel) entwickelt, andererseits (im Nerv) zu Gunsten einer schnelleren Leitung des elektrischen Bewegungsvorgangs verloren gehen kann.

### § 141.

Die *Contractilitätserscheinungen* sind mehrfacher Art:

1) Aeussern sie sich als *Contour- und Durchmesserveränderungen* des ganzen Protoplasmastückes, und zwar so, dass gewisse Durchmesser sich vergrössern, während andere sich vermindern, wodurch natürlich die *Conturen* sich ändern.

2) Finden — wahrscheinlich überall — *Volumsänderungen* statt, die manchmal sehr erheblich sind und sich daraus ergeben, dass bei der Zusammenziehung unter *Volumsabnahme* Portionen der *Quellungsflüssigkeit* ausgepresst, bei der Erschlaffung unter *Volumszunahme* neue Mengen aus dem umspülenden Medium aufgenommen werden.

3) Sind die *Contraktionserscheinungen* mit *Verschiebungen* oder *Formveränderungen* der sichtbaren Strukturelemente des Protoplasmas verbunden. Bei den starkwasserhaltigen, dünnflüssigen, nicht oder wenig differenzirten Protoplasmaarten lehrt die sichtbare Lageveränderung der Protoplasmakörner, dass *Strömungsvorgänge* hiebei stattfinden, die man als *Saftcirculation* bezeichnet hat. Bei dem wasserärmeren kompakteren Protoplasma der quergestreiften Muskeln sieht man keine fortschreitende Bewegung der prismatischen Protoplasmakörner, sondern eine *Formveränderung*, die im Stadium der Erschlaffung wieder rückgängig wird.

4) Ist wenigstens für den quergestreiften Muskel nachgewiesen, dass die *Contraktion* mit einer *Abnahme der Elasticität* verbunden ist: derselbe ist im contrahirten Zustand *dehnbarer* geworden.

### § 142.

Wie schon § 124—126 gesagt wurde, sind die *Contraktionserschei-*

nungen nicht bei allen Protoplasmaarten ganz gleich, sondern sie unterscheiden sich in quantitativer und qualitativer Hinsicht. In letzterer kann man von drei Hauptformen sprechen:

1) Die primäre Contraktilität, weil dem undifferenzierten Protoplasma zukommend, ist die Form, welche die amöboide Bewegung erzeugt. Diese wird so genannt, weil man sie zuerst bei den Amöben (einzelligen Wasserthieren, siehe Bd. I Fig. 16 u. 17) studirt hat. In Bezug auf die Durchmesseränderungen unterscheidet sie sich von der tertiären dadurch, dass jeder beliebige Durchmesser, und mehrere zugleich, sich verändern können. Ein zweiter und zwar der auffälligste Unterschied ist, dass dieses Protoplasma zweierlei Contraktionszustände zeigt: einen allgemeinen und einen partiellen.

Bei absoluter Ruhe nimmt das amöboide Protoplasma ungefähr Kuchengestalt an, d. h. es verhält sich wie ein von der Schwerkraft abgeplatteter Tropfen einer zähflüssigen Substanz. Die allgemeine Contraktion, wie sie durch stärkere Reize hervorgerufen wird, besteht in einem allseitigen Kuglungsbestreben unter mehr oder weniger deutlicher Volumsabnahme, das langsam auftritt, ziemlich lange anhält und langsam wieder verschwindet. Die partiellen Contraktionen, als deren Veranlassung wir wohl schwache und deshalb nur gewisse Parthien treffende Reize ansehen müssen, äussern sich in dem Auftreten und Wiederverschwinden von beliebig vielen, nach Form und Grösse wechselnden Protoplasmafortsätzen, die man Pseudopodien, Scheinfüsse oder Wurzelfüsse nennt (siehe Bd. I Fig. 16 u. 17). Diese Erscheinung ist von den in Nr. 3 des vorigen Paragraphen genannten Strömungsvorgängen im Protoplasma begleitet und zwar in der Art, dass solche Strömungen in die Protoplasmafortsätze hineingehen, an deren Spitze umbiegen und wieder rückläufig werden, kurz dass es sich um Strömungskreise handelt, die schlingenartig in den Protoplasmafortsätzen hinlaufen. Man erklärt sich das Auftreten dieser Fortsätze durch partielle ringförmige Contraktionen, wodurch die im Centrum des Ringes liegende Protoplasmapartie hügelartig emporgehoben und der Hügel durch eine, allmählich von der Basis zur Spitze fortschreitende Contraktionswelle zu einer grösseren Länge ausgepresst wird. Sobald ein stärkerer Reiz allgemeine Contraktion veranlasst, werden alle Fortsätze wieder eingezogen.

Die primäre Contraktilität ist an eine bestimmte Beschaffenheit des Protoplasmas gebunden, die man kurzweg amöboid nennen kann. Im einzelnen setzt sie sich zusammen 1) aus einem höheren Grad von Wassergehalt und daraus sich ergebender grös-

serer Duktilität 2) aus einer bestimmten Struktur, die in der Lagerung der sichtbaren Protoplasmakörner zum Ausdruck kommt: In allen amöboiden Protoplasma sind die Körner regellos zerstreut im Gegensatz zu der regelmässigen Anordnung in den Protoplasmaarten mit hochentwickelter Kontraktilität.

In quantitativer Beziehung ist das eigenthümliche der primären Kontraktilität 1) die grosse Latenzdauer der Reizung 2) die extreme Langsamkeit der Bewegungsvorgänge, die selbst bei starken Vergrösserungen noch nicht den Eindruck der Bewegung macht.

Die amöboide Befähigung des Protoplasmas ist einer bedeutenden Differenzirung fähig: Als hochamöboid bezeichnet man sie, wenn die Fortsätze sehr lang, fein und verästelt sich entwickeln können, als schwachamöboid, wenn dieselben kurz, stumpf und unverästelt sind. Eine der Ursachen dieses Unterschiedes scheint der Wassergehalt zu sein; hochamöboides Protoplasma ist offenbar wasserhaltiger als schwachamöboides, doch fehlen hierüber noch exakte Analysen. Ist diese Vermuthung richtig, so wäre die Hemmung der amöboiden Bewegung in der Strengflüssigkeit des Protoplasmas zu suchen. Ausserdem kommen noch folgende andere hemmende Momente in Betracht,

1) Schwachamöboides Protoplasma unterscheidet sich von hochamöboidem öfters durch bedeutendere Grösse und Zahl der Protoplasmakörner. Dies ist z. B. charakteristisch für das in der Regel schwachamöboide Eiprotoplasma, dessen Dotterkörner und Fettkugeln wir deshalb wohl als hemmendes Material betrachten dürfen und namentlich auch deshalb, weil wir sehen, dass die amöboiden Bewegungen in der an solchen Einlagerungen ärmeren Dotterrinde entschieden lebhafter sind. Es ist auch einleuchtend, dass die Verschiebung der Körner um so schwieriger werden muss, je grösser und je zahlreicher sie sind.

2) Wie schon § 124 angeführt wurde, müssen wir als eine weitere Hemmung für die amöboiden Bewegungen den Zellkern betrachten und zwar einfach deshalb, weil das Zellenprotoplasma die amöboiden Bewegungen nie in so excessivem Masse zeigt, wie das undifferenzirte Protoplasma. Der Einfluss des Zellkerns ist jedoch nicht bloss ein quantitativ beschränkender, sondern auch qualitativ bestimmender, indem er veranlasst, dass die Masseverschiebungen mehr in der Richtung des Radius erfolgen.

3) Zuletzt ist noch zu sagen: Wenn amöboides Protoplasma in starre Zellmembranen eingeschlossen ist, so kann sich die amöboide Kontraktion nicht in der Entwicklung von Wurzelfüssen

äussern, sondern nur als kreisende Massenverschiebung, die man Saftcirkulation nennt.

### § 142.

Als sekundäre Contraktilitätsform bezeichne ich die Flimmerungscontraktilität, die sich an eigenartigen bleibenden d. h. nicht wie die Wurzelfüße und Höcker des amöboiden Protoplasmas wieder einziehbarer Protoplasmafortsätzen zeigt. Man unterscheidet zweierlei solcher Fortsätze, Geisseln (Flagellum), Flimmerhaare (Cilien), und spricht von Geisselbewegung und Flimmerbewegung. Als sekundär bezeichne ich diese Contraktionsform, weil sie ontogenetisch und phylogenetisch später auftritt als die amöboide Form. Sie fehlt dem gänzlich indifferenten Protoplasma der niedersten Organismen, sowie dem Keimprotoplasma der Eier, das nur primäre Contraktilität besitzt, sondern tritt erst, bei dem, zu einer Zelle gewordenen (nucleogen differenzirten) Protoplasma auf, gehört also einer höheren Differenzierungsstufe des Protoplasmas an, welche ich die flagellogene und ciliogene Differenzierungsstufe nenne. Ueber die für diese Stufe charakteristische chemisch-physikalische Protoplasmaabeschaflenheit liegen keine exakten Untersuchungen vor und ich muss mich auf die Andeutung beschränken, dass im allgemeinen der Wassergehalt dieser Differenzierungsstufe geringer, das Protoplasma also strengflüssiger zu sein scheint, als auf der amöboiden Differenzierungsstufe.

Was das Verhalten von flagellogener und ciliogener Differenzierungsstufe betrifft, so möchte ich aus comparativen Erwägungen die erstere für die niedrigere Stufe halten.

Mit der amöboiden Bewegung hat die Geissel- und Flimmerbewegung das gemein, dass sie eine elementare, d. h. von sociologischen Einflüssen unabhängige Bewegungsform des Protoplasmas ist. Man trifft sie deshalb bei solitärlebenden Zellen so gut, wie bei solchen, die in geselligem Verband leben und bei den letztern dauert sie auch nach der Loslösung aus der Gemeinschaft der übrigen Zellen noch ziemlich lange fort, insofern die allgemeinen Lebensbedingungen für das Protoplasma noch vorhanden sind. Auffallend verschieden ist dagegen die Geissel- und Flimmerbewegung dadurch von der amöboiden, dass sie ausserordentlich viel rascher, bei den Cilien meist so rasch ist, dass man deren Conturen nicht festhalten kann. Eine weitere Uebereinstimmung dieser Contraktilitätsform mit der amöboiden ist, dass man ebenfalls zwischen einer allgemeinen anhaltenden Contraktion



und den partiellen rhythmischen Kontraktionen der Fortsätze zu unterscheiden hat. Die allgemeine anhaltende Kontraktion ist aber hier auf die Hauptmasse des Protoplasmas beschränkt und pflanzt sich auf die Flimmerhaare wohl nur in der Weise fort, dass sie den Rhythmus derselben beeinflusst.

Die Bewegung der langen Geisseln, deren an einer Zelle meist nur eine einzige, selten einige wenige vorkommen, ist schlängelnd peitschenartig und erfolgt, ohne dass dabei das Protoplaststück, an welchem die Geissel sitzt, eigene Formveränderungen oder Verschiebungen seiner Strukturtheile zeigen würde. Ferner ist Thatsache, dass die Bewegung der Geissel auch noch erfolgen kann, wenn dieselbe von der Zelle, an der sie sass, abgetrennt ist, ein Beweis, dass die Bewegung eine aktive und keine passive ist. Bei den Geisselzellen der Spongien hat Häckel ein Einziehen der Wimpergeisseln und amöboide Bewegungen der Zelle selbst beobachtet, so dass dieses Protoplasma eine Zwischenstufe zwischen amöboidem und flagellogenem Protoplasma wäre.

Die Flimmerhaare sind im allgemeinen viel kürzer als die Geisseln und ihre Bewegungen bestehen in abwechselndem Niederbiegen gegen die Haftfläche und wieder Aufrichten, Schwingungen, die ungefähr 12 mal in der Sekunde erfolgen. Als Ursache nimmt man einseitige Kontraktionen an, die nach Engelmann mit einer Geschwindigkeit von 0.24 Mm. in der Sekunde über das Haar hinlaufen, und von rascher Erschlaffung gefolgt sind. Die Erschlaffungsdauer ist übrigens wie das auch bei andern Kontraktilitätsformen der Fall ist, grösser als die Dauer der Kontraktion. Starke Reize sistiren diese Schwingungen, indem sie allgemeine anhaltende Kontraktion herbeiführen, schwächere Reize verstärken die Lebhaftigkeit der Flimmerung, wobei aber eine ziemlich lange, bis zu 5 Sekunden gehende Latenzdauer beobachtet wird. Im übrigen dauert die Flimmerung automatisch fort, sofern sie nicht, was bei manchen Thieren beobachtet worden ist, dem regulirenden Einfluss von hemmenden Nervenerregungen unterworfen ist.

Eine eigenthümliche, nur bei niederen Thieren beobachtete Modifikation des Flimmerphänomens sind die Flimmerblättchen oder undulirenden Membranen. Man stellt sich ihre Bewegung am besten vor, wenn man annimmt, dass sie durch seitliche Verlöthung einer Reihe von Flimmerhaaren entstanden sind, welche sich nicht gleichzeitig bewegen, sondern eins nach dem andern, so dass eine Beugungswelle von einem Ende der Membran bis zur andern hinläuft.

## § 143.

Die tertiäre Kontraktilität, welche ich die Zuckungs-  
kontraktilität nennen möchte und die wir bei den Muskelzellen  
finden, unterscheidet sich von den zwei niedrigeren Formen in  
folgender Weise:

1) Die Bewegungsrichtung ist polarisirt, d. h. bei der Con-  
traktion verkürzt sich stets nur ein bestimmter Durchmesser,  
und zwar der Längsdurchmesser der Zelle, während die andern  
sich vergrößern.

2) Die Kontraktion ist (fast) immer eine totale wie bei dem  
Tetanus des amöboiden Protoplasmas. Partielle Kontraktionen,  
wie sie für die amöboide und flimmernde Bewegung charak-  
teristisch sind, kommen hier nicht vor; man hat nur insofern  
partielle, aber dann nicht rhythmisch unterbrochene (idiomusculäre)  
Kontraktion beobachtet, wenn durch stärkere Ermüdungsgrade die  
Reizung auf die direkt getroffene Stelle sich beschränkt, weil sie  
an der Fortleitung gehemmt wird. Unter normalen Verhältnissen  
pflanzt sich die Kontraktion stets über das ganze Protoplasmastück  
fort, ein allseitiges Kuglungsbestreben derselben hervorrufend, worauf  
nach einiger Zeit, jedoch nur unter Einwirkung von dehnenden  
Einflüssen, die allerdings nur sehr schwach zu sein brauchen, eine  
Wiederausdehnung des Längsdurchmessers erfolgt. Wir nennen  
diese Art von Bewegung eine Zuckung.

3) Mit dem Wegfall der partiellen rhythmischen Kontraktionen  
fällt auch das automatische unmüssige Element fort: Das Muskel-  
protoplasma bewegt sich nur auf einen bestimmten Reiz und geht  
ohne diesen müßig. Unter normalen Verhältnissen ist der Reiz  
nur sociologischer Natur, wie denn überhaupt die Zuckungskontraktili-  
tät nur bei social lebendem Protoplasma vorkommt, also ein Produkt  
ontogenetischer Anpassung ist, wovon später.

## § 144.

Die Zuckung ist an gewisse Zeitverhältnisse gebunden und  
erfolgt mit einer gewissen nicht unbedeutenden Kraft. Die Be-  
fähigkeit hierzu ist die Zuckungsfähigkeit. Von ihr giebt  
es zwei quantitativ verschiedene Grade.

Die primäre Zuckungsfähigkeit ist die der sogenann-  
ten glatten oder sekundären Muskelzellen (siehe Bd. I. § 45),  
die sekundäre Form zeigt uns die quergestreifte Muskel-  
faser. Der Unterschied ist folgender: Die Dauer der latenten  
Reizung beträgt bei der sekundären Zuckungsfähigkeit nur etwa  
0,01 Sekunde, bei der primären ist sie mehr als das hundertfache  
davon. Dieser Unterschied in der Schnelligkeit erstreckt sich

auch auf den Verlauf der Zuckung selbst: Während beim quergestreiften Muskel die Zuckung in etwa 0,8 Sekunden abgelaufen ist, braucht sie bei der glatten um ein vielfaches mehr. Qualitativ zeigt übrigens die Zuckung bei beiden Muskelarten dasselbe Verhalten: Die Verkürzung erreicht in einer bestimmten Zeit ein Maximum und darnach dehnt sich das Protoplasma beträchtlich langsamer wieder auf seine ursprüngliche Länge. Die beiden Zeitabschnitte der Zusammenziehung und Erschlaffung verhalten sich ungefähr wie 7 : 31.

Der Ablauf der Zuckung wird durch Kälte und Ermüdung verlangsamt, durch den Prozess der Uebung sonder Zweifel beschleunigt, worüber jedoch noch genaue Untersuchungen anzustellen sind.

Wenn, wie das die Regel, der Zuckungsreiz eine bestimmte Stelle des Muskelfadens getroffen hat, so schreitet die Formveränderung, auf welcher die Zuckung beruht mit einer bestimmten Geschwindigkeit, einer Welle gleich, über den Faden hin (Zuckungswelle). Beim quergestreiften Muskel hat man für sie eine Sekundengeschwindigkeit von 1—3 Meter gefunden und konstatiert, dass die Einfüsse, welche den Ablauf der Zuckung verlangsamen, auch die fortschreitende Bewegung derselben hemmen. Bei primärer Zuckungsfähigkeit ist ein solches Fortschreiten nicht beobachtet.

#### § 145.

Es ist begreiflich, dass die mit der Zuckung gegebene Verkürzung des Protoplaststückes eine mechanische Arbeit leisten wird, sobald die beiden Enden des sich verkürzenden Durchmessers so fixirt sind, dass die Verkürzung nur nach Ueberwindung eines Widerstandes eintreten kann. Denkt man sich diesen Widerstand als ein an den senkrecht aufgehängten Muskelfaden befestigtes Gewicht, so setzt sich die Arbeit aus der Hubhöhe und der Grösse des gehobenen Gewichtes zusammen. Die Hubhöhe ist von zwei Faktoren abhängig: 1) Von der prozentisch auszudrückenden Verkürzung des Muskelfadens: Diese kann alle möglichen Grade annehmen bis zu einem Maximum, das man bis jetzt bei sekundärer Zuckungsfähigkeit = 65—85% der Länge des ruhenden Muskels gefunden hat; innerhalb dieser Grenzen hängt der Verkürzungsgrad von der Stärke des Reizes ab. 2) Von der Länge des Muskelfadens: Je länger derselbe, desto höher kann der Hub erfolgen. 3) Von seiner Elastizität, über die sogleich näheres gesagt werden soll.

Der zweite Faktor der Arbeit, die Grösse des gehobenen Ge-

wichtiges, ist abhängig 1) vom Querschnitt: je grösser dieser, desto hubfähiger ist der Muskel, 2) von der Grösse seiner Elastizität, d. h. je dehnbarer der Muskel ist, desto geringer die Last, die er zu heben vermag (und um so geringer die Hubhöhe.)

### § 146.

Die elastischen Eigenschaften des Muskelprotoplasmas sind von grösstem Einfluss auf das Mass der Arbeitsleistung. Die Muskelfäden haben eine sehr vollkommene Elastizität, d. h. sie ziehen sich nach Dehnung vollständig wieder auf ihre natürliche Länge zusammen. Ihre Elastizität ist aber sehr gering, d. h. sie sind sehr dehnbar. Die Dehnung erfolgt durch Belastung nicht gleichmässig: Je stärker die Dehnung bereits eingetreten ist, desto grösseren Widerstand leistet der Muskel einer weiteren Dehnung bis zu einem bestimmten Maximum, bei welchem weitere Belastung keine Dehnung, sondern eine Zerreissung zur Folge hat.

Die Dehnungsfähigkeit ist nicht bei allen Muskelarten und unter allen Verhältnissen gleich, worüber allerdings noch genauere Untersuchungen fehlen. Aus der Thatsache, dass die Übung einerseits die Dehnungsfähigkeit des Muskels vermindert und andererseits den Wassergehalt desselben herabsetzt, darf geschlossen werden, dass die Dehnungsfähigkeit von dem Wassergehalt abhängt und somit alle Einflüsse, welche denselben vermehren, die Arbeitsfähigkeit herabsetzen und umgekehrt. Eine ähnliche Rolle spielt offenbar das Fett, durch dessen Anwesenheit die Dehnbarkeit des Muskels derart verändert wird, dass er sich leichter dehnt und bei geringerer Belastung zerreisst: Genaue Untersuchungen hierüber liegen zwar nicht vor, allein dass es so sein muss, lehren schon die Erscheinungen an gekochtem Muskelfleisch.

Daraus ergibt sich, dass die Tragkraft des Muskels von seinem Gehalt an Albuminaten (und Albuminoiden, aus welchen das Sarcolemma besteht) abhängig ist, womit es übereinstimmt, dass die Arbeitsfähigkeit eines Thierkörpers in geradem Verhältniss zu seinem Eiweissreichthum steht.

### § 147.

Für die durch die Zuckung geleistete Arbeit muss ferner darauf hingewiesen werden, dass die molekulare Veränderung, die der Zuckung zu Grunde liegt, die Tragfähigkeit des Muskels schwächt. Ihre mechanische Wirkung beruht also nur darauf, dass der Muskel unter ihrem Einfluss mit elastischen

Kräften aus der langgestreckten Müssigkeitsform in die verkürzte Thätigkeitsform übergeht, und, wenn man diese Verkürzung hindert, er sich verhält, wie ein elastischer Körper, der um eben so viel gedehnt worden ist, als die Verkürzung betragen hätte. Dass der Zuckungsvorgang die Tragfähigkeit des Muskels vermindert, bedingt die Erscheinung bei der Ueberlastung: Wenn man an den müssigen Muskel ein Gewicht hängt, welches er nicht zu heben vermag, so verlängert er sich in dem Moment der Zuckung. Darauf beruht auch zum Theil die Erscheinung der Ermüdung: Jede Zuckung vermindert die Tragfähigkeit des Muskels, so dass diese successive abnimmt und mit der Zeit für jedes, selbst das kleinste Gewicht der Augenblick eintritt, in welchem dasselbe die Erscheinung der Ueberlastung, d. h. eine Dehnung des Muskels hervorruft.

#### § 148.

Eine weitere Erscheinung bei der Zuckungscontractilität wird in dem Falle des schon § 122 geschilderten Tetanus hervorgerufen. Dieser wird erzeugt, wenn die einzelnen Zuckungen in Folge entsprechend rascher Aufeinanderfolge der Reizstösse so schnell sich folgen, dass der Muskel zwischen den einzelnen Zuckungen keine Zeit hat, sich wieder auszudehnen. In diesem Fall summiren sich zunächst die Verkürzungseffekte der einzelnen Zuckungen bis zu einem unüberschreitbaren Maximum, in welchem der Muskel verharrt, so lange die Reizung fort dauert, aber natürlich mit der durch die allmähliche Ermüdung gegebenen Einschränkung. Dieser Zustand ist jedoch nicht der völliger Ruhe, was sich daraus ergibt, dass man ein Geräusch (Muskelgeräusch) hört, dessen Tonhöhe, wie Helmholtz nachgewiesen hat, mit der Zahl der elementaren Zuckungen, aus denen sich der Tetanus zusammensetzt, übereinstimmt. Bei dem vom Willen erzeugten Tetanus der menschlichen Kaumuskel, den jeder an sich selbst nach Schliessung der Ohren beobachten kann, hat nach Helmholtz der Muskelton 19,5 Schwingungen in der Sekunde. Mittelst eines Inductionsapparats lässt sich die Höhe dieses Tones durch die Zahl der Unterbrechungen bis zu 1200 Schwingungen in der Sekunde steigern, wird aber von da ab unbestimmbar.

#### § 149.

Die eben beschriebene Zuckungscontractilität ist abhängig von einer bestimmten Beschaffenheit des Protoplasmas. Als diese ist offenbar einmal ein geringerer Grad von Wassergehalt, als er bei amöboider und Flimmerungscontractilität nöthig ist, zu bezeich-

nen, und der Unterschied zwischen primärer und sekundärer Zuckungsfähigkeit scheint gleichfalls eine Differenz im Wassergehalt vorauszusetzen.

Ferner ist sie an eine bestimmte Struktur des Protoplasmas gebunden. Diese kann allerdings zunächst nur negativ bestimmt werden als Abwesenheit von ungeordneten Protoplasmakörnern. Positiv besteht ein grosser Strukturunterschied zwischen den glatten Muskelfasern mit primärer Zuckungsfähigkeit und der quergestreiften mit sekundärer. In den ersteren sieht man gar keine weitere Struktur als die Differenzierung des Protoplasmas in eine homogene Rindensubstanz und einen Kern, und die Zuckung ist hier vielleicht nur auf eine Aenderung der elektromotorischen Beziehung zwischen Kern und Rindensubstanz zurückzuführen. Für diese Auffassung spricht die Thatsache, dass der die Erregung zuleitende Nervenfasern nach den Angaben mehrerer Forscher in dem Kern endigt (siehe Bd. I. pag. 156 Fig. 79). Man kann sich denken, dass die durch den Reiz erzeugte chemische Veränderung der Kernsubstanz (Säurebildung?) durch Vermehrung des elektrischen Anziehungsverhältnisses zwischen Kernsubstanz und Rindensubstanz das Kugelungsbestreben hervorruft.

Bei dem quergestreiften Muskelprotoplasma ist die Bd. I § 45 beschriebene Struktur die Grundlage der Zuckungsfähigkeit. Das Wesentlichste derselben scheint der chemische und damit auch elektrische Gegensatz zwischen der das Licht einfach brechenden Grundsubstanz und den prismatischen doppelbrechenden Körpern, den Disdiaklassen zu sein. Die Zwischensubstanz spielt hier die Rolle des Kerns bei der glatten Muskelfaser insofern als der Reiz sie primär trifft und ihre chemische und physikalische Zusammensetzung ändert, da ein direkter Zusammenhang der Nerven mit den Disdiaklassen nicht nachgewiesen, auch im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, und weil sich die Zwischensubstanz gegen Carmin gerade so verhält wie der Zellkern der glatten Muskelfaser und der Axencylinder in der Nervenfaser: sie färbt sich stärker als die Disdiaklasten, ist also Säurebildungsheerd.

### § 150.

Was das Motiv der Formveränderung bei der Zuckung der quergestreiften Faser betrifft, so knüpft die Theorie von Hermann daran an, dass die Starre und die Zuckung in den wichtigsten Erscheinungen mit einander übereinstimmen und dass bei ersterer notorisch eine Albuminatgerinnung mit beteiligt ist. Er schreibt deshalb die Zuckung einer gelatinösen Gerinnung des Muskelfaserstoffes, des Myosin zu, wobei es sich aber nicht blos

um eine Aenderung des Aggregatzustandes, sondern auch eine chemische Zersetzung handle. Im ruhenden Muskelprotoplasma befinde sich ein gelöstes Albuminat, das ein Compositum aus Myosin und einem stickstofflosen Paarling sei (Hermann giebt ihr den Namen inogene, krafterzeugende, Substanz). In Folge der Erregung zersetze sich diese Substanz; der stickstofflose Paarling liefere Kohlensäure, Fleischmilchsäure, vielleicht Glycerinphosphorsäure, kurz die Zersetzungsprodukte, deren Entstehung bei dem Zuckungsvorgang nachgewiesen ist, das Myosin aber scheidet sich als gelatinöses Gerinsel ab, dem ein Kugelungsbestreben zukomme. Der Vorgang der Erschlaffung beruht nach demselben auf einer Wiederauflösung des Myosingerinsels, wobei dasselbe wieder zu inogener Substanz umgebildet werde. Diese Restitutionssynthese der inogenen Substanz soll vom Blut ausgehen.

Falls diese Theorie richtig ist, erfordert sie jedenfalls eine Ergänzung, da keine Zuckungstheorie die Struktur des Protoplasmas unberücksichtigt lassen darf; denn dass die Zuckung von der Struktur bedingt ist, erhellt daraus, dass die Zuckungsfähigkeit sofort gestört ist, wenn die Struktur sich ändert. Auch ist daran festzuhalten, dass das erschlaffende Moment nothwendig im Protoplasma selbst und nicht, wie Hermann behauptet, bloß in dem umspülenden Medium (dem Blut) zu suchen ist, denn auch der völlig blutleere Muskel zuckt und erschlafft. Für eine Zuckungstheorie denkt man deshalb wohl zuerst an den chemischen und den daraus sich ergebenden elektrischen Gegensatz zwischen der Grundsubstanz und den Disdiaklasten und nimmt vorläufig folgendes an: In der ersteren, die ohnedies der Säureheerd ist, ruft die Erregung unter Säurevermehrung eine Gerinnung hervor und die Disdiaklasten sind der Sitz einer Alkalescenz, welche die Säure wieder vermindert und dadurch die Lösung des Gerinsels herbeiführt. Dies wiederholt sich so lange, als die Alkalescenz der Disdiaklasten ausreicht, dann tritt völlige Ermüdung ein.

Hieraus folgt, dass die Disdiaklasten die Zuckungsmittelpunkte sind, d. h. dass der Zuckungsvorgang eine Contactwirkung zwischen ihnen und der sie concentrisch umgebenden, in Folge dessen gerinnenden Grundsubstanz ist. Die sichtbaren Veränderungen der Struktur, welche die Zuckung hervorruft und die darin bestehen, dass die Disdiaklastenreihen einander näher rücken und die Disdiaklasten selbst kürzer und breiter werden, also ein Kugelungsbestreben zeigen, widersprechen dieser Auffassung nicht, lassen aber natürlich die Frage unentschieden, ob diese Formveränderung eine aktive oder passive ist, d. h. ob die supponirte Gerinnung in ihnen oder in der sie umgebenden Grundsubstanz

erfolgt. Der Umstand übrigens, dass Säuren viel entschiedener gerinnend auf die Albuminate wirken, Alkalien mehr lösend, sowie dass das Myosin ein Säurealbuminat ist, sprechen eher dafür, dass der Gerinnungsvorgang seinen Sitz nicht in den Disdiaklasten, sondern in der Grundsubstanz hat.

### § 152.

Eine weitere Erörterung muss an die Thatsache anknüpfen, dass im quergestreiften Muskel die Disdiaklasten eine völlig regelmässige Lagerung haben (während in dem amöboiden Protoplasma die sichtbaren Körner völlig regellos zerstreut sind), sowie daran (vergl. § 137), dass die Zuckung eine Hemmung des Erregungsvorgangs ist. Wir müssen uns letztere als eine gradlinig sich fortpflanzende Bewegung denken; stellen sich einer solchen unregelmässig zerstreute Hindernisse entgegen, so muss Folgendes geschehen:

1) An den Widerständen wird der Erregungsvorgang die mannigfachsten Reflexionen und Richtungsänderungen erfahren, so dass er sich nach den verschiedensten Richtungen des Raumes bewegen wird; sind die Widerstände dagegen regelmässig gelagert, so dass nach bestimmten Richtungen durchlaufende freie Wege vorhanden sind, so wird der Erregungsvorgang, indem er diese freien Wege einschlägt, gradlinig fortschreiten. Offenbar hängt damit der Unterschied der regellosen, nach allen Richtungen des Raums und nach den verschiedensten Richtungen gleichzeitig erfolgenden partiellen Contraktionen des amöboiden Protoplasmas gegenüber der polarisirten, d. h. nur nach einer Richtung des Raumes erfolgenden Erregung in der tertiären Muskelfaser zusammen.

2) Wo die Widerstände unregelmässig liegen, muss die Verzögerung, die ein gradliniger Bewegungsvorgang erfährt, eine viel bedeutendere sein, als wo jene so regelmässig geordnet sind, dass zwischen ihnen gradlinige Bahnen, gleichsam Fahrgeleise offen stehen. Damit steht offenbar der grosse Unterschied in der Geschwindigkeit, der bezüglich der Fortpflanzung der Contraktion zwischen amöboidem Protoplasma und quergestreiftem besteht, in Zusammenhang.

3) Da jede Hemmung des Erregungsvorgangs auch eine Abschwächung desselben ist, so erklärt sich aus dem Unterschied in der Vertheilung der Widerstände auch die Thatsache, dass bei dem quergestreiften Protoplasma der Erregungsvorgang — den Fall der Ermüdung abgerechnet — stets ganz durchschlägt, d. h.



eine allgemeine Kontraktion hervorruft, während bei dem amöboiden Protoplasma nur stärkere Reize durchschlagen und allgemeine Kontraktion zur Folge haben, schwächere dagegen nur die partiellen Kontraktionen hervorrufen, die sich als Bildung von lokalen Protoplasmafortsätzen äussern.

### § 153.

An das vorstehende muss die Erörterung des Unterschieds zwischen kontraktilem und nicht kontraktilem Protoplasma angereicht werden. Es wurde schon früher gesagt, dass eine Protoplasmaart, die der Nerven, sich dadurch von allen unterscheidet, dass der Erregungsvorgang in ihm keine Kontraktionserscheinungen hervorruft. Ein weiterer wesentlicher Unterschied zwischen Muskel und Nerv besteht in der Geschwindigkeit, mit welcher der Erregungsvorgang in beiden vor sich geht: Beim Muskel beträgt dieselbe 1—3 Meter in der Sekunde, beim Nerv (und zwar beim motorischen) ist sie am Frosch zu 26—27 Meter, am Menschen zu 40 Meter gefunden worden, sie ist also im Nerv mindestens zehn mal so gross als im Muskel.

Dieser Unterschied in der Leitungsgeschwindigkeit setzt natürlich einen Unterschied in den Widerständen, welche die Erregung findet, voraus. Da die Erörterung in früheren Paragraphen uns schon darauf hingewiesen hat, dass die Widerstände für die Erregungsleitung sichtbarer Natur sind, so stimmt mit der grossen Leitungsfähigkeit des Nerven, dass in seinem Protoplasma, im Gegensatz zum amöboiden und quergestreiften Protoplasma, keine grösseren Körner sichtbar, sondern entweder, mit unsern jetzigen optischen Hilfsmitteln, gar keine Struktur oder nur äusserst feine Elemente zu sehen sind, welche — was für die Erregungsleitung wieder von grösster Wichtigkeit ist — auf eine lineare fahrgelisenähnliche Anordnung der etwa noch vorhandenen Widerstände hinweisen.

Dieser grosse Unterschied in dem sichtbaren Theil der Struktur zwischen dem rasch leitenden und nicht zuckenden Nerv und dem langsamer leitenden und stark zuckenden Muskel, begründet die Vermuthung, dass Zuckung und Hemmung, weil parallel gehend, auf ein und dasselbe Element der Struktur, also auf die körnigen, das Licht doppelt brechenden Einstreungen zurückzuführen sind.

### § 154.

Nach dem Obigen können wir uns die Sache nun allenfalls so vorstellen:

Die Leitung der Erregung geht von der durch ihr Verhalten zu Karmin als Säureträger sich manifestirenden Grundsubstanz des Protoplasmas aus, und die Erregung besteht in einer diese Substanz durchziehenden, mit vermehrter Säurebildung verbundenen negativen Schwankung des Müssigkeitsstromes. Dieser Vorgang bedingt an und für sich noch keine Contraktionserscheinungen, dieselben treten erst ein, wenn in dieser Grundsubstanz jene gröberen körnigen Einstreuungen liegen, welche durch ihr Verhalten gegen Karmin zeigen, dass sie im Zustande der Müssigkeit der Sitz einer gewissen Alkalinität sind.

1) Sie hemmen schon mechanisch und dann chemisch durch ihre Alkalescenz den in Säurebildung bestehenden Erregungsvorgang und zwar um so mehr, je weniger regelmässig sie liegen.

2) Zwischen ihnen und der Grundsubstanz besteht wegen der chemischen Differenz ein gewisses Anziehungsverhältniss, dessen Richtung das Protoplasmakorn zum Mittelpunkt hat. Die durch den Erregungsvorgang bewirkte Verschärfung des elektromotorischen Gegensatzes hat eine Verstärkung dieses Anziehungsverhältnisses zur Folge, welche sich als ein, mit einer gewissen Kraft erfolgendes Kugelungsbestreben sowohl der Grundsubstanz als des betreffenden Protoplasmakorns um den Mittelpunkt des letzteren äussert. Ich will die Sache so ausdrücken: Das Protoplasmakorn ist das Zuckungscentrum.

Der Totaleffekt der Leistungen der einzelnen Zuckungscentra hängt ab:

1) Von der Form der letzteren: Sobald selbige von der Kugelform erheblich abweicht, wie das bei den gestreckten Disdiaklasten des quergestreiften Protoplasmas der Fall ist, führt die Kuglung der einzelnen Zuckungscentren zu einer beträchtlicheren Veränderung des Gesamtdurchmessers, als wenn sie schon von Hause aus nahezu Kugelgestalt hätten.

2) Von der Regelmässigkeit der Lagerung der einzelnen Zuckungscentren: Wenn dieselben nämlich anisodiametrisch sind und ihre längeren Durchmesser sämtlich parallel liegen, so muss der Verkürzungseffekt ein viel ausgiebigerer sein, als wenn dieselben nach verschiedenen Richtungen des Raums orientirt sind. Das erstere ist bei dem quergestreiften Protoplasma der Fall, so dass dessen spezifische Leistung durch obige Annahme von der Natur der Disdiaklasten als der Zuckungscentra und der einfach brechenden Grundsubstanz als des Erregungsleiters nach Qualität und Quantität in völliger Harmonie mit der sichtbaren Struktur steht.

3) Von der physikalischen Beschaffenheit der Grund-

substanz: Ist diese nämlich sehr strengflüssig, wie bei dem quergestreiften Protoplasma, so kann es nur sehr schwer zu einer Veränderung der Lage oder einer Totalverschiebung der einzelnen Zuckungscentra kommen, während dies bei dünnflüssiger Grundsubstanz leicht erfolgen kann, sobald eine Störung der mechanischen Gleichgewichtslage erfolgt. Ob eine solche Störung des Gleichgewichts eintritt, ist natürlich davon abhängig, ob die Formveränderung der einzelnen Zuckungscentren gleichzeitig erfolgt oder nicht. In ersterem Falle findet keine weitere Störung des Gleichgewichts statt als die, welche eben durch die Kuglung der einzelnen Centren selbst gegeben ist. Zucken dagegen nur einzelne Centren, so müssen bei leichter Verschiebbarkeit derselben Verschiebungen an einander eintreten, ähnlich denen, welche wir bei der Saftcirculation im Pflanzenzellen- und Knorpelprotoplasma sowie im amöboiden Protoplasma wahrnehmen. Unterstützt müssen diese aber noch durch die in §. 22 geschilderten Wärmebewegungen werden.

Auf eine solche Ungleichzeitigkeit der Erregung der einzelnen Zuckungscentren deuten offenbar die partiellen, zur Scheinfüßchenbildung führenden Contractionen des amöboiden Protoplasmas. Da die Gleichzeitigkeit der Funktion der einzelnen Zuckungscentren davon abhängt, ob sie von der Erregung gleichzeitig getroffen werden oder nicht, diese aber wesentlich von der Regelmäßigkeit der Lagerung der Widerstände abhängt, so scheint mir der Unterschied zwischen der Zuckung des quergestreiften und den Contractionerscheinungen am amöboiden Protoplasma jetzt völlig als eine Funktion der Struktur erklärt zu sein und zwar so:

Bei der regelmässigen Anordnung der Zuckungscentren im quergestreiften Muskel, die freie geradlinige Bahnen für die Erregung zwischen sich lassen, werden von einem in der Längsrichtung des Muskelfasers hinziehenden Erregungsvorgang alle Zuckungscentren, die im gleichen Querschnitt liegen, gleichzeitig getroffen und so läuft die Zuckung einer Bergwelle gleich über den Muskelfaden hin. Bei dem amöboiden Protoplasma, dessen Zuckungscentren durch einander liegen, ist eine gleichzeitige Aktion nur bei einer heftigen, die Widerstände rascher überwindenden Erregung möglich.

### § 155.

Eine weitere Consequenz der Anschauung der vorigen Paragraphen ist folgende.

Da v. Bezold und Bernstein nachgewiesen haben, dass die § 139 als negativ elektrische Schwankung geschilderte Ab-

schwächung des Müssigkeitsstromes in die Zeit der latenten Reizung fällt, also der Zuckung vorausgeht, so ist, wie gleichfalls schon öfter angeführt, der letztere etwas dem Erregungsvorgang entgegengesetztes oder, wie J. Ranke es nennt, eine Bewegungshemmung. Mit Bezug auf die Contraktilität möchte ich mich so ausdrücken: Da der Erregungsvorgang eine Verkürzung ist, so ist der Müssigkeitsstrom das Motiv der Verlängerung, was sich sofort auch mechanisch begreifen lässt, wenn wir wissen, dass derselbe aus zwei von einem Aequator in entgegengesetzter Richtung fließenden elektrischen Strömen besteht. Da uns der optische Befund nach dem Obigen zwingt, den Mittelpunkt der Zuckung in die als Disdiaklasten bezeichneten Strukturtheile zu verlegen, die im Ruhezustand gestreckt d. h. in einer bestimmten Richtung verlängert sind und bei der Zuckung sich zu kugeln bestreben, so kommen wir zu der Folgerung, dass der Müssigkeitsstrom das ist, was die Zuckungscentren dehnt.

Von hier aus gelangen wir offenbar auch zu der Erklärung der bisher eben so sicher erhärteten, als unverständlich gebliebenen Thatsache, dass während der Zuckung die Dehnbarkeit des Muskelfadens zu-, oder seine Cohäsion abnimmt und zwar so:

Indem der Reiz den Müssigkeitsstrom, der sich der Kuglung der Zuckungscentren entgegenstellt, schwächt, vermindert sich deren Zwangslage; sie werden selbständiger und folgen ihrem eigenen, auf ihren Privatmittelpunkt sich beziehenden Anziehungsbestreben. Dem parallel geht eine Verminderung des Anziehungsverhältnisses, welches zwischen einem Zuckungscentrum und seinen Nachbarn besteht und das ist eine Lockerung der Cohäsion.

### § 156.

Von hier müssen wir noch einmal zu dem Unterschied zwischen dem rasch leitenden und nicht zuckenden Nervenprotoplasma und dem schwächer leitenden, dagegen stark zuckenden quergestreiften Muskelprotoplasma zurückkehren. Wir können nicht annehmen, dass der Erregungsvorgang des Nerven etwas von dem des Muskels wesentlich verschiedenes sei, da beide Protoplasmaarten in ihrem elektrischen Verhalten so völlig übereinstimmen. Wir werden also auch für die Nerven den Erregungsvorgang als eine um kleinste Strukturmittelpunkte vor sich gehende Bewegung zu betrachten, also (vergl. § 117) zerstreute Erregungscentra anzunehmen haben. Der Unterschied im Gesamteffekt muss also

in dem Unterschied dieser minimalen Erregungscentren liegen und diesen möchte ich wieder auf die Differenz in Grösse und Form zurückführen. Das Ausbleiben der Zuckung beim Nerv lässt darauf schliessen, dass die Erregungscentren bei der Erregung ihre Form nicht ändern, weil sie von Hause aus kugelig sind, also die Vergrösserung des Kugelungsbestrebens an der Form nichts ändern kann. Dies setzt natürlich voraus, dass der Müsigkeitsstrom wohl die Erregungscentren des quergestreiften Muskels, nicht aber die des Nerven zu strecken vermag und dafür möchte ich den Grösseunterschied verantwortlich machen; die grossen Disdiaklasten können offenbar leichter gedehnt werden als die winzigen Körner des Nerven.

Ein weiterer Grund für das Ausbleiben der Zuckung beim Nerv ist, dass keine Gerinnung dabei stattfindet, also kein Körper entsteht, der mit elastischen Kräften eine andere Form anzunehmen sucht.

Den Unterschied in der Leitungsgeschwindigkeit zwischen Nerv und Muskel möchte ich in Folgendem suchen:

1) Wir haben oben gesehen, dass die Zuckung als eine Hemmung der Erregungsleitung aufzufassen ist und es fragt sich, wie das mit der Qualität der Zuckungscentren in Zusammenhang zu bringen ist. Experimentell ist am Nerven erwiesen, dass ein auf den Querschnitt desselben ausgeübter mechanischer Druck eine Hemmung für die Fortleitung des Erregungsvorgangs ist. Ein solcher liegt nun bei der Zuckung des quergestreiften Protoplasmas aus folgendem Grunde vor: Dasselbe ist in einer elastischen Röhre, dem Sarcolemma, eingeschlossen, das sich der aus der Formveränderung der Zuckungscentra sich ergebenden Vergrösserung seines Querdurchmessers mit elastischen Kräften widersetzt, was einem auf den Querschnitt ausgeübten Seitendruck gleichkommt und die Erregungsleitung mechanisch beeinträchtigt.

2) Wie gleichfalls schon früher angedeutet wurde, liegt in der Zuckung auch eine chemische Hemmung des Erregungsvorgangs vor und zwar dadurch, dass die hemmenden Protoplasmakörner durch ihre Alkaleszenz den als Säurevermehrung zu betrachtenden Erregungsvorgang abschwächen.

Hieran muss sich die weitere Thatsache reihen, dass die fettige Degeneration, die in dem Auftreten von Fettkörnern besteht, den Krätewechsel in höchst empfindlicher Weise beeinträchtigt; sie vermindert die Energie der Zuckung und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Die Erklärung dieser Thatsache liegt wohl in Folgendem: Das Fettkorn hemmt den Erregungsvorgang zunächst mechanisch, gerade so wie das aus Eiweiss bestehende Protoplasmakorn, allein da es aus neutral reagirendem Fett besteht, also

keinen elektromotorischen Gegensatz zu der Grundsubstanz besitzt, so ist es kein Zuckungscentrum, für die Zuckung daher unproduktiv. Ausserdem hemmt es die Zuckung der benachbarten Zuckungscentra mechanisch, d. h. durch Druck und Belastung.

Warum ein Fettkorn die Fortleitung des Erregungsvorgangs stärker hemmt als ein Eiweisskorn, lässt sich allenfalls so erklären: Das Eiweisskorn hemmt zwar den Erregungsvorgang nicht nur mechanisch, wie das Fettkorn, sondern auch chemisch durch Säureneutralisirung, allein dieser anfänglichen Hemmung entspricht eine sich im Zuckungsakt neu bildende Säuremenge, wodurch der Erregungsvorgang seine ursprüngliche Stärke wieder gewinnt, ja, wie das bei dem lawinenartigen Anschwellen der Erregung im Nerv zum Ausdruck kommt, sogar verstärkt aus der Affaire hervorgeht. Daraus gewinnen wir auch eine Ergänzung unserer Vorstellung von dem Verhältniss von Zuckung und Erregung: Erstere ist allerdings eine Hemmung der letzteren, aber weniger im Sinne einer Abschwächung als einer Verzögerung. Die Abschwächung tritt blos darin zu Tage, dass das bei dem Nerven so ausgesprochene lawinenartige Anschwellen der Erregungsstärke beim zuckenden Muskelprotoplasma ausbleibt. Bei dem Fettkorn dagegen haben wir es mit einer im geraden Verhältniss zur Verzögerung stehenden Abschwächung zu thun.

## 12. Der Kraftwechsel im thierischen Protoplasma.

### e) Thierische Wärme und thierisches Licht.

#### § 157.

Dass die bei der Oxydation der Protoplasmabestandtheile frei werdenden Spannkkräfte auch die Form von Wärmebewegung annehmen werden, ist schon deshalb zu erwarten, weil bei den Oxydationen ausserhalb des Protoplasmas der grösste Theil der Spannkkräfte diese Form der molekularen Bewegung annimmt. In der That entwickelt auch das thierische Protoplasma, so lange es lebt, fortwährend Wärme, im Gegensatz zu der Pflanze, die in der Regel Wärme absorhirt (siehe § 52), und diese Wärmeentwicklung ist ein integrierender Bestandtheil der Lebensvorgänge, dauert mit ihnen, hört mit ihnen auf und zeigt einen ähnlichen Rhythmus wie alle übrigen Lebensvorgänge.

Jedoch wäre es irrig, sich die Sache einfach so vorzustellen, als sei alle Wärme ein unmittelbares Ergebniss der früher be-

schriebenen Oxydationen, vielmehr sind bei der Entstehung der Wärme zweierlei Quellen zu unterscheiden, die direkte und die indirekte. Die direkte ist die chemische Umsetzung der Protoplasmabestandtheile, diese Wärme ist also Oxydationswärme. Die indirekte ist damit gegeben, dass ein sehr grosser Theil der freien Kraft, die in statu nascenti mechanische Bewegung ist, nachträglich in Wärme umgewandelt wird, diese ist dann als Reibungswärme aufzufassen. Sie ist bei vielzelligen Thieren zum Theil eine sociologische Erscheinung, indem die gegenseitige Verschiebung der gröberen Körpertheile und die Bewegung der Ernährungsflüssigkeiten an den Wänden auf Widerstände stösst, bei deren Ueberwindung Reibungswärme entstehen muss. Auf der anderen Seite scheint mir aber auch die Annahme unabweislich, dass eine gewisse Portion von Reibungswärme im Protoplasma selbst als elementare Erscheinung bei der Protoplasmaarbeit auftritt, und zwar deshalb, weil die Contraktionserscheinungen mit Verschiebung der im Protoplasma liegenden feinsten Theile gegen einander und in der Grundsubstanz verbunden sind, was ohne Reibung nicht denkbar ist. Hiezu kommt die wichtige, leicht zu beobachtende Thatsache, dass Uebung der kontraktilen Theile (Muskelübung) ein Thier in einen Zustand versetzt, in welchem bei gleicher Arbeit eine geringere Wärmersteigerung auftritt als bei einem andern ungeübteren Thiere; sicher handelt es sich zwar hierbei auch um eine sociologische Erscheinung, d. h. um die Herbeiführung einer grösseren Verschieblichkeit der gröberen morphologischen Theile gegeneinander, allein diese reichen offenbar nicht aus, die grossen diesbezüglichen Effekte der Uebung zu erklären und wir müssen noch zur Annahme einer Steigerung der Verschieblichkeit der mikroskopischen Protoplasmabestandtheile greifen.

Einen weiteren Grund für die Annahme elementarer Reibungswärme finde ich in den absoluten Wärmeunterschieden der verschiedenen Thiere. Die Warmblüter sind von den Kaltblütern nicht bloss dadurch unterschieden, dass erstere eine fast unveränderliche Eigenwärme festhalten, letztere nicht, sondern sie sind auch absolut wärmer als die Kaltblüter. Ich möchte dies mit dem Unterschied im Protoplasmawassergehalt in Zusammenhang bringen. In dem wasserärmeren, kompakteren Protoplasma der Warmblüter sind die Widerstände, welche sich der Verschiebung der Protoplasmatheilchen entgegensetzen, offenbar unter sonst gleichen Umständen grösser als in dem wasserhaltigeren und deshalb weicherem Protoplasma der Kaltblüter. Ist dies der Fall, so muss in ersterem eine grössere Summe von Reibungs-

wärme entstehen als in letzterem. Weitere Gründe folgen in nachstehendem Paragraphen.

### § 158.

Die Menge der erzeugten Wärme hängt ab von der Menge der in der Zeiteinheit zur Oxydation gelangenden Protoplasmabestandtheile und diese wiederum von dreierlei: 1) Von der Menge des verfügbaren Sauerstoffs; 2) von der Menge und Art der oxydablen Stoffe, d. h. ob genügend oxydable Stoffe vorhanden sind, ob diese Stoffe leichter oder schwieriger oxydabel sind und ob sie eine hohe oder niedere Verbrennungswärme besitzen; 3) von der lebhafteren Thätigkeit der auslösenden Momente, d. h. der Reize, also dem Arbeitsmass des Protoplasmas.

Aus dem dritten Punkt ergibt sich, dass die Wärmeerzeugung qualitativ und quantitativ den Erregungsvorgängen parallel geht, d. h. sie ist um so grösser, je stärker und häufiger die Erregungen stattfinden. Ueberdies zeigt sie einen Rhythmus, d. h. sie ist nicht gleich stark in den verschiedenen Zuständen des Protoplasmas, die § 97 geschildert worden sind. Was man über diesen Rhythmus weiss, ist folgendes:

Wärme wird in allen drei Zuständen des Protoplasmas entbunden, allein im thätigen Zustand mehr als im müssigen und müden. Direkt nachgewiesen ist diese Thatsache durch Haidenhain am Muskel auf thermoelektrischem Wege. Er fand am Froschmuskel für die einzelne Zuckung eine Wärmezunahme von  $0,001-0,005^{\circ}$  C., für den Tetanus bis zu  $0,15^{\circ}$ . Für das Drüsenprotoplasma hat Ludwig eine sehr erheblich vermehrte Wärmebildung während der Thätigkeit (bei der Speicheldrüse um  $1,50^{\circ}$  C.) nachgewiesen. Beim Nervenprotoplasma ist eine Wärmesteigerung während des Erregungsvorgangs nicht nachweisbar, was darauf hinweist, dass bei dem Erregungsvorgang die zur Entbindung gelangenden Spannkkräfte nur zum geringsten Theil als Wärme, der Hauptsache nach als elektrische Bewegung auftreten, und dass die Wärmebildung gerade so wie die Zuckung eine Hemmungserscheinung ist, also durch Hemmung aus der elektrischen Bewegung entsteht und elektromotorischer Natur ist. Weiter ergibt sich aus dem Gesagten ein bestimmtes Verhältniss zwischen Zuckung und der dabei gebildeten Wärme. Sie entspringen beide derselben Quelle und die Wärme ist ein Nebenprodukt beim Auftreten der Zuckung, gerade so wie wir jede mechanische Bewegung von einer Bildung von Reibungswärme begleitet sehen. Hierdurch wird das, was im



vorhergehenden Paragraphen über die Natur des Wärmebildungsvorgangs gesagt wurde, unterstützt und dahin ergänzt, dass vielleicht ein grosser Theil der thierischen Wärme nicht Oxydationswärme, sondern Hemmungswärme ist.

Ueber einen quantitativen Unterschied in der Wärmebildung zwischen dem müssigen und ermüdeten Zustande liegen keine direkten Beobachtungen vor. Die Thatsache, dass ein müder Mensch der Kälte weniger widersteht als ein blos müssiger, ist möglicherweise eine sociologische Erscheinung oder weist auf stärkere Wärmeverluste im müden Zustande hin (wovon unten die Rede sein wird), kann aber auch auf einem Unterschied in der Wärmebildung beruhen, da es wohl denkbar ist, dass die Ermüdungsstoffe auch hemmend auf den Wärmebildungsprozess einwirken.

### § 159.

Das, was im vorigen Paragraphen über den Unterschied in der Wärmebildung zwischen dem Nerven und den anderen Protoplasmaarten gesagt wurde, zeigt uns, dass es auch mit Bezug auf diese Kraftentbindungsform eine Differenzirung des Protoplasmas in vorzugsweise calorigenes und acalorigenes giebt. Ferner ergibt sich, dass der Unterschied zwischen diesen beiden Protoplasmaarten mit dem in § 153 besprochenen Gegensatz zwischen hemmendem und leitendem Protoplasma zusammenfällt: Das erstere ist das calorigene, das letztere das acalorigene oder, genauer gesagt, oligocalorigene. Der Unterschied zwischen beiden Arten ist natürlich kein absoluter, sondern ein gradweiser, wir können aber wohl dreierlei physiogenetische Differenzierungsstufen in Bezug auf Wärmebildungsfähigkeit unterscheiden:

1) Die primäre, d. h. grösste Wärmebildungsfähigkeit wäre die des amöboiden Protoplasmas, also desjenigen, in welchem die Hemmung am grössten ist, weil die Protoplasmakörner regellos zerstreut sind.

2) Die sekundäre, d. h. mindere Wärmebildungsfähigkeit käme dem zuckenden Protoplasma, insbesondere dem des quergestreiften Muskels zu, weil die Hemmung hier eine geringere ist.

3) Die tertiäre, d. h. geringste Wärmebildungsfähigkeit wäre die des Nerven, bei welchem die Hemmung am geringsten ist.

Mit dieser Auffassung harmonirt nicht nur der Mangel nachweisbarer Wärmebildung im erregten Nerven, sondern auch die bedeutende Wärmeentwicklung in thätigen Drüsen, deren Protoplasma bekanntlich amöboid ist.

## § 160.

Da die Lebensvorgänge stets mit Wärmebildung verknüpft sind, andererseits das Protoplasma in Wärmestarre verfällt, sobald die Temperatur in ihm eine gewisse Höhe (siehe § 34) übersteigt, so ist der Fortbestand des Lebens nur möglich, wenn die Wärme fortwährend nach aussen abgeleitet werden kann. Dies setzt voraus, dass die Temperatur des umgebenden Mediums niedriger ist als die Wärmeerstarrungstemperatur. Da das Protoplasma ein sehr schlechter Wärmeleiter ist und die vielzelligen Thiere ausserdem noch mit mehr oder minder dicken Schichten lebloser schlechter Wärmeleiter umgeben sind, bei den Luftthieren auch in der Verdunstung ein sehr mächtiger Abkühlungsfaktor gegeben ist, so können dieselben höheren Temperaturen der Umgebung einige Zeit erfolgreich Widerstand leisten, aber nicht auf die Dauer. Umgekehrt verlangen die Lebenserscheinungen einen gewissen, oberhalb des Gefrierpunktes des Wassers liegenden Wärmegrad zu ihrer Abwicklung, mithin erlischt das Leben, sobald die äussere Temperatur so tief unter diesem Punkt liegt, dass der Wärmebildungsprozess die grossen Verluste nicht zu decken vermag.

## § 161.

Die Grösse des Wärmeverlustes hängt von folgenden Umständen ab:

- 1) Von der Tiefe der äusseren Temperatur.
- 2) Von der Oberflächenentwicklung; je grösser die Oberfläche ist im Verhältniss zum Inhalt, um so grösser sind die Verluste.
- 3) Von der Wärmeleitungsfähigkeit des Protoplasmas, die im allgemeinen sehr gering ist, aber nicht unter allen Umständen sich gleich zu bleiben scheint, wovon später.
- 4) Von der Leitungsfähigkeit des umgebenden Mediums, die bei dem Wasser viel grösser ist als bei der Luft, und bei der letzten noch in der Weise variirt, dass ihre Leitungsfähigkeit mit dem Grade ihrer Sättigung mit Wasserdampf zunimmt. Dieser Umstand wird jedoch dadurch compensirt, dass mit dem Sättigungsgrad die Wärmeverluste durch Verdampfung abnehmen.
- 5) Von dem Bewegungszustand des umgebenden Mediums. Dieser Faktor ist von besonderer Wichtigkeit bei den mit Ernährungsflüssigkeiten versehenen vielzelligen Thieren. Wie gesagt, ist das Protoplasma an und für sich ein sehr schlechter Wärmeleiter und die im Innern zusammengesetzter Thierleiber entstehende

Wärme hätte geringe Chancen abgeleitet zu werden, wenn nicht die in äusserst feine Strömchen vertheilten Ernährungsflüssigkeiten ununterbrochen die Gewebe durchzögen, um sich mit der dort entstandenen Wärme zu belasten und sie auf ihrem Kreislauf an die Körperoberfläche zu bringen, wo sie nach aussen abzugeben wird. Die Wärmeabgabe setzt also bei diesen Thieren eine Wärmecirkulation voraus. Uebrigens gilt auch von den natürlichen Aufenthaltsmedien (Luft und Wasser) dasselbe: Je stärker sie bewegt sind, um so mehr Wärme entziehen sie dem Protoplasma und am meisten gilt dies von der Luft, weil ihre Wärmeleitfähigkeit so äusserst gering ist, dass sich bei völliger Stagnation rasch eine Schicht warmer Luft um den Thierkörper bildet, der die weitere Wärmeabgabe hemmt. Wir sehen deshalb ganz allgemein, dass die Luftthiere gegen stärkere Wärmeverluste aktiv sich dadurch schützen, dass sie Orte mit ruhiger Luft aufsuchen und passiv dadurch beschützt werden, dass Haar und Federkleider auf ihnen wachsen, welche eine ruhende Luftschicht festhalten.

6) Was von dem Bewegungszustand der Ernährungsflüssigkeiten gesagt wurde, gilt auch von der Säftecirkulation im Protoplasma: Je lebhafter diese ist, um so schneller wird die im Innern erzeugte Wärme an die Oberfläche, die sie abgibt, getragen, während bei geringerer Cirkulation in Folge der schlechten Wärmeleitfähigkeit die Wärme im Innern sich ansammeln kann.

7) Bei den in der Luft lebenden Thieren kommt noch das Mass der Verdunstung dazu, indem diese Wärme bindet und zwar für jedes Gramm Wasser 582 Wärmeeinheiten.

### § 162.

Auch der Wärmeverlust ist kein continurlich sich gleichbleibender, wie schon aus dem obigen erhellt, sondern ein rhythmischer. Im allgemeinen steigt der Wärmeverlust in dem Masse als Wärme gebildet wird, so dass eine Art von Wärmeregulirung schon an und für sich vorliegt, allein dieser Parallelismus ist kein ganz vollkommener, da im thätigen Zustand eine Steigerung der Eigenwärme (Echauffement) eintritt, trotzdem dass die Wärmeabgabe gesteigert ist. Diese Steigerung beruht auf Folgendem:

1) Ein Körper verliert um so mehr Wärme, je mehr seine Temperatur die des umgebenden Mediums übertrifft; da Arbeit die Temperatur des Protoplasmas erhöht, so müssen bei Arbeit die Wärmeverluste steigen.

2) Arbeit vermehrt die Säftecirkulation im Protoplasma, so-

mit wird mehr Wärme aus der Tiefe an die abgebende Oberfläche übertragen.

3) Die mit der Arbeit verbundenen Contraktilitätserscheinungen setzen das umgebende Medium in Bewegung und dadurch wird die Wärmeabfuhr gesteigert; insbesondere wirksam muss hier die Flimmerbewegung und die Ortsbewegung sein.

4) Mit der Thätigkeit steigt der Wassergehalt des Protoplasmas und da das Wasser ein guter Wärmeleiter ist, so darf wohl angenommen werden, dass durch Arbeit die Leitungsfähigkeit des Protoplasmas für die Wärme zunimmt. Ist diese Vermuthung richtig, so würde sich daraus auch ein Gegensatz zwischen dem müssigen und dem müden Zustand in Bezug auf Wärmeverlust ergeben: im letzteren wäre er relativ am grössten.

### § 163.

Ausser der im vorigen Paragraphen besprochenen, mit dem Zustandswechsel des Protoplasmas gegebenen Regulierung der Eigenwärme giebt es noch eine zweite, die in den äusseren Umständen liegt. Wenn eine Zunahme der Leitungsfähigkeit der umgebenden Medien durch Abnahme ihrer Temperatur eintritt, so steigt die Wärmeproduktion, weil die atmosphärische Luft ihr Volumen vermindert und somit im gleichen Volum Luft (und Wasser) mehr Gewichtstheile Sauerstoff enthalten sind. Ausserdem mindert sich die Wärmeabgabe, weil die Lebhaftigkeit der Säftecirkulation mit sinkender Temperatur abnimmt. Umgekehrt mit steigender Wärme mindert sich wegen der Volumszunahme des Sauerstoffs die Oxydation, mithin die Wärmebildung und durch Steigerung der Säftecirkulation wird die Wärmeabgabe lebhafter. Bei den Luftthieren kommt die Regulierung in der Verdunstung in Betracht: Je wärmer die Luft, desto lebhafter die Wärmeentziehung durch Verdunstung, weil die Luft Wasserdampf zur Sättigung braucht; umgekehrt, je kälter die Luft, um so geringer der Wärmeverlust durch Verdunstung.

Eine, wie es scheint, auf die warmblütigen Thiere beschränkte Regulierung der Eigenwärme liegt in Folgendem:

Steigt die Wärme der umspülenden Medien über einen gewissen Grad, so wird die Energie der Protoplasmaarbeit herabgesetzt, es tritt das ein, was wir Erschlaffung nennen. Die Erschlaffung setzt natürlich die Wärmeproduktion herab und so wird die Abnahme der Leitungsfähigkeit der äusseren Medien compensirt. Umgekehrt wirkt bei dem Warmblüter Erniedrigung der Temperatur bis zu einem gewissen Grade als Thätigkeitsreiz und steigert so die Wärmeproduktion.

Ein letzter, ebenfalls nur dem Warmblüter eigener Regulator

ist folgender: Abnahme der Wärme steigert das Bedürfniss zur Nahrungsaufnahme und damit ist eine stärkere Wärmebildung im Innern gesetzt, die der äussern Wärmeabnahme entgegenwirkt. Umgekehrt vermindert eine Zunahme der Wärme das Nahrungsbedürfniss und damit die Wärmebildung im Innern.

Offenbar sind es die beiden letzten Regulierungsverhältnisse, welche den deshalb sogenannten warmblütigen Thieren es gestatten, sich zwischen äusseren Extremen von 30° Kälte und 60° Wärme annähernd die gleiche, nur um wenige Grade schwankende Eigenwärme (Säugethiere zwischen 36 und 40° C., Vögel zwischen 40 und 43° C.) zu behaupten. Dass diese Regulierung eine sociologische Erscheinung ist, wurde neuerdings durch ein Experiment bestätigt: Wenn man einem Wirbelthier den Halstheil des Rückenmarks so durchschneidet, dass das Vaguscentrum nicht verletzt wird, so lebt das Thier fort, hat aber seine Warmblütigkeit verloren. Neuerdings ist durch Versuche bei Säugethieren die Anwesenheit eines Wärmeregulierungscentrums im Vorderhirn nachgewiesen worden.

Den warmblütigen Thieren stehen die kaltblütigen oder wechselwarmen gegenüber, deren Temperatur mit der der umgebenden Medien schwankt, und die nur in sofern eine Eigenwärme behaupten, als sie bei niedrigen Temperaturgraden eine mässige, positive Differenz bewahren können. Die Beobachtung zeigt, dass ihnen gerade die für die Warmblüter charakteristischen Regulierungsvorrichtungen fehlen. Bei Insekten, Fischen und Reptilien z. B. steigen nämlich mit der Wärme Lebhaftigkeit und Fresslust und sinken parallel mit Abnahme derselben.

Ein weiterer Punkt ist, dass die Funktionirung der Regulierungsvorrichtungen rhythmischen Schwankungen unterworfen ist, die auch bei gleichbleibenden äusseren Verhältnissen Schwankungen der Eigenwärme zur Folge haben. Die Ursachen sind offenbar meist sociologischer Natur, aber noch nicht vollständig bekannt. Der Rhythmus folgt theils den Tageszeiten, theils den Jahreszeiten, theils dem Rhythmus anderer physiologischer Funktionen, wie der Nahrungsaufnahme, Ruhe und Thätigkeit etc., wovon schon in den früheren Paragraphen die Rede war.

### § 164.

Als letzte Molekularbewegung, die im Protoplasma als Produkt des Erregungsvorganges auftritt, ist das Leuchten, das thierische Licht, zu nennen.

Voraus muss geschickt werden, dass das Leuchten erstens

keine regelmässige Erscheinung des Protoplasmakraftwechsels ist, sondern nur bei verhältnissmässig sehr wenigen Thierarten vorkommt und zweitens, dass das Leuchten nicht in allen Fällen eine Lebenserscheinung ist, sondern auch in verschiedenen toten animalischen Substanzen auftritt. So sind Fälle beobachtet, dass menschliche Leichen, frisches Fleisch von Schlachtthieren, Würste etc. leuchteten. Weiter ist eine sehr bekannte Erscheinung das Leuchten toter Seefische (besonders *Gadus*, *Mullus*, *Trachypterus*) und toter Tintenfische (*Eledone moschata*). Die unter dem Namen „Sternschnuppengallerte“ bekannten, gelegentlich in Wäldern zu findenden faustgrossen leuchtenden Schleimklumpen sind die hochgequollenen Eileiter von Fröschen, die entweder, weil unverdaulich, von dem Raubthier, das den Frosch gefressen hat, wieder ausgebrochen oder beim Verzehren nicht mit verschlungen wurden. Weiter hat Phipson von leuchtenden Scolopendern, dann auch aus lebenden Pflanzen (z. B. *Agaricus*, *Euphorbia*) eine leuchtende Materie isoliren können, die er „*Noctilucina*“ nennt. Für die Fische hat Panceri nachgewiesen, dass die leuchtende Substanz alle Eigenschaften des Fettes hat; die *Noctilucina* Phipsons ist eine stickstoffhaltige Substanz, unlöslich in Wasser, Alkohol und Aether, die beim Gähren in Wasser einen Geruch wie schimmelnder Käse, frisch einen Geruch nach Caprylsäure entwickelt.

Das Leuchten aller dieser toten thierischen Substanzen ist keine regelmässige Erscheinung, sondern tritt nur unter bestimmten Bedingungen auf. Die wichtigste derselben ist Feuchtigkeit: mit der Eintrocknung hört das Leuchten auf, kehrt aber nach Wiederbefeuchtung zurück. Eine zweite Bedingung ist die Anwesenheit gewisser Salze. Das wirksamste Salz ist schwefelsaure Magnesia (nach l'Hulme 1 Theil auf 4 Theile Wasser und 1 Theil Fischfleisch, nach andern soll die Menge des Salzes den 10. oder 8. Theil der Mischung nicht überschreiten). Ebenfalls wirksam ist Kochsalz, weshalb das Leuchten viel häufiger bei Seefischen als bei Süswasserfischen, und bei den gesalzenen Würsten häufiger als beim frischen Fleisch beobachtet wird. Die dritte Bedingung ist Zutritt von Sauerstoff; in Kohlensäure, Stickstoff- und Wasserstoffgas erlischt das Licht, während Zutritt von Sauerstoff es wieder herstellt. Die günstigste Temperatur ist 20—30° C. Bei 50° erlischt das Licht, kehrt aber bei Abkühlung wieder, wenn jener Wärmegrad nicht zu lange unterhalten wurde. Definitiv erlischt es bei Erwärmung auf 100° sowie bei längerer Dauer einer Temperatur von 50° und darüber.

Beim Leuchten lebendiger Thiere hat man zweierlei Modalitäten zu unterscheiden:

1) Die Produktion leuchtender Absonderungen, die auch nach ihrer Ablösung von dem Thiere fortleuchten. Im allgemeinen sind diese Absonderungen von schleimiger Consistenz und das Produkt von Epithelien oder förmlichen Drüsen. Von den hierher gehörigen Fällen ist am besten das Leuchten einer Bohrmuschel (*Pholas dactylus*) von *Panceri* untersucht. Sobald man sie reizt, liefert sie eine Absonderung, die sich wie eine leuchtende Wolke im Wasser verbreitet. Die Produktion geht vom oberen Rand des Mantels und vier umschriebenen Stellen der Athemröhre aus und zwar von einem dort sitzenden eigenthümlichen Flimmerepithel, das von Strecke zu Strecke längere Flimmerhaare besitzt und eine intensiv weisse Schicht bildet. Die Zellen haben eine sehr zerbrechliche Membran, einen granulirten Kern und sind erfüllt mit äusserst kleinen, in Aether löslichen, also wohl fetthaltigen Körnern, die offenbar die leuchtende Substanz sind. Allem nach beruht die Produktion des leuchtenden Schleimes auf einer durch Reizung bewirkten Entleerung des Zellinhaltes.

Auf einer ähnlichen Absonderung leuchtenden Schleimes durch das Epithel der Körperoberfläche oder Drüsen, die mit demselben zusammenhängen, beruht das Leuchten mancher Würmer (*Odonotosyllis*, *Chaetopterus*, *Balanoglossus*, *Polycirrus*) und das von *Moquin-Tandon* gemeldete, von andern vergeblich gesuchte Leuchten der Regenwürmer zur Begattungszeit, das vom Clitellum ausgehen und nach bewirkter Begattung erlöschen soll.

Hier muss ferner angeführt werden, dass man an lebenden Menschen leuchtende Wunden und leuchtenden Schweiss beobachtet hat. Von letzterem ist ein Fall durch *Panceri* veröffentlicht worden: Ein Dr. *Petronio* hatte Abends viel Fische gegessen und bemerkte am folgenden Morgen den Leuchtschweiss. Nach mündlicher Mittheilung meines Collegen Prof. Dr. *Vogel* soll übrigens leuchtender Schweiss in Südrussland während der sogenannten Butterwoche, in welcher grosse Mengen von Fett und Fischen verzehrt werden, eine jedermann bekannte Erscheinung sein. Dadurch wird die Vermuthung *Panceri's* wahrscheinlich, dass der Genuss des so leicht zur Lichtentwicklung neigenden Fischfettes die Leuchtsubstanz liefert.

Endlich ist hier anzuführen, dass der bekanntlich sehr heftig stinkende Urin der Stinkthiere (*Mephitis*) leuchten soll, freilich konnten andere diese Eigenschaft nicht bestätigen.

## § 166.

2) Die zweite Modalität ist das Leuchten lebendigen Protoplasmas. Ein scharfer Unterschied besteht allerdings zwischen dieser und der vorigen Modalität nicht, denn mit dem von Epithelien produzierten Leuchtschleim stimmt die Anwesenheit eines sesshaften Leuchtepitheliums, wie es bei vielen Medusen und Siphonophoren vorkommt, sehr nahe überein. Bei manchen Arten, z. B. bei *Pelagia noctiluca*, leuchtet das ganze Epithel auf der innern und äussern Seite des Körpers, bei andern Medusen nur das über den Randknöpfen oder Tentakeln etc., bei den Siphonophoren insbesondere das der Schwimglocken. Das Protoplasma dieser Leuchtepithelien ist wie im vorigen Fall mit zahlreichen, äusserst kleinen Körnern durchsetzt, welche die Beobachter für Fett erklären.

Eine weitere Modalität ist das Leuchten des Protoplasmas von tiefer im Innern des Körpers liegenden Zellenmassen.

Unter den Wirbelthieren ist nur eine Haifischart (*Scymnus fulgens*) anzuführen, wobei freilich genauere Angaben über den Sitz des Leuchtvermögens fehlen; es wird nur vermuthet, dass es im Unterhautfett liege.

Zahlreich sind die Fälle bei den wirbellosen Thieren, insbesondere bei Seethieren. Ein Theil dieser Fälle schliesst sich unmittelbar an die an, in welchen Leuchtepithelien den Körper decken und zwar insofern, als die Leuchtorgane dem Exoderm oder Entoderm des Thieres entstammen. Bei den leuchtenden Käfern, (*Lampyriden* und *Pyrophorusarten*) liegen die Leuchtzellen dicht unter der an dieser Stelle sehr dünnen und völlig durchsichtigen Chitinhaut, sind also modificirte Exodermzellen. Sie sind vollständig farblos und durchsichtig, ohne Fettkörner und die leuchtende Substanz ist hier offenbar kein Fett, sondern eine stickstoffhaltige eiweissähnliche Substanz, die sich bei Behandlung mit Zucker und Schwefelsäure roth färbt, wodurch sie sich von andern Albuminaten unterscheidet. Hinter den aktiv leuchtenden Zellen liegt eine Schicht aus undurchsichtigen, kreidigweissen Zellen, die diese Färbung der Erfüllung ihres Protoplasmas mit zahlreichen Krystallen von harnsaurem Ammoniak (*Lampyris*) oder einem andern harnsauren Salze (*Pyrophorus*) verdanken. Diese Krystalle zeigen eine äusserst lebhafte Brown'sche Molekularbewegung. Der Effekt der „Uratzellenschicht“ ist eine Verstärkung des Lichtes durch Reflexion.

Bei den leuchtenden *Ascidien* (*Pyrosoma*) entwickeln sich die Leuchtorgane als eine centripetale Wucherung des Exoderms



und bestehen aus kugligen, locker an einander sitzenden Zellen ohne Kern, mit einem homogenen, sehr durchsichtigen Inhalt, der durch Karmin sich färbt, was auf eiweissartige Natur der Leuchtsubstanz deutet.

Bei den Rippenquallen (Beroë und Cestum) umgeben die Leuchtorgane die sogenannten Gastrovascularkanäle, dürften also Abkömmlinge des Entoderms sein und die Zellen verhalten sich wie die von Pyrosoma. Bei den Seefedern (Pennatuliden) scheinen die acht weissen leuchtenden Stränge, die alternirend mit den Mesenterialfalten liegen, ebenfalls Entwicklungen aus dem Entoderm zu sein. Die Organe bestehen aus drei Elementen: 1) Bläschen ohne Kern mit einer fettigen Masse gefüllt; 2) kernlosen, mit Fettkörnern durchsetzten Zellen mit 1 — 3 Fortsätzen (Nervenzellen?); 3) Bläschen mit einer körnigen weissen anorganischen Masse; die letzteren Elemente betheiligen sich beim Leuchten wohl in derselben passiven Weise wie die Uratzellen der leuchtenden Käfer.

Dass auch das Nervenprotoplasma photogene Beschaffenheit annehmen kann, wird durch die Leuchtorgane von Polynoë (einem Wurm) und Phyllirhoë (einer heteropoden Molluske) demonstirt. Bei Polynoë findet sich eine Doppelreihe leuchtender Scheibchen entsprechend der Zahl der Elytren. Diese Scheibchen enthalten eine quastenförmige Entfaltung eines Nerven und nach Panceri endigen diese Nerven theils in Form von Knöpfchen, theils in der von Stäbchen, welche letztere bis zur Oberfläche der Elytre in dort befindliche Papillen eindringen. Da die Intensität des Lichtes mit der Dichtigkeit der Nervenendigungen in geradem Verhältniss steht, so ist anzunehmen, dass diese selbst leuchten. Bei Phyllirhoë bedeckt sich bei Reizung die ganze Oberfläche des Körpers mit Myriaden von leuchtenden Punkten. Nun findet man an den Nerven, die sich in der Körperoberfläche vertheilen, Anschwellungen von verschiedener Form, von denen insbesondere die kugligen, die Panceri nach ihrem Entdecker „Müller'sche Zellen“ nennt, als die leuchtenden Theile zu bezeichnen sind. Diese Anschwellungen sind kernhaltig, färben sich lebhaft mit Karmin, Gold und Osmiumsäure und enthalten ausserdem eine in Alkohol und Aether lösliche fettige Substanz. Ausser diesen peripherischen Ganglienzellen leuchten bei Phyllirhoë auch noch Ganglien des Nerven-schlundrings. Zu bemerken ist jedoch, dass das Leuchten dieser Nervenzellen nicht nothwendig mit dem Leben verbunden ist, denn das Licht kann auch an toten, getrockneten oder faulenden Thieren durch Begiessen mit heissem Wasser oder Ammoniak wieder hervorgerufen werden.

Leuchtendes Muskelprotoplasma ist bei Echinodermen

(*Ophiura*) und einem Wurm (*Syllis*) beobachtet worden. Das Aufleuchten begleitet die Zuckung. Es leuchten jedoch nicht alle Muskeln dieser Thiere. Bei *Syllis* entstehen zwei Reihen von Leuchtpunkten, entsprechend der Zahl der Füße, bei den *Ophiuren* sind es die Muskelbänder, welche die Armglieder verbinden.

Zuletzt ist das Leuchten des indifferentirten Protoplasmas von Infusorien (*Peridinium*, *Cryptomonas*), der zu den Wurzelfüßern gehörigen *Noctiluca* und verschiedener *Radiolarien* (*Collozoum*, *Sphaerozoum* und *Collosphaera*) zu erwähnen.

### § 167.

Bezüglich der Bedingungen des Leuchtens vom Protoplasma ist folgendes ermittelt:

1) Zutritt von Sauerstoff ist hier eben so unerlässlich wie für das Leuchten toter animalischer Substanzen, und indifferente Gasarten sowie Kohlensäure löschen das Licht.

2) Das Leuchten tritt in der Regel nicht spontan auf, sondern es ist eine Begleiterscheinung von Erregungsvorgängen, wird also im allgemeinen durch alle Protoplasmaerize hervorgerufen; merkwürdigerweise reagirt jedoch das photogene Protoplasma auf elektrische Reizung im allgemeinen weniger gut als auf andere Reizarten. Unter den chemischen Reizen ist besonders die heftige Wirkung des süßen Wassers auf die leuchtenden Seethiere, dann die Wirkung von Säuren und Alkalien, unter den physikalischen Reizen die mechanische Reizung hervorzuheben. Dass die Erregungsvorgänge in den Nerven die Lichterscheinung hervorrufen, wird sowohl durch das physiologische Experiment bestätigt, als durch die Thatsache, dass bei den Leuchtkäfern die als Nervengifte bekannten Alkaloide von *Nux vomica*, *Curare*, *Calabarbohne* und *Opium* entschieden auf das Leuchten einwirken.

3) Bei vielen Thieren ist zwar das Leuchten eine Begleiterscheinung des Lebens, allein es ist nicht nothwendig an dasselbe gebunden, sondern kann auch noch beim toten Thiere durch mechanische und chemische Einflüsse erzeugt werden.

Ueber die Begleiterscheinungen des Leuchtens weiss man so viel, dass jedenfalls keine nennenswerthe Wärmeentwicklung damit verbunden ist, denn auch die Untersuchungen mit sehr feinen thermoelektrischen Apparaten haben keine positiven Werthe ergeben. Was die Elektrizität betrifft, so fand *Kölliker* beim Auflegen von Leuchtkäfern auf einen stromprüfenden Apparat zu Gunsten der lebenden leuchtenden Thiere im Gegensatz zu toten eine Abweichung der Magnetnadel um 3–7°, womit aber noch nicht be-

wiesen ist, dass das Leuchten von elektrischen Strömen begleitet wird, denn andere Untersuchungen haben ein negatives Resultat ergeben.

In seiner Beschaffenheit erinnert das Licht an das Leuchten des Phosphors und seine Farbe spielt in's blaue, grüne, röthliche, gelbe oder violette. Die von verschiedenen Forschern vorgenommene spektroskopische Analyse ergibt ein continuirliches Spektrum, das von einigen als monochromatisch, von Secchi als polychromatisch bezeichnet wird; die Bande liegt nach Panceri<sup>o</sup> zwischen den Linien E und F des Sonnenspektrums.

### § 168.

Ueber die Quelle des thierischen Lichtes ergibt sich aus dem Beobachteten folgendes:

Dasselbe entspringt der Oxydation einer organischen Verbindung, bei welcher unter allen Umständen Kohlensäure entwickelt wird. Diese Leuchtsubstanz ist in einem Theil der Fälle ein Fettstoff, in einem andern eine stickstoffhaltige Substanz. Mit Phosphor hat das thierische Licht nichts zu schaffen, sondern die photogene Substanz hat nur die Eigenschaft mit dem Phosphor gemein, die Spannkräfte, die bei der Oxydation zur Entbindung kommen, statt wie gewöhnlich als Wärmebewegung, vielmehr in Form von Lichtschwingungen zu entbinden. Kurz, es ist eine Oxydation, bei der statt Wärme Licht auftritt. Bei dem Leuchten lebendigen Protoplasmas ist auch daran gedacht worden, das Licht könne elektrischen Ursprungs sein. Dagegen sprechen die in vielen Fällen zu Tage tretende Unabhängigkeit des Leuchtens von den Lebensvorgängen und die resultatlosen Untersuchungen auf elektrische Ströme. Deshalb wird auch für das Leuchten des lebendigen Protoplasmas die chemische Theorie die richtige sein und zwar so:

Das Protoplasma gewisser Thiere produziert eine Substanz, die bei ihrer Oxydation leuchtet (photogene Substanz). Der Oxydationsvorgang wird einerseits ausgelöst, wenn diese Substanz in innigen Contact mit dem Sauerstoff kommt und gewissen Frictionen oder chemischen Anstößen unterworfen wird, oder dann, wenn das Protoplasma, in das sie eingebettet ist, von einem Erregungsvorgang durchzogen wird. Die in das Protoplasma eingesprengte Leuchtsubstanz bildet hierbei für den Erregungsvorgang eine Hemmung und da bei jeder Hemmung eine Kraftumwandlung stattfindet, so ist damit ein auslösendes Moment gegeben, aber nur unter der Bedingung, dass der nöthige Sauerstoff vorhanden ist.

Aus dem Gesagten ergibt sich mit Nothwendigkeit, dass das Leuchtphänomen, wie die Beobachtung bestätigt, die Erscheinung der Ermüdung und Erschöpfung und die der Erholung zeigt. Das Leuchten dauert nur so lang, als disponibler Sauerstoff und disponible photogene Substanz vorhanden ist und beides wird durch das Leuchten verzehrt.

Die Frage nach den Bedingungen der Bildung der photogenen Substanz ist noch ganz ungelöst. Man kann nur sagen, sie entspringe in den meisten Fällen einer spezifischen ererbten Qualität des Protoplasmas, die gewissen Thierarten der verschiedensten Thierabtheilungen zukommt, aber fast überall nur einigen wenigen Arten. In anderen Fällen, die in § 164 enthalten sind, besteht die spezifische Eigenthümlichkeit nur in einer Prädisposition zur Entwicklung der Leuchtsubstanz, und diese Prädisposition ist theils eine dauernde, theils eine nur temporäre.

#### § 169.

Ausser dem im bisherigen beschriebenen, von Oxydation einer photogenen Substanz herrührenden, also chemischen thierischen Lichte, kommen noch zwei andere Formen von Leuchten bei Thieren vor, die rein physikalischer Natur sind.

1) Das Auftreten von elektrischen Funken im Haarkleid der Säugethiere, wenn dasselbe gerieben wird. Am leichtesten ist die Erscheinung bei Katzen hervorzubringen durch Streicheln gegen das Haar und zwar am besten bei trockner Luft, auch am menschlichen Kopf- und Barthaar ist es zu beobachten. Es handelt sich hier einfach um die Entstehung von Reibungselektrizität an den die elektrische Bewegung so sehr schlecht leitenden Haaren und Entladung derselben unter knisterndem Geräusch.

2) Das Leuchten der Augen der mit einem Tapetum versehenen Wirbelthiere und vieler Insekten, insbesondere der Nachtschmetterlinge. Von diesem Leuchten ist festgestellt, dass es eine bloße Reflexion äusseren Lichtes ist, denn es verschwindet bei absoluter Dunkelheit vollständig.

### 13. Die Entwicklungsvorgänge des Protoplasmas (continuirliche Funktionen).

#### § 170.

Die im bisherigen geschilderten, in kurzem Rhythmus verlaufenden Funktionen haben alle das mit einander gemein, dass sie einen in sich selbst zurückkehrenden Kreislauf von Zustands-

veränderungen bilden. Ausserdem zeigt das Protoplasma noch eine Reihe von Vorgängen als Ausdruck der Lebensthätigkeit, die mehr stetig verlaufen und es in einer gerade fortlaufenden Richtung verändern. Man fasst dieselben als Entwicklungsercheinungen zusammen und könnte sie im Gegensatz zu den rhythmischen Funktionen *continuirliche* nennen.

Die quantitative Seite dieser Vorgänge wird von dem Wachsthum, der Vermehrung und Fortpflanzung gebildet; die qualitative Seite findet in der Differenzirung und Anpassung sowie in der Vererbung ihren Ausdruck.

### a) Wachsthum.

#### § 171.

Nach Virchow unterscheidet man zweierlei Wachstumsformen: das *trophische*, worunter man einfache Volumszunahme des einzelnen Protoplasmastückes oder Gewebeelementes versteht, und das *numerische* Wachsthum der vielzelligen Thiere, das dadurch zu Stande kommt, dass die Zellen durch Theilung und Knospung sich vermehren, wodurch die Masse des Gesamtkörpers vergrössert wird. Passenderweise betrachten wir das numerische Wachsthum im Zusammenhang mit den übrigen Vermehrungsvorgängen und erörtern zuerst das *trophische* oder, wie man es auch nennen könnte, das *elementare* Wachsthum.

#### § 172.

Unter *trophischem* Wachsthum im weitesten Sinne des Wortes versteht man jede Massevermehrung des Protoplasmas; allein hierbei sind zwei *physiologisch* und *praktisch* sehr verschiedenwerthige Massevermehrungen zu unterscheiden.

1) *Homotrophisches* Wachsthum ist eine Massevermehrung ohne Aenderung der qualitativen Zusammensetzung des Protoplasmas, wobei also weder das Mengeverhältniss, noch die Qualität der Protoplasmabestandtheile verändert wird.

2) *Heterotrophisches* Wachsthum ist eine Massevermehrung, welche mit einer Veränderung der chemischen Zusammensetzung des Protoplasmas verknüpft ist. Hierbei sind hauptsächlich drei Fälle zu unterscheiden:

a) Die als *Mästung* bezeichnete und schon § 99 geschil-

derte Vermehrung des Protoplasmafettes (steatotrophisches Wachstum).

b) Die bei unserem Schlachtvieh als „Aufschwellung“ bezeichnete, allerdings noch nicht exakt untersuchte Volumsvermehrung, bei welcher es sich vorzugsweise um eine Vermehrung des Wassers (samt dessen Salzen und Extraktivstoffen?) handelt. Solches Fleisch ist durch die bedeutende Volumsabnahme gekennzeichnet, die es beim Kochen und besonders beim Braten erfährt. Man kann deshalb diese Wachstumsart als hydrotrophisches Wachstum bezeichnen. Offenbar ist dieser Vorgang ein ganz ähnlicher wie die krankhafterweise so oft zu beobachtende hydropische Anschwellung, allein da sie sicher auch als durchaus normale Entwicklungserscheinung vorkommt (nach meinen Untersuchungen beträgt z. B. der Wassergehalt der zum Auskriechen aus dem Ei fertigen Seidenraupe 68%, der der Erwachsenen nach *Haberlandt's* Analysen ca. 83%), so haben wir zwischen pathologischem Hydrops und zwischen normalem hydrotrophischen Wachstum wohl zu unterscheiden.

c) Als differenzives Wachstum kann man alle diejenigen sehr mannigfaltigen Massevermehrungen betrachten, bei welchen es sich weniger um eine Veränderung der quantitativen, als der qualitativen chemischen Zusammensetzung handelt, also dasjenige Wachstum, welches die Differenzierungsvorgänge des Protoplasmas begleitet. Da später über die Differenzierung gesondert und ausführlicher gesprochen werden soll, so ist dort das Nähere nachzusehen.

Selbstverständlich gehen diese dreierlei Formen des trophischen Wachstums in den mannigfaltigsten Nuancierungen in einander über.

Ueber die Bedingungen dieser dreierlei Wachstumsformen ist zunächst zu sagen, dass zwar im allgemeinen jede Protoplasmaform alle diese Formen des Wachstums annehmen kann, und dass es wesentlich von den äusseren Verhältnissen abhängt, welche Form des Wachstums eingeschlagen wird, aber der Grad der Befähigung zu einer bestimmten Form ist bei verschiedenen Protoplasmaarten auch unter sonst gleichen Bedingungen nicht gleich gross, weshalb wir von Wachstumsfähigkeit im allgemeinen, von Mastfähigkeit, Differenzierungsfähigkeit etc. im speziellen zu reden haben.

### § 173.

Das trophische Wachstum hat zur Voraussetzung, dass beim

Stoffwechsel die Zufuhr fixer Nährstoffe über den Stoffverbrauch überwiegt. Es wird also durch alle diejenigen Umstände, welche die Stoffzufuhr vermehren, sowie durch alle die, welche den Stoffverbrauch vermindern, gesteigert; allein trotzdem bewegt es sich innerhalb einer gewissen, schwer und in nur geringem Masse verrückbaren, quantitativen Bahn, weil diese Umstände in einem regulatorischen Verhältniss zu einander stehen, was sich aus folgendem ergibt.

Erste Bedingung reichlicher Stoffzufuhr ist, dass in dem umspülenden Medium möglichst viel fixe Nährstoffe vorhanden sind, allein wie viel von diesem Vorrath aufgenommen wird, hängt von der Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas ab. Diese ist nun, wie in § 69 geschildert wurde, von dem Arbeitsmass des Protoplasmas in der Weise abhängig, dass stärkere Ermüdungsgrade, wie sie durch stärkere Arbeit gesetzt werden, die Resorptionsfähigkeit erhöhen. Auf der andern Seite haben wir seiner Zeit gesehen, dass die Protoplasmaarbeit die fixen Protoplasmabestandtheile zerstört, also dem Wachsthum entgegenarbeitet.

Dieses Verhältniss, das ich als elementare Wachstumsregulation bezeichne, bewirkt 1) dass das Mass des Wachstums in einem sehr weit gehenden Grade von der Gunst der äusseren Umstände unabhängig ist, dass es also nicht über ein gewisses Mass hinaus gesteigert und beschleunigt werden kann; 2) dass wir von einer spezifischen Wachstumsfähigkeit des Protoplasmas zu sprechen haben, weil der das Wachsthum regulirende Mechanismus nicht bei allen Arten gleich empfindlich arbeitet. Hierbei ist das Verhältniss von Raum und Zeit zu unterscheiden: in Bezug auf ersteren spricht man von Grosswüchsigkeit, in Bezug auf letztere von Schnellwüchsigkeit, was beides durchaus nicht zusammenfällt, denn es gibt schnellwüchsige Protoplasmastücke, die trotzdem klein bleiben, und grosswüchsige, die sehr langsam wachsen. Ein weiterer Unterschied in der spezifischen Wachstumsfähigkeit verschiedener Protoplasmaarten liegt in der Dauer des Wachsthumsvorganges: Langwüchsig, wenn der Wachsthumprocess lange fortdauert, kurzwüchsig, wenn er rasch sein Ende erreicht. Langwüchsig und grosswüchsig ist hierbei durchaus nicht immer gleichbedeutend, z. B. die Knochenzellen scheinen lange Zeit hindurch an Volum zunehmen zu können, jedoch ohne eine erhebliche Grösse zu erreichen, während die langwüchsigen Muskelfäden auch grosswüchsig sind. Hierbei muss übrigens daran erinnert werden, dass bei dem Effekt des Wachstums in Bezug auf die endliche Grösse der Protoplasmastücke die Theilungsvorgänge eine Hauptrolle spielen, wovon später.

## § 174.

Worauf diese Unterschiede in der Wachstumsfähigkeit beruhen, ist bis heute so gut wie gar nicht untersucht und es lässt sich im Voraus sagen, dass die Ursachen äusserst complizirter und mannigfaltiger Natur sein müssen. Bis zu einem gewissen Grade ist es jedoch möglich, auf Verhältnisse hinzuweisen, welche bei der Differenz in der Wachstumsfähigkeit eine Rolle spielen müssen.

1) Ein rein äusserlicher Umstand ist die Zugänglichkeit der Nährstoffe zum Protoplasma: Nacktes Protoplasma wird wachstumsfähiger sein als solches, das in mehr oder weniger dichte Zellhäute eingeschlossen oder durch Zellkittmassen vom Reservoir der Nährstoffe abgeschlossen ist. Hierfür können aus der Wachstumsenergie der verschiedenen Gewebe zahlreiche Beispiele angeführt werden, z. B. die geringe Wachstumsfähigkeit des Knorpel-, Knochen-, Muskel- und Nervengewebes im Gegensatz zu der grossen Wachstumsfähigkeit des vorzugsweise aus nacktem Protoplasma bestehenden Drüsengewebes u. s. w.

2) Auch wo das Protoplasma nackt ist, wird die Grösse der Strukturporen desselben eine bedeutende Rolle spielen müssen, denn je grösser dieselben sind, um so leichter wird unter sonst gleichen Umständen die Stoffzufuhr stattfinden.

3) Von entscheidendem Einfluss muss die Beschaffenheit des den Porenverschluss bestimmenden Strukturtheils sein. Wie wir § 71 sahen, findet im müssigen Zustand Porenverschluss statt, und die durch die Protoplasmaarbeit erzeugten Ermüdungsstoffe erzwingen die Porenöffnung. Je leichter nun diese eintritt, d. h. je weniger umfangreich die durch die Arbeit erzeugte Zerstörung von Protoplasmastoffen zu sein braucht, um die Porenöffnung herbeizuführen, um so grösser wird die Wachstumsfähigkeit sein. Mit dieser Anschauung stimmt z. B. die Thatsache überein, dass die Thiere in der Wachstumsperiode entschieden ermüdbarer sind, als im ausgewachsenen Zustand. Die Ermüdbarkeit, des Porenverschlussapparates muss aber selbst wieder von verschiedenen Umständen abhängen:

a) Seine chemische Zusammensetzung wird nicht ohne Einfluss auf die Empfänglichkeit desselben für die Einwirkung der Ermüdungsstoffe sein.

b) Von ebenso grossem Einfluss werden Unterschiede in seiner physikalischen Beschaffenheit sein: Je dehnbarer die den Porenverschluss regulirenden Strukturtheile sind, um so weniger dicht



und um so leichter zu beseitigen der Verschluss ist, um so wachstumsfähiger wird das Protoplasma sein. Dahin möchte ich die Thatsache deuten, dass unter sonst gleichen Umständen die wasserhaltigen weichen Protoplasmaarten ganz entschieden wachstumsfähiger sind, als die festeren wasserärmeren.

4) Welche eigenthümliche, noch ganz unaufgeklärte Verhältnisse auf die Wachstumsfähigkeit des Protoplasmas einwirken, geht aus der Thatsache hervor, dass Bastarde sehr häufig ein wachstumsfähigeres Protoplasma besitzen als die beiden Elternarten. So habe ich vor kurzem 20 Monate alte Bastarde von Forellen und Saiblingen gesehen, welche 500 Gramm wogen, während die gleich alten, im gleichen Teiche aufgewachsenen Forellen und Saiblinge von Reinzucht im Durchschnitt nur 35 Gramm Gewicht hatten. Viele solcher Fälle sind bei den verschiedensten Bastarden beobachtet, allein nicht so, dass es allgemeine Regel wäre; Maulesel und Maulthiere halten z. B. in der Wachstumsfähigkeit das Mittel zwischen ihren beiden Erzeugerarten.

5) Trotz der absoluten Unkenntniss der letzten Ursachen ist es nicht uninteressant, einen vergleichenden Blick auf die Wachstumsfähigkeit der Protoplasmaarten der verschiedenen Thierabtheilungen zu werfen. Hier springt z. B. die geringe Wachstumsfähigkeit des chitinoenen Protoplasmas der Gliederthiere, gegenüber dem osteogenen und chondrigenen Protoplasma der Wirbelthiere in die Augen. Es ist der Unterschied jedenfalls zum Theil darauf zurückzuführen, dass das chitinogene Protoplasma durch seine hohe Geneigtheit, sich gegen das Aufenthaltsmedium durch eine sehr wenig nachgiebige und durchlässige Chitinhaut abzukapseln, in seiner Wachstumsfähigkeit beeinträchtigt ist. Die geringe Wachstumsfähigkeit des mucigenen Molluskenprotoplasmas steht wohl ebenfalls mit seiner spezifischen chemischen Mischung in innigem Zusammenhang und zwar insofern, als dieselbe bewirkt, dass Einflüsse, welche bei anderen Protoplasmaarten nur den rhythmischen Wechsel zwischen Sättigungs- und Hungerzustand hervorrufen, hier zu einer Zerstörung der lebendigen Struktur durch Schleimmetamorphose des Protoplasmas führen. Damit stimmt, dass die Mollusken gegen Verwundungen empfindlicher sind als andere Thiere. Uebrigens ist sogleich zu bemerken, dass geringes Totalwachsthum vielzelliger Thierkörper nicht nothwendig ausschliesslich Folge geringer elementarer Wachstumsfähigkeit ist, sondern dass es sich hier auch um die später zu besprechende sociologische Wachstumsregulirung handelt.

## § 175.

Trotzdem die im bisherigen geschilderte Wachstumsfähigkeit das effektive Wachstum souverän beherrscht, so wird letzteres doch durch eine Reihe bestimmter äusserer Verhältnisse erheblich beeinflusst, und man fasst dieselbe zusammen unter der Bezeichnung: Wachstumsbedingungen.

1) Von entschiedenem Einfluss auf das Wachstum ist die Wärme, und zwar sowohl in Bezug auf Geschwindigkeit als auf die endliche Wachstumsgrösse. Bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt des Wassers stagniren die Wachsthumsvorgänge im thierischen Protoplasma fast völlig; von da an nimmt mit steigender Wärme die Wachsthumintensität zu bis zu einem Maximum, über das hinaus eine weitere Steigerung den entgegengesetzten Erfolg hat, weil die Zerstörbarkeit der Protoplasmabestandtheile, die dem Wachstum feindlich ist, bei höheren Temperaturen steigt.

Der auffälligste und bekannteste Theil des Einflusses der Temperatur auf das Wachstum ist der auf die Geschwindigkeit: Je näher am Zuträglichkeitsmaximum sie liegt, desto rascher geht das Wachstum vor sich. Weniger studirt ist der Einfluss auf die endliche Wachstumsgrösse und das Verhältniss beider Einflüsse zu einander. Es scheint, dass es eine Wachsthumbeschleunigung gibt auf Kosten der endlichen Wachstumsgrösse.

Das Zuträglichkeitsmaximum liegt unter allen Umständen stets tiefer, als der Punkt, in welchem Wärmestarre eintritt (siehe § 34). Aber offenbar liegt es nicht für alle Thiere gleich hoch; so besitzt der Meeresgrund noch bei einer constanten Temperatur von minus 1°—2° C. eine reiche Fauna, während für die Luftthiere das Maximum um 25° C. herum liegt. Ebenso hat das Maximum nicht für alle Thiere einen gleich grossen Spielraum: Arten, bei welchen derselbe gross ist, nennt man eurytherme, solche bei denen er eng ist, stenotherme Arten (Möbius).

## § 176.

Das freie Protoplasma der niedersten Thiere, dessen Eigenwärme fast ganz der Temperatur des umgebenden Mediums entspricht, ist natürlich in seiner Wachsthumintensität ganz auf die äussere Temperatur angewiesen. Bei dem Protoplasma der vielzelligen Thierkörper tritt an dessen Stelle die Eigenwärme des Gesamtkörpers, die, wie früher geschildert, bald mehr, bald

weniger unabhängig von der Temperatur der umgebenden Medien ist.

Bei den kaltblütigen oder, wie sie auch genannt werden, wechselwarmen Thieren ist leicht zu constatiren, dass die äussere Temperatur von grösstem Einfluss auf Betrag und Geschwindigkeit des Wachsthum ist; z. B. in kalten Gebirgsbächen (6—8° C.) wachsen die Forellen sehr langsam und erreichen selten ein Gewicht von über  $\frac{1}{2}$  Kilogr., während sie in wärmeren Wassern (15—18°) leicht 3—5 Kgr. schwer werden und das Gewicht von  $\frac{1}{2}$  Kgr. schon im dritten Jahre erreichen können. Laubfrösche lernte ich kennen, die, in einem Orchideenhouse aufgewachsen, reichlich die Grösse eines Wasserfrosches erreicht hatten.

Vergleichen wir die wechselwarmen Kaltblüter mit den constant warmen Warmblütern (Vögeln und Säugethieren), so tritt bei letzteren, ganz entsprechend der grösseren Unabhängigkeit ihrer Eigenwärme von der äusseren Temperatur, auch eine grössere Unabhängigkeit ihres Wachsthum von der Aussenwärme zu Tage: Die Wärmeregulation wird zur Wachsthumregulation. Namentlich auffällig ist, dass der Wachsthumabschluss des Gesamtkörpers ein weit bestimmterer ist nach Zeit und Raum. Während z. B. bei der Forelle der Wachsthumabschluss einerseits bei  $\frac{1}{2}$  Kgr., andererseits erst bei 3—5 Kgr. Gesamtgewicht erfolgen kann, liegen Minimum und Maximum bei den Warmblütern sehr nahe bei einander, insbesondere nahe bei den Vögeln und den kleineren Säugethieren, und auch der Zeitpunkt des Wachsthumabschlusses kann durch Unterschiede in der äusseren Temperatur nur in sehr geringem Grade verschoben werden, während bei den Kaltblütern häufig sehr schwer zu bestimmen ist, wann sie ausgewachsen sind.

### § 177.

Bei dem theoretischen und praktischen Interesse, das sich an das Verhältniss von Wärme und Wachstum knüpft, soll in Folgendem über einige Messungsergebnisse berichtet werden, die ich an Warmblütern, insbesondere an Vögeln, also an der Thierklasse erhielt, deren Wachsthumabschluss die grösste Constanz aufweist.

Das Endergebniss der Messungen ist der Nachweis, dass das Wachstum bei dieser Thierabtheilung in einem unter sonst gleichen Umständen ziffermässig sehr constanten umgekehrten Verhältniss zur Grösse ihres Wärmeverlustes in der Wachsthumperiode steht.

Bei den Vögeln habe ich als Massstab für die Intensität des Gesamtwachsthum die Zahl angenommen, die man durch Di-

vision mit dem Evolumen in das Volumen des Rumpfes (am Skelet gemessen) erhält. (Die natürlichere Vergleichung von Ei-gewicht und Gewicht des erwachsenen Thieres scheidert an der Un-möglichkeit der Beschaffung ausgiebigen frischen Materials und den enormen Schwankungen des Körpergewichts je nach dem Er-nährungszustand).

Die genannte Wachstumsgrösse, so nenne ich diese Ziffer, ist bei den von mir gemessenen Vögeln ganz ungemein ver-schieden. Sie beträgt z. B. beim Truthahn 111, bei der Haus-schwalbe nur 5, und meine Messungen haben als ganz ausnahms-loses Resultat ergeben, dass in einer und derselben Gattung oder Familie die grossen Arten grössere Ziffern aufweisen als die klei-nen, z. B. Tag-Raubvögel: Steinadler 36, Sperber 7. Nacht-Raubvögel: Uhu 51, Käuzchen 10; Rabenartige: Kolkrabe 55, Eichelhäher 18. Hühnerartige: Truthahn 111, Wachtel 14; Zahnschnäbler: Schwan 26, Krikenten 17; Steganopo-den: Pelikan 71, Cormoran 71; Gattung *Lanius: excubitor* 11, *collurio* 8; Gattung *Picus: martius* 23, *major* 13; Gattung *Ardea: cinerea* 42, *minuta* 9,7 etc.

Angenommen muss werden, dass die sonstigen Wachstums-bedingungen bei zweierlei Arten derselben Gattung wesentlich die gleichen sind, aber offenbar sind die Wärmeverluste bei kleinen Vögeln aus zwei Gründen grösser als bei grossen Arten; 1) weil die Wärmeverluste im geraden Verhältniss zur Oberflächeentwick-lung stehen und diese bei kleinen Körpern grösser ist als bei grossen; 2) weil grosse Vögel ein dickeres Gefieder und demge-mäss geringere Wärmeverluste haben als kleine Vögel mit ihrem dünneren Gefieder.

Messung und Rechnung bestätigen nun, dass der Unterschied in der Wachstumsgrösse zweier verschieden grossen Arten einer Gattung oder engeren Familie, sofern die äusseren Verhältnisse des Wärmeverlustes gleich sind, genau auf die genannten Faktoren zurückzuführen ist und zwar in folgender Weise:

Hat man zwei gleich geformte, aber verschieden grosse Körper z. B. zwei Würfel, deren einer eine Kantenlänge von 1 Ctm., der andere eine Kantenlänge von 2 Ctm. hat, so ist die Oberflächen-entwicklung des ersten (d. h. Oberfläche: Volumen) =  $\frac{6}{1}$ , die des zweiten =  $\frac{24}{8}$ . Die Oberflächenentwicklungen verhalten sich also wie 6:3, d. h. wie 2:1, also umgekehrt wie die Durch-messer. Wendet man dies auf die Eier an, so verhalten sich die Oberflächenentwicklungen, also die Wärmeverluste zweier gleich-geformter, aber verschieden grosser Eier ungefähr umgekehrt wie ihre Durchmesser, und da die Wachstumsintensität in umgekehr-

tem Verhältniss zu der Grösse des Wärmeverlustes steht, so steht sie in geradem Verhältniss zum Eidurchmesser. Wäre das nun der einzige Faktor, so müssten bei zwei verschiedenen grossen Vogelarten die Wachstumsgrössen sich verhalten wie die Eidurchmesser; das ist aber nicht der Fall, weil noch die ungleiche Gefiederdicke hinzukommt. Misst man nun diese und multiplicirt bei jeder Art die Ziffer des Eidurchmessers mit der der Gefiederdicke, so verhalten sich diese Ziffern innerhalb einer Gattung bei allen Arten, den grössten wie den kleinsten, fast genau so wie ihre Wachstumsgrössen; d. h. wenn man mit dem Produkt aus Eidurchmesser und Gefiederdicke in die Ziffer der Wachstumsgrösse dividirt, so erhält man eine Ziffer, welche ich die Wachstumsconstante genannt habe, weil sie bei Thieren gleicher Verwandtschaft und gleicher Lebensweise gleich gross ausfällt.

Dagegen sehen wir, dass die Wachstumsconstante bei solchen Vögeln verschieden gross ist, welche in Bezug auf die Wärmeverluste während der Wachstumsperiode durch Beschaffenheit und Standort des Nestes oder sonstige Aufenthaltsweise sich nicht gleich verhalten. So haben die höchste Wachstumsconstante (6—9) die Höhlenbrüter; ferner ist bei Vögeln mit napfförmigem Nest die Wachstumsconstante grösser (4—5½), als bei solchen mit flachem, offenem Horst (1—2). Bei geschütztem Stand des Nestes ist die Constante höher (1½—2) als bei Horsten, die ganz frei stehen (0,6—1); bei den Nestflüchtern sind die Zahlen so wie bei Arten, deren Nest zwar offen und flach ist (die Jungen also nicht zusammenpresst), aber einen geschützten Stand hat. Endlich ist die Zahl bei Vögeln, die früh im Jahre brüten, geringer als bei solchen, die später im Jahre brüten und ebenso bei nordischen Vögeln geringer als bei südlich lebenden.

Bei den Säugethieren habe ich nur einige wenige Messungen ausgeführt, diese weisen aber darauf hin, dass bei ihnen für das postfötale Wachstum das gleiche Gesetz gilt wie für die Vögel. Damit stimmt folgendes überein: Im hohen Norden zeigen Menschen und Hausthiere (Pferde, Rinder) einen kleineren Wuchs als im gemässigten Klima. Bei nordischen Säugethieren und Vögeln ist die Haar- und Federschicht viel dichter, also wärmehaltiger, als bei ihren nächstverwandten südlicher lebenden, und trotzdem zeigen diese nordischen Arten keinen grösseren Wuchs als die südlichen, sondern eher das umgekehrte. Bezüglich der Wirkung der Oberflächenentwicklung wissen die Thierzüchter längst, 1) dass solche Rinder- und Schweinerassen, bei denen durch möglichste Verkürzung der Gliedmassen und durch einen möglichst kreisförmigen Querschnitt des Rumpfes das Verhältniss der Wärme ab-

gebenden Oberfläche zur Wärme erzeugenden Masse abgenommen hat, grosswüchsiger und mastfähiger sind; 2) dass bei grossen, also warmhaltigeren Thieren ein viel geringeres Futterquantum zur Aufrechterhaltung ihres Körpergewichtes nöthig ist. Z. B. ein Mensch muss täglich  $\frac{1}{18}$  seines Körpergewichtes zu sich nehmen, eine Maus etwa  $\frac{1}{3}$ , um nicht abzumagern.

### § 178.

2) Im Anhang an die Wärme muss noch des Lichtes kurz gedacht werden. Bis jetzt sind hierüber noch wenige Untersuchungen angestellt. Wir wissen nur: dass Froschlarven in der Dunkelheit langsamer wachsen; dass die Stoffwechselintensität, soweit sie sich durch Sauerstoff und Kohlensäureumsatz zu erkennen gibt, in der Dunkelheit geringer ist als im Licht (ein Minus von 15—18%) und dass die Kohlensäureausscheidung, in weissem Licht = 100 gesetzt, in violettem Licht 87, in rothem 92, in blauem 103, in grünem 106, in gelbem 126 ist. Daraus lässt sich schliessen, dass der Einfluss des Lichtes auf das Wachstum ein ähnlicher sein dürfte wie der der Wärme, nämlich dass es ein Zuträglichkeitsmaximum gibt, und dass Abweichung von diesem nach oben durch zu starke Oxydation wachstumshinderlich ist, während Abweichung nach abwärts zuerst das steatotrophische Wachstum begünstigen wird (die Thierzüchter nehmen an, dass bei Dunkelheit die Mästung besser gelinge), dass weiter abwärts jedoch das Wachstum eine gewisse, aber jedenfalls nicht sehr erhebliche Hemmung erfährt.

Dafür, dass ein gewisser Lichtreiz wachstumsförderlich für thierisches Protoplasma ist, spricht auch der Gegensatz zwischen der oberen und unteren Seite der Thiere. Die Rückenhaut der Säugethiere (Cutis und Epidermis) ist dicker als die Bauchhaut, und die Haare und Federn auf dem Rücken sind stärker und länger. Auch muss der Thatsache gedacht werden, dass das continuirliche Wachstum der Epidermiszellen gegenüber dem entschieden geringeren Wachstumsbetrag der inneren Schichten des Körpers sich wohl dahin deuten lässt, dass der Unterschied in der Beleuchtung nicht ohne Einfluss hierauf sei, allein zwingend ist das durchaus nicht, so wenig als der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenhaut, da es sich in beiden Fällen auch noch um Unterschiede in dem Verdunstungsmass, der Zahl und Intensität der Wärmeschwankungen, der Einwirkung des Sauerstoffs etc. handelt.

## § 179.

3) Unter die Wachstumsbedingungen gehören auch die kinetischen Verhältnisse, die wir unter der Bezeichnung *Gebrauchintensität* zusammenfassen. Auch hier haben wir es mit einem zuträglichsten *Gebrauchmaximum* zu thun, von dem aus Abweichungen nach beiden Richtungen hin einen hemmenden Einfluss auf das Wachsthum haben.

Uebermässiger Gebrauch, d. h. ein solcher, welcher im Missverhältniss zu der Nahrungszufuhr steht, oder nicht von den zur Erholung (s. § 98) nöthigen Ruhepausen unterbrochen wird, beeinträchtigt das Wachsthum und kann nicht blos Stillstand, sondern sogar Consumption herbeiführen und zwar um so leichter, je ermüdungsfähiger das Protoplasma ist.

Bei Abweichung von dem Zuträglichkeitsmaximum nach abwärts, erlangt zwar das Wachsthum noch keine quantitative Abnahme, sondern eher eine Zunahme, allein aus dem homotropischen Wachsthum wird ein steatotropisches (s. Mästung § 99). Bei noch weiterer Abnahme tritt auch quantitative Wachsthumshemmung, sogenannte Verkümmern durch Nichtgebrauch, ein.

Ich habe in ähnlicher Weise, wie den Einfluss der Wärme, so auch den Einfluss des Gebrauches auf das Wachsthum durch Messungen am Skelet von Säugethieren ermittelt und habe das Ergebnis in folgenden Satz zusammengefasst:

Unter sonst gleichen Umständen steht das Längewachsthum eines Knochens in geradem Verhältniss zu seiner mechanischen Leistung.

Dieser Satz zerlegt sich in zwei Sätze:

1) Das Längewachsthum steht in geradem Verhältniss zur Höhe der Belastung des Knochens durch das Körpergewicht.

2) Das Längewachsthum steht in geradem Verhältniss zur Stärke und Häufigkeit des in der Richtung der Längsaxe ausgeübten Muskeldruckes.

Dass das gleiche Gesetz für das Muskelprotoplasma gilt, zeigt die Volumzunahme der Muskeln durch geeigneten Gebrauch und die Volumsabnahme (meist nach vorgängiger Verfettung) durch Nichtgebrauch. Die Schwielenbildung an Hautstellen, die ausgiebigen rhythmischen Pressungen ausgesetzt sind, illustriert die Wirksamkeit des Gesetzes für das Protoplasma der Epidermiszellen, und auch für das Drüsenprotoplasma liegen Beobachtungen in gleichem Sinne vor.

Dass bei dem Einfluss des Gebrauchs auf das Wachstum des Protoplasmas im Leib vielzelliger Thierkörper sociologische Vorgänge in Betracht kommen, ist ausser Zweifel, namentlich steigt mit dem Gebrauch das Durchblutungsmass der gebrauchten Theile, während ruhenden Körpertheilen durch die Arbeit anderer Theile des gleichen Körpers Blut entzogen wird, worauf wir bei Besprechung der Correlation und Discorrelation des Wachsthumms zurückkommen werden. Allein ausserdem haben wir es auch mit elementaren Vorgängen zu thun.

1) Worauf schon früher hingewiesen wurde, ist Ermüdung des Protoplasmas durch Arbeit gleichbedeutend mit Herbeiführung des Hungerzustandes, d. h. mit Erhöhung der Resorptionsfähigkeit.

2) Die passiven und aktiven rhythmischen Pressungen, welche das contractile Protoplasma bei der Arbeit erfährt, müssen förderlich auf den Stoffwechsel und damit auch auf das Wachstum wirken, da jeder Pressung eine Abfuhr von Stoffen und jeder Erschlaffung eine Aufsaugung entsprechen muss.

Aus dem, was über den Einfluss des Gebrauchs gesagt ist, geht hervor, dass alle Reize, welche das Protoplasma erregen, auch Wachsthummsreize sind, sofern ihre Einwirkung nach Mass und Rhythmus das Zuträglichkeitsmaximum nicht überschreitet.

### § 180.

4) Unter den stofflichen Wachsthummsbedingungen steht natürlich die Zufuhr der fixen Nährstoffe oben an und es handelt sich hierbei sowohl um Quantität als Qualität.

Bezüglich der Quantität ist festzustellen, dass das Protoplasma (oder, was auf dasselbe hinauskommt, der Gesamtkörper eines Thieres) ein bestimmtes relatives Quantum von Nahrung in gegebener Zeit bedarf, um sein Volum oder Gewicht auch nur zu erhalten. Dieses Quantum nennt man Beharrungsfutter und berechnet es in Praxi auf den Tag und das Kilo Körpergewicht. Dass die Menge des Beharrungsfutters nicht bei allen Thieren gleich gross, dass sie namentlich bei den Thieren um so grösser sein muss, je kleiner dieselben sind, wurde schon früher angegeben. Für das Wachstum kommt nun blos diejenige Nährstoffmenge in Betracht, welche über das Beharrungsquantum hinaus gefüttert wird: Produktionsfutter. Zwischen letzterem und dem effektiven Wachstumseffekt bestehen ziffermässige Relationen. So hat man ermittelt, dass junge Pferde 100 Kgr. Produktionsfutter (Heu) in 7,34 Kgr. Körpergewicht umsetzen; bei Kälbern erzeugen 100



Kgr. Heu 6,50 Kgr. Massezunahme. Hieraus ergibt sich, dass nicht die gesammte Masse der über das Beharrungsfutter hinaus aufgenommenen Nahrung (auch abgesehen von den unverdaulichen Bestandtheilen) in Protoplasma umgewandelt, sondern dass auch hiervon ein Theil zerstört wird. Dies weist darauf hin, dass nicht nur die Erhaltung des Körpers, sondern auch das Wachstum das Ergebniss einer mit Stoffverbrauch verbundenen Arbeit ist. Voraussichtlich werden bei verschiedenen Thieren und Thierarten sowie bei verschiedenen Protoplasmaarten eines und desselben Thieres in der Hinsicht Unterschiede bestehen, dass bei den einen das Wachstum ein geringeres Arbeitsmass, also geringeren Stoffverlust erfordert als bei anderen.

Damit gewinnen wir eine weitere Präzisierung der schon in früheren Paragraphen besprochenen spezifischen Wachstumsfähigkeit. Wie gross hier die Unterschiede zwischen verschiedenen Thierarten sein können, geht aus den von mir gefundenen Wachstumsconstanten der Vögel (s. § 177) hervor. Den interessantesten Fall liefert der Kukul. Dieser Vogel brütet bekanntlich nicht selbst, sondern legt je ein Ei in das Nest eines kleinen Singvogels; der junge Kukul verdrängt sehr bald die andern Jungen aus dem Neste und empfängt alle Nahrung, die seine Stiefeltern herbeizuschaffen im Stande sind, allein, also das was sich sonst auf 4—5 Junge vertheilt. Ganz conform damit ist die Wachstumsconstante des Kukuks (17,7) 4—5 mal so gross als die der Sylvienarten, die ihn auffüttern (3,80—3,90). Ebenso zeigen andere als „Fresser“ bekannte Vogelarten, z. B. die Pelecaniden, auffallend grosse Wachstumsconstanten.

### § 181.

Unter den Nährstoffen ist für das homotrophische Wachstum selbstverständlich das Eiweiss der wichtigste Faktor und es steht fest, dass eiweissreichere Nahrung (engeres Nährstoffverhältniss) förderlicher ist, als eiweissärmere. Jedoch gibt es auch hier ein Zuträglichkeitsmaximum, welches nicht überschritten werden darf, weil die Aufnahme des schwer diffundirbaren Eiweiss daran geknüpft ist, dass die aus der Oxydation der stickstofflosen Bestandtheile entstehenden Ermüdungsstoffe und die Nährsalze nöthig sind, um das Protoplasma in resorptionsfähigen Zustand zu versetzen und die zerstörenden Wirkungen des Sauerstoffs auf das Eiweiss zu paralysiren.

Wenn in der Nahrung der Gehalt an Eiweiss im Verhältniss zu den stickstofflosen Nährstoffen abnimmt, so dass diese über-

wiegen, so sind zunächst die Bedingungen für das steatotrophische Wachstum günstiger als für das homotrophische, und eine Nahrung, bei welcher die Salze und das Wasser relativ überwiegen, begünstigt das hydrotrophische Wachstum.

Ueber die Beziehungen der Salze zum Wachsthum ist man so ziemlich auf das schon früher über ihren Einfluss auf die Ernährung Gesagte angewiesen und weiss ausserdem, dass bei den Thieren, welche bei ihrem Wachsthum verirdete Gewebe zu bilden haben (Kalkschalen wie die Mollusken, Knochen wie die Wirbelthiere), Armuth der Nahrung an den hierzu gehörigen Erdsalzen auch von nachtheiligem Einfluss auf die Wachsthumsvorgänge des Gesamtkörpers, nicht bloß auf die der betreffenden Hartgebilde, ist. Dass bei dem hämoglobigen Protoplasma der Wirbelthiere Armuth der Nahrung an Eisenverbindungen dem Wachsthum abträglich ist, steht gleichfalls fest.

#### § 182.

Ueber den Einfluss der spezifischen Bestandtheile der Nahrungsmittel (zu denen hauptsächlich die riechenden und schmeckenden gehören) auf das Wachsthum, wissen wir nur, dass sie sowohl zum Wachsthum-, als zum Erhaltungsstoffwechsel unbedingt erforderlich sind, dass sie die Rolle von Resorptions- und damit auch von Wachsthumstreizen spielen, wobei aber vorausgesetzt ist, dass ihnen die Eigenschaft der Adäquatheit zukommt und dass die Reizstärke ein auch hier sicher vorhandenes Zuträglichkeitsmaximum nicht überschreitet. Denn dass eine, durch Zusatz von schmeckenden und riechenden Stoffen „zu reizend“ gewordene Nahrung das Wachsthum beeinträchtigt, lehrt die Erfahrung am Menschen; namentlich wird ein wachstumshemmender Einfluss dem Alkohol zugeschrieben. Doch liegen Anzeichen vor, dass beim Alkohol, und vielleicht auch bei andern „erhitzenden“ Gewürzen, die Wachsthumshemmung darauf zurückzuführen ist, dass sie die Wärmeabgabe des Körpers erhöhen, also Wärmeverluste erzeugen.

#### § 183.

5) Eine dritte, aber noch wenig studirte Wachstumsbedingung ist das Mass der Sauerstoffzufuhr. Was sich bis jetzt sagen lässt, ist, dass es sich auch hier nur um ein Zuträglichkeitsmaximum handeln kann, von dem aus Abweichungen nach beiden Seiten hin das Wachsthum beeinträchtigen, und zwar Abweichung

nach aufwärts deshalb, weil reichlichere Sauerstoffzufuhr auch eine umfänglichere Zerstörung von Protoplasmabestandtheilen herbeiführt, Abweichung nach abwärts, weil die Kräfte, welche zur Unterhaltung der Ernährungsvorgänge und der Erzeugung der wachstumsförderlichen Körperwärme gehören, der Oxydation der Protoplasmabestandtheile durch den Sauerstoff entstammen.

Ausserdem ist bezüglich der Sauerstoffzufuhr zu erwähnen, dass eine gewisse Verminderung derselben das steatotrophische Wachstum (die Fettablagerung) ganz entschieden begünstigt, weshalb bei den Mästungsmethoden eine Verminderung der Athmungsfunktion angestrebt wird; man lässt die Thiere wenig Bewegungen ausführen, hält sie in dunklem Raume, und gestattet der Luft nur einen beschränkten Zutritt. Noch weiter gehende Beschränkung der Sauerstoffzufuhr scheint dem Wachstum den Charakter des Hydrotrophischen zu geben.

#### § 184.

Das elementare Wachstum hat ausser der besprochenen quantitativen Seite auch noch eine formale.

Bei dem indifferentirten Protoplasma kann von einer bestimmten Form kaum gesprochen werden, da die früher beschriebenen amöboiden Bewegungen einen fortwährenden Formwechsel veranlassen; nur im Zustand der totalen Contraction nähert sich alles undifferenzirte Protoplasma mehr oder weniger der Gestalt einer Kugel. Erst bei dem nucleogen-differenzirten Protoplasma (der Zelle) ist das Bestreben, die Kugelform anzunehmen, ein entschiedeneres, weshalb wir auch recht wohl von einer Anziehungskraft des Nucleus, die auf das Zellprotoplasma wirkt und das Centrifugalbestreben der Pseudopodien hemmt (siehe § 142), reden dürfen.

Bei dem völlig indifferentirten Protoplasma der niedersten Organismen haben die Wachsthumsvorgänge keinen morphogenetischen Einfluss, die Form wird jederzeit bestimmt 1) von den wechselnden Contraktionszuständen des Protoplasmas, 2) von den Widerständen der Umgebung, 3) von der Erdschwere, weil die Cohäsion bei diesem Protoplasma nicht so stark ist, dass es dieser widerstehen kann.

Bei dem differenzirten Protoplasma dagegen sehen wir im Verlauf des Wachsthums die bestimmten Formen sich heranzubilden, die im morphologischen Theile (Bd. I. § 38 ff.) beschrieben sind und es handelt sich hier darum, die morphogenetischen Einflüsse zu erörtern.

## § 185.

Da die lebendige Substanz hauptsächlich durch Quellung wächst, so resultirt ein Wachstumsdruck in der Richtung vom Centrum zur Peripherie und das Formende des Vorgangs ist zunächst in dem Satz ausgedrückt:

Das Protoplasma (bezw. die Zelle) wächst stets in der Richtung des geringsten Widerstandes.

Bei den Widerständen handelt es sich um solche, die im Protoplasma selbst, und um solche, die ausser ihm liegen. Unter den ersteren ist der wichtigste die durch den innerlichen Wachstumsdruck erzeugte Oberflächenspannung, die entweder von der Grenzschicht des Protoplasmas selbst ausgeht oder von Membranen, die das Protoplasma auf seine Oberfläche in Gestalt geschlossener Hüllen abgelagert hat. Ist die Oberflächenspannung rundum gleich stark, so wird das Wachsthum für sich allein stets eine Kugel mit wachsendem Radius erzeugen. Sobald jedoch die Oberflächenspannung Differenzen aufweist, erfolgt eine stärkere Zunahme des Durchmessers, welcher zwischen dem Punkt der schwächsten und dem der stärksten Oberflächenspannung liegt und damit wird aus der Kugel zunächst die Eiform, dann die Spindel und schliesslich die Fadenform.

Die Ursachen, welche eine Differenz in der Oberflächenspannung herbeiführen, sind mannigfaltiger Natur, lassen sich aber dahin zusammenfassen, dass sie in den Beziehungen des Protoplastückes zu den umgebenden Medien liegen; sobald diese nicht rundum ganz die gleichen sind, so muss eine Gleichgewichtsstörung in der Oberflächenspannung eintreten.

Ein äusserst wichtiges, für die lebendige Substanz völlig charakteristisches, von mir aufgestelltes Wachsthumsgesetz lautet:

Die lebendige Substanz wächst in der Richtung der Reizbahn.

Wir haben früher gesehen, dass der durch eine Reizung hervorgerufene Erregungsvorgang ein Zerstörungsprozess ist, der die Cohäsion des Protoplasmas mindert. Ein physikalischer Reiz, der wie Licht-, Wärme-, Schallwellen und mechanischer Stoss geradlinig fortschreitet, trifft natürlich ein Protoplaststück niemals an allen Punkten seiner Oberfläche gleich stark, sondern nur auf der einen Seite und hier nur an einem central gelegenen Punkte mit voller Stärke. Hier muss die Zerstörung am stärksten sein und an diesem Punkt diametral gegenüber gelegenen Punkte begreiflicherweise am geringsten oder umgekehrt. Damit ist eine Differenz in der Oberflächenspannung, nämlich ein Maxi-

rum und ein Minimumpunkt gegeben (Wachsthumspole), gegenüber einer hierauf senkrecht stehende Ebene, auf welcher die Oberflächenspannung rundum gleich gross ist (Wachsthumäquator). Jetzt muss das Wachstum, sofern keine äusseren Hindernisse vorliegen, unbedingt so erfolgen, dass der die beiden Wachstumspole verbindende Durchmesser sich am stärksten ausdehnt:

Das Wachstum ist polarisirt in der Richtung der Reizbahn.

Es fragt sich jetzt nur, welche Richtung dieses polarisirte Wachstum einschlägt, ob es sich dem Reiz entgegen oder von ihm hinweg bewegt. Zunächst hängt dies von den äusseren Umständen ab: Wenn ein Protoplasmastück auf einer unnachgiebigen Unterlage sitzt und der Reiz, wie in dem Fall die Regel sein wird, das entgegengesetzte Ende trifft, so kann das Stück nur dem Reiz entgegenwachsen; ist dagegen das dem Reiz zugewendete Ende fixirt so wird die Richtung die umgekehrte sein.

Bestehen in Bezug auf den äusseren Widerstand keine Unterschiede, so wird die Entscheidung, ob das Wachstum sich gegen den distalen oder proximalen Pol bewegt, davon abhängen, welcher Natur die am Ort des Reizeinfalls gesetzte Veränderung der Oberflächenspannung ist. Wird sie dort durch die Zerstörungsprozesse, die den Erregungsvorgang begleiten, vermindert, so wird das Protoplasma dem Reiz entgegenwachsen, wird sie dagegen erhöht durch Auftreten von Gerinnungsprodukten, so wird das Wachstum die gleiche Richtung wie der Reiz haben. Da offenbar das erstere die Regel ist, so wird in der Regel das Protoplasma dem Reiz entgegenwachsen.

Mag nun das Wachstum zwischen den beiden Polen sich hin oder her bewegen, unter allen Umständen ist es für die lebendige Substanz charakteristisch, dass sie in der Richtung der Reizbahn ihre Durchmesser vergrössert, während bei toten und unorganischen Körpern das Gegentheil der Fall ist: Die Durchmesser, die in der Reizbahn liegen, verkürzen sich.

Für die chemische Reizung gilt das gleiche wie für die physikalische. Ist nämlich, was bei den Zellen vielzelliger Thiere sehr häufig vorkommt, die eine Seite des Protoplasmastückes von einem andern oder anders zusammengesetzten Medium begrenzt als die andere Seite, so muss eine Differenz in der Oberflächenspannung zwischen den zwei diametral gegenüber liegenden Seiten entstehen und damit polarisirtes Wachstum.

### § 186.

Ausser der Oberflächenspannung kommt bei der Richtung des

Wachstums begreiflicherwise auch eine Differenz des äusseren Widerstandes in Betracht. Bei einem in einer Flüssigkeit frei suspendirten Protoplasmastück gibt es in dieser Beziehung keine Unterschiede; hier entscheidet nur die Oberflächenspannung über die Form. Dies ändert sich, sobald das Stück auf einer Unterlage festsitzt; hier wird im allgemeinen aus dem, was im vorigen Paragraphen über die Reizwirkung gesagt wurde, die Tendenz zum Auswachsen in der Richtung gegen die Reizquelle gegeben sein und diese Richtung wird mit der Haftaxe, d. h. einer auf der Haftfläche unter irgend einem Winkel stehenden Linie parallel sein. Dies beobachten wir fast bei allen festsitzenden Unicellulaten.

Bei den Multicellulaten haben wir noch, als Richtung gebend für das Wachsthum eines Protoplasmastückes, den Einfluss der dasselbe umgebenden Genossen in Betracht zu ziehen. Dieser kann natürlich ein doppelter sein, entweder ein Druck, der die Ausdehnung hemmt, oder, sofern das Stück rundum mit seinen Angrenzern verklebt ist, ein Zug, der einer Verminderung des Widerstandes gleich kommt.

Diese Einflüsse kombiniren sich natürlich in mannigfaltiger Weise mit denen, welche die eigene Oberflächenspannung beherrschen. Ist das Wachsthum durch Differenz der letzteren polarisirt, so kann ein senkrecht zu dieser Axe stehender Druck das Auswachsen in der Polarisationsaxe befördern, während im Gegentheil ein auf den Aequator ausgeübter Zug zu dem entgegengesetzten Resultat, d. h. zur Verkürzung des Pol-Durchmessers führen wird, das Gleichgewicht zwischen diesen rechtwinklig sich kreuzenden Einflüssen aber das Wachsthum in isodiametrische Bahnen zwingt.

Eine sehr gewöhnliche Formungserscheinung bei Protoplasmastücken, die im geschlossenen Verband mit andern leben, ist die Annahme einer polyedrischen Gestalt. Da eine Kugel eine andere nur in einem Punkte berühren kann, so bleiben unter einer Masse zusammengehäufter Kugeln zwischen den drei Berührungspunkten, mit denen drei in einer Ebene liegende Kugeln sich berühren können, leere Räume, die ein gleichseitiges Dreieck mit concaven Seiten bilden. Streben nun die Kugeln sich auszudehnen, so liegt für alle drei Angrenzer der Punkt des geringsten Widerstandes im Centrum dieses gleichseitigen Dreiecks und indem sie dahin auswachsen, werden sie eine vielflächige Gestalt annehmen, deren Flächen einen Winkel von  $\frac{4}{3}$  Rechten mit einander bilden. Da dieser Winkel dem eines Sechseckes entspricht, so wird ein Zwölfächner sich ergeben, wenn nach allen Seiten hin die gleichen Widerstände durch Angrenzer gegeben sind.

Eine weitere bei gesellig lebenden Protoplasmastücken häufige

formative Wachstumserscheinung ist das stilogene Wachstum, d. h. dass ein Protoplaststück in einer bestimmten Richtung einen dünnen Fortsatz treibt, der sich zwischen die angrenzenden Zellen einschleibt. Dies wird geschehen, wenn aus den oben besprochenen Gründen polarisiertes Wachstum und dabei genügender Druck im Äquator vorhanden ist und am proximalen Ende begrenzende Zellen liegen, welche sich als Ganzes nicht verschieben lassen, zwischen denen aber Spalträume mit weicherer Masse erfüllt sich vorfinden. Hat sich nun das Protoplaststück an seiner Basis mit den unterliegenden Zellen in's Druckgleichgewicht gesetzt, so wird an der Ecke der dort entstandenen polyedrischen Abflächung ein Punkt geringsten Widerstandes sein, weil von hier ein Weg in die Zwischenräume zwischen den angrenzenden Zellen führt. Ist nun das Protoplasma dünnflüssig genug, um die Austreibung eines Fadens zu gestatten, so wird der Wachstumsdruck ihn an diesem Ort des kleinsten Widerstandes hervortreiben. Dies ist wohl der Formungsmodus bei den so verbreitet vorkommenden, einen Wurzelfaden in die Unterlage sendenden Epithelien und den unipolaren sowie multipolaren Ganglienzellen.

### § 187.

Ausser diesen mehr passiven Umständen, welche die Wachstumsrichtung beeinflussen, müssen wir noch der aktiven gedenken. Diese wurzeln in den Contraktilitätserscheinungen, insbesondere ist es die hochamöboide Contraktilität, welche ganz charakteristische Zellformen schafft: Die als Pseudopodien bezeichneten Protoplastfortsätze, die anfangs bald gebildet und ausgestreckt, bald wieder eingezogen werden, können mit der Zeit zu dauerhaften Gebilden werden, namentlich dann, wenn in einer Zellenkolonie die Pseudopodien benachbarter Zellen mit ihren Spitzen sich berühren, so dass ihre Wiedereinziehung gehemmt ist. Auf diese Weise entstehen die bleibenden Zellnetze, die im morphologischen Theil beschrieben worden sind. Selbstverständlich ist, dass eine Entfaltung der Pseudopodien nur stattfinden kann, wenn die Zellen nicht gedrängt liegen, sondern durch flüssige oder wenigstens weiche Intercellularsubstanz getrennt sind.

Ob ausser dieser aktiven Entstehung von Zellnetzen, die der Pseudopodienbildung zu verdanken ist, auch noch eine passive vorkommt, scheint noch nicht ermittelt. Denkbar ist eine solche in folgender Weise: Wenn die Protoplaststücke eines Zellhaufens, die durch eine genügende Menge von verschieblicher Intercellularsubstanz ihre kugelige Form behaupten sich mit ihren Nach-

barn nur je in einem Punkte berühren und hier verschmelzen, so muss eine nachträgliche Zunahme der Intercellularsubstanz, welche die Stücke von einander zu entfernen strebt, die Verlöthungsstellen zu fädigen Brücken ausziehen.

### § 188.

Ein weiterer Formungsvorgang ist das Hervorwachsen bleibender Protoplasmafortsätze, deren wir dreierlei unterscheiden: Wimpergeißeln, Flimmerhaare und Nesselfäden. Die Bepflung des Protoplasmas durch ein bewegtes flüssiges Medium ist hierfür zwar keine unerlässliche Bedingung (bei den Samenfäden entwickeln sich die Geißeln auch in einem ruhenden Medium), allein jedenfalls *causa adjuvans*, da wir diese Fortsätze so ungewein häufig bei frei lebenden Zellen und bei denjenigen Zellen von Multicellulaten beobachten, welche die Körperoberfläche oder inneren Hohlräume begrenzen. Der Hauptsache nach handelt es sich jedoch um eine bestimmte morphogenetische Disposition des Protoplasmas, die wir als flagellogene, ciliogene und urticagene bezeichnen und deren wahrscheinliche Grundlage wir zum Theil schon § 142 besprochen haben.

Die Bildung der Wimpergeißeln steht jedenfalls der Pseudopodienbildung am nächsten, da Häckel bei den Seeschwämmen Wimpergeißeln sah, die wieder eingezogen werden können. Deshalb werden wir wohl die Entstehung derselben mehr auf Rechnung der aktiven Bewegungen als auf Wachstumsdruck mit örtlicher, ganz umschriebener Schwächung der Oberflächenspannung zu setzen haben.

Dafür spricht auch die unzweifelhafte Contraktilität der Wimpergeißeln.

Bei den Flimmerhaaren, die kürzer sind als die Geißeln und immer in Vielzahl gleichzeitig auftreten (an Uebergängen zwischen beiden fehlt es natürlich nicht), ist der Wachstumsvorgang nicht ermittelt, allein bei der kontraktilen Natur der Cilien dürfte wohl auch hier ein aktives Auswachsen stattfinden.

Ueber die Wachstumsvorgänge bei Bildung der hohlen ein- und ausstülpbaren Nesselfäden ist noch nichts ermittelt.

### § 189.

Trotzdem dass das Wachstum durch Quellung oder, besser gesagt, Intussusception das wichtigste und allgemeinste ist, so kommen doch auch *appositionelle* Massevermehrungen vor.

Abgesehen von der bei den Verjüngungsvorgängen zu besprechenden *Conjugation*, beobachtet man Verschmelzung von Protoplaststücken und Gewebszellen zu einem einzigen Stück. Ferner



ist die Bildung des Eidotters aus einer Zelle bei vielen Thierabtheilungen, ja vielleicht bei den meisten Thieren ein appositionelles Wachstum, das man fast mit Conjugationserscheinungen in Vergleich setzen könnte. Näheres siehe bei der Eibildung.

Bei dem Wachstum der Samenfäden der Thiere, das später besprochen werden soll, kann man ebenfalls in gewissem Sinne von Apposition sprechen.

Das **exoprotoplasmatische** Wachstum durch Absonderung von (erhärtender oder flüssig bleibender) Intercellularsubstanz soll an anderem Orte besprochen werden.

## 14. Entwicklungsvorgänge im Protoplasma.

### b) Theilung und Verjüngung.

#### § 190.

Eine der räthselhaftesten Thätigkeiten des Protoplasmas sind die Theilungserscheinungen. Im allgemeinen begleiten sie das trophische Wachstum in der Weise, dass die Theilung eintritt, sobald das Protoplaststück eine gewisse Grösse erreicht hat, so dass sich dann ein rhythmischer Wechsel zwischen Theilung und trophischem Wachstum ergibt. Jedoch ist diese Regel nicht durchgreifend. So erfolgen die primären Theilungen, unter welcher Bezeichnung wir die Dotterfurchung, die Sporenbildung und in gewissem Sinne die Samenfadenbildung zusammenfassen können, ohne Bethheiligung von trophischem Wachstum. Die Regel gilt also ausschliesslicher für die secundären Theilungen, die auf die primären folgen und hier bedingen sich beide Vorgänge in der Weise, dass ein lebhaftes trophisches Wachstum auch eine lebhaft Vermehrung durch Theilung im Gefolge hat und dass bei Aufhören des trophischen Wachstums auch die Theilung aufhört.

Ferner stehen die genannten Vorgänge auch in einem genaueren regulativen Verhältniss zu einander, so dass die Theilung stets auftritt, wenn durch trophisches Wachstum das Protoplaststück eine bestimmte Grösse (Theilungsgrösse) erreicht hat. Nennen wir den Zustand, in welchem die Theilung eintritt, die Theilungsreife, so müssen wir sagen: Die Theilungsreife ist eine Funktion der Masse. Die Theilungsgrösse ist nicht für jedes Protoplasma gleich gross, so dass wir von einer spezifischen Theilungsgrösse zu sprechen haben. Aber auch die spezifische Theilungsgrösse ist bei einer und derselben Protoplasmaart nicht stets dieselbe, sondern bleibt nur so lange sich gleich, als das Proto-

plasma keine differenzierte Veränderung erfährt. Ist nämlich eine solche eingetreten, so liegt gewissermassen eine andere Protoplasmaart vor, die wieder ihre spezifische Theilungsgrösse hat und diese kann ebensogut niedriger als höher sein.

Zum Schluss ist noch zu erwähnen, dass von den verschiedenen Formen des trophischen Wachstums hauptsächlich die homotrophische die Theilungsvorgänge begünstigt. Die steatotrophische scheint sie ganz zu verhindern, die hydrotrophische ist ihnen jedenfalls abträglich und ebenso die differenzierte, welche es in letzter Instanz auch aufhebt, so dass das Protoplasma auf den höchsten Differenzierungsstufen sich entweder gar nicht mehr theilt (Nervenprotoplasma, Protoplasma der rothen Blutkörperchen, Muskelprotoplasma) oder doch nur sehr träge.

### § 191.

Schon aus dem vorigen ergibt sich, dass die Theilung zunächst die Funktion einer Theilungsfähigkeit ist, die nicht überall und zu allen Zeiten dieselbe ist. Namentlich gilt folgendes: Jeder Protoplasmaform kommt ein Maximum von Theilungsfähigkeit zu, das am Anfang der ontogenetischen Entwicklung liegt (Jugendzustand des Protoplasmas). Hier ist die Theilungsfähigkeit so gross, dass die Theilungen auch ohne die Unterstützung seitens trophischen Wachstums vor sich gehen, und das sind eben die obengenannten primären Theilungen (Dotterfurchung, Sporangium und bis zu einem gewissen Grade die Samenfadensbildung).

Von diesem Punkt an nimmt die Theilungsfähigkeit insofern ab, als sie zu ihrer Aufrechterhaltung das trophische Wachstum nicht mehr entbehren kann. In letzter Instanz kann sie ganz erlöschen und zwar entweder unwiederbringlich (hochdifferenziertes gealtertes Protoplasma) oder so, dass einer der später zu beschreibenden Verjüngungsprozesse (Befruchtung, Conjugation) zu Hilfe kommen muss, um sie wieder herzustellen.

Ueber das Wesen der Theilungsfähigkeit wissen wir sehr wenig. Dass sie nicht eine nothwendige Funktion des Lebens überhaupt ist, geht daraus hervor, dass sie lebendigen Protoplasmaarten (den hochdifferenzierten) vollständig mangeln kann. Weiter kann man sagen, dass sie bei dem amöboiden Protoplasma ganz entschieden höher ist als bei dem, welches die amöboide Befähigung verloren hat. Die nucleogene Differenzierung scheint kaum wesentlichen Einfluss auf die Theilungsfähigkeit zu haben, wenigstens ist zwischen der Theilungsfähigkeit des undifferenzierten und der des nucleogen differenzierten Protoplasmas kein auffälliger Unterschied; dagegen ist

jede weitere Differenzirung des Protoplasmas der Theilungsfähigkeit abträglich.

Jedenfalls hat die Theilungsfähigkeit eine aktive und eine passive Seite. Die erstere ist eine gewisse Bewegungsfähigkeit vom Charakter der amöboiden, die letztere ist eine gewisse Verschieblichkeit. Diese beruht erstens auf dem Verhältniss zwischen Wasser und festen Stoffen, denn die theilungsfähigeren Protoplasmasorten sind durchgängig wasserhaltiger, weicher als die wenig theilungsfähigen. Zweitens hängt die Verschieblichkeit auch von dem Mass der Belastung des Protoplasmas durch eingebettete fremde Substanzen (Fettkörner, Pigmentkörner etc.) ab, worauf namentlich die geringe Theilungsfähigkeit fetthaltigen Protoplasmas hinweist.

### § 192.

So gewiss es ist, dass die Theilung in theilungsfähigem Protoplasma auch ohne äusseren Anstoss erfolgt, so gewiss ist, dass sie von den äusseren Umständen beeinflusst wird. Die wichtigste Beeinflussung ist die eigentlich schon besprochene durch das trophische Wachsthum und deshalb gilt alles was über Wachsthumbedingungen gesagt worden ist, auch für die Theilung. Bei den primären Theilungen, wo nach dem obigen das trophische Wachsthum fehlt, ist die wichtigste äussere Bedingung die Temperatur, und hier gilt das, was wir beim Wachsthum über das Zuträglichkeitsmaximum der Wärme gesagt haben.

Eine weitere Beeinflussung von aussen zeigt sich namentlich deutlich bei der unter dem Namen Dotterfurchung bekannten Primärtheilung des Keimprotoplasmas. Man hat eine Zeit lang angenommen, dass dieser Theilungsvorgang lediglich eine Folge des später zu beschreibenden Befruchtungsaktes sei, allein schon die Thatsache, dass es eine parthenogenetische Entwicklung gibt, hat diese Anschauung unhaltbar gemacht und hierzu kommt die weitere, dass auch solche Eier, welche zur vollen Entwicklung die Befruchtung nicht entbehren können, auch ohne Befruchtung Theilungsvorgänge, zum Theil in weitgehendem Betrage, zeigen.

Zuerst ist festzustellen, dass das Eiprotoplasma sich in der Regel nicht theilt, so lange es in seinem Bildungsheerd, dem Eierstock, eingekapselt ist, sondern erst wenn es denselben verlassen hat. Daraus dürfen wir zunächst schliessen, dass schon der mit dem Austritt aus dem Eierstock gesetzte Mediumwechsel einen Theilungsreiz bedingt. Folgende Erwägung ergibt auch, dass der Mediumwechsel diese Folge recht wohl haben kann.

Im Ovarium hat sich das Keimprotoplasma während eines stets relativ langdauernden, mehr oder weniger latenten Lebens in eine Art Gleichgewicht mit dem umgebenden Medium gesetzt; mit dem Wechsel des Mediums ist dieses Gleichgewicht gestört und so tritt ein lebhafterer Stoffwechsel ein, der Protoplasmabewegungen auslösen wird. Bei den Eiern der Fische ist dieser Mediumwechsel mit einer Quellung verbunden, die das Volum des Eies um mehr als  $\frac{1}{3}$  vermehrt; mithin findet eine Vermehrung des Protoplasma-wassergehaltes statt, was insofern bedeutsam ist, als wir bereits oben constatirten, dass jugendliches Protoplasma wasserhaltiger ist, als erwachsenes. Dies erlaubt uns, in der genannten Quellung eine Art von Verjüngungsprozess zu sehen.

Während im Eierstock das Keimprotoplasma vor der Einwirkung aller Lebensreize, chemischer wie physikalischer, in hohem Masse geschützt ist, wird es beim Mediumwechsel in verschiedener Weise gereizt. Selbst wenn es den Leib der Mutter zunächst nicht verlässt, sondern nur aus dem Ovarium in einen Fruchthälter tritt, so ist mit der Fortbewegung eine mechanische Reizung verbunden, die Theilungsbewegungen auslösen kann, und endlich ist ein Ei, das den Leib der Mutter verlässt, trotz seiner Einkapselung in die Eihüllen den Lebensreizen ungleich mehr ausgesetzt, als im Mutterleib.

### § 193.

Hierzu treten noch zweierlei Differenzirungen des Keimprotoplasmas:

1) Die concentrische. Sie besteht darin, dass das Keimprotoplasma sich in eine lichtere Dotterrinde und einen dunkleren Dotterkern sondert. Vergleichen wir das Keimprotoplasma eines Eies mit gewöhnlichem primärem Protoplasma, so gewinnen wir die Vorstellung, dass das Eiprotoplasma während seiner Ruheperiode im Ovarium mit groben, die Verschieblichkeit jedenfalls in hohem Masse beeinträchtigenden Dotterkörnern belastet worden ist, die offenbar mehr die Rolle eines passiven Nahrungsmaterials, als eines aktiven Bildungsmaterials spielen. Die concentrische Differenzirung des Keimprotoplasmas besteht nun darin, dass diese groben Dotterkörner aus der Peripherie verschwinden, wahrscheinlich nicht deshalb, weil sie nach dem Centrum verdrängt werden, sondern deshalb, weil sie dem durch den Mediumwechsel eingeleiteten oben angeführten Stoffwechsel früher zum Opfer fallen als die centralen Körner. Damit ist eine Befreiung der Rindenschicht des Protoplasmas von einem ihre Bewegungen hemmenden Material gegeben und das ist eine Erhöhung der Theilungsfähigkeit, die

sich darin zeigt, dass die Theilungsvorgänge in der lichten Dotterrinde viel lebhafter sind als in dem dunklen Dotterkern.

2) Die geocentrische Differenzirung. Wo man bis jetzt darauf geachtet hat, fand man, dass das Ei schon ganz kurze Zeit nach seinem Austritt und schon vor Beginn der Theilungen eine deutliche geocentrische Differenzirung in eine spezifisch schwerere, stets nach abwärts gewendete und eine spezifisch leichtere, stets nach aufwärts gekehrte Halbkugel erkennen lässt. Verständlich wird dies, wenn wir wissen, dass bei allen Eiern zur Zeit wo der Dotter sich zu furchen beginnt, zwischen diesem und der Eihülle eine Flüssigkeitsschicht sich befindet, welche es dem Dotter ermöglicht, auch dann, wenn das Ei oder dessen Träger seine Orientirung im Raume ändert, seine eigene Orientirung zum Erdmittelpunkt zu behaupten. Aus dem (namentlich von Hühner- und Forelleneiern bekannten) schädlichen Einfluss rüttelnder Bewegungen auf Eier, die im Beginn der Entwicklung sich befinden, dürfen wir entnehmen, dass diese Differenzirung für die Entwicklungsvorgänge von grosser Wichtigkeit ist und dass sie eine Wirkung der Erdschwere selbst ist und zwar so:

Die Dotterkörner haben nicht das gleiche spezifische Gewicht wie die Grundsubstanz, entweder sind sie leichter oder schwerer. Im völlig ruhenden Eierstocke erhalten sie sich in gleichmässiger Vertheilung im Dotter; sobald aber mit dem Mediumwechsel die amöboiden Bewegungen zu Verschiebungen derselben führen, so wird die Richtung ihrer Verschiebung durch die Schwere beeinflusst: Die schwereren sammeln sich in der untern, die leichteren in der obern Hälfte.

Die Wirkung ist natürlich dieselbe wie die der concentrischen Differenzirung: Der von den hemmenden Dotterkörnern gereinigte Theil hat eine höhere Theilungsfähigkeit erlangt, denn nur so ist es zu erklären, dass die Theilungserscheinungen an dem gereinigten Pole stets lebhafter sind als in dem ungereinigten. Man nennt deshalb auch den ersteren Pol den animalen Pol, den letztern den vegetativen. In der Regel liegt der animale Pol an dem obern Ende der geocentrischen Axe. Häckel hat uns mit einem entgegengesetzten Fall bei einem Fisch bekannt gemacht, indem hier ein grosser Fetttropfen das Hemmniss bildet und dieser sich als spezifisch leichter an den oberen Pol stellt.

### § 194.

Den grössten Einfluss auf die Theilungsfähigkeit haben die sogenannten Verjüngungsvorgänge. Der bekannteste und

allgemeinste, aber offenbar nicht der primäre, ist die Befruchtung; weniger bekannt und nur auf niedere Organismen beschränkt, deshalb als die primären Verjüngungsvorgänge anzusehen, sind die Conjugation und der Anstoss zur Sporenbildung.

Unter den zwei letztgenannten darf wohl die Sporung als der primitivste Verjüngungsprozess angesehen werden und zwar einfach deshalb, weil er ein Privilegium der niedersten thierischen Organismen ist. Die Ursachen des Vorgangs sind aber völlig dunkel. In manchen Fällen (Noctiluca, Arcella etc.) scheint der Sporenbildung eine Conjugation voraus zu gehen, so dass also Sporung und Conjugation nicht im Verhältniss der Ausschliessung stehen. In den meisten Fällen fehlt dagegen die Conjugation. Hier ist dann die Einleitung dazu eine mehr oder weniger deutliche Einstellung des trophischen Wachstums, Einkapselung des Protoplasmas durch die rundum erfolgende Absonderung einer erhärtenden Substanz, und Abnahme der amöboiden Bewegungen. Nach einiger Zeit bemerkt man eine grössere Anzahl von Punkten, an denen das Protoplasma sich gewissermassen verdichtet (Sporungsmittelpunkte) und darauf erfolgt ein gleichzeitiger Zerfall der ganzen Protoplasma-masse in ebensoviele Stücke als Sporungsmittelpunkte aufgetreten sind. In sehr vielen Fällen treibt jede Spore sofort eine Wimpergeissel, die ihr als Locomotionswerkzeug dient, und solche Sporen nennen wir Schwärm-sporen. In andern Fällen (z. B. Gregarinen) hat man es mit ruhenden Sporen zu thun.

Dass die Sporung ein Verjüngungsakt ist, lehrt der Erfolg: Die vorher erlahmte Fähigkeit zum trophischen und numerischen Wachstum ist in voller Stärke wiedergekehrt.

Da kein äusserer Vorgang bekannt ist, der den Anstoss zur Sporung gibt, so muss eine Erklärung von inneren Zustandsveränderungen aus versucht werden und man kann etwa folgende Meinung aussprechen:

Die Erlahmung der Wachstums- und Theilungsfähigkeit und die Abnahme der Contractilität weisen auf eine (chemische) Veränderung im Protoplasma hin, deren Wesen eine Hemmung der Lebenserscheinungen ist. Nach Analogie der Ermüdungsstoffe kann man sich eine Durchtränkung des Protoplasmas mit einer hemmenden, dem Stoffwechsel entspringenden Substanz denken. Dafür, dass eine solche chemische Veränderung vor sich gegangen ist, spricht auch die Absonderung der Kapsel ganz unabweisbar und es ist gewiss keine gewagte Behauptung als den hemmenden Stoff eben den Schalenstoff anzusehen. Nun bringt es die Struktur des Protoplasmas mit sich, dass diese Durchtränkung keine gleichmässige sein kann und so bleiben für die lebendige Substanz An-

ziehungsmittelpunkte, um welche sie sich sammelt und das führt zum Zerfall. Leicht begreiflich ist, wie das Ergebniss eine Verjüngung ist: Mit dem Zerfall der grossen Protoplasmastücke in eine oft sehr grosse Zahl winziger Sporen ist das Verhältniss von Oberfläche und Inhalt verändert und damit die Zugänglichkeit des Protoplasmas für die Lebensreize genau im umgekehrten Verhältniss zur Abnahme des Durchmessers gesteigert. Damit ist nicht bloss die Möglichkeit exosmotischer Auswaschung des hemmenden Stoffes, sondern auch die der aktiven Auspressung bedeutend erhöht.

Ueber die sonstigen Bedingungen der Sporung wäre allenfalls noch zu erwähnen, dass dieselbe nur dem undifferenzirten Protoplasma zukommt. Man beobachtet sie zwar auch bei nucleogen differenzirtem, allein hierbei scheint jedesmal der Sporung eine Auflösung des Zellkerns, also eine Rückbildung zum undifferenzirten Zustand voranzugehen.

### § 195.

Die Conjugation ist ein Verjüngungsprozess, bei dem eine greifbar äussere Beeinflussung, d. h. eine Vereinigung zweier Protoplasmastücke stattfindet.

Im Thierreiche scheint die Conjugation auf die Protisten und die Unicellulaten beschränkt zu sein, bei den letztern ist sie namentlich eine sehr verbreitete Erscheinung. Schon daraus, dass bei diesen Thierabtheilungen alle Angaben über eine eigentliche Befruchtung sich als irrig zu erweisen scheinen, geht hervor, dass Conjugation und Befruchtung im Verhältniss der Ausschliessung zu einander stehen, also analoge Erscheinungen sind; weitere Gründe hierfür folgen weiter unten.

Die genauen Untersuchungen von Bütschli lassen darüber kaum einen Zweifel, dass die Conjugation mit Sekundartheilung in cyclischer Abwechslung steht. Sie hat eine Steigerung der Theilungsfähigkeit und des trophischen Wachstums zur Folge, ist also ein Verjüngungsprozess, wie Sporung und Befruchtung, und ihr Eintritt ist die Folge einer im Verlauf der Sekundartheilungen allmählig sich einstellenden Zustandsveränderung des Protoplasmas, die sich zuerst als Abnahme ihrer gesammten Vitalität zu erkennen gibt; denn im Zustande der Conjugationsbedürftigkeit sind die Infusorien kleiner und theilen sich langsamer. Dass äussere begünstigende Umstände vorhanden sind, dürfte wohl anzunehmen sein, allein die diesbezüglichen Versuche Bütschli's gaben kein Resultat.

Die Conjugation besteht darin, dass zwei (selten mehrere, z. B. Actinophrys) vorher getrennt lebende Protoplasmastücke (einzellige Infusorien) an einander kleben und entweder völlig und bleibend (Vorticellen) oder nur vorübergehend (andre Infusorien) mit einander verschmelzen. Im Zustand der Conjugationsbedürftigkeit ist also das Protoplasma adhäsiu geworden, was an das Verkleben der rothen Blutkörperchen bei Abnahme ihrer Vitalität erinnert.

Die inneren Vorgänge, welche der Conjugation folgen, sind nicht überall die gleichen, am häufigsten sind Veränderungen am Kern, entweder Verschmelzung der beiden Kerne (Actinosphaerium, Acineten, Noctiluca) oder Verjüngung desselben bei beiden conjugirten Thieren (die meisten Flimmerinfusorien). Letztere haben nämlich stets zwei Kerne, einen grossen (Nucleus, sekundärer Kern nach Bütschli) und einen kleinen, neben dem ersteren liegenden (Nucleolus, primärer Kern nach Bütschli). Bei einigen Infusorien wird nun der Nucleus bei der Conjugation ausgestossen, während der Nucleolus sich durch Theilung vermehrt und aus den Theilprodukten durch Wiederverschmelzung ein neuer Nucleus entsteht. Bei andern wird nur ein Theil des Nucleus ausgestossen, der Rest vereinigt sich mit Nucleolusprodukten zu einem neuen Kern; bei Paramaecium bursaria geht vom alten Nucleus nichts verloren, sondern er vereinigt sich mit einem aus dem Nucleolus gebildeten neuen.

Auch im übrigen Protoplasma gehen Veränderungen vor in Form reichlicher Bildung feiner dunkler Protoplasmakörner, so dass die Thiere sehr undurchsichtig werden, was eine unverkennbare Aehnlichkeit mit dem Auftreten der Dotterkörner bei der Eibildung hat. Bei einigen Infusorienformen beobachtet man auch äusserliche Veränderungen: Bei den Euploten und Oxytrichinen geht der grösste Theil des Wimperkleides verloren, um sich gegen Ende der Conjugation neu anzulegen, und auch der Mund bildet sich bei ihnen von neuem. Regel sind jedoch diese äusseren Veränderungen nicht.

Bei den meisten Thierarten, die sich conjugiren, sind die beiden Individuen völlig gleich, bei den Vorticellinen dagegen verschmelzen die aus mehrfacher Theilung hervorgegangenen kleinen Knospensprösslinge mit grösseren Individuen. Da diese Conjugation nicht wie bei anderen Infusorien eine vorübergehende, sondern eine definitive ist, so liegt hier ein der geschlechtlichen Befruchtung so ähnlicher Vorgang vor, dass man nicht mit Unrecht die kleinen Individuen männlich, die grossen weiblich genannt hat.



## § 196.

Die Befruchtung schliesst sich eng an diejenige Form der Conjugation an, die so eben von den Vorticellen gemeldet wurde: Sie besteht mit wenigen Ausnahmen in der bleibenden Verschmelzung von zwei, in Grösse, Form und Vitalität erheblich verschiedenen Protoplasmastücken und das Resultat ist eine Verjüngung, d. h. Erhöhung der Wachstums- und Theilungsfähigkeit und der Erregbarkeit. Nur bei einigen Pflanzen ist statt völliger Verschmelzung der beiden Theile eine Befruchtung durch blosse Diffusion durch eine Zellmembran hindurch beobachtet worden. Man hat deshalb zwei Befruchtungsformen, die copulative und die diffusive zu unterscheiden.

Die Befruchtung ist auf das nucleogen differenzirte adhäsive Protoplasma der Multicellulaten beschränkt, und ersetzt hier offenbar die Conjugation mittelst der sich das secessive nucleogendifferenzirte Protoplasma der Unicellulaten verjüngt. Die Befruchtungserscheinung ist jedoch an einen gewissen differenzirten Zustand dieses Protoplasmas geknüpft, dem wir zuerst unsere Aufmerksamkeit schenken müssen.

## § 197.

Die Differenzirung, welche der Befruchtung vorangehen muss, nennen wir die geschlechtliche Differenzirung des Protoplasmas, den weiblichen Theil Dotter, den männlichen Theil Samenfaden, Spermatozoon, Spermatozoid, Samenelement. Was den Ausgangspunkt für die beiden Arten des geschlechtlich differenzirten Protoplasmas betrifft, so hat man sich bisher mit der Vorstellung begnügt, dasselbe sei das Produkt gewisser Organe der fertigen Multicellulaten, der sogenannten Geschlechtsorgane, man nennt sie deshalb Geschlechtsprodukte und denjenigen Theil der Geschlechtsorgane, von dem ihre Bildung ausgeht, Keimepithel (Waldeyer). Diese Auffassung und Benennungsweise, als wäre das geschlechtlich differenzirte Protoplasma ein Produkt des ontogenetisch differenzirten Protoplasmas, kann ich nicht für korrekt halten. Unter der Bezeichnung Epithel darf man zwei physiologisch so himmelweit verschiedene Dinge wie die inneren und äusseren Grenzzellen der Multicellulaten, welche durch einen Prozess rückschreitender Metamorphose zum Untergang verurtheilt sind, und die Ausgangselemente für Ei und Samenbildung auf blosen Grund einer äusserlichen Aehnlichkeit in Gestalt und

Gruppierung nicht zusammenfassen, jedenfalls ist das höchstens vom morphologischen Standpunkt aus erlaubt, vom physiologischen, den wir hier festhalten müssen, nicht. Ein Forscher (Götte), ist in der Auffassung der Eier als Produkt ontogenetischen Keimprotoplasmas so weit gegangen, das Ei als eine tote Masse zu betrachten, die erst später wieder lebendig wird; er nennt das die Discontinuität des Lebens.

Einer solchen Auffassung, dass das geschlechtlich differenzierte Protoplasma ein Produkt des ontogenetisch differenzierten sei, entspringt die von Darwin aufgestellte Lehre von der Pangenesis. Das Keimprotoplasma soll nach ihm dadurch entstehen, dass alle die verschiedenen Sorten des ontogenetisch differenzierten Protoplasmas kleinste Keimchen abgeben und an den Ort der Keimbildung senden, wo sie zu dem Ei, beziehungsweise Samenfaden, zusammentreten.

Diesen Auffassungen gegenüber muss daran festgehalten werden, dass der Ausgangspunkt der Geschlechtsprodukte lebendiges Protoplasma ist, welches niemals aufhört lebendig zu sein und ebensowenig jemals an dem ontogenetischen Differenzierungsprozess des Mutterthiers so sich betheiliget hat, dass es den Funktionen der Selbsterhaltung dienstbar gewesen wäre. Ich stelle deshalb der Lehre von der Discontinuität des Lebens und der von der Pangenesis die Lehre von der Continuität des Keimprotoplasmas durch alle Generationen hindurch in folgender Weise gegenüber:

Bei der Ontogenese (d. h. der Entwicklung des Multicellulaten-Individuums) spalten sich die Theilungsprodukte des Keimprotoplasmas in zwei Gruppen: Die ontogenetische, welche das Einzelwesen aufbaut, und die phylogenetische, welche reservirt wird, um zu geschlechtlichem Protoplasma langsam heranzureifen. Die ontogenetische Gruppe und die phylogenetische stehen in concentrischem Verhältnisse zu einander, d. h. erstere kapselt die letztere ein und darin liegt eben der Unterschied in der Differenzierung. Die ontogenetische Gruppe ist den Reiz-Einwirkungen der Aussenwelt wegen ihrer Lage weit mehr ausgesetzt und passt sich diesen Existenzbedingungen an; das eingekapselte phylogenetische Protoplasma ist dagegen den unmittelbaren Einwirkungen der Aussenwelt entrückt und bewahrt so, einen rein vegetativen Stoffwechsel pflegend, die embryonide Beschaffenheit, allerdings mit den sogleich zu besprechenden Abänderungen.

Bei denjenigen Multicellulaten, deren Protoplasma überhaupt eine geringe Differenzierungsfähigkeit besitzt, wie z. B. dem der Coelenteraten, sind die Unterschiede zwischen ontogenetisch

und phylogenetisch differenzirtem Protoplasma sehr gering und dem entspricht auch späteres Auftreten und ein geringerer Grad von Einkapslung des phylogenetischen Protoplasmas. Je differenziver dagegen das Protoplasma ist, um so früher beginnt und um so tiefer geht die Einkapslung. Wir müssen die Sache etwa so ansehen:

Auf der einen Seite steht die Differenzierungsfähigkeit des Protoplasmas, auf der andern stehen die Differenzierungsursachen d. h. die Einflüsse der umgebenden Medien. Je grösser die Differenzierungsfähigkeit des Protoplasmas ist, desto weiter nach innen erstreckt sich die ontogenetische Differenzierung, so dass immer nur der innerste Kern des Thieres (nicht morphologisch, sondern physiologisch gesprochen) embryonide Eigenschaften behalten kann. Ob dies aber wirklich eintritt, hängt davon ab, ob so viel ontogenetisches Material produziert worden und dies so beschaffen ist, dass es zum Schutze des innern Kerns ausreicht; ist es ungenügend, so bleibt das Thier primär unfruchtbar, ein Fall, der jedenfalls sehr selten sein wird, da die Eigenschaft der primären Unfruchtbarkeit sich nicht vererben kann.

#### § 198.

Die im vorhergehenden Paragraphen vorgetragene Lehre von der Continuität des Keimprotoplasmas muss auf Grund der wichtigen Untersuchungen von Beneden's, die Fol bestätigt hat, dahin eingeeengt werden:

Das Keimprotoplasma macht nach diesen Forschern einen Theil der ontogenetischen Differenzierung mit, nämlich die Sonderung in das Exoderm und Entoderm, und wenn von Beneden's Angaben sich bestätigen, so ist dies der erste Grund der Differenzierung in zwei Arten geschlechtlichen Protoplasmas (weibliches und männliches), indem das weibliche aus reservirten Entodermzellen, das männliche aus reservirten Exodermzellen hervorgeht. Der Vorgang der Reservirung und Einkapslung besteht dann darin, dass die zu reservirenden Zellen von der Oberfläche in die Tiefe verdrängt und somit von den Einwirkungen der Aussenwelt abgeschlossen werden.

Es erreichen jedoch nicht alle reservirten Zellen das oben bezeichnete Ziel. Ein Theil fällt noch nachträglich der ontogenetischen Differenzierung zum Opfer (Follikelepithel) und bei der Eibildung gehen auch noch zahlreiche Zellen, welche durch ihre Grössenzunahme schon den Anspruch auf den Namen von Ureiern sich erworben haben, nachträglich abortiv zu Grunde, ohne zu

Nacheiern zu werden. So schätzt man die Zahl der Ureier im Eierstock eines neugeborenen Säugethiers auf 36—400,000, während höchstens einige hunderte zur Reifung gelangen. Beim Alpensalamander findet sogar unter den Nacheiern noch eine Auswahl statt, indem in jedem Eileiter nur ein Ei befruchtet wird und alle übrigen bloß Futter für die aus dem einen sich entwickelnde Larve abgeben.

Zwischen Eibildung und Samenbildung besteht auch noch der Unterschied, dass die erstere sehr frühzeitig zu einer gewissen Höhe gelangt, während die Umwandlung der reservirten männlichen Keimzellen in Samenfäden meist erst in einem sehr vorgeschrittenen Zustand der Ontogenese (Geschlechtsreife) eintritt.

### § 199.

Die Vorgänge in dem eingekapselten phylogenetischen Protoplasma sind verschieden, je nachdem es sich zu weiblichem oder männlichem Protoplasma differenzirt. Die Entstehung des ersteren nennen wir die Eibildung, die des letzteren die Samenfadeneibildung.

Die Eibildung ist die allgemeinste Form geschlechtlicher Differenzirung. Hierbei ist aber sogleich anzumerken, dass das Produkt dieses Vorgangs von zweierlei Art sein kann, entweder ein wahres, d. h. nur nach vorgängigem Befruchtungsakt sich entwickelndes Ei (ovum verum), oder ein Trugei (Pseudovum), das zur Entwicklung des Befruchtungsprozesses nicht bedarf. Ein Unterschied, der jedoch, wie die zahlreichen Uebergänge beweisen, nur als ein gradweiser aufzufassen ist (siehe später).

Im allgemeinen besteht die Eibildung in einer eigenen Art von Mästung des reservirten Keimprotoplasmas, die allerdings nicht überall in gleicher Weise verläuft. Bei der einen Gruppe von Thieren handelt es sich um eine Massezunahme, die dem tropischen Wachsthum ganz ähnlich ist: Das neue Material wird ins Innere des Protoplasmas aufgenommen und dort deponirt. Bei einer andern Gruppe von Thieren wird es dagegen mehr von aussen aufgelagert, ist also das Ergebniss eines appositiven Wachstums. Im letzteren Fall ist das neue Material entweder ein Absonderungsprodukt angrenzender ontogenetischer Protoplasmastücke oder geht aus einem Zerfall solcher hervor, oder es fließt aus entfernter liegenden Theilen des Mutterthieres, sogenannten Dotterstöcken (Egelwürmer) oder Dotterbildungszellen (Blattläuse), zu. Nennt man die ganze Eimasse Dotter, so unterscheidet man wohl das neu hinzugekommene Material als Nahrungs-

dotter (Deutoplasma van Beneden's) von dem reservirten Keimprotoplasma, das Bildungsdotter heisst. Früher unterschied man Eier mit und ohne Nahrungsdotter. Diese Unterscheidung ist aber nicht ganz zutreffend, denn alle Eier haben Nahrungsdotter; der Unterschied ist nur der, dass in dem einen Fall die Menge des Nahrungsdotters gering und derselbe mehr oder weniger gleichmässig in den Bildungsdotter eingelagert ist (Eier ohne Nahrungsdotter), während er im andern Falle massenhafter und dem Bildungsdotter mehr nur auf- oder angelagert ist (Eier mit Nahrungsdotter).

Das Wesentliche des neuen Materials sind die Dotterkörner, grobe Körner, welche häufig krystallinische Formen haben und ihrer chemischen Natur nach eine gepaarte Verbindung eines Albuminats mit Lecithin, also Nuclein (Vitellin, Emydin, Ichthulin etc.) sind. Daneben finden sich auch noch in grösserer oder geringerer Menge käsige Elemente (Dotterkugeln), die fettiger Natur sind, eingelagert, bei manchen Eiern endlich noch grosse Oeltropfen.

Vor der Zumischung des Nahrungsdotters heisst das Ei Urei Primordialei (Protovum), nach der Zumischung Nachei (Deutovum). Das Protovum ist anfangs noch im Besitz der Theilungsfähigkeit und, wie es scheint, erst wenn diese erloschen ist, erfolgt die Umbildung zum Deutovum.

Die Massevermehrung, welche das Urei erfährt, bezieht sich hauptsächlich auf das Periprotoplasma, während der Kern sich nicht erheblich verändert, er nimmt allerdings auch etwas an Masse zu und heisst im Nachei Keimbläschen, sein Kernkörperchen Keimfleck. (Bei dem letzteren sind deutliche amöboide Bewegungen wahrgenommen worden.) Nach Hertwig soll jedoch noch vor der Befruchtung das Keimbläschen sich auflösen und der Keimfleck jetzt die Stelle des Eizellenkerns übernehmen.

Wohl in den meisten Fällen geht das Nachei einfach durch Massezunahme aus einer einzigen Zelle hervor, doch werden auch von mehreren Seiten conjugationsartige Prozesse berichtet. So sagt Balbiani, dass das Nachei durch die Conjugation eines Ureies mit einer Follikel-epithel-Zelle entstehe. Die Thatsache, dass die Ureier bei manchen Thieren, z. B. den Würmern, aus einer mehrkernigen Protoplasmanasse durch Zerfall in einkernige Massen entstehen, ist wohl so zu deuten, dass eine reservirte Keimzelle zuerst unter fortgesetzter Keimtheilung sich vergrössert und erst später das Periprotoplasma in den Theilungsvorgang mit einbezogen wird.

Immerhin ist der Vorgang der Eibildung der, dass wir das Nachei eine einkernige Riesenzelle zu nennen haben.

Bei manchen Thieren bleibt die Eizelle nackt, bei den meisten jedoch treten Hüllen hinzu, deren man folgende unterscheidet (Hubert Ludwig):

1) Primäre Hüllen: Dotterhaut, ein Produkt der Eizelle selbst, und Chorion, eine Absonderung der Epithelzellen des Eifollikels.

2) Sekundäre Hüllen, die theils aus der Verschmelzung des Follikelepithels entstehen, theils erst von den Wänden der Eileiter abgesondert und dem Ei aufgelagert werden (Chitinschalen, Hornschalen, Kalkschalen, Eiweisschüllen).

Auf die grosse morphologische Mannigfaltigkeit dieser Bildungen kann hier nicht eingegangen werden.

### § 200.

Die Samenfadensbildung ist in gewissem Betracht der Eibildung entgegengesetzt. Können wir das Ei eine Riesenzelle nennen, so verdient der Samenfaden die Bezeichnung „Zwergzelle“.

Dem Urei entspricht die Samenbildungszelle. Ein auffallender Unterschied zwischen beiden ist das Mengenverhältniss von Kern und Protoplastmantel (Periprotoplasma). Beim Urei überwiegt der letztere und nimmt fortwährend so an Masse zu, dass der Kern entschieden in den Hintergrund tritt. Bei der Samenbildungszelle ist der Kern gross, das Periprotoplasma gering und im Vergleich zum Dotter feinkörnig.

Ein weiterer, jedoch nicht genügend untersuchter Gegensatz ist ein höherer Grad von amöboider Befähigung der Samenbildungszelle gegenüber der trägen Eizelle. Parallel damit geht ein viel höherer Grad von Theilungsfähigkeit bei der Samenbildungszelle. Das Endergebniss der fortgesetzten Theilung, die in sehr mannigfaltiger Weise verläuft, so dass sich die Angaben der Forscher noch sehr widersprechen, ist in letzter Instanz entweder eine einkernige Zwergzelle, die zu einem Samenfaden auswächst, oder eine vielkernige Zelle, deren Kerne je einen Samenfaden liefern.

### § 201.

Ueber die Vorgänge bei Umbildung der letzten Samenbildungszelle in den Samenfäden bietet die Literatur noch manche sich nicht gut zusammenreimende Angaben. In den meisten Fällen geht der Kern der Samenbildungszelle direkt in den Kopf des Samenfadens über. In andern Fällen (Flusskrebs, Fliege) soll

neben dem alten Kern ein neuer selbständig entstehen und den künftigen Kopf des Samenfadens bilden. Nach Merkel besteht der Anfang der Samenfadenbildung in einer Veränderung des Kerns: Die eine Hälfte der Membran des Kerns verdicke sich erheblich und nehme einen starken Glanz mit deutlichen doppelten Conturen an, während die andere Hälfte unverändert bleibe. An der verdickten Hälfte trete ein kleiner Höcker (Spitzenknopf) auf und während diese Abtheilung bei Anwendung von wasseranziehenden Mitteln schrumpfe, bleibe der andere Theil unverändert. Diese Erscheinung ist also eine Polarisirung des Kerns in zwei chemisch und physikalisch verschiedene Substanzen. Hierauf beginnt eine Polarisirung auch im Periprotoplasma, indem es als fadenförmiger Anfang centrifugal in der Axe der Kernpolarisirung auswächst. Es geht jedoch meist nicht alles Periprotoplasma in der Bildung des Schwanzfadens auf, sondern es bleibt eine dickere Schicht an dem als Mittelstück bezeichneten Wurzeltheile des Anhangs und eine dünnere Schicht an dem fadenförmigen Endtheil, zuweilen auch noch eine Schicht um den Kopf (Kopfkappe). Hierzu kommt dann noch ein Centrafaden, der bei den Wirbelthieren das Ganze der Länge nach durchziehe (Eimer), was eine der Kerndifferenzirung ähnliche concentrische Differenzirung wäre. Man fasst deshalb den Samenfaden als eine Geißel-, beziehungsweise Wimperzelle auf, deren Zellkern der Kopf, deren Periprotoplasma das Mittelstück und deren Geißel der Schwanz ist.

### § 202.

Ueber die Ursachen der Umbildung der Samenbildungszelle in den Samenfäden besitzen wir einmal eine Angabe von Balbiani, welcher eine Conjugation vorausgehen lässt. Wie in den Eifollikeln meist zweierlei Zellen, das centrale Urei und die Follikel-epithelzellen, liegen, so finden sich auch in den Hodenschläuchen zweierlei Zellen: centrale mit grossem Kern und grossen glänzenden Kernkörperchen, die dem Urei entsprechen (die Samenbildungszellen der Autoren), und parietale (die Stützzellen der Autoren), die lappige Fortsätze zwischen die grobkörnigen centralen hineinsenden und den Follikel-epithelzellen der Eifollikel entsprechen würden. So wie Balbiani bei der Eibildung eine Conjugation der beiden Zellformen annimmt, thut er es auch bei der Samenbildung; es sei entweder eine wirkliche Conjugation oder ein Contact beider Zellen mit diffusiven Vorgängen nöthig. Balbiani lässt dann die Samenfäden aus Abkömmlingen der lappigen Fortsätze der Wandzellen hervorgehen und nimmt mit v. Ebner und v. Mi-

halkovics an, dass sich hierbei diese Lappen in ährenförmige Spermatoblasten umwandeln. Die centralen runden Zellen erklärt Balbiani für ächte Eier, so dass also der Hoden ursprünglich eine Zwitterdrüse wäre. Diese „Eier“ sollen aber, statt sich zu entwickeln, sich furchen und zu Grunde gehen.

Dem gegenüber sagt Merkel: Die Samenfäden gehen aus den centralen Zellen hervor; er läugnet die Bildung von Spermatoblasten, nimmt aber auch eine Beeinflussung beider Zellformen an. Nach ihm lagern sich die centralen Zellen in Buchten, die an den lappenartigen Fortsätzen der Wandzellen entstehen, ein, und so komme das Bild von ährenförmigen Spermatoblasten zu Stande. Diese Einlagerung sei aber nothwendig, um die centralen Zellen zur Umbildung in Samenfäden zu veranlassen; ohne das verändern sie sich nicht.

Diese Anschauung Merckels hat entschieden das für sich, dass mit der Einlagerung in die Buchten ein polarisirend wirkender Faktor, d. h. ein Gegensatz zwischen Haftfläche und freier Fläche, gegeben ist, und in der That wächst auch der Kopfanhang des Samenfadens in der Richtung der Haftaxe, also genau so wie bei den Geiselepithelzellen hervor.

Dies gestattet uns folgende Anschauung: Wenn primäre Zellen sich mit einer Seite an lebendes Protoplasma anlegen, so ist damit ein polarisirender Faktor gegeben, der bei genügender Amöboidität zur Bildung einer Geißel, bei geringerer zur Bildung von Cilien führt, sofern auf der freien Seite die Voraussetzung hierzu, d. h. ein flüssiges Medium gegeben ist. So würde die Samenfadensbildung unter denselben Gesichtspunkt fallen, wie die Bildung von Geißel- und Flimmerepithelien.

Damit würden wir noch folgenden Anhaltspunkt für den Unterschied in der Ei- und Samenbildung gewinnen:

Das Ei bleibt überall gleichmässig von andern unter sich gleichartigen Gewebszellen eingeschlossen, d. h. völlig gleichmässig eingekapselt, ohne an der ontogenetischen Differenzirung irgendwie sich zu betheiligen und ohne polarisirt zu werden. Bei den Samenbildungszellen hört zur Zeit der Geschlechtsreife die gleichmässige Einkapslung auf, die Samenbildungszellen gelangen in die Situation von Epithelzellen und werden so in den Prozess der ontogenetischen Differenzirung hineingezogen. Erst hierdurch verliert ihr Protoplasma die Fähigkeit zu selbständiger Weiterentwicklung durch Theilung (die Samenfäden theilen sich nicht mehr), weil eine chemische Umänderung, eine Störung des zur Entwicklung offenbar nothwendigen concentrischen Verhältnisses von Kern und Periprotoplasma und eine Störung des eben-



falls nöthigen Mengeverhältnisses zwischen Kernsubstanz und Periprotoplasma eintritt. Letzteres nimmt unter beträchtlicher Aufhellung an Masse ab, woraus sich auch, anknüpfend an das über das Verhalten der Protoplasmakörner zur Bewegungsfähigkeit Gesagte (§ 152) die Steigerung der Bewegungsfähigkeit bei den Samenfäden im Gegensatz gegen die trägen Samenbildungszellen erklärt.

Im Gegensatz hierzu bewahrt das Ei sein concentrisches Verhältniss von Kern und Periprotoplasma (die exzentrische Verschiebung des Kerns ist keine Aufhebung des concentrischen Verhaltens). Das Mengeverhältniss wird zwar auch geändert, aber in umgekehrter Richtung, d. h. zu Gunsten des Periprotoplasmas. Was dem Ei die Fähigkeit zur selbständigen Entwicklung (bekanntlich nur in den meisten Fällen) raubt, ist die Belastung des Periprotoplasmas mit den Elementen des Nahrungsdotters, denn zu dessen Ueberwindung reicht die in der Beziehung zwischen Kern und Periprotoplasma gegebene Quelle lebendiger Kräfte nicht mehr aus, weil die Kernsubstanz nicht entsprechend vermehrt worden ist.

Was aus dieser Anschauung für das Wesen der Befruchtung gefolgert werden kann, soll später gesagt werden.

Bei der Samenbildung muss auch noch darnach gefragt werden, warum die Samenfäden nicht bleibend als Geißel- oder Wimperzellen an den Lappen der Stützzellen hängen bleiben und so in der ontogenetischen Differenzirung aufgehen. Hier giebt die Beobachtung Mieschers beim Lachs einen Anhaltspunkt: er findet, dass zur Zeit der Samenreifung der Hoden auffallend blutleer werde. Das ist natürlich eine Art Aushungerung, die recht wohl die Ursache sein kann, dass es nicht zu einer dauernden Festsetzung kommt.

### § 203.

Was die feineren chemischen Vorgänge betrifft, so ist nach neueren Angaben die Differenz zwischen Ei und Samen nicht so sehr gross. Nach Mieschers Untersuchungen am Fischsamen ist auch hier die wichtigste Substanz, ebenso wie das Vitellin der Eier, eine Verbindung des phosphorhaltigen Lecithin mit einem Albuminat: sogenanntes Nucleïn. Miescher geht aber offenbar zu weit, wenn er das Nucleïn der Samenfäden und die Dotterstoffe des Eies, die er Eiernucleïne nennt, für identisch hält, denn die Thatsache, dass das Samennucleïn im Kern enthalten ist, das Eiernucleïn in körniger Vertheilung im Periprotoplasma, deutet doch zu sehr auf eine, wenn auch nicht sehr grosse Verschiedenheit. Wir können also sagen: Die Bildung des geschlecht-

lichen Protoplasmas ist bei beiden Formen eine Nucleinmetamorphose, allein bei dem Ei wird das Nuclein im Periprotoplasma deponirt, bei der Samenbildungszelle im Kern, wie das bei den ontogenetisch sich differenzirenden Zellen stets der Fall ist. Der Samenfaden stünde also darnach einer Gewebszelle viel näher als das Ei, was mit dem in § 202 Gesagten harmonirt. Wir kommen dann zu der Vorstellung, dass der relativ gelähmte Zustand des Eies nicht in dem Mangel an Kernsubstanz, sondern darin liegt, dass letztere nicht als ein einheitlicher compakter Körper in Gegensatz zu einem kernsubstanzfreien Periprotoplasma steht, sondern emulsiv im Periprotoplasma so vertheilt ist, dass ein einheitlicher Anziehungsmittelpunkt fehlt.

Die Untersuchungen Mieschers geben auch einen interessanten Beitrag zu der spezifischen Differenz der Samenfäden verschiedener Thiere; ein Theil dieser Angaben wird zwar von anderen bestritten, aber das ändert an der sehr interessanten Thatsache nichts, dass die chemische Untersuchung zwischen dem Samen so nahestehender Thiere wie Lachs und Karpfen ganz bedeutende Unterschiede ergab und das ist für die Vererbungslehre von grösster Wichtigkeit.

#### § 204.

Die Befruchtung besteht darin, dass die Samenelemente in den Dotter des Eies eindringen und beide Theile sich bleibend mit einander vermischen.

Das zuerst von Keber entdeckte, von andern Forschern anfangs bestrittene Eindringen der Samenfäden in das Ei ist jetzt von so vielen Forschern bei so vielen Thierarten beobachtet, dass es nicht mehr bezweifelt werden kann, dagegen ist es möglich, dass auch bei einzelnen Thierarten die bei einigen Pflanzen beobachtete diffusive Befruchtung vorkäme und dass wir dann so zu sagen hätten:

Nicht alle Bestandtheile des Samenfadens sind Befruchtungsstoff, sondern der Samenfaden ist nur der Träger desselben und die Befruchtung findet statt, wenn er diesen Stoff dem Ei beimischt, was durch Eintreten als Ganzes (Regel) oder Diffusionsverkehr (Ausnahme) geschieht.

Bei dem Eintreten des Samenfadens in das Ei wirken mehrere Umstände zusammen. Wo der Dotter in eine Eischale eingekapselt ist, ermöglicht entweder eine einzige Oeffnung, die dann Micropyle heisst, den Zutritt, oder es sind deren viele vorhanden.

An der Mechanik des Befruchtungsvorgangs betheiligen sich beide Befruchtungs-Elemente. Eine wenn auch nicht allerwärts

stattfindende Mitwirkung des Eies besteht darin, dass der Eidotter bei dem Mediumwechsel, welcher sehr häufig der Befruchtung vorausgeht, aufquillt, was eine gegen die Micropyle gerichtete Strömung des Mediums ist, also anziehend und schliesslich ansaugend auf die Samenfäden wirkt. Besonders deutlich ist diess bei der Befruchtung der Fischeier. Diese quellen nach dem Austritt aus dem Mutterfisch um  $\frac{1}{3}$  ihres anfänglichen Durchmessers auf und dass dies für das Eindringen der Samenfäden ein höchst wichtiger Vorgang ist, geht daraus hervor, dass bei Zumischung des Samens erst nach vollendeter Quellung (die bei Forelleneiern etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde in Anspruch nimmt) die Befruchtung in der Regel nicht gelingt. Bei denjenigen Thieren, deren Samenfäden starre bewegungslose Gebilde sind, scheint die Befruchtung fast allein auf dieser Ansaugung des Eies zu beruhen.

Wo schwärmende Samenfäden vorliegen, ist die Thätigkeit ihrer Bewegungsorgane natürlich von grosser Wichtigkeit und jeder Einfluss, der die Bewegungsthätigkeit der Samenfäden beeinträchtigt, ist der Befruchtung hinderlich. So wissen wir, dass in schwach alkalischen Flüssigkeiten die Bewegungen der Samenfäden viel länger anhält, als in sauren und stark alkalischen; destillirtes Wasser ist besonders verhängnissvoll. Auch die Temperatur ist von Einfluss; bei den Warmblütern ist jede Abkühlung unter die Körpertemperatur nachtheilig und bei den Kaltblütern (Fischen) wirkt jähler Temperaturwechsel gleichfalls erstarrend, worauf man bei künstlichen Befruchtungsversuchen wohl zu achten hat.

Die Bewegungsmittel der schwärmenden Samenfäden sind entweder Wimpergeißeln oder seitlich dem Körperchen ansitzende flossenartige Flimmersäume (z. B. Tritonen, Bombinator etc.) Nach den Angaben Eimers sind die Ursachen der Geißelung Bewegungen in dem noch vorhandenen, besonders am Mittelstück angehäuften Periprotoplasma, an dem er sowohl Contraktionen als Körnchenströmung wahrnehmen konnte. Kopf und Schwanzende verhalten sich dabei passiv. Letzteres wird durch die Contraktionen zu kreisförmigen Schlägen veranlasst, die den ganzen Samenfaden um seine Axe drehen und zugleich nach vorwärts schieben, so dass eine schraubenförmige Bewegung resultirt, die natürlich sehr geeignet ist, den Samenfaden durch die engen Oeffnungen am Ei hindurchzuschieben (bei Singvögeln findet man Samenfäden mit korkzieherartigem Kopf). Bei den Samenfäden, die Flimmersäume haben, entstehen durch die Protoplasmabewegungen in dem Saume schraubenartige Faltungen, welche das Ganze gerade fortschieben (ohne Axendrehung).

Ueber das quantitative Verhältniss bei der Befruchtung

wissen wir wenig Positives. Newport und andere nehmen an, dass der Eintritt eines Samenfadens nicht genüge, um die Entwicklungsfähigkeit völlig herzustellen, solche Eier gingen nach Durchlaufung eines Theils der Ontogenese zu Grunde. Darnach gäbe es eine quantitativ ungenügende Befruchtung. Ob auch ein Zuviel vorkommen kann, wissen wir nicht, a priori ist es denkbar.

### § 205.

Bezüglich der qualitativen Verhältnisse der Befruchtung wissen wir positiv:

1) Nicht jeder Samen kann jedes Ei befruchten, sondern nur das der gleichen Thierart oder einer davon nicht sehr verschiedenen Thierart. Den ersten Fall nennen wir spezifische Befruchtung, den zweiten Bastardbefruchtung. Verträglich mit der Continuität des Keimprotoplasmas ist nur die erstere; aus Bastardbefruchtung gehen Thierte hervor, die in der Regel unfruchtbar sind oder deren Fruchtbarkeit nicht durch eine unbegrenzte Reihe von Generationen anhält. Die Unfruchtbarkeit der Bastarde ist natürlich zunächst davon abhängig, welche Thierarten gekreuzt worden sind, allein auch bei gleichen Arten ist sie nicht immer gleich gross; entweder sind gar keine oder nur rudimentäre, nicht befruchtungsfähige Geschlechtsprodukte vorhanden, oder dieselben sind befruchtungsfähig aber ungenügend, so dass die Früchte abortiv absterben (bei einer Mauleselin beobachtet von Panceri), oder es kommt einmal ein Fall vor, wo ein Bastard ausnahmsweise fruchtbar ist, oder sie sind gegenseitig nicht befruchtungsfähig, dagegen befruchtungsfähig mit dem entsprechenden Element des Erzeugers. Daraus schliessen wir, dass die gegenseitige Befruchtungsfähigkeit hauptsächlich von einer gewissen gegenseitigen Aadaequatheit abhängt.

2) Auch innerhalb einer Spezies ist die gegenseitige Befruchtungsfähigkeit nicht gleich gross: Es können zwei Individuen gegen einander unfruchtbar sein, trotzdem dass jedes mit einem andern der gleichen Art fruchtbar ist. Dass der Unterschied kein absoluter, sondern ein relativer ist, geht daraus hervor, dass es günstigere und ungünstigere Befruchtungsverhältnisse giebt, was sich theils in der Zahl, theils in der Qualität (Constitutionskraft) der Nachkommenschaft ausspricht.

### § 206.

Ueber diese Unterschiede innerhalb des spezifischen Befruchtungsverhältnisses wissen wir soviel, dass eine zu weit gehende

Gleichheit der beiden Eltern ein ungünstiges Verhältniss ist.

Die erste Rolle spielt der Grad der Blutsverwandtschaft: Je enger diese ist, desto ungünstiger ist das Befruchtungsverhältniss. Die Praxis unterscheidet als Incestverhältniss das Befruchtungsverhältniss zwischen Geschwistern sowie das zwischen Eltern und Kindern. Ist das Verhältniss der Blutsverwandtschaft weiter, so spricht man von Inzuchtverhältniss; ist die Blutsverwandtschaft sehr gering, besteht namentlich Rassendifferenz zwischen beiden Erzeugern, so ist das Verhältniss der sogenannten Blutauffrischung gegeben. Am ungünstigsten ist das Incestverhältniss, bei welchem fortgesetzte Versuche mit Schweinen schliesslich völlige Unfruchtbarkeit gegen einander ergeben, trotzdem dass die Fruchtbarkeit nach aussen nicht aufgehoben war. Am nächsten dem Incest steht das Geschwisterkindverhältniss. Die Ungunst spricht sich hier in dem häufigen Vorkommen schwächerer Constitution bis Kretinismus bei den Zuchtprodukten aus. Weitere Grade des Inzuchtverhältnisses lassen die Ungunst erst nach Reihen von Generationen erkennen. Das günstigste Verhältniss ist das Blutauffrischungsverhältniss, d. h. Abwesenheit näherer Blutsverwandtschaft: die Nachkommenschaft wird zahlreicher und kräftiger.

Diese Steigerung der Befruchtungsfähigkeit mit Zunahme der Verschiedenheit der Erzeuger überschreitet sogar in vielen Fällen die Grenzen des Speciesverbandes, so dass Bastardirungen vorkommen (z. B. zwischen Saibling und Forelle, schwarzem und weissem Schwan), bei denen die Bastarde bedeutend kräftiger und grösser sind, als die beiden Elternarten. Halten wir dies mit dem unter § 205 1) Gesagten zusammen, so ergibt sich, dass die gegenseitige Befruchtungsfähigkeit bei einer gewissen Differenz der beiden Erzeuger ihre Maximalhöhe hat und von da an nach beiden Richtungen hin abnimmt. In den meisten Fällen liegt dieser Maximalpunkt innerhalb des Speciesrahmens, in andern ausserhalb desselben.

### § 207.

Die Differenz zweier Erzeuger ist jedoch offenbar nicht bloss von dem Grade genealogischer Verwandtschaft abhängig, sondern auch von der Differenz der Existenzbedingungen, unter denen die beiden Erzeuger gelebt haben; denn wir wissen ganz bestimmt, dass Verschiedenheit der Ernährung, des Klimas, des Standortes, der Beschäftigungsintensität Differenzen in der Körperbeschaffenheit erzeugt. Dass diese Differenzen nicht ohne Einfluss auf das

geschlechtliche Protoplasma und somit auf die gegenseitige Befruchtungsfähigkeit sind, geht aus folgenden Beobachtungen am Menschen hervor:

Unfruchtbare Ehen verwandeln sich mitunter in fruchtbare, wenn eine längere Ortsabwesenheit der einen Ehehälfte eine grosse und länger dauernde Existenzdifferenz zwischen beiden setzt. Bei fruchtbaren Ehen sind öfters Kinder, die nach einer solchen räumlichen Trennung erzeugt wurden, kräftiger als die übrigen. Ehen, bei welchen die beiden Theile unter sehr differenten Verhältnissen leben, sind (*ceteris paribus*) fruchtbarer und ihre Produkte kräftiger, als da, wo beide Ehehälften sehr übereinstimmend leben. Obige Erscheinungen könnten allerdings auch so gedeutet werden, dass Einschränkung des ehelichen Verkehrs eine bessere Ausreifung der Geschlechtsprodukte, namentlich der männlichen, begünstige, allein es liegen Erfahrungen, namentlich bei Thieren vor, dass die Nachteile der Inzucht ganz entschieden geringer werden, wenn die beiden Theile unter ganz verschiedenen Verhältnissen aufgewachsen sind.

Aus dem Obigen ergibt sich also 1) dass die Befruchtungsfähigkeit eine absolut verschiedene ist, sowohl nach dem Reife- oder Sanitätsgrad, als nach Umständen, die uns ganz unbekannt sind; 2) dass die relative, oder, wie man auch sagen kann, gegenseitige Befruchtungsfähigkeit verschieden ist nach dem Grade der Differenz von Ei und Samen, so dass der höchste Grad der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit an einen ganz bestimmten Differenzgrad gebunden ist, von dem aus Abweichungen nach beiden Seiten hin der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit abträglich sind. Bei dieser Differenz handelt es sich nicht blos um angeborene, sondern auch um erworbene Qualitäten.

### § 208.

Ueber die Natur der Unterschiede, von denen die gegenseitige Befruchtungsfähigkeit abhängt, liegen keine positiven Anhaltspunkte vor. Wir können nur sagen, es werden hier folgende Umstände in Betracht kommen:

1) Die mechanische Möglichkeit des Eindringens der Samenfäden in das Ei. In dieser Richtung ist die Thatsache interessant, dass die Grösse der Mikropyle des Eies und die Grösse des Samenfadens bei einer und derselben Thierart genau harmoniren.

2) Da nach dem früher Gesagten die Lebensvorgänge im Protoplasma wesentlich auf das elektromotorische Spannungsverhältniss zwischen zwei verschiedenen, im Protoplasma emulsiv gemischten

Stoffen basirt sind und deren Energie dann offenbar von dem Grad dieser Spannung und dieser wieder von dem Grad der Differenz der beiden Stoffe abhängt, werden wir sagen dürfen: Die gegenseitige Befruchtungsfähigkeit ist auch abhängig von der Stärke der elektrischen Spannung zwischen den beiden Befruchtungsstoffen.

3) Der Grad der elektrischen Spannung hängt selbst wieder ab von der chemischen Differenz der beiden Befruchtungsstoffe, die also in letzter Instanz das wichtigste Element bei der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit, namentlich aber der specifischen, ist.

In letzterer Beziehung ist bestätigend, dass sowohl die Eier der verschiedenen Thiere, als auch, wie Miescher gefunden, der Samen verschiedener Thiere erhebliche Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung besitzt. Auch ohne chemische Analyse, ja noch viel sicherer als mit dieser, können wir mit Hülfe unseres Geschmacks- und Geruchssinnes die chemische Specifität der Befruchtungselemente erkennen, denn die Eier der verschiedenen Thiere haben einen ebenso specifischen Geschmack und Geruch wie das Fleisch derselben.

Da die Befruchtung der Thiere stets in einem tropfbar flüssigen Medium vor sich geht, so müssen seitens der schmeckenden Stoffe ebensogut wie der riechenden (das Sperma jedes Thieres hat einen ganz specifischen, sehr charakteristischen und penetranten Geruch) Distanzwirkungen ausgehen, die den Befruchtungsvorgang im Falle der Adäquatheit erleichtern, im Falle der Inadäquatheit hemmen.

Untersuchungen darüber sind zwar, so viel mir bekannt, noch nicht angestellt worden, allein es kann sich hierbei sehr wohl um folgendes handeln:

1) Der eigenthümliche starke Geruch des männlichen Samens hat die früheren Physiologen veranlasst von einer Aura seminalis, als dem eigentlich befruchtenden Princip, zu sprechen. Mit der Entdeckung, dass die Samenfäden in das Ei eindringen, ist natürlich diese Deutung hinfällig, allein wenn die Aura seminalis gleich andren Protoplasmareizen (siehe § 69) die Quellungs-fähigkeit des Dotters erhöht, so ist das gleichbedeutend mit einer vom Dotter auf die Samenfäden ausgeübten Anziehung. Bei Inadäquatheit würde das Gegentheil, d. h. Abnahme der Quellungs-fähigkeit, eintreten.

2) Auf der andern Seite können vom Ei oder dem Medium, in welchem es sich befindet, stoffliche Wirkungen auf die Samen-fäden ausgehen, welche die Lebensdauer derselben verlängern und die Lebhaftigkeit ihrer Geisselbewegung erhöhen. In dieser Richtung wissen wir wenigstens, dass im Uterinalschleim die Samen-

fäden ihre Beweglichkeit länger bewahren als in jeder andern Flüssigkeit.

Dies erlaubt uns von einem Befruchtungsinstinkt zu sprechen, dessen Träger die schmeckenden und riechenden Stoffe des Samens und Eidotters sind, gerade so wie diese Stoffe die Träger des Nahrungsinstinktes sind (siehe § 86).

### § 209.

Ausser der absoluten und relativen Befruchtungsfähigkeit kommt bei der Befruchtung noch eine zweite Eigenschaft, die Befruchtungsbedürftigkeit, in Betracht.

Die Samenfäden scheinen absolut befruchtungsbedürftig zu sein, denn es ist kein Fall beobachtet, bei dem der Verdacht gegründet wäre, dass ein Samenfaden sich so vollständig zu einem Individuum entwickeln könnte, wie wir das von den so ähnlichen Schwärmsporen wissen.

Bei den Eiern dagegen ist schon in § 199 darauf hingewiesen worden, dass nicht alle der Befruchtung bedürfen, weshalb man von *Ova vera* und *Pseudova* spricht. Auch das ist schon gesagt worden, dass es sich bei der Befruchtungsbedürftigkeit nicht um einen absoluten Gegensatz handelt, sondern darum, dass diese Eigenschaft eine gradweise verschiedene Ausbildung zeigt.

Ein geringerer Grad von Befruchtungsbedürftigkeit gibt sich z. B. darin zu erkennen, dass bei solchen Thieren im Fall von Ausschluss der Befruchtung ein Theil der Eier sich völlig entwickelt, ein anderer Theil taub bleibt (Seidenraupe). Eine noch geringere Stufe der Befruchtungsbedürftigkeit zeigen Thiere, bei welchen das Befruchtungsbedürfniss sich erst nach Ablauf mehrerer Generationen einstellt (Blattläuse, Cypris). Umgekehrt besteht der höchste Grad von Befruchtungsbedürftigkeit darin, dass das Ei ohne Befruchtung gar keinen Versuch zu ontogenetischer Entwicklung macht. Nach den wenigen Untersuchungen, die hierüber vorliegen, scheint dieses Maximum nicht die Regel zu sein, indem die Eier der meisten Thiere auch ohne Befruchtung, blos in Folge der in § 192 angeführten Entwicklungsanstösse, einen gewissen Entwicklungsgang durchlaufen.

Ueber die Natur der Befruchtungsbedürftigkeit besitzen wir einige Anhaltspunkte. Wir werden sagen können, dass die Befruchtungsbedürftigkeit eine Funktion der Zeit und der Qualität ist. Der Zeit insofern, als es scheint, die Bedürftigkeit sei um so grösser, je länger die Einkapselung des reservirten Keimprotoplasmas dauere. Dafür spricht, dass bei Thierarten, deren Eier



eine geringe Befruchtungsbedürftigkeit haben, die Ontogenese sehr kurz dauert, also die Generationen sich rasch folgen. Am auffallendsten tritt dies bei den Blattläusen und Flohkrebse zu Tage, bei denen die rasch sich folgenden Generationen von Sommeriern gar nicht befruchtungsbedürftig, dagegen die lang im Latenzzustande bleibenden Wintereier befruchtungsbedürftig sind.

Im allgemeinen werden wir sagen dürfen: Die Befruchtungsbedürftigkeit wird um so grösser sein, je weiter sich das weibliche Keimprotoplasma von der Beschaffenheit des jugendlichen Protoplasmas entfernt und je weiter die Nucleinbildung vorschreitet.

### § 210.

Ueber das Schicksal des eingedrungenen Samenfadens im Ei hat man lange Zeit nur gewusst, dass er dort als abgegrenztes Gebilde verschwindet. Die erste genaue Angabe verdanken wir Hertwig. Bei einem Seeigel sah er nach der Befruchtung im Dotter eine kleine helle, einen kleinen Körper enthaltende Stelle, um die sich die Dotterkörper strahlig gruppirten. Die strahlige Figur und der Eikern bewegten sich dann gegeneinander und letzterer verschmolz mit dem kleinen Körper der strahligen Figur, der nach Hertwig nichts anderes wäre als der Samenfaden, wahrscheinlich aber nur dessen Kopf, d. h. der Kern der Samenzelle.

Diese Angabe bedarf natürlich noch der Bestätigung und der Constatirung bei anderen Thierabtheilungen. Sie stimmt aber so gut zu allem übrigen, was wir über die Befruchtung wissen und vermuthen dürfen, dass man diese Angabe wohl zum Ausgangspunkt einer Befruchtungstheorie machen darf.

Zunächst steht fest: Die Befruchtung ist deshalb nöthig, weil die zur Bildung der Geschlechtsprodukte reservirten Keimzellen, die im Augenblick ihrer Reservirung die volle Entwicklungsfähigkeit besaßen, dieselbe im Laufe der Differenzirung zum Ei resp. Samen ganz oder theilweise verloren haben und zwar in entgegengesetzter Richtung. Das gemeinschaftliche ist, dass das Menge- und Lagerungsverhältniss von Kernsubstanz und Periprotoplasma in der § 199 ff. angegebenen Weise gestört worden ist. Der Erfolg der Befruchtung ist nichts anderes, als die Wiederherstellung des ursprünglichen Verhältnisses, wie es in einer Embryonalzelle besteht. Dies wird dadurch erreicht, dass im Ei der Kern vergrössert, beziehungsweise verjüngt wird und deshalb stimmt Hertwig's Beobachtung über die Vereinigung des Kopfes vom Samenfaden, der Kernsubstanz ist, mit dem Eikern vortrefflich zu dem übrigen bekannten. Auch das Auftreten der strahligen Figur von

Dotterkörnern um den eingetretenen Samenfaden stimmt damit, dass bei dem nucleogen differenzirten Protoplasma Kernsubstanz und Periprotoplasma in einem Anziehungs- und Kraftbindungsverhältniss stehen, das wahrscheinlich auf eine gegenseitige elektromotorische Spannung zurückzuführen ist; also das gleiche Verhältniss, in welchem die optisch verschiedenen Protoplasma Stoffe überhaupt zu einander stehen und das, wie aus den früheren Schilderungen hervorgeht, aller Wahrscheinlichkeit nach die Grundlage aller Lebenserscheinungen ist.

Weiter stimmt hierzu, dass einer der ersten Akte nach der Befruchtung bei den meisten bisher untersuchten Thieren die später zu schildernde partielle Ausstossung eines Theils des alten Eikerns ist. Demnach hat der Eikern während der Differenzirung des Urcies zum Nachei eine Degeneration erfahren, welche ihn unfähig macht, seine früheren Funktionen auszuüben. Sonach wäre die Befruchtung nicht bloss eine Vermehrung der Kernmasse durch Conjugation, sondern auch eine Verjüngung des Kerns und damit sekundär eine Verjüngung der ganzen Zelle.

Dazu stimmen ferner die Beobachtungen Bütschli's über die Conjugation der Infusorien (s. § 193), welche ergaben, dass das Wesentlichste der Conjugation die Schaffung eines neuen und die Eliminirung oder Verjüngung des alten Kerns ist.

Daraus lässt sich auch etwas für die Natur der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit entnehmen. Wenn die Lebenserscheinungen des nucleogen differenzirten Protoplasmas in ihrer Energie von dem Grade der elektromotorischen Spannung zwischen Kernsubstanz und Periprotoplasma abhängig sind, so wird die Befruchtungsfähigkeit, wie schon § 208 gesagt wurde, unter anderem auch davon abhängig sein, dass diese Spannung eine gewisse Grösse besitzt. Ist die Spannung zu gering, so wird entweder die Entwicklungsfähigkeit gar nicht hergestellt, oder insofern ungenügend, als das aus dem Ei sich entwickelnde Thier eine geringe Wachstums- und Arbeitsenergie (geringe Kraft- und Stoffwechselenergie) haben wird. Ist umgekehrt die Spannung zu gross, so wird die Befruchtungsfähigkeit dadurch beeinträchtigt werden, dass die Lebhaftigkeit der Kraftentbindung zu einer vorzeitigen stofflichen Consumption führt, weshalb dann die Bastardbefruchtung eine Grenze haben muss. Damit stimmt vollkommen die Erfahrung und Praxis der Thierzüchter: Wollen sie träge, zu Fleisch-, Milch-, oder Woll-, also zur Stoffproduktion geeignete Thiere, so treiben sie Inzucht; handelt es sich dagegen um die Erzeugung von Arbeitsthieren mit lebhaftem Temperament, die wenig Masse, dafür um so mehr lebendige Kraft produziren (z. B.

Rennpferde), so greifen sie zur Blutauffrischung. Weiter stimmt zu dieser Anschauung die Erfahrung, dass bei Menschen und Hausthieren Kreuzung von weit auseinander liegenden Rassen Produkte liefert, bei welchen der Charakter der Zähmheit in den der Wildheit, d. h. ungebändigten Leidenschaftlichkeit und hohen Erregbarkeit, übergegangen ist. Beispiele beim Menschen sind die Mischlinge von Weissen und Negern, bei den Thieren die Bastarde von Haus-Ente und Bisam-Ente.

### § 211.

Der Erfolg der Befruchtung ist äusserlich betrachtet ein dreifacher:

1) beginnt eine Veränderung des Eidotters insofern, als die Dotterkörner einer allmählichen Auflösung anheimfallen (siehe später).

2) beginnen die unter dem Namen der Dotterfurchung bekannten Theilungen der Eizelle, die in ihrer Lebhaftigkeit gleichen Schritt mit der Auflösung der Dotterkörner halten (siehe später).

3) findet, wenigstens bei sehr vielen darauf untersuchten Eiern, eine Ausstossung des alten Kerns oder wenigstens eines Theils desselben statt und zwar immer am obern Ende der geocentrischen Axe. Der ausgestossene Kern wurde, ehe sein Herkommen bekannt war. Richtungsbläschen genannt. Dasselbe fällt meist nach vorgängiger Theilung der Zerstörung anheim. Der Vorgang der Ausstossung ist nach Bütschli etwa so:

Der Kern wird spindelförmig und zeigt eine aus parallelen Fasern bestehende Hülle. An den beiden Spitzen der Spindel entsteht eine helle Stelle (Centralhof), um die sich die Dotterkörner strahlig gruppieren. Die Kernspindel steigt mit ihren Centralhöfen aus der Tiefe des Dotters in die Höhe und wird ausgestossen (Siehe pag. 218. Fig. 4<sup>b</sup>). In den Centralhöfen entstehen neue Kerne und diese schmelzen zuerst wieder zu einem neuen Kern, dem Furchungskern, zusammen. Erst von diesem Kern gehen die als Dotterfurchung benannten Theilungen, die im folgenden geschildert werden sollen, aus.

### § 212.

Der Erfolg der geschilderten Verjüngungsprozesse ist die Zurückversetzung des Protoplasmas in den Zustand, welchen wir den jugendlichen oder bei den Multicellulaten den embryonalen nennen, und der durch erhöhte Fähigkeit zu trophischem

Wachsthum und erhöhte Theilungsfähigkeit ausgezeichnet ist. Das auffälligste sind die Theilungsvorgänge.

Bei den Sporen geht diesen eine Grössezunahme und meist auch eine Umformung der Gestalt voraus; bei der Conjugation und der Befruchtung bleibt dies aus, die Theilung beginnt sofort.

Infusorien, die sich durch Conjugation verjüngt haben, theilen sich ohne weiteres in zwei gleiche Stücke (wobei der Kern den Anfang macht), die sich räumlich von einander trennen, was wir so bezeichnen können, dass wir ihr Protoplasma ein secessives nennen. Der Effekt ist dann eine ungeschlechtliche Individuenvermehrung.

Bei der Befruchtung verlaufen die Theilungen zuerst unter dem Bilde der sogenannten Dotterfurchung, die in den nächsten Paragraphen beschrieben werden soll. Der Effekt ist hier keine räumliche Trennung der Theilungsprodukte, sondern sie verkleben zu einem vielzelligen Wesen, das durch fortgesetzte Vermehrung der Theilstücke wächst. Man nennt dies: numerisches Wachsthum. Solches Protoplasma können wir, im Gegensatz zu dem secessiven, als adhäsives bezeichnen.

Daraus folgt, dass die ungeschlechtliche Vermehrung der einzelligen und protoplasmatischen Thiere und das numerische Wachsthum der Multicellulaten ganz analoge Vorgänge sind und sich nur durch den Effekt unterscheiden.

### § 213.

Ueber die Ursache des Unterschiedes zwischen Adhäsion und Secession lässt sich etwa folgendes sagen:

1) Es kommt dabei auf die äusseren Umstände an; ist ein Protoplaststück so eingekapselt, dass sich die Theilstücke nicht von einander entfernen können, wie das bei den meisten Eiern der Fall ist, so kann eine mehr oder weniger innige Wiederverklebung stattfinden. Diese tritt insbesondere ein, wenn in die Zwischenräume zwischen den einzelnen Protoplaststücken gerinnender oder sonst wie fester Zellkitt abgesondert wird, wie das bei der Gewebsbildung der Multicellulaten der Fall ist. Im Gegensatz hierzu wird die Adhäsion verhindert oder erschwert, wenn das sich theilende Protoplaststück nicht eingekapselt ist, wie bei den meisten Protisten und Unicellulaten, und noch dazu die Theilstücke in einem flüssigen nicht klebfähigen Medium liegen. Letzterer Fall ist auch bei der Bildung der Ernährungsflüssigkeiten (Blut und Lymphe) im Körper der Multicellulaten gegeben und hier

kommt noch die fließende Bewegung des Mediums hinzu, um die Verklebung der Blut- und Lymphzellen zu verhindern.

2) Es hängt von Qualitäten des Protoplasmas selbst ab. Die Secession wird begünstigt, wenn das Protoplasma ein aktives Lokomotionsvermögen besitzt. Die Hauptrolle spielt dabei amöboide Contraktilität und zwar je höher amöboid das Protoplasmastück ist, um so leichter tritt bei der Theilung Secession ein, sofern sie nicht durch die sub 1) erwähnten Umstände verhindert wird.

Tritt bei amöboidem Protoplasma eine passive Behinderung der Secession ein, so kommt es wesentlich auf Menge, Beschaffenheit und passiven Bewegungszustand der Intercellularsubstanz an, was weiter geschieht.

Bleibt die letztere flüssig, ist sie reichlich und fortdauernd bewegt, so bleibt die Adhäsion aus. So entstehen z. B. die Bd. I § 103 geschilderten Ernährungsflüssigkeiten.

Ist die Intercellularsubstanz reichlich und flüssig oder wenigstens nicht zu fest und verharrt sie im Ruhezustand, so verkleben die getrennten Protoplasmastücke meist nur mit den Spitzen ihrer Wurzelfüße zu einem Netzwerk. Auf diese Weise entstehen die in Bd. I § 52,<sup>3</sup> geschilderten tertiären Bindegewebsformen.

Eine zweite Ursache der Secession bildet die Flimmercontraktilität, weil die Flimmerbewegung lokomotiv auf das Protoplasmastück wirkt. Darin dürfen wir z. B. den Grund dafür suchen, dass die Flimmer- und Geisselinfusorien es nicht zur Erbauung eines vielzelligen Körpers bringen.

Die aktive Adhäsivität des Protoplasmas beruht nun selbstverständlich einmal auf der Abwesenheit der eben geschilderten secessiven Eigenschaften und dann entweder auf einer gewissen Klebfähigkeit des Protoplasmas selbst oder auf der Fähigkeit, verklebende Absonderungen zu erzeugen. Wir können die Sache demnach so ausdrücken:

Amöboides, insbesondere hochamöboides Protoplasma, sowie ciliogenes und flagellogenes Protoplasma neigen zur Secession; schwachamöboides, plastogenes und klebfähiges Protoplasma zur Adhäsion.

#### § 214.

Die Dotterfurchung, welche bei den Eiern der Multicellularen der erste Effekt der Befruchtung ist, verläuft bei den verschiedenen Thieren durchaus nicht in gleicher Weise, namentlich unterscheidet man zwischen Totalfurchung und partieller Furchung.

Bei ersterer theilt sich der ganze Eidotter in zwei Stücke, jedes wieder in zwei und so fort, was eine Vermehrung in geometrischer Progression ergibt.

Bei der Partialfurchung besteht entweder schon von Hause aus ein Gegensatz zwischen Furchungs- oder Bildungsdotter und nicht sich furchendem Nahrungsdotter (Vögel, Reptilien, Cephalopoden etc.), oder es bildet sich erst nach der Befruchtung ein solcher Gegensatz (z. B. bei den Insekteneiern).

Ein Mittelglied zwischen Totalfurchung und Partialfurchung ist die inegale Furchung, d. h. die Differenzirung des Eidotters in Stücke, die sich rasch theilen und solche, die sich träge theilen.

Daraus folgt, dass es sich um eine verschiedener Ausbildung fähige Eigenschaft des Dotters, um seine Furchungsfähigkeit handelt. Diese beruht, dem Augenscheine nach zu schliessen, auf dem quantitativen Verhalten von Keimprotoplasma und Dotterkörner: Je stärker das erstere mit Dotterkörnern belastet ist, desto geringer ist seine Furchungsfähigkeit, bis sie endlich gleich Null wird. Ob im letztern Falle das Keimprotoplasma völlig fehlt oder nur ein spärliches Netzwerk zwischen den Dotterkörnern bildet, kann dahin gestellt bleiben.

### § 215.

Die Differenz in der Furchungsfähigkeit ist ausserdem an gewisse räumliche Verhältnisse gebunden.

1) Die Furchungsfähigkeit ist am grössten in der Peripherie des Dotters, am geringsten im Centrum. Diese concentrische Differenzirung beweist, dass äussere Einwirkungen die Furchungsfähigkeit steigern, und wahrscheinlich rührt dies daher, dass die Reizeinwirkungen, die aus dem umspülenden Medium stammen, wie Einwirkung des Sauerstoffs, der molekularen Bewegungen (Licht und Wärme) etc., die Zerstörung der die Furchung hemmenden Dotterkörner befördern.

2) Die Furchungsfähigkeit zeigt ausser der concentrischen Differenz auch noch die bereits § 193 erwähnte geocentrische Differenz, d. h. sie hat an dem einen geocentrischen Pol ihr Maximum, am andern ihr Minimum. Diese Differenz ist entweder von Hause aus d. h. schon vor der Befruchtung vorhanden, oder sie wird erst nach der Befruchtung erworben, entweder in Folge einer Differenz im spezifischen Gewicht zwischen Keimprotoplasma und Dotterkörnern, oder weil die intensivere Einwirkung von Licht und Wärme, die am obern geocentrischen Pol bei allen frei sich

entwickelnden Eiern stattfindet, hier die hemmenden Dotterkörnner rascher zerstört. Der Umstand jedoch, dass es Fälle gibt, bei denen das Maximum der Furchungsfähigkeit nicht wie gewöhnlich am obern Pol, sondern am untern liegt (siehe § 193), spricht dafür, dass die Differenz im spezifischen Gewicht die Hauptursache sein mag.

### § 216.

Unter den Umständen, welche die Furchungsvorgänge begünstigten (Furchungsbedingungen), spielt die Temperatur wohl die wichtigste Rolle, insofern es ein Zuträglichkeitsmaximum für sie gibt. Das Licht spielt jedenfalls eher eine negative als eine positive Rolle, doch ist dieser Einfluss noch wenig studirt; man weiss nur, dass Eier, welche gewöhnlich im Dunkeln sich entwickeln (z. B. Salmonideneier), Belichtung nicht ertragen.

In stofflicher Beziehung ist für die Furchung einmal die Zufuhr von freiem Sauerstoff absolut unerlässlich; wenn man z. B. Eier mit einer für die Luft undurchgängigen Schicht (Firnis, Oel) überzieht, so sterben sie ab. Hand in Hand damit geht, dass auch die Möglichkeit zur Abgabe von Kohlensäure vorhanden ist, kurz, dass die Furchung davon abhängt, ob das Ei athmen kann.

Bezüglich des Wassers ist nur so viel bekannt, dass die frei sich entwickelnden Eier der Luftthiere eine beträchtliche Wasserabgabe erkennen lassen, Seidenraupeneier z. B. verlieren während der Furchung viel Wasser, auch für die Vogeleier ist Wasserverlust festgestellt. Die Furchung ist mithin an die Möglichkeit dieser Wasserabgabe geknüpft und wenn dieselbe nicht gegeben, so sterben die Eier ab.

Bei denjenigen Eiern, die in der freien Luft sich entwickeln, ist ein Wechsel fixer Stoffe offenbar nicht vorhanden, das Ei bestreitet den Aufwand für die Furchungsarbeit aus eigenem Vorrath und diesen Vorrath bilden wahrscheinlich die Dotterkörner, beziehungsweise der Nahrungsdotter. Auch die in freiem Wasser sich entwickelnden Eier scheinen alles aus eigenem zu bestreiten, indem ihr Volumen sich ebensowenig vermehrt wie bei den vorigen, aber sehr wahrscheinlich scheint mir, dass sie ausser der Kohlensäure noch fixe Stoffe abscheiden. Bei den Eiern, welche in Fruchthältern sich entwickeln, namentlich bei denen der Säugethiere, sehen wir dagegen sehr bald eine beträchtliche Volumszunahme, so dass hier offenbar sehr früh die Nothwendigkeit einer Zufuhr von fixen Nährstoffen vorliegt, während bei den frei sich entwickelnden Eiern ein solches Bedürfniss erst nach der Geburt sich geltend macht.

## § 217.

Die wesentlichen Vorgänge bei der Dotterfurchung verlaufen am durchsichtigsten bei der Totalfurchung, weshalb hier diese beschrieben werden soll und zwar an der Hand der Untersuchungen Bütschli's.

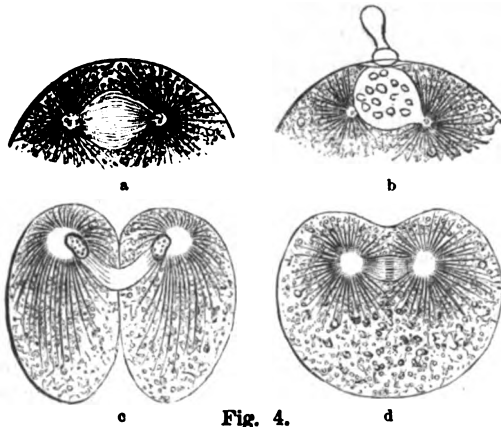


Fig. 4.

Totale Dotterfurchung bei *Limnaeus auricularis* nach Bütschli. b) Ausstossung des Eikerns nach der Befruchtung. a, c, d) Drei aufeinander folgende Stadien der ersten Furchung.

Kern sich verlängert hat und das Periprotoplasma bereits die Furchung beginnt, bei Figur c endlich hat sich an jedem Ende der Kernspindel am Centralhof der karyolytischen Figur ein neuer Kern gebildet und das Periprotoplasma ist durchfurcht, so dass zwei gleiche sogenannte Furchungskugeln, jede mit einem Kern, gebildet sind. Die alte in Fig. d noch vorhandene Kernspindel geht hierbei unter, so dass also nicht eigentlich von einer Theilung des Kerns gesprochen werden kann, wie man ein Zeit lang annahm.

Wenn die Furchung vollendet ist, verschwindet die karyolytische Figur, aber bald wiederholt sich in jeder Furchungskugel das Spiel aufs neue und sofort.

Wie die nebenstehende Figur (4a) zeigt, ist der erste Akt eine Polarisation des Furchungskerns, wobei seine Rindenschicht eine fasrige Differenzirung zeigt und sich an jedem Pol des Kerns durch strahlige Lagerung der Dotterkörner eine Figur bildet, welche ihr erster Entdecker (Strasburger) die karyolytische Figur nennt. Figur d zeigt ein weiteres Stadium, bei welchem die Spindelform des



## § 218.

Bei der Furchung ist also das erste die Bildung zweier Kerne an Stelle des einen, und erst darauf folgt die Theilung des Periprotoplasmas in der Weise, dass man sie das Produkt einer von jedem neuen Kern ausgehenden, als Kuglungsbestreben sich äussernden Anziehung nennen darf. Da wir früher sahen, dass auch die Contractionen des Protoplasmas als Kuglungsbestreben um einen Zuckungsmittelpunkt sich zu erkennen geben, so beruht vielleicht die Theilung des Periprotoplasmas auch auf einer Contraction, wobei die zwei Kerne die Contraktionsmittelpunkte sind.

Völlig dunkel ist dagegen die Ursache der Vorgänge am Kern. Wir können nur formal dieselben als einen 1) concentrisch differenzirenden und 2) polarisirenden Faktor denunzieren. Der erstere liegt in der Beziehung zwischen Kernsubstanz und Periprotoplasma, die als Contactwirkung bezeichnet werden kann, absolut dunkel ist dagegen der letztere, wir können nur sagen, hier liege eine Funktion des Centrums und nicht eine der Peripherie vor.

Mit der Furchung geht Hand in Hand eine chemische Veränderung, die sich in dem allmählichen Verschwinden der Dotterkörner, in der fortdauernden Absorption von Sauerstoff und der fortdauernden Aushauchung von  $\text{CO}_2$  mit Abgabe von Wasser äussert. Das Protoplasma wird aufgehellt und sobald das geschehen ist, sprechen wir nicht mehr von Furchungskugeln, sondern von Embryonalzellen.

Bei der partiellen und inegalen Dotterfurchung ist das charakteristische, dass der Erfolg eine Einkapslung des wenig oder gar nicht furchungsfähigen Theils durch den furchungsfähigeren ist.

Bei der Wiederholung der Furchungen ist es charakteristisch, dass die Schnittrichtungen der folgenden Furchungen die vorhergehenden immer winklig durchschneiden, theils so wie die Meridiane eines Globus sich schneiden, theils so wie die Meridiane durch die Parallelkreise geschnitten werden, so dass es für alle diese Richtungen eine centrale Axe gibt und diese Axe ist eine geocentrische.

## § 219.

Ist aus dem Dotter im Verlauf der Furchung durch Zerstörung der Dotterkörner embryonales Protoplasma geworden, so dauert das numerische Wachstum durch Theilung fort, jedoch in etwas modifizirter Weise.

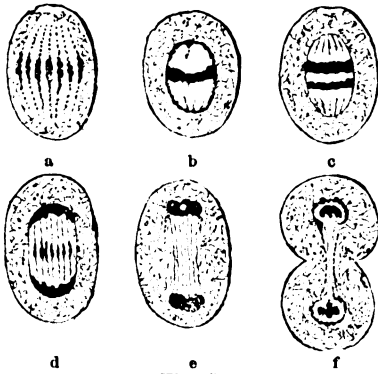


Fig. 5.

Theilungsstadien eines embryonalen rothen Blutkörperchens vom Hühnchen nach Bütschli.

1) Es sind bei diesen Sekundärtheilungen keine karyolitischen Figuren mehr wahrzunehmen.

2) Die Kernspindel wird, wie es scheint, nicht mehr als Ganzes bei Seite geschoben und der Vernichtung preisgegeben, sondern sie theilt sich nach vorgängigem sanduhrartigem Ausgezogenwerden, aber wahrscheinlich auch nur, um dann zu verschwinden, während die zwei neuen Kerne sich an den Polen der Kernspindel bilden (siehe nebenstehende Figur).

3) Bei den Sekundärtheilungen treten Specialisirungen auf; zu der, der Furchung im Allgemeinen sehr ähnlichen Zweitheilung, wie sie obenstehende Figur aufweist, treten weitere Vermehrungsformen:

a) Die Vermehrung durch Knospung: Sie besteht darin, dass der Kernvermehrung die Theilung des Periprotoplasmas nicht auf dem Fusse folgt. Oft erst, nachdem eine Mehrzahl von Kernen entstanden ist, bewegen die Kerne sich centrifugal, einen Theil des Periprotoplasmas vor sich herstülpend. Durch das Bestreben des letztern, sich um den Kern zu kugeln, beginnt der Verband zwischen dem kernhaltigen Auswuchs des Periprotoplasmas und dem Muttertheil des letztern sich zu verschmälern, um schliesslich ganz zu zerreißen.

b) Die unvollständige Theilung, bei welcher sich nur der Kern, und zwar oft mehrmals theilt, ohne dass das Periprotoplasma an dem Theilungsvorgang partizipirt; so entstehen die vielkernigen Zellen, die meist Riesenzellen sind.

c) Die Kernverzweigung, wobei sich zwar der Kern und zwar wiederholt und nach verschiedenen Richtungen polarisirt, aber ohne dass die Polarisation bis zur Trennung des Zusammenhangs fortschreiten würde. Das Endprodukt sind gleichfalls Riesenzellen mit lappig verzweigtem Kern (siehe Fig. 98 Bd. I pag. 219).

Diese Verschiedenheiten lassen sich so formuliren: Die Theilungsfähigkeit des Protoplasmas ist nicht nur insofern verschieden stark als der zeitliche Rhythmus derselben grosse Unterschiede aufweist, sondern auch insofern als die Theilungsfähigkeit auch formal verschieden weit greift. Ist sie gering, so reichen

die Wirkungen derselben nur zur Polarisierung, aber nicht zur Trennung des Zellcentrums, ist sie grösser, so wird letztere erreicht, aber im Periprotoplasma erlahmt die Theilungsfähigkeit. Erst bei höchster Entwicklung greift sie auch durch das Periprotoplasma hindurch und zwar bei der Knospung in verzögerter, bei der Zweitheilung in prompter Weise. Dies ist ein weiterer Beleg für die Annahme, dass die primären Ursachen der Theilung im Centrum und nicht in der Peripherie liegen.

## 15. Entwicklungsvorgänge im Protoplasma.

### c) Anpassung und Differenzierung.

#### § 220.

Bei der Anpassung sind zwei wesentlich verschiedene Vorgänge, die direkte (ontogenetische) und die indirekte (phylogenetische), Anpassung zu unterscheiden. Die erste vollzieht sich im Laufe jeder Ontogenese und besteht darin, dass das primäre (Keim-) Protoplasma successive Veränderungen durchmacht, in dem Masse und der Art, als sich hierbei die Existenzbedingungen successive ändern (Uebergang des Keimprotoplasmas in Muskel-, Nerven-, Drüsenprotoplasma). Sie zerfällt wieder in die elementare Anpassung, welcher alle Protoplaststücke, auch die freilebenden, unterworfen sind, und in die sociologische, welche nur dann eintritt, wenn viele Protoplaststücke zu einer organisierten Gesellschaft (Multicellulatenleib) sich vereinigen.

Die phylogenetische Anpassung vollzieht sich ganz allmählich im Laufe vieler Generationen und besteht in einer allmählich eintretenden Veränderung des reservierten Keimprotoplasmas, welche zur Folge hat, dass die Bahn der Ontogenese ein von dem früheren abweichendes Entwicklungsziel verfolgt. Dieses Ziel ist eine Anpassung an die Bedingungen, von denen die Existenz des gesammten Individuums abhängt. Hier betrachten wir nur die ontogenetische Anpassung, die phylogenetische wird im biologischen Theile gewürdigt werden.

Beiden Vorgängen gegenüber spielt die Vererbung die Rolle eines regulierenden und hemmenden Faktors in der Weise, dass sie die ontogenetische Anpassung in eine bestimmte Bahn einengt und so indirekt die phylogenetische Anpassung hemmt oder wenigstens ebenfalls in eine bestimmte enge Bahn einzwängt.

## § 221.

Die ontogenetische Anpassung basirt auf der Anpassungsfähigkeit des Protoplasmas d. h. der Fähigkeit, unter dem andauernden Einfluss veränderter Stoff- und Kraftwechselbedingungen, abgesehen von den rhythmischen Zustandsveränderungen, die in den früheren Abschnitten beschrieben wurden, neue adäquate Gleichgewichtslagen seines chemisch-physikalischen und morphologischen Aufbaues anzunehmen, ohne dabei seine Vitalität einzubüssen.

Die Anpassung ist mithin eine Umwandlung eines Zustands in einen anderen und kann in dieser Hinsicht auch als Metamorphose bezeichnet werden. Der Erfolg ist, dass die Vitalitätsäusserungen des Protoplasmas sich gleichfalls ändern und meist sind auch noch formale Veränderungen damit verbunden.

Die Anpassungsfähigkeit hat ihre physikalische und chemische Seite, die gesondert zu betrachten sind.

## § 222.

Am handgreiflichsten ist die grosse mechanische Anpassungsfähigkeit, die mit der als colloid bezeichneten Eigenschaft der das Protoplasma bildenden Albuminate gegeben ist. Während die Moleküle der krystalloiden Substanzen jede Störung ihrer Gleichgewichtslage mit Lösung ihres Zusammenhangs beantworten, ist es charakteristisch für die colloiden, dass sie die Störung des Gleichgewichts zuvor mit einer Lageveränderung d. h. mit Distanzierungen beantworten, allein ohne das Cohäsionsverhältniss, in dem sie stehen, ganz aufzugeben.

Damit ist eine ungemaine Anpassungsfähigkeit des Mischungs-zustandes in Bezug auf den Wassergehalt gegeben. Während bei den krystalloiden Verbindungen der feste Zustand an die Anwesenheit einer ganz bestimmten Menge von Wasser (Krystallisationswasser) geknüpft ist, ist das Protoplasma im Stande, die verschiedensten Mengen von Wasser festzuhalten, ohne aufzuhören, ein zusammenhängender Körper zu sein, und wenn die Aenderungen des Wassergehaltes nicht zu rasch erfolgen, auch ohne hiebei seine Erregbarkeit zu verlieren.

Dass durch diese Aenderungen des Wassergehaltes wesentliche Veränderungen in den Verhältnissen des Kraft- und Stoffwechsels und in dem morphogenetischen Verhalten eintreten, ist an mehreren Orten bereits hervorgehoben worden und es soll weiter unten noch weiteres hinzugefügt werden.

## § 223.

Eine weitere physikalische Grundlage der Anpassungsfähigkeit ist die schon früher erwähnte bedeutende Grösse der Eiweissmoleküle, also auch der Poren, die sie beim Zusammentreten zu einer Membran zwischen sich lassen. Dadurch ist das Protoplasma befähigt, einer grossen Menge niederatomiger Verbindungen den Eintritt in sein Molekulargewebe zu gestatten und, sofern sie adhäsive Beziehungen zu Bestandtheilen des Protoplasmas haben, sie dort festzuhalten; kurz, es ist die grosse Fähigkeit der Albuminate, durch Intussusception sich verschiedenartige andre chemische Verbindungen auf mechanischem Wege einzulagern (Farbstoffe, Fettkörner, verschiedenartige Salze und sonstige organische und unorganische Verbindungen), wodurch natürlich mannigfaltige morphologische und funktionelle Protoplasmodifikationen entstehen können.

Ferner ist die colloide teigigweiche Beschaffenheit des Protoplasmas die Ursache, dass sich Lageveränderungen, Verschiebungen seiner Massetheilchen sowie Formveränderungen im Ganzen sehr leicht ausführen lassen, was bei krystalloiden Verbindungen nicht möglich ist. Darauf beruht die grosse formale Plastizität des Protoplasmas und die Fähigkeit bestimmte Strukturen anzunehmen z. B. eine ungeordnete Struktur mit einer geordneten zu vertauschen wie das früher beschrieben worden ist.

## § 224.

Die chemische Seite der Anpassungsfähigkeit besteht, soweit wir jetzt einen Einblick haben, in einer ähnlichen Schmiegsamkeit, Duktilität und Intussusceptionsfähigkeit der das Eiweissmolekül aufbauenden Atomketten. Die äusserst complizirte Struktur des Moleküls gestattet Verschiebungen und Distanzierungen des Gewirres der Atomverkettungen, verbunden mit Einlagerungen und Anlagerungen der mannigfaltigsten und verschiedensten Atomgruppen, ohne dass dabei die zwischen den Atomen bestehenden Cohäsions- und Adhäsionsbeziehungen gestört und die Atome aus ihrer Verbindung gelöst werden und ohne dass das Molekül seine allgemeine Fähigkeit, den Bestandtheil einer belebten Membran zu bilden, verliert.

Hiebei handelt es sich nun darum, dass wirkliche neue chemische Verbindungen entstehen, die theils isomer, theils homolog sich zu einander verhalten. Bekannt ist in dieser Beziehung über die Befähigung des Eiweissmoleküls folgendes:

- 1) Dasselbe kann durch Abscheidung gewisser, uns freilich noch

nicht bekannter Atomketten die seiner Zeit beschriebenen albuminoiden Substanzen liefern.

2) Es kann ohne seinen Charakter als Albuminat zu verändern, bald saure, bald alkalisch reagirende Atomgruppen sich anfügen (Säurealbuminate, Alkalialbuminate).

3) Es ist befähigt, durch Aufnahme von complizirteren Atomketten neue chemische Verbindungen zu bilden, welchen die allgemeine Eigenschaft der Albuminate, einen integrierenden Bestandtheil lebendigen Protoplasmas zu bilden, zukommt. Dahin gehört das Nucleïn (Albuminat + Lecithin), das Hämoglobin (Albuminat + Hämatin) und offenbar liegt bei diesen Synthesen die Möglichkeit zahlreicher Isomerien vor.

Fassen wir kurz zusammen: Das Molekül der Albuminate besitzt sogenannte Anpassungspunkte, an denen äusserst leicht bei Veränderungen der Existenzbedingungen andere Atomketten ein- und austreten und sich ersetzen oder verschieden gruppieren können. Diesen Anpassungspunkten stehen die sogenannten Vererbungspunkte gegenüber, an denen Atomketten hängen, die fester gebunden sind, und, wie wir später sehen werden, nicht ausgewechselt werden können, ohne dass die Spezifität des Albuminats verloren geht, denn diese Atomketten sind spezifischer Natur; hierher gehören insbesondere die schmeckenden und riechenden Stoffe.

Ferner handelt es sich aber auch offenbar um sogenannte Imprägnirungen, d. h. dass in die Struktur des Moleküls Atomgruppen eintreten können, ohne dass sie andere Atomgruppen substituieren und diese zum Austritt zwingen, also ohne dass eigentlich eine neue chemische Verbindung entsteht: die Atomgruppen werden mehr mechanisch als chemisch festgehalten. Die Zahl dieser Stoffe, die man dieser Eigenschaft wegen differente Stoffe nennt (§ 000), ist ganz ausserordentlich gross, und umfasst sowohl einfache bekannte chemische Stoffe, als das Heer der meist in ihrer Zusammensetzung unbekanntem organischen Geschmack- und Geruchstoffe.

## § 225.

Die Anpassungsfähigkeit ist zwar eine allgemeine Eigenschaft eines jeden Protoplasmas, allein dieselbe ist nicht überall und zu allen Zeiten gleich gross.

1) Sie unterliegt einer zeitlichen Veränderung, indem sie beim verjüngten primären Protoplasma am entwickeltesten ist und im Verlauf der Ontogenese allmählich abnimmt, beziehungsweise in immer engere Bahnen eingeschlossen wird. Das primäre

Keimprotoplasma eines Multicellulaten kann sich z. B. in Muskel-, Nerven-, Drüsenprotoplasma etc. umwandeln, allein ist es einmal z. B. durch Anpassung Muskelprotoplasma geworden, so ist ihm nach allem die Möglichkeit Nervenprotoplasma etc. zu werden, benommen: es bleibt ihm bloß der Weg rückwärts zu fettiger Degeneration, oder vorwärts vom wenig geübten zum geübteren Zustande übrig.

2) Es gibt gradweise Verschiedenheiten bei der Anpassungsfähigkeit, insofern als der Betrag der Abänderung, welche die Anpassung erzeugt, nicht bei allen Thieren gleich gross ist. Die Abstufungen sind zwar in dieser Richtung sehr zahlreich und fein nüancirt, aber wir können doch folgende drei Hauptstufen unterscheiden:

Die primäre d. h. niederste, wohl allen Protoplasmen zukommende Anpassungsfähigkeit ist die Gewöhnungsfähigkeit. Ihre chemische Seite besteht darin, einem im Sinne von § 51 differenten Medium gegenüber einen Zustand zu gewinnen, in welchem die Differenz ganz verschwindet oder beträchtlich geringer wird, die physikalische darin, mit einem kinetischen Reize sich so ins Gleichgewicht zu setzen, dass derselbe entweder ganz aufhört als Reiz zu wirken oder einen grösseren Schwellenwerth haben muss, um Erregung auszulösen. Eine andre Seite der primären Anpassungsfähigkeit ist die Übungsfähigkeit, d. h. die Befähigung, die Hindernisse, welche sich den Erregungsvorgängen entgegenstellen, zu vermindern.

Die sekundäre d. h. höhere Anpassungsfähigkeit ist die Ordnungsfähigkeit, d. h. die Eigenschaft, eine geordnete Struktur anzunehmen. Da nicht alles Protoplasma hierzu befähigt ist, so unterscheiden wir ordinatives und inordinatives Protoplasma. Die Ordnungsfähigkeit ist eine bedeutende Steigerung der Übungsfähigkeit, indem jetzt die Möglichkeit vorliegt, das Mass der Hemmung nicht bloß durch Verkleinerung der Widerstände, sondern auch durch zweckmässige Ordnung derselben zu vermindern.

Als tertiäre Anpassungsfähigkeit ist diejenige zu bezeichnen, auf welcher die in § 114 beschriebenen Stimmungsvorgänge beruhen (Stimmungsfähigkeit). Sie ist eine Consequenz und Steigerung der Ordnungsfähigkeit.

### § 226.

Ob die Anpassungsfähigkeit eine primäre, sekundäre oder tertiäre ist, hängt natürlich wieder von Eigenthümlichkeiten der chemisch physikalischen Struktur ab.

So z. B. ist der spezifische Quellungsgrad, der eine Consequenz

des spezifischen Gehaltes an Salzen und andern chemischen Stoffen ist, gewiss von entscheidendem Einfluss darauf, ob das Protoplasma ordinativ oder inordinativ ist, und zwar deshalb:

1) Je weicher das Protoplasma, je verschieblicher also seine Theile, um so schwieriger wird eine bleibende Ordnung zu erzielen sein, indem sie zu leicht wieder gestört wird.

2) Die Ordnung ist, wie wir früher sahen, ein Produkt der Erregungsleitung. Da vermehrter Wassergehalt zwar die Erregbarkeit erhöht, aber die Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang vermindert, so wird sich bei stärkerem Quellungsgrad weit schwieriger eine bleibende Ordnung erzielen lassen: das Protoplasma hat eine zu grosse mechanische Labilität.

Ob das Protoplasma blos ordnungsfähig oder zugleich auch stimmungsfähig ist, hängt von seiner Fähigkeit ab, Protagon zu bilden.

Das sind jedoch nur einige Andeutungen; im allgemeinen sind diese Verhältnisse noch äusserst unvollständig bekannt.

## § 227.

Die allgemeinen Anpassungsursachen sind alle Einwirkungen der Aussenwelt, welche das chemische und physikalische Gleichgewicht des Protoplasmas andauernd beeinflussen. Also zunächst die Qualität des umspülenden Mediums, sofern dieses seinen Stoffwechsel qualitativ und quantitativ beeinflusst: Jede nicht zu plötzlich erfolgende und einen gewissen Werth nicht überschreitende andauernde Aenderung in der chemischen Zusammensetzung und dem Bewegungszustand des Mediums, beantwortet das Protoplasma, sofern es überhaupt oder noch anpassungsfähig ist, mit einer mehr oder weniger grossen Aenderung seines chemisch physikalischen Baues: Es bildet sich ein neuer, der Beschaffenheit des Mediums adäquater Gleichgewichtszustand aus (chemische Gewöhnung).

Dasselbe gilt von dem Kraftwechsel: Sobald sich die Kraftwechselverhältnisse qualitativ oder quantitativ ändern und diese Aenderung allmählig und innerhalb gewisser Grenzen vor sich geht und länger andauert, so sucht das Protoplasma, vermöge der ihm eigenen Schmiegsamkeit seines chemisch-physikalischen Baues, durch adäquate Aenderung desselben einen neuen Gleichgewichtszustand zu erreichen (physikalische Gewöhnung).

Ueber die speziellen Anpassungsursachen ist folgendes zu bemerken:

1) Die Uebung, bei welcher der Widerstand gegen die



Erregungsvorgänge sich mindert, wird durch fortgesetzte, in passender Weise rhythmisch unterbrochene Hervorrufung der Erregungsvorgänge erzeugt, wie dies bereits § 113 geschildert wurde.

2) Die Ordnung des Protoplasmas im Sinne von § 113 wird nur dann eintreten, wenn das Protoplasma stets in einer einzigen und zwar stets gleichen Richtung von dem Erregungsvorgang durchzogen wird, dagegen wird eine Ordnung unmöglich sein, selbst wenn die Fähigkeit hierzu vorliegt, sobald die Reizungen von verschiedenen oder von allen Seiten zugleich erfolgen.

3) Die Stimmung im Sinne von § 114 wird nur dann eintreten, wenn eine andauernde, sich gleichbleibende Erregung von spezifischem Rhythmus mit Ausschluss jeder andern Erregung stattfindet, so wie dies bei den Nerven der höheren Sinneswerkzeuge notorisch der Fall ist.

### § 228.

Die Konsequenz der Anpassung ist eine Veränderung in der Art und Weise, wie sich die rhythmischen Funktionen des Protoplasmas abwickeln. Die Stoffwechselfunktionen ändern sich nach Grad und Qualität und dasselbe gilt für die Kraftwechselforgänge. Am einschneidendsten sind für die letzteren folgende:

Die Verminderung des Quellungsgrades verändert die Verhältnisse der Erregbarkeit und Erregungsleitung in entgegengesetztem Sinne und begünstigt die Kontraktilität, worüber schon früher das Nähere angegeben ist.

Die chemische wie die physikalische Gewöhnung haben ein anderes Verhalten gegen die Lebensreize zur Folge: Die Erregbarkeit gegenüber den Reizen, welche die Gewöhnung bewirkt haben, nimmt ab, den andern Reizen gegenüber kann sie dabei gleich bleiben oder auch abnehmen oder erhöht werden, kurz es ändern sich nur die Spezifitäten der Erregbarkeit. Hierher gehören beispielsweise die Umstimmungen des Protoplasmas, welche durch fortgesetzte Darreichung von Arzneimitteln hervorgebracht werden. Im allgemeinen können wir diese Aenderungen als solche des *Instinkts* bezeichnen.

Die Uebung hat, wie mehrfach geschildert, eine Erhöhung der Erregbarkeit, eine Zunahme der Leitungsfähigkeit für die Erregungsvorgänge, und eine grössere Leistungsfähigkeit in Bezug auf den Erregungseffekt zur Folge.

Die mit der Ordnung und Stimmung gegebenen Strukturänderungen geben den Kraftwechselforgängen den Charakter der Spezifität, und erhöhen, wie die Uebung, die quantitative Leistungsfähigkeit.

Spezifisch physiologische Qualitäten werden durch das Auftreten der Albuminatsynthesen (Nuclein und Haemoglobin) und Lecithinverbindungen erzeugt. Im Nerv ist die Leitungsfähigkeit auf Kosten der Contraktivität erhöht, im Haemoglobinprotoplasma sind die Adhäsionsverhältnisse für den Sauerstoff geändert, die Erregbarkeit beträchtlich vermindert, die Quellungsfähigkeit erhöht.

Das Auftreten der albuminoiden Stoffe im Protoplasma oder um dasselbe herum wirkt herabsetzend auf die Erregbarkeit, und die Erregungsleitung wirkt auf letztere bald hemmend, bald isolirend.

Ganz auffallend werden auch die morphogenetischen Eigenschaften durch die Anpassungsvorgänge beeinflusst (Aenderung der Adhäsivität, der Festigkeit, Plastizität etc).

### § 229.

Eine weitere Consequenz der Anpassungsfähigkeit ist die Differenzirung, d. h. die Thatsache, dass ein und dasselbe Protoplasma unter differenten Existenzbedingungen eine differente Beschaffenheit annimmt. Hierbei haben wir es mit zweierlei Modalitäten zu thun.

Die elementare Differenzirung ist die, welche sich an einem und demselben Protoplasmastück vollzieht, wenn nicht alle seine Theile in gleiche Beziehungen zu den umgebenden Medien treten, mithin partielle Anpassungen stattfinden. Diese Differenzirung schafft theils Gegensätze zwischen Peripherie und Centrum (elementare concentrische Differenzirung), theils polare Gegensätze zwischen verschiedenen Punkten der Oberfläche (elementare polare Differenzirung).

Eine weitere Differenzirung knüpft an die Theilungsvorgänge an. Wenn ein Protoplasmastück sich in zwei Stücke theilt, so sind die beiden Stücke gleich (die Ausnahmen bei der Dotterfurchung kommen hier nicht in Betracht). Gelangen nun die beiden Theilstücke unter differente Existenzbedingungen, so bildet sich eine Verschiedenheit zwischen ihnen aus, indem sich jedes seiner eigenen Existenzbedingungen anpasst.

Bei den Unicellulaten, bei denen die beiden Theilprodukte sich räumlich entfernen, kommt es zu keiner Differenzirung, weil die Existenzbedingungen für beide Theile gleich bleiben, dagegen ist es bei dem adhäsiven Protoplasma der Multicellulaten meist unmöglich, dass für alle die zu einer Zellgesellschaft zusammentretenden Protoplasmastücke die Existenzbedingungen gleich bleiben. So sehen wir denn Differenzirungen eintreten in Folge von Anpassungen an differente Existenzbedingungen, die mehr oder weniger das ganze

Protoplasmastück betreffen, also totale Anpassungen sind (im Gegensatz zu den mehr partiellen bei der elementaren Differenzirung). Diese Differenzirungsart ist die sociologische Differenzirung. Wir betrachten hier nur die elementare, die sociologische findet in einem späteren Abschnitt ihre Schilderung.

### § 230.

Die Beobachtung lehrt uns, dass die Differenzen, welche unter den im vorigen Paragraphen geschilderten Umständen eintreten, nicht bei allen Protoplasmen gleich gross ausfallen. Wir haben es also mit einer Eigenschaft, der Differenzivität, zu thun, welche ganz erhebliche Unterschiede aufweist. Das Protoplasma der Protisten z. B. müssen wir geradezu indifferentiv nennen, da es weder zeitlich noch räumlich sich in irgend erheblichem Grade ändert. Diesem indifferentiven Protoplasma steht das differenzive der übrigen Thiere gegenüber, aber in der Weise, dass die Differenzirungsfähigkeit eine gradweise Steigerung von den niedrigsten Organismen bis zu den höchsten hinauf erfährt.

Dieser Unterschied in der Differenzirungsfähigkeit tritt uns sowohl bei der elementaren, wie bei der sociologischen Differenzirung entgegen. Der Gegensatz in der Differenzirungshöhe zwischen einem Rhizopoden und einer Vorticelline ist fast ebenso gross, wie der zwischen den niedersten, nur aus zweierlei Zellformen aufgebauten Multicellulaten und den höchsten, bei welchen aus dem einheitlichen Keimprotoplasma sich während der Ontogenese eine ganze Menge der verschiedenartigsten Gewebstücke differenziren.

Die grösseren Unterschiede in der Differenzirungsfähigkeit tragen im allgemeinen einen typischen Charakter, so dass wir das Thierreich in einige wenige Gruppen von typischer verschiedener Differenzirungsfähigkeit zerlegen können. Daneben gibt es noch feinere spezifische Unterschiede, deren Schilderung ins Gebiet der speciellen Zoologie gehört.

### § 231.

Der Grad der Differenzirungsfähigkeit wird wohl im allgemeinen von zwei Eigenschaften des Protoplasmas abhängen:

1) Von dem Grade seiner Empfindlichkeit gegen die Anpassungsursachen bez. gegen die stofflichen und kinetischen Einwirkungen der umgebenden Medien (Lebensreize). Je grösser die Empfindlichkeit ist, um so leichter werden schon die geringfügigsten Aenderungen in den Existenzbedingungen Anpassungsvorgänge herbeiführen.

2) Von der Leitungsfähigkeit des Protoplasmas für die Einwirkung der äusseren Existenzbedingungen und zwar so: Je leistungsfähiger das Protoplasma ist, um so geringer wird seine Differenzivität sein. Das beste Beispiel zum Verständniss bildet die concentrische Differenzirung. Ist die Leitungsfähigkeit für die Einwirkung der Existenzbedingungen so gross, dass diese ungeschwächt bis in das Centrum des Protoplaststückes sich geltend machen können, so stehen gewissermassen alle Theile des Stückes unter gleichem Einfluss und werden somit einen gleichartigen Charakter behalten. Ist dagegen die Leitungsfähigkeit gering, d. h. wird die Einwirkung der Existenzbedingungen auf ihrem Weg durch das Protoplasma rasch und stark abgeschwächt, so bestehen für die Peripherie andere Existenzbedingungen als für das Centrum und indem sich das erstere dieser, das letztere jener Existenzbedingung anpasst, muss eine Differenzirung in Rinde- und Kernprotoplasma eintreten.

Bei dieser Leitungsfähigkeit handelt es sich nicht blos um die Leitung der freien Bewegungen (Licht, Wärme, Elektrizität, mechanische Bewegung), sondern auch um die stoffliche Leitungsfähigkeit, d. h. die Quellbarkeit und die Durchgängigkeit für Gase und gelöste fixe Stoffe wie für feste körperliche Gebilde.

### § 232.

Eine der wichtigsten physikalischen Ursachen, die den Unterschied in der Höhe der Differenzivität bedingen, ist wohl der Wassergehalt bezw. der Quellungsgrad des Protoplasmas; denn so werden wir die Thatsache zu deuten haben, dass die schwächer differenziven Thierarten durchgängig ein wasserhaltigeres weiches Protoplasma haben als die hochdifferenziven. Leider besitzen wir noch keine vergleichenden Bestimmungen des Wassergehaltes der Eier verschiedener Thiere, sondern nur solche von den fertigen Thieren in toto, aus denen freilich mit absoluter Sicherheit auf den Wassergehalt des Keimprotoplasmas nicht geschlossen werden kann. Den Analysen entnehme ich die Skala: Qualle 99,8% Wasser, Auster 84,5, Wegschnecke 87,0, Frosch 80,0, Maus 70,8, Mensch 58,5.

Die Art, wie der Wassergehalt die Differenzivität beeinflusst, lässt sich wenigstens theilweise übersehen.

1) Mit dem Wassergehalt nimmt die Leitungsfähigkeit für den chemischen Einfluss der umgebenden Medien zu, d. h. das Protoplasma ist durchlässiger für wässrige Flüssigkeiten und damit werden die Stoffwechselbedingungen sich nicht so leicht differenziren können.

2) Mit Zunahme des Wassergehaltes nimmt, wie wir § 226 sahen, die Ordnungsfähigkeit des Protoplasmas ab, so dass die daraus sich ergebenden Differenzen sich gar nicht oder nur unvollkommen entwickeln können.

3) Gewisse chemische Modifikationen des Protoplasmas, sowohl albuminoide (Keratinbildung) als synthetische (Nuclein- und Hämoglobinbildung), sind in ihrem Auftreten von einem geringern Wassergehalte abhängig.

4) Die wasserhaltigeren Protoplasmen sind wegen ihrer Festigkeit viel weniger geeignet, höhere sociologische Complicationen hervorzurufen, so dass eine grössere Mannigfaltigkeit in den sociologischen Existenzbedingungen sich bei ihnen nicht entwickelt.

In welcher Weise die andern spezifischen Mischungsverhältnisse der Protoplasmen die Differenzivität beeinflussen, ist noch ganz dunkel. Man kann nur nach der einen Seite hin sagen, dass sie indirekt wirken, weil von ihnen der spezifische Wassergehalt abhängt; über die direkte Wirkung sind kaum Vermuthungen möglich.

Es sollen nun in Folgendem die wichtigsten elementaren Differenzirungen genauer besprochen werden.

### § 233.

Unter den elementaren d. h. an einem einzigen Protoplasmastück sich vollziehenden Differenzirungen ist die concentrische die erste und allgemeinste; sie fehlt nur den niedersten Organismen, deren Protoplasma so wasserhaltig ist, dass sich keine Differenzen zwischen Peripherie und Centrum ausbilden können.

Die wichtigsten Formen dieser Differenzirung sind die nucleogene, die membranogene und die corticogene.

Die erstere besteht darin, dass sich ein Protoplasmastück in einen Kern (Nucleus) und einen Protoplasma mantel (Periprotoplasma) sondert; die zweite darin, dass das Periprotoplasma sich mit einer leblosen d. h. nicht erregbaren Hülle umgiebt, die dritte darin, dass die oberflächliche Lage des Protoplasmas, ohne ihre Vitalität d. h. ihre Erregbarkeit zu verlieren, andere Qualitäten annimmt, als die zunächst darunter liegende.

Diese Differenzirungsformen können theils jede für sich allein vorkommen, theils sich combiniren. Im letzteren Fall ist in der Regel die nucleogene Differenzirung die primäre, die membranogene und corticogene die sekundäre. Die zwei letzteren Formen stehen in der Regel im Verhältniss der Ausschliessung.

## § 234.

Bei der nucleogenen Differenzirung ist das Wesentliche das Auftreten einer neuen chemischen Verbindung im Centrum, die einen formell wohl abgegrenzten Körper bildet. Die Substanz wird Nuclein genannt und ist das Produkt einer Synthese von Eiweiss und Lecithin. Der Kern baut sich, nach den Untersuchungen an den Eiterzellen des Menschen, bei denen sich das Periprotoplasma durch lange fortgesetztes Waschen mit sehr verdünnter Salzsäure entfernen lässt, aus einer unlöslichen und einer löslichen Nucleinmodifikation, freiem Lecithin, freiem Albuminat, Spuren von Fett und Salzen auf (Hofmann). Dass der Kern selbst wieder einer concentrischen Differenzirung in Kern, Kernkörperchen und Kernmembran anheim fallen kann, ist schon im morphologischen Theil erwähnt, chemisch ist über diese Differenzirung nichts bekannt.

Dass der Kern keine leblose Absonderung, sondern lebendiges d. h. erregungsfähiges Protoplasma (Nucleinprotoplasma) ist, geht aus dessen mehrfach beobachteter Contraktilität hervor und auch die oben angegebenen chemische Zusammensetzung spricht dafür. Im Gegensatz hierzu müssen wir das Periprotoplasma der Zellen und das indifferenzierte Protoplasma als Albuminatprotoplasma bezeichnen.

## § 235.

Bei der Kernbildung hat man zweierlei Formen, die neogene (Kernneubildung) und die conservative (Kernreservirung) zu unterscheiden. Letztere begleitet die § 217 u. ff. geschilderten Theilungen, erstere scheint nur dem ganz frisch verjüngten Protoplasma zuzukommen, aber auch hier, wie aus den Beobachtungen Bütschli's (§ 217) hervorgeht, nicht so allgemein zu sein, wie man eine Zeitlang annahm, so dass wir also, wie beim Keimprotoplasma, von einer Continuität des Kernprotoplasmas sprechen können.

Die Ursache der Kernbildung bzw. Kernreservirung ist natürlich einerseits das Produkt einer Eigenschaft des Protoplasmas (nucleogene Differenzivität), andererseits das der Einwirkung von äusseren Einflüssen. Wir können darüber etwa folgendes sagen:

Jedes Protoplasma enthält ausser den Albuminaten noch Lecithin, zwischen denen eine Synthese zu Nuclein möglich ist,

aber nur wenn die Bedingungen zur Synthese gegeben sind. Aus der primär centralen Lage des Kerns muss geschlossen werden, dass diese Bedingungen eine Frage des Raumes sind d. h. dass sie im Centrum bestehen, in der Peripherie fehlen. Dies diktiert uns folgende Anschauung: In der Peripherie ist es die stärkere Einwirkung der Lebensreize, welche die Nucleinbildung hindert; letzter tritt nur im Centrum ein: vorausgesetzt, dass das Periprotoplasma im Stände d. h. dicht genug ist, das Centrum vor der, nichtsynthetischen, sondern zersetzenden Einwirkung der Lebensreize zu schützen.

Damit stimmt die § 197 besprochene Thatsache, dass die Beschützung und Einkapslung, welche die Eibildungszellen geniessen, gleichfalls eine vermehrte, sogar auf das Periprotoplasma ausgedehnte neogene Nucleinbildung zur Folge hat; ebenso die § 193 besprochene Thatsache, dass die erste Einwirkung der Lebensreize auf die Eizellen eine Zerstörung der aus Nuclein bestehenden Dotterkörner in der Peripherie ist.

### § 236.

Das Resultat der Kernbildung ist nicht nur rein morphologisch, sondern auch eine Modifikation der physiologischen Fähigkeiten des Protoplasmas.

In § 124 ist darauf hingewiesen worden, dass der Kern einen hemmenden Einfluss auf die Pseudopodienbildung des amöboiden Protoplasmas ausübe, dass er also der Sitz einer centripetalen Anziehung des Periprotoplasmas, kurz ein Anziehungsmittelpunkt sei.

Dies ergibt sich aus der Rolle, die der Kern bei den Theilungen spielt (§ 219).

Ferner haben wir früher gesehen, dass der Kern, im Gegensatz zu dem in der Regel alkalisch reagirenden Periprotoplasma, in der Regel sauer reagire. Daraus ergibt sich in Consequenz der Ranke'schen Theorie (§ 133), dass Kern und Periprotoplasma im Verhältniss der elektromotorischen Spannung stehen, woraus weiter folgt, dass der Kern die Rolle eines Erregungsmittelpunktes und bei den kontraktile Zellen die eines Zuckungsmittelpunktes spielt. Dies ist aber nicht so zu verstehen, als ob der Kern der einzige Erregungs- bzw. Zuckungsmittelpunkt wäre — solche sind auch in zahlreicher Menge im Periprotoplasma und Kernprotoplasma vorhanden — allein der Kern ist offenbar ein Haupterregungsmittelpunkt, dem gegenüber die im Periprotoplasma zerstreuten Neben-erregungsmittelpunkte sind.

Daraus ergibt sich eine physiologische Centrirung des Protoplasmas, die sich als Hemmung der beim indifferenten Protoplasma so stark zu Tage tretenden centrifugalen Strebungen des Protoplasmas sowie als eine Verstärkung der Erregbarkeit äussert, die Jedem frappant entgegentritt, der die Erregbarkeit der einen Kern führenden Unicellulaten mit der kernlosen Protisten vergleicht.

### § 237.

Die corticogene Differenzirung hat, soweit bekannt, die nucleogene zur Voraussetzung und besteht darin, dass sich das Periprotoplasma in eine Rindenschicht und eine Binnenschicht sondert. Die Differenzen sind bald äusserst gering (grössere Festigkeit der Rindenschicht), bald sind sie auffälliger, wie z. B. der bei Unicellulaten und Multicellulaten (Muskel mancher wirbellosen Thiere) vorkommende Fall, dass das Rindenprotoplasma die Beschaffenheit eines geordneten Muskelprotoplasmas annimmt, während das Binnenprotoplasma im ungeordneten Zustande verharrt. In chemischer Beziehung handelt es sich bei dieser Differenzirung wohl um die Bildung des für das Muskelprotoplasma charakteristischen Myosins.

### § 238.

Ist die Kernbildung das Resultat einer Albuminat-Synthese, so ist die Membranbildung das einer Zersetzung und zwar beim thierischen Protoplasma in den meisten Fällen einer Albuminatzersetzung. Die hierbei auftretenden Membranbildner sind colloide Stoffe von niedrigerem Atomgewicht als die Albuminate. Wenn solche in löslicher Modification im Protoplasma entstehen, so können sie sich ihres kleineren Moleküls wegen nicht halten, sondern werden entweder durch Diffusion abgeführt oder, was das wahrscheinlichere ist, durch einen von der Contractilität des Protoplasmas ausgehenden Filtrationsdruck mechanisch ausgepresst.

Eine Membranbildung erfolgt übrigens nur dann, wenn entweder das umgebende Medium kein Lösungsmittel für den betreffenden Stoff ist oder wenn er ihn aus der Lösung auszufallen vermag. Die chemischen Stoffe, die beim Thier als Membranbildner auftreten, sind Elastin, Collagen, Chondrigen, Chitin und verwandte Stoffe.

Dass diese Colloidmembranen sich durch Aufnahme von Erden inkrustiren können, ist schon früher hervorgehoben worden.



## § 239.

Die Membranbildungsfähigkeit ist eine sehr allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas, weil mehrere Zersetzungsprodukte der Albuminate colloider und gerinnungsfähiger Natur sind, allein sie ist beim thierischen Protoplasma entschieden geringer als beim Pflanzenprotoplasma; letzterem kommt sie sehr allgemein zu, während sie bei ersterem total oder relativ nach Zeit und Umständen fehlen kann. Ferner besteht ein qualitativer Unterschied: Die Membranen der Pflanzen bestehen aus der stickstofflosen Cellulose, die das Produkt einer synthetischen Assimilations-thätigkeit ist. Die thierischen Zellmembranen bestehen aus stickstoffhaltigen, einer Albuminatzersetzung entspringenden Substanzen, die aber nicht immer den gleichen chemischen Charakter tragen.

Man kann deshalb mehrerlei spezifisch verschiedene membranogene Fähigkeiten unterscheiden:

1) Albuminoidogenes Protoplasma, das Membranen aus Albuminoiden (Collagen, Elastin und (?) Modifikationen dieser Stoffe) bildet.

2) Chitinogenes Protoplasma, bei dem die Membranen aus Chitin und verwandten Stoffen bestehen. Bei dieser Sorte ist die Membranbildungsfähigkeit entschieden geringer entwickelt als bei ersterem.

3) Crustogenes Protoplasma, das Membranen liefert, die sich mit Erdsalzen (kohlenensaurem oder phosphorsaurem Kalk) oder Kieselerde inkrustiren.

Im Gegensatz zu dem membranogenen Protoplasma steht das lymphogene, das nur flüssig bleibende colloide Absonderungen zu liefern vermag.

## § 240.

Die Ursachen der Membranbildung sind die Einwirkungen der umgebenden Medien.

1) Von deren Einwirkung auf das Protoplasmasekret hängt es ab, ob es aus der gelösten Modifikation in die unlösliche übergeht.

2) Die von dem umgebenden Medium ausgehenden Lebensreize sind die Ursache der chemischen Zersetzung, aus welcher der membranbildende Stoff hervorgeht.

Dies äussert sich darin, dass die Membranbildung nicht bei

jedem dazu befähigten Protoplasma jederzeit stattfindet, sondern erst unter bestimmten äusseren Umständen; so kann die Einkapslung der Infusorien durch Membranstoff durch Veränderung der Beschaffenheit des Mediums gehemmt und beschleunigt werden. Genauer sind jedoch diese Bedingungen nicht studirt, so wenig als die letzten Bedingungen der spezifischen Membranbildungsfähigkeit.

### § 241.

Die Folgen der Membranbildung für das Protoplasma beziehen sich theils auf den Stoffwechsel, theils auf den Krätewechsel.

Der Stoffwechsel muss insofern eine Beeinträchtigung erfahren, als die Poren einer Albuminoidmembran enger sind als die einer Eiweissmembran. Diess muss nach zwei Seiten wirken:

1) Exosmotisch insofern, als der Austritt der löslichen Eiweissmodifikationen aus dem Protoplasma in noch höherem Masse erschwert ist als vorher und dass auch Albuminoide nicht mehr diffundiren können. Treten solche auf, so müssen sie sich zwischen Membran und Protoplasma lagern, wo sie dann in der Regel zu einer neuen Membranlage werden.

2) Endosmotisch insofern, als nicht nur die Albuminat- und Albuminoidlösungen, sondern höchstwahrscheinlich auch das emulsive Fett vom Eintritt ausgeschlossen sind.

Weiter ist durch die Membran die § 66 geschilderte Aufnahme grösserer Fremdkörper in das Protoplasma ausgeschlossen, sofern nicht grössere Strukturporen vorhanden sind, wie dies bei den Eihüllen (Micropyle) und bei den Kalkmembranen der Rhizopoden der Fall ist.

### § 242.

Der Kraftwechsel wird durch die Anwesenheit einer Membran ebenfalls entschieden beeinflusst. Was die quantitative Seite betrifft, so muss zunächst die Membran hemmend auf die Lebensreize wirken, also zu einem Schutz des Protoplasmas werden. Diese Beschützung demonstirt uns ganz besonders das in so hohem Grade membranogen differenzive Pflanzenprotoplasma. Unter dem Schutz dieser Membran bewahrt das Pflanzenprotoplasma seine embryonide Beschaffenheit in so hohem Grade, dass die Pflanzen in ihrer Fortexistenz von den bei den Thieren unerlässlichen Verjüngungsvorgängen sich ganz emanzipiren können (Fortpflanzung durch Ableger etc.), und dass die bei den höheren Thieren bei der

Ontogenese sofort auftretende Reservierung von Keimzellen selbst bei den höchsten Pflanzen erst am Schluss der Ontogenese einzutreten braucht. Auch die Knorpelzellen der Wirbelthiere sind ein Beweis für die beschützende Wirkung der Einkapslung durch Zellmembranen, denn dieselben behalten ein durchaus embryonides Protoplasma.

Am greifbarsten ist die Beeinflussung der Contraktilitätserscheinungen durch die Membran. Sobald diese eine starre unnachgiebige Kapsel bildet, wie bei den Pflanzenzellen und Knorpelzellen, so sind die Verschiebungen der Protoplasmatheile nicht mehr im Stande, Formveränderungen des gesammten Gebildes zu Wege zu bringen, sondern nur das, was die Botaniker die Rotation des Zellsaftes genannt haben.

Ist die Membran nachgiebig und elastisch, so hemmt sie nur die Pseudopodienbildung, schmiegt sich aber den von den Protoplasmaverschiebungen ausgehenden Formveränderungen des ganzen Stückes an und stellt nur einen diese regulirenden Faktor vor, indem sie durch die ihr innewohnenden elastischen Kräfte ihre durch Protoplasmaverschiebungen gestörte Gleichgewichtslage wieder einzunehmen strebt.

Ferner kommt die Membran bei dem kontraktilen Protoplasma noch insofern in Betracht, als sie die Belastungsfähigkeit desselben verstärkt.

Bezüglich der elektrischen Erscheinungen ist der Einfluss der Membran noch nicht genügend erforscht; nur so viel scheint schon a priori gewiss, dass sie ihnen gegenüber eine hemmende Rolle spielt: Der Erregungsvorgang kann die Membran als solcher nicht durchschreiten, weil diese selbst der Erregbarkeit entbehrt. Aber eine völlige Undurchdringlichkeit besteht, wie die Versuche an den Nerven lehren, bei den Stoffen, welche die Zellmembranen bilden, nicht: Die negativ elektrische Stromesschwankung in dem leitenden Protoplasma eines Nerven ist im Stande, auch in einem andern anliegenden Nervenfasern einen Erregungsvorgang auszulösen, so dass es also keine völlig isolirte Erregungsleitung gibt, sondern nur eine gewisse Hemmung derselben durch die das Protoplasma einhüllenden Substanzen, wozu die Zellmembranen jedenfalls gehören.

Von einem Einfluss der Membran auf die Verhältnisse des Wärmehaushaltes ist nichts bekannt. Zu einem weiteren Anspruch bezüglich der Wirkung der Membran zwingt der Vergleich von Thier- und Pflanzenzelle. Die ausserordentliche Befähigung des Pflanzenprotoplasmas, die niederatomige Kohlensäure und das niederatomige Ammoniak auf synthetischem Wege in immer höher-

atomige Verbindungen überzuführen (Assimilation), ist meiner Ansicht nach auch eine Folge der festen Einkapslung des Pflanzenprotoplasmas in starre Membranen. Hierdurch wird es im hohen Grade vor den zersetzend, anstatt synthetisch, wirkenden Einflüssen des Mediums geschützt (mechanische Reizung ist z. B. ganz ausgeschlossen). Im Gegensatz hierzu ist bei dem ganz nackten oder in weiche, durchgängige Membranen eingeschlossenen thierischen Protoplasma der zersetzenden Einwirkung der Lebensreize Thür und Thor geöffnet, und so überwiegt bei diesem die Zersetzung über die synthetische Assimilation, gerade so wie bei den Pflanzen das Umgekehrte der Fall ist.

### § 243.

Eine weitere elementare Differenzirung ist die ciliogene und flagellogene, bei welcher auf der Oberfläche des Protoplaststückes bleibende erregbare Protoplasmafortsätze auftreten.

Ueber die Natur der hier in Frage kommenden Protoplasmaeigenschaft haben wir direkt keine Kenntniss. Lediglich die vergleichende Betrachtung erlaubt uns zu sagen, dass es sich um einen Zustand handelt, der von dem embryonalen (verjüngten) Zustand des Protoplasmas sich nicht sehr weit entfernt; andererseits, dass die flagellogene und ciliogene Differenzirung eine höhere Differenzirungsstufe ist als die nucleogene und letztere stets zur Voraussetzung hat, also nie bei kernlosem Protoplasma vorkommt. Auch steht sie im Verhältniss der Ausschliessung zu der membranogenen Differenzirung. Ferner ist gewiss, dass das ciliogene Protoplasma stets die Struktur des amöboiden Protoplasmas hat (ungeordnete Protoplastmakörner) sowie eine mehr oder weniger ausgesprochene amöboide Kontraktilität.

Ein wesentlicher Punkt bei der ciliogenen Differenzirung scheint mir der Wassergehalt zu sein und zwar in folgender Weise:

Da ein höherer Wassergehalt die Erregbarkeit erhöht, aber die Erregungsleitung beeinträchtigt, so tritt ein Zustand ein, bei welchem die Erregung auf die Peripherie beschränkt bleibt und lokale Protoplasmafortsätze treibt. Ist der Wassergehalt, also die Verschieblichkeit der Theile, zu gross, so verschwinden diese Fortsätze wieder (Wurzelfussbildung); hat er dagegen ein gewisses mittleres Mass, so sind sie bleibend, und da das sie bildende Protoplasma jetzt in Folge der grossen Oberflächeentwicklung von den umgebenden Medien anders, namentlich energischer beeinflusst wird als das übrige, so tritt eine Differenzirung ein.

Leider liegen keine Analysen vor, aus denen der spezifische

Wassergehalt der Flimmerzellen zu ersehen wäre. Allein soweit der Augenschein und die Vergleichung lehrt, scheint das ciliogen differenzierte Protoplasma einen geringeren Wassergehalt zu besitzen als das hochamöboide indifferentive, aber einen höheren als die Protoplasmen, welche ordnungsfähig sind.

Bezüglich der chemischen Seite der ciliogenen Differenzierungsfähigkeit wissen wir negativ, dass sie dem chitinogenen Protoplasma fehlt; bei den Gliederfüsslern kommt keine Flimmerhaarbildung vor. Positiv ist anzugeben, dass die Flimmerhaarbildung am entwickeltesten bei dem Protoplasma ist, welches Schleim zu bilden und abzusondern befähigt ist (mucigenes Protoplasma). Damit stimmt das häufige Auftreten derselben auf Schleimhäuten und bei den Mollusken.

Ueber die äusseren Umstände, unter denen Flimmerhaar- und Geisselbildung eintritt, gibt die vergleichende Betrachtung nur in der Richtung Aufschluss, dass eine Umspülung seitens eines flüssigen Mediums unerlässliche Bedingung ist. Man beobachtet deshalb diese Differenzierung auf der äusseren Körperoberfläche nur bei Wasserthieren und bei solchen Lufthieren, welche soviel Schleim produciren, dass ihre Körperoberfläche stets mit einer dünnen Flüssigkeitsschicht bedeckt ist z. B. den Landschnecken; bei den übrigen Lufthieren findet diese Differenzierung nur auf den stets feucht bleibenden, mit einer Schleimschicht überzogenen Schleimhäuten statt.

Ueber die physiologischen Folgen der ciliogenen und flagellogenen Differenzierung ist schon früher das nöthige gesagt worden, worauf hier verwiesen wird.

### § 244.

Eine weitere elementare Differenzierung ist die polare, wobei sich ein Unterschied zwischen zwei einander gegenüberliegenden Stellen des Protoplaststückes ausbildet.

Die Grundlage dieser Differenzierung ist natürlich, gerade so wie bei der concentrischen, eine geringe Leitungsfähigkeit für die Anpassungsursachen. Sobald ein Protoplaststück so situirt ist, dass die Existenzbedingungen nicht für alle Punkte der Peripherie gleichartig sind, treten bei geringer Leitungsfähigkeit differente partielle Anpassungen ein. Dass dies in der Regel einen polaren Gegensatz schafft, ergibt sich einfach aus der Natur der Anpassungsursachen. Handelt es sich um die Einwirkung von Anziehungen, wie bei der § 193 geschilderten geocentrischen Differenzierung, so besteht ein Gegensatz zwischen der Fläche, welche dem

Anziehungsmittelpunkt zugewendet ist, und der entgegengesetzten; dasselbe gilt für die geradlinig sich fortbewegenden kinetischen Reize, (Licht, strahlende Wärme, Schall etc).

Ein weiterer, sehr häufiger Fall, in welchem die Lebensreize nicht auf alle Theile der Oberfläche gleich wirken, sondern ein polarer Gegensatz gegeben ist, liegt dann vor, wenn das Protoplaststück auf einer Haftfläche festsetzt oder auch nur stets die gleiche Seite gegen eine Unterlage wendet.

Bei der polaren Differenzirung sprechen wir von einer Differenzirungsaxe, und die zwei wichtigsten dieser Axen sind die Haftaxe und die geocentrische Axe.

### § 245.

Eine eingehendere Besprechung verdient diejenige polare Differenzirung, welche die Consequenz der Festheftung auf einer Unterlage ist.

Bei den festsetzenden Zellen kommt auf der Haftfläche die Umspülung durch ein wässriges Medium in Wegfall und damit alle chemische und physikalische Einwirkungen, die vom Medium ausgehen, während diese am entgegengesetzten Ende ihre höchste Wirkung entfalten. Für die Wirkung dieses Unterschieds bilden die Vorticellinen das lehrreichste Beispiel. Am freien, dem Medium und seinem Lebensreizen am meisten exponirten Pol tritt Wimperhaarbildung ein, ein Zeichen, dass die Entstehung dieser Gebilde, falls die nöthige Disposition dazu vorhanden ist, von einer gewissen Intensität der Einwirkung der Lebensreize abhängt. Am fixen Pol der Haftaxe sehen wir das amöboide Protoplasma sich in Muskelprotoplasma umwandeln. Dies gibt uns einen Fingerzeig dahin, dass die Umwandlung des ersteren in das letztere das Ergebniss einer fortgesetzten indirekten Erregung durch die Lebensreize ist. Damit stimmt, dass auch im sociologischen Verband des Multicellulatenkörpers niemals Grenzzellen, also solche, die direkt von den Lebensreizen getroffen werden, die Metamorphose in Muskelfäden erfahren, sondern nur Parenchymzellen, welche schon ihrer Lage wegen nur indirekt, d. h. durch Vermittlung anderer Zellen (Nerven), von den Lebensreizen getroffen werden können. Ferner stimmt damit das überein, was Kleinenberg über seine Neuromuskelzellen an den Süßwasserpolypen beobachtet hat. Dies sind Grenzzellen, die einen Faden am fixen Pol ihrer Haftaxe entwickeln; während die Zelle selbst ein amöboides Protoplasma bewahrt, wandelt sich das des Fadens in Muskelprotoplasma ein. Die Aehnlichkeit zwischen diesen Neu-

romuskelzellen und den gestielten Vorticellinen ist so gross, dass man letztere geradezu freilebende Neuromuskelzellen nennen könnte. Leider ist der Name nicht gut gewählt, denn der Körper der Zelle enthält kein Nervenprotoplasma, sondern ungeordnetes, vom Charakter des amöboiden; besser wäre der Name Amöbomuskelzelle gewesen.

Eine weitere polare Differenzirung, die bei festsitzenden Unicellulaten häufig beobachtet wird, ist die Bildung einer unvollständigen d. h. auf die seitlichen Theile der Peripherie beschränkten, den distalen Pol der Haftaxe freilassenden Membran, die man die Bechermembran nennen kann.

Den Fall bei den sohligen Infusorien kann man die sohlige Differenzirung nennen. Sie basirt wohl darauf, dass der Sohlentheil der Peripherie ausser von den Lebensreizen, die vom umspülenden Medium ausgehen, auch noch von den mechanischen Reizen, die von der Kriechfläche ausgehen, getroffen wird. Die daraus sich ergebende polare Differenzirung trifft dem Augenschein nach jedoch mehr die Protoplasmafortsätze als die Grundmasse des Protoplasmas.

## 16. Die Entwicklungsvorgänge im Protoplasma.

### d) Die Vererbung.

#### § 246.

Mit dem Worte „Vererbung“ bezeichnen wir die Thatsache, dass bei der Fortpflanzung der organischen Wesen die Charaktere der Erzeuger in den Nachkommen trotz all der Veränderungen, mit denen die Entwicklung und das Leben verbunden ist, zwar nicht mit absoluter, aber doch mit sehr grosser Genauigkeit wieder zu Tage treten, also von einer Generation auf die andere übertragen werden, und zwar so:

Die Entwicklung des von dem Thiere ausgestossenen Keims wiederholt den Entwicklungsgang, dem der Erzeuger seine Qualität verdankt, mit grosser Genauigkeit in Bezug auf Weg und Ziel. Die mit der Entwicklung gegebenen Veränderungen der formalen und funktionellen Charaktere sind die gleichen, treten in der gleichen Reihenfolge und zu gleicher Zeit (Vererbung auf ein bestimmtes Entwicklungsalter) ein, wie beim Entwicklungsgang des Erzeugers. Damit stimmt, dass der Entwicklungsgang auch das gleiche Endziel erreicht, d. h. dass das erwachsene Thier

in allen Eigenschaften seinem Erzeuger in hohem Masse gleicht und die verschiedenen Nachkommen eines und desselben Elternpaares (die Geschwister) sich ebenfalls sehr ähnlich sind.

### § 247.

Die Genauigkeit der Vererbung ist zwar eine sehr grosse, allein sie ist nicht unter allen Umständen gleich gross.

1) Unter den verschiedenen Fortpflanzungsweisen zeichnen sich die auf einfachen Theilungsvorgängen beruhenden (ungeschlechtliche Vermehrung), also nicht von Verjüngungsprozessen (Befruchtung, Conjugation und Sporangie) begleiteten durch besondere Genauigkeit der Vererbung aus. Diese Erfahrung ist zwar zunächst nur bei den Pflanzen gemacht, allein sie gilt gewiss auch von denjenigen niederen Thieren, die sich nach Art der Pflanzen ungeschlechtlich vermehren können. Die Fortpflanzung durch Sporangie steht in dieser Beziehung den ungeschlechtlichen Vermehrungsarten jedenfalls näher, als die im engern Sinne geschlechtlichen, wobei es sich um die Mitwirkung von Befruchtung oder Conjugation handelt.

2) Die Fähigkeit der Vererbung ist bei den verschiedenen Thieren nicht gleich gross, und zwar nach Arten wie nach Individuen. Man spricht deshalb von Kraft oder Macht der Vererbung, und die Thierzüchter sprechen bei vererbungskräftigen Thieren von „Macht“ des Blutes oder „mächtigem“ Blut.

Nach der Seite des Erfolgs spricht man hierbei von Constanz in der Reihe der erzeugten Nachkommen, im Gegensatz von Variabilität.

### § 248.

Da die Qualitäten eines Thieres in zahlreiche einzelne Charaktere zerfallen, so haben wir es bei der Vererbung einerseits mit den einzelnen Charakteren, andererseits mit der Zusammenstellung derselben zu thun.

Bezüglich des einzelnen Charakters gilt, dass zwar alle Charaktere vererbt werden können, allein nicht alle gleich sicher. Man unterscheidet in dieser Beziehung:

1) Constant sich vererbende Charaktere, d. h. solche, welche mit grosser Sicherheit und qualitativer wie quantitativer Genauigkeit bei jeder Generation auftreten.

2) Variabel sich vererbende Charaktere, d. h. solche, die nicht bei allen Nachkommen in gleicher Weise auftreten, so dass



nicht bloß Verschiedenheit zwischen Eltern und Kindern, sondern auch zwischen den Geschwistern entsteht.

3) Latenzstrebige Charaktere, d. h. solche, welche die Neigung haben, während einer oder mehrerer Generationen auszubleiben, um dann wieder aufzutauchen. Hierbei handelt es sich entweder um einen regelmässigen Rhythmus (atavistische Vererbungsform) oder um das sporadische Auftreten eines längere Zeit latent gebliebenen Charakters, was als Rückschlag bezeichnet wird.

4) Unvererbbarere Charaktere, die sich entweder gar nicht vererben oder äusserst selten, z. B. Verstümmelungen des Mutterthieres.

#### § 249.

Darüber, welche Charaktere constant und welche variabel, atavistisch oder gar nicht sich vererben, lässt sich etwa Folgendes sagen:

1) Je früher ein Charakter in der Ontogenese eines Thieres auftritt, um so constanter ist seine Vererbung.

Es gilt dies zwar durch alle Phasen der Ontogenese hindurch, allein einen wichtigen Wendepunkt bildet der Moment der Geburt, indem die vorher entstandenen (angeborenen) Charaktere im Allgemeinen viel constanter sind als die später sich entwickelnden, die man als erworben oder anezogen bezeichnet. Letztere sind zwar auch einerseits das Produkt einer im Moment der Geburt vorhandenen, also angeborenen Qualität (Erziehungsfähigkeit), aber da Art und Mass ihrer Entwicklung von Art und Mass der äusseren, erzieherisch wirkenden Existenzbedingungen abhängt, so leidet unter der Labilität dieser letzteren auch die Sicherheit ihrer Entwicklung, während für die angeborenen Charaktere die Constanz der Verhältnisse im Ei oder im Mutterleibe eine Garantie für stets gleichartige Entwicklung sichert.

2) Ein anderer Unterschied ist der, dass (bei den Multicellulaten) die Charaktere der inneren Körpertheile constanter in der Vererbung sind als die oberflächlichen, den Einflüssen der Erziehung und Anpassung ausgesetzteren.

#### § 250.

Eine weitere Erscheinung bei der Vererbung bezieht sich auf die Zusammenstellung der Charaktere.

Hier zeigt es sich, dass zwischen den Charakteren das Ver-

hältniss der Correlation und das der Discorrelation besteht.

Im ersteren Fall treten die Charaktere stets gemeinschaftlich auf oder bleiben gemeinschaftlich latent oder zeigen gleiche Variabilität.

Die Discorrelation besteht darin, dass die Vererbung des einen Charakters die des andern ausschliesst, oder dass die stärkere Entwicklung des einen Charakters eine schwächere Entwicklung des andern zur Folge hat.

Ausserdem zeigt sich aber auch in der Gesamtheit der Charaktere bei aller Strenge und Beharrung in der Zusammenstellung noch ein gewisser Unterschied in der Selbstständigkeit, d. h. es gibt einerseits Charaktere, deren Variation stets Variation anderer correlativer oder discorrelativer Charaktere zur Folge hat, andererseits solche, die in geringerem Grade von den übrigen abhängig sind, entweder in der Richtung der Constanz oder in der Richtung der Variation.

### § 251.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung komplizieren sich die Vererbungserscheinungen dadurch, dass die Charaktere des Erzeugten von der Qualität zweier mitunter erheblich verschiedener Erzeuger abhängen. Man spricht dann von väterlichem und mütterlichem Einfluss bei der Vererbung, wobei es sich um einen Wettstreit der differenten väterlichen und mütterlichen Charaktere handelt.

Hiebei ist aber ein Unterschied zwischen dem sexuellen Charakter und den übrigen Charakteren des Erzeugers. Der Nachkomme kann z. B. in Bezug auf das Geschlecht dem Vater folgen, bezüglich der vom Geschlecht unabhängigen Charaktere, z. B. Farbe, Constitution, Proportionalität der Körperteile, Fähigkeiten und Neigungen etc., der Mutter, oder umgekehrt. Auch insofern zeigt sich eine Verschiedenheit, als die nicht geschlechtlichen Charaktere in dem Nachkommen in mannigfacher Mischung auftreten können, bei den sexuellen Charakteren dagegen eine Mischung im Sinne des Hermaphroditismus bei den getrennt geschlechtlichen Thieren nicht vorkommt: entweder folgt der Nachkomme im Geschlecht der Mutter oder dem Vater. Dagegen kommen scheinbare Fälle von Hermaphroditismus dadurch vor, dass die sekundären Geschlechtscharaktere, und zwar nicht bloss die entfernteren (Bart, Geweih, Gefieder des Mannes), sondern auch die näheren (Brustdrüse, äussere Genitalien) im Nach-

kommen sich mit dem andern Geschlecht combiniren können, doch ist das, namentlich bei den zuletzt erwähnten sehr selten.

### § 252.

Aus dem Vorhergehenden ist ersichtlich, dass die Vererbung zwei Seiten hat. Auf der einen Seite tritt ein ganz erstaunliches Beharrungsvermögen des Protoplasmas zu Tage: Constanz der Vererbung. Auf der anderen Seite eine, wenn auch geringe, Labilität, die bewirkt, dass stets grössere oder kleinere Unterschiede zwischen Eltern und Nachkommen und zwischen den Nachkommen eines und desselben Elternpaares vorhanden sind. Wir bezeichnen dies als die Variabilität der Vererbung.

Bei der Variabilität hat man von Grenzen zu sprechen, innerhalb deren sich dieselbe bewegt, und die ihr von der Constanzseite des Vererbungsvorgangs gezogen sind: Je grösser die Constanz, um so enger sind die Grenzen, innerhalb deren sich die Variabilität bewegt.

Die Variabilität ist immer begrenzt, aber die Art und Grösse der Begrenzung ist nicht immer die gleiche. Nennt man die einzelnen möglichen Fälle die Variationsmöglichkeiten, so ist deren Zahl entweder gross oder klein, (arme oder reiche Variabilität). Die Variationsmöglichkeiten sind entweder scharf von einander geschieden oder sie hängen durch alle möglichen Zwischenformen zusammen (bestimmt begrenzte oder unbestimmt begrenzte Variabilität). Die Divergenz zwischen den extremsten Variationsmöglichkeiten ist das Mass für die Variabilitätsbreite.

### § 253.

Eine völlige Erklärung der Vererbungsvorgänge ist zwar beim heutigen Stand unseres Wissens nicht möglich, allein es ist für das Verständniss des Lebens entschieden nützlich, sich die Sache wenigstens so weit klar zu machen, als es geht.

Eine Erklärung des Beharrungsvermögens hat die Fragen zu lösen:

1) Warum besteht das Protoplasma überhaupt gewissermassen in infinitum fort?

2) Warum behauptet es allen an ihm stets vorgehenden Veränderungen gegenüber mit solcher Hartnäckigkeit seine einmal erworbene Qualität? Hierbei handelt es sich um den Nachweis des steten sich Gleichbleibens aller Faktoren, die die Ent-

wicklung beeinflussen. Es muss gezeigt werden, warum das Entwicklungsmaterial in der Regel stets dasselbe bleibt und warum auch die äusseren Entwicklungsbedingungen in der Regel unverändert dieselben bleiben.

Eine Erklärung der trotz der Beharrung zu Tage tretenden Variabilität hat auf die Vorgänge und Verhältnisse hinzuweisen, welche im Stande sind, einerseits das Entwicklungsmaterial abändernd zu beeinflussen, andererseits die Entwicklungsbedingungen zu ändern.

Damit wird aber natürlich nur die passive Seite der Vererbung erklärt, während die aktive Seite, d. h. die wunderbare morphogenetische und physiogenetische Leistung, namentlich beim Aufbau des Leibes der vielzelligen Thiere, ganz andere Fragen stellt und deshalb auch gesondert behandelt werden muss.

#### § 254.

Die Grundlage aller Vererbung, die Unvergänglichkeit oder Ewigkeit, verdankt das Protoplasma folgenden Fähigkeiten seines lebendigen Zustandes:

1) Der Assimilationsfähigkeit d. h. der Fähigkeit, die im Stoff und Kraftwechsel zerstörten Theile aus den umgebenden Medien sich wieder anzueignen und zwar nach Qualität und Quantität.

2) Der Wachstumsfähigkeit d. h. der Fähigkeit, die Verluste nicht nur wieder zu ersetzen, sondern noch ein Plus hinzuzufügen, das dieselbe Qualität erreicht wie das annectirende Protoplaststück.

3) Der Fortpflanzungsfähigkeit, die darin besteht, dass ein Thier entweder durch Theilung oder durch die Produktion von Keimen sich vervielfältigen, vermehren kann. Die Fortpflanzungsfähigkeit selbst ist wieder eine Consequenz der im früheren besprochenen elementaren Theilungsfähigkeit und der Verjüngungsfähigkeit.

#### § 255.

Betrachten wir zuerst die Consequenz der Fortpflanzungsfähigkeit.

Sie bedingt, dass trotz einer grossen Zerstörbarkeit (Tötbarkeit) das Protoplasma unausrottbar ist. Es genießt den zerstörenden Einflüssen gegenüber den Schutz der Zahl. Je grösser dieselbe und je weiter verbreitet eine Thierart ist, um so grösser ist

die Wahrscheinlichkeit, dass die nur örtlich und zu gewissen Zeiten wirkenden Zerstörungsursachen nur einen Theil erreichen: ein Verlust, der stets wieder ersetzt wird.

Die ungeheure Theilungsfähigkeit gewährt ferner dem Protoplasma den Schutz der Kleinheit. Es entzieht sich hierdurch in hohem Masse der Möglichkeit, entdeckt, ergriffen oder durch grob mechanische Kräfte zerstört zu werden, und gewinnt die Fähigkeit, auf kleinem Raume in grosser Zahl aufzutreten und sich passiv verbreiten zu lassen.

Bei den vielzelligen Thierkörpern ist der Schutz, der in der grossen Theilungsfähigkeit liegt, folgender: Die im Inneren desselben liegenden Keime sind von dem umgebenden Mutterkörper derart beschützt, dass die Alterungsvorgänge, die den Mutterkörper dem sichern Untergang entgegenführen, ihm nichts anhaben können; es setzt auch nach dessen Untergange das Leben des Mutterkörpers fort.

#### § 256.

Da die Vererbung eine Funktion des lebendigen Protoplasmas ist, so fragt es sich bei dem in der Vererbung zu Tage tretenden qualitativen Beharrungsvermögen zunächst darum, unter welchen Umständen das Protoplasma trotz seiner grossen Veränderlichkeit im Stande ist, den äusseren so sehr wechselnden Einflüssen gegenüber seine Lebensfähigkeit zu bewahren.

Die Antwort ist: Es kann sein Leben nur bewahren, wenn die äusseren Existenzbedingungen keine erheblichen Veränderungen erfahren. Gerade die grosse Zerstörbarkeit oder besser gesagt Tötbarkeit des Protoplasmas ist also der Hauptfaktor für das Beharrungsvermögen. Da das Protoplasma abstirbt, sobald seine Existenzbedingungen zu rasch oder zu stark sich ändern, so findet eine stete Auswahl unter den zur Ausübung der Vererbung bestimmten Protoplasten statt: Es bleiben nur diejenigen lebendig, welche räumlich und zeitlich genau unter dieselben Existenzbedingungen gelangt sind wie ihr Erzeuger, während alle andern aussterben. Die Möglichkeit dieser fortwährenden Auswahl ist durch die mit der Fortpflanzung gegebene unbegrenzte Vermehrungsfähigkeit vorhanden.

#### § 257.

Die Tötbarkeit des Protoplasmas ist jedoch nicht bei allen Arten gleich gross, woraus sich erklärt, dass die Variabili-

tät einen bei verschiedenartigen Thieren verschieden grossen Spielraum besitzt.

Ein Protoplasma oder Thier, welches leicht getötet werden kann, sobald man seine Existenzbedingung verändert, nennen wir zart oder sagen, es besitze eine schwache Constitution; die gegenheilige Beschaffenheit wird als kräftige Constitution bezeichnet.

Je zarter ein Thier ist, um so schärfer muss bei ihm die Beharrungsseite der Vererbung zu Tage und die Variabilität zurück treten, während in den constitutionskräftigen Thieren die Variabilität ausgesprochener ist. Hierzu liefern die Erfahrungen in den Thiergärten sprechende Beispiele: Alle zarten Thiere zeigen geringere Variabilität und alle constitutionskräftigeren sind variabel; z. B. das so variationsfähige Haushuhn hat eine viel grössere Constitutionskraft, als die in ihrer Vererbung so constanten Pfauen und Fasanen, die jeder Thierzüchter als zart kennt. Hochgezüchtete constante Kunst-Rassen sind ebenfalls zart.

Die bislang für unerklärlich gehaltene Thatsache, dass unsere Hausthiere gegenüber den wilden Thieren so ausserordentlich variabel sind, erklärt sich also einfach dadurch, dass der Mensch bei seinen Domestikationsversuchen die zarten Thierarten als unrentabel bei Seite setzt und nur die constitutionskräftigen, also auch variabeln, ihm in der Hand bleiben.

Worauf die Constitutionskraft beruht, wissen wir zur Zeit noch nicht.

### § 258.

Das Beharrungsvermögen des Protoplasmas gegenüber den Veränderungen, die mit dem Stoffwechsel verbunden sind, ergibt sich aus folgender Betrachtung:

Das Protoplasma ist eine Eiweissmembran. Das wichtigste Objekt des Stoffwechsels ist demnach wiederum das Eiweiss, denn dieses muss deshalb fortwährend ersetzt werden, weil es bei den rhythmischen Funktionen zerstört wird. Die Quelle, aus der das Protoplasma der Thiere allein Eiweiss beziehen kann, ist anderartiges, fremdes Protoplasma (thierisches und pflanzliches). Da die Protoplasmen der spezifisch verschiedenen Geschöpfe spezifisch verschieden sind, so liegt der Gedanke nahe, durch die Annektirung des fremden Eiweisses (bezw. Protoplasmas) müsse der ursprüngliche Charakter des annektirenden Protoplasmas in ähnlicher

Weise verändert werden, wie bei der Vermischung zweier Lösungen ein Produkt entsteht, welches die Charaktere beider Ingredienzien mit einander vereinigt.

Warum nun beim Zusammentreffen zweier Protoplaststücke dies nicht geschieht, ist uns durch Traube's Entdeckung erklärt, d. h. durch den Satz, dass ein membranbildender Stoff, auch wenn er in Lösung ist, nicht durch eine Membran dringen kann, die aus dem gleichen Stoff (in geronnener Form) gebildet wird, dass also durch eine Eiweissmembran (und eine solche ist das Protoplasma) kein Eiweiss diffundiren, also auch keine Mischung stattfinden kann.

Soll eine Aufnahme fremden Eiweisses in das Protoplasma bewerkstelligt werden, so muss es nicht bloss einfach gelöst, sondern chemisch zersetzt und zwar in einen Stoff verwandelt werden, der ein kleineres Molekül besitzt, als Eiweiss. Dieser Stoff ist das Pepton.

### § 259.

Das Entscheidende für die Vererbung ist nun, dass das Eiweiss bei seiner Umwandlung in Pepton seines spezifischen Charakters beraubt, entspezifiziert wird. Es werden vom Eiweissmolekül diejenigen Atomgruppen abgelöst, auf deren Anwesenheit seine Spezifität beruht. Da die wichtigsten dieser Atomgruppen nach unseren früheren Auseinandersetzungen die spezifischen Schmeck- und Riechstoffe sind, so handelt es sich wohl bei der Peptonbildung um deren Ablösung und wir gewinnen jetzt eine Vorstellung von dem Eiweissmolekül, die eine Ergänzung zu der Vorstellung ist, die wir in § 224 aufgestellt haben.

Wir sagten dort, das Molekül besitze Anpassungspunkte, d. h. Punkte, an denen Atome oder Atomgruppen hängen, die durch andere substituiert werden können, ohne dass das Molekül die allgemeine Eigenschaft des Albuminats (seine bedeutende Molekulargrösse und seine Fähigkeit eine lebendige Membran zu bilden) verliert.

Die obige Betrachtung lehrt uns jetzt, dass das Eiweissmolekül noch andere Punkte — ich nenne sie die Assimilations- und Vererbungspunkte — besitzt, an denen andere Atomgruppen und zwar die spezifischen (Schmeck- und Riechstoffe) hängen. Die Verbindung ist hier eine festere als an den Anpassungspunkten und das Wichtigste ist, dass mit Loslösung der spezifischen Atomgruppen das Eiweissmolekül nicht nur seinen

spezifischen Charakter verliert, sondern auch den Charakter eines Albuminats: Es hat ein kleineres Molekül und ist nicht mehr fähig, eine lebendige Membran zu bilden.

Sein kleineres Molekül befähigt es jetzt nur auf dem Wege der Diffusion in das Protoplasma einzudringen als ein indifferentes Körper. Dort bildet es die Grundlage der Assimilation, indem an den Punkten, an welchen die bei der Peptonisirung ausgetretenen spezifischen Atomgruppen hingen, neue ähnliche Atomgruppen eintreten und zwar die gleichen, welche die Spezifität des assimilirenden Protoplasmas ausmachen. Die Assimilation ist also die Substituierung der spezifischen Atomgruppen des Eiweissmoleküls durch andere spezifische Atomgruppen, wobei das Pepton die Rolle des gemeinschaftlichen Kerns spielt.

### § 260.

Für den Bezug der neuen, an den Peptonkern tretenden spezifischen Atomgruppen liegen zwei Quellen vor:

Da bei den rhythmischen Verrichtungen des Protoplasmas stets auch eine gewisse Menge von Eiweiss zerstört wird, so ist das Protoplasma, wovon wir uns durch unsern Geschmack- und Geruchsinn aufs bestimmteste überzeugen können, stets von einer gewissen Menge eigener Specifica durchtränkt, welche, weil in freiem Zustande, mit dem eingetretenen Eiweiss sich verbinden könnten. Wie jedoch eine einfache Rechnung ergibt, reicht diese Quelle sicher nicht aus, sondern es muss eine zweite Quelle bestehen, und für diese halte ich die bei der Peptonisirung ausgeschiedenen spezifischen Stoffe des fremden Albuminats, indem dieselben durch den Contact mit der belebten Membran chemisch umgeändert werden, worüber später näheres.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass das Beharrungsvermögen des Protoplasmas gegenüber den Ernährungsvorgängen eine einfache Consequenz der Mechanik und Chemik der Assimilation ist, die eine Mischung und daraus resultirende Veränderung des Protoplasma-Charakters ausschliesst.

### § 261.

Zum weiteren Verständniss des Beharrungsvermögens, welches das Protoplasma dem Ernährungsvorgang entgegenstellt, gehört:

Die Assimilation ist ein Kampf, in welchem das eine Protoplasma (bezw. Albuminat) von einem andern überwältigt wird,



also ein Albuminat- oder Protoplastmakampf, in welchem ein schwächerer Theil von einem Stärkern zu unterscheiden ist. Daraus ergibt sich mit Nothwendigkeit, dass zwischen den Protoplasten zweierlei Beziehungen bestehen, die Beziehung der Gleichheit und die Beziehung der Ungleichheit.

Die Consequenz der Gleichheit ist, dass zwei Protoplasten sich gegenseitig nichts anhaben können. Hierauf beruht die Thatsache, dass beim Aufbau eines vielzelligen Körpers die einzelnen Stücke (Zellen) sich friedlich mit einander vereinigen und sich nicht gegenseitig verzehren, wie das beim Zusammentreffen fremdartiger Protoplasten der Fall ist. Daraus ergibt sich der allgemeine Horror gegen Autophagie und die Thatsache, dass man sich selbst weder schmeckt noch riecht. (Ausnahmen siehe später.)

### § 262.

Bei der Beziehung der Ungleichheit haben wir dem Erfolge nach dreierlei Verhältnisse zu unterscheiden:

1) Das Befruchtungsverhältniss, worüber § 208 näheres gesagt worden ist und später noch einiges bemerkt werden wird.

2) Das Beherrschungsverhältniss. Es ist dasjenige, in welchem die verschiedenen Protoplasten im Leibe eines Multicellulaten zu einander stehen und zeigt sich in folgendem:

a) Dass das herrschende Protoplasta auf das beherrschte (z. B. der Nerv auf den Muskel) leicht seine Erregungsvorgänge überträgt, während die umgekehrte Uebertragung nicht gelingt.

b) In der Fähigkeit des herrschenden Protoplastas, dem beherrschten Stoffe zu entziehen oder vorweg zu nehmen; so wird insbesondere das Protoplasta der Blutkörperchen und Fettzellen von den übrigen Protoplasten beherrscht und alle übrigen Protoplasten wieder vom Nervenprotoplasta, was sich darin zeigt, dass beim Verhungern eines Thieres das Gehirn fast nichts an Gewicht verliert.

3) Das Ueberwältigungs- oder Assimilationsverhältniss, bei welchem das schwächere Protoplasta vom stärkeren getötet, entspezifizirt und assimiliert wird.

Zunächst interessirt uns das letztere in seiner Beziehung zur Vererbung.

### § 263.

Bei der zur Ueberwältigung und Assimilation führenden Un-

gleichheit zweier Protoplasmen handelt es sich entweder um chemische oder um physikalische Differenzen.

Physikalische Ungleichheit ist hauptsächlich dann vorhanden, wenn das eine Protoplasma tot oder wenigstens in seiner Erregbarkeit beeinträchtigt ist. Das tote Protoplasma wird von dem lebendigen, das lebensschwache von dem lebenskräftigen assimiliert. Darauf beruht die Resorption abgestorbener Gewebestheile durch die lebendigen Nachbarn im Leib der Multicellulaten und die Verdauung der getötenen Thiere durch andere. Uebrigens beweist die von Colin constatirte Thatsache, dass Pferde und Rinder kein Fleisch verdauen, das Vorhandensein so grosser chemischer Ungleichheit zwischen zwei differenten Albuminaten, dass die physikalische Ueberlegenheit zur Ueberwältigung (d. h. zur Verdauung und Assimilation) nicht ausreicht.

Eine andere Form physikalischer Ueberlegenheit ist eine grössere Contractilität, wodurch das stärkere Protoplasma die Möglichkeit des Verschlingens, Erstickens etc. erlangt. Besonders deutlich ist dies bei den Protisten und Unicellulaten, wo eine höhere amöboide Befähigung die Ueberwältigung garantirt.

#### § 264.

Die chemische Ueberlegenheit des einen Protoplasmas über ein anderes ist eine Funktion seiner spezifischen Atomgruppen. Dadurch werden diejenigen Beziehungen geschaffen, welche in dem spezifischen Ernährungsinstinkt ihren Ausdruck finden, d. h. in der Thatsache, dass jedes Protoplasma unter der Unzahl fremdartiger Protoplasmen sich ganz bestimmte als Ernährungsobjekt aussucht. Dadurch gewinnt die in der Ernährung liegende Beeinflussung des Protoplasmas den Charakter der Constanz und deshalb ist dieses Verhältniss für die Beharrungsseite der Vererbung von einschneidender Wichtigkeit.

Dieses Verhältniss der chemischen Superiorität und Inferiorität muss aufgefasst werden als eine Verschiedenheit in der Anziehung, welche zwischen dem Peptonkern der Albuminate einerseits und den spezifischen Atomgruppen der beiden in Betracht kommenden Albuminate andererseits besteht.

Auf dem Gebiete der Sinnesphysiologie bei den Multicellulaten äussert sich diese Verschiedenheit darin, dass der chemische Eindruck, welchen das zur Assimilation bestimmte Protoplasma auf das assimilirende macht, die Qualität des angenehmen Reizes hat (angenehmer Geschmack und Geruch). Ich will dies in der Weise bezeichnen, dass ich sage, die spezifischen Stoffe

des schwächeren Protoplasmas wirken auf das mächtigere als „Lüsternheitsstoffe“.

Umgekehrt, die Wirkung der Specifica des kräftigeren Protoplasmas auf das schwächere ist eine feindliche, hemmende, abstossende, welche verursacht, dass das Opfer seinen Feind flieht, dass sein Geruch und Geschmack ihm unangenehm ist, kurz dass die Specifica des mächtigeren Protoplasmas für das schwächere „Ekelstoffe“ ja geradezu „Gifte“ sind.

Begründet nun der Besitz eines „Lüsternheitsstoffes“ die Anziehungskraft, welche das schwächere Protoplasma auf das stärkere ausübt, so ist andererseits der Umstand, dass die Specifica des letzteren als „Ekelstoff“ oder „Giftstoff“ auf das schwächere abstossend, lähmend oder tötend wirken, die Basis der Ueberlegenheit des stärkeren über das schwächere. Die Beziehung, in welche zwei derartige Protoplasmen zu einander treten, ist mithin die der Verfolgung und Ueberwältigung des schwächeren durch das stärkere, und das Fluchtbestreben, welche das schwächere Protoplasma überall da zeigt, wo es die Mittel zur Flucht besitzt.

### § 265.

Für die Frage der Vererbung ergibt sich aus dem Geschilderten Folgendes:

In den genannten Beziehungen liegt eine gewisse, die gegenseitige Beeinflussung hemmende Beziehung der verschiedenartigen Protoplasmen zu einander, und zwar in der Weise:

Von den zahlreichen verschiedenartigen Protoplasmen tritt ein bestimmtes Protoplasma entweder nur zu einem einzigen (monophages Protoplasma) oder zu einer mässigen Anzahl fremdartiger Protoplasmen (polyphages Protoplasma) in das als Verfolgung, Flucht und Ueberwältigung sich äussernde Verhältniss. Allen andern Protoplasmen gegenüber verhält es sich indifferent, entweder weil sie gleiche Specifica besitzen, oder weil die betreffenden Specifica, auch wenn sie qualitativ verschieden sind, nicht im Subordinationsverhältniss, sondern im Coordinationsverhältniss zu einander stehen.

Daraus ergibt sich, dass die mit der Assimilation gegebene Beeinflussung des assimilirenden Protoplasmas durch das zur Assimilation bestimmte in ganz genaue enge Grenzen eingeschlossen und damit eine gewisse Beharrung des assimilirenden Protoplasmas auf einem spezifischen Mischungszustand gegeben ist, der sich in der Vererbung dieses Mischungszustandes auf alle Nachkommen äussert.

## § 266.

Wir haben weiter oben gesehen, dass für den bei der Assimilation des Peptons nöthigen Bezug der Eigenspecifica die Bezugsquellen nur die Fremdspecifica sind. Würde ein Protoplasma im Stande sein, sich jedes beliebige andere zu assimiliren, so wäre dasselbe unbedingt viel grösseren Veränderungen ausgesetzt, weil wohl nicht jedes beliebige Fremdspecificum in das Eigenspecificum übergeführt werden kann, sondern ganz bestimmte chemische Relationen bestehen müssen. Wir können uns die Sache etwa so vorstellen:

Die spezifischen Schmeck- und Riechstoffe treten in zwei leicht ineinander überführbaren Modifikationen auf, die sich dadurch von einander unterscheiden, dass die eine (Ekelstoff) eine stärkere Affinität zu dem Peptonkern des Eiweissmoleküls besitzt als die andere (Lüsternheitsstoff). Treffen zwei Albuminate in der Form von lebendigem Protoplasma aufeinander, von denen das eine den Lüsternheitsstoff, das andere den adäquaten Ekelstoff in seinem Molekül führt, so wird das erstere überwältigt und in der beschriebenen Weise assimiliert.

Indem also nur solche Protoplasmen in Assimilationsverhältniss zu einander treten, deren Schmeck- und Riechstoffe in der genannten chemischen Relation stehen, gewinnt die in der Ernährung gegebene Beeinflussung des Protoplasmas einen ganz bestimmten und constanten chemischen Charakter. Das Thier passt sich zwar seiner Nahrung an, aber indem es alles fremdartige zurück weist, ist die Möglichkeit einer weiter gehenden Veränderung ausgeschlossen.

Das allgemeine Resultat ist, dass die Specifica eines Protoplasmas als Träger des Ernährungsinstinktes auch zum Träger der Vererbungsfunktion werden.

## § 267.

Trotz dem in den vorigen Paragraphen geschilderten Beharrungsvermögen bei der Ernährung unterliegt es keinem Zweifel, dass auch von dieser Seite für die Variabilität ein gewisser, aber allerdings sehr enger Spielraum gegeben ist und zwar dadurch, dass einem Thier eine andere Nahrung aufgezwungen wird.

An Unicellulaten aus dem Thierreich hat man hierüber noch keine Erfahrungen, aber die merkwürdigen Versuche, die man mit der Kultivirung von Schimmelpilzen auf verschiedenartigen

Nährstoffen anstelle, zeigen, wie weit ein genügend constitutionskräftiges Protoplasma durch differente Ernährung abgeändert werden kann.

Bei den Multicellulaten haben wir bei der Einwirkung differenter Ernährung zwischen dem ontogenetischen Theile des Thieres und dem phylogenetischen d. h. dem reservirten Keimprotoplasma zu unterscheiden.

Bei dem ersteren ist natürlich von grösstem Einfluss auf das Mass der zu erzielenden Abänderung der Zeitpunkt in der Ontogenese, wann die Aenderung vorgenommen wird: Je früher dies geschieht, um so grösser wird sie. Hier stossen wir aber bei den höheren Thieren sofort auf mehrere hemmende Faktoren.

1) In der ersten Zeit der Ontogenese bis zur Geburt nimmt das sich entwickelnde Thier entweder gar keine Nahrung zu sich oder es lebt von den Säften eines Mutterorganismus, so dass die Möglichkeit einer Abänderung der Nahrung gar nicht oder nur sehr indirekt vorhanden ist. Bei allen höher organisirten Multicellulaten ist im Augenblick der Geburt die Ontogenese bereits soweit fortgeschritten, dass ein erheblicher Erfolg von einer Nahrungsänderung gar nicht zu erwarten ist. Da aber nicht alle Thiere in einem gleich entwickelten Zustand geboren werden, so darf man erwarten, dass die Abänderungsfähigkeit um so grösser ist, je unreifer das Thier im Moment der Geburt ist.

2) Der zweite hemmende Faktor ist der, dass die Constitutionskraft eines Thiers um so geringer ist, je jünger und unentwickelter es ist: Eine Nahrungsänderung, die bei einem erwachsenen Thier leicht gelingt, ist bei einem neugeborenen meist ohne Gefährdung des Lebens gar nicht möglich.

Mithin ist es klar, dass schon der ontogenetische Theil eines vielzelligen Thieres der Veränderung durch Nahrungsveränderung sehr schwer zugänglich ist, weil sie, namentlich bezüglich der morphologischen Verhältnisse, die deshalb die stabilsten sind, post festum kommt. Nichtsdestoweniger sehen wir, dass eine Nahrungsveränderung noch am Erwachsenen den Ausdünstungsgeruch und den Fleischgeschmack, also gerade die Specifica des Thieres, abzuändern vermag, und auch der Kraftwechsel wird abändernd beeinflusst, indem die Verhältnisse der Erregbarkeit sich ändern. Charakteristisch ist, dass gerade die Specifica der Nahrung in dieser Richtung am wirksamsten die Erregbarkeit beeinflussen. Hierauf beruht der Gebrauch der Medikamente und Gewürze, denn die pflanzlichen und thierischen Arzneistoffe sind — mehr oder weniger rein — die Specifica der betreffenden Pflanzen- oder Thierarten.

## § 268.

Noch ungleich grösser ist die Unzugänglichkeit des phylogenetischen Theils d. h. der in dem Thier enthaltenen Geschlechtsprodukte. Diese werden, wie wir früher gesehen, schon sehr frühzeitig von dem ontogenetischen Theile eingekapselt und aus dem Differenzirungsprozess, den letzterer durchmacht, ausgeschaltet, so dass sie gewissermassen ein latentes Leben im Innern des Thieres führen. Vergleichen wir einfach quantitativ das Verhältniss zwischen dem ontogenetischen und phylogenetischen Theil eines Thieres, so sehen wir, dass sie bezüglich ihres Wachstums im Verhältniss der Discorrelation stehen. In der ersten Zeit der Ontogenese bleiben die Geschlechtsorgane im Wachstum hinter dem ontogenetischen Theil zurück und erst zur Zeit der sogenannten Geschlechtsreife kehrt sich das Verhältniss um: Das Wachstum des ontogenetischen Theils sistirt ganz oder fast ganz und im phylogenetischen Theil beginnt lebhafteres trophisches oder numerisches Wachstum oder beides.

Die Trägheit des Stoffwechsels der Geschlechtsprodukte vor Eintritt der Geschlechtsreife ist natürlich gleichbedeutend mit einer geringen Beeinflussungsfähigkeit derselben durch eine in dieser Zeit eintretende Nahrungsveränderung. Wenn nun auch später bei Eintritt der Reife die Beeinflussungsfähigkeit steigt, so ist doch der Zeitraum, um den es sich handelt, sehr kurz und deshalb kein grosser Erfolg zu erwarten. Hierzu kommt, dass viele Thiere, z. B. die Insekten mit Puppenruhe, gerade während der Zeit der Geschlechtsreife gar keine Nahrung zu sich nehmen, so dass die Beeinflussung nur eine ganz indirekte ist.

## § 269.

Trotz dieser Schwerzugänglichkeit des reservirten Keimprotoplasmas besteht eine Beeinflussung desselben durch die Qualität der Nahrung. Sie zeigt sich z. B. darin, dass Veränderungen in der Ernährung des Mutterthieres auch Veränderungen in der Qualität des Eiprotoplasmas und der Qualität der Nachkommen zu erzeugen vermag.

Die erste dieser Veränderungen können wir z. B. daran erkennen, dass bei unseren Haushühnern der Geschmack der Eier ganz entschieden durch die Art der Nahrung beeinflusst wird, und bei der hohen Bedeutung, welche nach allem den schmeckenden Stoffen für die Vererbung zukommt, ist dies ein wichtiger Umstand für das Auftreten der Variabilität.

Dafür spricht, dass — namentlich bei Raupen — Beobachtungen darüber vorliegen, dass Veränderung der Nahrung Abweichungen in diesem oder jenem Charakter der Schmetterlinge hervorzubringen vermag.

Der schlagendste Beweis für die Möglichkeit einer Beeinflussung des Keimprotoplasmas ist die beim Menschen beobachtete Thatsache, dass übermässiger Genuss von geistigen Getränken seitens der Eltern kretinenhafte Entwicklung der Kinder zur Folge hat, und die weitere Thatsache der Arzneimittellehre, dass es Aphrodisiaca d. h. spezifische Reizmittel für die Geschlechtsorgane gibt, welche im Stande sind, die Ei- und Samenreifung zu beschleunigen, und Antaphrodisiaca, wie der Kampfer, die sie hemmen. Weiter ist charakteristisch, dass diese Stoffe spezifische Stoffe sind.

Aus all dem sind wir zur Annahme berechtigt, dass Aenderung der Nahrung die Constanz der Vererbung durchbrechen und Variabilität erzeugen kann.

#### § 270.

Aus der Thatsache, dass es nicht bei allen Thieren weder bei allen Arten noch bei allen Individuen einer Art gleich leicht gelingt, sie an andere Nahrung zu gewöhnen, resultirt eine gradweise Verschiedenheit des Beharrungsvermögens: die hartnäckigen Arten und Individuen werden constanter, die nachgiebigeren variabel in der Vererbung sein.

Dass dem so ist, belehren uns gleichfalls Erfahrungen an den Hausthieren, indem die variableren, constitutionskräftigeren Arten viel weniger wählerisch in der Art der Nahrung sind und eine Aenderung derselben sich viel leichter ohne Nachtheil bei ihnen vornehmen lässt, als bei den wenig variablen zärteren Arten.

Die Sache zeigt sich auch noch in anderer Form: die monophagen Thierarten sind entschieden zarter, aber auch weniger variabel, als die polyphagen Thiere, die *ceteris paribus* kräftiger und variabler sind.

#### ◆ § 271.

Eine weitere Betrachtung hat zu untersuchen, wie es dem Protoplasma gelingt, seinen spezifischen Charakter gegenüber denjenigen Veränderungen aufrecht zu erhalten, welche die elementaren Anpassungsvorgänge hervorrufen.

Die Antwort ist folgende:

Mit Bezug auf die Entwicklung sehen wir bei dem lebendigen Protoplasma zweierlei Zustände: den entwicklungsfähigen jugendlichen und den nicht entwicklungsfähigen gealterten. Der entwicklungsfähige Zustand zerfällt selbst wieder in zweierlei Zustände: die latente und die evidente Entwicklungsfähigkeit.

Das völlig indifferentive Protoplasma der niedersten Organismen scheint sich nie aus dem Zustand der evidenten Entwicklungsfähigkeit verdrängen zu lassen, es bleibt sich stets gleich oder geht zu Grunde, wenn sich die Existenzbedingungen erheblich ändern.

Steigt die Empfindlichkeit für die abändernden Anpassungsursachen, so sehen wir zunächst nur die Entwicklungsfähigkeit aus dem Zustand der Evidenz in den der Latenz übergehen, so dass ein Verjüngungsvorgang erforderlich wird, um die Evidenz wieder herzustellen.

Steigt die Empfindlichkeit noch weiter, so wird das Protoplaststück in dem Fall, wenn es schutzlos dem Contact mit den die Anpassung hervorrufenden äusseren Medien ausgesetzt ist, aus dem entwicklungsfähigen Zustand in den nicht entwicklungsfähigen gealterten oder gar abgestorbenen Zustand hinüber versetzt d. h. es büsst seine Unvergänglichkeit ein.

Ein solches Protoplasma kann sich natürlich für sich allein nicht behaupten d. h. als einzelliges Wesen fortbestehen. Sobald es aber im Sinne von § 212 adhäsiv ist, d. h. bei seiner Vermehrung einen vielzelligen Klumpen bildet, so kommen einzelne Stücke (die Ei- und Samenbildungszellen) durch centrale Lage in einen beschützten Zustand. Der Contact mit den Anpassungsursachen ist, weil nur mehr mittelbar, so geschwächt, dass sie nun vor der Alterung bewahrt und nur aus dem Zustand der evidenten in den der latenten Entwicklungsfähigkeit versetzt werden.

Die zur Alterung führenden Anpassungsvorgänge vollziehen sich jetzt nur an den peripherischen Protoplaststücken, die dann eben den vergänglichen ontogenetischen Theil des Thieres aufbauen.

### § 272.

Ueberall, wo sich diese Itio in partes der Protoplaststücke vollzieht, kommt für die Funktion der Vererbung nur noch das Schicksal der zur Ausübung der Fortpflanzung reservirten Protoplaststücke in Betracht.



Für das Beharrungsvermögen, das die letzteren zeigen, ist in erster Linie die Thatsache verantwortlich zu machen, dass es nicht bloss überhaupt eingekapselt, mithin beschützt, sondern dass es stets in der gleichen Weise eingekapselt wird; denn das ontogenetische Protoplasma behauptet, wie aus § 224 u. ff. ersichtlich ist, der Anpassung gegenüber seinen spezifischen Charakter, und zwar nicht nur nach der chemischen und physikalischen Seite hin, sondern auch nach der morphologischen mit grosser Genauigkeit. Damit ist Gleichheit der Reservierungs- und Entwicklungsbedingungen für das sexuelle Protoplasma von Generation zu Generation festgestellt.

Wie kommt es nun

1) dass das ontogenetische Material der Multicellulaten überhaupt im Stande ist, ein so komplizirtes Futural, wie es ein erwachsenes Thier ist, aufzubauen?

2) Wie kommt es, dass der morphologische Aufbau des Mutterkörpers so sehr verschieden ausfällt, wenn die Spezifika des Protoplasmas verschieden sind, und bei gleich bleibender Spezifität auch der morphologische Aufbau stets sich gleich bleibt?

Mit diesen Fragen stehen wir vor einem absolut dunkeln Gebiet, auf welchem sich bis jetzt fast nur die metaphysische Spekulation getummelt hat, indem sie eine *Vis formativa* annahm, die stets nach der gleichen morphologischen Schablone arbeite. Der Naturforscher muss sich begnügen auf die Thatsache hinzuweisen, dass mit der eigenartigen Form der erwachsenen Thierleiber die Eigenartigkeit der spezifischen Schmeck- und Riechstoffe (sowie der Farbstoffe) in viel zu genauem Zusammenhang steht, als dass man sie nicht in Verdacht haben sollte, sie seien die *vires formativae*, die man allerdings dann besser *Materiae formativae* zu nennen hätte.

Wir werden später auf diese aktive morphogenetische Seite der Vererbung zu sprechen kommen; vorläufig wollen wir uns damit begnügen zu sagen:

Da die Spezifika des Keims von Generation zu Generation die gleichen sind und da diese Spezifika die *materiae formativae* bei der Ontogenese sind, so muss die Morphogenese bei jeder Ontogenese auch das gleiche Resultat in Form eines Mutterthiers liefern und das ist rückwärts wieder ein Beharrungsfaktor für das in ihm eingekapselte Keimprotoplasma.

Dass jedoch trotzdem eine gewisse, namentlich chemische Beeinflussung des letzteren gewisse Massen durch das Elternthier hindurch möglich ist und daraus Variabilität entsteht, wurde oben gesagt.

## § 273.

Eine weitere Frage ist die, warum das reservierte Keimprotoplasma bei seiner Umwandlung in sexuell differenziertes Protoplasma seine spezifische Beschaffenheit behauptet und nur der Verjüngung bedarf, um wider in genau den gleichen Zustand zurückversetzt zu werden, den es am Beginn der Ontogenese hatte, d. h. in den embryonalen, evident entwicklungsfähigen?

Die Beharrung ergibt sich daraus, dass die Ei- und Samenbildung in Erzeugung von Nuclein besteht. Das Nuclein ist eine Synthese von Eiweiss und Lecithin, also gerade von den beiden chemischen Verbindungen, welche allem nach die Träger des spezifischen Charakters sind. Wären mit der Ei- und Samenbildung so wie bei der Assimilation umfängliche Zersetzungsprozesse verbunden, bei welchen der mit den spezifischen Atomgruppen verbundene Kern des Eiweissmoleküls (Pepton?) zeitweilig frei würde, so läge die Möglichkeit vor, dass die spezifischen Atomgruppen durch fremde verdrängt und ersetzt werden könnten. So ist aber das gerade Gegentheil der Fall: Eiweiss und Lecithin treten mit ihren spezifischen Atomgruppen zu dem Nuclein zusammen, das an Widerstandsfähigkeit gegen lösende und zersetzende Einflüsse das Eiweiss und Lecithin notorisch weit übertrifft, denn die grosse Resistenz der Samenfäden gegen zersetzende Einflüsse ist erwiesene Thatsache. Auch für das Eiernuclein und das Nuclein der Zellen ist das gleiche erwiesen.

Diese geringe Zersetzungsfähigkeit des Nucleins ist begreiflicherweise gleichbedeutend mit einer Beschützung des Keimprotoplasmas gegen abändernde d. h. die spezifische Natur des Keimprotoplasmas alterirende Einflüsse. Wenn meine Anschauung richtig ist, dass das Eiweissmolekül die spezifischen Atomgruppen enthält, so ist es ein Schutz im Sinne der Aufrechterhaltung der Spezifität, wenn das Eiweiss eine Synthese eingeht, deren chemische Labilität geringer ist als seine eigene. Wir können so sagen:

Während das freie Eiweissmolekül eine ausserordentliche Labilität, Schmiegsamkeit und Anpassungsfähigkeit besitzt d. h. abändernden Einflüssen ausserordentlich zugänglich ist, gewinnt es eine grössere Widerstandsfähigkeit und damit Constanz, sobald es sich mit dem Lecithin zu Nuclein, einem sehr resistenten Körper, vereinigt. In dieser Form widersteht es namentlich auch den in der Nahrungsveränderung gegebenen abändernden Einflüssen absolut, und diese können nur dann abändernd eingreifen, wenn sie im Stande sind, die Eiweissmoleküle, die das Material zur

Nucleinbildung abgeben, so zu beeinflussen, dass sie neue Atomgruppen sich einverleiben, ehe sie mit dem Lecithin zu Nuclein zusammen treten; denn mit dem Augenblick, in dem die Nucleine erzeugt ist, hört die Möglichkeit der Beeinflussung auf.

Das diktiert uns die Anschauung, dass das Eiweissmolekül der Träger der Variabilität, das Nuclein der Träger der Constanz ist.

### § 274.

Der letzte Faktor, dessen Beziehung zur Vererbung festgestellt werden muss, ist die Verjüngung.

Vergleichen wir zuerst die verschiedenen Verjüngungsprozesse mit einander, so ist klar, dass die Verhältnisse bei der Sporung ganz anders liegen als bei der Conjugation und der Befruchtung. Bei ersterer handelt es sich um Veränderung eines Protoplaststückes, bei den andern dagegen um die Verschmelzung von zweien, womit eine reiche Casuistik gegeben ist, namentlich sobald diese Stücke, wie bei der Befruchtung, verschiedener Natur sind.

Bei der Einfachheit des Sporungsvorgangs dürfen wir erwarten, dass er *ceteris paribus* eine constantere Vererbung zeigt, als die andern Verjüngungsprozesse, dass er also in dieser Beziehung sich am nächsten an die ungeschlechtliche Vermehrung durch Theilung anschliesst. Jedenfalls fällt hier die Möglichkeit einer Variabilität durch verschiedenartige Beeinflussung eines andern Protoplaststückes fort.

### § 275.

Bei den copulativen Verjüngungsprozessen (Conjugation und Befruchtung) treffen, wie bei der Assimilation, zwei verschiedenartige Protoplasten zusammen, aber mit dem Unterschied, dass nicht das eine von dem andern entspezifizirt und assimilirt wird, sondern dass sie sich ohne weiteres vermischen.

Dieser Unterschied zeigt sich auch im Erfolg deutlich. Die Eigenschaften des erzeugten Thieres sind eine Mischung der Charaktere der beiden Erzeuger, was von der Assimilation nicht gesagt werden kann. Das Charakteristische der Mischung tritt um so deutlicher hervor, je verschiedenartiger die beiden Erzeuger sind, also z. B. bei der Bastardbefruchtung.

Weil nun die Befruchtung eine wahre Mischung ist, so beeinflussen grössere qualitative und quantitative Unterschiede der

beiden Befruchtungsstoffe das daraus hervorgehende Produkt weit intensiver, als die Ernährung es je zu thun vermag. Wenn jedes Protoplasma zu jedem beliebigen andern in Befruchtungsbeziehung treten könnte, so könnte von einer Constanz der Vererbung schlechterdings keine Rede sein. Eine solche ist aber deshalb vorhanden, weil die Befruchtungsbeziehungen ebenso, ja noch viel genauer, geregelt sind als die Assimilationsbeziehungen, und zwar in folgender Weise

### § 276.

Wie schon § 205 hervorgehoben wurde, ist die Befruchtung an das Verhältniss der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit geknüpft, die zum Theil auf chemischen Faktoren fusst. Eine ganze Masse von Thieren können sich einfach deshalb nicht befruchten, weil die mechanische Möglichkeit dazu nicht vorhanden ist, worauf hier nicht eingegangen werden kann. Wichtiger ist jedenfalls der chemische Theil der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit.

Wir können die Sache so ansehen: Das Befruchtungsverhältniss ist das Gegentheil zum Assimilationsverhältniss, d. h. die beiden stehen im Verhältniss der Ausschliessung. Trifft ein überlegenes Protoplasma auf ein schwächeres, so wird letzteres getödtet und zerstört. Damit ist natürlich die in einer Mischung bestehende Befruchtung unmöglich. Die Befruchtung setzt also das Verhältniss der Gleichheit schon deshalb voraus, weil bei Ungleichheit eine einseitige Vernichtung stattfindet.

Wir haben oben gesehen, dass es sich bei der Gleichheit und Ungleichheit um die spezifischen Atomgruppen der Albuminate handelt, also um die schmeckenden und riechenden Stoffe. Dem entspricht, dass bei der Befruchtungswahl der chemische Sinn d. h. hier der Geruchssinn stets den Ausschlag gibt. Die spezifischen Riechstoffe sind also die Träger des Befruchtungsinstinkts, der stets nur gleiches zusammenführt, und darin liegt ein wesentlicher Moment des Beharrungsvermögens gegenüber den Einflüssen der Verjüngung.

### § 277.

Das im vorigen Pragraphen Gesagte erfordert noch eine Restriktion, die sich aus § 206 ergibt. Absolute Gleichheit darf zwischen zwei Protoplasmen, die in Befruchtungsverhältniss treten sollen, nicht bestehen, was wohl sehr einleuchtend ist, da absolut gleiche chemische Stoffe nicht auf einander wirken. Da

weder das Eiprotoplasma, noch das Samenfadenprotoplasma Flüssigkeiten sind, so ist eine Mischung nur möglich durch energischere kinetische Vorgänge, die nur aus dem Contact von differenten, nicht aber von gleichen Dingen entspringen. Da aber von der andern Seite die Ueberschreitung eines gewissen Unterschiedsgrades denselben zur Assimilationsdifferenz erhebt, so ist und bleibt das Befruchtungsverhältniss in äusserst enge und deshalb constante Bahnen eingeschlossen: steht auf der einen Seite der „Horror gegen Selbstbefruchtung“, so steht auf der andern der „Horror gegen Bastardirung“.

Wir müssen also statt Gleichheit das Wort Aehnlichkeit nehmen und sagen: Der Befruchtungsinstinkt führt stets Aehnliches zusammen, während unähnliche Thiere sich gleichgültig oder abstossend gegeneinander verhalten.

Uebrigens erfordert auch dieser Satz eine Restriktion. Es besteht eine gewisse geschlechtliche Anziehung zwischen sehr unähnlichen Thieren, die von dem Ausdünstungsgeruch ausgeht. Darauf beruht z. B. die Thatsache, dass weibliche Säugethiere und selbst Vögel von einem Manne sich viel leichter zähmen und anhänglich machen lassen als die Männchen, die ihrerseits von einem Weib sich leichter zähmen lassen. Die Sache geht übrigens bis zum Coitusversuch, den ich öfters männliche Papageien auf Hand und Nacken von Damen ausführen sah.

### § 278.

Bei allen getrennt geschlechtlichen Thieren steht bei jedem Verjüngungsakt die Vererbung des Geschlechtscharakters (ob männlich, ob weiblich) in Frage, denn eines ist auf diesem dunkeln Gebiet ziemlich ausser Zweifel, dass die Befruchtung über den Geschlechtscharakter endgiltig entscheidet. Denn die Ansicht, als könnte der Geschlechtscharakter erst während der Ontogenese anezogen werden (durch eigenartige Ernährung und sonstige Beeinflussung) hat nichts stichhaltiges für sich anführen können. Dagegen weiss man positiv folgendes:

1) Bei den Bienen und ihren Verwandten wird der Keim männlich, wenn er nicht befruchtet wird, und weiblich, wenn die Befruchtung stattfindet.

2) Bei gewissen Schmetterlingen (Psychiden und Solenobien) liefern die unbefruchteten Keime stets Weibchen, bei Befruchtung entstehen entweder nur Männchen oder überwiegend Männchen.

3) Bei vielen andern Thieren (Blattläusen, Daphniden etc.) liefern unbefruchtete Keime beiderlei Geschlechter.

Daraus ergibt sich für die Erzeugung des Geschlechtscharakters nur das mit Sicherheit, dass der Befruchtungsakt eine sehr wesentliche Rolle dabei spielt, allein dass keine allgemein gültige Theorie aufgestellt, sondern nur etwa folgendes gesagt werden kann.

### § 279.

Das Eiprotoplasma hat schon vor der Befruchtung einen bestimmten Geschlechtscharakter: es ist entweder androgen oder gynäkogen. Die Beobachtung lehrt, dass es Thiere mit ausschliesslich androgenen, andre mit gynäkogenen Eiern, endlich Thiere gibt, bei denen in einem und demselben Individuum androgene und gynäkogene Eier stecken. Nennen wir die ersteren, die stets nur ein Geschlecht führen, monogen disponirt, die andern amphigen disponirt.

Bei der amphigenen Disposition gibt es wieder gradweise Unterschiede, insofern entweder die androgenen oder die gynäkogenen Eier überwiegen, was als Hinneigung zur monogenen Disposition bezeichnet werden muss. Hierauf weist die Thatsache hin, dass es Thiere gibt, bei denen die Männchen viel seltener sind als die Weibchen (wie gewisse Crustaceen, Schlupfwespen etc.), sowie andere, bei denen das umgekehrte der Fall ist (z. B. hühnerartige Vögel).

Ferner beweisen Beobachtungen an Hausthieren und dem Menschen darauf hin, dass der Grad der Hinneigung zur monogenen Disposition nicht bloß artenweise, sondern auch individuell ungleich gross ist, es gibt z. B. einzelne Haushühner, deren Eier fast ausschliesslich nur ein Geschlecht liefern.

Darnach kommen wir zu dem Schluss, dass es sich bei der Erzeugung des Geschlechts in erster Linie um eine schon vor der Befruchtung bestehende bestimmte geschlechtliche Prädisposition des Eies handelt.

### § 280.

Dieser geschlechtlichen Prädisposition des Eies tritt die Befruchtung als beeinflussender Faktor entgegen, allein so, dass wir auch beim Samen eine geschlechtliche Prädisposition anzunehmen gezwungen sind.

Von monogen befruchtendem Samen müssen wir bei den Thieren mit Parthenogenesis sprechen und zwar bei den Psychiden von androgen befruchtendem Samen, bei den Bienen von gynä-

kogen befruchtendem. Von hier aus können wir kaum anders, als auch beim Samen die Möglichkeit amphigener Disposition anzunehmen, wie beim Ei; in welcher Form, darüber wissen wir aber lediglich nichts. Möglich ist

1) dass androgen und gynäkogen befruchtende Samenfäden gleichzeitig bei einem Individuum beisammen sind:

2) dass das Männchen in einer bestimmten Periode oder unter bestimmten Verhältnissen androgenen und unter andern Verhältnissen oder zu anderer Zeit gynäkogenen Samen führt.

### § 281.

Gehen wir von der in den zwei vorigen Paragraphen nieder gelegten Anschauung aus, so sind bei der Befruchtung zweierlei Verhältnisse denkbar, das der Gleichheit und das der Ungleichheit.

Im Falle der Gleichheit liegt die Annahme sehr nahe, dass das Geschlecht dann unausbleiblich der Disposition der beiden Keimelemente folge. Ich möchte aber eher annehmen, dass in diesem Fall gar keine Befruchtung, also auch keine Vererbung stattfindet, weil gewissermassen engstes Inzuchtverhältniss besteht, also androgener Samen auf ein androgenes Ei nicht wirkt.

Im Falle der Ungleichheit, den wir also wohl allein in Betracht ziehen dürfen, liegt ein Wettstreit zwischen Samen und Ei vor. Die Beobachtung an Bienen zeigt uns rein die absolute Ueberlegenheit des Samens. Dass aber das nicht ausnahmslos ist, zeigt uns der Fall bei den Solenobien, wo bei der Befruchtung nicht alle Eier ihr Geschlecht ändern. Damit sind wir gezwungen, auch den entgegengesetzten Fall, d. h. die Ueberlegenheit des Eies anzunehmen und consequenterweise auch den Fall der Gleichheit. Wir müssen dann sagen, der befruchtete Keim folgt dem Geschlecht des überlegeneren Theils. Ist z. B. das Ei gynäkogen und der Same androgen, so bleibt der Keim weiblich, wenn der Same inferior ist; wird dagegen männlich, wenn er überlegen ist. Ist dagegen das Ei androgen und der Samen gynäkogen, so hat Ueberlegenheit des Mannes ein weibliches Produkt zur Folge.

### § 282.

Stellen wir die causalen Fragen:

1) Worauf beruht es, ob ein Keimprotoplasma androgen oder gynäkogen ist? Bei den monogen disponirten Thieren

(Bienen und Psychiden) ist das Keimprotoplasma, soweit wir wissen, stets androgen resp. gynäkogen, deshalb liegt hier die Ursache in dem uns völlig unbekanntem spezifischen Charakter ihres Protoplasmas. Bei den amphigen disponirten Thieren liegen Beobachtungen vor, dass es sich um Unterschiede im Reifungsgrad handeln könnte. So liefern bei den Hühnern die im Frühjahr zuerst gelegten Eier relativ viel mehr männliche Thiere als die später gelegten, allein durchaus unermittelt ist, ob dies Einfluss des Hahnes oder der Henne ist. Die Erfahrungen an andern Hausthieren und den Menschen verbieten jedoch durchaus eine Verallgemeinerung dieser Ursache.

2) Worauf beruht die Ueberlegenheit des einen Elements über das andere? Für diese Frage liegt beim Menschen die Beobachtung vor, dass die Kinder überwiegend dem Geschlecht des reiferen Theils folgen; im Allgemeinen ist das zwar das ältere, allein da das Weib früher geschlechtsreif ist als der Mann, so muss der letztere einige Jahre dem Weib voraus sein, um nur das Gleichgewicht erlangt zu haben. Die zahlreichen Ausnahmen von dieser Regel zeigen jedoch, dass bei der Ueberlegenheit noch andere Momente in Betracht kommen, namentlich die Constitutionskraft: Die Kinder folgen *ceteris paribus* dem Geschlecht des constitutionskräftigeren Theils.

### § 283.

Der Einfluss der Befruchtung auf die Variationen in der Vererbung der übrigen Charaktere ist dahin zu präzisiren: Je gleichartiger in Bezug auf die nicht geschlechtlichen Charaktere die Erzeuger sind, um so geringer, je ungleichartiger, um so grösser ist die Variabilität.

Die Gleichartigkeit hängt in erster Linie von dem Grad der Blutsverwandtschaft ab: bei enger ist sie grösser als bei entfernterer. Deshalb zeigt bei fortgesetzter Inzucht, so weit diese nach § 206 überhaupt zulässig ist, die Vererbung eine mit der Zahl der Generationen stetig zunehmende Constanz, während bei Rassen- oder gar Spezieskreuzung die Variabilität stetig zunimmt. So tritt z. B. bei der Kreuzung von Saibling und Forelle, worauf schon früher hingewiesen wurde, eine enorme Variabilität in der Körpergrösse zu Tage (Differenz um das 14fache des Gewichts).

Die Variabilität tritt bei Kreuzung differenter Thiere darin zu Tage, dass bald der eine, bald der andere Erzeuger im Nachkommen das Uebergewicht erhält oder gleichmässige Mischung der Charaktere stattfindet. Die Charaktere der beiden Eltern



liegen entweder nebeneinander oder sie combiniren sich zu neuen Charakteren.

Weiter lehren Erfahrungen an den Hausthieren und dem Menschen, dass Kreuzung um so leichter Rückschläge (siehe § 248) erzeugt, je entfernter die Verwandtschaft beider Erzeuger oder — allgemeiner — je verschiedener sie sind, während bei Inzucht die Rückschläge sehr selten sind.

Von der erworbenen Differenz oder Gleichartigkeit gilt ohne Zweifel das Gleiche, wie von der durch die Blutsverwandtschaft bedingten.

### § 284.

Uebrigens liegen Beobachtungen vor, welche uns zwingen, den höchsten Grad der Vererbungsconstanz nicht auf den engsten Aehnlichkeitsgrad zu verlegen, sondern von einem Zuträglichkeitsmaximum zu sprechen, über das hinaus die Aehnlichkeit nicht gehen darf, weil sonst wieder Variabilität eintritt aber in entgegengesetzter Richtung wie bei der Kreuzung. Nämlich statt der Variation durch Rückschlag Variation durch Latenz: d. h. es werden gewisse, beiden Eltern zukommende Eigenschaften oder Organe gar nicht mehr oder in unvollkommenerem Grade entwickelt. Dahin gehört der Kretinismus und andere bis zur Missgeburt gehende Entwicklungshemmungen, die bei enger Inzucht ganz entschieden häufiger sind als bei entfernterem Verwandtschaftsgrad. Ich beobachtete bei afrikanischen Mähnschafen in Folge von Inzucht Verkümmern bis völlige Latenz der Hörner und der Mähne. Andere beobachteten bei Schweinen in Folge von Inzucht Latenz des Ernährungstrieb und der Beine. Bei den Hausthieren steht dem durch Rassenkreuzung erzeugten Rückschlag in der Richtung der Verwilderung die grössere Zähmheit und Temperamentlosigkeit der Inzuchtprodukte als eine Latenzerscheinung gegenüber.

## 17. Die sociologischen Funktionen.

### a) Allgemeines.

#### § 285.

Was wir im Bisherigen betrachtet, sind die elementaren Funktionen, welche sich an dem einzelnen Protoplasmastück, der einzelnen Zelle, dem *Microrganismus*, abwickeln. Neue Funktionen, nämlich

die sociologischen Funktionen ergeben sich daraus, dass das adhäsive Protoplasma der Multicellulaten bei der Entwicklung einen **Macroorganismus** aus vielen einzelnen in festen Verband tretenden Protoplasmastücken aufbaut, welche sich in Bezug auf Kraft- und Stoffwechsel gegenseitig beeinflussen. Wir können den Leib eines Multicellulaten recht gut einem Gemeinwesen von Individuen vergleichen. Jedes führt sein eigenes Leben (elementare Funktion), aber daneben haben sie gemeinschaftliche Interessen, organisiren sich zu diesem Behuf nach den Prinzipien der Arbeitstheilung, der Subordination und Coordination, unterhalten demgemäss Beziehungen unter einander (sociologische Funktionen) und treten nach aussen hin als einheitliches Ganze handelnd und leidend auf (biologische Funktionen). Im Verfolg dieses Vergleichs können wir auch die sociologischen Funktionen als die **Nationalökonomie** des Zellstaates bezeichnen.

Diese Funktionen haben einmal ihre allgemeine Seite, indem gewisse Beziehungen sich überall wiederholen, dann aber auch ihre spezielle Seite, weil die sociologische Complication nicht überall die gleiche ist, sondern grosse Verschiedenheiten von den einfachsten bis zu hochorganisirten gesellschaftlichen Formen zeigt.

### § 286.

Bei einer Analyse der allgemeinen Seite der sociologischen Funktionen sind zwei Fälle auseinander zu halten: Gleichartigkeit und Ungleichartigkeit der in Verband getretenen Zellen.

Handelt es sich um gleichartige Zellen, so verhalten sie sich nach aussen gleichartig, reagiren also auf die gleichen Reize und in gleicher Weise, resorbiren dieselben Stoffe und sondern die gleichen ab (Coordinationsverhältniss).

Nach der passiven Seite hin bezeichnen wir dies Verhältniss als das der Mitleidenschaft (Sympathie), nach der aktiven Seite als Mitarbeiterschaft (Cooperation) und nach der Bedarfssseite hin als das der Concurrenz.

### § 287.

Bei der Frage, wie sich gleichartige Zellen nach innen d. h. zu ihren gleichartigen Genossen verhalten, müssen zwei Fälle berücksichtigt werden.

1) Die coordinirten benachbarten Zellen stehen in der gleichen Phase des Stoff- oder Kraftwechselrhythmus, sind also

z. B. alle müssig oder müde oder arbeitend oder hungrig oder satt. In diesem Falle der absoluten Gleichheit ist die Beziehung ohne Zweifel die der völligen Indifferenz, da zwei ganz gleichartige Dinge nicht auf einander wirken können.

2) Befindet sich dagegen eine Zelle oder Zellgruppe in Folge einer örtlichen nur sie allein treffenden Reizung in der aktiven Phase des Kraft- und Stoffwechselrhythmus, ihre Artgenossen dagegen in der negativen, so liegt die Möglichkeit einer Beeinflussung vor und zwar aus nachstehenden Gründen.

### § 288.

Von Seite des Stoffwechsels erhellt die Beeinflussung aus folgendem:

Befindet sich eine Zelle im aktiven Stadium des Stoffwechsels, so kommt in Betracht, dass sie eine Aenderung in dem Medium hervorbringt, das nicht bloß sie selbst umgibt, sondern auch die benachbarten müssigen Zellen: sie gibt ihre Umsatzprodukte an das Medium ab und entnimmt ihm auf dem Wege der Resorption von den in ihm vorhandenen Nährstoffen. Da jede Veränderung des Mediums eine Störung des Gleichgewichts zwischen ihm und den Nachbarzellen ist, und jede Gleichgewichtsstörung, sofern sie stark genug ist, zur Erregungsursache wird, so muss schon aus diesem Grunde die Erregung von der primär und genügend stark erregten Zelle sich auf die Nachbarn fortpflanzen.

Von Seiten des Kraftwechsels gilt:

a) Die mit der Stoffwechselarbeit verbundene Wärmesteigerung muss, sobald sie den Schwellenwerth erreicht, ebenfalls einen Reiz auf die Nachbarzellen ausüben.

b) Geht die chemische Reaktion einer Zelle in Folge der Arbeit aus der alkalischen in die saure über, so tritt sie zu den benachbarten müssigen und deshalb alkalisch reagirenden in das Verhältniss der elektromotorischen Spannung und das begründet wieder eine Erregung der letztern.

c) Führt die arbeitende Zelle Contractionen aus, so übt sie, falls diese stark genug sind, einen mechanischen Reiz auf die Nachbarzellen aus.

Das allgemeine Resultat ist also, dass der Erregungszustand einer Zelle auf die benachbarten coordinirten Zellen übertragen wird: sie werden in Mitleidenschaft und Mitarbeiterschaft gezogen.

### § 289.

Diese Beeinflussung begründet ein Subordinationsverhält-

niss in der Art, dass die erregte Zelle der müssigen überlegen ist. Die Ueberlegenheit äussert sich nicht blos in der Fähigkeit den eigenen Erregungszustand auf die Nachbarn zu übertragen, sondern auch in einer überlegenen Concurrenz in Bezug auf den Stoffwechsel und dieser Einfluss ist der weiter greifende.

Da nach früherem die erregte Zelle resorptionsfähiger ist als die müssige, so wird erstere einer Nährstofflösung mehr Nährstoffe entziehen als letztere. Wenn nun die Lösung eine gemeinschaftliche ist, so ist das gleichbedeutend mit einer Verkürzung der müssigen Zelle, sofern sie nicht sekundär und ebenso stark in Mit-erregung versetzt wird. Dies tritt besonders in der Wachstumsperiode der Thiere in der sogenannten *Discorrelation* des Wachstums zu Tage: die stärker arbeitenden weil häufiger erregten Theile wachsen stärker als die weniger arbeitenden, bei welchen in excessiven Fällen Verkümmern durch Nichtgebrauch eintritt.

#### § 290.

Die im Vorigen geschilderte Erregungsübertragung ist natürlich von mancherlei Umständen, theils fördernd theils hemmend, beeinflusst.

Liegen die Zellen in gedrängtem Verband, so trifft die Beeinflussung natürlich zuerst die nächsten Nachbarn und breitet sich in concentrischer Weise aus. Der Grad der Ausdehnung hängt theils von der Stärke der primären Erregung theils von der Erregbarkeit und Erregungsleitungsfähigkeit der andern Zellen ab. Unter günstigen Umständen werden nun alle in Verband stehenden Zellen successive von der Erregung ergriffen, andernfalls bleibt dieselbe auf sogenannte *Sympathiebezirke* beschränkt, deren Querschnitt kreisförmig ist, wenn die Leitungswiderstände rundum gleich gross sind, elliptisch bis linear, wenn sie nach einer Richtung grösser sind als nach einer darauf senkrechten.

#### § 291.

Bei den Leitungswiderständen handelt es sich nicht blos um die Beschaffenheit der einzelnen Zellen, sondern auch darum, ob sie direkt an einander stossen oder durch zwischen gelagerte *Intercellularsubstanz* distanzirt sind; in letzterem Falle kommt dann die Beschaffenheit der *Intercellularsubstanz* wesentlich in Betracht, insofern sie die Erregungsübertragung leicht oder schwer vermittelt. In dieser Beziehung ist zu bemerken:

Feste Intercellulärsubstanz wird auf die vom Stoffwechsel ausgehende Beeinflussung im Allgemeinen einen hemmenden Einfluss ausüben, um so mehr, je fester und dichter sie ist. Deshalb sind z. B. bei den vielzelligen Pflanzen die Sympathiebeziehungen weit weniger innig als bei den Thieren. Für die Beeinflussung durch die beim Kraftwechsel frei werdenden Kräfte kann feste Beschaffenheit der Intercellulärsubstanz unter Umständen eben so förderlich als hemmend sein. So z. B. wird durch sie mechanische Bewegung, die an einem Orte entsteht, leicht auf entfernt gelegene Zellen oder Zellgruppen beziehungsweise auf Gegenstände der Aussenwelt fortgepflanzt werden und zwar um so mehr, je elastischer sie ist. Dabei hat man folgendes zu unterscheiden:

Bei geringer Elasticität (d. h. grosser Steifigkeit) wird die Uebertragung prompt und plötzlich geschehen, bei grosser Elasticität (d. h. grosser Dehnbarkeit) dagegen successive. Die Vollkommenheit der Uebertragung hängt von der Vollkommenheit der Elasticität ab. So bilden die festen Intercellulärsubstanzen, die meistens auch in hohem Grade elastisch sind, einen sehr wichtigen Theil des Bewegungsapparates der höheren Thiere: sie sind der passive, übertragende Theil.

Unter anderen Verhältnissen wirken feste Intercellulärsubstanzen aber auch mechanisch hemmend, insofern sie lokalen Protoplasma-bewegungen mit dem Gewicht ihrer Masse und durch ihre Steifigkeit entgegenreten oder durch ihre Elasticität stosszertheilend wirken.

Es kommt also nur auf die mechanische Construction an, ob die feste Intercellulärsubstanz eine mechanische Sympathie oder das Gegentheil, mechanische Isolirung, herstellt.

Bezüglich der molekularen Bewegungen kommt in Betracht, dass von den Festigkeitsverhältnissen der Intercellulärsubstanz namentlich die Schalleitung abhängt, während dagegen die Leitungsfähigkeit für Licht, Wärme und Electricität von dem Cohäsionszustand weniger beeinflusst wird.

## § 292.

Ist die Intercellulärsubstanz flüssig, so ist sie sehr befähigt eine Vermittlerrolle für chemische Beeinflussung zu unternehmen. Insofern eine Zelle oder Zellgruppe durch ihren Erregungszustand die Beschaffenheit dieses flüssigen Mediums ändert, stellt letzteres Sympathiebeziehungen zwischen all den Zellen her, mit denen es in Berührung kommt. Hierbei ist jedoch eine Einschränkung zu machen:

Stagnirt die Flüssigkeit und ist sie nur für eine relativ geringe Zahl von Zellen gemeinschaftliches Medium, so stellt sie sehr innige Sympathiebeziehungen her, d. h. jede lokale Reizung wird sich rasch und leicht auf alle Genossen fortpflanzen.

Ist es dagegen eine bewegte Flüssigkeit, welche, wie Blut und Lymphe, gemeinschaftliches Medium für alle Individuen des Zellstaates ist, so gewinnen zwar die Sympathiebeziehungen an Extensität, aber sie verlieren um so mehr an Intensität, je grösser die Masse des Mediums ist im Verhältniss zu der Zellennasse, welche primär durch die lokale Erregung getroffen ist und je rascher sie kreist und zwar deshalb, weil die durch die örtliche Reizung gesetzte Veränderung des Mediums einen zu geringen Bruchtheil desselben trifft.

### § 293.

Bei der Uebertragung der im Kraftwechsel entbundenen freien Bewegungen spielt die flüssige Intercellularsubstanz folgende Rolle.

Durch ihre Incompressibilität und Verschieblichkeit eignet sie sich ausgezeichnet zur Uebertragung mechanischer Bewegung von einer Stelle des Körpers auf eine andere, sofern sie in feste Wandungen eingeschlossen ist. Sind die Wandungen steif, so erfolgt die Uebertragung der Bewegung prompt, sind die Wandungen elastisch, successive. Aus diesem Grunde können flüssige Inter-cellularsubstanzen in ähnlicher Weise wie die festen einen wesentlichen, nämlich den passiv übertragenden Theil des Bewegungsapparats bilden. (Insbesondere bei Weichthieren).

Unter den molekularen Bewegungen kommt hauptsächlich die Wärme in Betracht. Flüssig Inter-cellularsubstanz kann, sofern sie bewegt ist, den Wärmetransport ungleich rascher besorgen, als dies die leitbarsten Festsubstanzen zu thun vermögen. Wir werden hierauf bei der Funktion des Gefässsystems zurückkommen.

### § 294.

Aus den vorigen Paragraphen ergibt sich, dass bei der sympathischen Beeinflussung eine direkte, von Zelle zu Zelle gehende, und eine indirekte durch eine kreisende Flüssigkeit zu unterscheiden ist (eine andre indirekte wird später geschildert werden). Die erstere ist im allgemeinen langsamer als die letztere. Das ist einmal von grossem Erfolg für den Effekt d. h. die Cooperation,

denn bei dieser handelt es sich um die Summirung der Effekte: je rascher diese stattfindet, um so grösser ist der Gesamteffekt. Fürs zweite bedingen die grösseren Hindernisse, welche der direkten Beeinflussung sich entgegen stellen, dass hier örtliche Erregungen viel häufiger und länger lokalisiert bleiben, während bei der indirekten die Lokalisierung seltener und kürzer ist. Im ersteren Fall sind, unter den verschiedenen Thiertypen, die Cölenteraten und Radiolarien, die ganz auf direkte Beeinflussung angewiesen sind: Bei ihnen sind alle Lebensvorgänge sehr langsam und die Sympathie- und Cooperationsbeziehungen sehr schwach. Im letzteren Fall befinden sich die Enteraten, deren Theile durch den Besitz von kreisenden oder wenigstens fluctuirenden Ernährungsflüssigkeiten in viel engere und raschere Sympathiebeziehungen gebracht sind.

### § 295.

Bei dem Fall der spezifischen Ungleichheit der im organischen Verband lebenden Zellen erhalten wir begreiflicher Weise eine reichlichere Casuistik in Bezug auf Grad und Qualität des Unterschieds. Trotzdem wird es sich in jedem einzelnen Fall um einige bestimmte Fragen handeln.

1) Bedingt die Ungleichheit eine Ueberlegenheit der einen Zellenart über die andere oder nicht?

2) Welcher Art und welchen Grades ist die etwa vorhandene Ueberlegenheit und worauf basirt sie?

3) Was ist die Folge der Ueberlegenheit der einen über die andere und zwar sowohl für die Thätigkeit der betreffenden Zellarten, als auch für das Verhalten des ganzen Zellgemeinwesens nach aussen.

### § 296.

Bei der allgemeinen Ueberlegenheitsfrage muss wieder unterschieden werden, ob die Ueberlegenheit auf allen oder nur auf bestimmten Gebieten des Kraft- und Stoffwechsels vorhanden ist, während in anderen Gleichheit oder das Gegentheil walten kann.

Ueber die Art und Weise, wie die Ueberlegenheit auf den verschiedenen Gebieten des Kraft- und Stoffwechsels zum Ausdruck kommt, gilt folgendes:

Auf dem Gebiet des Stoffwechsels haben wir es mit den Verschiedenheiten in Bezug auf die Resorptions-Fähigkeit zu thun. Hier finden wir, und zwar im Leib der Darmthiere, zuerst den

Unterschied in Bezug auf die Absorptionsfähigkeit für Sauerstoff zwischen den fixen Zellen und den Wanderzellen des Blutes. Letztere beladen sich an den Athmungsflächen mit Sauerstoff, allein sobald sie in Berührung mit den fixen Gewebszellen gelangen, macht sich die Ueberlegenheit der letzteren in der Weise geltend, dass den erstern ein Theil ihres Sauerstoffes entzogen wird. Damit ist eine Beziehung gegeben, welche wir als stoffliches Bedienstungsverhältniss bezeichnen müssen.

Von einem andern Standpunkte aufgefasst, muss eine ungleiche Resorptionsfähigkeit das Verhältniss der überlegenen Concurrrenz schaffen. Grenzen Zellen von ungleicher Resorptionsfähigkeit an ein und dieselbe Nährstofflüssigkeit, so wird die überlegene Zelle von einem bestimmten Nährstoff mehr an sich zu ziehen vermögen als die schwächere.

Dabei wird es sich aber nicht nur um quantitative sondern auch um qualitative Verhältnisse handeln, d. h. es wird eine Zellart eine überlegene Anziehung auf einen bestimmten Bestandtheil der Nährstofflösung ausüben können, während die andere zwar in Bezug auf diesen Stoff inferior, allein in Bezug auf einen andern Mischungsbestandtheil überlegen ist. In einem derartigen Falle haben wir es mit dem Verhältniss der stofflichen Arbeitstheilung zu thun.

Wo diese Beziehung vorliegt, wird ein Interessenconflict nur dann eintreten, wenn die Nährstofflösung eben nicht beide Bedarfsstoffe führt. Ein solcher Conflict tritt z. B. im Hungerzustand ein und äussert sich dann darin, dass die während des Hungers eintretenden Gewichtsverluste nicht alle Zellarten in gleicher Weise treffen. Lässt man z. B. ein Thier verhungern, so hat es  $\frac{1}{10}$  (wenn es gemästet war  $\frac{5}{10}$ ) seiner Körpermasse verloren. Dieser Verlust vertheilt sich sehr ungleich: das Fettgewebe ist fast ganz geschwunden, das Blut hat  $\frac{3}{4}$  seines Gewichtes verloren, das Nervensystem dagegen nur  $\frac{1}{5}$ , das Gehirn sogar fast nichts, ein Beweis dafür, dass das Nervenprotoplasma in Bezug auf den Nährstoffanziehung allen andern Protoplasmarten überlegen ist.

### § 297.

Ein weiterer Fall bei überlegener Resorptionsfähigkeit wird der sein, dass das stärkere Protoplasma dem schwächeren auf direktem oder indirektem Wege gewisse Stoffe entziehen kann. Dem direkten Entzug sind z. B. alle Zellen, die an Nährstofflösungen grenzen, durch ihre Hintermänner ausgesetzt. Nament-



lich bei den Coelenteraten ist nur auf diesem Wege eine Ernährung der hinter den Entodermzellen liegenden Mesoderm- und Exodermzellen denkbar. Auch bei den Thieren mit einem geschlossenen Gefäßsystem wird ein ähnliches Verhältniss zwischen den die Blutbahn begrenzenden Endothelzellen und den übrigen Gewebszellen nicht ganz abzuweisen sein, es sei denn dass die von mehreren Forschern angegebenen Poren in der Wandung der Capillaren einen direkten Zutritt der Nährstofflösung zu den Gewebszellen ermöglichen.

Der indirekte Entzug ist der, welcher durch die kreisenden Ernährungsflüssigkeiten (Blut und Lymphe) vermittelt wird. Wenn das kräftigere Protoplasma diesen gewisse Stoffe in sehr hohem Masse entzieht, so kann dies den Austritt der gleichen Stoffe aus einer entfernteren schwächeren Protoplasmaart in das Blut zur Folge haben. So darf wohl die Thatsache gedeutet werden, dass dem Fettgewebe sein Fett entzogen wird, sobald durch stärkere Arbeit im Muskelprotoplasma ein erhöhter Fettverbrauch stattfindet.

Eine weitere Folge spezifischer Ueberlegenheit zeigt sich auf dem Gebiete der Stoffabsonderung. Besitzen gewisse Zellarten eine besondere Anziehungskraft für Stoffe, die von andern deshalb abgesondert werden, weil sie für dieselbe keine Anziehungskraft haben, so entwickelt sich ein Bedienstungsverhältniss: die ersteren befreien die letzteren von Stoffen, welche nachtheilig auf sie wirken würden. Auch diese Beziehung kann auf direktem Wege durch angrenzende Zellen, oder indirekt durch Vermittlung einer kreisenden Flüssigkeit geschehen.

### § 298.

Bei der Ueberlegenheit in Bezug auf die Kraftwechselforgänge handelt es sich in erster Linie um die Unterschiede in der Erregbarkeit und zwar so:

Wir sahen oben, dass der erregte Zustand ein Ueberlegenheitsmoment darstellt. Grenzen nun zwei Protoplasma-Arten von ungleicher Erregbarkeit an einander, so wird eine Reizung das Erregbarere rascher, also früher und auch stärker erregen, als das minder erregbare, und es wird eine Reizstärke geben, wobei sogar nur das erstere, das letztere gar nicht erregt wird: hieraus resultirt eine Ueberlegenheit des ersteren über das letztere.

Eine weitere Ueberlegenheit beruht auf grösserer Fähigkeit zur Erregungsleitung. Wo diese gegeben ist, findet im lebenden Protoplasma ein lawinenartiges Anschwellen der Erregungsstärke

statt, so dass ein solches Protoplasma ein am Ende der Leitung liegendes anderes Protoplaststück mit überlegener Kraft trifft.

Die genannten Beziehungen bestehen z. B. zwischen dem Nervenprotoplasma und den übrigen Protoplasten eines Multicellulaten, indem ersteres auf Grund seiner grösseren Erregbarkeit und hohen Leitungsfähigkeit eine beherrschende Stellung einnimmt.

Neben der beherrschenden Stellung kommt jedoch dem erregbareren Protoplasma auch eine vermittelnde Rolle zu. Wird nämlich das minder erregbare Protoplasma zuerst erregt und gelingt es ihm, durch seinen eigenen Erregungszustand das angrenzende erregbarere ebenfalls zu erregen, so wird sich in diesem die Erregung mit wachsender Stärke fortbewegen und Protoplasten, die am entgegengesetzten Ende der Leitung liegen, mit überlegener Kraft gleichfalls in Erregungszustand versetzen, also Beziehungen der Sympathie und Cooperation auf weitere Distanzen und mit grösserer Geschwindigkeit vermitteln. Dies ist eine der wichtigsten Funktionen des Nervenprotoplastas.

### § 299.

Ueberlegenheit in Bezug auf die contraktile Befähigung führt natürlich zu mechanischer Beherrschung, indem die mit dem contraktileren Protoplasma verbundenen Theile den Bewegungen desselben gehorchen müssen. Die Art und Weise, wie diese Theile dem von den contraktileren Protoplasten ausgehenden Zug und Druck gehorchen, hängt natürlich von ihren Festigkeitsverhältnissen ab. Weiche Theile erleiden hiebei Lage- und Formveränderungen, feste dagegen vorzugsweise Lage-Veränderungen, wodurch sie im Stande sind, die Bewegungen von einem Ort zum andern zu übertragen. So überträgt das feste Sehngewebe die Bewegungen des Muskelprotoplastas auf Knochen oder andere Weichtheile.

Ausser den festen Theilen sind, wie gleichfalls schon oben geschildert, auch die flüssigen zur Uebertragung mechanischer Bewegung geeignet, weil jeder Druck, der auf eine in Röhren eingeschlossene Flüssigkeit ausgeübt wird, sich auf alle Theile der Rohrwand fortpflanzt und, sofern diese Wand elastisch ist, auch auf alle die sie begrenzenden Theile bewegend zu wirken vermag.

### § 300.

Ein weiteres Ueberlegenheitsverhältniss ist dann gegeben, wenn lebendes Protoplasma an abgestorbenes grenzt. In

diesem Falle kommt es entweder bald früher, bald später zur unmittelbaren Abstossung des letzteren oder zur Verdauung, d. h. Auflösung und Resorption des Abgestorbenen durch das Lebendige. Die Resorption erstreckt sich aber in diesem Fall nur auf das unmittelbar angrenzende todte Protoplasma; das entfernter liegende, das mittlerweile der Fäulniss oder Vertrocknung anheimgefallen ist, wird dabei nur abgestossen, denn die Verdauung der an das lebendige Gewebe stossenden Grenzschicht ist gleichbedeutend mit einer Zusammenhangstrennung zwischen todttem und lebendigem Theil. Die sich bildende Furche nennt man Demarkationsfurche.

Am leichtesten erfolgt natürlich die Abstossung des todten Theils, wenn derselbe dem lebendigen nur äusserlich anliegt. Todte Theile, die von lebenden rings umschlossen werden, fallen häufiger der Resorption, als der Abstossung anheim.

Das Absterben der Zellen tritt sehr häufig als sociologische Funktion auf. Da die Zellen eines Multicellulatenkörpers der Vermehrung durch Theilung fähig sind, so ist der Gesamtorganismus befähigt, absterbende und zur Abstossung verurtheilte Zellen auch wieder zu ersetzen und so ist die Möglichkeit gegeben, ohne Beeinträchtigung des Gesamtbestandes fortlaufend Zellen im Dienst des Gesamtstaates aufzuopfern.

Die Aufopferung erfolgt entweder zu i n t e r n e n (sociologischen) oder e x t e r n e n (biologischen) Zwecken. Solche externe Zwecke sind die passive Beschützung und Vertheidigung des Gesamtorganismus oder die Erhöhung seiner aktiven Erwerbsfähigkeit. Es bilden z. B. die durch Verhornung absterbenden Exodermzellen der Luftwirbelthiere einen mechanisch und chemisch schützenden Panzer um den Gesamtorganismus. In ähnlicher Weise beschützen die durch Verschleimung absterbenden Exodermzellen der Wasserthiere den Gesamtkörper, indem sie ihn glätten und dadurch seine Ergreifbarkeit und bei der Ortsbewegung die Beeinträchtigung durch Reibung vermindern. Aktive Bedeutung haben z. B. die Nesselzellen der höheren Cölenteraten, die zur Vergiftung des Beuteobjekts dienen, dabei aber aufgeopfert werden.

Im internen Verkehr kann Zellenaufopferung in mehrfacher Weise dem Gesamtwohl dienen. Einmal in mechanischer, insofern Zellen, die durch Verschleimung absterben, zur Glättung innerer Wege (Luftwege, Speisewege) dienen, und insofern verirdete Zellen die Rolle übernehmen, wie sie oben von den steifen Intercellularsubstanzen geschildert wurde. Dann in chemischer Beziehung, insofern die Zellenopferung eine Form der Absonderung ist, womit die Möglichkeit gegeben ist, Stoffe nach aussen abzuscheiden, die auf dem Wege der Osmose und Filtration

nicht entfernt werden können. Dahin gehört z. B. die Absonderung des Hauttalgs (der Milch?) in seinen verschiedenen Modifikationen.

Die Ursache des Absterbens dieser geopfertten Zellen ist die Consequenz ihrer exponirten Stellung gegenüber den umgebenden Medien, die zerstörend auf sie einwirken; die Ursache der Abstossung ist die Ueberlegenheit der hinter ihnen liegenden, durch sie beschützten Zellen.

### § 301.

Nachdem wir im bisherigen die Beziehungen der zu einem Zellstaate vereinigten Protoplasmastücke zu einander analysirt haben, müssen wir uns zur Erörterung der Ergebnisse wenden, welche die Thätigkeit des einzelnen Protoplasmastückes für die ganze Zellgemeinde hat.

Das allgemeine Ergebniss ist, dass der Gesamtkörper als Ganzes alle die Funktionen ausübt, welche wir an dem einzelnen Elementarorganismus beobachten. Er zeigt alle Erscheinungen des Kraft- und Stoffwechsels und tritt durch diesen als ganzes in Beziehungen zu den umgebenden Medien und Naturgegenständen, sie beeinflussend und wiederum von ihnen beeinflusst. Diese Gesamtfunktionen werden als biologische bezeichnet und sollen im dritten Band des vorliegenden Werkes geschildert werden.

In diesen Gesamtfunktionen liefern die einzelnen, den Gesamtkörper zusammensetzenden Elementarorganismen ihren Beitrag in Form einer sociologischen Leistung. Diese Leistungen können aber nur mittelst einer Materialzufuhr (und Abfuhr) aus den umgebenden Medien bestritten werden. Sobald nun in Folge der räumlichen Complication ein Theil der Mitglieder des Zellstaates ausser direkten Contact mit den umgebenden Medien gesetzt ist, so ist damit die Forderung einer Gegenleistung gegeben, welche die betreffenden Zellen an den Gesamtkörper zu stellen haben, wenn dieser ihrer Leistungen theilhaftig werden soll. Damit ist die Grundlage zur Arbeitstheilung gegeben: Die verschiedenartigen Protoplasmen treten in das Verhältniss von Leistung und Gegenleistung.

### § 302.

Die Arbeitstheilung kommt in der Weise zu Stande, dass die eine Protoplasmaart mit dieser, die andere mit jener Seite ihres Kraft- und Stoffwechsels, die eine mit ihrer resorbirenden, die andere mit ihrer sekretorischen, die dritte mit ihrer kontraktilen Thätigkeit sich an den entsprechenden Gesamtfunktionen des

Körpers betheilt. Das ist aber nicht so zu verstehen, als ob die einzelne Zelle überhaupt nur in dieser einzigen Richtung thätig wäre; im Gegentheil: Sie vollführt in der Regel alle elementare Funktionen, aber der Nutzeffekt für den Gesamtorganismus entspringt blos der einen oder andern Seite ihrer Elementarfunktionen, während der übrige Theil ihrer Funktionen ohne direkten Nutzwert für den Gesamtkörper ist, oder im Gegentheil ihm sogar noch Leistungen auferlegt. Dass es im Gegensatz zu den Zellen, welche nur durch Bethätigung ihrer elementaren Lebensfunktionen dem Gesamtkörper nutzen, auch solche gibt, die es durch ihr Absterben thun, haben wir schon im vorhergehenden Paragraphen erfahren.

### § 303.

Die Arbeitstheilung ist jedoch nicht nur an qualitative Unterschiede der verschiedenen Protoplasmasarten geknüpft, sondern auch an räumliche Verhältnisse. Daraus ergibt sich eine Lokalisierung der Funktionen des Gesamtkörpers. Die Ursache dieser räumlichen Sonderung der Funktionen liegt darin, dass die unter den Mitgliedern des Zellstaates sich einstellende, die Arbeitstheilung ermöglichende Differenzirung eine Consequenz ihrer verschiedenen räumlichen Lage zu den umgebenden Medien ist, worüber in dem Abschnitt von der sociologischen Differenzirung bei der Entwicklung gesprochen werden soll.

Bei dieser Lokalisierung hat man es weniger mit der absoluten räumlichen Beschränkung einer Funktion zu thun, als damit, dass sie vorzugsweise von einem bestimmten Körpertheil ausgeübt wird, von andern Körpertheilen dagegen nur in untergeordneter Weise; so athmet z. B. neben der Lunge auch noch die Haut.

Auch insofern ist die Lokalisierung meist keine vollständige, als sich verschiedene Körpertheile in Bezug auf eine Funktion vicarierend verhalten können. Man versteht darunter, dass eine Funktion, die unter bestimmten Verhältnissen von einem Organ per majora besorgt wird, [unter Verhältnissen, welche die Thätigkeit dieses letzteren behindern, von einem andern Organ, das sich vorher nur per minora an jener Funktion betheiligte, entweder ganz oder zum grossen Theil besorgt wird. Man spricht in diesem Sinne von vicarirenden Organen.

### § 304.

Ausser der qualitativen Seite des Nutzeffektes der Elemen-

tarfunktionen für die Gesamtfunktion muss auch noch der quantitativen Seite gedacht werden. Während nämlich gewisse Zellen einen hervorragenden Antheil an den biologischen und sociologischen Funktionen nehmen, leisten andere wenig oder gar nichts und führen somit eine belastende, gewissermassen parasitäre Existenz, die nur insofern zu einer leistenden werden kann, als jedes Protoplasmastück einen verfügbaren Nahrungsvorrath repräsentirt, der im Nothfall zur Speisung der andern verwendet werden kann. Solche parasitäre Existenzen sind häufig die Fettzellen, obwohl sie in andern Fällen auch erhebliche mechanische Dienste sowie Dienste beim Wärmehaushalt leisten.

In das Gebiet der Krankheitslehre gehört die Thatsache, dass auch pathologische Existenzen, bei denen sich statt eines Nutzeffektes eine Benachtheiligung ergibt, in dem Gesamtkörper entwickeln können (z. B. Krebszellen).

### § 305.

Nachdem wir im Bisherigen die Art der sociologischen Beziehungen besprochen, müssen wir auch den Bedingungen derselben einige Worte widmen.

Zunächst versteht sich von selbst, dass die Grundbedingungen der sociologischen Funktionen dieselben sind wie die der elementaren. Hierzu kommen aber noch die räumlichen Bedingungen, d. h. die zu einem Gesamtorganismus zusammentretenden Elementarorganismen müssen in bestimmter Weise architektonisch zusammengefügt sein, wenn ihre sociologische Funktionen den erforderlichen Nutzeffekt nach aussen haben sollen.

Da der oberste Zweck eines Gesamtorganismus seine von der Aussenwelt fortwährend angefochtene Selbsterhaltung (und die Erhaltung der Gattung) ist, und dies einen steten Kampf des Organismus gegen feindliche Kräfte bedingt, so ist es erforderlich, dass seine, im Verhältniss der Arbeittheilung zu einanderstehenden Theile sich in der richtigen strategischen Lage befinden um mit möglichstem mechanischem Effekt die Aufgaben, welche Angriff und Vertheidigung stellen, zu lösen.

Hierbei haben wir es mit allgemeinen strategischen Gesetzen zu thun sowie mit einer grösseren Anzahl von speziellen taktischen Massregeln, welche uns eine aufsteigende Reihe von Komplikationen vorführen, wobei es sich theils darum handelt, den Gesamtorganismus bestimmten äusseren eigenartigen Verhältnissen gegenüber hinreichend auszurüsten, theils darum, ihm im allgemeinen einen grösseren Grad von biologischer Unabhängigkeit, durch vielseitigere Widerstands- und Angriffsfähigkeit, zu geben.

## § 306.

Die allgemeinste strategische Massregel bei allen thierischen (und den meisten pflanzlichen) Multicellulaten ist die concentrische Aufstellung. Wir können in dieser Beziehung den Leib eines Multicellulaten mit einer Festung vergleichen, in welcher die zu beschützenden Theile, unter diesen vor allen Dingen das Proviantmagazin im Centrum, die beschützenden in der Peripherie aufgestellt sind und, zwar zu äusserst die passiv beschützenden, hinter ihnen gedeckt die aktiv beschützenden.

Diese concentrische Aufstellung ist einer verschiedengradigen Differenzirung fähig und eine solche ist um so nothwendiger, je ausgedehnter die Festung, d. h. je grösser der Thierkörper ist. Wie mit der Grösse der Festung die Zahl der Vertheidigungsgürtel zunehmen muss, zwischen denen cirkulatorische Laufgräben liegen, so sondern sich auch die höheren Thierkörper in immer zahlreichere, durch cirkulatorische Schichten geschiedene, verschieden funktionirende Schichten, wie im nächsten Abschnitt genau geschildert werden soll, da hier ein bestimmtes System der funktionellen Differenzirung beobachtet wird.

Die höheren Pflanzen zeigen die concentrische Aufstellung ebenfalls, aber nur mit der Fronte nach aussen, die Thierleiber dagegen von der Organisationsstufe der Cölenteratie angefangen mit zwei Hauptseiten, einer nach aussen und einer zweiten nach innen. Im Gegensatz zu den Pflanzen, welche alle ihren Verkehr mit den umgebenden Medien an der äusseren Peripherie besorgen, nehmen die Thiere durch ihren Mund Objekte der Aussenwelt, also gewissermassen einen Theil derselben, in die im Centrum liegende Nahrungshöhle auf und nun wird auch diesem Theil der Aussenwelt gegenüber concentrische Stellung genommen.

Die concentrische Aufstellung ist aber nur bei den unvollkommensten Thieren rundum die gleiche, weiter aufwärts in dem Thierreich entwickelt sich stets ein Theil der Peripherie zu einer Angriffsseite und zwar ist es stets der um die Eingangspforte, den Mund, liegende Theil, der bei den sesshaften Thieren nach oben, bei den flottirenden meist nach unten, bei den aktiv mobilen meist seitlich liegt.

## § 307.

Ein zweites, aber erst sekundär auftretendes Strategem, zu dem die Natur greift, um die Leistungsfähigkeit des Multicellulatenkörper zu steigern, wird durch die Systeme repräsentirt.

1) Zur Herstellung eines einheitlichen Commandos und eines im Commando zusammenlaufenden Rapportirungssystems wird eine eigene Protoplasmart, die der Nerven, verwendet, die durch ihre hohe Leitungsfähigkeit in der Lage ist, eine beherrschende Stellung einzunehmen. Seine Leistung verlangt ebenfalls eine bestimmte räumliche Anordnung, und diese ist im allgemeinen die eines radiär den Körper durchsetzenden Telegraphensystems, dessen Centralstation im beschützten Centrum liegt.

2) Hierzu gesellt sich die Herstellung eines intermediären Stoffwechsels behufs allseitiger Verproviantirung aller Körpertheile, und geregelter Abfuhr der Abfallprodukte, was durch die Gefäßsysteme bewirkt wird, deren räumliche Anordnung im allgemeinen die gleiche ist wie die des Nervensystems: ein radiäres, vom beschützten Centrum nach der Peripherie ausstrahlendes, in Zu- und Abfuhrwege zerfallendes Kanalwerk, dessen Inhalt von einer Centralstation aus bewegt wird. Dass auch diese Canalisation in ihrer Leistung von der morphologischen Anordnung abhängt, ist einleuchtend, da es sich um methodisch geordnete Zuleitung und Ableitung auf kürzestem Wege mit möglichst wenig Friktion handelt.

Nicht alle Multicellulaten besitzen diese Systeme, die niedersten derselben, Catallakten, Radiolarien und die Cölenteraten (mit Ausnahme der Quallen, bei denen Nerven gefunden sind) sind nerven- und gefässlos.

### § 308.

Das dritte Stratagem ist die Zerlegung der concentrisch aufgestellten Massen in coordinirte kleinere Abtheilungen (Segment- und Organbildung). Hierdurch ist die Möglichkeit einer weitergehenden Arbeitstheilung innerhalb der Schichten, und damit die der Bildung von Specialwaffen und der Beschränkung der Aktion auf einen bestimmten Theil der Peripherie gegeben. Auch hierbei wird ein gewisses System der weitergehenden Gliederung vom Einfacheren zum Zusammengesetzteren befolgt.

### § 309.

Ein weiterer Zusammenhang zwischen morphologischem Aufbau und den sociologischen Functionen ist durch die Erfordernisse der Ortsbewegungsfähigkeit bedingt. Während die frei lebenden Zellen mittelst Wurzelfüssen oder Flimmerhaaren und Geisseln sich leicht im Raum bewegen, und dies auch noch dann ge-



lingt, wenn die Zahl der zum Gesamtorganismus zusammen-tretenden Zellen nicht gross, letzterer also klein ist, beeinträchtigt eine grössere Anhäufung zu grossen Thierleibern die Ortsbewegungs-fähigkeit sofort. Deshalb treffen wir auf der Organisationsstufe der Cölateratie und der niedern Stufen der Enteratie fast nur pflanzenartig festsitzende Thiere. Erst nach der Erfüllung ge-wisser, genau nach Mass und Lage geordneten mechanischen Be-dingungen, die von inneren und äusseren architektonischen, die Stabilität und Labilität bedingenden Verhältnissen abhängig sind, wird der Multicellulatenleib wieder zur Lauf-, Schwimm- oder Flugmaschine und gewinnt dadurch eine höhere biologische Selb-ständigkeit.

In den folgenden Abschnitten soll gezeigt werden, in welcher Weise die Differenzirung der sociologischen Funktionen in auf-steigender Ordnung erfolgt und zwar betrachten wir dabei zuerst die concentrische Differenzirung der Funktionen (Physiologie der Schichten des Thierkörpers), dann die Funktion und fortschreitende funktionelle Differenzirung der Systeme und endlich den Werth und die fortschreitende Differenzirung der Segment- und Organ-bildung.

## 18. Die sociologischen Funktionen.

### b) Die concentrische Differenzirung der sociologischen Funktionen.

(Physiologie der Schichten).

#### § 310.

Die niedersten thierischen Multicellulaten, die nur aus einer Schicht von Zellen bestehenden Catallakten, sind die einzigen, bei denen eine concentrische Differenzirung der Funktionen und damit auch jede Arbeitstheilung mangelt. Eine solche tritt zuerst auf bei den Radiolarien, die aus einer Centralzelle und einer Rindenschicht von freiem undifferenzirtem Protoplasma mit eingebetteten kleinen gelben Zellen aufgebaut werden. Nach dem was man bis jetzt weiss, scheint es sich um die Sonderung der Funk-tionen zur Erhaltung des Individuums, die ausschliesslich von der äusseren Schicht besorgt werden, von der Funktion der Fortpflanzung, die der Centralzelle zukäme, zu handeln. Die Untersuchungen hierüber sind jedoch noch nicht abgeschlossen, ausserdem ist die Funktion

der im Rindenprotoplasma eingelagerten gelben Zellen nicht aufgeklärt.

Die Radiolarien (und Catallakten) sind die einzigen thierischen Multicellulaten, bei denen eine centrale Nahrungshöhle fehlt und die Schichtung deshalb nur nach aussen Front macht; sie stehen also in dieser Beziehung auf gleicher Stufe mit den höheren Pflanzen.

### § 311.

Mit dem Auftreten einer centralen Nahrungshöhle, die in der aufsteigenden Reihe der Organisationstypen zuerst mit dem Typus der Cölenteraten erscheint, beginnt die für den vielzelligen Thierkörper so charakteristische, ihn von der vielzelligen Pflanze unterscheidende Sonderung der sociologischen Funktionen in die animalen und vegetativen.

Die Nahrungshöhle, die stets mindestens durch Eine Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung steht, erhält durch die Thätigkeit kontraktiler Körpertheile feste und flüssige Stoffe (Nahrungsstoffe) zugeführt, die, wie bereits gesagt, dem Pflanzenreich oder dem Thierreich entnommen werden: Entweder sind es ganze Thiere oder Pflanzen oder Theile von solchen. Die Aufnahme dieser Nahrungsstoffe in die rings von lebendigen Zellen umschlossene Nahrungshöhle hat folgende Consequenzen:

1) Schon einfach ihre Abschliessung von den umgebenden Medien bewirkt, sofern die Nahrungsstoffe bei der Aufnahme noch lebendig waren, dass sie (die spezifischen Parasiten ausgenommen) absterben, womit der wichtigste Widerstand gegen ihre Auflösung gebrochen ist.

2) Werden sie der Einwirkung der verdauenden Fermente ausgesetzt, welche wohl jedes lebendige Protoplasma bei seinem Stoffwechsel ausscheidet. Solcher Fermente kennt man folgende: a) Peptonisirende, die Eiweiss in Pepton, eine lösliche, leichter als Eiweiss diffundirbare Substanz, umsetzen; b) saccharificirende d. h. Stärkemehl (und Cellulose?) in Zucker verwandelnde; c) fett-emulgirende, d. h. Fett in feinste Kügelchen zertheilende. Durch die Einwirkung dieser Fermente, von denen das peptonisirende noch durch Abscheidung von Säuren, das fett-emulgirende noch durch den verseifenden Einfluss von alkalischen Salzen unterstützt ist, wird ein Theil der Nahrungsstoffe theils verflüssigt, theils so fein zertheilt (Fette), dass er von den die Nahrungshöhle begrenzenden Zellen aufgesogen werden kann.

3) Dieser Prozess, den man Verdauung nennt, wird unterstützt durch mechanische Bewegungen, welche von den kontraktilen

Schichten des Leibes ausgehen. Sie bewirken eine innige Vermengung aller Theile der Nahrung mit den Verdauungssäften zu einem immer homogener werdenden Speisebrei, Chymus, von dem immer wieder neue Portionen in Berührung mit der verdauenden und aufsaugenden Wandfläche gelangen.

4) In den meisten Fällen sind die Nahrungsstoffe nicht völlig verdaulich, sondern enthalten unverdauliche Bestandtheile. Ihre Bedeutung ist jedoch keineswegs eine passive, sie sind meist unbedingt erforderlich, um durch die von ihnen bei der Bewegung des Speisebreies ausgeübten mechanischen Reize die Wandzellen zur Absonderung der Verdauungssäfte anzuspornen, werden dann allerdings zuletzt mechanisch aus der Nahrungshöhle entfernt und bilden mit einem Theil der Absonderung der Höhlenwände den Koth des Thieres. Zur Kothabsetzung dient entweder die gleiche Oeffnung, die auch die Nahrungsaufnahme vermittelt (z. B. Cölenteraten) oder es existirt hierfür eine eigene Oeffnung, der After.

5) Durch die Aufnahme eines Nahrungsvorrathes in das Innere Körpers ist eine für längere oder kürzere Zeit anhaltende Verproviantirung des Gesamtkörpers erreicht, welche dem Thiere die Möglichkeit einer freieren Existenz gibt. Während die Pflanze an den nahrungspendenden Boden gefesselt ist, kann das verproviantirte Thier sich von ihm in erheblichem Masse frei machen.

6) Die Zellen der Thierkörper nehmen, wie schon früher erwähnt, bei ihrer schichtweisen Ordnung und Differenzirung eine doppelsinnige Aufstellung: Die nach aussen belegenen, dem Eifluss der umgebenden Medien zumeist ausgesetzten Schichten treten vorwiegend mit diesen in Stoff- und Kraftwechselbeziehung, während diejenigen, welche die Nahrungshöhle umgeben, sich mit der Bildung und Verarbeitung des Speisebreies befassen. Diese Sonderung der sociologischen Funktionen nach zwei entgegengesetzten Richtungen des Raumes beherrscht von jetzt an die ganze physiologische (und morphologische) Differenzirung. Man bezeichnet die nach aussen hin gerichteten Thätigkeiten als die vorzugsweise thierischen, also als *animale*, die nach innen gegen die Nahrungshöhle gerichteten als solche, welche auch den Pflanzen zukommen, also als *vegetative*, was freilich in so fern eine ganz unglückliche Bezeichnung ist, als gerade die Pflanzen keine Nahrungshöhle haben und ihnen mithin gerade das fehlt, was beim Thier „vegetativ thätig“ ist.

7) Mit der offenen Verbindung, deren die Nahrungshöhle mit der Aussenwelt bedarf, ist die Nothwendigkeit einer die concentrische Zerlegung der Funktionen kreuzenden physiologischen (und

morphologischen) Differenzirung der Körper gegeben. Die Aufnahme der Nahrung in die Nahrungshöhle verlangt, dass sich in der Umgebung der Mundöffnung aggressive Werkzeuge zur Ergreifung und Einverleibung der Beute entwickeln, womit der Körper sich in eine Angriffsfront und eine vorzugsweise beschützte Vertheidigungsfront differenziert.

8) Bei den Cölenteraten bei denen die Nahrungshöhle der einzige innerliche Raum ist, wird sie auch noch benützt, um den Eiern, beziehungsweise den frisch ausgeschlüpften Jungen, einen geschützten Ort zu bieten, und ist somit hier auch noch Bruthöhle.

### § 312.

Bei kleinen Thieren mit dünnwandigem Leib genügt für die Verdauung und Aufsaugung der Hohlraum, welcher durch einfache Aushöhlung des Körpers entsteht. Mit der Massezunahme des Körpers in der Dicke ist eine Vergrößerung der Wandfläche erforderlich, da das verdaute Quantum unter sonst gleichen Umständen in geradem Verhältniss zur Oberfläche steht. Die Vergrößerung der Oberfläche wird durch Umwandlung des Sackes in einen langen Kanal und durch Faltung der Oberfläche erreicht.

Umgekehrt pflegt bei parasitischen Thieren, welche im Speisebrei oder in den noch vollkommener aufsaugbaren Ernährungsfüssigkeiten ihrer Wirthe leben, die Nahrungshöhle zu mangeln, und damit fehlt die räumliche Trennung der animalen und vegetativen Funktionen, die Ernährung geschieht durch die äussere Körperoberfläche.

Wo die Nahrungshöhle in einen längern Kanal ausgezogen ist, wird eine Fortbewegung des Speisebreies durch denselben erforderlich und in der Regel steht in diesem Falle die Nahrungshöhle durch zwei Oeffnungen mit der Aussenwelt in Verbindung, einer Aufnahmeöffnung (Mund) und einer Auswurföffnung (After). Aufnahme und Entleerung erfolgen nur zu bestimmten Zeiten und die Fortbewegung des Inhaltes ist ebenfalls keine continuirliche, sondern es findet meistens in einem bestimmten Abschnitt des Verdauungsrohres (Magen) ein längeres Verweilen statt.

### § 313.

Nur bei den aller niedersten und einfachsten hohlen Thieren mangelt der Nahrungshöhle eine weitere Differenzirung; auf einer höheren Organisationsstufe sondert sie sich in Abschnitte, denen verschiedene Funktionen zukommen. Die allgemeinste

Sonderung ist die in Magenöhle, Schlund und Darm. Die Magenöhle ist dann der eigentliche Verdauungsraum, der Schlund nur zuleitendes Rohr, der Darm Ausweg für den Koth.

Eine weitere Differenzirung trifft dann zunächst den Darm: Durch Verlängerung desselben wird ein längeres Verweilen des Speisebreies in ihm ermöglicht und so die Gelegenheit zu einer Fortdauer der Verdauung und Aufsaugung gegeben, der an den Magen anschliessende, mehr verdauende Theil ist die Dünndarmöhle, während das Endstück als Dickdarmöhle vorzugsweise Kothreservoir ist, ohne jedoch auf Aufsaugung und Verdauung ganz zu verzichten. Bei den höheren Wirbelthieren entwickelt sich, wie schon im morphologischen Theile erläutert wurde durch Einstülpung des Perisoms noch eine Kloakenöhle, die dann dem eigentlichen Darm die Aufgabe, Kothreservoir zu sein, abnimmt bei Reptilien und Vögeln auch noch den Harn sammelt und die Geschlechtsprodukte durchpassiren lässt, während bei den Säugethieren für Harn- und Geschlechtsprodukte ein eigener Abfuhrweg sich abspaltet.

Im Bereich des Schlundes tritt bei manchen Thieren in sofern eine Differenzirung ein, als sich an ihm eine Stelle magenartig erweitert (Kropf), in welcher die Nahrung eine gewisse Vorverdauung insbesondere Erweichung erfährt.

Seltener ist eine Sonderung der Magenöhle in mehrere Räume (Drüsenmagen und Mnskelmagen oder drüsenlosen Vormagen und drüsentragenden Hauptmagen).

Durch Einstülpung des Perisoms an der Mundöffnung wird bei vielen Thieren noch eine Mundöhle geschaffen, die hauptsächlich zum Aufenthalt der Nahrung während des Kaugeschäftes dient.

### § 314.

Nachdem wir die Bedeutung der centralen Nahrungshöhle kennen gelernt haben, müssen wir uns mit der sociologischen Arbeitstheilung beschäftigen, welche sich daraus ergibt, dass der Körper der hohlen Thiere in eine mit der Höhe der Organisation stetig zunehmende Anzahl concentrischer Schichten von verschiedener physiologischer Befähigung zerlegt ist. Da die Arbeitstheilung natürlich verschieden ausfällt je nach der Zahl der differenten Schichten, die den Körper zusammen setzen, so müssen die verschiedenen Schichtungsstufen gesondert besprochen werden. Wir beginnen mit der Stufe der Zweischichtigkeit, bei welcher der Körper nur aus zwei Zelllagen, dem Exoderm und Entoderm, besteht. Solche Thiere sind die meisten Cölenteraten.

Hier ist das Exoderm der Träger der sogenannten animalen d. h. nach aussen hin gerichteten Funktionen: Bewegung, Empfindung, Beschützung und Athmung. Das Entoderm tritt in Beziehung zum Inhalt der Nahrungshöhle und besorgt die Verdauung und Aufsaugung der Nahrung (vegetative Funktion). Bezüglich der Absonderung tritt hier eigentlich noch keine Arbeitheilung ein, es sondern beide Schichten, wenn auch wahrscheinlich nicht die gleichen Stoffe ab. Ueberhaupt ist bei den Duodermaten der Unterschied in der physiologischen Befähigung der beiden Schichten noch nicht sehr gross, wie aus der Thatsache hervorgeht, dass man einen Süsswasserpolypen umstülpen kann wie einen Handschuhfinger, so dass das Entoderm nach aussen, das Exoderm nach innen zu liegen kommt, ohne dass eine mehr als vorübergehende Störung seiner Lebensfunktionen eintritt. Bezüglich der Fortpflanzungsfunktionen wird jetzt die Angabe gemacht, dass das Exoderm den Samen, das Entoderm die Eier produziere.

Die Sonderung der physiologischen Funktionen ist übrigens nicht bei allen Duodermaten gleichartig; dieselben sondern sich in zwei nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch erhebliche verschiedene Typen, die wir gesondert zu betrachten haben.

### § 315.

Bei den Poriferen (Spongien oder Schwämmen der Autoren) steht die centrale Nahrungshöhle durch zweierlei Oeffnungen mit dem umgebenden Medium in Verbindung: durch eine grössere primäre (das Osculum) und durch zahlreiche sekundäre, völlig verschliessbare Poren. Die Entodermzellen tragen Geisselfäden. Die Bewegung der letzteren erzeugt einen Wasserstrom, der zu den offenen Poren herein und zum Osculum herausgeht. Da dieser Strom sowohl das Material zur Athmung, als das zur Ernährung zu- und die Auswurfstoffe abführt und die Verdauung ebenfalls von den Entodermzellen ausgeht, so leistet das Entoderm nicht bloss die Chemik sondern auch die Mechanik sämtlicher vegetativen Vorgänge, mit der Ausnahme, dass das Exoderm wahrscheinlich seine Athmung selbst besorgt und gewisse Absonderungen an das umgebende Medium liefert. Dem Exoderm fällt bei den Schwämmen einmal die zeitweilige Oeffnung und Schliessung der Poren zu, wodurch es die Ernährungsfunktionen zu reguliren vermag. Denn während der Schliessung hört der Athmungs- und Ernährungsstrom auf und die Entodermzellen ziehen ihre Geisselfäden ein. Die Schliessung der Poren scheint durch Reizung von aussen, die Oeffnung durch sympathische Beeinflussung seitens

der Entodermzellen zu geschehen. Eine weitere Funktion des Exoderms ist die Beschützung des Gesamtkörpers, die hier durch passive Mittel d. h. durch stachelige Hartgebilde, die das Exoderm erzeugt, vermittelt wird. Ob bezüglich der Reizwahrnehmung bereits eine Arbeitsteilung vorliegt, ist noch nicht ermittelt. Gross wird die Differenz jedenfalls nicht sein, denn die Poriferen unterscheiden sich noch dadurch von andern Thieren, dass in ihrer Nahrungshöhle so constant eine grosse Zahl von Parasiten hausen, dass man sie früher gar nicht für selbständige Wesen, sondern für „Wurmnest“ hielt.

### § 316.

Bei den Nesselthieren (Coelenteraten im engern Sinne des Wortes) ist die bei den Poriferen angebahnte, aber noch sehr unvollständige Arbeitsteilung zwischen Exoderm und Entoderm besser durchgeführt.

Die Nahrungshöhle hat nur Eine Oeffnung (von den Poren der Seeanemonen können wir hier absehen), so dass kein Wasserstrom durch sie hindurch möglich ist. Damit ist das Entoderm von der Funktion der Athmung fast völlig ausgeschlossen (nur bei wenigen Thieren kommt Darmathmung vor) und diese vollständig dem Exoderm überwiesen (Hautathmung). In die Nahrungshöhle gelangen nur die fixen Nährstoffe mit etwas Wasser oder Luft und damit ist das Entoderm auf die Verdauung und Resorption beschränkt, also nur nutritiv thätig, wir nennen es deshalb auch besser nutritive als vegetative Schicht.

Das Exoderm empfängt die Reizeindrücke aus dem umgebenden Medium, ist also empfindend. Ferner zeichnet es sich durch eine höhere Contraktilität aus (seine Zellen sind nach Kleinenberg Neuromuskelzellen) und übernimmt so den mechanischen Theil der biologischen Verrichtungen, die bei den festsitzenden auf Ergreifung von Nahrung und Zusammenziehung des Leibes beschränkt sind (nur wenige dieser Thiere, wie die Fleischpolypen und die Quallen, besitzen dauernd Ortsbewegung, bei den übrigen sind es nur die frisch aus dem Ei kommenden Jungen, welche durch den Flimmerbesatz des Exoderms zum Schwimmen befähigt sind). Die Beschützung, die dem Exoderm stets zufällt, wird hier durch Nesselzellen ausgeführt. Das Exoderm ist also hier hauptsächlich in der Richtung des Kraftwechsels thätig und da man Empfindung und Bewegung animale Funktionen nennt, so kann man in diesem Fall das Exoderm

animale Schicht nennen. Mit der Besorgung der Athmung und eines Theils der Absonderung z. B. von Nesselgift ist das Exoderm übrigens auch vegetativ thätig.

### § 317.

Mit dem Auftreten des Mesoderms ist eine Dreitheilung der Funktionen gegeben und zwar so, dass das Entoderm seine vorwaltend nutritive Funktion behält, dagegen die Funktionen des Exoderms sich spalten: Das Mesoderm, dessen Elemente durch höhere Contraktilität sich auszeichnen, übernimmt den mechanischen Theil der animalen Funktionen (motorische Schichte); dem Exoderm bleibt die Empfindung (sensitive Funktion), die Athmung und die Beschützung nebst einer gewissen stofflichen Absonderung. Demnach können wir jetzt das Exoderm die sensitiv-respiratorische und beschützende Schicht nennen, obwohl mit dieser Benennung seine Funktion nicht erschöpft ist. Solche Tridermaten sind die höher entwickelten Nesselthiere.

### § 318.

Die entscheidendste sociologische Complication entsteht durch die Spaltung des Mesoderms in ein animal-motorisches, mit dem Exoderm in Verbindung bleibendes, und in ein vegetativ-motorisches, dem Entoderm sich anlegendes Blatt, indem sich zwischen diese beiden motorischen Schichten eine neue, das Gefässblatt der Embryologen oder, wie ich sie im ersten Band nannte, die perigastrische Schicht einlegt. Bekanntlich nennt man diese Thiere im Gegensatz zu den Cölenteraten Darmthiere oder Enteraten.

Was zuerst die beiden Mesodermblätter betrifft, so übernimmt das innere, dem Entoderm sich anschliessende, die mechanische Arbeit, welche die nutritive Thätigkeit des Entoderms beanspruchen muss, um den Speisebrei zu mischen und zu bewegen. Die Nahrungshöhle hat nämlich bei den auf dieser Organisationsstufe stehenden Thieren in der Regel eine zweite Oeffnung erhalten und ist zu einem mehr oder weniger gestreckten Kanal geworden, durch den die Nahrungsstoffe vom Mund zum After hindurch bewegt werden; diese Fortbewegung und die Ausstossung des unverdauten Theils der Nahrung sowie der von den Entodermzellen ausgeschiedenen Stoffe übernimmt das innere Mesodermblatt.

Das äussere Mesodermblatt stellt sich in den Dienst



des Exoderms und besorgt die mechanischen Leistungen, mit welchen das Thier in Beziehung zur Aussenwelt tritt, (Nahrungsaufnahme und Ortsbewegung, Angriff und Vertheidigung).

### § 319.

Das Neue auf dieser Stufe der Fünfschichtigkeit ist die perigastrische Schicht, die von einer Flüssigkeit vom Charakter einer primären Ernährungsflüssigkeit (Lymphe) gebildet wird.

Die erste Consequenz ihres Auftretens ist die Zerlegung des Körpers in zwei Theile, Hautmuskelschlauch und Darmschlauch, die dadurch in der Ausübung ihrer speziellen Funktionen eine grosse Unabhängigkeit von einander geniessen. Jetzt ist die Möglichkeit einer zeitlichen Arbeitstheilung gegeben: der Darm kann arbeiten, während das Perisom ruht und umgekehrt, was beim Cölenteraten nicht der Fall ist.

Die zweite Consequenz ist die, dass die perigastrische Flüssigkeit, die Lymphe, die in § 292 u. ff. geschilderte vermittelnde Thätigkeit übernimmt. Hierbei spielt der Umstand die wichtigste Rolle, dass sie nicht stagnirt, sondern in Bewegung ist. Bei den herzlosen Enteraten (Bryozoen) besitzt dieselbe noch keine geordnete Bewegung, da sie nur durch die unregelmässigen Bewegungen des Perisoms und des Darmschlauchs verschoben wird; deshalb ist bei der Vermittlung die Diffusion noch hervorragend thätig. Bei den höheren Enteraten (Mollusken und den meisten Artikulaten) wird sie dagegen noch ausserdem durch die Thätigkeit eines Herzens in regelmässige kreisende Bewegung versetzt.

### § 320.

Die sociologische Thätigkeit der perigastrischen Lymphe bezieht sich auf folgende Punkte:

1) Sie vermittelt die Stoffwechselbeziehungen zwischen Darmschlauch und Perisom. Ersterem entnimmt sie den Ueberschuss von resorbirten Nährstoffen und überbringt sie dem Perisom, letzterem entnimmt sie den Ueberschuss von aufgenommenem Sauerstoff und liefert ihn dem Darm. Der Darm gibt seine Umsatzprodukte, soweit sie nicht in die Darmlichtung gelangen und durch den After fortgeschafft werden, also die Kohlensäure, die Salze und verschiedene lösliche Stoffe, an die Lymphe ab, diese überliefert die Kohlensäure dem Perisom zur Ausstossung und sorgt in der nachher zu erwähnenden Weise für die Entfernung der übrigen Umsatzprodukte. Auch der Wärmetransport wird von

ihr vermittelt, indem sie die in der Darmwand gebildete Wärme an den Hautmuskelschlauch abliefern.

2) Sie wirkt ausgleichend. Perisom und Darmschlauch beeinflussen sie fortwährend abändernd, aber jedes in etwas anderer Richtung; dadurch nun, dass die Lymphe in steter lebhafter Bewegung ist, behauptet sie eine in hohem Masse sich gleichbleibende Beschaffenheit und stellt eine Harmonie der inneren Ernährungsbedingungen her.

3) Sie übernimmt die Exkretion bestimmter Bestandtheile des Stoffumsatzes, nämlich der Salze und der stickstoffhaltigen Auswurfstoffe, entweder direkt oder indirekt, indem sie dieselben an eigene zu diesem Behuf sich entwickelnde und in sie eintauchende Exkretionsorgane bringt. Die direkte Vermittlung findet man rein nur bei den Protenteraten (Bryozoen): durch eine Oeffnung (Porus excretorius) steht die perigastrische Flüssigkeit in direkter Kommunikation mit dem umgebenden Wasser. Indem ein Theil der Lymphe nach aussen tritt, ist eine Exkretion gegeben. Diese Art der direkten Exkretion ist jedoch eine sehr unvollkommene, weil verschwenderische (Eiweissverlust). Sie wird deshalb schon bei den niederen Thieren durch die Vorlage des Wassergefäßsystems zu einer indirekten, insofern letzteres nur das durchlässt, was durch eine Eiweissmembran filtriren kann und das sind wesentlich nur die Krystalloide. Die abgesonderte Flüssigkeit wird Harn und zwar speciell Lymphharn genannt.

4) Mit der Anwesenheit einer cirkulirenden Flüssigkeit ist die Möglichkeit einer horizontalen Differenzirung der Funktionen neben der in der Schichtung gegebenen concentrischen Differenzirung gegeben, wovon später.

Wollen wir nach dem Gesagten die Funktion der perigastrischen Schichten mit einem Worte bezeichnen, so müssen wir sie als cirkulatorische Schicht und physiologisches Stoffwechselcentrum ansprechen.

### § 321.

Eine noch höhere Differenzierungsstufe der Funktionen entsteht durch eine weitere Sonderung des Körpers in verschiedenartige Gewebsschichten, wobei aber zwei Fälle auseinander zu halten sind.

1) Der Weg, den der Artikulatentypus einschlug, indem er auf den Grenzschichten (vollständig allerdings nur auf dem Exoderm) eine Cutikularschicht, die keine Zellen enthält, absondert.

2) Der Weg, dessen sich hauptsächlich der Wirbelthier-typus bedient hat: zwischen die Grenzschichten und die motorischen Schichten je eine Bindegewebsschicht einzuschalten.

Diese weiter gehende Arbeitstheilung tritt zuerst im Gebiet des animalen Rohrs ein, im vegetativen fehlt sie z. B. den Gliedertieren noch ganz und erst mit der hohen Complication des Wirbelthierleibes sehen wir sie auch da erscheinen. Eine genauere Besprechung erfordert die getrennte Behandlung der beiden, des Gliedertier- und Wirbelthiertypus, da die Verschiedenheit derselben eine ganz durchgehende ist.

### § 322.

Die Bedeutung der cuticularen Schicht, (der Chitinhaut), welche sich in besonderer Stärke bei den Gliedertieren auf der Oberfläche entwickelt, ist in erster Linie eine beschützende, in zweiter Linie eine passiv motorische (äusseres Skelet). Insofern nämlich die Bestandtheile der Muskelschicht sich mit ihr in festere Verbindung setzen, ist die Möglichkeit zur Hervorbringung von Stellungsveränderungen der grösseren Körperabschnitte zu einander geschaffen. Dies erfordert aber, dass die motorische Schicht der Cuticularis möglichst nahe liegt; aus diesem Grunde fehlt die Einschaltung einer Bindschicht zwischen Exoderm und motorischer Schicht entweder völlig oder sie zeigt wenigstens da Unterbrechungen, wo die Muskeln mit cuticularen Skelettheilen in Verbindung treten.

Eine weitere Funktion, welche die Chitinhaut neben ihrer tektorischen und passiv kinetischen Thätigkeit übernehmen kann, ist die der Schallzuleitung, weil sie leicht soviel Härte und Elasticität gewinnt, dass sie zu einem guten Schalleiter wird (Hautgehör der Insekten, Hörhaare der Krebse (siehe Bd. I § 252).

Die Beeinträchtigung, welche die respiratorische Funktion des Exoderms durch Cuticularentwicklung erfährt, ist bei den Gliedertieren durch deren Porosität gemildert und durch die Entwicklung des Luftgefässsystems völlig gehoben. Die exkretorische und sensitive Leistung, die natürlich ebenfalls beeinträchtigt ist, wird auf dem Weg der Organentwicklung unterstützt.

Auf der Innenfläche des Darms kommt es nur vorn und hinten zur Bildung einer Chitinhaut, die dann eine wesentlich beschützende Rolle spielt: vorn mit Rücksicht auf die derberen Bestandtheile der Nahrung, hinten mit Rücksicht auf die härteren Kothballen.

## § 323.

Die sociologische Bedeutung der Bindschichten, die sich bei höheren Thieren, insbesondere den Wirbelthieren, zwischen die Grenzschichten und die Muskelschichten und zwar am Perisom als Cutis und am Darm als Mucosa einschieben, ist diese:

Für die aus den Grenzschichten sich entwickelnden Organe geben sie die Lagerstätten ab (organbergende Funktion). Mit der steigenden Empfindlichkeit des Protoplasmas der höheren Thiere gegen die zerstörend wirkenden Einflüsse des umgebenden Mediums (und des Speisebreies) wird eine Versenkung der funktionirenden Grenzzellen in die Tiefe erforderlich; ebenso mit der Massenzunahme des Körpers eine Vergrößerung der Oberfläche, die nur auf dem Wege der Faltung und Einstülpung, also Organbildung, erreicht werden kann. Hierfür gewährt die Bindschicht den nöthigen Raum. Auf dem Gebiet des Stoffwechsels sind es die Drüsen, auf dem Gebiet des Kraftwechsels die Empfindungsorgane. Hierbei handelt es sich jedoch nicht bloß um die räumlichen Verhältnisse, diese Organe bedürfen zu ihrer Funktion eines ausgiebigen Kontaktes mit den Ernährungsflüssigkeiten. Dies geschieht dadurch, dass die Bindschichten ein reiches, die Organe umspinnendes Gefässnetz entwickeln; sie sind also wesentlich Gefässschichten oder, um die Sache physiologisch zu bezeichnen, cirkulatorische Schichten.

Dies fordert zu einem Vergleich mit der ebenfalls cirkulatorischen perigastrischen Schicht heraus. Bei den niederen Thieren, z. B. den Gliederthieren tauchen die Drüsen direkt in die perigastrische Lymphe. Bei der Mächtigkeit, welche die Muskelschichten in dem grossen Leib der Wirbelthiere erlangen, wäre dies nicht mehr angänglich, denn die Organe müssten die Muskelschichten durchwachsen, was nur den grossen Drüsen möglich ist. Diesem Uebelstand wird durch die Bindschichten abgeholfen: sie übernehmen eine subsidiär cirkulatorische Funktion im Dienste der Grenzschichten und ihrer zahlreichen kleinen Organe.

## § 324.

Rekapituliren wir jetzt, so haben wir auf der Schichtungsstufe der Siebenschichtigkeit (beim Vertebratentypus) folgende Arbeitsteilung:

1) Eine Dreitheilung, aussen das Perisom als animal arbeitender Schichtenkomplex, innen Darm als nutritiv arbeitender Schichten-

komplex, dazwischen als physiologisches Centrum die cirkulatorische Schicht.

2) Perisom und Darm sind, jedes für sich, wieder nach dem Princip der Dreitheilung zerlegt und zwar auch hier so, dass zwischen zwei arbeitende Schichten eine subsidiär cirkulatorische, die Bindschicht, sich einschiebt. Die arbeitenden sind je eine motorische Schicht und am Perisom das respiratorische, sensitive, beschützende und exkretorische Exoderm, am Darm das ernährende und secernirende Entoderm.

Damit ist aber die concentrische Differenzirung noch nicht auf der höchsten Stufe angelangt, wie aus dem morphologischen Abschnitt zu ersehen ist, indem jede der bisher genannten Gewebsschichten (mit Ausnahme des Entoderms) wiederum sich spaltet und zwischen die cirkulatorische Schicht jederseits d. h. nach der Darmseite und der Perisomseite je zwei neue feste Schichten sich einschalten, so dass wir 17 Schichten erhalten. Die daraus sich ergebende Arbeitstheilung besteht der Reihe nach in Folgendem.

#### § 325.

Wenn das Exoderm sich in die Hornschicht und Schleimschicht sondert, so handelt es sich darum: Das Protoplasma der höheren Thiere ist gegen den Contact mit den umgebenden Medien, ganz in Uebereinstimmung mit seiner grösseren Differenzivität, so empfindlich geworden, dass es in unmittelbarer Berührung mit denselben abstirbt. Während nun die Artikulaten sich hiergegen dadurch schützen, dass sie eine Chitinhaut um sich herum absondern, verschafft sich der Wirbelthierkörper diesen Schutz eben durch das Absterben der obersten Exodermischiicht: Es entsteht eine eigene tektorische Schicht aus abgestorbenen Zellen (Hornschicht).

Nach dem früher erörterten Gesetze, dass abgestorbene Theile von den lebenden abgestossen werden, also auch eine abgestorbene Schicht eben, weil sie todt ist, die ihr von den umgebenden Medien beigebrachte Abnützung nicht wider zu ersetzen vermag, erfordert die Fortdauer dieses Schutzes einen steten Materialnachschub, welcher der Abnützung auf der Aussenseite das Gegengewicht hält. Da diese Abnützung nichts anders als ein Abfallen abgestorbener Exodermzellen ist (Hautabschuppung, Häutung, Härung, Mauserung), so kann der Materialnachschub nur in Form einer Neuproduktion von Exodermzellen geschehen. Das ist die Aufgabe der Schleimschicht, die demnach eine reproduktorische Funktion im Dienste der Beschützung ausübt.

Beim Entoderm findet zwar auch fortwährend Absterben und Abstossen von Zellen statt, allein die geringere Aggressivität des Speisebreies erfordert keine solche räumliche Sonderung der reproduktorischen Funktion von der tektorischen. Nur in den Einfuhrwegen wie Mund, Schlund, Vormagen etc. und zwar besonders bei Thieren, die sehr rauhes Futter geniessen, tritt eine solche Sonderung auch im Darmrohr ein.

### § 326.

Die subsidiär cirkulatorischen Bindschichten theilen sich in zwei Schichten, um den von den zwei angrenzenden verschiedenartigen Schichten an sie gestellten, natürlich verschiedenartigen Bedürfnissen gerecht zu werden, ganz entsprechend ihrer subsidiären Natur.

Die oberflächliche Lage der Bindschicht tritt vorzugsweise in den Dienst der Grenzschicht, indem sie deren cirkulatorische Bedürfnisse befriedigt und ihre Organe in sich aufnimmt (organbergende oder Drüsenschicht). Die tiefere, an die motorische Schicht angrenzende Lage (subcutanes, beziehungsweise submucöses Bindegewebe) hat eine mannigfaltigere Aufgabe. Durch weiche zugige Beschaffenheit sichert sie die motorische Schicht vor den Widerständen, welche die Grenzschicht den Verschiebungen bereiten würde, wenn sie ihnen hierbei folgen müsste. Am Perisom übernimmt dieses Bindegewebe eine beschützende Rolle: Wegen seiner Zugigkeit und Elastizität beschützt es schon an und für sich den Körper gegen mechanische Insulten, ferner erwächst ihm aus dieser Eigenschaft die Fähigkeit, Fett einzulagern, wodurch es nicht bloss mechanisch beschützt, sondern auch die Wärmeverluste des Gesamtkörpers mindert. Endlich übernimmt es durch die Fähigkeit Fett abzulagern eine subsidiäre Rolle für den Gesamtkörper, insofern das Fett aufgespeichertes Nährmaterial ist.

### § 327.

Die motorische Schicht sondert sich, jedoch nicht überall, in zwei Lagen (Ring- und Längsmuskularis) von verschiedener Zugrichtung: die eine verkürzt den Längsdurchmesser des Körpers die andere den Querdurchmesser. Ausser dieser antagonistischen Arbeitstheilung stehen diese beiden Schichten auch in folgender Weise im Verhältniss der gegenseitigen Unterstützung.

Die Ringmuskularis wirkt durch ihre Kontraktionen spannend auf die Längsmuskularis, weil der unkomprimirbare Inhalt des

Körpers bei allgemeiner Zusammenziehung der Ringmuskularis nur nach den beiden Enden des Körpers ausweichen kann und so eine Vergrößerung des Längsdurchmessers anstrebt. Dadurch wird es ermöglicht, dass einseitige Contractionen der Längsmuskeln bei gespannter Ringmuskularis nicht eine Verkürzung der Längsaxe, sondern eine seitliche Biegung erzeugen. Jetzt gewinnt der Körper die Fähigkeit der Ortsbewegung: Durch rhythmische abwechselnde Contractionen der rechten und linken (oder der obern und untern Hälfte der Längsmuskularis) entstehen schlängelnde Bewegungen des Körpers, die in Folge des Widerstandes der äusseren Medien nach dem Gesetz des Kräfteparallelogramms zu einer fortschreitenden Bewegung des Gesamtkörpers sich gestalten müssen (schlängelndes Schwimmen der Würmer). Bei den mit einem steifen (Exo- oder Endo-) Skelet versehenen Thieren erfolgt die Spannung der Längsmuskularis, welche zu dieser Bewegung nöthig ist, durch das steife Skelett direkt (Wirbelsäule) oder indirekt (unnachgiebige Chitinringe der Artikulaten), so dass hier die Nothwendigkeit einer Ringmuskularis für diese Bewegungsart wegfällt. In diesem Fall fehlt entweder die Ringmuskularis oder sie übernimmt die Bewegung der am Körper hervorgewachsenen Organe, so dass in anderer Weise eine Arbeitstheilung stattfindet.

### § 328.

Die Spaltung der cirkulatorischen Schicht in zwei Schichten, die Blutschicht und die Lymphschicht, die bei den Ringelwürmern und Wirbelthieren auftritt, steht in innigem Zusammenhang mit der Segmentirung, die laut Bd. I § 177 u. folgenden eine Spaltung des Mesoderms in einzelne Stücke ist. Die Spalträume zwischen den Segmenten bilden ein cirkulatorisches Gangwerk, ehe es zur Abtrennung von Darm und Perisom, also zur Bildung des Perigastriums gekommen ist. Indem nun die an die Spalträume grenzenden Zellen der concentrischen Differenzirung anheim fallen und zu einer Röhre sich zusammenschliessen, entsteht ein geschlossenes, die Segmentspalten gleichsam verkörperndes Rohrwerk: ein geschlossenes Gefässsystem, das eine mit flottirenden Zellen versehene Flüssigkeit, das Blut, enthält.

Erst nachdem dies geschehen, löst sich der Darm vom Perisom und heben sich die Gefässröhren von den Bestandtheilen der andern Gewebsschichten ab, wodurch ein neues Gangwerk entsteht. Dieses füllt sich ebenfalls mit einer Flüssigkeit und zwar mit derjenigen, welche auch auf niedrigerer Organisationsstufe die cirkulatorischen Schichten bildet, also Lymph.

Das wesentliche ist, dass jetzt zweierlei cirkulatorische Flüssigkeiten vorhanden sind: das intravasculare Blut und die extra- oder perivasculare Lymphe, die auch in ihrer Qualität sich erheblich von einander unterscheiden. Die dadurch entstandene Arbeitstheilung ist eine sehr einschneidende und erstreckt sich auf mehrere Punkte.

### § 329.

In mechanischer Beziehung hat die Spaltung der cirkulatorischen Schicht folgende Consequenzen.

Mit dem Auftreten eines geschlossenen Röhrenwerks mit Wänden, die durchaus elastisch, in ihrem ganzen Verlauf oder einem Theile desselben auch noch kontraktile und innen durchaus geglättet sind, gewinnt die Cirkulation einen hohen Grad von mechanischer Selbständigkeit und Freiheit. Damit ist die Möglichkeit einer Steigerung der Cirkulations-Geschwindigkeit gegeben und die weitere Möglichkeit, durch kontraktile Thätigkeit der Rohrwände die Vertheilung des Blutes auf die verschiedenen Körpertheile je nach dem Bedarf zu regeln und zwar unabhängig von den Druckverhältnissen, welche durch die Thätigkeit der übrigen motorischen Schichten geschaffen werden. Das letztere können wir auch so ausdrücken: Die motorischen Theile des Perisoms und des Darms können, ja müssen vielfach die Cirkulation stören beziehungsweise hemmen, diese Möglichkeit ist ihnen zwar nicht völlig genommen, aber in hohem Grad beeinträchtigt, dagegen unterliegt die Cirkulation der extravaskularen Lymphe diesen Störungen noch ungleich mehr als die des intravaskularen Blutes.

Von diesem mechanischen Gesichtspunkt aus können wir die Blutschicht als die frei cirkulatorische, die Lymphschicht als die gehemmt cirkulatorische bezeichnen.

Diese Arbeitstheilung hat ausserdem noch folgende mechanische Bestimmung. Sowohl die Cirkulationsfreiheit des Blutes, als auch die Aktionsfreiheit der motorischen Schichten von Perisom und Darm verlangt die Zwischenlagerung einer verschieblichen Flüssigkeitsschicht zwischen Gefäss und motorischen Theilen. Dies leistet die Lymphe und wir können das als hydrostatische Balancirung bezeichnen.

### § 330.

Eine weitere mechanische Beziehung ergibt sich aus dem Umstand, dass die beiderlei Cirkulationsflüssigkeiten trotz ihrer Scheidung doch in cirkulatorische Verbindung gesetzt sind. Da



die Blutgefäßröhren kontraktile Theile besitzen, ja an einer Stelle zu einem mit hohen mechanischen Kräften ausgestatteten Herz anschwellen, so steht das Blut unter einem viel höheren Druck als die Lymphe. Während nämlich letztere nur unter dem Druck des Perisoms steht, wirkt auf das Blut nicht nur dieser Druck, und zwar in ebenso starker Weise sondern ausserdem auch noch der Herzdruck sowie der kontraktile und elastische Gefäßdruck. Dies beeinflusst den Stoffaustausch zwischen den beiden durch die Gefäßwände getrennten Flüssigkeiten in der Weise, dass nicht bloß osmotischer Verkehr, sondern auch stete Filtration von Blutbestandtheilen in die Lymphräume stattfindet, was eine Speisung der Lymphe durch das Blut, also eine stete Vermehrung des Lymphquantums und Verminderung des Blutquantums bedeutet. Die selbstverständlichen Consequenzen dieser Verhältnisse werden nun dadurch aufgehoben, dass der Lymphe in der Nähe des motorischen Gefäßcentrums ein Abflussweg in das Blut eröffnet ist.

Hier ist eine Einschaltung zu machen: Für die Wirbelthiere ist dieser Abflussweg nachgewiesen, für die Anneliden nicht; bei diesen scheint somit der Lymphüberschuss, der sich nothwendig einstellen muss, direkt durch die exkretorischen Schleifenkanäle abgeführt zu werden (Lymphharn).

Da die Filtration in die Lymphe erst in den peripherischen Capillarröhren des Blutgefäßsystems Bedeutung gewinnt, der Abflussweg aber in der Nähe des Herzens ist, so wird durch die damit verbundene Druckdifferenz eine Fortbewegung der Lymphe von der Peripherie nach der im Centrum liegenden Abflussöffnung stattfinden. Hiermit ist eine compensatorische collaterale Cirkulation geschaffen, die bewirkt, dass die Gewebe von einem stetigen Lymphstrom durchzogen werden.

### § 331.

Aus dem Vorigen ergibt sich, dass aus dem Blut, also auch durch die Gefäßwand filtrirbar oder nicht filtrirbar sind, nicht die leicht filtrirbaren sind, sondern die colloiden Verbindungen, die Blutzellen, die deshalb durch die Blutzellen können sich zwar hindurchbohren, thun es aber unter dem Druck, so dass die Lymphe bei ihrer Durchdringung keit ist.

Dieses Verhältniss ändert sich: In den von der Lymphe durchströmten Gewebslücken bleiben Nester von embryoniden, einer starken Vermehrung fähigen Zellen als sogenannte Lymphknoten oder Lymphdrüsen liegen. Indem der Lymphstrom sie durchzieht, schwemmt er solche Zellen (Lymphzellen) ab und führt sie dem Blute zu. Dadurch tritt die Lymphe in den Dienst der Blutbildung. Die rothen Blutzellen, welche die Sauerstoffverfrachtung besorgen, sind äusserst empfindliche und zerstörbare Gebilde, die sich sehr bald abnutzen und zu Grunde gehen; indem nun die zugeführten Lymphzellen sich in rothe Blutzellen verwandeln, wird dieser Verlust gedeckt.

Etwas anderes vollzieht sich in den Lymphwegwurzeln, die in der Schleimhaut des Darms beginnen. Die Entodermzellen können von den Stoffen, die sie dem Speisebrei entnehmen, an das durchcirculirende Blut wieder nur diejenigen Stoffe prompt abgeben, welche leicht durch die Gefässwand diffundiren, die schwer diffundirbaren colloiden Stoffe und vollends das nur emulgirte Fett gelangen dagegen viel leichter in die Lymphwege und erst durch Vermittlung dieser in das Blut. So bildet sich eine Arbeitstheilung auf dem Gebiete der Resorption. Die mit aufgesaugten Nährstoffen belastete Darmlymphe nennt man Milchsafte oder Chylus.

### § 332.

Eine andere Arbeitstheilung zwischen Blut und Lymphe vollzieht sich auf dem Gebiete des Gaswechsels, indem dieser in hervorragendem Masse von dem Blute übernommen wird. Dieses belädt sich an den Athmungsflächen mit Sauerstoff und verfrachtet ihn an alle Gewebszellen; als Rückfracht nimmt es von den Gewebszellen die Kohlensäure in Empfang und giebt sie auf den Respirationsflächen an das umgebende Medium ab. Man nennt den Vorgang auf den Athmungsflächen die äussere Athmung, die je nach der Natur der Athmungsfläche Lungenathmung oder Kiemenathmung oder Hautathmung oder Darmathmung heisst; den Gaswechsel zwischen Blut und Gewebszellen bezeichnet man als innere oder Gewebsathmung.

Befähigt wird das Blut zu diesem Gastransport durch folgende Eigenschaften. Die Blutzellen besitzen in dem Blutfarbstoff (Haemoglobin) eine chemische Verbindung, welche den Sauerstoff begierig anzieht, ihn aber nur so locker bindet, dass er leicht an das noch sauerstoffbegierigere Protoplasma der Gewebszellen abgegeben wird und zwar, wie man anzunehmen Grund hat, in ozonisirtem Zustand. Die Verfrachtung der Kohlensäure geschieht

durch das Blutserum, das durch seinen Gehalt an kohlensaurem und zwei basisch phosphorsaurem Natron befähigt ist, die Kohlensäure zu binden, aber so lose, dass es dieselbe zum grössten Theile ohne weiteres an ein kohlenensäureärmes Medium abgibt (ein kleines Quantum wird erst durch die fixen Säuren, welche bei Protoplasmaarbeit entstehen, ausgetrieben.)

Die Lymphe theiligt sich an dem Gaswechsel wohl mehr nur dadurch, dass sie eine gewisse Menge Kohlensäure aus den Geweben auswäscht und dem Blute zuführt.

### § 333.

Auch die absondernde Thätigkeit übernimmt das Blut in hervorragendem Masse. Durch die in den Capillaren erfolgende stete Filtration von Blutserum wird den Gewebszellen das Material zu ihrer chemischen Thätigkeit geliefert. Von diesem Material wird aber nur ein Theil verwendet und daraus werden die Absonderungen bestritten. Der nicht verbrauchte Rest, belastet mit einem Theil der nach innen abgesonderten Stoffe, schlägt als Lymphe sofort wieder den Rückweg ein, theiligt sich also nicht an der nach aussen hin erfolgenden Absonderung. Mithin bestrittet das Blut die Absonderung eigentlich allein. Wir dürfen deshalb z. B. den Harn der Wirbelthiere im Gegensatz gegen den Lymphharn der Wirbellosen Blutharn nennen und es erklärt sich daraus, dass die Absonderungen in ihrer Stärke in geradem Verhältniss zum Blutdruck stehen.

Eine weitere wichtige Funktion des Blutes ist der von ihm ausgeführte Wärmetransport. Bei der grossen Geschwindigkeit und Regelmässigkeit des Blutkreislaufes vertheilt sich die Wärme im Körper ausserordentlich gleichmässig, jeder Wärmeverlust an der Oberfläche des Körpers wird rasch durch neuen Nachschub aus der Tiefe ersetzt und damit dort eine Wärmeansammlung verhindert. Dies zu leisten ist die Lymphe wegen der Trägheit und Unregelmässigkeit ihrer Bewegung lange nicht in gleichem Masse im Stande.

### § 334.

Wir sagten im § 324, dass sich auf der höchsten Schichtungsstufe (Wirbelthiere) noch vier neue Schichten bilden, die sich je zwei und zwei zwischen die perigastrische Schicht auf der einen Seite, Perisom und Darm auf der andern, einschieben; es sind dies die sogenannten serösen Häute, die aus einer Begrenzungsschicht und einer

darunter liegenden Bindschicht bestehen. Die Serosa, welche die Innenfläche des Perisoms auskleidet, heisst man parietales oder animales Blatt, die dem Darm beziehungsweise den Darmorganen aufliegende wird das viscerales Blatt genannt.

Die Funktion dieser Häute ist vorzugsweise eine beschützende. Die grossen Organe, welche der Darm produziert, hängen in das Perigastrium hinein, das weite von diesen Organen gefüllte Höhlen bildet. Der Darm selbst wächst bei den höheren Thieren viel stärker in die Länge als das Perisom, was nur dadurch möglich ist, dass letzteres sich ausweitet und der Darm sich in der dadurch entstehenden Eingeweidehöhle schlängelt. Damit treten die einzelnen Darmschlingen sowohl untereinander, als mit der Oberfläche der Darmorgane und der Innenfläche des Perisoms in Reibungsverhältniss; dies verlangt aber, bei der Empfindlichkeit des hochdifferenzirten Protoplasmas, eine schützende Bedeckung aller in Reibung tretenden Theile, was durch die glatte, durch Bewegung mit Lymphe stets schlüpfrig bleibende Serosa geschieht. Die weitere Funktion ergibt sich daraus, dass die massige Entwicklung der Eingeweide eine Sicherung ihrer Lage innerhalb der Leibeshöhle durch Aufhängebänder erfordert. Diese liefern die serösen Häute und bilden dann auch die sicheren Bahnen, auf denen die Cirkulationssysteme den physiologischen Verband zwischen Perisom und dem Darm mit seinen Organen aufrecht erhalten können.

## 19. Die sociologischen Funktionen.

### c) Physiologie der Systeme.

#### § 335.

Während bei den kleinleibigen, höchst einfach gebauten und primitiv lebenden Cölenteraten die durch die nachbarschaftlichen Beziehungen gegebenen Sympathie- und Cooperationsverhältnisse genügen, sehen wir bei den Darmthieren, wo die Scheidung des Leibes in Perisom und Darm, und später die weitergehende Schichtung und Masseentwicklung des Gesamtkörpers die Sympathie- und Cooperationsbeziehungen beeinträchtigt und der nachbarliche Anstoss viel zu lange brauchen würde, um eine einheitliche rasche Aktion zu erzeugen, die Systeme entstehen. Im morphologischen Theil haben wir deren drei kennen gelernt: 1) die Flüssigkeitssysteme, 2) das Nervensystem, 3) das Knochensystem.

Die ersten repräsentiren vorzugsweise die Einheit des Stoffwechsels, dienen aber auch zur Leitung freier Bewegungen. Das zweite repräsentirt die Einheit des Kraftwechsels und verknüpft alle Theile des Gesamtkörpers durch die Beziehungen inniger und prompter Sympathie und Cooperation. Das Knochensystem endlich stellt die mechanische Einheit des Körpers her.

Wir betrachten die Systeme und ihre weiteren Differenzierungen im besondern.

### § 336.

Die Flüssigkeitssysteme gehen aus einer Fortentwicklung der perigastrischen Schicht hervor, die, wie § 320 gezeigt wurde, eine cirkulatorische und exkretorische Funktion hat.

An diese doppelte Funktion knüpft zunächst die Scheidung in zwei Systeme, das System der Ernährungsflüssigkeiten und das der Aufenthaltsmedien, an, indem ersteres mehr die cirkulatorische, letzteres mehr die exkretorische Funktion übernimmt. Hierbei stehen aber diese Systeme im Verhältniss der Discorrelation: Je entwickelter das System der Ernährungsflüssigkeiten ist (Wirbelthiere), um so mehr tritt bei dem System der Aufenthaltsmedien die cirkulatorische Funktion in den Hintergrund und sinkt dasselbe zu einem blossen Exkretionsorgan herab; je entwickelter dagegen das System der Aufenthaltsmedien ist, im Vergleich zum System der Ernährungsflüssigkeit (Insekten), desto grösser ist des erstern cirkulatorische Bedeutung. Die Arbeitstheilung zwischen beiden besteht dann mehr darin, dass das System der Aufenthaltsmedien vorzugsweise dem Gas- und Wasserwechsel dient (respiratorisch ist), dasjenige der Ernährungsflüssigkeiten mehr den Wechsel der fixen Stoffe besorgt.

### § 337.

Wie im morphologischen Theile geschildert wurde, beginnt die Entwicklung des Ernährungsgefässsystems mit dem Auftreten eines kontraktilen Herzrohrs, das als eine Ablösung von dem motorischen Mesoderm betrachtet werden muss und bei den niedern Mollusken und Insekten noch nicht mit Gefässen in Verbindung steht, sondern nach beiden Seiten offen ins Perigastrium mündet. Die damit vollzogene Arbeitstheilung besteht in folgendem:

Wo ein solches motorisches Gebilde fehlt, ist die Cirkulation der perigastrischen Flüssigkeit von der Thätigkeit der motorischen Schichten des Perisoms und Darms abhängig. Indem nun das

Herzrohr die zur Cirkulation erforderliche mechanische Thätigkeit übernimmt, wird die Cirkulation selbständig. Das in der Flüssigkeit liegende, an beiden Enden offene Rohr hat entweder in Folge der Steifigkeit seiner Wände oder der Elastizität beziehungsweise Contraktilität von Theilen, die sich von aussen an dasselbe ansetzen, eine offene Lichtung, während es selbst eine Ringmuskellage besitzt. Zieht sich nun die letztere zusammen, ein Akt, den man Systole nennt, so wird die im Rohr befindliche Flüssigkeit ausgetrieben; dehnt sich das Rohr nach Erschlaffung der Ringmuskularis durch die obigen Umstände wieder aus, ein Akt den wir Diastole nennen, so füllt sich das Rohr wieder. (Eine Systole und eine Diastole zusammen nennt man eine Pulsation oder einen Pulsschlag.)

Hierbei ist es wichtig, dass die Systole nicht in der ganzen Ausdehnung des Rohrs gleichzeitig eintritt, sondern als eine ringförmige Contraction an einem Rohrende beginnt, wodurch dieses verschlossen wird. Indem nun die Contraktionswelle von hier zum entgegengesetzten Rohrende fortschreitet, wird nicht nur das Rohr überhaupt entleert, sondern die Flüssigkeit wird in ganz bestimmter Richtung durch das Rohr hindurch geschoben und zwar in fast continuirlichem Strome: Jeder Rohrquerschnitt tritt sofort, wenn die systolische Contraktionswelle ihn passirt hat, in Diastole; das Rohr ist also bereits wieder mit Flüssigkeit gefüllt, wenn die systolische Welle an der Ausflussöffnung angelangt ist und indem jetzt an der Einströmöffnung eine neue systolische Welle beginnt, folgt der ersten Flüssigkeitswelle sofort die zweite.

Der Effekt dieser Pulsationen des Herzrohrs ist eine bestimmte gerichtete Cirkulation der perigastrischen Lymphe durch die zwischen Darm und Perisom bleibenden Spalträume mit ausgiebiger Mischung. Die quantitative Vertheilung der Flüssigkeit bleibt aber immer noch in erheblichem Masse abhängig von den wechselnden Contraktionszuständen des Perisoms und Darms und diese bestimmen auch zum Theil die Höhe des Flüssigkeitsdrucks. In welcher Weise das Wassergefäßssystem den Druck bei der perigastrischen Flüssigkeit beeinflusst, soll später geschildert werden.

### § 338.

Während für minder komplizirte Thierkörper, wie z. B. die Ascidien, oder für solche Organismen, bei denen das System der Aufenthaltsmedien sehr entwickelt ist (Insekten), das primitive Herzrohr den cirkulatorischen Bedürfnissen genügt, ergibt sich für komplizirtere Thierkörper mit mangelnden oder schlecht ent-

wickeltem Mediensystem das Bedürfniss eines geregelteren Cirkulationsweges. Dem wird dadurch entsprochen, dass sich der Ausflussöffnung des Herzens ein Rohrwerk anschliesst, welches durch entsprechende Länge und Verzweigung dafür sorgt, dass die Lymphe in alle, auch die entferntesten Ausläufer des perigastrischen Hohlraums strömt und nirgends Gelegenheit zur Stagnation der Flüssigkeit gegeben ist. Dem vermehrten Reibungswiderstand, welchen die Flüssigkeit in diesem verzweigten Kanalwerk findet, entspricht eine angemessene Verstärkung des motorischen Theils des Herzrohrs und so haben wir eine Gliederung des Gefässsystems 1) in ein motorisches Centrum, das Herz, 2) in ein dichotomisch oder sonstwie verzweigtes System von centrifugalen Leitungsröhren (Arterien). Letztere unterstützen durch die Elastizität ihrer Wandungen die Cirkulation in folgender Weise:

Wäre das Kanalwerk von starren Wandungen gebildet, so hätte das pulsirende Centralorgan bei jeder Systole den ganzen Druck der Flüssigkeitssäule in allen Theilen des Röhrenwerkes und den gesammten Reibungswiderstand zu überwinden. Da die Rohrwände aber elastisch sind, so hat die systolische Contraction nur den elastischen Widerstand des Wurzeltheils der Leitrohre zu überwinden. Hat es diesem die Flüssigkeitsmenge, die durch einen Pulsschlag in Bewegung gesetzt wird, überwiesen, so sperrt sich der Herzraum durch Klappen gegen den in dem Wurzeltheil der Arterien entstandenen höheren Flüssigkeitsdruck ab und überlässt die Weiterbeförderung der Flüssigkeitswelle den elastischen Kräften des Rohrs, welche denn auch dieselbe von Querschnitt zu Querschnitt fortschieben, da die örtliche Störung des elastischen Gleichgewichts eine über alle Röhren sich erstreckende, fortschreitende Ausgleichswelle (Puls welle) hervorruft.

Bei den Mollusken und Crustaceen hören die Leitungsröhren in der Peripherie auf und die Ernährungsflüssigkeit tritt hier aus den Gefässenden in die Gewebsspalten. Da diese nun mit dem perigastrischen Hohlraum überall in freier Verbindung stehen, so hat der höhere Flüssigkeitsdruck, der in ihnen entsteht, einen Abfluss der Flüssigkeit ins Perigastrium zur Folge. Da überdies das Herz Oeffnungen besitzt, welche bei der Diastole der Flüssigkeit den Eintritt gestatten, bei der Systole durch Klappenvorrichtungen sich schliessen, so muss in demjenigen Theil des Perigastriums, wo das Herz liegt, ein Druckminimum entstehen, dem sich der Flüssigkeitsstrom von allen Seiten her zuwendet. So ist für einen geordneten Kreislauf auch unter complizirten räumlichen Verhältnissen gesorgt, wobei nur der Rückweg zum Herzen durch die Unregelmässigkeit der Gewebslücken mannigfachen Störungen ausgesetzt sein muss.

## § 339.

Auf tertiärer Entwicklungsstufe findet bei den Ringelwürmern und Wirbelthieren die schon § 328 u. ff. besprochene Sonderung der Ernährungsflüssigkeit in zwei verschiedene Arten, Blut und Lymphe, statt und zwar dadurch, dass zu dem Herzen und den centrifugal leitenden Röhren (Arterien) noch eigene centripetal leitende Gefässe (Venen) treten, wodurch ein vollständig geschlossenes cirkulatorisches Rohrwerk entsteht. In letzterem befindet sich das Blut, während in den übrigen Hohlräumen und Gewebsspalten die Lymphe bleibt. Da wir die allgemeinen Konsequenzen dieser Sonderung schon im vorigen Abschnitt besprochen haben, so bleiben nur noch einige speziellere Dinge, sowie die auf dem Gebiet dieser zweierlei Flüssigkeitssysteme sich vollziehenden weiteren Arbeitstheilungen und Vervollkommnungen zu besprechen.

Zunächst einiges über die Mechanik. Wenn wir die niedrigste, Bd. I S. 88 dargestellte Vertheilung des geschlossenen Blutgefässsystems ausnehmen; so ist die Anordnung stets so, dass das Blut bei seinem Abfluss in die Peripherie in ein successive sich erweiterndes Strombett gelangt. Diese Erweiterung kommt dadurch zu Stande, dass die Arterien sich fortwährend verästeln, der Gesamtquerschnitt hierdurch zunimmt. Zugleich wächst aber auch das Verhältniss zwischen Wandfläche und Querschnitt stetig zu Gunsten der erstern. Beide Momente, die Erweiterung des Strombetts und der vermehrte Reibungswiderstand der Wand, haben eine successive Abnahme der Fliessgeschwindigkeit zur Folge, die endlich ihren geringsten Betrag in den Kapillaren besitzt. Auch geht hierbei die stossweise Bewegung allmählig in eine stetig fliessende über. Beim Menschen z. B. nimmt die Sekundengeschwindigkeit von rund 300 Millim. in der Halsschlagader bis auf 0,8 Mm. in den Kapillaren ab. Das Blut verweilt also am längsten in den Kapillaren, während es die Arterien sehr rasch durchheilt. Nimmt man hinzu, dass die Wände der Arterien viel zu dicht sind, um einen Stoffverkehr zwischen Blut und Gewebszellen zu gestatten, die Kapillarwandungen dagegen durch ihre grosse Zartheit (und Porosität?) einen solchen in vollem Masse zulassen, und dass das Blut, auch sich selbst überlassen, die Unwandlung von arteriellem in venöses, vollzieht, wonach es zur Erhaltung des Lebens in den Geweben nicht mehr geeignet ist, so leuchtet der grosse Vortheil dieser Einrichtung ohne weiteres ein: Das Blut durchheilt möglichst rasch die Arterien und gelangt in möglichst aktionsfähigem



Zustände in die Capillaren, wo es dann am längsten und innigsten mit den Gewebszellen verkehren kann.

### § 340.

Da über die Betheiligung des Herzens an der Mechanik der Blutsbewegung schon § 337 im Allgemeine das Nöthigste gesagt ist, so erübrigen nur noch einige Worte über die Mechanik in den Venen.

In ihnen nimmt umgekehrt der Querschnitt (s. § 339) allmählig ab und damit die Fliessgeschwindigkeit wieder zu, immerhin aber bleibt sie wegen der etwa doppelt so grossen Weite der Venen hinter der Geschwindigkeit in den Arterien zurück. Die strom-treibenden Elemente in den Venen sind:

1) Der Druck von hinten aus dem Capillargefässnetz.

2) Da das Herz auch eine Saugpumpe ist, die das Blut aus den grossen Venenstämmen bei jeder Diastole aufsaugt, so entspricht einem Maximaldruck in den aus den Capillaren hervorgehenden Venen-Anfängen ein Minimaldruck in den Venenstämmen, womit die Richtung des Fliessens nach ihnen hin gesichert ist.

3) Da in den Venen der Flüssigkeitsdruck absolut niedriger ist als in den Arterien, so bleiben nach den Gesetzen der Gebrauchswirkung die Wandungen schwach, dehnbar und zusammen-drückbar. Dies setzt sie dem Verschluss durch Seitendruck vielmehr aus, als dies bei den Arterien der Fall ist. Der nachtheilige Einfluss dieser Eventualität auf die Blutbewegung wird einmal dadurch aufgehoben, dass Klappen, die an bestimmten Stellen angebracht sind, die Stauung lokalisiren und zweitens dadurch, dass bei der grossen Dehnbarkeit der Venenwände örtliche Ausweitungen es verhindern, dass die immer nur vortbergende Stauung weiter zurück wirkt. Die Klappen bewirken ferner, dass jeder Seitendruck auf eine gefüllte Vene eine Entleerung nur in der Richtung des Herzens zulässt.

4) Ein weiterer Motor für die venöse Blutbewegung besteht darin, dass es immer Stellen im Körper gibt, wo die Bewegungen des Körpers oder einzelner Organe den aus der allgemeinen Gewebsspannung sich ergebenden Seitendruck nicht blos zeitweilig aufheben, sondern in einen Saugdruck verwandeln, welcher der Klappen wegen wieder nur centripetal wirken kann. Dieses Moment spielt eine hervorragende Rolle bei den lungenathmenden Wirbelthieren: Bei der Einathmung übt das allseitige Zusammenziehungsbestreben des elastischen Lungengewebes einen Saugdruck auf alle mit ihm in der gleichen Räumlichkeit eingeschlossenen Venen.

5) Eine weitere Sicherstellung des geordneten Abfliessens wird dadurch erreicht, dass die Venen, entgegen den Arterien, unter sich durch zahlreiche Anastomosen verbunden, ja geradezu collaterale Venenwege (z. B. die grossen Hautvenen) vorhanden sind, so dass bei zeitweiliger Schliessung eines Venenrohrs durch Seitendruck dasselbe in der Regel einen andern freien Weg zum Abfluss findet.

Aus all dem geht übrigens hervor, dass die Blutbewegung in den Venen örtlich durchaus keine so regelmässige sein kann, als in den Arterien, aber eben nur örtlich, da aus den Venen-Endigungen durch das Herz bei jeder Diastole genau so viel Blut weggenommen wird als die nachfolgende Systole durch Arterien und Capillaren in der Venenwurzel sendet.

### § 341.

Die Zeit, welche verstreicht, bis ein bestimmtes Bluthcilchen seinen Kreislauf vollendet hat und an seinen Ausgangspunkt zurückgekehrt ist (Kreislaufzeit), ist bei kleinen Thieren kürzer als bei grossen (beim Menschen berechnet man sie zu 23 Sekunden), und schliesst ab, wenn das Herz etwa 27 Schläge vollendet hat, so dass also jeder Pulsschlag den 27. Theil der Blutmasse weiter befördert.

Die lebendige Kraft, welche auf die Blutbewegung verwendet wird, ist eine sehr beträchtliche. Beim Menschen hat man sie um etwas höher als den vierten Theil der Leibeskraft gefunden (Leibes-Kraft = 320 Tausend Kilogrammeter, Herzarbeit = 86 Tausend Kilogrammeter pro Tag). Diese ganze lebendige Kraft wird durch den Widerstand, den das Blut bei seiner Bewegung findet, verbraucht und in Reibungswärme übergeführt, so dass die Blutcirculation eine reichliche Quelle für die thierische Wärme ist.

### § 342.

Bezüglich des Stoffwechsels ist im Allgemeinen Folgendes voraus zuzusetzen.

1) Ein nicht unbedeutender Stoffwechsel findet im Blute selbst statt, indem dasselbe eine ungeheure Zahl lebendiger Zellen enthält, welche so gut Bedürfnisse haben, wie alle andern Gewebszellen. Diesem eigenen Stoffwechsel steht der im Verkehr mit den Geweben stattfindende gegenüber.

2) Den letzteren kann das Blut nicht auf seinem ganzen Circulationsweg unterhalten, sondern nur in den Capillaren, da

deren Wandungen allein dünn und porös genug sind, um Endose und Filtration zuzulassen.

3) Die Funktion des Blutes, eine vermittelnde, stoffverfrachtende Rolle zu spielen, bedingt schon unmittelbar eine gewisse Arbeitstheilung, insofern es sich bei jeder Verfrachtung um eine Aufnahme- und Abgabestation handelt und ausserdem noch um Hin- und Rückfracht. Als Basis für weitere Arbeitstheilungen kommt dann noch hinzu, dass das Objekt dieser Stoffverfrachtung verschiedenartige Stoffe sind, deren Aufnahme- und Abgabestationen an verschiedenen Stellen des Körpers liegen können.

Es findet nun zwar schon auf früherer Organisationsstufe des Gefässsystems, also vor der Trennung von Blut- und Lymphgefässsystem, eine Arbeitstheilung im Gebiet des Stoffwechsels statt, aber erst mit der Fassung des Blutes in ein durchaus geschlossenes Röhrensystem ist die sichere mechanische Grundlage für eine weiter gehende Arbeitstheilung auf dem Gebiete des Stoffwechsels gegeben: Es bilden sich bestimmte Gefässprovinzen mit ab- und zuleitenden Gefässen, in dem besondere Stoffe aufgenommen beziehungsweise abgegeben werden, wie das aus der weiter unten folgenden Schilderung hervorgehen wird.

Diese Arbeitstheilung auf dem Gebiete des Stoffwechsels mit den verschiedenen Organen hat zur Folge, dass das Blut auf verschiedenen Punkten seiner Kreislaufbahn verschiedenartige Veränderungen erfährt und dasselbe mithin nicht überall die gleiche chemische Zusammensetzung hat. Bezüglich des letzteren gilt, dass jene Verschiedenheiten des Kreislaufes nur einen sehr geringen Betrag erreichen können 1) wegen der grossen Geschwindigkeit des Kreislaufes und 2) weil die Blutsorten schon in den grösseren Venen und schliesslich alle im Herzen gesammelt und wieder aufs innigste vermengt werden und nicht nur das: es wird auch die Lymphe dem Blute immer wieder beigemischt.

Im Folgenden sollen nun die wichtigsten Arbeitstheilungen des Blutgefässsystems näher besprochen werden.

### § 343.

Eine sehr allgemeine Spaltung in zwei verschiedene Gefässprovinzen tritt aus folgenden Gründen ein.

In den Capillaren, wo der Austausch zwischen Blut und Gewebszellen stattfindet, erfährt das Blut eine Umänderung, die wir als „Venöswerden“ bezeichnen. Sie besteht vor allem, in Folge der früher geschilderten Gewebsathmung, in einer Zunahme der

Kohlensäure unter Abnahme des Sauerstoffs, (deshalb dunklere Färbung) und nebenbei in einer Abnahme der gerinnungsfähigen Stoffe. Dadurch verliert es die Fähigkeit, den normalen Stoff- und Kraftwechsel der Gewebszellen aufrecht zu erhalten. Soll es in diesen Zustand zurückversetzt werden, so muss es zuvor eine Provinz durchströmen, wo es die Kohlensäure abgeben und frischen Sauerstoff aufnehmen kann (äussere Athmung). Nach Vollzug dieser Athmung heisst es Arterienblut.

Auf niederster Stufe (bei den Würmern, Amphibien und Reptilien) strömt nur ein Theil des vom Herzrohr ausgesendeten Blutes durch die respiratorischen Bezirke und kehrt als arterielles Blut zum Herzen zurück; ein anderer Theil strömt durch die übrigen Gefässprovinzen und kommt als Venenblut ins Herzrohr. Hier mischen sich die beiden Blutarten und so erhalten die Capillaren nie reines Arterienblut, sondern nur gemischtes.

Bei anderen Thieren (Fischen, Vögeln und Säugethieren) wird alles Blut, welches das Herz aussendet, zuvor in eine respiratorische Gefässprovinz geschickt und dort vollständig in arterielles umgesetzt, um dann erst in die Körpercapillaren zu wandern.

Die Fische und die warmblütigen Wirbelthiere unterscheiden sich noch dadurch:

Bei den Fischen ist das Herz einfach und das Blut, welches die respiratorische Gefässprovinz durchströmt, kehrt deshalb nicht mehr ins Herz zurück, sondern sammelt sich sogleich in einer grossen Ader, um seine Ernährungs- und Absonderungsfunktion in den Capillaren des Körpers auszuüben (einfacher Kreislauf).

Bei den Warmblütern ist das Herz doppelt: Man unterscheidet ein venöses Herz, welches das Venenblut aus dem Körper erhält und in die Athmungsorgane versendet, und ein arterielles Herz, welches das arteriell gewordene Blut aus den Athmungsorganen empfängt und in den Körper treibt. Den Weg vom venösen Herzen durch das Athmungsorgan in das arterielle Herz nennt man kleinen, respiratorischen oder Lungenkreislauf, der andere wird grosser nutritiv sekretorischer oder Körperkreislauf und die ganze Cirkulationsweise doppelter Kreislauf genannt.

Wir können diese Arbeitstheilung auch so bezeichnen: Bei der Athmung haben wir, wie früher gezeigt, die äussere Athmung von der Gewebsathmung zu unterscheiden. Wir nennen nun die Gefässprovinz, welche die erstere besorgt, in specie die respiratorische.

## § 344.

Bei den meisten Wirbelthieren kommt es noch zur Abspaltung von hervorragend absondernden Gefässprovinzen.

1) Das aus dem Darm und der Milz abfließende Venenblut, das die aus dem Speisebrei aufgesaugten Stoffe enthält, wird in einem Stamm, Pfortader, gesammelt und ehe es, wie das Venenblut anderer Gefässprovinzen, in die Capillaren der Athmungsorgane kommt, zuvor in ein eigenes in der Leber liegendes, reiches Capillargefässnetz gesendet, um Material zur Gallenbereitung zu liefern und dann erst dem übrigen Venenblut sich beizumengen. Das eigenthümliche ist, dass dieses Material nicht wie bei andern Absonderungen vorwaltender Bestandtheil des Blutserums ist, sondern durch massenhaften Untergang von Blutzellen geliefert wird. Allerdings erscheint in dem der Leber entfließenden Absonderungsprodukt, der Galle, nur ein Theil des aus dem Zerfall der rothen Blutzellen entstehenden Materials, nämlich der Farbstoff (als Gallenfarbstoff) und die Gallensäuren, ein anderer Theil bleibt in der Form von Harnstoff im Blut und ausserdem erhält das Blut als Gegengabe von den glycogenhaltigen Leberzellen erhebliche Mengen von Zucker. Der Ersatz für die untergegangenen Blutzellen wird dadurch geliefert, dass das Milzvenenblut, das ebenfalls in die Pfortader fliesst, zahlreiche weisse (junge) Blutzellen herbeischwemmt, die in den Lebercapillaren in rothe überzugehen anfangen. Die Blutzellen werden wohl schon durch die aus dem Speisebrei in das Darmcapillarenblut wider eintretende Galle, welcher ein zerstörender Einfluss auf sie zukommt, geschädigt, kommen also schon halb todt in der Leber an.

## § 345.

2) Bestreitet die Leber die Absonderungsvorgänge aus venösem Blut und den Blutzellen, so haben wir in der Niere eine absondernde Gefässprovinz, welche mit Arterienblut gespeist wird und, ohne die Blutzellen zu alteriren, die Ausgaben rein nur aus dem Serum auf dem Wege der Filtration bestreitet. Weiter ist charakteristisch, dass die Filtration aus den Nierengefässen nicht im eigentlichen Capillarbezirk, sondern noch im Gebiet des arteriellen Stromlaufs stattfindet, nämlich im Bereich der Malpighischen Glomeruli (siehe Band I pag. 146.) Das Filtrat wird Harn, genauer Blutserumharn genannt, enthält alle Bestandtheile des Blutserums mit Ausnahme von Eiweiss und Fett, nur in anderen Mengeverhältnissen als das Blutserum, weil bei dem Abfluss des Harns durch die Harnkanäle dem ursprünglichen

filtrat wieder gewisse Stoffe, namentlich Wasser, entzogen werden. Der Nierengefässbezirk ist daher arteriell-serös absondernd. Wie Band I S. 120 geschildert wurde, unterscheidet sich die Niere der Amphibien und der meisten Reptilien dadurch von der anderer Wirbelthiere, dass sie ausser der arteriell-serös absondernden Gefässprovinz noch — gleich der Leber — ein Capillarnetz enthält, das venöses Blut aus den Cardinalvenen oder der innern Hohlvene empfängt (Nierenpfortaderkreislauf). Welcher Art die dort zweifelsohne stattfindende Absonderung und Blutveränderung ist, wurde meines Wissens noch nicht festgestellt.

### § 346.

3) Den in den beiden vorigen Paragraphen genannten specifisch absondernden Gefässprovinzen stehen die übrigen Gefässprovinzen als nutritiv-sekretorische gegenüber. Sie erhalten alle arterielles Blut, unterscheiden sich aber von der ebenfalls arterielles Blut empfangenden sekretorischen Nierengefässprovinz dadurch, dass der Stoffwechsel nicht eine Filtration durch arterielle Rohrwandungen, sondern durch echte Capillarwandungen ist. Wir können also sagen, die gewöhnliche Absonderung und die Ernährung beruht auf arteriell-capillarer Filtration (und Diffusion) die Gallenabsonderung auf venös-capillarer Filtration (und Diffusion), die Harnbildung auf arteriell-arterieller Filtration (ohne Diffusion?). Anzumerken ist noch, dass weder das Capillarnetz der Pfortader in der Leber, noch das respiratorische Gefässnetz in der Lunge ernährende Funktionen auszuüben vermag, weshalb beide Organe noch eigene ernährende Gefässe erhalten. Bei der Niere dagegen sind keine gesonderten ernährenden Gefässe nöthig, weil die ausschliesslich seröse Filtration in den Malpighischen Knäueln dem Blute seinen arteriellen Charakter nicht raubt.

### § 347.

Eine weitere Sonderung findet auf dem Gebiet der Ernährungsvermittlung statt und die Sache verhält sich hier genau so wie bei der Athmung: Dem Gegensatz zwischen äusserer Athmung und Gewebsathmung entspricht der zwischen der Resorption der Nährstoffe aus dem Speisebrei und der Gewebsspeisung. Das erstere Geschäft übernimmt die im Darm liegende Gefässprovinz die zugleich das Material zur Absonderung der Verdauungsflüssigkeiten liefert. Sie erhält zu diesem Behufe arterielles Blut; die übrigen Gefässprovinzen die gleichfalls arterielles Blut enthalten, besorgen dann die Speisung der übrigen Körpertheile.

## § 348.

Eine weitere Arbeitstheilung im Blutgefässsystem besteht darin, dass sich bestimmte Provinzen entwickeln, in welchen das Blut einer Regeneration seines Zellmaterials unterworfen wird, wo also der Schwerpunkt der Vorgänge weniger auf der Stoffabgabe aus dem Blut in die Gewebszellen, als in einer Veränderung des Blutes innerhalb der Gefässe selbst ruht. Wir haben schon im vorigen Paragraphen im Capillarbezirk der Leber einen solchen regenerativen Vorgang kennen gelernt; eine weitere und zwar ausschliesslich regenerativische Provinz ist das Gefässnetz der Milz. Hier ist die sekretorische Funktion ganz in Wegfall gekommen, das Blut ist nach aussen hin nur durch Lymphebildung thätig, aber im Innern der Gefässe vollzieht sich eine ganz erhebliche Veränderung in dem Zahlenverhältniss von primären (weissen) und sekundären rothen Blutzellen: Während das der Milz zuströmende Blut auf 3—500 rothe Blutzellen nur eine weisse enthält, besitzt das abfliessende Milzvenenblut schon eine weisse Zelle auf 70 rothe; zudem zeigen die letzteren unverkennbar die Eigenschaften junger rother Blutzellen und daneben finden sich zahlreiche Uebergangsstufen von weissen zu rothen.

Dies, sowie die reichen Mengen von stickstoffhaltigen und stickstofflosen Zersetzungsprodukten im Milzgewebe deuten darauf hin, dass in der Milzgefässprovinz ein massenhafter Untergang von rothen Blutzellen nebst einer Neubildung von weissen und Umwandlung von weissen in rothe stattfindet, welche letztere allerdings erst in der Leber zum Abschluss zu gelangen scheint. Der Unterschied zwischen Leber und Milz besteht also darin: Das Blut, das die Leber erhält, ist Venenblut, die Milz erhält Arterienblut; in ersterer überwiegt die Zellzerstörung, neues Material wird nicht (?) gebildet, sondern nur junges der Reifung entgegengeführt, die Milz dagegen zeigt neben der Zerstörung ausgiebige Neubildung.

Eine weitere regenerativische Gefässprovinz ist neuerdings im rothen Knochenmark der Wirbelthiere entdeckt worden, denn man findet dort reichlich Blutzellen in allen Uebergangsstufen von weissen zu rothen.

## § 349.

Wie aus der morphologischen Schilderung des Lymphsystems Bd. I S. 131 u. ff. hervorgeht, fliesst die Lymphe auf niederster Stufe im Perigastrium und in den von den verschiedenartigen Ge-

webszellen begrenzten, mit dem Perigastrium offen communicirenden Spalträumen, so dass die Gewebszellen von einem Lymphstrom umspült werden. Auf höherer Entwicklungsstufe erhält dann auch hier der Lymphstrom eigene Wandungen, aber offenbar nicht durchweg, was eigentlich auch nicht denkbar ist: die Wurzel des Lymphgefässsystems werden von den Intercellularräumen gebildet.

Der Werth dieses Fortschritts ist hauptsächlich ein mechanischer: Mit der bei den Wirbelthieren eintretenden Massezunahme des Körpers und der steigenden architektonischen Complication würde der Lymphabfluss ein viel zu unregelmäßiger sein, während er durch Fassung in eigene Leitungsröhren die nöthige Sicherheit gewinnt. Diese Sicherheit wird bei den Säugethieren und Vögeln, in viel unbedeutenderem Masse bei Reptilien, Amphibien und Fischen durch zahlreiche, das Dahinfließen nur centripetal gestattende Taschenklappen erhöht. Da die Lymphe keinen Kreislauf zu machen und nirgends von einem Ort niederen Flüssigkeitsdruckes nach einem mit höherem Flüssigkeitsdruck zu fließen hat, so hat das Lymphgefässsystem aktiv motorische Apparate viel weniger nöthig als das Blutgefässsystem. Es finden sich denn auch pulsirende Lymphherzen nur bei den Reptilien und Amphibien, wo die Klappenentwicklung gering ist, und ausserdem bei einem Theil der Vögel (Struthionen und einigen Schwimm- und Sumpfvögeln). Bei den Straussen sind sie ein Beitrag zu den mannigfachen Reptilienähnlichkeiten, die dieser niedere Vogeltypus besitzt.

Von Differenzirungen auf dem Gebiet des Lymphgefässsystems ist nur eine bekannt, welche darin besteht, dass der Lymphbezirk des Darms neben den sonstigen Funktionen noch die Resorption von schwer oder nicht diffundirbaren Theilen des Speisebreies übernimmt, wovon bereits früher die Rede war; man nennt ihn Chylus- oder Milchsaftbezirk: Die Darmlymphe wird während der Verdauung durch das aufgenommene emulgirte Fett milchig trübe, während sie ausserhalb der Verdauungszeit eine durchsichtige Flüssigkeit ist, wie die Lymphe der übrigen Bezirke.

### § 350.

Von den Systemen der Aufenthaltsmedien haben wir, wie schon im morphologischen Theil beschrieben wurde, zwei im Verhältniss der Ausschliessung zu einander stehende, durch ihren Inhalt sich unterscheidende Systeme zu besprechen: Das Wassergefäss- und das Luftgefässsystem.

In ihrer Funktion sind diese beiden Systeme von einander ziemlich verschieden und es kann allgemein nur das von ihnen ausge-



sagt werden, dass sie auftreten, sobald der auf der Körperoberfläche und Darmoberfläche statthabende stoffliche Verkehr mit den umgebenden Medien in Folge höherer Anforderungen oder zu geringer Oberflächeentwicklung nicht mehr ausreicht. Auch zu dem System der Ernährungsflüssigkeiten treten sie in ein succursales Verhältniss, was sich schon darin ausdrückt, dass im allgemeinen das System der Aufenthaltsmedien sich da stark entwickelt, wo das System der Ernährungsflüssigkeiten auf geringer Entwicklungsstufe stehen bleibt und umgekehrt.

### § 351.

Das Wassergefässsystem erscheint in der aufsteigenden Reihe der Organisationstypen zuerst und zwar sofort mit dem ersten Auftreten der Spaltung der Leibeswand in Perisom und Darm und zwar auf primärer Entwicklungsstufe (Bryozoen) als eine Oeffnung, durch welche der die Lymphe enthaltende perigastrische Raum mit dem umgebenden Wasser kommuniziert (Porus excretorius). Die Funktion dieser Oeffnung ist

1) eine hydrostatische, d. h. sie gestattet der perigastrischen Lymphe sich in Druckgleichgewicht mit dem umgebenden Wasser zu setzen: Steigt der innere Druck, so kann Flüssigkeit entweichen; nimmt der innere Druck ab und wird zu Saugdruck (negativem Druck) oder steigt der äussere Druck, so kann Flüssigkeit eintreten. Dies gestattet

2) dem Thier Volumsveränderungen seines Körpers vorzunehmen d. h. sich bei Gefahr zusammenzuziehen und zu aggressiven Zwecken sich auszudehnen. Ausserdem ermöglicht es ihm, sich dem bei Wogengang, Ebbe und Fluth und beim Auf- und Absteigen so sehr wechselnden Wasserdruck zu accommodiren.

3) Eine mechanische Nebenfunktion ist die, als Durchgangsöffnung für die im Perigastrium sich entwickelnden Geschlechtsprodukte, also als Geschlechtsöffnung zu dienen.

4) Die stofflichen Verrichtungen sind fürs erste exkretorische Natur, insofern ein Austritt perigastrischer Lymphe gleichbedeutend mit einer Stoffausscheidung ist (Lymphharn), fürs zweite respiratorische, insofern ein Eintritt des sauerstoffhaltigen Mediums einer Sauerstoffzufuhr gleichkommt; zugleich wird hierbei der Concentrationsgrad der Lymphe durch den Wassereintritt herabgemindert (Lymphverdünnung).

Die Mechanik wird nur von den Contraktionszuständen der Leibeswand besorgt.

## § 352.

Während auf primärer Stufe der Ein- und Austritt des Mediums lediglich von den Contraktionsvorgängen der Leibeswand abhängt, sehen wir auf sekundärer Entwicklungsstufe (Mollusken) durch Hinzutreten eines kontraktilen Wasserherzens den ersten Schritt zur Selbständigkeit gemacht.

Nach den bis jetzt gemachten Beobachtungen besteht die wesentliche Funktion des Wasserherzens in der durch pumpende Bewegungen bewerkstelligten Wassereinfuhr, wodurch der Druck der perigastrischen Lymphe gesteigert, der Leib des Thieres zu mechanischen Zwecken ausgedehnt, der Turgor des Leibes also erhöht wird und nebstbei eine Verdünnung der Lymphe und Sauerstoffzufuhr sich ergibt. Die antagonistische Funktion d. h. Verminderung der perigastrischen Lymphe, um den Leib zu verkleinern und eine Exkretion (Lymphharnbildung) zu bewerkstelligen, bleibt der Contraction des Perisoms anheimgestellt und das Wasserherz scheint sich dabei meistens nicht einmal passiv zu betheiligen, sondern der Abfluss geschieht nach Einigen durch zahlreiche kleine Rupturen des Perisoms, nach Andern durch vorgebildete Poren in demselben. Die Nebenfunktion, als Geschlechtsöffnung zu dienen, kommt hier in Wegfall.

Ueber die tertiäre Entwicklungsstufe, auf welcher sich an das Wasserherz noch Wassergefässröhren anschliessen, die durch offene Enden mit der perigastrischen Lymphe communiziren (Ringelwürmer, siehe Bd. I S. 138), wissen wir physiologisch noch viel zu wenig. Die Thatsache, dass diese starrwandigen und nach innen meist trichterartig sich öffnenden Wassergefässe grössten Theils Flimmerhaare tragen, deren Thätigkeit einen von innen nach aussen gerichteten Flüssigkeitsstrom erzeugen muss, berechtigt zu dem Schlusse, dass auf dieser Stufe die exkretorische Funktion (Lymphharnbildung) überwiegt und die ausgeführte Flüssigkeit hier theils durch direkten Abfluss, theils durch seitliche Filtration durch die Wandung, wobei sich exkretorische Gewebszellen betheiligen, entsteht.

## § 353.

Mit dem Verschluss der innern Oeffnung ändert sich eigentlich die Funktionen des Wassergefässsystems zunächst nur dahin, dass die Lymphe nicht mehr als solche ausfliessen kann, sondern nur ein Filtrat aus ihr.

Die mechanischen Vorgänge scheinen nicht bei allen Thieren mit geschlossenem Wassergefäßsystem gleich zu sein. Bei den parasitischen Skoleciden ist nichts beobachtet, was darauf schliessen liesse, dass hier eine Einströmung des Mediums stattfände; das System scheint hier lediglich der Exkretion und der Verhinderung eines zu hohen Gewebsturgors zu dienen. Bei den Echinodermen dagegen, deren Wassergefäßsystem (siehe Bd. I S. 140) nicht nur durch den Abfluss nach innen, sondern auch durch seine Allgegenwart im Körper auf der höchsten Entfaltungstufe steht, tritt wider die mechanische Funktion in den Vordergrund: Durch Einpumpen von Wasser wird hier der innere Druck gesteigert und indem sich blind endigende Wasserröhren in die zahlreichen Bewegungsorgane des Perisoms ziehen, werden diese durch den steigenden Flüssigkeitsdruck gespannt und gestreckt, so dass die kontraktilen Theile derselben an der unkomprimirbaren Flüssigkeitssäule eine feste Stütze gewinnen, mit denselben Consequenzen wie dies in § 327 beschrieben ist. Ob gesonderte Abflussöffnungen vorhanden sind, oder ob das Wasser auf dem gleichen Wege zurückgeht, ist nicht ermittelt. Uebrigens wäre es irrhümlich, die exkretorische und respiratorische Funktion des Wassergefäßsystems der Stachelhäuter gering anzuschlagen: Die Rohrwandungen, welche Lymphe und Wasser trennen, sind so dünn, dass ein ausgiebiger Diffusionsverkehr von Gasen und krystalloiden Stoffen stattfinden muss. Der abfliessende Inhalt des Systems verdient deshalb sicher den Namen Harn, und da das cirkulirende Wasserquantum offenbar nicht unbedeutend ist, so wird auch die Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabfuhr erheblich ins Gewicht fallen.

### § 354.

Bei den Wirbelthieren ist das nach innen geschlossene Wassergefäßsystem durch die Bd. I S. 146 beschriebene eigenthümliche Verbindung mit dem Blutgefäßsystem zum regelrechten Exkretionsapparat geworden; es empfängt durch die § 345 geschilderte Filtration den Blutserumharn und leitet ihn nach aussen.

Bei den Fischen bleibt es dabei. Bei den Amphibien nimmt dasselbe neben der Harnableitung wieder eine Funktion auf, die es schon auf primärer Stufe hatte, nämlich die Ableitung der Geschlechtsprodukte, aber mit dem Unterschied, dass sich nur der männliche Same dieses Weges bedient, die Eier haben einen eigenen Ausweg erhalten.

Diese doppelte, ich möchte sagen amphibische Funktion des

Wassergefäßsystems der Amphibien macht bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren einem völligen Funktionswechsel Platz: Das System gibt die Funktion der Harnableitung an ein neu entstehendes, dem Wassergefäßsystem sehr ähnlich gebautes Organ die bleibende Niere ab, stellt sich lediglich in den Dienst der männlichen Geschlechtswerkzeuge als Samenkanal (Nebenhoden) und bei den weiblichen Thieren, welche dieses Geschäft nicht benöthigen, verkümmert es zum Rudiment.

### § 355.

Das Luftgefäßsystem ist ein ausschliessliches Privilegium der Insekten, Spinnen und Tausendfüsse und hat in hervorragendem Masse respiratorische Funktionen, da das sie erfüllende Medium keine fixen Stoffe zu lösen und zu leiten vermag. Das System leitet atmosphärische Luft ins Innere des Körpers, wo dieselbe Sauerstoff, theils an die Lymphe, theils an die Gewebe abgibt und dafür Kohlensäure empfängt. Nebst dem sättigt sich die in den Röhren befindliche Luft vollständig mit Wasserdampf und indem sie durch ungesättigte ersetzt wird, schafft sie Wasser aus dem Körper fort, wie das Wassergefäßsystem der Wasserthiere, aber nicht in tropfbarflüssigem, sondern in gasförmigem Zustande und trägt somit auch hier zur Regelung des hydrostatischen Druckes bei.

Hierzu kommt noch eine andere mechanische Funktion, die aerostatische. Die Flugfähigkeit eines Insektes steigt mit der Abnahme seines spezifischen Gewichts, d. h. wenn bei gleich bleibendem Volumen das Gewicht abnimmt. Dies wird durch Erweiterung des Luftgefäßsystems bewirkt, die bei den gutfliegenden Insekten eine ganz bedeutende ist. Zugleich ist damit nicht nur eine allgemeine Abnahme des Gewichtes gegeben, sondern auch die Möglichkeit einer passenden Einstellung des Schwerpunktes. So ist dieser bei den zweiflügeligen Insekten dadurch in die flügeltragende Brust verlegt, dass der Bauch fast ganz mit erweiterten Lufträumen erfüllt ist.

### § 356.

Ueber die Mechanik des Luftgefäßsystems gilt Folgendes: Die respiratorische Funktion erfordert behufs steter Erneuerung der Luft ein rhythmisches Ein- und Austreten derselben. Der erste Akt wird die Einathmung, der zweite die Ausathmung genannt. Von diesen beiden Bewegungen (Athembewegungen) ist die

**Ausathmung** ein aktiver, durch Muskelcontraktion erfolgender Vorgang: Wenn das Thier durch Contraktion seiner animalen Muskelschicht den im Perigastrium herrschenden Flüssigkeitsdruck steigert, so wird auf die Luftröhren ein die Luft verdrängender Seitendruck ausgeübt. Die Einathmung ist dagegen ein passiver Akt: Die Wandung der Luftröhren ist steif und elastisch und indem die elastischen Kräfte des Rohrs nach Erschlaffung der Leibesmuskulatur den alten Querschnitt wieder herstellen, wird die Luft angesaugt. Bei der Ausathmung kommt es jedoch nie zu völliger Verdrängung der Luft, es bleibt stets ein Luftrest (Residualluft) zurück, welcher sich mit dem neu eintretenden Quantum (Athmungsluft) mischt.

Eine Nebenfunktion des Luftgefäßsystems besteht darin, dass es bei manchen Insekten die Luftlade für die Stimmwerkzeuge bildet, indem die vorbeistreichende Luft schwingungsfähige Theile (Stimmbänder etc.) in Bewegung versetzt.

### § 357.

Von den soliden Systemen hat das auf die Wirbelthiere beschränkte Knochensystem hauptsächlich mechanische Funktionen: Es bildet den passiven Theil des Bewegungsapparates und zwar sowohl in der Richtung der Stabilität, als in dem der Labilität.

Wir haben schon § 345 gesehen, dass die Contraktion der Muskeln nur dann wirksame sociologische Leistungen auszuüben vermag, wenn sie durch widerstandleistende Theile in Spannung versetzt sind. Als solche lernten wir am angegebenen Ort Flüssigkeitssäulen kennen, und eine andre Art derselben sind die Hartgebilde, aus denen das Knochensystem besteht. Letzteres bildet das feste, steife nicht comprimirbare stabile Gerüste des Körpers, der durch seine Zusammenziehung aus beweglich verbundenen Stücken dem Körper neben der Festigkeit zugleich eine der Art nach constante Beweglichkeit gibt.

Die Bewegung geschieht dadurch, dass die zu Muskeln vereinigten contractilen Elemente mit dem einen Ende an einem, mit dem andern an einem andern Knochenstück festgewachsen sind, also ein Gelenk überspringen, und indem sie so einen excentrischen Zug ausüben, werden die zwei Knochenstücke nicht nur aneinander gedrückt, sondern vollführen Winkelbewegungen gegeneinander, deren Drehungsaxe das Gelenk ist. Vom mechanischen Standpunkt sind die Knochen zumeist Hebel und zwar meist einarmige, seltener zweiarmige, und was die Lage von Lastpunkt und Kraftpunkt betrifft, so sind sie meist Geschwindigkeitshebel.

Das Hypomochlion jedes einzelnen Knochens ist das Gelenk, der allgemeine Stützpunkt der Bewegungen ist entweder die Axe des Skelets, die Wirbelsäule, oder, bei der Ortsbewegung, sind es die Knochenenden, auf welchen die Last des Körpers ruht.

An den Gelenken sind die Knochenenden nur durch den Luftdruck zusammengehalten, die Bewegungen also in hohem Masse reibungsfrei, was noch durch vollkommene Glättung der aneinander stossenden Enden und die Anwesenheit einer Gelenkschmiere vervollständigt wird. Zur Abschwächung der mit der Ortsbewegung verbundenen Stösse dienen einmal die dünnen elastischen Knorpelüberzüge der Gelenkenden und, wo das nicht ausreicht, elastische Zwischengelenkknorpel.

Die Beweglichkeit der Knochen gegeneinander hängt von der Beschaffenheit der Gelenkfläche ab, sie gestattet entweder Bewegung in allen Richtungen des Raumes (Freigelenke) oder nur in einer Richtung (Charniergelenke). Der Grad der Beweglichkeit hängt theils von der Beschaffenheit der Gelenkfläche, theils von den umgebenden Weichtheilen ab, von welchen stets eine gewisse Hemmung der Bewegung ausgeht, besonders kommen hier die Gelenkbänder in Betracht.

Die in Blutregenerirung bestehende Nebenfunktion des Knochen-systems ist schon § 348 beschrieben worden.

### § 358.

Die Aufgabe des Nervensystems kann kurzweg als die eines Regierungsapparates für den Zellstaat bezeichnet werden und zwar nicht blos nach der Seite des Erfolgs, sondern auch in Betreff der geschäftlichen Organisation.

Die letztere hat nämlich einfache Verwaltungsapparate, die elementaren Nervenmechanismen (s. weiter unten) zur Grundlage und wie bei einer staatlichen Organisation bei steigender Complication der Instanzenzug vermehrt, mehrere untergeordnete Verwaltungsstellen zusammengefasst der Botmässigkeit einer höheren Stelle untergeben werden, und so in mehrfacher Wiederholung bis zu einer obersten Instanz, so geschieht es auch bei der Organisation im Nervensystem. Wir haben demnach zuerst die Einrichtung und Wirkungsweise der Elementarmechanismen, dann ihre Zusammenfassung zu complizirteren Mechanismen höherer Ordnung zu betrachten und zu untersuchen, wie durch diese Zusammenfassung die Competenz der Elementarmechanismen beeinflusst wird, wie die höheren und niederen Instanzen zusammen arbeiten, kurz wie dann der Instanzenzug ist. Dabei ergibt sich

allerdings die grosse Schwierigkeit: die Grundlage des Geschäftsgangs ist die anatomische Verbindung, durch welche die Mechanismen hergestellt werden und diese ist noch in hohem Grade unvollständig erforscht, da bisher als Hauptuntersuchungsobjekte die höher organisirten Thiere gedient haben und bei diesen der Mechanismus eine ungeheure Complication hat.

### § 359.

Von Elementarorganismen des Nervensystems sind zwei Hauptformen unterschieden worden: die Reflexmechanismen und die automatischen Mechanismen.

Unter einem Reflexmechanismus versteht man eine durch Nervenfasern hergestellte Dreieinigkeit, bestehend aus einer oder einer Gruppe von sensitiven (empfindenden) Zellen, einer oder einer Mehrzahl von Ganglienzellen und einer Gruppe sogenannter Arbeitszellen. Von den letzteren sind zweierlei Arten zu unterscheiden: motorische Zellen, deren wesentliche d. h. dem Gesamtzellstaat zu gut kommende Arbeit eine mechanische Bewegung ist, und sekretorische Zellen, deren Arbeit als Nutzeffekt eine Absonderung liefert. Man hat deshalb zweierlei Reflexmechanismen, motorische und sekretorische, zu unterscheiden.

Der verbindenden Nervenbahnen gibt es begreiflicher Weise zunächst zweierlei: Die zwischen den sensitiven Zellen und den Ganglienzellen (sensitive Nerven), und die zwischen den letzteren und den Arbeitszellen (motorische resp. sekretorische Nerven).

Dass es Reflexmechanismen gibt, zu denen nur eine einzige Ganglienzelle gehört, ist nach Befund an niederen Thieren ausser Zweifel, allein eben so sicher ist, dass bei den höheren Thieren, wenn auch nicht immer, mehrere verschiedene Ganglienzellen dazu gehören, denn die motorischen und sensitiven Nerven des Rückenmarks stehen nicht mit derselben, sondern jeder mit einer eigenen Ganglienzelle in Verbindung und die Verknüpfung dieser beiden Ganglienzellen ist wahrscheinlich meistens nicht einmal eine direkte, sondern durch interganglionäre Fasern und eine oder mehrere weitere Ganglienzellen höherer Ordnung vermittelt. Die Ganglien nennen wir das Reflexcentrum.

### § 360.

Die Verrichtung des Reflexmechanismus ist die Hervorrufung eines Reflexes: Wenn die sensitive Zelle durch einen Reiz erregt

wird, so vermittelt der Apparat die Auslösung (oder Hemmung, wovon später) einer Thätigkeit in den Arbeitszellen, und zwar versteht man speziell unter einem Reflex eine Auslösung, bei welcher der Wille nicht betheiligt ist (ausser in der unten zu erwähnenden Weise), auch das Bewusstsein nicht, so dass also die Auslösung prompt und mit mechanischer Exaktheit erfolgt. Dass die Nerven hierbei lediglich als Erregungsleiter wirken, ist ausser Zweifel, ganz unvollständig gekannt ist die Betheiligung der Ganglienzelle. Ziemlich sicher ist nur das eine, dass bei einer Vereinigung mehrerer elementarer Reflexmechanismen zu einem höheren Mechanismus die Verbindung mit dem übergeordneten Centrum durch die Ganglienzelle stattfindet, so dass sie die Einbruchsstelle für den von der höheren Instanz ausgehenden beherrschenden Einfluss ist. Dass ihr aber auch an und für sich ein beherrschender bezw. balancirender Einfluss auf den Reflex zukommt, darf mit Grund vermuthet werden. Wir können uns die Sache so vorstellen: Ist die Leitungsfähigkeit der Ganglienzelle für den Reflex gross, so wird sie beschleunigend und verstärkend auf den Vorgang wirken, ist sie gering, ist sie z. B. mit Ermüdungstoffen beladen, so wird sie ihn hemmen oder schwächen, kurz, wir können sagen: der Reflex wird von der jeweiligen Disposition der Ganglienzelle beherrscht.

### § 361.

Unter automatischem Mechanismus versteht man im Gegensatz zum Reflexmechanismus einen solchen, bei welchem keine offenbare Beziehung zu einer sensitiven Fläche besteht. Wir müssen uns also vorstellen, ein solcher automatischer Mechanismus bestehe blos aus dem gangliösen Centrum und den Arbeitszellen, die Erregung aber könne selbständig im Centrum auftreten und zwar in Folge eines direkten Reizes, z. B. durch das Blut. Dass die Reflexcentra reizbar sind, bestätigt der Erfolg direkter experimentieller Reizung derselben und auch die Erregung vom Blut aus steht ausser Zweifel. Deshalb darf wohl angenommen werden, dass es automatische Centra in dem Sinne gibt, dass sie nicht direkt mit der eigentlich externen sensitiven Fläche verbunden sind und in der Regel nicht von ihr aus erregt zu werden brauchen, um thätig zu sein. Allein insofern wird man von einer völligen Automatie nicht sprechen können, als wohl kein solcher Mechanismus ganz ausser Zusammenhang mit dem Gesamtmechanismus des Nervensystems steht und dass er so wenigstens indirekt, wenn auch nur unter besonders



günstigen Umständen, von der sensitiven Seite aus beeinflusst werden kann.

Somit ist der Unterschied zwischen dem Reflexmechanismus, der die Erregung seiner sensitiven Zelle prompt und direkt auf eine Arbeitszelle überträgt, und dem automatischen Mechanismus, der das nur unter ganz besondern Umständen indirekt und mit bedeutender Verzögerung thut, im übrigen aber selbstthätig ist, wohl nur ein gradweiser, kein absoluter.

### § 362.

Bei der Thätigkeit der automatischen Elementarmechanismen hat man zweierlei Formen zu unterscheiden: die rhythmische und die tonische Automatie. Dies bezieht sich darauf, dass bei den Automaten die Leistung in den Arbeitszellen entweder eine continuirliche, wie z. B. die anhaltende Spannung von Muskelzellen, oder eine rhythmische unterbrochene ist, wie bei den Herz- und Athmungsbewegungen.

Sicher erklärt ist dieser Unterschied nicht. Bei der tonischen Automatie kann die Ursache ebensogut ein gleichmässig fortdauernder Erregungszustand der Ganglienzelle, als ein sogenannter Tetanus d. h. eine Reihe so rasch auf einander folgender rhythmischer Erregungen sein, dass zwischen den Einzelnzuckungen keine Ausdehnung stattfinden kann (siehe § 122).

Bei der rhythmischen Automatie kann die Ursache der Unterbrechungspausen darin liegen, dass in der Ganglienzelle selbst ein Widerstand sich findet, der eine Entladung erst zulässt, wenn die continuirlich fortdauernde Erregung so hoch angewachsen ist, dass sie den Widerstand bricht, und nach der Entladung die Erregung wieder eine gewisse Zeit zum Anwachsen braucht.

Auch das ist möglich, dass wir es bei den rhythmischen Automaten mit einem regulatorischen Mechanismus aus Hemmungs- und Beschleunigungscentren zu thun haben, die abwechselnd erregt sind: Die Pause wäre dann Wirkung des Hemmungscentrums, die Aktiven Wirkung des Beschleunigungscentrums.

### § 363.

Bei den Elementarmechanismen kommt auch noch das numerische Verhältniss in Betracht. Wohl nicht immer, aber gewiss in der weitaus grössten Mehrzahl steht mit einem Reflexcentrum nach beiden Seiten hin eine Mehrzahl von Gewebszellen in Verbindung, indem die von den Ganglienzellen ausstrahlenden Nervenfasern

sich gegen die Peripherie hin verästeln. So gehört zu einem Elementarmechanismus stets eine ganze Gruppe von Muskelfäden bzw. Muskeln, die somit zu einer Cooperativgenossenschaft verbunden sind. Dass auch auf dem sensitiven Gebiet solche Zusammenfassungen existiren, werden wir später zu besprechen haben.

Weiter ist noch zu bemerken, dass nicht sämtliche Zellen des Körpers zu Elementarmechanismen vereinigt sind. Es gibt zahlreiche Zellen, welche ganz ausser Verbindung mit dem Nervensystem bleiben und zwar nicht blos die Wanderzellen, sondern auch Grenzzellen (sowohl in der äussern Haut, wie in der Schleimhaut und den Drüsen), ebenso Bindegewebszellen; dagegen scheinen die Muskelzellen sämtlich in den Verband von Elementarmechanismen hereingezogen zu sein.

### § 364.

Betrachtet man die durch den nervösen Mechanismus hervorgerufenen Erscheinungen an den Arbeitszellen (motorischen und sekretorischen), so findet man zweierlei entgegengesetzte Beeinflussungen, die eine, welche die ruhende Zelle zur Arbeit erregt oder die Arbeit einer bereits thätigen beschleunigt und eine andere, welche die arbeitende Zelle zur Ruhe verurtheilt, beziehungsweise die Arbeit hemmt, vermindert, unter Umständen auch, wie bei sekretorischen Zellen, qualitativ verändert. Ich führe hierfür einige Beispiele an.

Das bekannteste Beispiel bietet das Herz: Das ausgeschnittene Herz eines Wirbelthieres, z. B. eines Frosches, schlägt fort, zum Beweis, dass es eigene automatische Centren hat. Experimentell steht nun fest, dass Reizung der neunten Hirnnerven die Herzbewegungen verlangsamt, Reizung der sympathischen Nerven sie beschleunigt.

Ein zweites Beispiel bietet der Darm: Die Thatsache, dass ein frisch ausgeschnittenes Darmstück auf Reize sich bewegt, beweist, dass es im Besitz eigener Reflex-Mechanismen ist. Dafür spricht auch die Thatsache, dass eine Steigerung der Venosität des Blutes Darmbewegungen hervorruft, beziehungsweise sie beschleunigt. Nicht minder sicher ist, dass Gemüthsbewegungen und direkte Reizung des Nervus vagus den Darm in Bewegung setzen und dass Reizung des Nervus splanchnicus und des Brusttheils vom Rückenmark die Darmbewegungen hemmt.

Ein drittes, etwas anderartiges Beispiel bietet die Mechanik der Blutgefässe: Die Arterienlichtung wird durch einen bestimmte dauernde d. h. tonische Spannung der Muskelschicht der Rohrwand beherrscht (tonische Automatie). Diesen Spannungszustand

sehen wir durch zweierlei Nerven in entgegengesetzter Weise beeinflusst: Reizung des Vagus, des Hals sympathicus, der Nasenschleimhaut etc. vermehrt die Gefäßspannung unter Verminderung des Querschnittes ein Einfluss, den man „pressorisch“ nennt; andererseits setzt Reizung gewisser sensitiven Nerven, die sich im Ramus depressor des Nervus vagus sammeln, allgemein, und die Reizung der sensitiven Nerven eines Gefäßbezirks örtlich die Spannung herab unter Erweiterung der Gefäße.

Auch von absondernden Arbeitszellen kennen wir ein ähnliches Verhältniss. Zu den Speicheldrüsen gehen zwei antagonistische Nervenbahnen, von denen die eine die Sekretion beschleunigt, die andere sie zwar nicht sistirt, aber eine quantitativ geringere und qualitativ verschiedene Sekretion hervorruft (der durch Erregung des Nervus trigeminus hervorgerufene Speichel ist massenhaft und dünnflüssig, der durch die Erregung des Sympathicus erzeugte spärlich und zähflüssig).

### § 365.

Die vorstehenden Thatsachen zeigen uns einen wiederum nach dem Prinzip der Dreizahl zusammengestellten Nervenmechanismus, den wir einen regulatorischen nennen: Der Elementarmechanismus ist nach zwei Seiten hin durch interganglionäre sogenannte regulatorische Nerven, mit zwei antagonistisch, also regulatorisch wirkenden Centren höherer Ordnung, nämlich einem Beschleunigungscentrum und einem Hemmungscentrum, verbunden. Nach der andern Seite hin sind diese regulatorischen Centren entweder direkt oder indirekt mit der sensitiven Sphäre verbunden.

Ist der Elementarmechanismus ein Reflexmechanismus, so nennt man seine regulatorischen Centren Reflexregulierungscentren (Reflexhemmungs- und Reflexbeschleunigungscentren), ist es ein automatischer Mechanismus, so spricht man von Automatieregulierungscentren.

### § 366.

Eine weitere Verknüpfung von Elementarmechanismen ist besonders auf dem motorischen Gebiete deutlich. Sowohl bei Reflexen als auch bei Automaten werden in der Regel mehrere räumlich weit auseinander liegende, also nicht durch die Verästelung einer einzigen Primivfaser verbundene Arbeitszellgruppen in Thätigkeit versetzt bzw. gehemmt und zwar sind das Arbeitszellgruppen, die in anderen Fällen auch für sich allein

thätig sein können, also ihr eigenes Centrum haben. Diese Erscheinung nennt man *Coordination* und spricht von *coordinirten* Bewegungen.

Auch auf dem Gebiete der Sekretion kann man solche *Coordinationen* beobachten; so ruft der Geruch oder die Vorstellung von wohlschmeckenden Speisen nicht blos Speichelabsonderung, sondern auch Absonderung von Magensaft hervor.

Die Thatsache, dass sich namentlich solche Muskelgruppen leicht durch *Coordination* vereinigen lassen, deren *Innervationscentra* im Centrum des Nervensystems nahe bei einander liegen, z. B. rechts und links in gleicher Höhe, weist darauf hin, dass sie durch direkte Verbindung von primären Centren zu Stande kommt.

Bei dieser Verknüpfung unterscheidet man übrigens zweierlei Fälle. Von *Coordination* im engeren Sinn spricht man, wenn die *coordinirten* Bewegungen zu einer zweckmässigen Gesamthandlung verknüpft sind; ist dagegen nur die eine Bewegung zweckmässig, die andere, mit ihr gleichzeitig oder abwechselnd auftretende zwecklos, so nennt man die letztere eine *Mitbewegung* (*Synkinasie*) und nimmt an, dass die betreffende motorische Ganglienzelle durch sogenannte *Irradiation* in Erregung versetzt werde.

### § 367.

Die mit der steigenden Complication der Gesamtorganisation des Körpers sich einstellende funktionelle Vervollkommnung auf dem Gebiete des Nervensystems beruht wahrscheinlich auf der Verknüpfung der genannten Nervenmechanismen zu einem immer komplizirteren Mechanismus. Bei den niedersten Nerventhieren, den *Bryozoen*, besteht nach dem anatomischen Befund das ganze Nervensystem aus einem einzigen elementaren Reflexmechanismus. Mit der Massezunahme des Körpers nimmt dann nicht nur die Zahl der Elementarmechanismen zu, sondern auch die Verknüpfungen derselben zu höheren Mechanismen werden mannigfaltiger.

Nennen wir den Elementarmechanismus und sein Centrum primär, so sahen wir im Obigen eine Verknüpfung zu sekundären Mechanismen mit sekundärem Centrum (*regulatorische Mechanismen*) und lernten in der *Coordination* ein *Appendix* zu diesen sekundären Mechanismen kennen; dabei bleibt es aber nicht stehen. Es werden sekundäre Mechanismen zu tertiären mit tertiärem Centrum tertiäre zu quaternären und so fort mit einander verknüpft, bis schliesslich der Gesamtkörper zu einem durch das Nervensystem verknüpften *Gesamtmeechanismus* wird.

Solche Centra höherer Ordnung hat uns die Experimentalphysiologie bereits kennen gelernt; wir kennen z. B. bei den Wirbelthieren auf dem Gebiet der motorischen Arbeitszellen das Athmungscentrum, das Krampfcentrum, das allgemeine vasomotorische Centrum und auf diesem Gebiet ist ein Centrum sehr hoher Ordnung das allgemeine Coordinationscentrum der willkürlichen Bewegung. Andere Centren hoher Ordnung sind das im Vorderhirn gefundene Wärmeregulierungscentrum und das von Setschenow in den Augklappen (lobi optici) des Gehirns gefundene allgemeine Reflexhemmungscentrum.

### § 368.

Für diese Centra höherer Ordnung gilt dasselbe Gesetz wie für die niederer Ordnung, dass, wenn auch nicht jedem, so doch wahrscheinlich den meisten dieser Centren je ein anderes Centrum antagonistisch in ähnlicher Weise gegenüber steht wie Hemmungs- und Beschleunigungscentra, pressorische und depressorische Centra. So hat man auf dem Gebiete des Ortsbewegungsmechanismus im Gehirn der Thiere ein Vorwärtsbewegungscentrum und ein Rückwärtsbewegungscentrum gefunden, sowie ein Rechtsdrehungscentrum und ein Linksdrehungscentrum.

Ueber das Verhältniss dieser antagonistischen motorischen Centra hat das künstliche und das durch krankhafte Veränderungen hervorgebrachte natürliche Experiment zwar noch nicht unumstössliche Ergebnisse gehabt, doch weisen mehrere Erscheinungen darauf hin, dass dieselben in nicht ermüdetem Zustand fortwährend thätig sind, dass also Ruhe des Körpers nicht Folge einer Unthätigkeit dieser Centren ist, sondern Folge gleichstarker Thätigkeit, wodurch sie sich gegenseitig lahm legen. Sobald man nämlich eines dieser antagonistischen Centra durch Vernichtung, Gefrierung etc., lahm legt, so dass das andere ausschliesslich die Oberhand bekommt, so treten die sogenannten Zwangsbewegungen ein. Wenn man z. B. bei einer Taube das Vorwärtsbewegungscentrum durch Gefrieren lähmt, so bewegt sie sich fort und fort rückwärts, genau wie ein todter Mechanismus, bei dem man die Hemmung entfernt hat und zwar so lange, bis Ermüdung die Bewegung sistirt.

Damit scheint folgende eigenthümliche biologische Erscheinung zusammenzuhängen. Tritt ein Feind einem Thiere entgegen, so ist zweierlei möglich, entweder stürzt sich das Thier auf denselben oder es weicht zurück. Das erstere ist der Fall, wenn der

Feind schwächer ist, das letztere wenn er stärker ist. Die Erklärung liegt — und das ist ein weiterer Punkt der Nervenmechanik, — wie mir scheint in Folgenden:

Bei dem schon im Eingang geschilderten Umstand, dass der Erregungsvorgang im Protoplasma ein Zerstörungsprozess ist, kommt es nur auf die Erregungsstärke an, ob die Erregung eine Thätigkeit oder eine Lähmung durch Ueberreiz zur Folge hat. In obigem Fall bringt die geringere Erregung, die vom Anblick eines untergeordneten Gegners auf das Vorwärtsbewegungscentrum ausgeübt wird, ein Uebergewicht dieses Centrums über das antagonistische Rückwärtsbewegungscentrum hervor. Bei dem Anblick eines weit überlegenen Gegners ist dagegen die Erregung des Vorwärtsbewegungscentrums so stark, dass dasselbe durch Nervenreiz gelähmt wird (lähmende Wirkung des Schreckens) und das Rückwärtsbewegungscentrum die Oberhand gewinnt.

Hierbei spielt auch noch der Antagonismus zwischen Rechtsdrehung und Linksdrehung eine Rolle, wobei vorauszusetzen ist, dass das Bewegungscentrum für die rechte Körperhälfte, in folge der Kreuzung der Nervenbahnen im Gehirn, links liegt und umgekehrt. Naht sich ein Gegner von links, so wird das Bewegungscentrum der rechtsseitigen Körpermuskeln stärker afficirt. Ist der Eindruck ein schwächerer, also beschleunigender, so gewinnen die rechtsseitigen Muskeln die Oberhand und das Thier dreht sich gegen den Feind. Ist der Eindruck ein lähmender, so gewinnen die linksseitigen Muskeln die Oberhand, und das Thier dreht sich von seinem Gegner ab.

### § 369.

Wenn wir die Vereinigung aller Nervenmechanismen zu einem Gesamtmechanismus betrachten, so tritt uns als das die Einheit Herstellende eine neue, eigenartig funktionirende oberste Gruppe von Nervenmechanismen entgegen, die wir die seelischen (psychischen) nennen, während wir im Gegensatz hierzu die bisher beschriebenen Mechanismen als physische bezeichnen dürfen.

Der wesentliche Unterschied zwischen diesen zwei Arten von Mechanismen ist folgender:

1) Bei den physischen Mechanismen handelt es sich um Arbeitsauslösungen, deren Anstoss von gegenwärtigen äusseren oder inneren Reizen ausgeht. Bei den seelischen Organen gesellen sich zu den gegenwärtigen Reizen noch Einflüsse, die auf vergangene, ja zum Theil längst vergangene Erregungen, sogenannte Erfahrungen, zurückzuführen sind. Von diesem Stand-

punkt aus können wir die seelischen Mechanismen auch Erfahrungsmechanismen nennen.

2) Bei den Erfahrungsmechanismen hat die Erregung nicht nur Auslösung von Arbeitsleistungen zur Folge, sondern sie wird ausserdem auch noch von den Aeusserungen des sogenannten Bewusstseins begleitet, die in einem folgenden Paragraphen besprochen werden sollen. Bei Erregungen, welche nur die physischen Mechanismen durchziehen, fehlt das Bewusstsein oder kann fehlen, von diesem Standpunkt aus kann man die seelischen auch die Mechanismen des Bewusstseins nennen.

3) Die Erregungen der physischen Nervenmechanismen zeichnen sich durch die sich gleichbleibende Promptheit und Regelmässigkeit aus, mit welcher der Reiz von der Bewegungsauslösung beantwortet wird, kurz, die Erregung hat stets den Charakter des Reflexes. Bei dem seelischen Mechanismus besteht keine zeitliche Regelmässigkeit: der Erregungsprozess schlägt bald rasch, bald sehr langsam bis zu der Erfolgseite durch, bald gar nicht, trotzdem dass er auf der sensitiven Seite eine oft sehr lange Kette von Erregungsauslösungen (Nachdenken, Ueberlegung) hervorruft. Es ist also zwischen Sinnesreiz und Erfolg ein Zeit (Ueberlegungszeit) erfordernder Prozess eingeschaltet.

### § 370.

Die Mittelpunkte der Erfahrungsmechanismen, die wir Erfahrungscentra nennen können, liegen bei den Wirbelthieren alle im grossen Gehirn, bei den Wirbellosen im Kopfganglion und sind ohne Zweifel Ganglienzellen. Sie erlangen die Specificität ihrer Leistung erst allmählig mit der Zeit und zwar auf Grund der § 114 geschilderten Stimmungsfähigkeit des Nervenprotoplasmas. Die Stimmung geht von den peripherischen Enden des sensitiven Theils des Mechanismus d. h. von den Sinnesnerven aus (nach dem Satz: non est in intellectu, quod non erat in sensu) und schreitet von hier aus durch das Centralorgan zum motorischen Theil.

Nach dem früher Gesagten können wir uns, in so lange als die objektive Forschung keinen bestimmten Aufschluss gibt, die Stimmung, d. h. die Spezifizierung der Erfahrungscentra so vorstellen: Die verschiedenen Reize unterscheiden sich — wenigstens wissen wir das von den kinetischen — durch die verschiedene Geschwindigkeit, mit der die Reizstösse einander folgen, also durch den Rhythmus. Wenn nun eine sensitive Nervenfasern und die mit ihr verbundene centrale Ganglienzelle fortwährend einen Reiz von

constant bleibendem Rhythmus mit Ausschliessung aller anderen ausgesetzt ist, so vollzieht sich die Stimmung in der Weise, dass dieser Rhythmus der Eigenrhythmus der Ganglienzelle wird. Mag sie jetzt auch von anderer Seite und in anderen Rhythmus erregt werden, so hält sie den „erlernten“ Rhythmus fest, d. h. reagiert nur in dieser Form.

Von der Stimmungsfähigkeit dieser Centren hängt die Lernfähigkeit des Thieres ab, von der Genauigkeit und Dauerhaftigkeit der Stimmung die Qualitäten des Gedächtnisses.

Auf dem Prozess der Stimmung der primären Erfahrungscentra und ihrer Verknüpfung durch leitende Bahnen beruht die Entwicklung der Seele (Psychogenesis).

### § 371.

Die Stimmung setzt natürlich einen Stimmungsmechanismus voraus, dessen Leistung darin besteht, dass alle die von der Aussenwelt kommenden Reize nach ihrer Qualität zerlegt werden und zwar so, dass jede Reizart stets und nur zu einer ganz bestimmten centralen Ganglienzelle oder Zellgruppe gelangt. Die allgemeine Möglichkeit hierzu bietet die Isolirtheit der Leitung der Nervenfasernerregung.

Die Zerlegung beginnt schon auf der Auffallsfläche der Reize durch ihre Theilung in die verschiedenen Sinnesorgane, in Sehflächen, Hörflächen, Tastflächen, Riechflächen und Geschmackflächen. Jede dieser Flächen ist dem Körper so eingefügt, dass sie wenigstens in der grössten Mehrzahl der Fälle nur von einer Reizart, die Sehfläche z. B. nur von Lichtstrahlen, die Hörfläche nur von Schallwellen erreicht wird, dagegen alle anderen Reizsorten in der Regel nicht an sie herangelangen können.

Indem nun die Nerven der verschiedenen Sinnesflächen mit verschiedenen Ganglienzellengruppen in anatomischer Verbindung stehen, ist eine Zerlegung der Erfahrungscentra in Hörcentra, Sehcentra, Riechcentra etc. gegeben.

Bei dem Gehörorgan findet schon auf der peripherischen Perzeptionsfläche eine weitere Zerlegung der Schallwellen in Einzeltöne statt, indem dort eine geordnete Skala von elastischen, gespannten, schwingungsfähigen Gebilden verschiedener Länge liegt, deren jedes also auf einen seiner Länge und Spannung entsprechenden Eigenton gestimmt ist. Indem jeder „Hörseite“ oder jedem „Hörhaar“ eine eigene Sinneszelle anliegt und diese durch einen eigenen Nerv mit einer eigenen centralen Ganglienzelle sich



verbindet, wird letztere zum Erfahrungscentrum für einen bestimmten Ton: Toncentrum.

Bei den anderen Sinnen muss ebenfalls eine solche Zerlegung stattfinden, beim Sehcentrum also z. B. in einzelne Farbencentra, allein der Mechanismus ist hier noch nicht ermittelt. Beim Auge nehmen einige Physiologen eine Zerfällung in wenigstens einige Hauptfarben schon auf der primär percipirenden Netzhautfläche an, indem sie grünperzipirende, roth perzipirende und violett perzipirende Sehzellen neben solchen, die Licht im allgemeinen wahrnehmen, unterscheiden, allein die Sache steht noch keineswegs fest und andererseits, wenn sie auch richtig wäre, scheint mir die Selbstbeobachtung unbedingt eine weitergehende Zerlegung in viel zahlreichere chromatische Erfahrungscentra zu verlangen. — Ob nicht die Zerlegung durch die notorisch in die Bahn des Sehnerven eingelagerten Zwischenganglienzellen stattfindet?

### § 372.

Die im vorigen Paragraphen geschilderten primären Erfahrungscentra nennt man Sinnescentra und schreibt dem Thiere soviel Sinne zu, als solcher Centra vorhanden sind. Uebrigens ist die frühere Annahme von fünf Sinnen (Gesicht, Gehör, Getast, Geschmack und Geruch) nach zwei Selten hin nicht völlig zutreffend. Auf der einen Seite scheinen auf niederster Stufe nur zwei Sinne, ein chemischer und ein physikalischer, vorhanden zu sein, von denen sich später der erstere in Geschmack- und Geruchsinn, der letztere in Tast-, Gehör- und Gesichtssinn spaltet. Auf der anderen Seite liegen Anzeichen dafür vor, dass bei höher organisirten Thieren der Tastsinn sich in Drucksinn und Wärmesinn spaltet und im Raumsinn ein superordinirter Sinn entsteht, an dessen Ausbildung Tast- und Gesichtssinn betheilig sind.

Die Erregung der Sinnescentra wird Empfindung genannt und ist dadurch charakterisirt, dass sie mit der sogenannten Vorstellung verbunden ist, d. h. die Erregung wird nicht als eine Zustandsveränderung im eigenen Körper wahrgenommen, sondern in die Aussenwelt verlegt. Z. B. der Ton, den wir hören und der für uns zunächst nichts ist als eine Erregung der Hörnerven und der Hörcentra, wird als eine in der Aussenwelt vor sich gehende Bewegung gedeutet. Die mit Vorstellung verbundene Empfindung wird jedoch nur erzeugt, wenn die Reizung die Sinneszellen allein trifft und nicht zu stark ist; überschreitet der Reiz eine gewisse Stärke oder trifft er die leitende Nervenfasern, so ent-

steht ein nicht mit Vorstellung verbundenes, d. h. als Veränderung des getroffenen Organs gedeutetes Gemeingefühl in specie Schmerz.

### § 373.

Die Sinnescentra werden durch intercentrale Fasern zu Mechanismen höherer Ordnung, den Empfindungsmechanismen, verknüpft. Die anatomischen Bahnen für diese Verknüpfung sind wohl zum grossen Theil vor Beginn des Erfahrungsprozesses nicht vorhanden, sondern bilden sich erst allmählig und zwar nach bestimmten Grundsätzen. Es werden nämlich solche primäre Erfahrungscentra verknüpft, 1) die stets gleichzeitig erregt werden: Prinzip des Nebeneinander; 2) solche, die stets nacheinander erregt werden: Prinzip des Nacheinander; 3) solche, deren Eigenrhythmus ein ähnlicher ist: Prinzip der Ähnlichkeit; 4) endlich findet auch noch eine Verbindung nach dem Prinzip des Contrastes statt.

Wie die anatomisch-physiologische Verknüpfung nach den obigen Grundsätzen zu Stande kommt, wird uns natürlich noch sehr lange ein Geheimniss bleiben, allein ich halte es nicht nur für erlaubt, sondern auch für nützlich, sich darüber eine ungefähre Vorstellung zu machen. Eine Erklärung hat dabei nicht bloss wahrscheinlich zu machen, warum sich primäre Erfahrungscentra verknüpfen, sondern auch, warum andere trotz einer die Verknüpfung erleichternden und begünstigenden räumlichen Disposition sich nicht verbinden.

Am leichtesten verständlich kann man sich das für die beiden ersten Verknüpfungsarten machen und zwar so:

Zur anatomisch-physiologischen Verknüpfung der primären Erfahrungscentra gehört ein Zustand der Ausläufer, der Ganglienzellen, den ich die Verknüpfungsbereitschaft nennen will. In diesen Zustand tritt der Ausläufer sobald seine Ganglienzelle erregt wird und verharrt nachher noch eine Zeit lang darin. Die Verknüpfung kommt aber nur dann zu Stande, wenn beide sich berührende oder sehr genäherte Ausläufer im Zustand der Verknüpfungsbereitschaft sich befinden, unterbleibt dagegen, wenn dies nur bei einem oder dem andern der Fall ist.

### § 374.

Aprioristische Erwägung und psychologische Selbstbeobachtung zwingt weiter zu der Annahme, dass die Verbindung der primären Erfahrungscentra in der Regel keine direkte, sondern eine indirekte durch eine Ganglienzelle höherer Ordnung (Ver-

knüpfungscentrum) ist. Da nun von dieser, so lange sie noch isolirt ist, also von sensitiven Erregungsakten noch nicht getroffen werden kann, auch kein aktives Entgegenkommen hinsichtlich der Verknüpfung denkbar ist, so muss bei ihnen passive Beeinflussung angenommen werden. Ich thue das in folgender Weise.

Der anatomische Bau der Erfahrungsorgane im Grosshirn der Wirbelthiere zeigt uns eine schichtweise Aufeinanderfolge von Ganglienzellen. Wir dürfen nun annehmen, dass die Ganglienzellenschicht, in welche die sensitiven Nerven zuerst einmünden, die primären Erfahrungscentra (Sinnescentra) enthält und dass die Verknüpfungscentra erster Ordnung hinter ihnen in der nächsten Schicht liegen, die zweiter Ordnung noch weiter zurück u. s. w. Die Verknüpfung muss nun einmal davon abhängen, dass die die Erfahrung bedingende Erregung ein centripetales Auswachsen der Ganglienzellenausläufer befördert, dann davon dass die Ausläufer, von primären Erfahrungscentren, die gleichzeitig oder kurz nach einander erregt werden, auch gleichzeitig die Schicht der Verknüpfungscentren erster Ordnung erreichen und zwar entweder die gleiche Ganglienzelle oder, wenn dies verschiedene sind, dass diese sich durch seitliche Bahnen zu einem Ganzen verbinden.

### § 375.

Schon aus dem Vorhergesagten ergibt sich, dass es zweierlei Verknüpfungsmodi der Erfahrungscentra geben muss.

1) Die Verbindung der Centra niederer Ordnung mit solchen höherer Ordnung: *superordinative* Verknüpfung, bei welcher es sich um eine Verbindung von Detailerfahrungen zu einer Gesamterfahrung handelt. Diese Verbindung erfolgt in der Richtung des Tiefedurchmessers, d. h. *centripetal*.

2) Die Verbindung von Centren gleicher Ordnung: *coordinative* Verknüpfung, wobei es sich um Bildung einer zusammenhängenden Kette von coordinirten Erfahrungen handelt und anatomisch um eine Verknüpfung der Centren gleicher Ordnung durch seitliche Bahnen.

Demgemäss müssten bei jeder zum Empfindungsmechanismus gehörigen Ganglienzelle dreierlei Ausläufer, d. h. dreierlei Arten von leitenden Nervenbahnen unterschieden werden: 1) zuleitende, von den Sinnesorganen kommende, 2) centripetale Bahnen, die zu Verknüpfungscentren höherer Ordnung ziehen, 3) laterale, sogenannte Coordinationsfasern zur Verbindung der Centren gleicher Ordnung. Mit dieser Annahme stimmt der Befund der mikroskopischen For-

schung an den Ganglienzellen der psychischen Organe vollständig überein. Dieselben haben die Gestalt einer Pyramide: Eine Fasser tritt in die Mitte der Pyramidenbasis, eine zweite entspringt von der Spitze der Pyramide und mehrere von den Ecken derselben. Letztere sind wohl die coordinativen Bahnen, die beiden ersten die superordinativen.

### § 376.

Die psychologische Beobachtung ergibt nun auch, dass diese beiden Verknüpfungsmodi bestehen müssen. Die coordinative Verknüpfung tritt in dem Denkprozess zu Tage, den die Psychologen die Association der Vorstellungen nennen, und der darin besteht, dass eine Empfindung um die andere in einer dem Nacheinander, Nebeneinander, der Aehnlichkeit und dem Contrast entsprechenden Reihenfolge vor dem Bewusstsein auftauchen. Nennen wir diesen Empfindungsmechanismus den **Associationsmechanismus**.

Die superordinative Verknüpfung tritt uns in der Zusammenfassung der Detailempfindungen zu Gesamtempfindungen entgegen und dabei handelt es sich um Verknüpfungen niederer Ordnung und höherer Ordnung in einer gewissen Reihenfolge.

Als erste superordinative Verknüpfung müssen wir diejenige betrachten, welche die in den verschiedenen Sinnescentren liegenden Ton-, Farben-, Riech-, Tastcentra etc. zur Vorstellung eines Einzelnen Gegenstandes, eines Bildes verbinden: **primärer Empfindungsmechanismus** oder **Bildmechanismus**.

Eine höhere superordinative Zusammenfassung ist die Verknüpfung der Bilder zu Begriffen (**Begriffsmechanismus**), wobei die Thatsache, dass die Psyche im Stande ist, engere Begriffe zu weiteren und diese zu noch weitereren zusammenzufassen, die Annahme von **Begriffsmechanismen** niederer und höherer Ordnung verlangt.

Die **Begriffsmechanismen** sind wieder die Grundlage zur Bildung höherer Einheiten, der **Urtheilsmechanismen**. Zu einem solchen gehören mindestens zwei **Begriffsmechanismen** und endlich in letzter Instanz verknüpfen sich die **Urtheilsmechanismen** zu **Schlussmechanismen**.

### § 377.

Den **Empfindungsmechanismen** auf der sensitiven Seite der Centraltheile des Nervensystems entspricht der **Willensmecha-**

nismus auf der motorischen Seite. Derselbe knüpft an den motorischen Theil der physischen Elementarmechanismen, aber nicht an alle an, Ein Theil der Elementarmechanismen, sowohl der automatischen als der Reflexmechanismen, bleibt ausser Zusammenhang mit ihm: Ihre Mechanik ist dem Willen entzogen, ist unwillkürlich.

Die Verknüpfung auf dem Gebiete des Willensorganismus folgt den gleichen Grundsätzen, wie die des Empfindungsmechanismus, mit der Einschränkung, dass es sich hier nur um die Prinzipien des Nebeneinander und Nacheinander handelt, d. h. es werden durch den genannten Mechanismus Bewegungen verknüpft, die stets oder wenigstens in der Regel gleichzeitig oder kurz nach einander ausgeführt werden. Der Erfolg der Verknüpfung ist der: Vor dem Zustandekommen der Verknüpfung bedarf jede einzelne Bewegung eines eigenen, vom Centrum ausgehenden Anstosses (Willensimpuls), nach der Verknüpfung reicht Ein Willensanstoss zur Auslösung aller verknüpften Einzelbewegungen aus.

Die Verknüpfung ist natürlich bis zu einem gewissen Grade von anatomischen Vorbedingungen abhängig, endgültig wird sie aber ebenfalls durch die Erfahrung zu Stande gebracht, deshalb sind auch die Willensorganismen Erfahrungsmechanismen. Auch gilt von ihren Erregungen dasselbe wie von der Empfindung, sie sind mit einer Art Vorstellung d. h. einer Projektion in die Aussenwelt verbunden: die willkürlichen Bewegungen sind auf Objekte der Aussenwelt gerichtet.

### § 378.

Ferner ergibt die Beobachtung, dass die durch die Erfahrung bewerkstelligte Verknüpfung zunächst nicht in den Erfahrungscentren stattfindet, sondern in dem Gebiet, in welchem auch die primären Reflexcentren liegen. Dies wird durch den geordneten Reflex bewiesen d. h. dadurch, dass geordnete, zweckmässige, erst durch die Erfahrung verknüpfte Bewegungen auf den entsprechenden sensitiven Reiz auch dann (reflektorisch) entstehen, wenn die Willenscentra durch Ausschneiden des Grosshirns entfernt oder, wie beim Schlaf, ausser Thätigkeit sind. Wir können dies nur so verstehen, dass durch Erfahrung ein gemeinschaftliches Centrum entsteht und dieses einerseits durch interganglionäre Fasern mit dem Willenscentrum verknüpft ist andererseits durch Bahnen direkt mit der sensitiven Sphäre. Ohne Willensimpuls erfolgt die Bewegung reflektorisch durch Sinnesreiz und

ersterer kann in zweifacher Weise eingreifen: er kann den Reflex hemmen oder von sich aus die Bewegung auslösen.

Es gelangen jedoch nicht alle erfahrungsmässig verknüpften willkürlichen Bewegungen auch zur reflektorischen Verknüpfung, sondern wohl nur solche, bei denen ein häufiges und regelmässiges, selten gestörtes Zusammenarbeiten stattfindet.

### § 379.

Die Verknüpfung von Empfindungsmechanismen und Willensmechanismen ist, wie die psychologische Beobachtung lehrt, keine einfache, es ist ein dritter regulatorisch wirkender Faktor, das Gemeingefühlcentrum, eingeschaltet. Die Erregungen dieser Centren unterscheiden sich von denen der Empfindungscentren dadurch, dass mit ihnen an und für sich keine Vorstellung verbunden ist; sie werden vom Bewusstsein als Zustandsveränderungen des eigenen Körpers oder eines Körpertheils als subjektive Veränderungen gedeutet.

Dabei ist ein antagonistisches Verhältniss, eine Zerlegung der Gemeingefühle in hemmend wirkende, sogenannte Unlustgefühle, und beschleunigend wirkende, sogenannte Lustgefühle, deutlich ausgesprochen, so dass wir gerade wie im motorischen Theil der Reflexmechanismen zwei antagonistische Gemeingefühlcentra anzunehmen haben. Stehen sie im Verhältniss des Gleichgewichts, so herrscht Gefühllosigkeit mit Ruhe, während jede Störung des Gleichgewichts, sei es durch Lähmung des einen oder Erregung des andern, die Ruhe aufhebt.

Diese Gemeingefühlcentra bilden sich ebenfalls auf dem Wege der Erfahrung. Dadurch zerlegen sich die Erfahrungen in zwei Gruppen, in angenehme und unangenehme, und für die Verknüpfung der sensitiven mit den motorischen Mechanismen ist es jetzt ausschlaggebend, ob durch eine Wahrnehmung eine angenehme oder unangenehme Erfahrung wachgerufen wird: Es hängt eben davon ab, ob ein Willensimpuls ausgelöst wird oder nicht, und im ersteren Fall, ob der Willensimpuls zu dem einen oder dem andern von zwei antagonistischen Bewegungscentren geht, z. B. zum Vorwärts- oder zum Rückwärtscentrum (Angriff oder Flucht).

### § 380.

Der Erfahrungsmechanismus zeigt bei den verschiedenen Thierarten, ja sogar bei den verschiedenen Individuen (namentlich beim Menschen), eine sehr ungleiche Entwicklungshöhe: Man unterscheidet verschiedene Intelligenzgrade. Es steht nun soviel

fest, dass die Höhe der Intelligenz mit der Grösse derjenigen Centraltheile des Nervensystems, welche die Erfahrungscentra bergen, zunimmt. Dabei kommt aber das Volum nur insofern in Betracht, als mit demselben auch die Ausdehnung der Oberfläche wächst, denn es steht auch fest, dass von zwei Thieren mit gleichem Grosshirnvolumen dasjenige intelligenter ist, dessen Hirnrinde durch Entwicklung zahlreicher Windungen eine grössere Oberflächenentwicklung gewonnen hat. Dies weist darauf hin, dass jedes Erfahrungscentrum oberster Ordnung eine bestimmte Quadratfläche in Anspruch nimmt und dass die Höhe der Intelligenz in geradem Verhältniss zur Zahl der obersten Erfahrungscentra und damit in geradem Verhältniss zu der von ihnen eingenommenen quadratischen Fläche steht. Und dieser Umstand führt wieder darauf hin, dass die Erfahrungscentra die Ganglienzellen der grauen Hirnrinde sind.

### § 381.

Für die Funktionirung des Erfahrungsmechanismus gilt als allgemeiner Grundsatz, dass die Erregung in ihm stets die leitungsfähigsten Bahnen einschlägt. Es sind das in erster Linie diejenigen, auf welchen sie sich am häufigsten bewegt hat, weil die Uebung die Leitungsfähigkeit erhöht. Daraus resultiren die sogenannten gewohnheitsmässigen Bewegungen (Erregungscirkulation durch die gewohnten Bahnen). Je grösser die Gewohnheitsmässigkeit wird, um so weniger sind die Bewegungen vom Willen abhängig und um so leichter werden sie ausgelöst und man geht wohl nicht fehl, wenn man annimmt, die geordneten Reflexe haben sich aus gewohnheitsmässigen Bewegungen entwickelt.

Unter den Bahnen des Erfahrungsmechanismus gibt es aber auch solche, welchen eine angeborene höhere Leitungsfähigkeit zukommt und daraus resultiren die instinktiven Bewegungen. (Ueber den Einfluss des Bewusstseinscentrums auf die Funktionirung der Erfahrungsmechanismen siehe den folgenden Paragraphen.)

Ferner ist noch anzugeben, dass es einen eigenen Zustand des Organismus gibt, in welchem die Erfahrungsmechanismen aus dem Gesamtnervenmechanismus so ausgeschaltet sind, dass der Rest völlig selbständig arbeitet und nur Reflexe und Automaten vor sich gehen. Dieser Zustand ist der Schlaf, der entgegengesetzte Zustand ist der des Wachseins. Der Schlaf ist die Folge einer Ermüdung des psychischen Mechanismus, der nach einer

Ansicht durch Belastung seiner Bestandtheile mit Ermüdungsstoffen (Milchsäure) erzeugt wird, jedenfalls aber auch gefördert wird durch Erschwerung des Blutabflusses aus dem Gehirn. Ein Mittelzustand zwischen Schlafen und Wachen ist das Träumen, wobei es sich um partielles Freiwerden eines Theils der Nervenbahnen und -Centren von der Erregungshemmung handelt.

### § 382.

Ueber dem im bisherigen kurz geschilderten Erfahrungsmechanismus steht ein letztes, oberstes einheitliches Element, welches von den Erregungen des Erfahrungsmechanismus beeinflusst wird und ihn beeinflussen kann. Von ihm geht vor allem die Thätigkeit der Vorstellung aus, welche jede Erregung des Erfahrungsmechanismus begleitet. In dem bei der Vorstellung zum Ausdruck kommenden Gegensatz zwischen dem Ich und der Aussenwelt ist dieses letztere Element der Repräsentant des Ichs, der Sitz des Bewusstseins, der Träger des Ichgefühls oder Selbstbewusstseins. Von ihm geht die Unterscheidung von Gemeingefühlen und Sinnesempfindungen, deren Ursache nach aussen hin, nämlich in ein Objekt verlegt wird, was wir eben die Vorstellung nennen, und auch die Vorstellung aus, welche mit den Willensakten verbunden ist, indem sich dieselben auf einen Gegenstand der Aussenwelt beziehen.

Dass dieses oberste Element keine Vielheit, sondern eine Einheit ist, wird durch die Erscheinung der Aufmerksamkeit angedeutet: Dieselbe kann weder auf der sensitiven, noch auf der motorischen Seite an verschiedenen Punkten gleichzeitig thätig, sondern nur immer auf einen Punkt des Erfahrungsmechanismus gerichtet sein, denn auch in den Fällen, wo durch grosse Uebung die Befähigung erlangt wird, die Aufmerksamkeit auf mehrere Punkte zu richten, ist das nie eine wirkliche Gleichzeitigkeit sondern ein rasches Nacheinander. Die Wirkung der Aufmerksamkeit auf den von ihr beeinflussten Theil des Erfahrungsmechanismus ist eine Erhöhung seiner Leitungsfähigkeit. Zur vollen und raschen Wirkung auf das Bewusstsein gelangen nur die Erregungen des Theils des Erfahrungsmechanismus, auf welchen die Aufmerksamkeit gerichtet ist, die der übrigen bleiben ganz oder fast ganz unbeachtet oder wirken erst mit erheblicher Verspätung auf den Sitz des Bewusstseins.

Durch diese Beeinflussung der Leitungsfähigkeit übt letzteres einen regulirenden Einfluss auf die Richtung, in welcher die Erregung die Erfahrungsmechanismen durchzieht.



Ueber die anatomische Lage des Bewusstseinscentrums wissen wir soviel, dass es beim Wirbelthiere in der Rinde der Halbkugeln des Grosshirns, also an demselben Ort liegen muss, wo sich auch die Centra des Erfahrungsmechanismus befinden. Da es Thatsache ist, dass letztere aus einer grossen Zahl von Einzelcentren bestehen müssen, so haben wir allen Grund, die in der Grosshirnrinde liegenden Ganglienzellen für die Erfahrungscentra zu halten, und dann bliebe uns als anatomisches Substrat für das Bewusstseinscentrum nur die nicht differenzirte, allgemeine, zwischen die Ganglienzellen eingelagerte Neuroglia übrig. Damit stimmt, dass es sich beim Bewusstsein nicht wie beim Erfahrungsmechanismus um eine Vielheit, sondern um eine Einheit handelt, und zwar um eine zu allen Erfahrungscentren in gleich inniger Beziehung stehenden, also ziemlich eben so weit als sie räumlich ausgedehnten Einheit. Denn die Neuroglia ist kein Aggregat aus vielen einzelnen Zellen, sondern eine nicht differenzirte, alle Grosshirnganglien in sich bettende also allgegenwärtige Masse.

Es versteht sich von selbst, dass die Annahme, die Neuroglia sei das anatomische Substrat des Bewusstseins, vorläufig kaum etwas anderes ist als eine Vermuthung.

### § 383.

Die Gesamtheit der Erfahrungsmechanismen und des Bewusstseinscentrums nennen wir den Denkmechanismus, seine Erregungen das Denken oder die Gedankenbildung. Die Erregungen werden durch sensitive Reize ausgelöst und circuliren innerhalb des Mechanismus, wie oben bemerkt, stets auf den jeweils leistungsfähigsten Bahnen. Ob dem Denkmechanismus, namentlich dem Bewusstseinscentrum eine wahre automatische Befähigung zukommt, darüber ist die Untersuchung noch nicht abgeschlossen.

Die Wirkungssphäre des Denkmechanismus erstreckt sich zwar über alle Nervenmechanismen, allein nicht über alle Theile desselben in gleichem Masse. Bei den höchstorganisirten Thieren können wir drei Gebiete unterscheiden.

1) Der animale Nervenmechanismus, aus dem Perisom bestehend, ist in der innigsten Verbindung mit dem Denkmechanismus und wird durch ihn zu einem in der innigsten Sympathie und Cooperationsbeziehung stehenden Gesamtmechanismus verbunden, indem alle sensitiven Erregungen das Bewusstsein tangiren und alle motorischen Theile vom Willen erregt werden können.

2) Der viscerale Nervenmechanismus, der wesentlich von dem im Darmschlauch mit seinen Anhangsorganen liegenden, aus Gangliengeflechten bestehenden Nervenmechanismen gebildet wird. Derselbe steht in äusserst lockerem direktem Zusammenhang mit dem Denkmechanismus. Der Wille hat gar keinen Einfluss auf ihn und mit den Empfindungsmechanismen besteht ebenfalls wahrscheinlich gar kein direkter Zusammenhang, sondern nur einer mit den Gemeingefühlscentren, indem sich heftige Erregungen derselben bis zu diesen Bahn brechen, wodurch dann auch das Bewusstseinscentrum mittelbar getroffen wird. Auch die zahlreichen auf diesem Gebiet bestehenden Elementarmechanismen stehen in lockerem Verband und bei ihrer Verknüpfung scheint die coordinative Verknüpfungsform die vorwaltende, die superordinative nur von beschränktem Vorkommen zu sein.

3) Der vasomotorische Nervenmechanismus (Grenzstrang) ist das zwischen den beiden ersten vermittelnde Gebiet. Es steht in viel engerer Beziehung zum Denkmechanismus. Der Wille ist zwar auf demselben machtlos, allein es besteht eine innigere, Reflexe vermittelnde Verbindung mit der sensitiven Sphäre und damit indirekt, aber eben nur indirekt, mit den Erfahrungsmechanismen. Die wesentliche Aufgabe dieses Theils des Nervenmechanismus ist die Regelung der Blutbewegung und Blutvertheilung und insofern diese auch den Erregungszustand der Elementarmechanismen des visceralen Gebietes beeinflusst, gewinnt der Denkmechanismus durch das Medium des vasomotorischen Mechanismus einen nicht zu unterschätzenden, aber nur sehr indirekten Einfluss auf den visceralen Nervenmechanismus.

Diese Dreitheilung des Nervenmechanismus findet sich übrigens erst auf der höchsten Organisationsstufe des Thierreichs. Bei den Protenteraten besteht ja überhaupt das ganze Nervensystem nur aus einem einzigen Elementarmechanismus. Bei den übrigen Wirbellosen finden wir eine Zweitheilung, indem der animale und der vasomotorische Nervenmechanismus noch zusammenfallen, was insofern ganz verständlich ist, als die Vertheilung der Ernährungsflüssigkeit bei ihnen noch in hohem Grad von den Contraktionen des Perisoms abhängt. Erst bei den Wirbeltieren, bei denen durch die Entwicklung eines geschlossenen Blutgefässsystems die Vertheilung und Bewegung der wichtigsten Ernährungsflüssigkeit unabhängig von den Contraktionszuständen des Perisoms geworden ist, sehen wir auch auf dem Gebiet der Nervenmechanismen eine Sonderung in den vasomotorischen Mechanismus und den im Centrum cerebrospinale zur Einheit verknüpften animalen Nervenmechanismus.

## 20. Die sociologischen Funktionen.

### d) Wagerechte Differenzirung derselben.

#### α. Physiologie der Körperflächen und Segmente.

#### § 384.

Nur bei wenigen vielzelligen Thieren (z. B. den Catallakten und Polycystinen) fehlt jede wagerechte Differenzirung des Körpers, sie sind rundum gleich beschaffen. Bei allen übrigen tritt als primäre Differenzirung die Sonderung in eine aktive Seite und eine ihr entgegengesetzte passive ein.

Der aktiven fällt als Aufgabe einmal die Ergreifung der Nahrung zu, weil sie die Mundöffnung trägt. Dann drängen sich an ihr sensitive Einrichtungen zusammen, welche die Wahrnehmung der Beute, die Prüfung der Nahrungsqualität und die Benachrichtigung vom Herannahen eines Feindes zu besorgen haben.

Der passiven Seite ist auf niederster Stufe, z. B. der freischwimmenden Gastrula, keine besondere, von der übrigen Körperoberfläche verschiedene sociologische Funktion zugewiesen. Erst bei den sesshaft gewordenen Cölenteraten wird sie zur Haftseite, indem sich mit ihr das Thier auf einer Unterlage definitiv festsetzt oder indem sie, wie bei den Fleischpolypen, zur Kriechsohle sich entwickelt. In diesem Fall ist jedoch bereits eine Differenzirung in drei Seiten gegeben, indem derjenige Theil der Körperoberfläche, welcher nach Abzug der aktiven Seite und der Haftseite übrig bleibt, etwa als indifferente Seite unterschieden werden muss.

#### § 385.

Eine noch weitere Differenzirung tritt bei den symmetrischen Thieren (Bilaterien) ein und zwar dadurch, dass die der Angriffsseite entgegengesetzte, bisher als Haftfläche oder Kriechsohle funktionierende Seite diese Funktion an einen Theil der indifferente Seite abgibt und eine Funktion übernimmt, welche bisher die aktive Seite mit besorgte, nämlich die Ausstossung des Kothes und meist auch der Geschlechtsprodukte. Damit ist eine viertheilige Differenzirung gegeben.

1) Die aktive, den Mund tragende Seite beschränkt ihre Thätigkeit auf die Perzeption (von Nahrung und spezifischen Sinneswahrnehmungen): *perceptive Seite*.

2) Die der vorigen meist diametral gegenüberliegende, den After und häufig auch die Geschlechtsöffnungen tragende Seite ist die *exkretorische* geworden.

3) Die bei der Orientirung des Thieres im Raum in der Regel nach abwärts gewendete sogenannte *Bauchseite* dient bei denjenigen Thieren, die festgewachsen sind, als Haftfläche, bei den andern als *Kriechsohle*: *Statische* oder *lokomotorische* oder allgemein *mechanische* oder *Stützseite*.

4) Dem Rest der Körperoberfläche, welcher bei der Orientirung in der Regel nach oben gewendet ist (*Rücken*), bleiben dann im allgemeinen die *passiven Rollen* zugetheilt, unter welchen bei sehr vielen Thieren allerdings eine, nämlich die *beschützende*, ganz besonders hervortritt: Sie ist hervorragend die Trägerin der *Schutz- und Trutzfarben*, und der *mechanisch beschützenden Organe*. Wir können sie deshalb auch die *Schutzseite* nennen.

### § 386.

Zu der in den zwei vorigen Paragraphen geschilderten allgemeinen Differenzirung in wagerechter Richtung tritt bei den gegliederten Thieren noch eine weitergehende spezielle in der Segmentirung gegebene hinzu.

Zunächst, d. h. auf niederster Stufe der Segmentirung, auf welcher die Segmente einander fast völlig gleich sind (mit Ausnahme des *perceptorischen Mund-* und des *exkretorischen Aftersegments*) handelt es sich nicht um *Arbeitstheilung*, sondern mehr um eine im Dienste der *quantitativen Leistung* stehende *organisatorische Massregel* und um einen *strategischen Kniff*.

Wenn wir eine grössere Menge einzelner gleichartiger Kräfte, z. B. eine Summe von Menschen oder Arbeitsthieren zu einheitlichem Wirken verbinden wollen, so stossen wir bald auf eine Ziffer, über welche hinaus die unmittelbare Zusammenfassung unter ein Kommando mit Uebelständen verbunden ist und wir greifen deshalb zur Bildung von kleineren, durch untergeordnete Kommandostellen zusammengefasste Parteien oder Colonnen und stellen die Gesamteinheit durch Oberkommando's her, denen die primären Kommando's untergeordnet sind (Vgl. *militärische* und *administrative Organisation*). Der Erfolg ist, dass bei einer derartigen Organisation eine viel grössere Summe von Einzelkräften zu *gemeinsamem Handeln* vereinigt werden können.

Die Segmentbildung leistet das gleiche: Sie löst den Thierkörper in eine Anzahl von Columnen oder Partien von Arbeitszellen auf, deren jede einem speziellen Kommando in Gestalt des Segmentganglions unterstellt ist und die Einheit wird durch den Verband der Segmentganglien zum Nervensystem gebildet.

Auf diese Weise gelingt es entweder grössere d. h. vielköpfigere Zellstaaten herzustellen, als beim Unterlassen dieser organisatorischen Massregel möglich wäre, oder die so segmentirten Staaten sind bei gleicher Grösse an Aktionsfähigkeit den nicht segmentirten weit überlegen. Man vergleiche nur in dieser Beziehung die Aktionsfähigkeit der Gliederthiere und Wirbelthiere mit der der nicht segmentirten Mollusken. Dass es übrigens bei der Aktionsfähigkeit nicht nur auf die Gliederung überhaupt ankommt, sondern auch auf die Stellung der Glieder zu einander, davon weiter unten.

Ein weiterer Vortheil, den ich mit der Bezeichnung eines strategischen Kniffs meinte, ist der, dass bei einer Zerlegung des Körpers in Segmente die Möglichkeit vorliegt, durch Aufopferung einzelner Segmente bei einem feindlichen Angriff das übrige zu retten. Davon sehen wir Gebrauch gemacht bei den zerbrechlichen Würmern, vielen Seesternen, den Eidechsen und Blindschleichen. Bei einer nicht segmentirten Molluske ist dieser Akt nicht möglich, da die Ablösung schon auf mechanische Schwierigkeiten stösst und diese selbst im Falle des Gelingens ein zu tiefer Eingriff in den Mechanismus des Körpers ist, weil ihm wesentliche Theile dadurch verloren gehen, während z. B. dem homonom gegliederten, eine Association gleichartiger Theile bildenden Wurm mit der Abtrennung einiger Segmente kein wesentlicher Theil seines Mechanismus geraubt wird.

Fassen wir die Sache kurz zusammen, so können wir sagen, die Segmentirung hat für den Thierkörper den Werth einer Association, die eine durch Massenansammlung extensiv und durch Regelung der Cooperation intensiv grössere Leistungsfähigkeit des Ganzen ermöglicht, dabei doch den einzelnen Theilen ein grösseres Mass von Selbständigkeit und Aktionsfreiheit verleiht und — wovon im folgenden — die Möglichkeit zu weiterer Arbeitheilung schafft.

### § 387.

Diesem Vortheil der Segmentirung nach aussen hin steht zur Seite, dass auch im Innern durch sie Ordnung und mit ihr ein logischeres, prompteres und sichereres Zusammenwirken entsteht,

Die Segmentirung des Perisoms bringt nämlich auch in die Anordnung der Systeme eine strengere Gesetzmässigkeit. Das Nervensystem gliedert sich, worauf schon im vorigen Paragraphen hingewiesen wurde, so, dass die Bestandtheile jedes Segments unter die einheitliche Leitung eines Segmentganglions gestellt werden; die Systeme der Ernährungsflüssigkeiten und Aufenthaltsmedien nehmen gleichfalls an der Herstellung der Ordnung theil, indem für jedes Segment besondere Zu- und Abfuhrbahnen hergestellt werden. Kurz gesagt der Werth der Segmentirung besteht, indem Segen der Ordnung.

Der Darm nimmt nur auf niederer Stufe an der Segmentirung des Perisoms harmonisch Theil und dies hat dann zur Folge, dass den Segmenten ein hoher Grad von Selbständigkeit zukommt, wodurch die im vorigen Paragraphen erwähnte Möglichkeit der Segmentopferung und der Theilung bei Gefahr gegeben ist. Bei den meisten Thieren folgt der Darm einem eigenen, von dem des Perisoms verschiedenen Segmentirungsrhythmus, der dann immer ein einfacherer ist, weil die Beziehungen des Darms zu seinem Objekt, d. h. der aufgenommenen Nahrung, einfacher sind, als die des Perisoms zu seinem Objekt, der so vielfach gegliederten und so mannigfach auf den Thierkörper einwirkenden Aussenwelt.

### § 388.

Die qualitative in der Arbeitstheilung liegende Seite der Segmentirung erfordert zu ihrer Besprechung ein Auseinanderhalten der zwei verschiedenen Segmentirungsrichtungen: Der Längsgliederung und der strahligen Gliederung oder praktischer eine gesonderte Besprechung des Strahlthiertypus, und des längsgegliederten Typus.

Der Strahlthiertypus, der uns in den Stachelhäutern und noch einfacher in den Quallenfrüchten der Hydrozoen entgegen tritt, hat wenig vor dem ungegliederten Molluskentypus voraus, weil die radiäre Aufstellung strategisch irrationell ist: Sie erschwert die Locomotion ganz bedeutend. Diese Thiere geniessen von dem Vortheil der in der Segmentirung gegebenen Ordnung nur zweierlei: 1) Die mit der Segmentirung verbundene Regelung der nutritiven Bahnen (des Gastrovascularsystems der Quallen und des Lymph- und Wassergefässsystems der Stachelhäuter) sichert allen Theilen eine geordnetere, selbständige Verproviantirung als das bei den Mollusken der Fall sein kann. 2) Auf dem Gebiet des Kraftwechsels kommt den Stachelhäutern namentlich die geordnete Anlage und Vertheilung des Nervensystems und des den Gewebsturgor regelnden Wassergefässsystems zu gute.

Speziell bei den Quallen muss die aus den einzelnen Strahlen gebildete Scheibe als eine völlige mechanische Einheit, in welcher weder die Arbeittheilung im Sinne des Antagonismus noch in dem der Alternation möglich ist, betrachtet werden. Complizirter liegen dagegen die Sachen bei den Stachelhäutern.

### § 389.

Wie im ersten Band geschildert wurde, besitzen die Stachelhäuter neben der strahligen Segmentirung des Gesamtkörpers noch eine lineare des einzelnen Strahles.

Die letztere verschafft den Stachelhäutern hauptsächlich die zwei im vorigen Paragraphen geschilderten Vortheile und den weitern Vortheil, eine grosse Zahl im Verhältniss der Cooperation stehender lokomotorischer und schützend wirkender Organe, die in geregelter Ordnung stehen, zu produciren. Bei den Seesternen, wo sich die Strahlen zu langen Armen entwickeln, bewirkt die Segmentirung, dass dieselben trotz der Erhärtung des Perisoms durch Kalkplatten ihre Beweglichkeit bewahren. Bei den Seeigeln, deren Leib eine starre Kalkkapsel bildet, sind die zwischen den Kalkplatten befindlichen aus weichem Gewebe bestehenden Segmentirungsfurchen die Herde des appositiven Wachstums, so dass dem Körper eine sonst nicht mögliche stetige Grössezunahme gesichert ist.

Dagegen gestattet der radiäre Verband der längsgegliederten Strahlen dem Stachelhäuter nicht, sich all der Vortheile theilhaftig zu machen, welche der Wurm aus seiner ganz ähnlichen d. h. auch homonomen Gliederung zieht. Der Leib des Wurms ist eine in Marschcolonne aufgestellte Heeresmacht, die hinten so gut wie vorn frei und deshalb mobil ist; der Strahl des Seesterns ist auch als Marschkolonne aufgestellt aber da diese am einen Ende mit Marschkolonnen von entgegengesetzter und seitlich collidirender Frontstellung unverbrüchlich verbunden ist, so ist sie blos dann lokomobil, wenn seine Antagonisten es gestatten und erst dann, wenn er den von ihnen ausgehenden aktiven oder passiven Widerstand überwunden hat. Ist das endlich nach langer Verzögerung gelungen, so bilden die antagonistischen und seitlichen Strahlen für ihn mehr eine Last, als eine cooperative Hilfe.

Das erklärt uns, warum die Stachelhäuter trotz ihrer Segmentirung an Lokomotionsfähigkeit sogar noch unter dem Molluskentypus stehen.

## § 390.

Bei den längsgegliederten Thiertypen (Articulaten und Vertebraten) ist bekanntlich das Verhalten der beiden Segmentierungsrichtungen umgekehrt wie bei den Stachelhäutern: Den ersten Rang nimmt die Längsgliederung (Metamerenbildung), den zweiten die radiäre (Paramerenbildung) ein.

Die radiäre dient derjenigen Form der Arbeitstheilung, auf welcher die Antagonismen beruhen. Bei der Totalbewegung des Körpers handelt es sich um den Antagonismus von rechts und links und von oben und unten. Diesen beiden Anforderungen würde nun, wie es scheint, eine Bildung von vier Parameren, zwei oberen (einer rechten und linken) und zwei unteren (einer rechten und linken) genügen, wir sehen aber sowohl bei Artikulaten als bei Vertebraten die Sechszahl, nämlich rechts und links noch eine, zwischen obere und untere Paramere eingeschaltete Seitenparamere. Dies gewährt folgenden Vortheil:

Beim Wurm, wo die Muskeln der Seitenparamere längs gerichtet sind, wie bei Bauch und Rückenparamere, werden von ihnen hauptsächlich die seitlichen Biegungen der Körperaxe ausgeführt. Würden sie fehlen, so wäre eine geradeaus seitliche Biegung nur zu erzielen durch die Zusammenwirkung von Rücken- und Bauchparamere derselben Seite. Nun ist aber klar, dass ein Längsmuskel um so kräftiger auf die Biegung der Körperaxe wirken wird, je weiter er abseits von letzterer liegt. Dieses trifft für die Seitenparamere gegenüber den an die Körperaxe dicht anstossenden Rücken- und Bauchparameren zu: sie können deshalb leicht allein so viel leisten als die andern zwei zusammen genommen. Damit würde sich nun an und für sich auch nur eine Zerfällung in vier Parameren, nämlich zwei seitliche, eine Bauch- und eine Rückenparamere, ergeben, allein durch die Sonderung der zwei letzten in je zwei (eine rechte und eine linke) wird der Vortheil erreicht, dass die mechanisch und biologisch viel wichtigeren, durch die Seitenparameren bewirkten seitlichen Biegungen der Körperaxe durch Cooperation der Bauch- und Rückenparameren derselben Seite im Nothfall bedeutend verstärkt werden können. Dass diese Cooperation die wichtigere ist, erhellt aus der innigen Verbindung der Parameren jeder Körperhälfte.

Bei den Vertebraten sehen wir eine andere Arbeitstheilung durch die Seitenparameren ermöglicht. Während der Wurm in seiner Ringmuskularis das Mittel besitzt, den Querschnitt seines Leibes zu vermindern, wird bei den Wirbelthieren die Ringmuskularis zur Gliedmassenbewegung verwendet und die Seiten-



parameren treten als Querschnittveränderer in die Lücke, indem sich ihre Faserrichtung in die einer Kreuzmuskularis verändert (Intercostalmuskeln und schiefe Bauchmuskeln).

### § 391.

Die Längsgliederung der Artikulaten und Vertebraten (Metamerenbildung) steht einmal im Dienst der passiven Beweglichkeit der Körperaxe: der Körper ist eine gegliederte, deshalb geschmeidige und biegsame Kette geworden. Darum kommt dieselbe auch an den passiv bewegten Skelettheilen (Hautskelet der Artikulaten, Knochenskelet der Wirbelthiere) am schärfsten zur Geltung. Dann ist aber damit die Grundlage zu einer weitergehenden Arbeitheilung gelegt, die morphologisch in demjenigen Segmentierungsmodus zum Ausdruck kommt den wir den heteronomen nennen.

Hier zeigt sich nun wieder eine Ueberlegenheit des längsgegliederten Thierkörpers über den strahlig gegliederten des Stachelhäuters. Letzterer kann es nur zu einer Binomie des längsgegliederten Strahls bringen, nämlich zur Sonderung in einen basalen, zur Bildung der Leibeshöhle mit den Basisabschnitten der andern Strahlen zusammentretenden Abschnitt, und in einen freien Armabschnitt, der die Funktion einer Gliedmasse übernimmt. Bei den Seeigeln fehlt diese Binomie noch völlig, bei den ächten Seesternen ist sie erst begonnen, indem hier der Darm sich noch in den freien Theil des Armabschnittes hinein erstreckt; vollendet ist sie erst bei den Haar- und Schlangensterne.

Bei den längsgegliederten Thieren tritt aber sofort eine Arbeitheilung nach dem wiederholt als das vollkommene erkannte Princip der Dreizahl (Trinomie) auf. Die Gliederung knüpft an den Gegensatz zwischen einer perzeptorischen, locomotorischen und exkretorischen Seite an, aber die Art wie dies geschieht, ist nicht überall dieselbe.

Entsprechend den grösseren aktiven Aufgaben, welche der perzeptorischen Vorder-Seite gestellt sind, sehen wir auch sie zuerst eine grössere Spezialisierung und Differenzierung annehmen, denn die Kopfbildung beginnt schon bei den Würmern und führt beim Artikulatentypus dahin, dass der Kopf — so wird die perzeptorische Segmentgruppe genannt — eine Vereinigung von zwei sensitiven (mit Augen und Fühlern) und drei mastikatorischen (d. h. mit Kau- und Presswerkzeugen ausgerüsteten) Segmenten ist.

Bei den Tausendfüssen ist die Trinomie nur dadurch angedeutet, dass das Aftersegment eine gewisse exceptionelle Stellung einnimmt.

Bei den Krebsen tritt eine Tetranomie zu Tage, die aber sehr verschiedenartig durchgeführt ist. Zu dem exkretorischen Endsegment gesellt sich eine Gruppe weiter nach vorn liegender Segmente, um mit ihm den Nachbauch (Postabdomen) zu bilden. Dieser betheilt sich aber bei vielen Krebsen noch sehr wesentlich an der den mittleren Segmenten zukommenden locomotorischen Funktion, aber mit der Spezifikation, dass sie Schwimmwerkzeug ist (natatorische Segmentgruppe). Nebstbei bildet sie noch den Eierträger. Letztere Funktion kommt bei den Krabben ganz zur Geltung: Das Postabdomen nimmt an der Lokomotion keinen Antheil mehr, sondern ist eierbergende und exkretorische Segmentgruppe.

Was beim Krebs zwischen Kopf und Postabdomen von Segmenten liegt, zeigt insofern noch eine funktionelle Zweitheilung, als die dem Kopf näher liegenden Segmente diesen in seiner aggressiven Funktion als Träger von Hilfskiefern unterstützen, während die nachfolgenden locomotorische Funktionen übernehmen aber: während das Postabdomen das Schwimmen besorgt, übernehmen sie die Kriechbewegung (ambulatorische Segmentgruppe). Dabei macht sich aber eine grosse funktionelle Unbeständigkeit in diesen zwei mittleren Segmentgruppen bemerklich, in deren Casuistik wir jedoch hier nicht eingehen können.

Spinnen und Insekten zeigen (wenn wir die Skorpione ausnehmen) nur trinome Gliederung, bei den Spinnen ist sie dadurch abgeschwächt, dass die perzeptorische Segmentgruppe mit der locomotorischen enger verschmolzen ist, während sie beim Insekt frei und selbständig ist. Eine dritte hintere Segmentgruppe können wir die vegetative nennen: sie birgt den wesentlichsten Theil des Darms und der Geschlechtsorgane und besorgt den Haupttheil der Athmungsmechanik, an der Lokomotion betheiltigt sie sich nur bei den Larven der Insekten.

### § 392.

Unter den Wirbelthieren tritt bei den Fischen die Trinomie in der Weise auf, dass im Kopf eine perzeptorische im Schwanz eine locomotorische (natatorische) und im Rumpf eine Eingeweide bergende und unterstützend locomotorische Segmentgruppe vorliegt.

Bei den Lungenwirbelthieren beginnt allmählich eine Scheidung der mittleren Segmentgruppe in eine respiratorisch-locomotorische Gruppe (Brust mit Lunge und Vorderbeinen) eine nutritive (Bauch mit Darm und Darmdrüsen) und eine ex-

cretorisch-locomotorische Segmentgruppe (Becken mit Hintergliedmassen, Harn- und Geschlechtswerkzeugen und Enddarm), so dass hier also in der allgemeinen Trinomie des Körpers noch eine untergeordnete trinome Gliederung des Rumpfes steckt.

Indem der vordere und hintere Rumpfabschnitt mit den beiden Gliedmassenpaaren die Hauptrolle der Lokomotion übernimmt, tritt der Schwanz als lokomotorische Gruppe in den Hintergrund, er dient dann nur noch, aber auch nicht bei allen Thieren, als Hilfswerkzeug der Ortsbewegung (Greifschwanz mancher Säugethiere und Reptilien, Steuerruder bei den Flug- und Fallthieren, Balancier bei den Känguruhs, Stützwerkzeug bei Schuppen-thieren etc.) und geräth schliesslich bei den Anthropoiden und dem Menschen in die Stellung eines rudimentären Organs.

Mit der Sonderung des Rumpftheils in Brust, Bauch und Becken vollzieht sich bei den Lungenwirbelthieren noch die Abgliederung des Halses, welcher die Aufgabe hat, dem Kopf für die Ausübung seiner Funktionen eine grössere Beweglichkeit und Aktionsfreiheit gegenüber dem Rumpf zu geben. Eine ähnliche mechanische Bedeutung, nämlich eine grössere Beweglichkeit der starren Segmentgruppen (Brust und Becken) gegen einander, und damit auch eine grössere Selbständigkeit derselben zu garantiren, kommt dem zwischen Brust und Becken eingeschalteten Bauch- oder Lendenabschnitt der Säugethiere zu.

### β. Physiologie der Organe.

#### § 393.

Die im bisherigen beschriebene, durch die Segmentirung erzeugte wagrechte Differenzirung der sociologischen Funktionen kommt, wie aus dem Context ersichtlich, mehr der Massenvermehrung, Massenvertheilung und Massenbewegung zu gute und vollzieht sich demgemäss vorzugsweise im Gebiet der aktiv und passiv motorischen Bestandtheile des Körpers und in den diese bedienenden und regierenden Abschnitten der Systeme.

Die Organbildung wirkt zwar ebenfalls in dieser Richtung, ausserdem aber ermöglicht sie eine Sonderung und Leistungssteigerung auf dem Gebiete des Stoffwechsels und des feineren, die Molekularkräfte betreffenden Mechanismus. Auch hier haben wir die quantitative und qualitative in der Arbeitstheilung liegende Seite dieser Art von wagrechter Differenzirung zu unterscheiden.

Wir besprechen zuerst die Beziehungen der Organbildung zum Stoffwechsel.

## § 394.

In quantitativer Hinsicht liegt der Hauptfortschritt für den Stoffwechsel in der durch die Organentwicklung herbeigeführten Oberflächenvergrößerung. Zum Verständniss dieses Umstandes ist folgende einleitende Betrachtung nöthig.

Ein Würfel, dessen Kante 1 Centimeter lang ist, hat 6 Quadratcentimeter Oberfläche und 1 Kubikcentimeter Volum, das Verhältniss von Volum und Oberfläche ist also  $= 1 : 6$ . Bei einem Würfel von 2 Centimeter Kantenlänge hat jede der 6 Flächen 4 Quadratcentimeter, der ganze Würfel also 24 Quadratcentimeter Oberfläche, das Volum ist  $2^3 = 8$  Kubikcentimeter, also verhält sich Volum zur Oberfläche wie  $8 : 24$  d. h. wie  $1 : 3$ . Während also bei dem kleinen Würfel auf 1 Kubikcentimeter Inhalt 6 Quadratcentimeter Oberfläche kommen, gehen bei dem doppelt so grossen nur 3, also die Hälfte darauf und diese Ziffer wird immer kleiner, ganz in dem Verhältniss, in welchem der Durchmesser des Körpers wächst: Die Oberflächenentwicklung zweier gleichgeformter Körper steht im umgekehrten Verhältniss wie ihre Durchmesser.

Da nun das Leben eines Thieres von dem steten Kraft- und Stoffwechsel abhängt, welchen es mit der Aussenwelt und dem Darminhalt unterhält, und derselbe nur an der Oberfläche stattfindet, so würde ein grosser Thierkörper um so mehr gegenüber einem kleinen in Nachtheil gerathen, je grösser er würde, wenn er dieselbe einfache Oberflächegestaltung behielte, wie der kleine. Dem wird nun durch die Organbildung abgeholfen, denn diese besteht bei Exoderm und Entoderm darin, dass diese Häute durch Ausstülpung oder Einstülpung oder Faltung bei gleichbleibendem Volumen eine viel grössere Oberfläche entwickeln. Wie bedeutend das werden kann, mag aus dem Beispiel erhellen, dass nach Huschke's Berechnung die gesammte Oberfläche der Lungenbläschen 2000 Quadratfuss beträgt, also mehr als das hundertfache der gesammten Hautoberfläche, und dass nach Krause's Rechnung die von den Schweissdrüsen des Menschen repräsentirte sekretorische Oberfläche ca. 400 Quadratfuss bildet.

Aus diesen Gründen steigt mit der Organbildung 1) die Möglichkeit, grössere, deshalb mächtigere Zellstaaten zu bilden; 2) die Leistungsfähigkeit in Bezug auf Kraftentbindung, weil die Zufuhr der Bedarfsstoffe und die Abfuhr der Ermüdungsstoffe mit Zunahme der Oberflächenentwicklung leichter von Statten geht.

## § 395.

In qualitativer Beziehung ist für den Stoffwechsel in erster Linie eine räumliche Sonderung von Stoffaufnahme (Resorption) und Stoffabgabe (Sekretion) erreicht und zwar durch den Gegensatz zwischen centripetaler und centrifugaler Organentwicklung (wobei die circulatorische Schicht als Centrum betrachtet wird).

Entfaltet sich ein Organ centrifugal, so wird der Kontakt mit dem angrenzenden Medium vergrössert, während der mit der Ernährungsflüssigkeit zwar nicht viel, aber etwas verringert wird. Ein solcher, frei vorstehender, in die umgebenden Medien oder in den Speisebrei tauchender Zapfen wird zwar an und für sich der Absonderung und der Aufsaugung gleichmässig dienen, allein er kann mit Leichtigkeit in folgender Weise in einen Saugmechanismus verwandelt werden:

Im Innern ist ein Hohlraum, der mit den Lymphkanälen so kommuniziert, dass sein Inhalt leicht in letztere abfließen kann, ein Rückfluss aber durch Klappenvorrichtungen oder durch Zusammenziehung kontraktiler Theile verhindert wird. Ist nun der Hohlraum von kontraktilen Theilen so umlagert, dass deren Zusammenziehung den Inhalt desselben austreibt, so muss nach Erschlaffung der Muskelfasern durch ein mit elastischen Kräften erfolgendes Ausdehnungsbestreben der Druck im Hohlraum ein negativer werden, d. h. ein Saugdruck entstehen, der, wenn die Wand porös genug ist, aufsaugend auf das Medium wirkt.

Wesentlich vervollkommnet wird dieser Saugmechanismus bei den höheren Thieren durch die Sonderung von Blut- und Lymphgefässsystem. Der centrale Hohlraum ist ein Lymphraum und, da im ganzen Lymphgefässsystem Saugdruck herrscht, so ist schon dadurch der Resorption Vorschub geleistet. Befinden sich nun gleichzeitig in dem Zapfen Blutkapillaren, in welchen ein Expansionsdruck herrscht, so unterstützt dieser die nach Erschlaffung der Muskeln eintretende Wiederausdehnung. Wir begreifen deshalb auch von dieser Seite, warum die Trennung in ein Blut- und Lymphgefässsystem die Entstehung leistungsfähigerer Organismen ermöglichte: sie schafft eine energischere Resorptionsthätigkeit.

Wir sehen demgemäss auch erst bei den Thieren mit geschlossenem Gefässsystem ein ausgiebigeres Auftreten solcher resorptorischen Centrifugalorgane; allerdings erst in voller Entwicklung

bei den warmblütigen Wirbelthieren (Säufern und Vögeln), während bei den Wirbellosen mit ungespaltenem Gefässsystem dieselben eigentlich ganz fehlen. Die betreffenden Fortsätze des Darms sind die Darmzotten, bei denen der Resorptionsmechanismus am vollkommensten entwickelt ist. Auf der äusseren Körperoberfläche kommt den Hautpapillen sicher eine ähnliche, wenn auch nicht so energische Resorptionsthätigkeit zu.

### § 396.

Den centrifugalen Resorptionsorganen stehen die centripetalen d. h. durch Einstülpung entstehenden Sekretionsorgane gegenüber, die man Drüsen nennt.

Stülpt sich Exoderm oder Entoderm in Form eines Rohres in die darunter liegenden inneren Gewebsschichten, welche circulatorische sind, ein, so kommt die dadurch erzielte Oberflächenvermehrung nicht dem Contact des Körpers mit den umgebenden Medien (oder Speisebrei) zu Gute, sondern es vergrössert sich, nur der Contact, mit den Ernährungsflüssigkeiten. Hiermit ist zweierlei erreicht:

1) Geniessen die Zellen der Rohrwand durch diesen innigeren Contact eine reichliche Ernährung und die umgebenden Medien können ihnen nichts entziehen, damit steigt die Möglichkeit des Wachstums, der Vermehrung und der Stoffbildung.

2) Da in der Ernährungsflüssigkeit ein höherer Druck herrscht als im umgebenden Medium, so befindet sich das Rohr in der Situation eines Filtrums, dessen Oberfläche durch Einstülpung bedeutend vergrössert worden ist und so sind sie in hohem Masse zur Absonderung befähigt.

### § 397.

Ausser der allgemeinen Sonderung in vorwaltend resorbirende centrifugale und vorwaltend secernirende centripetale Organe sehen wir nun eine weitere Arbeitstheilung auf dem Gebiet des Stoffwechsels durch die Differenzirung dieser beiden Organarten eintreten, allerdings weniger bei den centrifugalen als bei den sekretorischen centripetalen, den Drüsen.

In erster Linie soll hier die durch die Organbildung ermöglichte räumliche Sonderung des Gaswechsels von den übrigen Stoffwechselfunctionen besprochen werden.

Wie wir früher erfahren haben, ist in erster Instanz die

Athmung eine Funktion des Exoderms (allgemeine Hautathmung). Diese reicht aber nur für kleine Thierkörper, aus den in § 394 entwickelten Gründen, für grössere ist eine Vergrösserung der respiratorischen Fläche nöthig.

Dem Thierkörper stehen hierzu mehrere Wege zu Gebote.

Ein sehr einfacher ist die Veränderung der Gesamtform des Körpers: Abplattung oder lineare Verlängerung und Verdünnung, wodurch sich das Verhältniss von Oberfläche zu Inhalt zu Gunsten des ersteren bessert.

Ein zweiter Weg ist die Entwicklung der Systeme, mittelst welcher die Respirationsmedien (Luft oder Wasser) in den Körper eingeführt und mit den inneren Geweben in nahen Contact gebracht werden. Dieser Weg wird hauptsächlich betreten, wenn das System der Ernährungsflüssigkeit durch geringe Entwicklung ausser Stande ist, den Gaswechsel zwischen den Athmungsflächen und den innern Organen zu vermitteln. Diese Form der Athmung kann man Gefässathmung nennen.

Der dritte Weg ist die Bildung von Athmungsorganen. Hier bedingt der Umstand, dass es zwei so wesentlich verschiedene Athmungsmedien wie Luft und Wasser gibt, eine alternative Lösung des Problems.

### § 398.

Bei den Wasserthieren werden hierzu centrifugale Organe der äusseren Haut benützt, die man dann, wenn sie hervorragend respiratorisch thätig sind, Kiemen nennt. Im allgemeinen vergrössern alle Hervorragungen auf dem Körper die Athmungsfläche, mögen sie sonst funktionieren, wie sie wollen. Zu speziellen Athmungsorganen werden aber solche durch folgende Einrichtungen.

1) Wenn sie von einem reichern Ernährungsgefässnetz durchzogen sind und dieses so dicht unter der Oberfläche liegt, dass Respirationsmedium und Ernährungsflüssigkeit nur durch eine sehr dünne Wand geschieden sind.

2) Wenn sie mit motorischen Vorrichtungen versehen sind, welche eine Stagnation des Athmungsmediums an ihrer Oberfläche verhindern. Hierzu gibt es zwei Mittel: Entwicklung von Flimmerhaaren auf der freien Fläche (Flimmerkiemen) oder von kontraktilen Mechanismen, welche die Kiemen im Ganzen rhythmisch schlagend bewegen: fächernde Kiemen.

Bei den in der Luft lebenden Thieren ist die Benutzung von frei vorstehenden Hautorganen für Athmungszwecke nicht zulässig, weil die zwischen Respirationsmedium und Ernährungs-

flüssigkeit befindliche Scheidewand der Veretrocknung zu sehr ausgesetzt und bei wechselnder Luftfeuchtigkeit fortwährenden Qualitätsschwankungen preisgegeben wäre. Hier bedient sich die Natur centripetaler Gebilde, entweder des schon früher erwähnten Luftgefäßsystems (Tracheenathmung) oder drüsiger, theils einfach sackartiger, theils traubiger reichlich verästelter Einstülpungsorgane (Luftsäcke, Luftdrüsen, Lungen).

Wir können nun die allgemeine Hautathmung als externe Athmung von der Tracheen- und Lungenathmung als interner unterscheiden. Bei letzterer muss natürlich das Athmungsmedium in das Athmungsorgan, wie schon bei dem Luftgefäßsystem (§ 356) geschildert, rhythmisch aufgenommen (Einathmung) und wieder ausgestossen werden (Ausathmung). Der eine dieser Akte ist ein passiver, durch die Elastizität des Organs erzeugter, der andere ein aktiver, der von der motorischen Schicht des Perisoms oder einem Theil derselben ausgeübt wird. Es besteht aber zwischen Lungen- und Tracheen-Athmung in der Mechanik ein Gegensatz.

Bei der Tracheenathmung ist die Einathmung der passive Akt: die Tracheen werden durch den Druck der Athmungsmuskulatur zusammengepresst, wobei die Luft entweicht, nach Aufhören des Drucks federn die sehr elastischen und steifen Tracheen wieder auf ihr altes Lumen zurück, wodurch die Luft angesogen wird.

Bei der Lungenathmung ist die Sache umgekehrt: Durch Muskelthätigkeit wird der perigastrische Raum, in welchen die Lunge hinein hängt, erweitert, was einen negativen Druck in ihm hervorruft und dem Luftdruck gestattet, durch Luftnachschiebung die Lunge auszudehnen, was eine Einathmung bedingt. Nach Erschlaffung der Muskulatur zieht sich die über ihr natürliches Volum gedehnte Lunge wieder mit elastischen Kräften zusammen und presst einen Theil ihres Inhalts aus. Zu der Lungen- und Tracheenathmung gesellt sich noch ein anderer exkretorischer Prozess, nämlich die Wasseraufgabe (und Wärmeabgabe durch Verdunstung), womit Lungen und Tracheen in ein vikarirendes Verhältniss zu den andern Exkretionsorganen treten.

### § 399.

Die Uebernahme der Athmungsfunktion durch die besonderen Athmungsorgane enthebt nun zwar die übrigen Exodermflächen ihrer respiratorischen Thätigkeit nicht völlig, die Hautathmung bildet immer noch einen, wenn auch meist untergeordneten Theil der Gesamthatmung, aber sie gestattet der übrigen Haut eine



vollkommnere Hingabe an ihre übrigen Funktionen, insbesondere hat die beschützende Funktion dadurch gewonnen. Alle Vorkehrungen zum Schutz des Körpers, wie Hornschichten, Schalen, Haare und Federn hemmen den Contact zwischen Athmungsmedium und Ernährungsflüssigkeit, indem sie theils eine Scheidewand zwischen beiden bilden, theils die für die Athmung unbedingt erforderliche Cirkulation der Athmungsmedien über die Körperfläche hin hindern; sie sind also erst möglich, wenn gesonderte Athmungsorgane den Haupttheil der Gesamthmung besorgen.

### § 400.

In Bezug auf weitere Arbeitstheilungen im Gebiet des Stoffwechsels spielen die Drüsen die Hauptrolle, denn sie sind in mehrfacher Weise einer Differenzirung fähig.

Die eine Differenzirung möchte ich die Sonderung in aktive und passive Drüsen nennen.

Unter einer passiven Drüse verstehe ich eine solche, deren Leistung weit weniger von der Thätigkeit des Drüsenprotoplasmas, als von der Stärke des Filtrationsdrucks in der sie umspülenden Ernährungsflüssigkeit abhängt. Die passivste Drüse scheint mir die Niere zu sein, bei der in Gestalt des Malpighischen Knäuels (siehe Bd. I § 131) in das blinde Ende des Drüsen Schlauchs ein filtrirender Gefäßabschnitt eingefügt ist, der continuirlich fortarbeitet. In hohem Grad passiv sind auch die Schweissdrüsen der äussern Haut und die Speicheldrüsen. Man könnte diese Drüsen Filtrirdrüsen nennen.

Unter aktiven Drüsen verstehe ich diejenigen, bei welchen zwar der Blutdruck nicht ganz ohne Einfluss ist, allein bei denen Menge und Qualität des Sekrets vorwiegend von der Thätigkeit der Drüsenzellen selbst abhängt und das Blut nur die Rolle des Materiallieferanten spielt, der Verkehr also mehr auf Diffusion beruht; man könnte sie deshalb auch diffusive Drüsen nennen. Die Sekrete sind in diesem Falle nicht einfache Filtrate aus der Ernährungsflüssigkeit, sondern sie enthalten daneben spezifische in den Drüsenzellen erst entstandene Stoffe. Die aktivsten achten Drüsen sind wohl die Talgdrüsen in der Haut der Säugethiere, deren Thätigkeit im Gegensatz zu den Schweissdrüsen vom Blutdruck in hohem Masse unabhängig ist.

Es versteht sich übrigens von selbst, dass es weder rein passive, noch rein aktive Drüsen gibt, sondern dass die Leistung immer auf einer gewissen Combination beider Vorgänge beruht, von denen nur bald der eine, bald der andere mehr überwiegt.

Bei der aktiven Thätigkeit der Drüsen haben wir es wieder mit einer Differenzirung zu thun.

1) Einmal gibt es Drüsen, die aus dem vom Blut erhaltenen Material neue chemische Verbindungen bereiten, die entweder blosse Exkretstoffe sind (exkretorische Drüsen), oder die noch sociologische Aufgaben zu erfüllen haben, wie es bei den von Drüsen gelieferten Verdauungsfermenten der Fall ist. Derlei Drüsensäfte nennen wir, im Gegensatz zu den Exkreten im engeren Sinne, Sekrete. Das Wesentlichste ist aber in beiden Fällen die Bildung neuer chemischer Verbindungen und deshalb können wir diese Art aktiver Drüsen auch chemisch-thätige nennen

Der Mechanismus besteht bei Drüsen entweder darin, dass die in den Drüsenzellen entstehenden Stoffe durch den vom Blutgefäßsystem a tergo geübten Druck in die Lichtung des Drüsenrohrs ausgewaschen, oder dass sie durch aktive Contractionen des Zellprotoplasmas ausgepresst oder ausgestossen werden. Letztere Thätigkeit kommt entschieden dann in Betracht, wenn die betreffenden Stoffe nicht im gelösten, sondern im krystallinischen oder sonst wie festen Aggregatzustand sich befinden. So konnte ich konstatiren, dass die bei den schlafsuchtigen Seidenraupen massenhaft in den Malpighi'schen Röhren zur Sekretion gelangenden Krystalle von oxalsaurem Kalk zuerst im Drüsenzellenprotoplasma und zwar in der der Lymphe zugewendeten Peripherie desselben auftreten und dann langsam durch die Zelle hindurch in die Rohrlichtung wandern, ohne Zweifel geschoben durch Protoplasmaabewegungen. — Bei diesen chemisch-thätigen Drüsen finden nun weitere Arbeitstheilungen statt in Bezug auf die spezifische Natur der Sekrete, die sie liefern.

### § 401.

2) Eine zweite Art aktiver Drüsen sind die, bei welchen die Thätigkeit der Drüsenzellen eine morphologische ist, indem sie sich auf dem Wege der Theilung unter steter Abstossung der reifen Zellen vermehren. Hierbei tritt wieder eine Differenzirung ein, je nach dem Schicksal der produzierten Zellen. Wenn diese zerschmelzen, so haben wir Secretion (oder Exkretion) durch Zelltod (Talldrüsen der Haut, Milchdrüsen der Säugethiere), oder die Zellen verkleben zu einem festen Gebilde, das auf längere Zeit in dem Drüsen Schlauch stecken bleibt und oft weit über die Oberfläche des Körpers hervorragt (retrograde Organe; siehe Band I, § 163). Derlei Gebilde sind z. B. die Haare der Säugethiere und Federn der Vögel; das Drüsenrohr wird in diesem Falle Haar-

balg, Federbalg genannt. Dass auf diese Weise noch weit complicirtere Bildungen entstehen, ist schon im morphologischen Theile besprochen worden. Insofern als diese morphologischen Gebilde entweder zum Ausfallen bestimmt sind (Mauserung, Härung), oder der oberflächlichen Abnutzung mit Neuanlagerung an der Haftfläche ausgesetzt sind, liegt hier ebenfalls eine Stoffabsonderung vor, allein ausserdem treten sie durch ihre physikalischen Eigenschaften in den Dienst des Kraftwechsels.

Ob eine solche morphologisch thätige Drüse ein Sekret aus zerstörten Zellen oder ein bleibendes retrogrades Organ bildet, hängt von ihrem Verhältniss zum Blutgefässsystem ab: Bildet dieses nur ein die Drüse umspinnendes Capillarnetz, so tritt Sekretion durch Zelltod ein, stülpt sich aber in dem Drüsengrund eine Papille, d. h. ein zapfenartiger mit einem reichen Blutgefässnetz durchzogener Fortsatz der cirkulatorischen Bindschicht ein, so findet reichhaltiger Nahrungszufluss und eine gewisse Ernährung der abgesonderten Zellen statt, die sie vor der Einschmelzung bewahrt. Hierin liegt eine ähnliche Beziehung der Drüse zum Blutgefässsystem, wie wir sie unter den passiven Drüsen bei der Niere in der Einstülpung des Malpighischen Gefässknäuel kennen lernten. Der Effekt ist aber unter anderen deshalb verschieden: Die Gefässe der Haar- und Federpapillen sind wahre Kapillaren, die der Malpighischen Knäuel nicht.

#### § 402.

Eine Funktion, bei welcher die Organbildung in hervorragender Weise sich betheiliget, ist die Fortpflanzung.

Bei den Coelenteraten entwickeln sich die Keimzellen in der Dicke der Leibeswand und schieben sich bei der Entwicklung entweder nach der äusseren Oberfläche vor, vorübergehende prominierende Organe bildend (Hydroiden), oder nach der innern Oberfläche (Anthozoen), so dass sie bei der Loslösung in die Nahrungshöhle fallen, wo sie die Entwicklung bis zur Gastrula durchmachen um dann zur Mundöffnung nach aussen zu gelangen.

Bei den Enteraten bilden sich die Keimorgane stets im Perigastrium als der beschütztesten Oertlichkeit des Körpers. Ueber die Art, wie das geschieht, ist noch nicht überall Aufklärung geschaffen, doch sprechen die meisten Beobachtungen dafür, dass es nicht auf dem Wege der concentrischen Differenzirung, sondern auf dem der Organbildung d. h. durch Einstülpung geschieht, und zwar sollen die weiblichen Keimorgane vom Entoderm, die männlichen vom Exoderm geliefert werden.

Wenn das richtig ist, dann gehören die Keimorgane unter die frühesten Organe, die bei der Entwicklung des Individuums auftreten und zu derjenigen Art von Knospungs- und Einfaltungsorganen, die sich von ihrem Mutterboden loslösen, denn man trifft sie später im Perigastrium, zunächst ausser allem Verband mit den Grenzschichten; erst weiter aufwärts, bei höher organisirten Thieren, treten sie nachträglich wieder in Verband mit denselben.

Der Erfolg der Versenkung in die Tiefe ist, dass die Keimorgane dort in die denkbar beschützte Lage kommen, wo die Keimbildungszellen ihren embryonalen Charakter bewahren und den im ersten Abschnitt beschriebenen Reifungsprozess ungestört durchmachen können.

#### § 403.

Das Fortpflanzungsgeschäft verlangt, dass die Keime den elterlichen Organismus verlassen. Dies erreicht die Natur auf mehrfachen Wege.

Der gewalthätigste ist der bei einer Gattung von Insekten beobachtete, dass die Keime, nachdem sie eine gewisse Entwicklungshöhe erlangt haben, sich durch den Leib der Mutter durchbohren, dieselbe hierbei tödtend.

Bei vielen Thieren (Fischen, vielen Echinodermen, Bryozoen) ist den Geschlechtsprodukten im Porus excretorius ein bequemer Weg zum Austritt eröffnet.

Der dritte Modus ist das Hinzutreten sekundärer Leitröhren (Samenleiter, Eileiter), die entweder ausschliesslich diese sociologische Funktion erfüllen oder, wie dies § 354 bei den Amphibien beschrieben wurde, nebenbei noch als Wassergefässsystem funktionieren. Die Leitröhren sind entweder sehr einfache Gebilde, häufig genug aber differenziren sie sich, treiben sekundäre Organe oder verbinden sich mit andern Organen, wodurch ein komplizirter Organapparat entsteht, der folgende Funktionen übernimmt, wobei wir die weiblichen und männlichen Keimdrüsen gesondert zu betrachten haben.

#### § 404.

Das in den weiblichen Keimorganen produzierte Ei ist bei manchen Thieren noch nicht so ausgerüstet, dass es den mütterlichen Organismus verlassen kann, es muss noch Umhüllungen erhalten. Diese werden in bestimmten Abschnitten des Eileiters

entweder von dessen Wänden direkt bereitet oder es befinden sich an ihm sekundäre kleine Drüsen (Eileiterdrüsen) welche den Stoff zu diesen Umhüllungen liefern. Häufig handelt es sich nur um eine Hülle, z. B. bei den Amphibien um eine gelatinöse Hülle, bei den Reptilien kommt zu einer gelatinösen Eiweissshülle noch eine feste ledrige Umhüllungshaut und bei den Vögeln sogar noch eine dritte, die Kalkschale.

Wo es sich um mehrere verschiedenartige Hüllen handelt, differenzirt sich der Eileiter mehr oder minder deutlich in mehrere nach einander folgende Abschnitte.

Eine andere Funktion, die der Eileiter bei manchen Thieren (Säugethieren, manchen Reptilien, und Insekten etc.) übernimmt, ist die, als Fruchtbehälter zu dienen, in welchem sich die Eier bis zur völligen Reife des Embryo aufhalten. Wo die Entwicklung keinen Materialnachschub verlangt, wie z. B. bei den lebendig gebärenden Schlangen und Eidechsen, ist die Funktion einfach zu erfüllen, auch in dem Fall des Alpensalamanders, bei dem nur das unterste Ei sich entwickelt und die Larve sich von den unbefruchtet gebliebenen Eiern nährt. Wo aber Nahrungszufuhr erforderlich ist, sehen wir wieder die Bildung sekundärer Organe in die Lücke treten und zwar seitens der Eileiter die Uterindrüsen, seitens des Embryo Organe der Eihüllen etc.

Bei den Insekten finden wir vielfach mit den Eileitern sogenannte Kittdrüsen in Verbindung, die einen klebrigen Saft zur Befestigung der Eier an ihrer Unterlage liefern.

Ein weiterer Bestandtheil des weiblichen Geschlechtsapparats sind die Samenbehälter, die man bei Insekten und Mollusken trifft. Sie haben die Aufgabe, bei der Begattung den männlichen Samen aufzunehmen und aufzubewahren und dann successive die Eier in der Reihenfolge ihrer Ablage zu befruchten, ein Vorgang, über dessen Mechanismus noch kein genügender Aufschluss erlangt ist.

Zu diesem innerlichen Organapparat treten bei vielen Thieren, namentlich zahlreichen Insekten, noch die Ovipositoren, centrifugale, vom Perisom gelieferte bewegliche Organe, mit denen die Eier in fremde Objekte eingeschoben oder eingestochen werden, die aber bei andern Insekten (z. B. Stechimmen) diese Funktion aufgeben und zum Wehrstachel werden, indem sie sich mit einer Giftdrüse combiniren.

Bei manchen Thieren wird die Körperoberfläche noch weiter in den Dienst der Geschlechtsfunktion einbezogen; bei vielen Krebsen werden die Eier an centrifugale Organe der Haut geklebt, wo sie bis zum Ausschlüpfen hängen bleiben, bei andern, z. B.

Pipa, Beutelfrosch, manchen Fischen, Beutelthieren etc. bilden sich Theile des Perisoms durch Einstülpung oder Umwallung zu Bruttaschen, in denen die Eier ihre Entwicklung durchmachen, wobei häufig nicht das Weibchen, sondern das Männchen die mit der Eierbergung betraute Eehälfte ist.

### § 405.

Bei den männlichen Geschlechtswerkzeugen liegen die Verhältnisse einfacher. Das häufigste, was hier zu dem Hoden und dem Samenleiter hinzu tritt, sind die Begattungsorgane: centrifugale Werkzeuge, welche die Aufgabe haben, die Uebertragung des Samens in den weiblichen Geschlechtsapparat zu besorgen und zu sichern. Sie dringen zu diesem Behuf in den Wurzeltheil des weiblichen Sexualorgans, die Scheide, ein (Copulationsakt) und sind entweder von Haus aus steife Gebilde oder sogenannte Schwellkörper, die durch die Einstauung der Ernährungsflüssigkeit gesteift und so vergrößert werden, dass sie die Scheide vollkommen abschliessen und durch mannigfache, durch die Schwellung oder durch Muskeln bewegte Mechanismen sich in der Scheide oft so fest verankern, dass nur eine gewaltsame Trennung möglich ist. Im Dienste der Begattungsmechanik stehen dann gewöhnlich noch die Gliedmassen, die Beisswerkzeuge und bei manchen Thieren eigene Klammerorgane, welche die Haut producirt.

Eine weitere Complication der männlichen Geschlechtsorgane sind Samenblasen zur Aufbewahrung des reifen Samens und mitunter auch Drüsen, welche Säfte zur Verdünnung des Samens liefern.

In entfernterer Weise betheiligen sich noch andere Organe der Körperoberfläche des Männchens an der Geschlechtsfunktion.

1) Parfümdrüsen, die entweder nur beim männlichen Geschlechte (Moschusthier, Schmetterlinge) oder bei beiden Geschlechtern (Biber) mit der Sexualfunction in Verbindung stehen und die Witterung der Thiere zur Brunstzeit bedeutend verstärken, was das Zusammenfinden der Geschlechter erleichtert. Wahrscheinlich kommt diesem Geruche auch eine aphrodisische Wirkung zu.

2) Eifersuchts-Waffen, wie Hörner, Geweihe, Sporen etc., mit welchen die Männchen zur Brunstzeit sich bekämpfen.

3) Verführungsorgane, welche das Gefallen der Weibchen auf sich lenken und dasselbe geschlechtlich erregen. Zu diesem Behuf nehmen manche, andern Zwecken dienende Organe, wie Federn oder die allgemeine Hautdecke, brillante Färbungen an oder es entwickeln sich eigene Schmuckorgane, die durch Grösse und schöne

Farbe wirken und häufig beweglich sind, um den Weibchen die geschlechtliche Erregung des Männchens zu signalisiren (geschlechtliche Geberdensprache). Es sind das entweder Schwellkörper in Form von Klunkern oder Rosen oder Federfächer, die entfaltet werden, oder Zitterfedern (Paradiesvogel), oder Wimpel, die im Flug sich flatternd bewegen. Endlich gehören hierher auch die Stimmwerkzeuge, deren Funktion in engster Beziehung zur Fortpflanzung steht, indem sie dem Zusammenfinden der Geschlechter dienen und geschlechtliche Sympathie erregen (Gesang ist geschlechtliche Lautsprache).

#### § 406.

Beim Kraftwechsel soll zuerst der Einfluss der Organbildung auf die Wärmeökonomie besprochen werden. Für diese kommen natürlich nur die Hautorgane und die Athmungsorgane wesentlich in Betracht und zwar zunächst in passiver Weise.

Dass mit der Bildung prominirender centrifugaler Organe auf dem Körper die Wärme abgebende Oberfläche sich vergrössert, die Wärmeverluste also zunehmen, ist einleuchtend, allein es trifft doch nur unter bestimmten Verhältnissen zu, nämlich dann, wenn in diesen Hervorragungen eine rege Blutcirculation stattfindet: das Blut holt hierbei fortwährend die Wärme aus der Tiefe des Körpers und gibt sie nach aussen mit Hilfe der Oberflächenvergrösserung leicht ab. Dazu kommt bei den in der Luft lebenden Thieren, dass auf der Körperoberfläche auch meist eine mehr oder minder starke Wasserverdunstung, also Wärmebindung stattfindet, was mit der Vergrösserung der Oberfläche gleichfalls sich verstärken muss.

Anders aber gestaltet sich die Sache durch die im § 401 geschilderten retrograden Organe, wie Haare, Federn etc.; dadurch dass sie blutleer sind, fällt das Hauptmotiv der Wärmeabgabe fort und die Sache schlägt in das Gegentheil dadurch um, dass sie — wie alle organische Substanz — sehr schlechte Wärmeleiter sind und überdies zwischen sich eine vergleichsweise ruhige Schicht der bekanntlich die Wärme sehr schlecht leitenden Luft festhalten. Sie bilden also zusammen ein warm haltendes Kleid um den Körper und tragen dazu bei, dass diese Kleiderthiere (Vögel und Säugethiere) eine höhere Temperatur behaupten können.

#### § 407.

Auch nach der aktiven Seite hin beeinflusst die Organbildung die Wärmeverhältnisse ganz entschieden. Mit der durch sie be-

werkstelligten Vergrößerung der resorbirenden Darmfläche und der Konstruktion besonderer resorbirender Organe (Darmzotten) steigt die Intensität der Zufuhr von Heizmaterial und mit der Entwicklung eigener Athmungsorgane auch die Zufuhr des zur Verbrennung nöthigen Sauerstoffs und damit ist eine Steigerung der Wärmebildung gegeben. Dies ist ein anderer Grund für die constant höheren Körperwärme, welche wir bei den vorhin genannten Kleiderthieren finden. Denn bei ihnen sehen wir die Athmungsorgane und die Darmzotten auf der höchsten Stufe der Entwicklung, während die andern Wirbelthierklassen, die wir Kaltblüter nennen, kümmerlichere Athmungswerkzeuge und nur selten Darmzotten haben. Letztere haben zwar auch bei den Vögeln lange nicht die Massenhaftigkeit wie bei den Säugethieren, dafür ist aber das wärmende Kleid der Vögel dicker, als das der Säugethiere.

Eine dritte Rolle, welche bezüglich der Wärmeökonomie von Organen übernommen werden kann, ist die regulatorische Thätigkeit. Hier sei zweierlei angegeben.

Einmal gibt es wärme-regulirende Drüsen z. B. die Schweißdrüsen, die bei vielen Säugethieren vorkommen: so wie die innere Wärme steigt, steigt auch der Blutdruck in den Gefäßen dieser Filtrirdrüsen, und die Verdunstung der aus ihnen auf die Körperoberfläche tretenden Flüssigkeit entzieht dem Körper bedeutende Wärmemengen.

Für's zweite sind die Haare und Federn dem Körper so eingepflanzt, dass durch Veränderung des Winkels, den sie mit der Oberfläche bilden, die Dicke der warmhaltenden Schicht vermehrt oder vermindert werden kann und zwar theils willkürlich, theils durch Reflex auf kontraktile Theile der Haut.

Bezüglich einer Arbeitstheilung auf dem Gebiet der Wärmeökonomie bietet die Organentwicklung ebenfalls die Gelegenheit, z. B. bei den Kleiderthieren sind gewöhnlich gewisse Hautflächen nackt oder spärlich bekleidet, andere überhaupt oder stärker bedeckt und damit ist eine räumliche Differenzirung der Wärmeabgabe geschaffen.

#### § 408.

Im übrigen Bereich des Kraftwechsels handelt es sich um drei Funktionen: zwei aktive — Empfindung und Bewegung — und eine passive — die Beschützung. Da wir jede dieser Funktionen gesondert zu besprechen haben, so soll als Einleitung etwas über die räumliche Differenzirung derselben gesagt werden, die bei höherer Organisation eben eintreten muss, weil zwischen



diesen drei Funktionen ein zwar keineswegs absolutes aber doch relatives Verhältniss der Ausschliessung besteht. Vergleichen wir zunächst Empfindung und Bewegung.

Diese sind zwar schon durch die concentrische Differenzirung räumlich getrennt, allein sobald die motorische Schicht nach aussen hin massebewegend auftreten will, so geräth die sie bedeckende sensitive Haut an der betreffenden Stelle in den Zustand der Pressung, Reibung und sonstigen mechanischen Insultirung, was sich nicht mit jeder sensitiven Thätigkeit verträgt, namentlich nicht bei grossen Thieren und bei Thieren, die in der Luft leben, also ihr eigenes Körpergewicht tragen müssen.

Diesem Uebelstand wird nun dadurch abgeholfen, dass eigene motorische Organe auftreten, welche das Geschäft der Massebewältigung und Lasttragung allein auf sich nehmen und so die übrige Körperoberfläche dieser Aufgabe entheben.

Ein ähnlicher Conflict besteht bezüglich der sensitiven und tektorischen Verrichtung. Der Schutz, dessen die Körperoberfläche gegen mechanische Insulten bedarf, verlangt Unempfindlichkeit, Widerstandsfähigkeit und Unzugänglichkeit; das verträgt sich schlecht mit der sensitiven Funktion, welche Zugänglichkeit und Empfindlichkeit verlangt. Indem nun für die sensitive Funktion eigene Organe eintreten, kann die tektorische Funktion entweder von dem Rest der Hautfläche oder von eigenen tektorischen Organen übernommen werden.

#### § 409.

Dem passiven Schutz des Körpers kommt die Organbildung einmal in quantitativer Weise zu Hilfe. Wenn die Haut prominirende Organe (Haare, Federn) hervorwachsen lässt, so entsteht ein schützender Mantel, bei dem sich die Dicke deshalb bedeutend steigern lässt, weil er seiner lockeren Beschaffenheit wegen viel leichter ist als die kompakten Panzer, in welchen sich die Weichthiere zu hüllen genöthigt sind.

Auch bei dem chemischen Schutz ermöglichen sie eine quantitative Steigerung, ein Thier, das blos auf der freien Körperoberfläche Schleim absondert, kann von diesem glättenden, die Reibung mindernden und das Ergreifen erschwerenden Stoff lange nicht so viel erzeugen, als wenn es zahlreiche Schleimdrüsen besitzt. Dasselbe gilt von den Giften und Ekelstoffen, bei denen durch Drüsenbildung ebenfalls Massenproduktion ermöglicht wird.

In qualitativer Weise ist die Organbildung durch die Differenzirung und dadurch mögliche Cumulation von Schutzmitteln

von grossem Vortheil, sowie auch dadurch, dass ein solches Organ, da es keine Nebenfunktion hat, sich völlig seiner Aufgabe anpassen kann. Es seien hier einige Beispiele angeführt.

Bei den prominenten Organen haben wir eine Differenzirung in passive Schutzmittel, die, wie Haare und Federn, durch ihre Elastizität den Stoss mildern, durch ihre Länge das spezifische Gewicht des Körpers vermindern, was für Flug und Fall günstig ist und auch gegen das Ergriffenwerden sichert, wenn sie dem Körper so lose eingefügt sind, dass man das Thier an ihnen nicht festhalten kann. Durch Steife und Spitzigkeit können sich solche Organe zur Bedeutung von Trutzwaffen erheben, mit denen der Gegner verwundet werden kann, namentlich dann, wenn sie durch Zuhilfenahme von Muskelthätigkeit bewegt werden können (Wehrstacheln) oder wenn sie wie die Hörner dem Körper so eingefügt sind, dass er als Ganzes mit demselben Sturm zu laufen vermag.

Auf dem Wege der Einstülpung sehen wir Schutzdrüsen entstehen. Die, welche entweder giftige Stoffe (Giftdrüsen) oder nur ekelhaft riechende Stoffe (Stinkdrüsen) absondern, können wir als chemisch beschützende bezeichnen. Hierzu kommen mechanisch beschützende Drüsen: Schleimdrüsen, die den Körper durch Glättung beschützen, Fett- und Oeldrüsen, die ihn durch Einfettung gegen Feuchtigkeit schützen, Wachsdrüsen, welche auf dem Körper eine verbergend schützende Wachswolle erzeugen, Spinnndrüsen, mit denen das Thier schützende Hüllen spinnt, sich anseilt, um sich gegen das Fallen zu schützen (Sicherheitsfäden der Raupen und Spinnen) und die es auch zu Trutz und zum Fangen der Beute benutzen kann (Spinnen).

Einzellige Schutzorgane sind die Gifthaare der Raupen, die Nesselzellen der Cölenteraten.

### § 410.

Bei den Bewegungswerkzeugen liegt der quantitative Vortheil der Organbildung einmal in der Vergrösserung der Angriffsfläche: das Thier gewinnt lange Ruder, lange Flügel, mit denen es einen festeren Halt in der Luft oder dem Wasser hat. Mit der Länge seiner Fangarme oder sonstigen Greifwerkzeuge vergrössert sich der Bezirk, in dem es fassend und lastbewegend wirken kann. Ein weiterer Vortheil der Organbildung ist, dass durch Steifung die Bewegungsorgane sich in Hebel von beliebiger Länge verwandeln, wobei es nur auf den Ansatzpunkt der Kraft und das Verhältniss der beiden Hebelarme ankommt, ob sie mehr

die Bedeutung von Krafthebeln oder die von Geschwindigkeitshebeln haben. Im allgemeinen überwiegen die Geschwindigkeitshebel, namentlich sind die Ortsbewegungswerkzeuge fast immer Geschwindigkeitshebel.

Der qualitative Vortheil besteht in der Differenzirung und dadurch möglichen Cumulation verschiedenartiger d. h. verschiedenen mechanischen Leistungen streng angepasster Werkzeuge. Zunächst ist mit der Bildung eines prominirenden Bewegungsorgans eine Differenzirung in Stützpunkt, Last und Kraft gegeben; entweder ist der Körper die zu bewegende Last, das Organ das Kraft erzeugende, der Stützpunkt ein Fremdkörper oder das Medium (Ortsbewegung), oder wie bei den Fangwerkzeugen ist der eigene Körper der Stützpunkt und ein fremder Gegenstand die zu bewegende Last.

Ihrer mechanischen Leistung nach unterscheiden wir folgende Arten von Bewegungswerkzeugen, die alle zugleich an einem Thierkörper vereinigt sein können.

1) Lokomotionsorgane, welche die Fortbewegung des Körpers im Raum besorgen und öfters ihn auch in der Ruhe tragen. Sie können sich wieder differenziren in unmittelbare Lokomotionsorgane und Hilfsorgane, welche nur die Balancirung oder Steuerung besorgen. Nach der Art der Ortsbewegung unterscheiden wir Geh-, Kletter-, Flug- und Schwimmwerkzeuge.

2) Beuteorgane, die sich wieder differenziren können in Fangwerkzeuge zu Ergreifung der Beute, Kau-, Fress- und Saugwerkzeuge zu der Ausnützung der Beute.

3) Copulationswerkzeuge, welche das Ergreifen und Festhalten des Partners bei der Begattung besorgen.

4) Stimmwerkzeuge, die entweder durch geeigetes Reiben fester elastischer Theile aneinander Töne hervorbringen oder mit der Athmung in Verbindung treten, wo sie in den Luftweg schwingungsfähige Theile (Stimmbänder) verschieben, die der dann eingengte Luftstrom in tönende Schwingung versetzt.

5) Treten die Bewegungsorgane noch in den Dienst aller möglichen andern Funktionen, so die Kiemenfüsse der Krebse in den Dienst der Athmung, und sensitive Bewegungswerkzeuge endlich sind die Fühlhörner, Tastfäden, Augenstile, Hörrohre etc.

#### § 411.

Bei den sensitiven Organen haben wir die wichtigste Differenzirung des sensitiven Apparates in das sensitive Centralorgan und die peripherischen Endorgane der Schilderung vor-

anzustellen, denn diese Sonderung erfolgt auf dem Wege der Organbildung und nicht auf dem der concentrischen Schichtung; wenigstens ist bei den Wirbelthieren das Gehirn und Rückenmark ein Einfaltungsorgan des Exoderms in die Dicke der motorischen Schicht, das sich von seinem Mutterboden abschnürt. Ob diese Entstehung des Nervencentrums auch für die Wirbellosen gilt, darf als noch unentschieden angesehen werden.

Indem die Ganglienzellen des sensitiven Centralorgans Fäden aus sich hervorwachsen lassen, von denen ein Theil sich mit einem Theil der extern gebliebenen Exodermzellen, ein anderer Theil mit den Zellen der motorischen Schichten, ein dritter mit sekretorischen Organen in Verbindung setzt, wird das genannte Exodermorgan zum Kraftwechselcentrum d. h. zum Centrum des Nervensystems. Da dessen Leistung, so weit wir uns hier darauf einlassen können, schon in dem von den Systemen handelnden Abschnitt besprochen worden ist, so bleibt für unsere jetzige Betrachtung nur die Schilderung der Lokalisation und Differenzirung im Bereich der peripherischen Funktionen übrig.

#### § 412.

Eine Lokalisierung und Differenzirung im Bereich der sensitiven Wahrnehmung ergibt sich schon daraus, dass nicht alle sensitiven Nerven bis zum Exoderm vordringen, sondern ein Theil auch in den übrigen innern Schichten endigt, worüber allerdings noch viele Aufschlüsse mangeln. Thatsache ist, dass ein sehr feines Muskelgefühl besteht, welches das Thier genau von dem Spannungszustand und dem Zustand der Erregbarkeit des Muskels unterrichtet (Spannungsgefühl, Ermüdungsgefühl, Kraftgefühl, Muskelschmerzgefühl).

Eine weitere Thatsache ist, dass das Empfindungscentrum auch von den Zustandsveränderungen im Bereich des Darmkanals unterrichtet wird; daraus geht das Hungergefühl, Durstgefühl hervor und stärkere Reizungen dieser sensitiven Darmnerven verursachen Schmerzgefühle. Alle diese Gefühle sind sogenannte Gemeingefühle d. h. sie sind nicht mit Vorstellungen verbunden. Im Gegensatz hierzu vermitteln die Nerven, welche mit dem Exoderm in Verbindung stehen, die wahren d. h. mit Vorstellung verbundenen Empfindungen.

Die eben beschriebene Arbeittheilung ist also die Sonderung in das Gebiet der Empfindungserzeugung und das der Gemeingefühlserzeugung. Auf dem letzteren Gebiete spielt die Organbildung keine Rolle und es finden auch keine andern als die

aus der Natur der Endzellen sich ergebenden Differenzirungen in spezifische Sinnesleistungen statt. Um so mehr ist das bei den auf der Körperoberfläche liegenden Empfindungszellen der Fall.

### § 413.

Die Thatsache, dass nach allen Theilen des Exoderms sensitive Nerven hinziehen und dort mit sensitiven Endzellen sich verbinden, macht zunächst die ganze Hautoberfläche lokalisiert sensitiv, so dass die sensitive Funktion schon durch das Gesetz der isolirten Nervenleitung theoretisch in eben so viele peripherische Empfindungseinbruchstellen zerlegt ist, als es Nervenendigungen gibt. Das Bewusstsein erhält nicht bloß von jeder Reizung der Körperoberfläche Nachricht, sondern verlegt sich auch auf einen ganz bestimmten, mehr oder weniger eng begrenzten Punkt der Körperoberfläche.

Der Werth der Organbildung für die sensitive Funktion der Körperoberfläche ist nun theils ein quantitativer theils, ein qualitativer. Wir besprechen zuerst den quantitativen.

In dieser Beziehung wirkt allgemein die Oberflächevergrößerung nach dem Gesetz: Je größer die von einem Reiz getroffene Oberfläche ist, desto stärker wird er empfunden. Wenn wir z. B. in warmes Wasser von ganz gleicher Temperatur rechts die Hand, links den ganzen Vorderarm eintauchen, so scheint uns das den linken Arm umspülende Wasser wärmer zu sein als das, was die rechte Hand umgibt. Dies gilt nicht nur für den allgemeinen Tastsinn, sondern auch für die Spezialsinne, z. B. ganz auffällig und nachweisbar für den Geruchsinn, dessen Schärfe und Feinheit in genauem Verhältniss zu der räumlichen Ausdehnung der Riechhaut steht. Das die Schärfe des Gehörsinns mit der Vergrößerung der Schall auffangenden Oberfläche in geradem Verhältniss steht, sehen wir daran, dass Thiere mit größerer Ohrmuschel besser hören als solche mit kleiner. Ich erinnere ferner daran, dass nach § 380 mit der Oberflächenentwicklung auch die Leistungsfähigkeit der Seelenorgane zunimmt.

Bei der weiteren Besprechung der quantitativen Vortheile müssen wir die prominirenden und eingestülpten Organe gesondert behandeln.

### § 414.

Bei den prominirenden Organen kommen folgende spezielle Vortheile in Betracht.

- 1) Indem der Sitz der sensitiven Zellen auf die Spitze eines

prominirenden Organs verlegt wird, ist gleichsam ein Vorposten ausgestellt, der dem Thier die Anwesenheit von Fremdkörpern etc. verräth, ehe dieselben mit dem Gesamtkörper in Berührung kommen. Da das eine der elementarsten strategischen Massregeln ist, so haben die so entstehenden sensitiven Organe (Fühlhörner, Fühler, Fühlfäden) ein sehr allgemeines Vorkommen in allen Thierabtheilungen. Nicht selten (Landschnecken, vielaugige Krebse) sehen wir auch die Augen auf die Spitze von prominirenden Organen verlegt, was den Vortheil hat, dass sich ihr Horizont bedeutend vergrössert.

2) Ein weiterer Vortheil der prominirenden Organe für die Empfindungsvermittlung ist die, dass dadurch die Wahrnehmung der Richtung, aus welcher die Reize kommen, ermöglicht wird. Sitzt die sensitive Zelle platt in der Körperoberfläche, so wird ein schief auftreffender Reiz nur schwächer wirken als ein senkrecht treffender und eine Unterscheidung der verschiedenen Seiten ist bei ersterem nicht möglich. Das ändert sich sofort, wenn viele sensitiven Zellen auf der Oberfläche eines prominirenden Organs liegen, weil hier die der Reizquelle zugewendeten sensitiven Zellen stärker oder allein getroffen werden, z. B. wir prüfen mit dem erhobenen benetzten Finger die Richtung, aus welcher der Wind weht und bei der Ohrmuschel lässt sich experimentell bestätigen, dass von ihr die Unterscheidung abhängt, ob ein Ton von vorn oder von hinten kommt.

3) Ist es von Vortheil, dass sensitive Apparate, die auf der Spitze prominirender Organe liegen, mobil gemacht werden können; solche mobile Organe im Dienst der sensitiven Funktion sind die beweglichen Fühlfäden und Fühlhörner und die beweglichen Augenstiele.

4) Können centrifugale Organe die Rolle eines passiven Erregungsleiters für sensitive Zellen übernehmen, die in der Tiefe des Körpers liegen. Das beste Beispiel hierfür sind die Tasthaare und Hörhaare. Diese sind selbst nicht erregbar, aber durch ihre Steifigkeit sind sie sehr geeignet, mechanische Bewegungen, und zwar nicht bloß grob mechanische, sondern, wenn sie daneben elastisch und schwingungsfähig sind, auch Schallwellen nach ihrem Wurzeltheil zu übertragen und dadurch die an denselben anliegenden sensitiven Zellen zu erregen. Die letzteren geniessen dabei den Vortheil, sich in absolut geschützter Lage zu befinden. Bei den Vögeln und Säugethieren werden auf diese Weise die retrograden, schon § 401 beschriebenen Organe (Haare und Federn) zu sensitiven Hilfsorganen, bei den Gliedertieren kommt diese Rolle den Chitinhaaren zu.

## § 415.

Aus der mit der Einstülpung gegebenen Organbildung zieht die sensitive Funktion gleichfalls erhebliche quantitative Vortheile.

1) Da die im vorigen Paragraphen erwähnten retrograden Organe das Produkt von eingestülpten Organen sind, so ist damit schon Ein Vortheil der Einstülpung gegeben.

2) Ein weiterer Vortheil ist der, dass durch Verlegung der sensitiven Zellen an den Hintergrund von Einstülpungen dieselbe in eine sehr beschützte Lage gelangen. Damit wird einmal erreicht, dass da, wo die Reize, welche die Oberfläche treffen, in der Regel zu heftig sind, deren Wirkung auf das richtige Mass herabgemindert wird. An den Fusssohlen eines Thieres z. B. sind die mechanischen Insulte viel zu gross, als dass sich dort ein Sinneswerkzeug an der Oberfläche erhalten könnte. Dann ist bei den Luftthieren die von der Vertrocknung ausgehende Gefahr für die sensitiven Zellen der äussern Haut viel zu stark, als dass sie in der exponirten Stellung verharren könnten; sie werden deshalb in die Tiefe versenkt. Während z. B. bei den im Wasser lebenden Fischen die Riechhautoberfläche auf der Stirn liegt und nur so weit versenkt ist, dass sie vor grob mechanischen Insulten geschützt ist, wird sie bei den Luft athmenden Wirbelthieren tief in die Nasengänge versteckt, wo durch den Zufluss der Thränenflüssigkeit die Luft stets mit Feuchtigkeit gesättigt bleibt, also Vertrocknung unter normalen Verhältnissen unmöglich ist.

## § 416.

In qualitativer Beziehung kommt die Organbildung der Sondierung in verschiedene Spezialsinne zu Gute. Dieselbe ist zwar nicht unbedingt abhängig von ihr, sondern vollzieht sich bis zu einem gewissen Grade einfach durch Differenzirung der Oberfläche-Beschaffenheit des Körpers; allein sie wird nicht nur eine schärfere, sondern die Organbildung trägt zur Spezialisirung und Vervollkommnung der Leistungsfähigkeit des einzelnen Sinnes ganz bedeutend bei. Hierbei muss aber eine allgemeine Bemerkung über die auch ohne Organbildung sich vollziehende Arbeitstheilung in Bezug auf die Empfindungsfunktionen gemacht werden.

Die allgemeine Körperoberfläche ist stets der Sitz einer allgemeinen Empfindlichkeit gegen alle — chemische und mechanische — Reizarten (allgemeiner Hautsinn). Eine Lokalisirung

in Bezug auf letzteren besteht nur darin, dass die Feinheit desselben nicht an allen Punkten der Körperoberfläche gleich stark ist und hierfür gilt das Gesetz: sie ist da am stärksten, wo am häufigsten Reizung stattfindet.

Diesem allgemeinen Hautsinn stehen nun die spezialisirten und auf ganz bestimmte Körperstellen beschränkten Spezialsinnesorgane gegenüber, welche mit Ausschluss aller andern nur einem spezifischen Reize zugänglich sind und diesen vorzugsweise zur Empfindung bringen. Dabei ist es aber ähnlich wie bei der Lokalisierung der Athmung: Auch wenn gesonderte Athmungsorgane vorhanden sind, besteht noch allgemeine Hautathmung fort. Gerade so bleibt auch nach Auftreten eines lichtempfindenden Sehorgans noch eine allgemeine Lichtempfindlichkeit der Haut, nach Auftreten eines schallempfindlichen Gehörorgans noch allgemeine Schallempfindlichkeit der Haut, nach Auftreten gesonderter chemischer Sinnesorgane noch eine allgemeine chemische Empfindlichkeit der Haut. Der Unterschied zwischen der Empfindung einer Reizform durch den Spezialsinn und der Empfindung derselben durch den allgemeinen Tastsinn ist der, dass die erstere qualitativ und quantitativ weit schärfer ist und zwar unter anderem auch deshalb, weil das Spezialorgan durch die Uebung seine Befähigung steigert, die Haut durch Nichtgebrauch herabmindert.

#### § 417.

Bei der im vorigen Paragraphen genannten Absonderung der Spezialsinne von dem allgemeinen Hautsinn influenzirt nun die Organentwicklung vor allem in passiver Weise (über die aktive Betheiligung wollen wir bei den einzelnen Sinnen sprechen).

Die Entwicklung der centrifugalen Organe schafft einen Gegensatz zwischen exponirten und beschützten Körperstellen. Während die Exponirten allen Reizen in hohem Grade zugänglich sind, befinden sich die beschützten in der Regel in einer Lage, in welcher die Beschützung nicht gleichmässig für alle Reize gilt, sondern nur für gewisse Reize Schwerzugänglichkeit entsteht. So wirken z. B. solche Organe beschattend, Licht abhaltend oder bloß mechanisch beschützend. Endlich können sie aber die Zugänglichkeit für gewisse Reize ganz aufheben; das Haar- und Federkleid z. B. macht den grössten Theil des Körpers dem Lichte ganz unzugänglich, chemische Reize sind ebenfalls fast ganz ausgeschlossen, es können zur Haut nur taktile Reize gelangen, welche die Haare und Federn zu leiten im Stande sind. Deshalb sehen wir bei Säugethieren und Vögeln nichts von der bei Fischen, Am-



phibien und Reptilien so weit verbreiteten Lichtempfindlichkeit der Haut, die sich im Farbwechsel derselben äussert.

In der gleichen Weise passiv wirken auch die Einstülpungsorgane. Wenn die sensitive Fläche versenkt wird, so ist in der Regel nur für eine gewisse Gruppe von Reizen die Zugänglichkeit aufgehoben, während es jetzt nur von der Beschaffenheit der dazwischen liegenden Körperschichten abhängt, ob dieser oder jener Reizart der Zutritt offen bleibt. Wird z. B. eine sensitive Zellgruppe der Haut einfach in die Tiefe versenkt, so ist sie für chemische Reize in hohem Grade unzugänglich, Schallwellen erreichen sie nur, wenn die darüberliegenden Theile schwingungsfähig sind, das Licht als solches nur, wenn sie durchsichtig sind, Druckschwankungen werden sich leichter auf dieselben fortpflanzen, wenn die dazwischen liegenden Theile nicht zu weich sind. Versenkung in tiefe Höhlen schliesst z. B. das Licht aus, unter Umständen auch mechanische Reizung, während Schallwellen Zutritt haben und auch chemische Beeinflussung möglich ist, wenn die Aufenthaltsmedien durchzirkuliren können. Schliessen sich solche Höhlen durch schwingungsfähige Membranen ab, wie das beim Ohr der Fall ist, so kann kein anderer Reiz die sensitiven Zellen mehr treffen als Schallwellen.

#### § 418.

Ueber den Modus der Differenzirung der Sinne ist Folgendes vorauszusenden:

Einmal handelt es sich um die Sonderung der chemischen Empfindung von der mechanischen, es bilden sich chemische und mechanische Sinneswerkzeuge aus.

Eine weitere Sonderung bezw. Vervollkommnung ist innerhalb der einzelnen Reizart die Differenzirung in einen Nahesinn, der nur bei der Berührung eines fremden Gegenstandes zur Thätigkeit kommt, und in einen Fernsinn.

Auf dem Gebiet der chemischen Empfindung können wir den Geschmacksinn, der nur fixe Stoffe wahrnimmt, als Nahesinn, den Geruchsinne, der durch flüchtige, von fernen Körpern ausgehende Stoffe erregt wird, als Fernsinn bezeichnen.

Auf dem Gebiet der mechanischen Sinne entspricht fürs erste dem nur bei Berührung wirksamen Drucksinn, der also ein Nahesinn ist, der Gehörsinn als Fernsinn, indem er die durch Bewegungen entfernter Objekte veranlassten Schallwellen wahrnimmt.

Fürs zweite können wir dem Wärmesinn als Nahesinn den

Gesichtssinn als Fernsinn gegenüber stellen, obwohl hier die Scheidung nicht so scharf ist, denn der Wärmesinn der Haut ist nicht bloß Nahesinn d. h. empfindet nicht bloß die durch unmittelbare Berührung zugeleitete Wärme, sondern auch die aus Distanz kommende strahlende Wärme. Dagegen ist der Gesichtssinn ein echter Fernsinn, aber mit der Einschränkung, dass er nur einen Theil der von entfernten Körpern ausgehenden Strahlen, nämlich die von hoher Schwingungszahl wahrnimmt, diejenigen niederer Schwingungszahl d. h. also eben die dunkeln Wärmestrahlen dem Wärmesinn überlässt.

### § 419.

Zum Detail übergehend beginnen wir mit dem sogenannten Tastsinn. Mit diesem Wort bezeichnen wir die sensitive Leistung, deren die indifferent gebliebene Haut nach Abspaltung der Spezialsinne bei den höher organisirten Thieren noch fähig ist; derselbe ist aber ein sehr gemischter Sinn. In ihm steckt einmal das, was ich § 416 den allgemeinen Hautsinn nannte. Die Haut besitzt chemische Empfindlichkeit, aber bei höheren Thieren nur abgeschwächt (über den Hautgeschmack der Fische siehe unten): auf mechanischem Gebiet leistet sie entschieden mehr, auch noch bei den höheren Thieren: neben ihrer speziellen Thätigkeit als Organ des Drucksinns und Wärmesinns besitzt sie nämlich noch eine gewisse Empfindlichkeit für Schallwellen (Hautgehör) und für Lichtstrahlen (Hautgesicht, z. B. kann bei dem durchaus augenlosen Regenwurm die nachweisbare grosse Empfindlichkeit für Licht nur als Hautgesicht gedeutet werden). Die nicht adäquaten Reize (Schallwellen chemische, elektrische Reizung) werden übrigens nicht von taktilen Reizen rascher Stossfolge und nicht von einander unterschieden werden sondern rufen alle zusammen die Empfindung des Kitzels hervor.

Wenn nun bei den höher organisirten Thieren die Haut neben dieser allgemeinen sensitiven Leistung eine besondere Befähigung als Drucksinnesorgan und Wärmesinnesorgan erhält, so kommt dies wohl auf Rechnung besonderer Organe:

Die nicht mit besondern Endorganen verknüpften zahlreichen Nervenendigungen in der Haut sind wohl die Träger des allgemeinen Hautsinns, während die spezifischen Nervenendigungen Träger der zwei besondern Hautsinne sind. Ueber die Bedeutung der Tastaare als Organ des Drucksinns ist wohl kein Zweifel gestattet, auch die Tastkörperchen dürfen als solche angesehen werden. Als spezifische Organe des Wärmesinns möchte ich jedenfalls die von Leydig entdeckten knopfartigen Nervenendorgane in den Lippen des medizinischen Blutegels betrachten,

während man über die Organe des Wärmesinns in der Haut der höheren Thiere nicht unterrichtet ist. Dass die knospenförmigen Nervenendorgane auf der Haut der Fische und Amphibienlarven Hautgeschmacksorgane sind, ist höchst wahrscheinlich.

### § 420.

Bei dem chemischen Sinne beginnt die Abhebung vom allgemeinen Hautsinn offenbar erst bei ziemlich vorgeschrittener Organisation. Bei den Cölenteraten ist noch keine Spur davon und nicht minder fehlt bei den Mollusken jede Andeutung einer Lokalisation. Bei den Würmern will man gewisse, auf der Körperfläche angebrachte, stark innervirte Wimperpolster für chemische Sinnesorgane erklären. Bei den Gliederthieren sind wir ebenfalls noch fast ganz unaufgeklärt. Dass hier die ganze Körperoberfläche chemisch empfindlich wäre, wie bei Cölenteraten und Mollusken, ist a priori nicht anzunehmen. Ausserdem wird hier die Frage noch complizirter: Bei allen in der Luft lebenden Thieren muss eine ähnliche Spaltung des chemischen Sinnes in zweierlei chemische Sinne, den Geschmack- und Geruchsinn, stattfinden, wie das für die Luftwirbelthiere physiologisch und anatomisch feststeht, während wir bei den Wasserthieren uns eine derartige Spaltung weniger denken können, jedenfalls sind beim Wasserthier die physikalischen Bedingungen für Schmecken und Riechen nicht erheblich verschieden. Bei den Bienen hat man neuerdings an der Mundöffnung im sogenannten Gaumensegel spezifische Nervenendigungen gefunden, die höchst wahrscheinlich chemische Empfindungen vermitteln, allein gewiss mehr Geschmack- als Geruchsorgane sind, wofür schon die Lage spricht. Wenn die Luftgliederthiere gesonderte Geruchswerkzeuge besitzen, so müssen sie entweder auf der äusseren Körperoberfläche sitzen oder wenn sie innerlich liegen: so können sie nur mit dem Tracheensystem in Verbindung stehen, da zum Riechen ein Vorbeistreichen des Riechstofftragenden Mediums an der Riechfläche nöthig ist.

Mir scheint die Sache so zu liegen, dass die Differenzirung des Geruchs sinns vom allgemeinen Tastsinn zuerst die Zuhilfenahme solcher besonderen Einrichtungen erfordert, wie sie die Organbildung darbietet, weil diese Funktion eine difficiilere ist und ihre Ausübung eine gewisse Exposition oder Zutritt des Riechstofftragenden Mediums verlangt. Beim Geschmackssinn liegt die Sache einfacher. Hier kann sich die allgemeine chemische Empfindlichkeit des innervirten Exoderms schon einfach durch die Verlegung in die beschützte, feuchtbleibende Mundhöhle erhalten und

ich stehe nicht an, bei vielen niederen Thieren nicht das Geschmacksorgan in der Mundhöhle zu suchen, sondern dieselbe im Ganzen als Geschmacksorgan zu betrachten d. h. alle Nervenendigungen, die sich dort finden, für chemisch empfindlich zu erklären. Erst auf höherer Stufe kommt es auch in der Mundhöhle mit Hilfe der Organbildung, in spezie der Papillenbildung (Geschmackspapillen), zu einer Abspaltung des Geschmacksinns vom allgemeinen Hautsinn der Mundhöhle. Allein wie wir bei uns selbst beobachten können, ist das, was wir „schmecken“ nennen, ein solches Gemisch von mechanischen und chemischen Empfindungen, dass wir deutlich sehen, die Sonderung sei selbst auf dieser höchsten Stufe noch keine sehr scharfe.

Bei den Wirbelthieren bestehen über die Lokalisation des Geruchsinn keine Zweifel. Das Geruchsorgan ist bei den Fischen ein äusserlich liegendes Einfaltungsorgan. Bei den Luftwirbelthieren fungirt der obere Theil der Nasengänge als Rienschleimhaut.

#### § 421.

Auf dem Gebiet der physikalischen Sinneswahrnehmung handelt es sich um die Abhebung zweier physikalischer Distanzsinne von den physikalischen Nahesinnen der Haut und zwar so: Von dem Nahedrucksinne der allgemeinen Hautoberfläche hebt sich als Distanzdrucksinn der Gehörsinn ab, von dem Nahewärmesinn gewissermassen als Distanzwärmesinn der Gesichtsinne ab.

Dabei gilt aber vergleichend folgendes. Bei der Gehörsinnwahrnehmung und der Wahrnehmung taktile Reize sind die physikalischen Bedingungen sehr wenig verschieden; es handelt sich in beiden Fällen um Druckschwankungen. Dagegen besteht zwischen Wärmewahrnehmung und Lichtwahrnehmung eine viel erheblichere Differenz, die ich so ausdrücken möchte: Die Wärme wird unmittelbar wahrgenommen, das Licht muss erst in Wärme oder chemische Bewegung umgesetzt werden.

Dieser Unterschied zeigt sich nun auch in der organologischen Differenzirung: die Sonderung des Gesichtsinns von allgemeinen Hautsinn tritt viel früher auf, ist viel schärfer und verbreiteter im Thierreich, als die des Gehörsinns, welcher selbst noch bei den Gliederthieren so innig mit dem Tastsinn verknüpft ist, dass bei den meisten das Suchen nach gesonderten Organen resultatlos blieb.

Für die späte Sonderung des Gehörorgans ist übrigens auch die Thatsache anzuführen, dass die Ausbildung des Gehörorgans in nachweisbarer Beziehung zum Auftreten und der Ausbildung



der Stimmwerkzeuge steht, denn die Unterscheidung besonderer Töne gewinnt erst dann einen höheren Werth, wenn es sich um das Erkennen der Stimme der Artgenossen, speziell des geschlechtlichen Partners handelt. Endlich kommt auch das Medium in Betracht: In dem Wasser, das die Schallwellen so vorzüglich leitet, kann der allgemeine Hautsinn leichter die Schallwahrnehmung vermitteln, während es in der schlecht leitenden Luft hierzu mehr besonderer Einrichtungen bedarf.

### § 422.

Schon im vorigen Paragraphen wurde die späte Sonderung der Gehörschwärnehmung von der allgemeinen Hautempfindlichkeit betont. Wir müssen bei sehr vielen Thieren von einem allgemeinen Hautgehör sprechen, denn bei den meisten Cölenteraten, den Stachelhäutern, den Molluscoiden, vielen Würmern und Gliederthieren ist nicht eine Spur von Gehörorganen, auch nicht einmal eine sonstige Lokalisierung dieses Sinnes gefunden worden.

Die Bildung gesonderter Gehörorgane nimmt drei verschiedene Ausgangspunkte.

1) Der eine sind die sogenannten Gehörblasen mit ihren Gehörsteinen, siehe Bd. I. § 208. Hier sind die Nervenendigungen dadurch, dass diese Gehörblasen ins Innere des Körpers verlegt sind, für alle andre Reizarten als Schallwellen unzugänglich, und diese werden, indem sie sich in Schwingungen der Blasenmembran und Wasserwellen des Blaseninhalts und Bewegungen der Gehörsteine umsetzen, die Hörhaare rhythmischen Stößen oder Druckschwankungen aussetzen.

2) Der andere Weg knüpft direkt an die Tastorgane der Haut an. Die steifen Tasthaare der Gliederthiere sind als elastische schwingungsfähige Stäbe sicher ohne jede weitere Veranstaltung schallempfindlich und zwar empfindlich für bestimmte, ihrer Länge und Steifigkeit entsprechende Töne. Um ein Gehörorgan zu schaffen, bedurfte es blos einer Versenkung derselben in Hauttaschen, um taktile Reize von ihnen fern zu halten (Krebse). Ebenso entsteht auch das primäre Ohr der Wirbelthiere: Es wird durch Versenkung eine Hauttasche gebildet, auf deren Grund eine Gruppe in Hörhaare auslaufender Nervenendzellen stehen. Diese steifen Hörhaare der Wirbelthiere müssen wir wohl als modifizierte Flimmerhaare ansehen.

3) Der dritte Weg knüpft daran an, dass die Haut die allgemeine Schallauffangende Fläche ist und es nur einer Modifikation derselben bedarf, um sie in ein schwingungsfähiges Trommelfell

zu verwandeln. Dies geschieht dadurch, dass sich eine ringförmige Stelle zu einem steifen Rahmen verdickt, von welchem der centrale Theil mässig gespannt erhalten wird. Befindet sich hinter ihr elastische Luft, die vollends noch durch Kommunikation mit der Oberfläche entweichen kann, so ist die Membran zur Ausführung von Transversalschwingungen befähigt. Legen sich an diese rückwärts Nervenzellen an, so werden diese bei Schwingungen der Membran, die durch Schallwellen hervorgerufen werden, Erschütterungen erleiden. Solche primäre Trommelfelle zeigen manche Insekten, wie Grillen und Heuschrecken.

Die Vervollkommnung der primären Ohren erfolgt dadurch, dass sich eine Claviatur aus schwingungsfähigen Theilen entwickelt, die auf verschiedene Tonhöhen gestimmt sind und deren jeder mit gesonderten Nervenzellen in Verbindung ist; so liegen z. B. die Hörzellen der höheren Wirbelthiere in dem Schneckenheil des Labyrinths auf einer breit beginnenden und spitz auslaufenden gespannten Membran, welche der Quere nach in lauter einzelne, gespannten Seiten vergleichbare Fasern von skalaartig abnehmender Länge differenzirt ist.

### § 423.

Bei sämmtlichen wirbellosen Thieren hat es beim primären Ohr sein Bewenden, erst bei den Wirbelthieren wurden auf dem Weg der Organbildung neue Complicationen geschaffen und zwar handelt es sich hierbei theils um Differenzirung des primären Ohrs in Labyrinthsäckchen, Bogengänge und Schnecke, theils um das Hinzutreten neuer Organe.

Ueber die Bedeutung der Differenzirung des primären Ohrs sind wir noch sehr unvollständig aufgeklärt, wir wissen nur, dass die Bd. I § 208 geschilderte Differenzirung des Schneckenrohrs in eine obere und untere Schnecken-*treppe* und die Anwesenheit von zwei elastisch verschlossenen Oeffnungen in der knöchernen Umhüllung des Labyrinths (des durch den Steigbügel verschlossenen eiförmigen Fensters und des membranös verschlossenen runden Fensters) es ermöglicht, dass die durch die Schallwelle erzeugte Bewegung der Gehörknöchelchen sich in eine über die Claviatur hinstreichende Beugungswelle des Labyrinthwassers umsetzt, die durch den obern Treppengang bis zum blinden Ende des Schneckenrohrs und durch den untern Gang wieder zurückläuft. Fehlte das eirunde Fenster und wäre somit der genannte Weg ein starrer, blind geschlossener Kanal, so könnte keine solche Beugungswelle

entstehen; dies ist erst dadurch möglich, dass die elastische Membran des eirunden Fensters nachgiebig ist.

Ueber die Funktion der Bogengänge weiss man, dass sie nur Hilfsorgane sind, die vielleicht zur Dämpfung des Schalls dienen, und dann, dass nach Durchschneidung derselben, die bei Vögeln leicht ohne sonstige Gefährdung auszuführen ist, Störungen des Gleichgewichts des Körpers eintreten.

### § 424.

Sekundäre Hilfswerkzeuge sehen wir am Gehörorgan erst bei den Luftwirbelthieren auftreten und zwar haben sie in erster Linie die Aufgabe der Schalleitung. Warum den Fischen schalleitende Hilfsorgane fehlen, erklärt sich wohl daraus, dass das Wasser ein weit besserer Schalleiter ist als die Luft und Schallwellen aus dem Wasser viel leichter in den Thierkörper übergeleitet werden als aus der Luft. Uebrigens wird von einigen Forschern behauptet, dass die Schwimmblase und eine Kette von Knöchelchen, die von ihr zum Labyrinth zieht, Hilfsorgane des Ohrs seien.

Dem angedeuteten Zweck entspricht bei den Luftwirbelthieren die Bildung des Bd. I § 208 geschilderten mittleren Ohrs, eines taschenartigen Organs der Rachenschleimhaut, das sich zwischen das in die Tiefe des Kopfes versenkte primäre innere Ohr (das Labyrinth) und die Körperdecke einschiebt. Der mit der letzteren verbundene äussere Theil der Wand dieses Organs, dessen Höhlung die Trommelhöhle heisst, besitzt, auch ohne dass er in ein eigentliches Trommelfell umgewandelt ist (viele Reptilien), die Fähigkeit, Transversalschwingungen auszuführen, weil hinter ihm Luft ist, die schon durch ihre Zusammendrückbarkeit solche Bewegungen gestattet, dann aber noch besonders dadurch, dass sie durch die nach aussen offene Ohrtrumpete mit der Aussenwelt frei kommunizieren kann. Die Wichtigkeit dieser Kommunikation der Trommelhöhlenluft mit der Nasenluft zeigt sich namentlich deutlich darin, dass Verschluss der Ohrtrumpete durch Schwellung sofort die Gehörswahrnehmung beeinträchtigt. Vervollkommenet wird der Hilfsapparat bedeutend, sobald die äussere Wand der Trommelhöhle in ein dünnes elastisches Häutchen, also in ein wahres Trommelfell verwandelt wird, wie das bei allen Vögeln und Säugern, vielen Reptilien und Amphibien der Fall ist. Das Trommelfell beantwortet jede wie immer geartete auftreffende Luftschallwelle mit einer ihr ganz gleichartigen Transversalschwingung, bei der es sich jetzt nur darum handelt, dass sie auf

das innere Ohr, beziehungsweise das Labyrinthwasser, übertragen wird.

Letzteres ist die Aufgabe der Gehörknöchelchen. Bei Vögeln und Reptilien ist nur ein einziger Knochenstab vorhanden, der mit dem einen Ende in die Mitte des Trommelfells, mit dem andern in die elastische Membran des eiförmigen Fensters vom Labyrinth eingewachsen ist. Dieser Stab macht alle Bewegungen des Trommelfells mit und übersetzt sie in Beugungswellen des Labyrinthwassers.

Die Differenzirung des Trommelfellknochens in die Gehörknöchelchen, die durch Muskeln bewegt werden können (Säugethiere), ermöglicht eine Nüancirung der Spannung des Trommelfells. Stärkere Spannung wirkt, indem sie die Beweglichkeit des Trommelfells beeinträchtigt, schalldämpfend, während Abspannung die Beweglichkeit, also auch die Empfindlichkeit erhöht.

Eine weitere Funktion des Trommelfells ist die Unterscheidung, ob ein Ton von rechts oder links kommt, indem die ungleiche Stärke der Erschütterung von den Tastnerven des Trommelfells wahrgenommen wird, was experimentell bestätigt werden kann. Ferner vermittelt das Trommelfell die Unterscheidung innerlicher Geräusche von solchen, die von auswärts kommen, da nur die letztern das Trommelfell in Schwingung versetzen.

Eine weitere Vervollkommnung erfährt der Gehörapparat bei den Säugethieren durch die Versenkung des Trommelfells in die Tiefe des äussern Gehörgangs. Es wird dadurch vor Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes bewahrt, was im Sinne gleichmässiger Spannung günstig ist (bei den Vögeln besorgen dasselbe die Federn) und ausserdem wird es taktilen Reizungen entzogen. Die Ohrschmalzdrüsen schützen den äussern Gehörgang gegen das Eindringen anderer Thiere und denselben Dienst leisten Haare, die in die Lichtung vorstehen.

Das äussere Ohr endlich hat die Funktion eines schallauf-fangenden Hörrohrs und kann durch Muskelbewegung in der Richtung der Schallwelle gestellt werden. Dass es die Unterscheidung der Schallrichtung vermittelt, wurde schon § 414 gesagt.

#### § 425.

Nach dem wir im § 27 gesagten kann ein Körper für eine Bewegung nur dann empfindlich sein, wenn er sie nicht (oder wenigstens schlecht) leitet und reflektirt. Damit ist gesagt dass Lichtempfindlichkeit nur für undurchsichtige Körper besteht.



Demgemäss ist der Beginn des Sehorgans ein umschriebener durch Pigment undurchsichtig gemachter Fleck der Körperoberfläche, der sich bei Thieren mit einem Nervensystem entweder direkt dem Kopfganglion auflagert oder einem eigenen Nervenende.

Die Wirkung des Pigmentes ist übrigens nach den neuesten Entdeckungen von Boll und Kühne keine so einfache. Dasselbe absorbiert nicht blos das Licht und verwandelt es in Wärme, sondern produziert einen eigenthümlichen rothen Farbstoff „Sehroth“, welcher die Endstücke der Sehnervenstäbe imprägnirt, ihre Durchgängigkeit für Licht beeinträchtigt und so ihre Empfindlichkeit für Licht erhöht. Dadurch ist der Sehstab „sensitiv“ gemacht wie die sensitive Platte des Photographen. Bei dem Sehakt wird nämlich dieser Farbstoff durch das Licht alterirt und zwar von den verschiedenen Farben in verschiedener Weise, worauf die Unterscheidung der Farben beruht: rothes Licht lässt das Sehroth dunkler werden und in rothbraun übergehen, gelbes Licht macht es ein wenig heller, in grünem Licht wird es zuerst purpurroth später trüb violett, blaues und violett Licht verwandeln es zuerst in schmutziges Violett und verwischen es bei längerer Einwirkung ganz; Weisses also gemischtes Licht zerstört das Sehroth am raschesten und vollständigsten. Da die Zerstörung eine Beeinträchtigung der Empfindlichkeit ist, so ist sie die Ursache der Blendung und es wird so erklärlich, warum das weisse Licht am schnellsten blendet und blau viel stärker blendet als grün und gelb. In der Dunkelheit wird das Sehroth wider hergestellt, deshalb heben Dunkelheitspausen, wie sie die Nacht und der Lidschlag herbeiführen, die Blendung auf und stellen die Sensitivität des Sehstabes wider her.

In zweiter Instanz gesellen sich zu Pigment und Nervenende (durch Umwandlung von Exodermzellen) dioptrische Theile nach dem Prinzip der Sammellinsen gebaut, die die Lichtstrahlen in einem Brennpunkt sammeln, wodurch eine intensivere Wirkung auf das Pigment und damit auf das Nervenende erzielt wird.

Indem eine im Pigment versenkte Sammellinse mit einer Nervenendzelle in Verbindung tritt, entsteht ein Einzelnauge. Mit einem solchen elementaren Auge ist nur eine quantitative Unterscheidung von Hell und Dunkel möglich. Der Fortschritt, der darin besteht, dass ein räumliches Sehen zu Stande kommt, wird dadurch erreicht, dass eine Vielzahl solcher Elementaraugen zu einer musivischen Sehhaut so zusammentreten, dass jedes nur von dem ihm gerade gegenüberliegenden Abschnitt des Horizonts die Lichtstrahlen in einem Brennpunkt sammelt. Sofern nun die

verschiedenen so gebildeten Parzellen des Horizonts ein verschiedenes Quantum und Quale von Lichtstrahlen aussenden, entsteht eine Vielzahl von Einzelneindrücken verschiedener Intensität, gleichsam ein in verschiedene Lichtintensitätspunkte umgewandeltes musivisches Bild der Aussenwelt, das in den einzelnen Sehnerven in ein Bild von eben so vielen im Rhythmus verschiedenen Nervenenerregungen eingesetzt wird. (Raumaugen oder Sehfeldaugen).

### § 426.

Bei den zusammengesetzten eine Vielheit von Einzelneindrücken zum musivischen Bild vereinigenden Augen haben wir zwei Formen: das *convexe* Auge der Gliederthiere und das *concave* der Wirbelthiere und Cephalopoden zu unterscheiden, von denen das erstere das unvollkommenere ist. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden ist folgender.

Beim *convexen* Auge werden in jedem einzelnen Auge die von den gegenüberliegenden Horizontabschnitten ausgehenden Lichtstrahlen direkt gesammelt und in eine Einzelnempfindung verwandelt. (Direktes Raumauge).

Beim *concaven* Auge stülpt sich ein Hautorgan, das zu Linse und Glaskörper sich differenzirt, in die Augblase, eine Camera obscura aus ihr bildend und fungirt dann als dioptrischer, ein umgekehrtes Bildchen der Aussenwelt auf die Sehhaut entwerfender Apparat. Erst dieses Bildchen ist es, dessen Lichtintensitäten in ein musivisches Nebeneinander von Einzelnempfindungen aufgelöst werden und zwar dadurch, dass die Sehhaut eine dichte Mosaik von einzelnen Sehzellen ist, deren jede eine Einzelnempfindung ermöglicht. (Indirektes Raumaug).

Der Vortheil des *concaven* Auges erhellt aus folgendem.

Beim *convexen* Auge ist es nicht zu vermeiden, dass das Einzelnauge auch Lichtstrahlen aus dem Theil des Horizontes empfängt, welche das Gebiet der benachbarten Einzelnaugen bilden. Einen gewissen Schutz hiegegen gewähren allerdings mehrere Umstände: Einmal die *convexe* Anordnung, wodurch die Sehexen der Einzelnaugen divergiren. Dann schützt der Umstand gegen das Uebereinandergreifen, dass die geglättete Oberfläche der Einzelnaugen schief einfallende Strahlen reflektirt. Weiter wird dadurch geholfen, dass der dioptrische Sammelapparat zu einem langen Krystallstab wird, der in das Pigment eingesenkt ist, so dass nur die in der *Axe* des Stabes verlaufenden Strahlen bis zum empfin-

denden Theil vordringen können. Endlich wird bei manchen Insekten noch durch Besatz der Augfläche mit Haaren, die zwischen den Einzelnägen stehen, ein Schutz vor schief einfallenden Strahlen gewährt. Allein trotzdem ist der Abschluss kein vollständiger und somit die musivische Zerfällung keine reinliche scharfe. Dieser Uebelstand wird natürlich um so misslicher, je entfernter ein zu betrachtender Gegenstand liegt, indem mit der Entfernung das Uebereinandergreifen der Horizonte der Einzelnägen wachsen muss. Aus diesem Grunde muss bei den Convexäugen das deutliche Sehens eines Gegenstandes mit seiner Entfernung rasch abnehmen und halte ich dieselben für schlecht geeignet in die Ferne zu sehen, dagegen haben sie einen entschiedenen Vortheil für nahe liegende Gegenstände vor dem Bildentwerfenden convexen Auge voraus, wovon nachher.

Dieser Uebelstand des Uebereinandergreifens der Einzelhorizonte fällt bei dem concaven Auge fort. Allerdings nimmt auch hier mit der Entfernung des Gegenstandes die Deutlichkeit des Sehens ab in dem Masse als sein Bild kleiner, also auch nur eine geringere Zahl von Einzeleindrücken hervorrufen wird, aber mag das Bild so klein sein, als es will, es wird mit dem der benachbarten Gegenstände nicht zusammenfließen, es wird stets scharf abgesondert bleiben, deshalb halte ich die concaven Augen auch für scharfsichtiger als die convexen.

### § 427.

Wenn übrigens das concave Auge im Fernsehen das convexe entschieden übertrifft, so leistet das letztere aus folgendem Grunde in der Nähe mehr.

Das umgekehrte Bild der Aussenwelt, das eine Sammellinse entwirft, liegt in einem ganz genauen von der Krümmung der Linse und der Entfernung des Gegenstandes von ihr abhängenden Abstand von der Hinterseite derselben. Deutliches Sehen findet nun nur statt, wenn das Bild ganz haarscharf auf die perzipirende Fläche geworfen wird. Entfernt sich ein Gegenstand von der Vorderfläche der Linse, so rückt sein Bild der Linse näher, nähert er sich, so entfernt sich das Bild. Dieser Gang der Lichtstrahlen macht für das concave bildsehende Auge die sogenannte Akkomodation unbedingt nöthig, wenn Gegenstände der verschiedenartigsten Entfernung vom Auge scharf gesehen werden sollen. Die Akkomodation kommt nun dadurch zu Stande:

Das concave Auge ist im normalen Ruhezustand so eingestellt,

dass parallele also aus unendlicher Entfernung kommende Strahlen ein Bild genau auf der perzipirenden Fläche entwerfen. Rückt nun ein Gegenstand in endliche Entfernung heran, so dass sein Bild hinter die perzipirende Fläche zu fallen droht, so wird durch die Zusammenziehung des Ciliarmuskels, der das Auge senkrecht auf seine Sehaxe zusammenschnürt, also den Tiefedurchmesser des Auges vergrössert, einmal der Abstand der perzipirenden Fläche von der Rückwand der Linse und Hornhaut vergrössert und dann durch vermehrte Wölbung dieser beiden Theile das Bild in einem geringeren Abstand von ihrer Hinterseite entworfen. Auf diese Weise gelingt es dem concaven Auge selbst noch von Gegenständen, die sehr nahe sind, scharfe Bilder zu sehen. Allein während für das normale Auge in die Ferne hin keine Grenze für das deutliche Sehen besteht, liegt eine solche nach innen hin in einem relativ grossen Abstand, z. B. beim Menschen ist die innere Gränze des deutlichen Sehens 20 Centimeter und rückt selbst bei den kurzsichtigsten Menschen nicht näher als etwa 10 Ctm. heran, ein Abstand innerhalb dessen für die meisten Insekten eigentlich erst die Welt anfängt.

Das ist beim convexen Auge nicht so: da es von den räumlichen Verhältnissen der Bildentwerfung unabhängig ist, so sieht es in jede Distanz aber um so schärfer und um so mehr ins Detail gehend, je näher der Gegenstand ist und hier ist kein Halt, bis das Auge auf den Gegenstand aufstösst. Nur so auch ist die Biologie des Gliederthieres zu verstehen, denn mit der die meisten Zoologen beherrschenden meiner Ansicht nach total falschen Vorstellung, das Sehen der Insekten sei wie beim concaven Auge von der Entwerfung eines umgekehrten Bildes der Aussenfläche auf die perzipirenden Nervenenden abhängig, ist die Thatsache dass das Insekt beim genauen Besehen das Auge dem Gegenstand so weit nähert, dass es beinahe darauf stösst, schlechterdings unvereinbar und Detailsichtigkeit in die Ferne hätte auch für das Insekt lediglich keinen Werth, sein Hauptdistanzsinn ist der Geruchsinn. Leydig will zwar Akkomodationsmuskeln, die strahlig zwischen den Einzelaugen verlaufen, gesehen haben, allein deren Wirkung kann keine Akkomodation im Sinne der Concavaugen sein d. h. im Dienste der Bildverrückung und im Dienste des Nahesehens stehen, sondern scheint mir im Dienste des Fernsehens zu sein und zwar so: wenn sich die Muskeln der Centralregion des Auges verkürzen, so wird das convexe Auge abgeflacht und die Divergenz der Sehaxen der Einzelaugen vermindert, was durch Verkleinerung der Einzelhorizonte und näheres Aneinanderdrücken derselben dem schärferen Sehen in die Ferne zugute kommen muss.

## § 428.

Ein weiterer Punkt für die vergleichende Würdigung der Gliederthier- und Wirbelthieraugen scheint mir auch die enge Verbindung zu sein, in welcher bei ersteren Augen und Fühlhörner stehen. Die ganze Lebensweise der Gliederthiere verlangt unbedingt eine hochgradige Kurzsichtigkeit: sie sind mit den Augen ihrem Objekt stets so nahe, dass eine geringe Bewegung zureicht, das Auge aufstossen zu lassen. Zudem geht ihnen die Möglichkeit des stereoskopischen Sehens d. h. die Möglichkeit durch das Auge allein den Abstand des Sehobjekts zu messen völlig ab und zwar aus folgenden Gründen.

Beim Menschen beruht die Distanzmessung durch den Gesichtssinn auf dem Zusammenarbeiten beider Augen (Convergenz ihrer Sehaxen auf dem Objekt) unter Mitwirkung des Muskelgefühls. Bei den Gliederthieren ist wegen der Stellung und der Unbeweglichkeit der beiden Augen eine Convergenz der Sehaxen beider Augen ganz unmöglich, abgesehen davon, dass das einzelne Auge gar keine gemeinschaftliche Sehaxe hat. Bei ihm ist also von stereoskopischem Sehen und Distanzmessung durch das Auge lediglich keine Rede. Diesem Uebelstand helfen die stets am Auge stehenden Fühlhörner ab, da sie soweit prominiren, dass das Auge nie an einen Gegenstand anstossen kann, ohne zuvor an die Fühler anzustossen. Das Insekt, dem die Distanzmessung durch das Auge fehlt, macht deshalb von seinen Fühlern denselben Gebrauch wie ein Blinder von seinen Händen: es streckt sie tastend vor, um nicht anzustossen. Die Fühler sind deshalb meiner Ansicht nach Hilfssehwerkzeuge.

Bei den zahlreichen Wirbelthieren, deren Augen so zu beiden Seiten des Kopfes stehen, dass eine Convergenz beider Augaxen unmöglich ist, scheint die Distanzmessung vom Akkomodationsgefühl auszugehen.

## § 429.

Zu dem convexen Auge der Gliederthiere treten ausser den im vorigen Paragraphen erwähnten Fühlern keine Hilfsorgane hinzu, von besondern Vorkommissen ist nur zu verzeichnen, dass öfters das Auge auf die Spitze eines beweglichen Organs, des Augenstiels, verlegt wird und dass es bei den Landmollusken willkürlich durch Einstülpung des Augenstiels in die Tiefe versenkt werden kann.

Bei den Wirbelthieren stossen wir dagegen auf Hilfsorgane,

welche das Sehorgan zur morphologischen Dignität eines Organapparats erheben. Vorauszuschicken ist, dass schon der Augapfel ein combinirtes Organ ist, indem er aus dem in sich eingestülpten primären Hirnorgan (der primären Augenblase) und dem in deren Höhlung eingestülpten aus Linse und Glaskörper bestehenden Hautorganen zusammengesetzt ist.

Die Hilfsorgane sind wesentlich Schutzorgane. Bei den Fischen fehlen sie meistens noch völlig oder es sind nur sehr unvollständige Augenlieder vorhanden. Diese gewinnen erst ihren Werth bei den Luftwirbelthieren, wo es sich um Schutz der freien Augapfelfläche vor Verdunstung und Auflagern von Fremdkörpern handelt. Die Feuchthaltung wird durch die Thränenflüssigkeit besorgt, die von eigens zu diesem Behuf entwickelten Drüsen abgesondert und auf die Augfläche ergossen wird, die Augenlieder sind Abwischapparate, die durch den Lidschlag die Hornhautfläche reinigen und mit Thränenflüssigkeit benetzen, und Verdunklungsapparate zur Beseitigung der Blendung siehe § 425. Indem sie sich noch mit Tasthaaren (Augenwimpern) bewachsen, werden sie auch zu Schutzorganen gegen taktile Reize. Die Ableitung der Thränenflüssigkeit durch die Thränenkanäle hat einmal den Vortheil, dass dieselbe sich nicht in einer die Lichtbrechung störenden Weise auf dem Augapfel ansammeln kann und dann leistet sie in der Nasenhöhle noch Dienste bei der Athmung, indem sie die Einathmungsluft mit Feuchtigkeit sättigt.









LANE MEDICAL LIBRARY

D747 Jaeger, G.  
J22 Lehrbuch der  
1871 Zoologie  
v.1

D747 Jaeger, G.  
J22 Lehrbuch der  
1871 allgemeinen Zoologie  
v.1

NAME

DATE DUE

10M-12-65-81831

12M-7-96-83570





LANE MEDICAL LIBRARY

D747 Jaeger, G.  
J22 Lehrbuch der  
1871 Zoologie  
v.1

D747 Jaeger, G.  
J22 Lehrbuch der  
1871 allgemeinen Zoologie  
v.1

NAME

DATE DUE

10M-12-85-81831

12M-7-56-83570

