

Ueber
Theilung und Knospung der Thiere.

Festrede
zur Jahresfeier der Kais. Universität Dorpat

gehalten am 12. Dezember 1887

von

Dr. **J. v. Kennel**,
ausserord. Professor der Zoologie.

HERAUSGEGEBEN VON DER KAISERLICHEN UNIVERSITÄT DORPAT.

DORPAT.
Schnakenburg's Buchdruckerei.
1888



Theilung und Knospung der Thiere

Festrede

Gedruckt auf Verfügung des Conseils der Kaiserlichen Universität Dorpat.

Dorpat, den 18. December 1887.

Nr. 808.

Rector: A. Schmidt.

Erhalten am 12. December 1887

Dr. J. v. Kennel

Lehrer der Zoologie

HERAUSGEGEBEN VON DER KAISERLICHEN UNIVERSITÄT DORPAT

DORPAT

Verlag des Universitäts-Buchhandlers

1887

Hochansehnliche Versammlung!
Werthe Collegen und Commilitonen!

Das Protoplasma und die aus protoplasmatischen Einheiten bestehenden oder zusammengesetzten Organismen haben ganz besondere Eigenschaften, in welchen das begründet ist, was wir „Leben“ nennen; dieses kann nur in der molecularen Structur des Protoplasmas zu suchen sein, — entweder in der Zusammensetzung der Molekel, oder in deren Aneinanderlagerung resp. gegenseitigen Bewegung. Sobald man das Protoplasma tödtet, ist man im Stande, es in seine einzelnen Componenten zu zerlegen, und soweit die Hilfsmittel ausreichen, anzugeben, aus welchen Substanzen es zusammengesetzt ist und in welchem Verhältniss dieselben vorhanden sind. Wir finden dann Eiweisssubstanzen mit Beimengungen mineralischer Bestandtheile, die, in richtigem Maasse zusammengemengt, eventuell auch wieder einen Stoff ergeben, wie der war, welchen man zerlegte. Aber es ist noch niemals gelungen, solche künstlich hergestellten Stoffe lebendig zu machen. Vielleicht gelingt es noch! Man hat wohl Eiweisskörper künstlich erzeugt, die vielleicht ähnliches chemisches Verhalten zeigten, wie Protoplasma, das auf chemischem Wege untersucht worden war, — aber diesem letzterem hatten eben auch alle Eigenschaften gefehlt, welche für das Wesen des Protoplasmas

characteristisch waren — es war kein Protoplasma mehr gewesen, die Structur war verändert, welche ihm die auszeichnenden Eigenschaften verliehen hatten. Daher sollte man eigentlich gar nicht mehr von todttem Protoplasma sprechen, weil das Leben eine nothwendige Bedingung für das Wesen des Protoplasmas ist.

Wir kennen das Protoplasma nur individualisirt, als Zelle, die entweder für sich allein existiren kann in den einzelligen Organismen, oder im Verein mit anderen die Körper der höheren Pflanzen und Thiere zusammensetzt. Obwohl im letzteren Falle einzelne Zellen einige ihrer Eigenschaften bis zu gewissem Grade zu verlieren, andere dieselben Eigenschaften in erhöhtem Maasse zu gewinnen vermögen, besitzen doch alle Organismen im allgemeinen sämtliche das Leben des Protoplasmas ausmachende Eigenschaften.

Zu diesen gehört in hervorragender Weise die Eigenschaft sich fortzupflanzen, d. h. ihre Art über die individuelle Existenz hinaus zu erhalten. Weil in der Regel ein Individuum während seiner Existenz mehrmals zur Fortpflanzung gelangt oder auch gleichzeitig mehreren neuen Organismen seiner Art den Ursprung gibt, so ist gewöhnlich mit der Fortpflanzung eine Vermehrung gegeben, und beide Begriffe werden deshalb oft genug als gleichbedeutende angewendet. Dass dies jedoch nicht richtig ist, geht aus der einfachen Ueberlegung hervor, dass recht wohl der Fall vorkommen kann, in welchem mit der einmaligen Production eines neuen Organismus die Lebensfähigkeit des früheren erschöpft ist; — der Organismus, Pflanze oder Thier, hat sich damit fortgepflanzt, seine Art weiterhin erhalten, aber eine Vermehrung ist nicht eingetreten. Wird dieses Verhalten Regel für irgend eine Art von Organismen, so ist dieselbe damit dem Untergange geweiht, da eine grosse Zahl ihrer Individuen schon aus äusseren widrigen Verhältnissen jenes Stadium

nicht einmal erreichen wird, und so die Neuproduction immer geringer werden muss.

Es kann auch nicht in allen Fällen für richtig angesehen werden, wenn man die Fortpflanzung oder auch die Vermehrung als ein „Wachsthum über das individuelle Maass hinaus“ bezeichnet; denn eine Zelle, die ihre definitive Grösse erreicht hat, vermag sich fortzupflanzen, selbst zu vermehren, ohne während dieses Vorganges Nahrung auf- oder an Masse zuzunehmen, wie bei der Vermehrung der Zellen in dem sich furchenden Ei, oder an eingekapselten Protozoen ersichtlich ist. Das spätere Wachsthum der hiebei neu entstandenen Individuen braucht ja durchaus nicht auf Rechnung des früheren einheitlichen zu kommen, sie sind Dinge für sich, die ihr eigenes Leben haben. Das zeigt sich noch viel deutlicher bei den Formen von Vermehrung, wie sie bei manchen höheren Thieren, etwa bei *Lumbriculus*, zweifellos constatirt sind, wo ein ausgewachsenes, oder auch ein noch nicht zu definitiver Grösse gediehenes Individuum einfach in zwei Theile zerbricht, die sich zu ganzen Organismen aus eigener Kraft und Lebensfähigkeit ergänzen: hier kann von einem Wachsthum über das individuelle Maass hinaus erst recht nicht die Rede sein.

Will man also eine allgemein gültige, auf alle Fälle passende Definition des Begriffes „Fortpflanzung“ geben, so bleibt kaum eine andere übrig, als die bereits erwähnte: „Fortpflanzung ist die Erhaltung der Art über die individuelle Existenz hinaus.“

Es wird hoffentlich Niemand den Einwand machen wollen, diese Definition sei zu allgemein, da nach ihr auch anorganischen Individuen, z. B. einem Krystall, eine Fortpflanzung zukomme, der aufgelöst seine Individualität verloren hat, aber aus der allmählich verdunstenden Flüssigkeit wieder in derselben Form anschießt, ja sich

sogar vermehren kann, indem anstatt seiner eine grössere Zahl kleiner Individuen gleicher Art auftritt. Der Umstand, dass „Fortpflanzung“ ein Begriff ist, der eine Lebensäusserung des Protoplasmas und der aus ihm bestehende Gebilde ausdrückt, macht diesen Einwurf hinfällig.

Es ist aber nothwendig, die Begriffe „Fortpflanzung“ und „Vermehrung“ auseinander zu halten, nicht nur, weil erstere die letztere durchaus nicht zu involviren braucht, sondern auch weil sich zeigen lässt, dass nicht jede Vermehrung auf einer Fortpflanzung zu beruhen braucht. Selbstverständlich muss man hier beide Wörter in rein wissenschaftlichem Sinne, als termini technici für Eigenschaften und Fähigkeiten der Organismen und nicht im geläufigen Sinne des Sprachgebrauchs auffassen.

Ist Fortpflanzung eine Eigenschaft oder auch nur eine Fähigkeit des Organismus, des Individuums, so wie die Ernährung, Ausscheidung, das Wachsthum, die Bewegung und Empfindung, so muss sie innerhalb des Individuums, in Folge vitaler Vorgänge und Umsetzungen eingeleitet und ausgeführt werden; sie wird natürlich, wie alle Lebensthätigkeiten der Organismen von äusseren Einwirkungen abhängen, durch sie beschleunigt, verzögert oder verhindert werden können, aber erst der ganze complicirte Organismus muss in allen seinen Eigenschaften so beeinflusst werden, dass er durch innere, sein Leben ausmachende Vorgänge jene Erscheinungen auslöst. Es wird daher jede Form von Organismen auch ihre ganz bestimmte, gesetzmässige Fortpflanzungsweise, oder deren mehrere haben.

Nun ist aber die Möglichkeit nicht nur vorhanden, sondern sie wird oft genug thatsächlich angewendet, Organismen in einer Weise zu vermehren, die nicht in der Natur des Gesamtorganismus begründet ist, sondern auf Eigenschaften und Fähigkeiten einzelner Theile desselben beruht. — Der Gärtner schneidet von vielen Pflanzen

Zweige, von anderen Blätter oder auch nur Blattstücke ab, pflanzt sie in die Erde, und sie treiben Wurzeln, Zweige und Blätter und werden zu jungen Pflanzen derselben Art, wie die waren, von denen jene Theile stammten: er hat die Gewächse vermehrt und im gewöhnlichen Sinne auch fortgepflanzt. Man kann auch einen Polypen, Hydra z. B., der Länge und Quere nach in mehrere Stücke zerschneiden, aus jedem wird ein ganzes Thier; man zerschneidet einen Regenwurm in zwei Stücke, — dem einen wächst ein neues Hinterende, dem andern ein neuer Kopf, — es sind aus einem zwei geworden! Thut so etwas nicht der Mensch, so geschieht es wohl von Seiten eines Thieres; eine Insectenlarve, ein Wasserkäfer zerbeißt einen Polypen, ein Maulwurf den Regenwurm — der Erfolg kann derselbe sein. Kein Zoologe aber behauptet, der Regenwurm pflanze sich durch Quertheilung fort. Wohl wird das mitunter von den Süßwasserpolyphen gesagt, aber vielleicht nur deshalb, weil hier die direct schädigenden Einflüsse sich viel leichter der Beobachtung entziehen.

Jeder Botaniker lehrt, und das mit Recht, dass manche Pflanzen, wie gewisse Lilien, sich durch Brut-Knospen fortpflanzen, die z. B. in den Blattachseln entstehen und sich ablösen, dann beim Liegen auf der Erde Wurzeln treiben und zu jungen Pflanzen auswachsen; er würde es aber mit Lächeln aufnehmen, und wiederum mit Recht, wenn Jemand behaupten wollte, es sei eine Fortpflanzungsform der Rose, wenn von heftigem Orkan Zweige abgebrochen und so in weiche Erde geschleudert werden, dass sie mit ihrer Abrissstelle in den Boden eindringen und sich bewurzeln. Seine Antwort muss und wird lauten: „Die Rose pflanzt sich fort durch Samen und Wurzeläusläufer, sie kann auch durch Stecklinge vermehrt werden.

Es sollte an diesen Beispielen nur gezeigt werden, dass die vorhin ausgesprochene Behauptung, Vermehrung beruhe nicht immer auf Fortpflanzung, oder wenn man lieber will, auf normaler Fortpflanzung, nicht des Grundes entbehrt, und dass die beiden Begriffe auseinander gehalten und auf wesentlich verschiedene Vorgänge angewendet werden müssten. Da wir uns aber in der eignen Sprache nicht völlig vom Sprachgebrauch frei machen können, dies aber recht leicht thun, wenn wir als *termini technici* Fremdwörter setzen, selbst wenn dieselben in ihrer Grundbedeutung ebensowenig oder noch weniger die Sache decken, so dürfte es nicht unangezeigt sein, das, was wir unter „Fortpflanzung“ zu verstehen haben, d. h. den im Wesen und in den Lebensvorgängen des Organismus begründeten und ausgelösten Fortpflanzungsvorgang, mit oder ohne Vermehrung, als „*Propagation*“, die durch äussere Eingriffe irgend welcher Art direct veranlasste Vermehrung, welche nur durch Lebensfähigkeit und Bildungsfähigkeit einzelner Theile durchgeführt wird, als „*Augmentation*“ zu bezeichnen.

Die sämtlichen Propagationsvorgänge im Thierreich können wir recht wohl unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen, insofern alle ohne Ausnahme sich auf eine spontane Ablösung einzelner Theile vom ursprünglichen Organismus zurückführen lassen, die sich dann durch eigne Lebensarbeit zu fertigen Individuen derselben Art heranbilden. Weil aber die Art der Ablösung, die gegenseitigen Verhältnisse des abgelösten und zurückbleibenden Theiles, ferner die vorbereitenden und begleitenden Umstände etc. eine grosse Mannigfaltigkeit zeigen, so hat man schon längst, als man anfang, diese Vorgänge genauer zu verstehen, die Nothwendigkeit empfunden, schon zum Zweck der Schilderung und besseren Verständigung, dieselben einzutheilen und in Gruppen zu classificiren. Man unterscheidet daher ein sexuelle und eine insexuelle

Fortpflanzung, welche letztere uns in Folgendem genauer beschäftigen soll.

Die insexuelle Propagation ist im Thierreich besonders unter den Protozoën verbreitet, kommt jedoch auch bei höheren Thieren in mannigfachen Formen vor; hier jedoch ist sie häufig mit allerlei Complicationen verbunden, so dass es nicht immer leicht ist, die Formel zu finden, unter welcher man die einzelnen Vorkommnisse verzeichnen soll. Das hängt nun allerdings zumeist damit zusammen, dass man bisher die Begriffsbestimmungen, die dabei in Anwendung gebracht werden sollen, fast einzig und allein aus den bei den niedersten Thieren beobachteten Thatsachen, und hier sogar nicht einmal aus allen gebotenen Fällen abgeleitet hat, die bei ähnlichen Processen an höheren Thieren durchaus nicht mit solcher Reinheit verlaufen.

Als Fortpflanzungsweisen der einzelligen Thiere, die auch für Metazoën in Betracht kommen, sind bisher die „Theilung“ und die „Knospung“ oder „Sprossung“ allgemein bezeichnet worden. Sucht man aber nach den Definitionen dieser Begriffe, so macht man bald die Bemerkung, dass dieselben in manchen Punkten weit differiren und schwanken, je nachdem der eine Autor mehr verschiedene Vorgänge berücksichtigte, oder auf einzelne Erscheinungen grösseres Gewicht legte, als der andere; und versucht man erst, sie auf alle einschlägigen Vorgänge in der gesamten Thierreihe anzuwenden, so findet man bald, dass sie hie und da im Stich lassen, also durchaus nicht allgemein gültig sind. Mit solchen Begriffen aber lässt sich nicht arbeiten; sie müssen entweder in Folge neu erkannter Thatsachen verbessert oder erweitert werden, oder aber man muss für das, was man bei ihnen nicht unterbringen kann, neue Formeln aufstellen. —

Reinigt man die vorhandenen Definitionen von all dem, was ihnen aus ihrer Herleitung von den einzelligen Thieren anhängt,

so wird als Theilung aufgefasst, wenn sich der Körper eines Individuums oder eines Bion nach Erlangung einer gewissen Grösse, die seine Wachsthumsgrenze bezeichnet, in zwei gleiche, oder nahezu gleiche Theile sondert; trennen sich die Theile gänzlich von einander und beginnt jedes für sich allein eine neue Lebensthätigkeit, so wird die Theilung eine vollkommene; bleiben sie aber an einer Körperstelle mit einander in organischer Verbindung, so entstehen auf diese Weise, und durch weitergehende gleiche Theilungen Thierstöcke. Dagegen wird der Propagationsmodus eine Knospung sein, wenn aus dem zu definitiver Grösse gelangten Körper eines Individuums kleinere Theile allmählich herauswachsen, die von jenem ernährt grösser werden, ohne integrirende Bestandtheile des ursprünglichen Organismus zu alteriren oder denselben in seiner Individualität zu schmälern. Lösen sich solche Knospen ab, so werden sie zu neuen, jungen Individuen, das alte Individuum aber bleibt als solches erhalten und man kann nun thatsächlich einen Unterschied zwischen dem alten und jungen Thier constatiren, was bei der Theilung natürlich nicht der Fall ist. Auch hier brauchen sich indess die Sprösslinge nicht abzulösen, so dass auf diesem Wege gleichfalls Thierstöcke zur Ausbildung kommen.

Da vorhin über Unzulänglichkeit und Fehler dieser Definitionen geklagt wurde, so muss es nun erste Aufgabe des Folgenden sein, dieselben nachzuweisen, und es soll der Anfang gemacht werden gerade mit den einzelligen Organismen, auf welche jene Begriffsbestimmungen doch am ersten passen müssten. — Zunächst darf durchaus nicht unbeachtet bleiben, dass bei der Theilung der Protozoën die beiden gleichgestalteten Hälften nicht einfach auseinanderreissen und eine Wundstelle schaffen, die erst vernarben müsste, sondern dass ein stetiger Wachsthumsvorgang mit tiefgreifenden inneren Umänderungen oder wenigstens Verlagerungen der Einzel-

theile, zur ganz allmählichen Einschnürung und endlichen völligen Ablösung führt, ohne auch im Moment der Trennung nur die geringste Wunde zurückzulassen. Diese inneren Lebensprocesse sind geradezu dieselben, welche sich auch bei der Knospung der Protozoën abspielen, und als einziger Unterschied bleibt uns dann nur der, dass im einen Falle die Theile gleich, im andern ungleich sind, und dass hier die kleineren von Anfang an über die Oberfläche des grösseren vorragen und noch im Zusammenhang mit ihm nach und nach an Umfang zunehmen. Dass aber auch die gleiche Grösse der Theilstücke nicht als durchgreifendes Characteristicum für den Vorgang der Theilung angesehen wird, lehrt uns die „Furchung“ der Eier, die allgemein und widerspruchslos als Theilung einer Zelle, also eines einheitlichen Organismus aufgefasst wird. Hier ist die inaequale Furchung wohl so häufig wie die aequale, und jene könnte nur als Knospung angesprochen werden, wenn die Gleichheit der Theilproducte von besonderer, wesentlicher Bedeutung wäre. Denkt man gar an die Furchung der Eier mancher Ctenophoren und Mollusken, wo von einigen grossen Zellen in der That kleine Portionen herauswachsen, die sich allmählich abschnüren, so liegt hier ein so typisches Bild der Knospung vor, wie es uns nur eine Acineta unter den Protozoën bieten kann, und dennoch spricht man hier allgemein von Theilung. — Fällt dieses Kriterium aber fort, so hindert uns nichts, auch die Theilung als Knospung aufzufassen, bei der die resultirenden Individuen gleich sind, (oder auch umgekehrt). Wir sind auch nur dann in der Lage die Knospe für etwas jüngerer zu erklären, wenn sie anfangs klein, an beschränkter Stelle, aber deutlich erkennbar vortritt; nehmen wir jedoch an, dass eine Knospenanlage von grösserem Umfang, etwa an der halben Peripherie eines Protozoons auftritt, die sich in Folge ihrer Ausdehnung

anfänglich nicht scharf absetzt, so werden wir dieselbe, da sich die Grössenzunahme vielleicht constatiren lässt, solange für einfaches Wachsthum des Gesamt-Organismus erklären, bis sie beginnt, durch eine Furche sich abzuschnüren und zu grösserer Selbständigkeit zu gelangen. Hier liegen doch nur quantitative, nicht aber qualitative Unterschiede vor, und wir dürfen uns für wohl berechtigt halten, für die einzelligen Organismen Theilung und Knospung zu identificiren, und höchstens sprechen von einer Propagation durch Theilung oder Knospung mit Zerfall in gleiche oder ungleiche Theile.

Prüfen wir aber die aufgestellten Definitionen bezüglich ihrer Anwendbarkeit auf die betreffenden Propagationerscheinungen der höheren Thiere, so können wir sie hier erst recht nicht brauchen, was sich schon von vorn herein durch eine störende Unsicherheit der Zoologen kund gibt, die bald von Theilung reden, wo der andere Knospung sieht, und umgekehrt; wären die Begriffsbestimmungen für alle Fälle deckend, so könnte derartiges nicht vorkommen. Es gibt eine Anzahl von Anneliden, wie Lumbriculus, welche die Fähigkeit haben, in zwei und mehr Stücke zu zerbrechen; jeder Theil wächst zu einem ganzen Thier aus: der vorderste ergänzt sich mit einem neuen Hinterende, dem hintersten wächst ein neuer Kopf, dem mittleren beides. Diejenigen Zoologen, welche das für einen normalen Propagationsvorgang halten, bezeichnen es als Theilung und zwar mit vollem Recht, denn von einer Knospenbildung irgend welcher Art am ursprünglichen Thierkörper ist auch nicht eine Spur zu bemerken. Aber von der Theilung der einzelligen Organismen weicht dieser Vorgang doch weitaus ab: Erstlich ist hier keine Rede von einem die Theilung einleitenden Wachsthumprocess; das Thier zerbricht, wie wenn es mit dem Messer zerschnitten wäre, die Bruchstellen sind offene Wunden, die erst vernarben müssen, um dann die fehlen-

den Theile neu herauszubilden. Dann aber kann doch Niemand die Theilstücke auch nur für annähernd gleich erklären! Selbst wenn es nur zwei sind, die dazu gleiche Länge haben, so besitzt das vordere den ganzen Schlund, das Gehirn, eventuell auch noch die Anlage der Generationsorgane, — das hintere nichts von all dem. Genau dasselbe ist der Fall bei dendrocoelen Turbellarien, die sich mitunter in gleicher Weise „theilen“. Wenn ein Seestern einen oder mehrere seiner Arme freiwillig (?) „abwirft“, wie man sagt, und nun nicht nur dem verstümmelten Körper die fehlenden Theile als kleine Zapfen an den vernarbten Wundstellen wieder hervorwachsen, sondern auch jeder abgetrennte Arm sich zu einem neuen Thier ausbilden kann, so muss man den Vorgang, sofern er noch normal, d. h. in der Natur und den Lebensvorgängen des Individuums begründet ist, als Propagation durch Theilung bezeichnen, und doch sind die Theile hier noch weit ungleicher, als in den bereits erwähnten Beispielen. Treten hingegen bei manchen Ringelwürmern, wie Naïs, Chaetogaster, Aeolosoma, Syllis u. A. etwa in der Mitte des segmentirten Körpers Neubildungen auf, durch welche Vorder- und Hinterhälfte des Körpers auseinander geschoben werden; differenzirt sich diese neu eingeschaltete Körperstelle in eine grössere Anzahl junger Segmente, die sich weiterhin ausbilden theils in neue Kopfglieder für den dahinter liegenden Körperabschnitt, theils in neue Rumpfsegmente des vorhergehenden, — so ist damit offenbar eine Knospenbildung gegeben, denn es ist an dem ursprünglichen Individuum eine anfangs kleine, von ihm ernährte und wachsende Neubildung erschienen. Schnürt sich in der Folge diese Knospe ungefähr in ihrer Mitte mehr und mehr ein, bis zur völligen Trennung, so dürfte es keinen Widerspruch erfahren wenn man das eine Propagation durch Knospung nennt. Und doch ist hier kein Unterschied zu constatiren zwischen alten und jungen

Individuen: keines braucht kleiner zu sein, als das andere, keines ist jünger, da jedes ein Stück des ursprünglichen Thieres mitbekommen. Wollte man aber den Vorgang als Theilung bezeichnen, so kommt zu den Schwierigkeiten im Beispiel des Lumbriculus noch die Unmöglichkeit, die vorhergehenden Neubildungen mit der Definition der Theilung in Einklang zu bringen.

Wenn es nun auch in der vorhin angedeuteten Weise bei sorgfältiger Ausführung gelingen könnte, die Theilung der Protozoën auf die Knospung zurückzuführen, so muss man doch mit Rücksicht auf solche Theilungsvorgänge bei höheren Thieren, wie sie bereits erwähnt wurden, versuchen, eine allgemein brauchbare Definition der Propagation durch Theilung aufzustellen; und wenn man, wie ich glaube, diese Theilungen der Metazoën auch als nicht normale Vermehrungsweisen, als Augmentation aus der Reihe der Propagationsformen streichen kann, so dürfen wir uns wenigstens zur Zeit, wo Knospungsvorgänge bei der „Theilung“ der Protozoën nicht mit überzeugender Sicherheit demonstriert werden können, zu dem gleichen Ausweg bequemen. Nachdem wir gesehen haben, dass weder Gleichheit oder Ungleichheit der Theilproducte, noch die Altersverschiedenheit oder Uebereinstimmung, noch auch die Möglichkeit der Unterscheidung zwischen ursprünglichem oder neuem Individuum uns die Mittel an die Hand geben, die Theilung und Knospung zu unterscheiden, so bleibt uns nur ein einziges Moment übrig, dennoch beide Propagationsformen auseinander zu halten. Vergleichen wir alle Propagationsvorgänge mit einander, so finden wir, dass bei der einen Gruppe die Masse der aus der Fortpflanzung hervorgegangenen Producte zusammengenommen gleich ist der Masse des ursprünglichen Individuums vor Beginn der sichtbaren Veränderungen, welche die Propagation ein-

leiteten. In allen anderen Fällen wird die Propagation eingeleitet durch Auftreten neuer Theile, die mit dem Individuum nichts zu thun haben, durch einen Zuwachs von organisirter Substanz, so dass die Theilstücke, nachdem sie selbständig geworden sind, in ihrer Gesammtheit mehr Masse repräsentiren, als das ursprüngliche Thier vor Auftreten der Propagationserscheinungen besass. Ersteres können wir als Theilung, letzteres als Knospung bezeichnen.

Wie schon erwähnt worden ist, wird sowohl die Theilung als auch die Knospung nicht immer bis zu dem Grade durchgeführt, dass dadurch eine Production von frei und selbständig existirenden Individuen geboten wäre, sondern sehr oft bleiben die so entstandenen Organismen mit einander in Verbindung und so entstehen Thierstöcke, bei denen entweder alle Individuen gleichartig ausgebildet sind und in der nämlichen Weise functioniren, oder bei denen die Einzelthiere in Folge von Arbeitstheilung auch verschiedene, oft ungemein abweichende Gestalten annehmen, so dass häufig nur noch die Art der Entstehung Aufschluss geben kann über die Bedeutung der einzelnen, einen solchen Thierstock zusammensetzenden Gebilde. Letztere Thierstöcke werden allgemein als polymorphe bezeichnet, wogegen man die anderen homomorphe nennen kann. Die Stockbildung durch unvollkommene Theilung ist nur auf Protozoën und allenfalls Spongien beschränkt und liefert stets homomorphe Stöcke, während alle anderen Thierstöcke durch Knospung entstehen. Ob man bei der Deutung der polymorphen Thierstöcke indessen nicht mitunter zu weit geht, indem man alle durch Hervorwachsen auftretenden Anhänge als umgewandelte Thiere betrachtet, während doch manche recht wohl nur wahre Organe einzelner Individuen sein können, mag hier unerörtert und nur angedeutet bleiben. Wohl aber dürfte man solche Thier-

stöcke, wie den Bandwurmkörper, bei welchen ein ursprüngliches Individuum von bestimmter Gestalt durch Knospung eine Anzahl von ihm verschiedener, aber unter sich gleicher Organismen hervorgehen lässt, als dimorphe Thierstöcke bezeichnen.

Die Knospung des Bandwurmscolex und einige ähnliche unter den Metazoën vorkommende Erscheinungen gestatten uns im Hinblick auf die übrigen Knospungsformen eine weitere Eintheilung derselben. Dort schnürt sich unter Wachstumserscheinungen am Hinterende des Scolex ein Theil oberflächlich ab, so dass nun ein Thierstock gebildet ist, der aus zwei verschieden gestalteten Individuen, dem Scolex und einer Proglottis besteht; zwischen beiden entsteht ein drittes, zwischen diesem und dem Scolex ein viertes, immer aus dem Hinterrande des vordersten heraus, so dass zuletzt eine verschieden lange Kette zu Stande kommt, bei welcher das jeweilig jüngste Individuum dem ersten ältesten unmittelbar folgt, und von da aus nach dem anderen Ende der Reihe immer ältere kommen; die ganze Kette ist also eingeschlossen von den beiden ältesten Zooiden. Genau dasselbe findet man bei der Entstehung der jungen Medusen an den als Scyphistoma bekannten Polypen, bei den einfachen Formen der Propagation durch Knospung bei Anneliden, Microstomiden etc., sofern die Verhältnisse nicht durch rasch nach einander auftretende neue Knospungen an den kaum angelegten Individuen mehr oder weniger verwischt werden. Diese Form der Gliederung eines ursprünglich einheitlichen Organismus ist als Strobilation bezeichnet und schon längst in Gegensatz gestellt worden zu der Segmentation, bei der an einem Thierkörper am Hinterende unter Wachstumserscheinungen ein neuer, deutlich abgegliederter Theil auftritt, der an seinem Hinterende abermals einen solchen hervorbildet u. s. f., wodurch dann eine Gliederkette entsteht, an deren einem Ende das

älteste, an deren anderem das jüngste Glied liegt. Die Segmentation führt immer nur zur Ausbildung eines einheitlichen gegliederten Organismus, wie bei Anneliden, Arthropoden und Vertebraten, während die Strobilation unter allen Umständen Thierstöcke erzeugt, auch wenn dieselben nur zeitweilig in Verbindung bleiben und die Individuen sich später ablösen sollten. — Ich möchte nun die Strobilation als „axiale Knospung“ der „lateralen“ gegenüberstellen, bei welcher, wie das bei Polypen, Anthozoën, Bryozoën, Tunicaten der Fall ist, nicht in der Längsaxe, sondern an anderer Stelle die Knospenanlagen auftreten, wodurch baumförmig verästelte, flächenhaft ausgebreitete oder anders gestaltete Thierstöcke entstehen, aber keine Thierketten. Vielleicht sind in der Knospung der Salpenketten aus dem Stolo prolifer beide Formen vereinigt.

* * *

Wir haben bisher in unserer Untersuchung einige Vorgänge bei manchen Thieren, auch bei Aufstellung der Definitionen von Theilung und Knospung, ruhig als Propagationserscheinungen mit in Kauf genommen und sogar versucht eben diese Begriffsbestimmungen auch für sie passend zu formuliren. Es sind die über jeden Zweifel erhabenen Fälle, wo Thiere in zwei oder mehrere Stücke zerbrechen, deren jedes zu einem ganzen Organismus der früheren Art auszuwachsen im Stande ist. Hierher gehören vor Allem die sog. Theilung der Seesterne, mancher dendrocoelen Turbellarien und einiger Anneliden, wie Lumbriculus. Es muss indessen untersucht werden, ob wir es hier mit wahren Propagationserscheinungen oder nur mit Augmentation zu thun haben.

Ich habe bereits hervorgehoben, dass bei allen diesen Thieren durch einfachen Zerfall Wundflächen entstehen die erst vernarben müssen, bevor die Theile im Stande sind, die zu einem ganzen Thier

fehlenden Stücke neu zu bilden, was bei der Theilung der Protozoën, auch bei anderen Anneliden, wie *Otenodrilus monostylus*, bei Spongien und Coelenteraten niemals vorkommt; — und das setzt schon einen bedeutenden Unterschied.

Nun kennen wir in der ganzen Thierreihe die Fähigkeit der Organismen, gewaltsam entfernte Theile wieder zu ersetzen, und bezeichnen dieselbe mit dem Ausdruck „Regeneration“. Dieselbe kann den Thieren in höchst verschiedenem Grade eigen sein; in der Regel ist nur der Theil des Körpers regenerationsfähig, der die wesentlichen Organe, die das Gesamtleben bedingen, noch besitzt. Je höher die Thiere organisirt sind, desto geringer ist im Allgemeinen diese Fähigkeit, vielleicht desshalb weil die Arbeitstheilung der einzelnen Organe so weitgehend, die Differenzirung der Gewebe so hochgradig ist, dass von den ersteren keines ohne gewaltige Schädigung des Körpers eingebüsst von letzteren nicht mehr ein jedes Alle anderen erzeugen kann. Welch relativ kleine Defecte bei Säugethieren und Vögeln vom Körper wieder ersetzt werden, ist allgemein bekannt; dass die Regenerationsfähigkeit aber auch hier mitunter beträchtlich sein kann zeigen die Erfolge der Chirurgie, und manche gelegentlich gemachte Beobachtungen: das hiesige zool. Museum bewahrt den Schädel eines Storchs auf, der einen vollkommen normal ausgebildeten Schnabel besitzt, obwohl ihm der Oberschnabel zufällig in der Mitte abgebrochen und darauf der Unterschnabel an der gleichen Stelle abgesägt worden war. Den Eidechsen wächst der an der Wurzel abgebrochene Schwanz wieder nach, und bei Amphibien, besonders in den Jugendstadien wachsen die ganzen Extremitäten mit allen Theilen, ebenso die Kiemen wieder vollkommen normal von neuem, wenn sie verloren waren. Ähnliches ist bekannt von Krebsen und Insectenlarven, welche erstere z. Th. mit grösster Freigebigkeit ihre Scheeren fahren

lassen, um sich selbst zu retten. Den Schnecken kann man sogar einen grossen Theil des Kopfes wegschneiden, — er regenerirt sich wieder sammt den Fühlern und Augen. Bei Echinodermen ist die Regenerationsfähigkeit geradezu staunenswerth. Manche Holothurien werfen, wenn sie unsanft angefasst, oder sonst geärgert werden, ihre gesammten Eingeweide, Darmkanal, Wasserlungen und einen grossen Theil des Blutgefässsystems aus, und leben dennoch weiter, — ja — sie bilden diese Organe sämmtlich neu; andere Holothurien lösen bei unangenehmer Berührung ihre ganze Haut in Schleim auf, und gehen doch nicht zu Grund, — sie wächst ihnen wieder. Noch andere Holothurien reagiren auf starke Reize von Aussen derart, dass sie sich an verschiedenen Körperstellen so stark zusammenziehen, dass sie durchreissen; — wahrscheinlich sind alle, oder doch mehrere dieser Stücke regenerationsfähig.

Und hiemit sind wir da angekommen, wo nicht mehr ein einziger Theil im Stande ist, das verlorene zu ersetzen, sondern wo mehrere, oder alle Stücke diese Fähigkeit besitzen. Sollte es bei den eben genannten Thieren nicht ganz sicher sein, so ist es doch unzweifelhaft bei anderen.

Schon mehrfach wurde erwähnt, dass von einem Regenwurm, der zerschnitten oder zerrissen wird, unter günstigen Verhältnissen, wenn auch nicht alle, so doch einige Stücke die fehlenden Theile ersetzen und zu ganzen Thieren werden können. Wenn ein solches Thier so hochgradig regenerationsfähig ist, dass es den ganzen abgeschnittenen Kopftheil zu regenerieren vermag, so braucht uns bei der gleichmässigen Bildung des ganzen Körpers gar nicht zu wundern, wenn auch an einem weiter hinten gelegenen Rumpfstück ein neuer Kopf entstehen kann. Ganz das Nämliche ist vielfach und schon vor langer Zeit beobachtet worden an anderen Anneliden, an Planarien

und Coelenteraten; man kann sogar durch geeignete Schnittführung Thiere mit zwei Köpfen und zwei Schwänzen erzeugen. Bei Hydra kann fast aus allen abgetrennten Theilen ein ganzes Thier hervorgehen. Nemertinen zerbrechen z. Th. bei verhältnissmässig geringen Störungen mit grosser Leichtigkeit, und nur durch einige Muskelcontractionen in eine ganze Reihe kleiner Stücke, die grösstentheils wieder zu ganzen Thieren auswachsen; dass diese Störungen recht häufig sind geht daraus hervor, dass man von gewissen Gattungen (z. B. der früheren *Micrura*) fast nur solche Exemplare findet, welche die deutlichen Spuren der Regeneration an sich tragen.

Es ist keine Frage, dass solche Eigenschaften der Thiere und ihrer Theile im hohem Maasse geeignet sind, die Erhaltung der Art auch unter widrigen äusseren Umständen, zu gewährleisten, so dass sie im Kampf ums Dasein entschieden günstiger situirt sind, als andere Thiere, die unter den gleichen Verhältnissen zu existiren haben, aber jene Fähigkeit nicht besitzen. Wird ein solches Thier von einem Feinde gepackt, so kann es ihm einen seiner Theile überlassen, die übrigen aber kann es, oder können sich in Sicherheit bringen.

Solche Eigenschaften aber, welche die Organismen günstiger stellen im Kampf ums Dasein, und dadurch die Erhaltung der Art und ihre Ausbreitung sichern, werden, wie wir aus zahllosen Beobachtungen recht wohl wissen, im hohem Grade erblich übertragen, ja vielfach gesteigert, so dass die Nachkommen derartige Fähigkeiten allmählich in weit höherem Maasse besitzen, als ihre Vorfahren, und dann auch viel geringere Veranlassungen genügen, deren Auslösung herbeizuführen, als früher.

Man betrachtet ganz allgemein die vorhin angeführten zahlreichen Beispiele, die noch beträchtlich vermehrt werden könnten, als Fälle

von Regeneration, — wir kennen, sehen oder vermuthen die Ursache des Zerfalls, oder führen sie selbst herbei.

Mit welchem Recht aber bezeichnet man solche Zerspaltung von Thieren mit nachfolgender Ergänzung fehlender Theile, deren directe Ursache man nicht in jedem einzelnen Falle festzustellen vermag, die sich aber in keiner Weise von den anderen unterscheiden, als Propagation durch Theilung und bringt sie in eine ganz andere Gruppe von Erscheinungen? Wird die Thatsache oder das Wesen derselben ein anderes, weil wir die wirkenden Ursachen augenblicklich nicht kennen? Man spricht von solcher Fortpflanzung durch Theilung bei Lumbriculus, bei Planarien, bei Seesternen, — einfach deshalb weil man von Zeit zu Zeit solche Thiere findet, die offenbar aus einzelnen Theilen sich zu ganzen Individuen ergänzt haben, oder weil man mitunter scheinbar ohne Ursache den Zerfall beobachtet hat. Sollte man nicht lieber nach den Veranlassungen, nach den äusseren Reizen suchen, welche diese Vorgänge eingeleitet haben könnten? — Es dürfte doch nicht so sehr schwierig sein, in Feinden der genannten Thiere, die zu gewissen Zeiten häufiger sind, als in andern, die unter manchen Verhältnissen öfter mit ihnen in Berührung kommen als gewöhnlich, — die Ursachen tiefgreifender Verwundungen ausfindig zu machen! Was will die geringe Zahl der sich regenerirenden Seesternarme bedeuten gegenüber der enormen Masse der unverletzten Thiere dieser Gattung! Zudem ist beobachtet worden, dass Verletzungen von Thieren dieselben veranlassen auch noch andere gesunde Theile abzuschneiden und abzuwerfen. Neulich noch hat ein junger Zoologe, der für die spontane Theilung gewisser Landplanarien eintritt, gezeigt, dass ein Thier, dem er das Vorderende abschnitt, auch noch vom Hinterende ein Stück abschürte, die sich alle regenerirten! „Der Wurm krümmt sich, wenn man ihn tritt,“ zuweilen so sehr,

dass er dabei zerbricht — das ist Alles. Sollte ein Seestern, dem ein Hummer oder eine Muschel einen Arm abkneipt, nicht auch noch einige andere abwerfen können, die gelegentlich die Fähigkeit haben, zu ganzen Thieren auszuwachsen?

In all diesen Fällen macht sich ein wesentlicher Unterschied geltend gegenüber dem normalen Propagationsvorgang durch Theilung oder Knospung. — Bei diesem lösen sich die Theilstücke erst ab, nachdem sie alle Organe oder Theile erhalten haben, die sie zu selbständigem Leben befähigen, oder sie erlangen sie unmittelbar nach der Trennung; Mund und Darmkanal vor allem fehlt ihnen nicht lange — sofern sie ihn nöthig haben; — bis dahin werden sie vom Stammindividuum ernährt. Dort dagegen werden Bruchstücke von Thieren geliefert, denen jede Möglichkeit zu eigener Ernährung mangelt, die höchstens unter lang dauernder Ruhe ihre Wunde heilen lassen und auf Kosten von Reservematerial die fehlenden Theile bilden müssen.

Vielleicht aber kann uns der vorhin erwähnte Satz, dass die für Erhaltung der Organismen günstigen Eigenschaften und Fähigkeiten vererbt und gesteigert werden können, im Zusammenhalt mit der Beobachtung, dass für einzelne Thierarten verschieden starke äussere Reize dazu gehören, Selbstamputationen vorzunehmen, ein Hilfsmittel geben, zu erkennen, wie wenigstens bei höheren Thieren die Propagation durch Knospung und Theilung sich herausbilden konnte; denn anzunehmen, dass diese Fähigkeit als Erbstück von den Protozoën überkommen und nur bei einzelnen wenigen Formen, selbst hoch stehender Thiere, erhalten geblieben sei, wird uns wohl kaum Jemand im Ernste zumuthen.

Thiere, welche durch lang dauernde Vererbung die Fähigkeit der Regeneration in sehr hohem Grade ausgebildet haben, werden im Zusammenhang damit auch die Eigenthümlichkeit der leichten

Reaction auf allerlei widrige äussere Verhältnisse gewonnen haben; es ist gewissermassen ihre Feinfühligkeit für solche geschärft, und sie beantworten deren Eintritt sofort mit Zerfall. Waren diese Eingriffe ursprünglich auch localer und gewaltsamer Natur, so können doch allmählich auch allgemeiner wirkende Ursachen störend empfunden und vom Organismus in gleicher Weise beantwortet werden, wie auch unsere Sinnesnerven durch Uebung feiner reagirend, und die dadurch ausgelösten Bewegungen entsprechend angepasst werden. Man braucht nur daran zu erinnern, dass der feine Musikkenner einen Misston schwerer empfindet, als der Besitzer eines musikalisch ungeübten Ohres; dass jener unwillkürlich sich eben so abwehrend gegen eine Beleidigung seines Gehörnerven verhält, wie dieser gegen einen schmerzenden Eingriff in sein äusseres Ohr, — er sucht es mit der Hand zu schützen.

Denken wir uns nun, dass für solche fein reagirende Organismen gewisse äussere Störungen allgemeiner Art regelmässig wiederkehren und immer in der gleichen Weise beantwortet werden, so kann man sie als normale bezeichnen, und die Aeusserungen der Thiere darauf werden gleichfalls normal. Ist z. B. der Zerfall des Lumbriculus eine Folge der regelmässig im Herbst eintretenden niedrigeren Temperatur oder anderer im Zusammenhang damit stehender Lebensbedingungen, so kann der Organismus dieser Thiere in Folge der erblich gewordenen Anpassung gar nicht mehr anders, als durch Zerfall darauf reagiren: der Zerfall wird eine unter den normal eingetretenen Umständen vollkommen normale Eigenthümlichkeit dieser Thiere. Ist nun diese durch zahllose Generationen eingebürgert, und die Empfindlichkeit der Thiere eine recht hochgradige, so lässt sich verstehen, dass der Organismus schon beim ersten Eintritt der unangenehmen Verhältnisse davon beeinflusst wird; er braucht

aber dann noch nicht durch Zerbrechen in Stücke darauf zu reagiren, wohl aber kann er einleitende Vorbereitungen treffen, — selbstverständlich unabhängig vom Willen des Thieres — Vorbereitungen, welche dann jederzeit die Trennung leichter gestatten, und die Theilstücke lebensfähiger gestalten. Das wäre schon der Fall, wenn nur allmähliche Einschnürungen stattfänden, so dass bei der Ablösung keine oder keine bedeutenden Wundflächen entstünden. Eine solche Verlegung gewisser Ereignisse in eine frühere Lebensperiode hat für den Naturforscher nichts Befremdliches, da solche Erscheinungen in der ontogenetischen Entwicklung zahllos sind. Mit derartigen Vorbereitungen aber ist der erste Schritt gethan und die Kluft überbrückt, durch welche die Augmentation von der Propagation getrennt ist, denn wir sehen dann von der inneren Lebensthätigkeit ausgelöste Wachsthumsvorgänge, welche zu einer Trennung in mehrere Stücke hinführen und darauf hinzielen. Bei weiterer Rückwärtsverlegung dieser Erscheinungen treten dann auch schon ein Theil oder endlich alle Neubildungen am einheitlichen Organismus auf, welche sonst erst nach der Trennung in einzelne Stücke an diesen zum Vorschein gekommen waren, — wir sehen ächte Knospung. Diese Uebergänge liegen nun thatsächlich vor bei *Lumbriculus*, *Ctenodrilus monostylus*, *Ctenodrilus pardalis*, *Nais*, *Chaetogaster* etc., und es scheint mir in höchstem Grade wahrscheinlich, dass sie auf dem geschilderten Wege sich ausgebildet haben. Vielleicht finden die Zoologen nach einigen Jahrtausenden, dass *Lumbriculus* sich gerade so fortpflanzt, wie sie es in unseren Abhandlungen von *Nais* lesen.

Genau das Nämliche dürfte Geltung haben für die dendrocoelen Turbellarien, bei welchen in neuester Zeit mit Sicherheit einige Fälle von Propagation durch Knospung nachgewiesen wurden, während andere nur gelegentlich zerbrechen und sich regeneriren. Diese

Thiere zeigen auch, dass die Knospung innerhalb ein und derselben Thiergruppe, noch mehr natürlich in einander fernstehenden, mehrfach selbständig erworben werden kann, und keine näheren Verwandtschaftsbeziehungen anzudeuten braucht; die westindische und die europäische Planarienart, bei denen solche Propagation bekannt wurde, stehen sich ferner, als zu anderen, bei denen nichts derartiges beobachtet ist. Ob das Gesagte auch die Echinodermen betrifft, mag dahingestellt bleiben, obwohl es sehr wahrscheinlich ist; doch soll damit nicht gesagt werden, dass sich auch hier nothwendig eine Propagationsform entwickeln müsste oder schon herausgebildet habe. Denn die Fälle, wo Asteroiden mit zwei Madreporenplatten und mehr als fünf Armen gefunden wurden, können sehr wohl auch als Zwillingsbildung aufgefasst werden. Hier ist indessen der Beobachtung noch ein weites Feld geöffnet.

Wir wissen nun auch noch aus der Entwicklungsgeschichte der Thiere, dass viele Eigenthümlichkeiten und Organisationsverhältnisse der Vorfahren, auch wenn sie für die jetzigen Individuen von geringer oder gar keiner Bedeutung mehr sind, dennoch mit grosser Hartnäckigkeit in der Ontogenie festgehalten, immer wiederholt werden. In noch höherem Maasse können denn wohl auch derartige, ursprünglich äusserlich direct beeinflusste Augmentationsvorgänge, wenn sie erst zu Propagationerscheinungen geworden sind, gerade wegen ihrer grossen Bedeutung für die Erhaltung der Art, vollkommen Eigenschaft des Organismus werden, und in der Folge durch erbliche Uebertragung sich so befestigen, dass sie auch unabhängig von den ursprünglich maassgebenden Einflüssen — etwa nur durch gewisse Ernährungsumstände der Thiere, ausgelöst werden. Dann sind wir ausser Stand, Ursachen für dieselben aufzufinden; sie sind zu Pro-

pagationsvorgängen geworden, die eintreten, sobald der Organismus für sie reif ist.

Dieser Versuch, die Propagation durch Theilung und Knospung auf die Fähigkeit der Regeneration zurückzuführen, gilt zunächst nur für die höheren Thiere, die Metazoën. Ueber die gleichen Vorgänge bei Protozoën liesse sich noch eine Fülle von Betrachtungen anschliessen, und aus allem heraus weite Ausblicke eröffnen auf Fragen allgemeinsten Art, wie sie gegenwärtig mit Eifer behandelt werden. Doch würden uns solche Untersuchungen hier zu weit führen, und ich darf die mir gezogenen Grenzen nicht allzusehr überschreiten. Hoffen wir indessen, dass es dem zusammenarbeitenden Streben aller Forscher gelingen möge, einen Schleier nach dem andern von den Geheimnissen der Natur zu heben, und dadurch der Erkenntniss von dem Wesen der Dinge um uns immer näher zu kommen.