

VORTRÄGE UND AUFSÄTZE ÜBER
ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

HERAUSGEGEBEN VON **WILHELM ROUX**

HEFT XXVII

DAS EVOLUTIONSPROBLEM UND DER
INDIVIDUELLE GESTALTUNGSANTEIL
AM ENTWICKLUNGSGESCHEHEN

VON

PROFESSOR DR. FRANZ WEIDENREICH

FRÜHER STRASSBURG, Z. Z. MANNHEIM



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH

1921

PREIS M. 48.—

Vorträge und Aufsätze über
Entwicklungsmechanik der Organismen

unter Mitwirkung von zahlreichen Gelehrten

herausgegeben von **Professor WILHELM ROUX**

- Heft 21: **Das Kontinuitätsprinzip und seine Bedeutung in der Biologie.** Von **Jan Dembowski.** 1919. Preis M. 18.—
- Heft 22: **Die Regulationen der Pflanzen.** Ein System der teleologischen Begriffe in der Botanik. Von Dr. phil. **Emil Ungerer.** 1919. Preis M. 26.—
- Heft 23: **Restitution und Vererbung.** Experimenteller, kritischer und synthetischer Beitrag zur Frage des Determinationsproblems von Professor Dr. **Vladislav Růžicka,** Vorstand des Instituts für allgemeine Biologie und experimentelle Morphologie der Medizinischen Fakultät in Prag. 1919. Preis M. 10.—
- Heft 24: **Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung.** Von Professor Dr. **Richard Goldschmidt** (Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem). Mit 28 Abbildungen im Text. 1920. Preis M. 38.—
- Heft 25: **Teratologie und Teratogenese.** Nach Vorlesungen, gehalten an der Wiener Universität im Wintersemester 1911/12 von **Hans Przibram.** 1920. Preis M. 24.—
- Heft 26: **Die Grundprinzipien der rein naturwissenschaftlichen Biologie** und ihre Anwendungen in der Physiologie und Pathologie von Dr. **Erwin Bauer,** Prag. 1920. Preis M. 28.—

Zu den angegebenen Preisen der angezeigten älteren Bücher treten Verlagsteuerzuschläge, über die die Buchhandlungen und der Verlag gern Auskunft erteilen.

*Die früheren Hefte erschienen im Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.** Näheres siehe Seite 4.*

VORTRÄGE UND AUFSÄTZE ÜBER
ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN
HERAUSGEGEBEN VON **WILHELM ROUX**

HEFT XXVII

DAS EVOLUTIONSPROBLEM UND DER
INDIVIDUELLE GESTALTUNGSANTEIL
AM ENTWICKLUNGSGESCHEHEN

VON

PROFESSOR DR. FRANZ WEIDENREICH

FRÜHER STRASSBURG, Z. Z. MANNHEIM



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH

1921

ISBN 978-3-662-01941-2 ISBN 978-3-662-02236-8 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-02236-8

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung	
I. Die Individualität	4
II. Die Genese des Typus	16
III. Die Reaktionsfähigkeit	26
IV. Die Gestaltungsfaktoren der Individualentwicklung	45
V. Form und Funktion	57
VI. Reiz und Reaktion	72
VII. Die Umweltsbewirkung	86
VIII. Die Transmutation	96
Literatur	115

Was du ererbt von deinen Vätern hast,
Erwirb es, um es zu besitzen!

Goethe.

Zu den gesichertsten Forschungsergebnissen der Biologie gehört die Erkenntnis, daß die mannigfaltigen Erscheinungsformen der organischen Welt die Fähigkeit zur Umwandlung besitzen und sich im Laufe der Erdgeschichte aus einfachsten Typen zu immer komplizierteren und differenzierteren entwickelten. Die beiden Theorien, welche das Wesen und die Ursachen dieser Umformungen zu erkennen versuchen und trotz aller späteren Modifikationen mit den Namen Lamarck und Darwin auf immer verknüpft sind, befriedigen vielfach nicht, weil ihre Schlußfolgerungen fast nur mit den Hilfsmitteln der vergleichenden Morphologie auf deduktivem Wege gewonnen sind. Dem natürlichen Verlangen, die angenommene Umwandlung einmal wirklich vor unseren Augen sich abspielen zu sehen und dabei die Gesetze ihres Geschehens zu ergründen, entsprangen die zahlreichen und verschiedensten experimentellen Versuche der letzten Dezennien auf botanischem und zoologischem Gebiete.

Allein diese Forschungsmethode hat, als Eigenergebnis und soweit Aufschlüsse in der skizzierten Richtung von ihr erwartet wurden, die auf sie gesetzte Hoffnung bisher nicht nur nicht zu erfüllen vermocht, es scheint sogar, als wenn sie, anstatt Beweise für die Art der Umwandlung zu liefern, die als gesichert angenommene Voraussetzung der Umwandlung selbst in Frage stellen wollte. Wenigstens ist das der Eindruck, den man gewinnt, wenn man speziell die Ergebnisse der experimentellen Vererbungswissenschaft nach den Äußerungen ihrer eigenen hervorragenden Vertreter bewerten darf. Der stärkste Skeptizismus kommt hier zum Ausdruck. Johannsen (15) erklärt, daß die

Genetik absolut keine Tatsachen aufgedeckt habe, die als Stütze lamarckistischer Ideen dienen könnten, hält es aber andererseits in gleicher Weise für evident, daß sie die Grundlage der Darwinschen Selektionstheorie ganz beseitigt habe, und kommt so zu dem Ergebnis, daß in Wirklichkeit das Evolutionsproblem eine ganz offene Frage sei und eine zeitgemäße Theorie augenblicklich überhaupt nicht existiere. Baur ist nicht ganz so radikal wie Johannsen. Die lamarckistische Theorie hält auch er für widerlegt und glaubt in der reinen Selektionstheorie den einzigen ernsthaften Versuch einer Erklärung der Evolution sehen zu können — allerdings mit einem starken Vorbehalt; nach ihm steht und fällt sie mit dem Nachweis, daß »Mutationen« häufig genug und in genügender Mannigfaltigkeit vorkommen, um eine wirksame Selektion überhaupt zu ermöglichen. Aber gerade auf diese Frage gesteht Baur vorerst ohne Antwort zu sein, hofft jedoch sie in wenigen Jahren in bejahendem Sinne geben zu können. Heute vermag also auch Baur nichts zu bieten. Es ist interessant, daß auch eine dritte Autorität auf dem Gebiete der Vererbungswissenschaft, Bateson, sich ebenso pessimistisch äußert und den jetzigen Stand des Problems mit dem der Chemie im 17. Jahrhundert vergleicht. Die Konsequenz derartiger Auffassungen bedeutet nach Kammerer (20) den Zusammenbruch der Abstammungslehre. Jeder Blick in die entsprechende Literatur der letzten Jahre zeigt in der Tat die wachsende Unsicherheit und die zunehmende Resignation als ihre Folge.

In dieser Richtung wirkte offensichtlich vor allem die Erschütterung eines der Grundpfeiler, auf dem beide alten Evolutionstheorien sich aufbauten, der Lehre von der »Vererbung erworbener Eigenschaften«, jenes lamarckistischen Prinzips, das Darwin selbst nicht entbehren zu können glaubte. Es wäre eine reizvolle Aufgabe, an der Hand der Literatur zu zeigen, wie dieses Problem, welches durch Weismann, schon längst in ablehnendem Sinne erledigt schien, gleichwohl in irgendeiner Form immer wiederkehrt, offenbar weil niemand ernstlich damit fertig werden kann, welcher sich mit Entwicklungsfragen beschäftigt. Trotzdem die Vererbungslehre die Weismannsche These stützte, ist keine Klärung eingetreten und die Unsicherheit nur erhöht worden. Denn indem sie mit Weismann als Grundlage jeder Entwicklungs-

änderung nur die blastogene Variation gelten ließ, ohne aber im übrigen der Weismannschen selektionistischen Theorie zu folgen, wurde das ganze Gebäude ins Wanken gebracht. Es klingt wie eine Klage, wenn neuerdings z. B. Fick, von der Erörterung der Gelenkformentstehung ausgehend, die verschiedenen Möglichkeiten der Übertragbarkeit somatischer Zustände auf das Keimplasma erörtert und die Schwierigkeit dieses Problems so groß findet, daß sie einen fast abschrecke, überhaupt in das Verständnis der Vererbungsvorgänge eindringen zu wollen. Aus demselben unbefriedigten Gefühle heraus tadelt Goldschmidt, daß die Erblichkeitslehre sich allzusehr in Formalismus verliere, und sieht Chaos und Pessimismus, welche überwunden werden müßten. Es muß auffallen, daß im Gegensatz hierzu die gleichzeitigen Äußerungen O. Hertwigs und Kammerers (20) in ihrem Grundton sehr hoffnungsfreudig gestimmt sind. Das bestärkt in der Vermutung, daß es nicht die neugewonnenen Tatsachen an sich, sondern nur die von bestimmten Voraussetzungen ausgehenden Deutungen sein können, welche zu so entgegengesetzten Stimmungsergebnissen zu führen vermögen.

Angesichts dieser Sachlage schien es mir angezeigt, den Versuch zu machen, kritisch nachzuprüfen, ob die Voraussetzungen, auf welchen sich jene pessimistischen Schlußfolgerungen aufbauen, wirklich zutreffen, ob die Theorien, auf welche sie sich gründen, als gesichert zu gelten haben, und die experimentellen Resultate derart sind, daß nur eine Lösung möglich ist. Ich beabsichtige dabei nicht, eine ins einzelne gehende Literaturübersicht zu geben. Bei der außerordentlich großen Zahl einschlägiger Abhandlungen wäre ihre Berücksichtigung und Würdigung im Rahmen einer kurzen Schrift unmöglich. Daher muß ich mich darauf beschränken, nur einzelnes hervorzuheben, und verweise im übrigen auf die zahlreichen zusammenfassenden Darstellungen, welche die hier zu erörternden Fragen in früherer und neuerer Zeit gefunden haben, darunter besonders auch auf O. Hertwigs Kritik des Darwinismus.

I. Die Individualität.

Bei jedem Versuch, die Gestaltung und Entwicklung der Organismenwelt zu erklären, hat man von den Tatsachen auszugehen, welche die vergleichende Morphologie als gegeben übermittelt. Diese lassen keinen Zweifel daran, daß die verschiedenen Typen trotz aller Mannigfaltigkeit im einzelnen in ihrem Bauplan und Entwicklungsablauf derart übereinstimmen, daß sie nur unter der Voraussetzung irgendwelcher genealogischer Beziehungen, d. h. gemeinsamer Abstammung bei divergierenden Entwicklungstendenzen, verständlich sind. Die Organismen sind, um mit *Boveri* (06) zu reden, historische Wesen. Sie tragen die Zeichen der Vergangenheit unverkennbar an sich und lassen auch vielfach noch den Weg erkennen, welchen sie bei der speziellen Heranbildung ihrer Sonderform gegangen sind. Diese Auffassung involviert den Gedanken, daß die Durchgangsformen eines bestimmten heute lebenden Organismus im morphologischen Sinne im allgemeinen immer weniger entwickelt, weniger differenziert waren. Da das gleiche für alle Organismen anzunehmen ist, so müssen die ursprünglichen Ausgangsformen einfachster Natur und damit für alle im wesentlichen gleich gewesen sein. Da aber auch die ontogenetische Entwicklung den gleichen Ablauf der Erscheinung zeigt, ist jeder Organismus als das Endprodukt einer bestimmt gerichteten phylo- und ontogenetischen Evolution aufzufassen und in seiner Art spezifisch differenziert. Jeder Organismus macht also eine Entwicklung durch, welche ihn in seiner Gestalt und seinen Lebensäußerungen einseitig bestimmt; er ist nicht nur etwas Gewordenes, sondern etwas bestimmt Gewordenes. Diese Feststellung und Formulierung, welche nur Alt- und Allbekanntes sagt, läßt aber einen zweiten weniger beachteten Schluß zu, sofern man dabei nicht bloß das rein Gestaltliche des Organismus, sondern auch die in ihm verwirklichten Lebensvorgänge im Auge hat.

Was das Wesen des Lebens ausmacht, ist uns unbekannt. Jede Definition muß sich daher auf die einfache Aufzählung charakteristischer Äußerungen belebter Körper beschränken, welche, sofern es sich nur um eine allgemeine Gesetzlichkeit handeln soll, auch nur ganz allgemein definiert werden können. Alle Lebensäußerungen sind an ein bestimmtes

morphologisches Substrat gebunden und erscheinen als deren Funktion. Jeder Unterschied im Charakter des Substrats muß auch einen Unterschied in der Funktion bedingen. Ist ein Organismus in bestimmter Richtung differenziert, so hängt es von der spezifischen Struktur des Typus ab, in welcher Weise die Lebensäußerungen, besonders auch der Reizempfänglichkeit und Reaktionsfähigkeit, sich manifestieren. Die Art der Reaktion eines Organismus ist das Produkt seiner Sondergestaltung und daher spezifisch. Keine Reaktion ist an sich ungebunden und unbestimmt, sondern stellt einen historisch fixierten Zwangsablauf dar, d. h. der Organismus kann nur in der Form und in dem Maße reagieren, wie es seiner typischen Natur entspricht. Im allgemeinen pflegen Typen gleicher Art auch wohl die gleiche Reaktionsfähigkeit zu besitzen, namentlich wenn es sich um normale Lebensäußerungen, um Reaktionen auf normale typische Reizerscheinungen handelt. Hierfür im einzelnen Beispiele aufzuzählen, ist unnötig, da das gesamte Gebiet der vergleichenden Physiologie sie in größter Mannigfaltigkeit darbietet. Man ist geneigt hieraus zu folgern, daß die Reaktionsfähigkeiten bei sichtbar gleicher morphologischer Gestaltung der Organismen und ihrer Teile sich nun auch in allen möglichen Fällen gleich verhalten müssen. Das trifft vielfach zu, häufig aber auch nicht. Die Erscheinungen der Regeneration im Pflanzen- und Tierreich geben für solche Verschiedenartigkeit ausgezeichnete Beispiele. Bei einigen Pflanzen besitzen die Blätter die Fähigkeit, Adventivsprosse zu bilden, welche von den Epidermiszellen ihren Ausgang nehmen. Das ist der Fall bei manchen Begoniaceen (Regel, Hansen), bei *Torenia asiatica* (Winkler), *Achimenes haageana* (Goebel, 98), *Drosera capensis* (Winkler), *Dionaea muscipula* (Bejerinck). Allein diese Fähigkeit geht den meisten Pflanzen ab, auch sonst morphologisch einander nahestehenden; ja sie kommt nicht einmal bei allen Arten derselben Gattung vor. Entsprechende Beispiele lassen sich auch aus dem Tierreich anführen: ich erinnere an das verschiedene Verhalten von *Rana fusca* und *Rana esculenta* bei der Linsenregeneration. Derartige Fälle zeigen, daß selbst bei anscheinend weitgehender morphologischer Übereinstimmung doch spezifische Unterschiede bestehen, die als Zeichen einer besonderen Konstitution betrachtet werden müssen und nur als

Ausdruck irgendeiner Differenzierung gedeutet werden können. Was aber für die Art gilt, gilt in gewissem Sinne auch für das Individuum. Wenn auch Individuen der gleichen Art, abgesehen von Unterschieden im Alter und Geschlecht, im allgemeinen gleiche Reaktionsfähigkeit besitzen, so trifft das doch nicht unter allen Umständen zu. Das Vorkommen von Verschiedenheiten in dieser Beziehung ist beim Menschen längst bekannt, aber in seinem Wert vernachlässigt worden und scheint erst in neuerer Zeit wieder allgemeiner, besonders in seiner Bedeutung für die Pathologie, gewürdigt zu werden (Martius). Worauf die Differenzen beruhen, wissen wir nicht; aber gleichwohl ist auch hier nicht zweifelhaft, daß es sich dabei um eine spezifische Konstitution, um eine Veranlagung, handelt, welche in dieser Weise zum Ausdruck kommt und der Effekt einer speziellen Eigengestaltung sein muß und als solche zurückführbar auf die Eigengeschichte und das Eigenerlebnis des Einzelindividuums auch in der Aszendenz; sie ist die Äußerung einer körperlichen Individualität.

Dieser Satz dürfte allgemeine Geltung haben. Prinzipiell gibt es überhaupt nur Individuen und Individualitäten, welche den Lebensphänomenen ihr charakteristisches Gepräge geben. Arten, Gattungen sind nur Begriffe, welche, worauf schon oft hingewiesen wurde, in der Natur nicht vorkommen; sie sind Abstraktionen, d. h. Schematisierungen und Typisierungen wesensgleicher individualisierter Erscheinungen der lebenden Substanz. Keinerlei Entwicklung kann sich an Arten abspielen, sondern nur an Einzelindividuen, welche erst in ihrer Gesamtheit die Art ausmachen. Daraus folgt aber, daß Reize und Reaktionen, welche im Laufe der Entwicklung zu einer Änderung von Artcharakteren führen, sich immer nur an Einzelindividuen abgespielt haben können, und daß jedes Erlebnis einer Art nur das Erlebnis unzähliger Einzelindividuen gewesen sein kann, welche unter wesensgleichen Lebensbedingungen standen und eine wesensgleiche historische Entwicklung durchgemacht haben. Die Überlieferung von Arterlebnissen kann nur von Individuum zu Individuum stattgefunden haben. Das individuelle Erlebnis muß somit irgendwie übertragbar sein. Dabei verstehe ich unter Erlebnis alle Beeinflussungen eines Organismus durch die Umweltfaktoren und seine Reaktion, d. h. seine Einstellung

auf diese als Reize wirkenden Verhältnisse des Milieus und seine Änderungen.

Diese Auffassung von der Individualität der Organismen, auch im Sinne einer Kontinuität des Lebens, erfreut sich keineswegs allgemeiner Anerkennung. Ihr steht eine andere gegenüber, welche in den Individuen, dem Soma, nur die vergänglichen Hüter einer besonderen unsterblichen Erbsubstanz sieht, die an bestimmte Körperelemente, die Propagations- oder Keimzellen, gebunden und unbeeinflusst von allen Erlebnissen dieses Trägers und nur aus sich selbst heraus veränderbar, das Leben von Generation zu Generation überträgt. Weismann, der Begründer dieser Anschauung, stellt sich vor, daß die Keimzellen in der ontogenetischen Entwicklung durch erbungleiche Teilung alle Somazellen produzieren, aber von vorneherein durch erbgleiche Teilung schon die Propagationszellen für die nächste Generation abtrennen und damit deren Wesenseigentümlichkeit sicherstellen. Alle Umweltfaktoren wirkten somit nur auf den Körper als solchen, das Soma, ein, welcher, soweit er reaktionsfähig sei, durch jene modifiziert werden könne; aber eine direkte Beeinflussung der Keimzellen in der Form, daß somatische Einstellungen oder Differenzierungen aller Art die Konstitution des Keimplasmas so alterierten, daß in der folgenden Generation im Verlaufe des Entwicklungsprozesses zwangsläufig dieselben somatischen Erscheinungen wieder auftreten müßten, sei unmöglich. Weismann nimmt an, daß in der befruchteten Eizelle, der Artzelle, und zwar speziell in den Chromosomen des Kerns, jedes morphologisch definierbare Element des Somas seinen bestimmt charakterisierbaren und körperlich zu individualisierenden Repräsentanten habe, welchen er als Determinanten bezeichnet und welcher, im Verlauf des ontogenetischen Entfaltungsprozesses des Organismus zur richtigen Zeit an die richtige Stelle gelangend, die Ausbildung einer durchaus typischen strukturellen Anordnung des Somas, das Determinat, hervorruft und bedingt. Für diese Überlegungen waren nicht zuletzt Schwierigkeiten der Vorstellung maßgebend, welche mit dem ganzen Problem der ontogenetischen Entwicklung verknüpft sind. Da die Entstehung eines neuen Individuums von einer morphologisch anscheinend einfachen Zelle des Elternorganismus aus ihren Ausgang nimmt und nun im aus-

gebildeten Individuum nicht nur die elterlichen Formen im allgemeinen Typus, sondern auch in unbedeutenden Eigentümlichkeiten wieder auftreten können, kam Weismann zu seiner Theorie der Determinanten, welche als die Vehikel der somatischen Besonderheiten in germinifugaler Richtung deren Auftreten vorstellbar machen sollen. Darwin (73) hatte in der Theorie der Pangenese angenommen, daß seine Gemmules umgekehrt auch in germinipetaler Richtung als Repräsentanten der Somazellen zu den Keimzellen gelangten und so die somatischen Eigenschaften übertragen. Die Schwierigkeit gerade dieser Vorstellung des germinipetalen Transportes hat Weismann mitveranlaßt, die Beeinflußbarkeit der Keimzellen durch das Soma überhaupt zu leugnen und so die Isolierung von Keimzellen und Somazellen zu proklamieren.

Nun ist aber die Weismannsche Theorie der primären Selbständigkeit der Keimzellen gegenüber den Somazellen ebensowenig wie der Begriff der erbungleichen Teilung aufrecht zu erhalten. Die interessanten Befunde Boveris (99) bei *Ascaris megalcephala*, wo schon bei den ersten Furchungszellen im Einklang mit der Weismannschen Hypothese die Blastomeren, aus welchen sich die Urgeschlechtszellen entwickeln, das volle Chromatin erhalten, während die anderen eine Diminution erfahren, also eine »Keimbahn« und »Keimbahnzellen« in der Tat bestehen, haben sich nicht verallgemeinern lassen. Wenn auch bei anderen Nematoden, sonstigen Würmern und einigen Arthropoden eine Keimbahn aufgefunden werden konnte, so war doch in anderen Fällen von einer primären Differenzierung der Geschlechtszellen und einer erbungleichen Teilung im histologischen Sinne nichts festzustellen, so daß von einem allgemeinen Prinzip nicht gesprochen werden kann. Dazu kommt, daß eine Reihe von Tatsachen mit den Weismannschen Vorstellungen absolut unvereinbar ist. Werden die Keimzellen von vornherein, also schon bei den ersten Furchungen, als solche reserviert und von den übrigen Körperzellen abgetrennt, dann wäre die Bildung von Propagationszellen aus typischen Somazellen unmöglich. Gleichwohl ist das der Fall.

Daß manche Begoniaceen die Fähigkeit besitzen, aus ihren Blättern oder Teilen von solchen Adventivsprosse hervorgehen zu lassen, welche zur Bildung ganzer fruktifizierender Pflanzen führen, ist bekannt,

Nach den eingehenden Untersuchungen von Regel, Hansen u. a. sind es typische differenzierte Epidermiszellen der Blattoberseite, die, obwohl längst im Dauerzustand befindlich, wieder protoplasmareich werden und durch nachträglich eintretende, tangential und radiale Teilungen ein Meristem bilden, aus welchem sich der Sproß entwickelt. Winkler hat den gleichen Vorgang bei einer tropischen Scrophulariacee (*Torenia asiatica* L.) festgestellt. Es entstehen zunächst auf der Blattoberseite flach gewölbte Protuberanzen, welche unter Umständen von einer Epidermiszelle ausgehen und schließlich zur Bildung blütentragender Sprosse führen. Bei *Drosera capensis* gehen derartige Sprosse nach demselben Autor aus normal differenzierten Epidermiszellen an beliebigen Punkten der Blattoberseite hervor; ihre Bildung könne »hier in der Tat nicht auf embryonal gebliebene Zellherde zurückgeführt« werden. Aber auch andere schon differenzierte Gewebelemente des Pflanzenkörpers besitzen die gleiche Fähigkeit. Nach Vöchting (08) kann das Mark des Kohlrabi direkt oder indirekt alle Gewebe des vegetativen Körpers erzeugen. »Am Marke des Kohlrabi läßt sich dartun, daß aus einem schon differenzierten, aber noch wachstumsfähigen Gewebe jede Zellform hervorgehen kann, und zwar je nach dem Ort, den der Experimentator ihr anweist.« Diese Befunde sind deswegen wesentlich, weil es sich hierbei um typische, schon einseitig differenzierte Gewebelemente handelt, die wieder eine ganze Pflanze zu reproduzieren vermögen; diese aber vermag ihrerseits wieder Geschlechtszellen hervorzubringen. Auch die Tatsache der rein vegetativen Vermehrung ließe sich gegen die Weismannsche Lehre geltend machen: denn auch hier nimmt der neue Pflanzenkörper nicht von bestimmt differenzierten Keimzellen seinen Ausgang. Immerhin könnte man sagen, daß in diesen Fällen die Entwicklung von einem Meristem aus erfolgt, das sich aus den gleichen Schichten ableiten läßt, welche die Geschlechtsprodukte liefert. Typische differenzierte Somazellen vermögen demnach bei der Pflanze — wie sonst die Geschlechtszellen — den ganzen Organismus hervorzubringen und wiederum typische Geschlechtszellen zu erzeugen. Vöchting (04) sagt: »Überblicken wir die sämtlichen an Teilen des Pflanzenkörpers gewonnenen Erfahrungen, so ergibt sich immer wieder . . ., daß in jedem größeren oder kleineren Komplex lebendiger

Zellen, zuletzt in jeder Zelle, die inneren Beziehungen vorhanden sind, aus denen sich unter geeigneten äußeren Faktoren das Ganze aufbauen kann.«

Dieselbe Erscheinung zeigt sich aber auch im Tierreich. Aus den kleinsten Teilen einer Hydra, welche nur aus differenzierten Ekto- und Entodermzellen besteht, bildet sich eine neue Hydra, die sich nicht nur wiederum vegetativ vermehren kann, sondern auch Gonaden produziert. Kleine an der Unterlage hängengebliebene Stücke einer losgerissenen Aktinie wachsen wieder zu ganzen Tieren aus, die Geschlechtsorgane und Geschlechtsprodukte zu liefern vermögen. Müller hat die Zellelemente von Süßwasserschwämmen durch Hindurchpressen durch feine Gaze dissoziiert und zu normalen lebenskräftigen Schwämmchen wieder heranwachsen sehen. Aus kleinen Teilstücken einer Planarie, die keine Gonaden und nur differenzierte Gewebelemente enthalten, regeneriert das ganze Tier. Child konnte zeigen, daß bei einem Cestoden (*Moniesia*) die Keimzellen des Hodens aus differenzierten Muskelzellen oder aus gewöhnlichen Parenchymzellen hervorgehen. Schultz entfernte bei *Clavelina* beide Geschlechtsdrüsen mit Ausführungsgängen spurlos und beobachtete ihre Regeneration aus einer Gruppe freier Mesenchymzellen; die Tiere wurden wieder geschlechtsreif. Die bekannten Experimente Drieschs (02) an der gleichen Tunicate führten zu einer Restitution des ganzen Organismus aus dem stehengebliebenen Kiemenkorb. Auch Kammerer (20) hat bei *Ciona intestinalis* die ganze untere Körperregion mit den Geschlechtsorganen entfernt und neue Geschlechtsorgane regenerieren sehen. Nach Kuschakewitsch stammen die Keimzellen der Amphibien (*Rana esculenta*) von kleinen mesodermalen Elementen ab; von einer Keimbahn als Regel könne ebensowenig die Rede sein wie von einer scharfen Trennung von somatischen und regenerativen Elementen. Przibram stellt zusammenfassend fest, daß Arten von Tunicaten, Würmern, Stachelhäutern und Polypen die entfernten Geschlechtsdrüsen wieder hervorbringen könnten. Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß auch im Tierreich der ganze Organismus einschließlich der Geschlechtszellen aus schon völlig differenzierten Soma- zellen wieder neu gebildet werden kann. Die Regeneration der

Geschlechtszellen ist ein Beweis dafür, daß hier eine scharfe Sonderung in Körper- und Keimplasma, wie es Weismann postuliert hatte, wenigstens den Potenzen nach nicht zu finden ist (Przißbram). Ebenso schließt Schultz aus seinen Befunden an *Clavelina*, daß »wir hier das Gegenteil einer reinlichen Scheidung der Genitalzellen von den somatischen haben.«

Der Erkenntnis, daß alle diese Befunde mit der Lehre von der völligen Unabhängigkeit der Keim- und Somazellen an und für sich unvereinbar sind, hat sich auch Weismann nicht verschließen können. Um sie gleichwohl damit in Einklang zu bringen, formulierte er den Begriff des »Nebenidioplasmas« der Somazellen. Danach wäre in diesen Zellen auch Keimplasma enthalten, auf dessen Potenz alle von den Somazellen ausgehenden regenerativen Erscheinungen rückführbar sein sollten. Roux hatte schon früher von anderen Voraussetzungen als Weismann ausgehend (81) dem gleichen Gedanken Ausdruck gegeben; er nimmt neben dem der Betriebsfunktion dienenden Teile des Kernes somatischer Zellen noch »Vollkeimplasma« für die vegetativen und regenerativen Zwecke der Organismen an. Damit wird nichts anderes ausgesagt, als daß die Somazellen rein ihrer protoplasmatischen Konstitution nach ebenso wie die Keimzellen einen Organismus wieder zu reproduzieren vermögen, wie es von Roux in der Tat auch aufgefaßt wird; das ist nur eine »mechanistische ateleologische« Umschreibung, aber keine Erklärung des Vorgangs und ist auch in dieser Formulierung mit der Weismannschen Hypothese unvereinbar. Denn wenn immer nur und ausschließlich die Keimzellen durch erbgleiche Teilung von vornherein zu den Trägern der spezifischen Konstitution d. h. des Keimplasmas, die Somazellen aber durch erbungleiche Teilung nur zu Differenzierungen verschiedener Art bestimmt würden, dann bedeutet die Annahme von »Nebenidioplasma«, d. h. von reproduktionsfähigem Keimplasma in den Somazellen selbst, die faktische Gleichstellung der Plasmakonstitution in den beiden Zelltypen und damit das Zugeständnis, daß in Wirklichkeit die angenommene spezifische potentielle Differenzierung der Anlage nach gar nicht existiert und demnach auch keine erbungleiche Teilung stattfindet. Die Weismannsche Lehre wird so von ihrem Urheber selbst in ihrem fundamentalen Gedanken aufgehoben.

Indem nachgewiesenermaßen differenzierte Somazellen nicht nur den Organismus vegetativ wieder hervorzubringen vermögen, sondern auch selbst Keimzellen produzieren können, welche ihrerseits dann wieder auf geschlechtlichem Wege die Art propagieren, ist bewiesen, daß ein prinzipieller Konstitutionsunterschied zwischen Somazellen und Keimzellen nicht existieren kann und die Keimzellen die Abkömmlinge von Somazellen sind, also Zellen mit spezifischer Differenzierung. Die immer wieder vorgetragene, im Grunde auf den Weismannschen Vorstellungen basierende Auffassung, daß die Keimzellen undifferenzierte oder embryonale Zellen wären und damit im Gegensatz zu den einseitig differenzierten Elementen des Organismus, den Somazellen, stünden, ist nicht aufrecht zu erhalten. Die Keimzellen sind vielmehr Somazellen und als solche gleichfalls differenziert. Bei den männlichen Geschlechtszellen ist diese morphologische und physiologische Differenzierung besonders auffallend, aber prinzipiell in gleicher Weise auch bei den weiblichen Geschlechtszellen vorhanden. Die Bedeutung der beiden Geschlechtszellen liegt darin, daß sie sich vereinigen und zu einem neuen Zelltypus zusammentreten. Dabei findet eine »Entdifferenzierung« der ursprünglichen Geschlechtszellen statt. Die Geschlechtszellen sind also ihrer Natur nach keine besonderen, »embryonalen« Zellen, sondern unterliegen bei ihrer Vereinigung einem Umbildungsprozeß, wodurch sie die Eigenschaft gewinnen, den Organismus zu bilden; sie werden »embryonal«. Prinzipiell ist das kein anderer Vorgang, als wenn eine differenzierte Epidermiszelle der Blattoberseite einer Begonie sich zu einem Adventivproß entwickelt; auch hierbei tritt eine Entdifferenzierung ein, welche zu einem »Embryonalwerden« der Zelle führt, d. h. sie teilt sich und bildet ein Meristem, aus dem die neue Pflanze entsteht. Die Epidermiszelle ist zu einer Embryonalanlage geworden. Der Unterschied besteht nur darin, daß die auslösenden Reize der Entdifferenzierung und der daran anschließenden Entwicklung in beiden Fällen verschieden sind, aber beide Male ihrem eigentlichen Wesen nach uns unbekannt.

Daß differenzierte Zellen eines vielzelligen Organismus sich ihrer Differenzierung wieder zu entkleiden und »embryonalen« Charakter

wiederzugewinnen vermögen, wird in neuerer Zeit namentlich von Schaxel bestritten. Wo in Fällen der Regeneration eine Neuentwicklung aufträte, handelt es sich nach ihm nicht um eine Entdifferenzierung schon differenzierter Zellen, welche seiner Meinung nach sämtlich zugrunde gingen, sondern um einen durch den Regenerationsreiz ausgelösten Wachstums- und Differenzierungsprozeß indifferenten Elemente, welche bei der typischen Ontogenese als besondere Zellreservate von der histogenetischen Differenzierung ausgeschlossen blieben. Schaxel schließt das aus Befunden bei *Clavelina*, wo die Regeneration nicht von differenzierten Zellen, sondern eben von indifferenten Zellgruppen des Ento- und Ektoderms ausginge. Ob die Deutung Schaxels bei *Clavelina* richtig ist und ob die von ihm als indifferent gedeuteten Zellen des Ento- und Ektoderms nicht doch differenziert sind und eine besondere physiologische Bedeutung haben, selbst wenn sie von den benachbarten Zellen dieser Gewebsschichten in ihrer Struktur abweichen und einfacher gebaut erscheinen, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls sind sie aber schon als Ento- und Ektodermzellen differenziert. Aber abgesehen davon gibt es nicht nur im Pflanzenreich die von mir schon herangezogenen Fälle, bei denen von einer Deutung im Sinne Schaxels keine Rede sein kann, und die spezifische Differenzierung der bei den regenerativen Vorgängen beteiligten Zellen als sicher erwiesen zu gelten hat, sondern auch in tierischen Organismen finden zweifelsfreie Entdifferenzierungen statt. Bei Hydren und anderen Cölenteraten nimmt die Regeneration von aller kleinsten Stückchen der Körperwand, die nur aus Ekto- und Entoderm besteht und keine Spur von indifferenten Zellreservaten erkennen läßt, ihren Ausgang; hier müßten solche Reservate aber zudem an allen Stellen vorhanden sein, da jedes beliebige Stückchen des eigentlichen Körpers den Organismus zu regenerieren vermag. Auch bei Wirbeltieren geht die Regeneration von Organen und Organteilen von histogenetisch differenzierten Zellen aus; bei der Linsenregeneration des Amphibienauges entsteht die neue Linse aus den pigmentierten und differenzierten Zellen des Irisepithels.

Die Neigung, rätselhafte Wachstumsvorgänge im ausgebildeten Organismus durch die Annahme einer Persistenz und Aussparung

embryonaler Zellgruppen zu verstehen, fand auch in der menschlichen Pathologie durch die Erklärung der Geschwulstbildung ihren Ausdruck (Ribbert). Mag diese Deutung auch für manche Geschwülste wie die Teratome, bei denen es sich um ganz besondere Entwicklungsverhältnisse handelt, zutreffen, so kann doch die Entstehung anderer Geschwülste, z. B. der Karzinome, damit nicht erklärt werden, zumal solche indifferenten Zellen mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden können. Die Annahme, daß es sich hierbei ebenfalls um Entdifferenzierungsvorgänge handelt, bleibt weitaus die wahrscheinlichere. Die neuen Ergebnisse der Explantationsversuche haben zudem gezeigt, daß die Zellen schon differenzierter Gewebe in den Kulturen ihren spezifischen Charakter verlieren und im entdifferenzierten Zustand wachstums- und teilungsfähig bleiben, wenn auch Neudifferenzierungen an ihnen bisher nicht beobachtet wurden, wohl nur deswegen, weil die hierzu nötigen und uns unbekanntem Bedingungen nicht geschaffen werden können.

An Stelle der Weismannschen Hypothese, welche die Somazellen lediglich als ungleiche Abkömmlinge der allein die Kontinuität erhaltenden und immer wieder nur von ihresgleichen ableitbaren Keimzellen betrachtet wissen will, muß also gerade umgekehrt angenommen werden, daß die Keimzellen differenzierte Somazellen sind, welche sich nur insofern von anderen Somazellen unterscheiden, als bei ihnen der zu einer Neuentwicklung führende Entdifferenzierungsprozeß als Normalgeschehen bei der Befruchtung und durch diese stattfindet, während bei den Somazellen besondere auslösende Reize notwendig sind, welche wir bei manchen Organismen in der Tat zu setzen vermögen.

Aber auch der zweite Teil der Weismannschen Lehre, welche jede im Laufe der ontogenetischen Entwicklung auftretende Mannigfaltigkeit und Spezifizierung des Organismus auf Entfaltung ganz bestimmter prästabilerter, also in ungeheurer Menge vorhandener Determinanten des Keimzellenplasmas zurückführt, ist nicht aufrecht zu erhalten. Abgesehen von später zu erwähnenden Einwänden lassen sich die Ergebnisse experimenteller Forschung mit jener Vorstellung nicht ver-

einbaren. Roux (13) führt einige davon mit Literaturhinweisen an, um damit die Unmöglichkeit der Determinantenlehre im Sinne Weismanns darzutun: 1. die Kopulation der Geschlechtszellen, welche jede einzelne Determinante der männlichen Individualanlage mit der genau entsprechenden weiblichen zusammenführen müßte, 2. die Verschmelzung zweier Eier zu einem einzigen Ei mit nachfolgender normaler Entwicklung; da es sich hierbei um ein anomales Geschehen handle, könne die Eistruktur von vornherein für diese Art der Vereinigung nicht besonders eingerichtet sein, 3. die Regeneration und Normalentwicklung nach Ausschaltung der einen Blastomere, wobei durch die Eingriffe Millionen von Determinanten sich hätten verdoppeln müssen, und zwar je nach der Stärke des Eingriffs mehr oder weniger, 4. die Verschmelzung zweier Seeigelblastulae mit nachfolgender Bildung eines einfachen Tieres, 5. die Durchschnürung der Amphibienblastula mit dem Erfolg der Produktion von Doppelbildungen sogar aus einer Blastula. Nach Roux ist es absolut unmöglich, all das rein evolutionistisch im Weismannschen Sinne zu erklären. Als sicher darf nach ihm gefolgert werden, daß die Eizelle und damit auch die Keimzellen relativ wenig typische materielle Verschiedenheiten im Verhältnis zu den vielen Millionen materieller Verschiedenheiten des entwickelten Lebewesens besitzen, d. h. vorgebildete Einzeldeterminanten für alle Möglichkeiten der Entwicklung in der von Weismann postulierten Weise nicht existieren können. Die äquipotentiellen Systeme Drieschs (01), von welchen wir jetzt eine ganze Reihe kennen, sind mit den Weismannschen Vorstellungen ebensowenig vereinbar wie das Vorkommen der repetierenden Regeneration. Wie wäre es sonst möglich, daß z. B. bei *Lumbriculus* das Schwanzende vierzehnmal hintereinander regenerieren kann (Korschelt), wenn die betreffenden Determinanten des Schwanzes von vornherein in der Form individualisierter Einzelelemente im »Nebenidioplasma« der zur Regeneration befähigten Körperzellen der Schwanzregion vorhanden wären?

Wenn es aber als ausgeschlossen betrachtet werden muß, daß die Determinanten in der angenommenen Einzelspezifizierung existieren, dann kann auch irgendeine erbliche Abänderung des Organismus nicht ausschließlich durch eine Änderung ganz bestimmter Determinanten

der Keimzellen bedingt sein. Da andererseits die Keimzellen den Soma-
zellen gegenüber nicht etwas prinzipiell Verschiedenes sind, sondern
Differenzierungsprodukte des Organismus selbst, so müssen sie auch
an den Erlebnissen des Organismus teilhaben und durch sie, wie andere
Körperzellen auch, beeinflusbar sein. Die Individuen sind nicht
artlich bedeutungslose und passive Träger einer allein ver-
mögenden und lediglich auf sie überpflanzten Erbsubstanz,
sondern selbstgestaltende Lebensformen mit Eigenerleb-
nissen, welche die Erbsubstanz jedesmal von sich aus neu-
zubilden vermögen.

II. Die Genese des Typus.

Nach der Lamarckschen Auffassung, welche nach Nägeli als
die »Theorie der direkten Bewirkung« bezeichnet werden kann, liegt
das bestimmende Moment für die Umwandlung der Typen im Organis-
mus selbst. Ändern sich die ethologischen Bedingungen des Organismus
— sei es, daß er selbst durch »freiwillige« Annahme anderer Lebens-
gewohnheiten sie herbeiführt oder daß sie ihm durch eine Änderung
des Milieus aufgezwungen werden —, so bewirkt die Neueinstellung
durch generationsweise fortgesetzte, gleichgerichtete Beanspruchung
oder Betätigung bestimmter Teile des Organismus ihren allmählichen
strukturellen und funktionellen Wechsel im Sinne einer gesteigerten
Anpassung an die geänderten Lebensbedingungen und andererseits eine
Umstellung oder Verkümmern solcher Teile, welche nicht mehr in
der seitherigen Weise beansprucht werden. Lamarck (1809) hat
diesen Gedanken in der Form zum Ausdruck gebracht, daß er von
einem Bedürfnis — besoin — des Organismus sprach; dieser Ausdruck
ist vielfach dahin verstanden worden, als wenn Lamarck behauptete,
das Bedürfnis des Organismus erzeuge direkt etwas Neues, Zweck-
mäßiges, wobei man an einen bestimmt gerichteten Wunsch oder Willen
des Organismus dachte. Plate glaubt, diese Auffassung mit dem
Hinweis widerlegen zu können, daß der »Wunsch nach Haaren keine
Glatze aus der Welt schaffe«. In Wirklichkeit ist aber der Gedanken-
gang Lamarcks ein anderer. Nach ihm verursacht: 1. jede beträcht-
licher und dauernd einwirkende Änderung in den Lebensbedingungen

auch eine tatsächliche Änderung in den Bedürfnissen; 2. jede Bedürfnisänderung muß zu anderer Betätigung führen, um den neuen Anforderungen zu entsprechen, und infolgedessen auch zu anderen Lebensgewohnheiten; 3. jedes neue Bedürfnis, welches zu neuen Betätigungen im Sinne der Befriedigung führen muß, zwingt den Organismus entweder zu einem im Gegensatz zum bisherigen Zustand häufigeren Gebrauch der betreffenden Teile, was zu ihrer Entwicklung und stärkeren Ausbildung führt, oder aber zu einer Neuindienststellung von Teilen, welche die Bedürfnisse durch Beanspruchung eines inneren Gefühls des Organismus unmerklich in ihm entstehen lassen. Was Lamarck unter Bedürfnis versteht, geht auch aus früheren (1801) Äußerungen hervor; hier spricht er von einem Bedürfnis, welches den Vogel auf das Wasser führe, um dort seine Nahrung zu suchen. Das Bedürfnis entspringt nach ihm einer neuen Lebensgewohnheit, die vorhandene Organe durch den Gebrauch zur entsprechenden Entwicklung bringt oder andere, indem der ganze Organismus darauf eingestellt wird, zum Zwecke einer bestimmten Betätigung zur Ausbildung gelangen läßt. Das ist die Lehre vom Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe, die Plate selbst ausdrücklich akzeptiert. Von einem Wunsch ist bei Lamarck nicht die Rede; der Begriff »besoin« bezeichnet nicht etwas Subjektives, keinen bewußten Willen, sondern etwas Objektives, ein Erfordernis im Sinne der Lebenserhaltung oder der Dauerfähigkeit Roux'.

Die Lamarcksche Theorie hat zur Voraussetzung, daß die Abänderung des Organismus, welche durch die stärkere Beanspruchung oder Verkümmern oder Beanspruchungsänderung bestimmter Teile bedingt wird, auch auf die folgende Generation übertragen wird, daß, um es zunächst in der üblichen Formulierung auszudrücken, die »Eigenschaften«, welche der Organismus durch die Änderung seiner Lebensgewohnheiten »erworben« hat, auf die Nachkommenschaft »vererbt« werden. Ich möchte aber hier schon betonen, daß an und für sich eine derartige Annahme nicht absolut notwendig wäre. Es könnte schon genügen, daß die neuen Generationen immer wieder unter die gleichen Lebensbedingungen kommen, welche gleiche Beanspruchungen in bestimmter Richtung erfordern, also einfache Erbllichkeit der Modifikations- bzw. Reaktionsfähigkeit des Organismus.

Die Darwinsche oder selektionistische Theorie kann als die »Theorie der indirekten Bewirkung« bezeichnet werden. Änderungen der Lebensgewohnheiten lösen nach ihr keine zwangsläufigen Abänderungen des Organismus aus. Der Organismus variiert in beliebiger Weise dauernd und ohne jegliche Beziehung zu irgendwelcher Lebenslage oder deren Erfordernissen. Trifft es sich zufällig, daß die eben auftretenden Variationen den Lebensbedingungen gerecht werden, unter welchen der Organismus sich gerade befindet, so ist er im Kampf um die Existenzbedingungen gegenüber jenen Organismen bevorzugt, die keine entsprechende Variation hervorgebracht haben, und wird unter der Voraussetzung ihrer Erblichkeit sie auf die Nachkommenschaft übertragen. Die nicht bevorzugten Organismen dagegen unterliegen und werden ausgemerzt. Das Wesentliche der selektionistischen Theorie ist die Annahme einer dauernden »richtungslosen« Variabilität aus unbekanntem inneren Ursachen und ihre Erprobung durch das Lebensexperiment. Während nach der Lamarckistischen Auffassung jede Änderung des Organismus die natürliche Folge einer Änderung der Milieuverhältnisse und der Lebensgewohnheiten und eine direkte Reaktion auf die neue Einstellung des Organismus durch Beanspruchung der entsprechenden Qualitäten und Organe oder Ausschaltung anderer ist, besteht nach der selektionistischen Lehre zwischen dem Auftreten der Veränderung und den Lebensbedingungen keinerlei kausaler Zusammenhang. Die Änderungen treten zufällig und beliebig auf, über ihren Wert oder Unwert entscheidet jedesmal erst die Lebensprobe am Gesamtorganismus. Alle Organismen, welche einer Änderung ihrer ethologischen Verhältnisse unterliegen, sind auf das Auftreten der zufällig entscheidenden Variationen, welche allein ihren Bestand wahren können, angewiesen; bleiben sie aus, so gehen sie zugrunde. Dem gleichen Schicksal verfallen sie, wenn die Variationen nicht rechtzeitig kommen oder nicht so beträchtlich sind, daß sie den Erfordernissen der neuen Verhältnisse entsprechen. Für die Selektionslehre ist demnach Voraussetzung, daß Variationen in genügender Menge zur richtigen Zeit und am richtigen Ort immer zur Verfügung stehen; sie müssen ferner von vornherein einen solchen Ausbildungsgrad haben, daß sie Selektionswert besitzen, und endlich müssen sie auf die Nachkommenschaft

übertragbar, erblich sein. Auf das Auftreten dieser Variationen selbst ist die Selektion jedoch ohne jeden direkten Einfluß; sie sind bedingt durch innere Vorgänge des Organismus, also durch eine besondere Äußerung des Lebens.

Da die Typen in ganz außerordentlich vielen Einzelmerkmalen mehr oder weniger voneinander abweichen, muß für jede Typusänderung schon eine sehr große Zahl passender Variationen angenommen werden. Ihre Zahl wird Legion, wenn man berücksichtigt, daß noch unvergleichlich viel mehr erst zur Erprobung angeboten werden müssen. Würde diese Probe auch bei jeder neuen Einzelvariation von Organen, Organteilen oder Zellen erst am Gesamtorganismus vorgenommen werden können — Personalselektion —, dann müßte in der phylogenetischen Entwicklung jedes Typus mit einer ungeheuren Zahl von Individuen gerechnet werden. Es wären unendliche Reihen ausgebildeter Individuen nötig, um schließlich aus der Gesamtsumme aller möglichen Einzelvariationen im Organismus ein in allen Teilen den neuen Bedingungen entsprechendes Gesamtindividuum heranzuzüchten. Auf diese Schwierigkeit hat zuerst Roux (81) aufmerksam gemacht; er nahm deswegen für die Ausbildung der Teile nicht Selektion, sondern das Lamarckistische Prinzip der direkten Bewirkung durch Gebrauch und Nichtgebrauch, d. h. durch »funktionelle Anpassung« an. Nach ihm »können alle diese Bildungen (im Knochen, Muskel und Bindegewebe) deshalb nicht durch Auslese aus formalen Einzelvariationen, wie sie die Grundlage der Darwinschen Lehre bilden, hervorgehen, sondern bloß von Qualitäten der betreffenden Gewebe abgeleitet werden, welche das Zweckmäßige bis ins einzelne hinein direkt gestalten«. Im Organismus sind Qualitäten vorhanden, »welche auf die Einwirkung funktioneller Reize das Zweckmäßige in höchst denkbarer Vollkommenheit direkt hervorzubringen, direkt auszugestalten vermögen«. Das selektionistische Prinzip wirkt aber nach Roux auch im Innern des Organismus dadurch, daß nur diejenigen Organe, Organteile oder Zellen schließlich den Gesamtorganismus aufbauen, welche das ihnen eigene Vermögen der direkten Gestaltung am besten zur Entfaltung bringen und dadurch die weniger gut ansprechenden verdrängen. Was also die Zelle auf einen Reiz antwortet, d. h. die spezielle Differenzierung, wird nicht durch Selektion

entschieden, sondern direkt bewirkt. Selektionistisch erprobt wird nur das Wie, indem der Kampf der lebensfähigen Molekel und Zellen je untereinander diejenigen bevorzugt, die am dauerhaftesten auf den Reiz reagieren. Auch die Erscheinungen der Immunität hat neuerdings Roux (18) auf eine solche züchtende Auswahl von vornherein immunitätsfähiger Elemente des Körpers zurückgeführt. Diese »Histonal- oder Intraselektion« Roux' ist also im Prinzip etwas anderes als die Personalselektion; sie ist die Theorie der direkten Bewirkung und steht dadurch, daß sie die Auslese nicht unter zufälligen richtungslosen Varianten treffen läßt, sondern die Differenzierung als eine direkte Folge des Reizes auffaßt, zur eigentlichen selektionistischen Lehre im Gegensatz. Die Lebensprobe findet inter pares statt und nicht inter impares; die Parität ist aber nach dem Lamarckistischen Prinzip von vornherein vorhanden, und nur der Grad der Ausbildung variiert. Es findet, um einen Vergleich zu gebrauchen, der schließliche Wettbewerb gewissermaßen nur unter Rennpferden statt, aber nicht zwischen Renn- und Zugpferden; diese selbst entstehen jeweils nicht durch Auslese zufällig auftretender Variationen, sondern als direkte Folge ihrer speziellen Verwendung.

Man hat gegen die Rouxsche Auffassung schon wiederholt den Einwand erhoben, daß die Annahme der direkten Bewirkung bei der Gestaltung der Einzelteile des Organismus eine weitere Auslese im rein selektionistischen Sinne überflüssig mache oder sie jedenfalls auf ein sehr bescheidenes Maß zurückführe. Aber man kann nicht, wie Plate, die Lamarckistischen Prinzipien als richtig anerkennen und die Histonal-selektion Roux' deswegen verwerfen, weil die »inneren Zweckmäßigkeiten« wie die »äußeren« durch natürliche Zuchtwahl entstünden. Denn gerade die Erkenntnis, daß jede einzelne Zweckmäßigkeit einer Zelle oder eines kleinsten noch lebensfähigen Teiles des Organismus, welche schließlich doch die Gesamtzweckmäßigkeit bedingt, unmöglich in jedem Einzelfalle jedesmal erst am ausgebildeten Individuum erprobt werden könne, hat Roux zu seiner Theorie geführt. Ganz abgesehen davon, ob die nötigen Variationen auch immer dargeboten werden, ist das in der Tat einer der schwerwiegendsten Einwände gegen die Richtigkeit des Selektionsprinzips als ausschließlich bestimmender Entwicklungsfaktor.

Von anderen Voraussetzungen als Roux ausgehend, ist Weismann zu seiner Germinalselektion gekommen. Für ihn kann jede Typusänderung, wie schon oben erörtert wurde, nur von einer Änderung der Konstitution des Keimplasmas, d. h. der Keim- oder Eizelle, ihren Ausgang nehmen, und da sie ihrerseits in jedem Eirzelfalle an ein bestimmtes materielles Substrat, die Determinanten, gebunden ist, so müssen die Determinanten zunächst eine Änderung erfahren. Weismann dachte sich, daß entsprechend dem Darwinschen Kampfprinzip die Determinanten im Keimplasma sich gegenseitig die der Zelle zugeführten Nährstoffe streitig machen und daß dadurch die überlegenen Determinanten, welche so an Masse und Kraft zunehmen, bei der Entfaltung des Keims kräftigere Zellen, Zellgruppen oder Teile des Organismus hervorbrächten, während die unterlegenen zu entsprechend geschwächten Determinanten führten. Rein vom Zufall der Determinatenernährung hängt es danach ab, ob eine Variation auftritt. Über Wert oder Unwert der Variation entscheidet auch nach Weismann erst die Lebensprobe am fertigen Organismus. Im Gegensatz zur Rouxschen Histornalselektion, welche eine Ersparung an Individuen bedeutet, bleibt bei der Germinalselektion die Entscheidung über jede kleinste Variation der Personalselektion vorbehalten. Während Roux das Auftreten der Variation selbst auf direkte Bewirkung zurückführt, bestimmt nach Weismann der Zufall der Ernährung der gerade begünstigten Determinante Ort und Art der auftretenden Variation; an und für sich steht diese in keinerlei kausalem Zusammenhang mit etwaigen Milieuänderungen des ausgebildeten Organismus. Jede Anregung zur Änderung des Typus geht auch hier wieder wie bei der schon erörterten Weismannschen Lehre nur von den inneren Vorgängen der Keimzellen aus, unbeeinflußt vom Körper und dessen Zellen. Es gilt also auch für die Germinalselektion, was oben über die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas gesagt wurde. Dazu kommt, daß die ungeheure Zumutung der jedesmaligen Lebensprobe am Individuum auch für die kleinste Einzelvariation im Körper unverändert bestehen bleibt.

Eine besondere Berücksichtigung erfordert noch der Satz von der »richtungslosen« Variation als Voraussetzung des selektionistischen Prinzips. Bei der Annahme einer direkten Bewirkung verursacht jeder

Reiz eine adäquate Zustandsänderung, also eine bestimmt gerichtete Variation. Leugnet man die Möglichkeit eines derartigen Vorgangs, dann kann die Variation nur »richtungslos« sein, d. h. sie steht in keinem Kausalzusammenhang mit irgendeinem Reiz, ist örtlich und zeitlich nicht an ihn gebunden und in ihrer Art nicht von ihm bestimmt. Dabei wird ein Umstand nicht gebührend beachtet. Ich habe auseinandergesetzt, daß die Organismen als historische Wesen aufzufassen sind, daß sie eine bestimmte, ihren Lebensgewohnheiten entsprechende und allmählich gewordene Konstitution besitzen, die im Sinne des Gesamtbauplans des Organismus einseitig differenziert ist, daß sie sich zugleich aber auch unter Berücksichtigung ihres historischen Bestandes unter den einmal angenommenen Lebensbedingungen nur in ganz bestimmter Entwicklungsrichtung bewegen. Diese Differenzierung ist im Prinzip genau die gleiche wie jede Zelldifferenzierung. Damit ist aber auch die Reaktionsfähigkeit in ihrer Richtung festgelegt. Irgendwelche strukturelle oder funktionelle Änderungen des Organismus oder Teile von solchen müssen von vornherein in ihrem Wesen an die bestehende Konstitution des Typus gebunden sein und sich im allgemeinen Rahmen desselben halten. Alle Variationen, welche zu einer Typusänderung führen, müssen der einmal eingeschlagenen Entwicklungslinie folgen. Ich (21) war in der Lage, durch eine eingehende vergleichend-anatomische Untersuchung des Menschenfußes den vermutlichen Gang der allmählichen Umwandlung des distalen Abschnittes der unteren Extremität in seinen Einzelheiten zu bestimmen und konnte dabei nachweisen, daß der Menschenfuß in seinem ganzen Aufbau nicht nur noch den Typus des ursprünglichen Landwirbeltierfußes und des späteren Kletterfußes erkennen läßt, sondern auch bei seiner Umformung zum Stand- und Lauffuß nicht plötzlich etwas Neues schafft, sondern die gegebene historische Konstitution sklavisch beibehält und sie im Sinne der anders garteten Beanspruchung Stück für Stück umbaut. Alle hierbei auftretenden Variationen können sich also nur in der Richtung der durch die Aufrichtung und den aufrechten Gang des Menschen bedingten Entwicklungstendenz des Gesamtorganismus geltend gemacht haben. Es läßt sich hier freilich einwenden, daß gleichwohl die Variation als solche richtungslos gewesen sein könnte und die Entwicklung nur

deswegen den Eindruck einer bestimmt gerichteten macht, weil die anderen Variationen, welche der allgemeinen Tendenz nicht entsprachen, durch die Ausmerzung der Individuen beseitigt wurden. Allein dann müßte das Vorkommen solcher richtungslosen Variationen, die ja in viel größerer Menge als die gerichteten vorhanden und jederzeit bei allen Organismen nachweisbar sein müßten, irgendwie einmal aufgezeigt werden können. Auch sonst ist auffallend, daß, wo immer typusändernde Variationen direkt beobachtet wurden, sie bei gleichen allgemeinen Lebensbedingungen (Kultur) durchaus nicht beliebiger Natur sind, sondern nach Baur homologe Reihen bilden. Fast bei jedem in größerem Umfang kultivierten Laubbaum tritt eine Trauer rasse, eine Pyramiden rasse, eine geschlitztblätterige Rasse, eine schmalblätterige Rasse, eine Rasse mit schüsselförmigen, eine mit krausen und eine mit roten Blättern auf (Baur). Auch bei den Domestikationserscheinungen der Tiere sind es meist bestimmte Merkmale, die bei den verschiedenen Formen in gleicher Weise auftreten: Kleinwüchsigkeit und Riesenwuchs, Hängeohren, Färbungsvariationen wie Scheckung, Albinismus, Melanismus und Rutilismus und gewisse Haarformvariationen (E. Fischer); auch Stummelschwänzigkeit dürfte hierher gehören. Das alles sieht nicht nach einer apriorischen absoluten Richtungslosigkeit aus. Im Grunde genommen könnte, da jede Differenzierung die Art der Variation bestimmen muß, eine etwaige Richtungslosigkeit nur für die allererste phylogenetische Differenzierung der Organismen Geltung haben. Boveri sprach sich dahin aus, daß jede Einrichtung nur auf dem Boden einer einfacheren erwachsen konnte, die selbst schon etwas völlig Fertiges, Funktionsgemäßes darstellt. Die Richtung der Variation muß schon in ihren Grundlinien irgendwie determiniert und kann nicht richtungslos sein. Kammerer (20) erklärt völlige Richtungslosigkeit zudem für ein physikalisches Unding; sie werde dadurch vorgetäuscht, daß man den Gesamthabitus des Organismus, also viele Merkmale zusammen betrachte, statt Einzelmerkmale herauszugreifen; diese könnten aber nur nach wenig Richtungen variieren, und zwar gewöhnlich nach vorwärts und rückwärts. Danach gäbe es also im wesentlichen nur Plus- und Minusvarianten, deren allmähliche Häufung die Typusänderung bedingen würde.

In eigenartiger Weise versuchte Weismann die Möglichkeit einer bestimmt gerichteten Entwicklung und also auch der Variation mit dem selektionistischen Prinzip zu vereinbaren. Er nahm an, daß die bei der Germinalselektion begünstigten oder benachteiligten Determinanten eben wegen ihres besseren oder schlechteren Ernährungszustandes in der einmal eingeschlagenen Richtung verharren können, und die entsprechende Determinantenentwicklung so zwangsläufig weitergehe. Allein selbst die Richtigkeit der Germinalselektions- und Determinantenlehre vorausgesetzt, ist damit die Frage keineswegs der Lösung näher gebracht; denn es handelt sich weniger darum, wie eine vorhandene Variation sich weiter entwickelt, sondern ob ihr erstes Auftreten richtungslos ist oder nicht. Gerade hier aber wird die Richtungslosigkeit von Weismann anerkannt; denn nach ihm ist die Art der Variationsmöglichkeit nicht durch den Differenzierungszustand des Organismus oder seiner Teile bestimmt, sondern hängt von der Zufälligkeit der Determinatenernährung ab. Bei der gerichteten Variation können jeweils nur ganz bestimmte Determinanten zu- oder abnehmen, nicht aber irgendwelche, die gerade der Nahrungsstrom begünstigt oder vernachlässigt.

Man hat — so besonders De tto — gegen das Lamarckistische Prinzip den Einwand erhoben, daß es vitalistisch sei, und es daher von vornherein abgelehnt. Dieser Vitalismus wird darin gesehen, daß man dem Organismus und seinen Teilen die Fähigkeit zutraut, auf einen bestimmten Reiz mit einer bestimmten, dem Reiz angepaßten Reaktion zu antworten. Aber in dieser Annahme steckt nicht mehr Vitalismus als in der von jedem Biologen als selbstverständlich betrachteten Anerkennung der metabolistischen Erscheinungen. Wenn ein zusammengesetzter Organismus oder eine Einzelzelle imstande ist, aus einem Gemenge ihm zugeführter Stoffe ganz bestimmte herauszuwählen und sie zum Aufbau des eigenen Körpers zu verwenden, und zwar die einzelnen Stoffe wieder in dem Maße, wie es seiner eigenen Natur entspricht, dann liegt hier eine Lebensäußerung vor, die wir nicht weiter definieren oder erklären können, die aber ihrer Natur nach nichts anderes ist als eine bestimmte, angepaßte Reaktion auf einen bestimmten Reiz. Man könnte freilich sagen — auf diesen Einwand werde ich

noch in anderem Zusammenhange zurückkommen —, daß es sich hierbei nicht mehr um eine primäre Lebenseigenschaft handelt, sondern schon um etwas durch Selektion Gezüchtetes oder, um mit Detto zu reden, nicht um eine Ökogenese, sondern um einen Ökologismus. Allein diese Aufstellung ist weder beweisbar, noch wahrscheinlich. Denn im Wesen des Lebens liegt gerade der Metabolismus als primäre Eigenschaft begründet, muß also von vornherein in allem Lebenden vorhanden gewesen sein; »Leben« birgt schon eine »primäre Zweckmäßigkeit« (Jensen) in sich. Beim Metabolismus ist die Affinität zu bestimmten Stoffen Voraussetzung. Der zweite Einwand, daß der Lamarckismus das Problem selbst zum Erklärungsgrund mache, indem er die Tatsache, daß der Organismus zweckmäßiger Reaktionen fähig sei, aus der Fähigkeit, sich geänderten Bedingungen anpassen zu können, erklärt (Detto, Baur), übersieht, daß eine »Erklärung des Problems« überhaupt nicht, auch nicht durch die selektionistische Lehre gegeben werden kann. Allerdings nimmt der Lamarckismus an, daß der lebenden Substanz als primäre Lebenseigenschaft die Fähigkeit zukommt, auf einen bestimmten Reiz bestimmt zu reagieren; er führt damit das Problem auf seine letzte heute mögliche Auflösbarkeit zurück. Die selektionistische Lehre macht aber gleichfalls eine Voraussetzung und zwar die, daß irgendwelche Variationen, unter denen die Auslese stattfindet, vom Organismus produziert werden; sie sieht sich zu der Annahme gezwungen, daß die lebende Substanz aus in ihr liegenden, uns unbekanntem und dem Leben eigentümlichen Ursachen dauernd neue Strukturen zunächst ohne bestimmte Zwecke hervorbringt, und arbeitet im Grunde gleichfalls mit einer rätselhaften primären Lebenseigenschaft, für welche sie die Erklärung schuldig bleiben muß. Indem sie aber das willkürliche und zufällige Auftreten von funktionell unbestimmten Formen behauptet, die erst nachträglich durch das Lebensexperiment ihre Bedeutung erhalten sollen, setzt sie sich über die in der Natur jeder Materie liegende und von vornherein gegebene Gebundenheit von Struktur und Funktion hinweg, ohne aber das Variationsproblem selbst dadurch der Lösung näher bringen zu können.

III. Die Reaktionsfähigkeit.

Darwin war, wie aus zahlreichen Äußerungen hervorgeht, sich vollständig klar darüber, daß die Zuchtwahl als solche nicht die Typusänderung schaffe, sondern nur mit den vorhandenen und von der Natur im Organismus selbst gelieferten Variationen operiere. Er sagt darüber (72): »Der Mensch kann weder Varietäten entstehen machen, noch ihr Entstehen hindern; er kann nur die vorkommenden erhalten und häufen.« Daß diese Variationen erblich sein müssen, um phylogenetischen Wert zu haben, ist ihm gleichfalls nicht entgangen, wenn er auch Art und Umfang der Erbllichkeit nicht kannte: »Vielleicht wäre die richtigste Art die Sache anzusehen die, daß man jedweden Charakter als erblich und die Nichtvererbung als Anomalie betrachtet.« Wenn also Vererbungsexperimente der letzten Jahre (Johannsen, 13) festgestellt haben, daß reine Selektion keine Typusänderung hervorzu- bringen vermag, so ist damit die Auffassung Darwins selbst nicht widerlegt, sondern nur experimentell bestätigt worden. Alle Züchtungen in »reinen Linien« und in »Klonen« haben zu dem Resultat geführt, daß unter gleichbleibenden Lebensbedingungen eine Konstitutionsänderung des Typus — sofern keine Mutation auftritt — nicht vorkommt, sowie daß auftretende individuelle Abweichungen sich nicht als konstant erweisen. Individuelle Abweichungen vom Typus, welche in der einfachsten Form Plus- oder Minusvarianten sind und sich durch ihre Inkonstanz, d. h. Nichterblichkeit, charakterisieren — nichterbliche Variationen —, werden als »Modifikationen«, »Somationen oder Paravariationen«, Konstitutionsänderungen des Typus, welche erblich sind — erbliche Variationen —, als »Mutationen« oder »Idiovariationen« voneinander unterschieden. Ich werde mich der Ausdrücke Modifikationen und Mutationen in diesem Sinne bedienen.

Der Kernpunkt des ganzen Problems läßt sich in folgende beiden Fragen zusammenfassen:

1. Was ist das Wesen der Mutation und was bedingt ihr Auftreten?
2. Wie verhält sich die Modifikation zur Mutation?

Man kann auch fragen, woran es liegt, daß Änderungen in der

Erscheinungsform eines Organismus das eine Mal erblich, das andere Mal nicht erblich sind. Denn in der Art des Merkmals an sich kann dieser Unterschied nicht begründet sein, da die gleichen äußeren Erscheinungsformen, z. B. Blütenfarbe oder Größe, in einem Falle als erbliches, im anderen Falle als nichterbliches Merkmal beobachtet werden können.

Die Vererbungswissenschaft unterscheidet nach Johannsen (13) zwei Typen, welche in einem besonderen Verhältnis zueinander stehen, den Phänotypus und den Genotypus. Der Phänotypus ist das Bild, unter dem der Organismus sich sichtbarlich präsentiert und stellt das Produkt des Zusammenwirkens zweier Momente dar: eines inneren konstitutionellen, historisch überlieferten Bildungsfaktors und sämtlicher auf diesen Faktor einwirkenden und ihn modellierenden äußeren Umstände. Da die durch diese Außenfaktoren bedingten Modellierungen (Modifikationen) als nichterblich gelten, so ist nur das rein konstitutionelle historische Substrat des Organismus auf eine neue Generation übertragbar. Dieses Substrat ist der Genotypus. Es gibt aber keinen Organismus, an dessen spezieller Gestaltung nicht irgendwelche Außenfaktoren irgendwie teilnehmen, und somit folgt aus jener Definition, daß alle Organismen als reelle Individuen nur Phänotypen sein können, während der Genotypus eine Fiktion oder Abstraktion, ein durchaus ideeller Artbegriff ist. Der Phänotypus stellt die Individualform, der Genotypus die Idealform eines Organismus in gewissem Sinne dar. Streng genommen trifft aber auch diese Bezeichnung für den Genotypus nicht zu, da wir niemals in der Lage sind, irgendeinen Organismus sich so gestalten zu lassen, daß er als das reine Produkt des Innenfaktors erscheint, und wir daher kaum sicher feststellen können, was an seiner schließlichen Erscheinungsform in Wirklichkeit auf Konto irgendwelcher Außenfaktoren zu setzen ist. Der Genotypus läßt sich aber auch nicht, wie vielfach geglaubt wird, auf dem indirekten Wege der Erbanlage bestimmen: denn auch hierbei kann es sich immer nur um relative Umschreibungen handeln. Dabei ist es gleichgültig, ob man den Begriff des Geno- und Phänotypus auf den ganzen Organismus oder nur auf einzelne Teile oder Merkmale anwendet.

Roux (20) bezeichnet als »Typus« die durch das Ei bestimmte

und ohne die gestaltende Mitwirkung äußerer Faktoren entwickelte Artform. Soweit die äußeren Faktoren die Gestaltung determinieren, wirken sie nach ihm atypisch. Kommen solche atypische Wirkungen (z. B. Klima, Boden) überwiegend häufig vor, so sind die atypischen Gestaltungen normal. Der Begriff des Genotypus kommt also dem Roux'schen Typus nahe, und der Phänotypus entspräche etwa der »atypischen Norm«. Noch abstrakter lauten die Definitionen Johannsens selbst. Nach ihm umfaßt der Genotypus alle Konstitutionselemente, welche die Reaktionsnorm einer Zygote bedingen: genotypisch und erblich ist also jede Reaktionsnorm eines Organismus. Reaktionen auf die wechselnden Milieufaktoren sind aber alle Lebensäußerungen eines Organismus, auch die Bildung von Organen und Geweben. Jede Erscheinungsform eines Organismus ist demnach der Ausdruck einer konstitutionellen Reaktionsfähigkeit und als solche auf die folgende Generation übertragbar. Jedes äußere Merkmal ist das Zeichen einer Reaktion; erblich ist nicht irgendein Merkmal, sondern allein die Fähigkeit, auf bestimmte äußere Faktoren in bestimmter Weise zu reagieren. Baur sagt: »Vererbt wird immer nur eine bestimmte spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingung, und was wir als äußere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Außenbedingungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat.« Es ist ersichtlich, daß bei einer derartigen Definition der Begriff der Modifikation und Nichterblichkeit ihren ursprünglichen Sinn verlieren. Denn Modifikationen sind ja nichts anderes als mit unseren Sinnen wahrnehmbare Eigenschaften und die Resultate von Reaktionen auf Umweltfaktoren, welche auf genotypischer, also erblicher Reaktionsfähigkeit beruhen. Die Ausdrucksweise: »Modifikationen sind nicht erblich«, der man in den Darstellungen der Vererbungslehre begegnet, ist daher zum mindesten sehr mißverständlich; denn wenn alles nur Reaktionen sind, dann kommt es nicht auf das Merkmal oder die Modifikation an, sondern nur auf die Reaktionsfähigkeit des Organismus. Bleibt diese in den folgenden Generationen unter gleichbleibenden Außenfaktoren unverändert, dann ist sie eben erblich und damit auch die durch bestimmte Faktoren bestimmte Reaktion, welche im Merk-

mal oder in der Modifikation nur zum sichtbaren Ausdruck kommt. Auch O. Hertwig ist dieser Widerspruch schon aufgefallen; er sagt mit vollem Recht: »Es ist logisch nicht richtig, nur in der einen Art des Endproduktes den Ausdruck der Erblichkeit erblicken zu wollen.«

Ich will dies an einigen Beispielen erläutern, zunächst an dem Falle Bours der rot und weiß blühenden Primel. *Primula sinensis rubra* blüht bei gewöhnlicher Temperatur rot, wird sie dagegen bei 30° herangezogen, so treten nur weiße Blüten auf. Läßt man die Pflanze fortgesetzt im Warmhaus, so ist sie weißblütig; sowie sie aber wieder in gewöhnliche Temperatur zurückversetzt wird, blüht sie wiederum rot. Die Weißblütigkeit wird demgemäß als Modifikation betrachtet. Denn, so wird geschlossen, die besonderen Umweltfaktoren — in diesem Falle die höhere Temperatur — haben die Pflanze in ihrer Konstitution nicht so geändert, daß sie oder ihre Nachkommen nun auch unter den ursprünglichen Bedingungen — gewöhnliche Temperatur — weiterhin weiß blüht. Die Modifikation wäre daher nicht erblich. Die Weißblütigkeit ist eine phänotypische Erscheinung, die Rotblütigkeit ist die genotypische. In Wirklichkeit muß die Formulierung anders lauten. *Primula sinensis rubra* besitzt aus uns unbekanntem und in der inneren Konstitution des Organismus gelegenen Gründen die Fähigkeiten, auf die Umweltfaktoren der Temperatur in ihrer Blütenfarbe doppelt anzusprechen. Wäre die Primel eine tropische Pflanze, welche in der freien Natur dauernd einer Temperatur von 30° ausgesetzt wäre, dann blühte sie und ihre Nachkommen weiß, und der Experimentator, der sie etwa in den Tropen in das Kalthaus gebracht hätte, hätte dabei ihre Rotblütigkeit festgestellt. Er hätte vermutlich die Weißblütigkeit für genotypisch und die Rotblütigkeit für phänotypisch erklärt. Wir können somit in diesem Falle sagen: *Primula sinensis rubra* besitzt eine zweifache Reaktionsfähigkeit, welche als solche vererbt wird. Phänotypus und Genotypus sind hier nur relative Begriffe. Rot- und Weißblütigkeit sind als entsprechende Reaktionsäußerungen erblich.

Derartige mehrfache Reaktionsfähigkeiten sind weit verbreitete Erscheinungen. Verpflanzt man unser Edelweiß (*Leontopodium alpinum*) in die Ebene, so »entartet« es, d. h. es büßt zum Teil, wie sehr viele

hochalpine Pflanzen, seinen spezifischen Habitus ein; es wird hoch, weniger behaart, weniger weiß, die Blüten werden im Verhältnis zur Pflanze kleiner und verlieren ihren rein monözischen Charakter (Schroeter). Bonnier hat solche Habitusänderungen an einer ganzen Reihe alpiner Pflanzen festgestellt, sobald sie in die Ebene versetzt wurden. Sie nahmen dabei den Charakter von »Ebenenpflanzen« an. Ein sehr schönes an die Primel erinnerndes Beispiel ist *Trifolium pratense*. Unser gewöhnlicher Wiesenklee hat eine alpine großköpfige Abart mit schmutzigweißen Blüten (var. *nivale*); bei Kultur in der Ebene geht diese Form nach Schroeter in die normale rotblühende über. In all diesen Fällen wird unter den gleichen äußeren Verhältnissen — alpines oder Ebenenklima — stets die entsprechende Reaktion verwirklicht. Welches aber nun der eigentliche Genotypus und welches der Phänotypus ist, ist nicht bestimmbar. Beim Edelweiß handelt es sich, soviel wir wissen, um eine mittel- oder ostasiatische Stepperpflanze, die vielleicht ursprünglich den Ebenenhabitus gehabt hat und mit der Höhenänderung ihres Standortes den alpinen Charakter annahm; ob aber zur Zeit dieser Vorgänge die Milieuverhältnisse der »Ebene« so den heutigen entsprachen, daß die Ebenenform des Edelweißes von heute auch die des *Gnaphaliums* von damals war, entzieht sich unserer Kenntnis. Im phylogenetischen Sinn könnte also der Ebenenhabitus nur relativ, d. h. im Verhältnis zum alpinen Phänotypus Genotypus sein, da dieser selbst nur den Wert einer Standortreaktion haben kann. Welches der eigentliche Genotypus ist, wäre danach im Einzelfall immer nur durch die genaue Phylogenie, nicht aber durch eine Vererbungsanalyse feststellbar. Jedenfalls besteht in den angezogenen Fällen mindestens eine doppelte Reaktionsfähigkeit.

Betrachtet man die Frage vom Standpunkt des Evolutionsproblems aus, so lautet sie in der üblichen Fassung folgendermaßen: Im Falle der Primel ist die Weißblütigkeit eine durch die äußeren Verhältnisse »erworbene Eigenschaft«; behauptet man, daß diese erblich sei, so müßte die Primel auch dann weiß blühen, wenn man ihre Nachkommenschaft in gewöhnliche Temperatur zurückversetzt. Da aber dies nicht zutrifft, sondern die Primel bei Rückversetzung auch in ihrer Nachkommenschaft rot blüht, ist die »erworbene Eigenschaft« der Weißblütigkeit

nicht vererbt worden. »Modifikationen sind nicht erblich.« In diesem Sinne wird der Fall der Primel und alle anderen gleichgelagerten gedeutet und als Beweis gegen die »Vererbung erworbener Eigenschaften« gewertet. Ich habe jedoch schon oben hervorgehoben, daß eine derartige Auslegung nicht statthaft ist. Die Weißblütigkeit, um bei der Primel zu bleiben, ist keine »erworbene Eigenschaft«, sondern eine spezifische, in der inneren Konstitution gelegene und als solche auch vererbare Reaktion auf bestimmte Milieuverhältnisse. Kehren diese in der Deszendenz dauernd wieder, so wird die Primel auch dauernd weiß blühen. Beim Edelweiß und den anderen alpinen Pflanzen liegen die Verhältnisse ebenso; unter der dauernden Einwirkung der als Reiz wirkenden klimatischen Verhältnisse hat das *Gnaphalium* Edelweiß-Charakter, weil sein Organismus die Fähigkeit besitzt, auf die Umweltfaktoren mit dem Edelweiß-Habitus zu reagieren. Wenn man also erwartet, daß dieser Charakter auch dann beibehalten wird, wenn der Organismus unter andere Verhältnisse kommt — beim Experiment sind es stets die ursprünglichen, was aber bei den natürlichen Vorgängen keineswegs ebenso der Fall sein dürfte —, so postuliert man nicht den Erwerb einer Eigenschaft, sondern die Aufgabe einer vorhandenen Reaktionsfähigkeit. Man erwartet, daß der Organismus der Pflanze auf die gewöhnlichen Umweltfaktoren nicht mehr wie bisher reagiert, daß er demnach seine »Anpassungsfähigkeit« in dem speziellen Falle verliert oder, mit anderen Worten, daß bestimmte, dauernd auf ihn einwirkende ethologische Verhältnisse den Organismus in seiner Konstitution so ändern, daß er auf andere Verhältnisse — unter Umständen frühere — nicht mehr anspricht, sich also als differenziert erweist. An Stelle einer vorhandenen Vielseitigkeit soll eine Einseitigkeit treten. Es wird in diesem Falle nicht irgendetwas erworben, sondern im Gegenteil eine vorhandene Reaktionsfähigkeit verloren. Mit dieser Analyse kommen wir aber zu einer wesentlich anderen Formulierung des Begriffes der Vererbung erworbener Eigenschaften. Es ist nicht mehr gängig, mit Baur zu sagen: »Alle unsere experimentelle Erfahrung geht . . . dahin, daß erworbene Eigenschaften, d. h. Modifikationen in unserer Terminologie nicht vererbt werden.«

Wir haben bisher festgestellt, daß Entwicklung im phylogenetischen Sinne zunächst einmal Aufgabe einer vorhandenen Reaktionsfähigkeit bedeutet, welche zu einer Fixierung oder einseitigen Differenzierung in bestimmter Richtung führt. Hieran knüpft sich die Frage: Was wird nun aus der nicht manifestierten Reaktionsfähigkeit? Im Falle der Alpenpflanzen und speziell des Edelweißes ließ sich zeigen, daß die »alte« Reaktionsfähigkeit überhaupt nicht geschwunden ist. Seit den Eiszeiten, so darf wohl angenommen werden, wächst die Pflanze im hochalpinen Klima, in welchem sie ihren spezifischen Habitus angenommen hat, der von Generationen zu Generationen immer wiederkehrt. Da aber das Experiment zeigt, daß das Edelweiß, in die Ebene versetzt, seinen Habitus zu ändern vermag, also auf den Ebenenreiz noch spezifisch reagieren kann, folgt, daß dieser Organismus trotz seines charakteristischen Aussehens nicht einseitig differenziert ist. Dieselbe Erscheinung hat Nägeli in ausgedehnten Versuchen an den alpinen Hieracienarten festgestellt. Aber gleichwohl gilt das nun nicht für alle alpinen Pflanzen. Während einzelne das Versetzen in die Ebene nicht vertragen und überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, behalten andere auch in der Ebene wenigstens einige spezifische Merkmale bei und zeigen damit den Beginn einer Differenzierung und Festlegung ihrer Reaktionsfähigkeit. Zederbauer fand, daß im Gebiet des Erdschias-dagh' in Kleinasien *Capsella bursa pastoris*, das, wie die Art seiner Ausbreitung zeigt, nur durch den Menschen verschleppt sein kann, typische alpine Charaktere, und zwar vor verhältnismäßig erst kurzer Zeit, angenommen hat: tiefgehende Wurzeln, niederen Stengel und xerophilen Blatthabitus. Bei Versuchen mit dieser Pflanze in gewöhnlichem, nicht alpinem Klima — Aussaat der Samen — zeigte sich, daß die Assimilationsorgane zuerst wieder den alpinen Charakter verloren, daß aber der Stengel noch nach vier Generationen niedrig geblieben und nur um ein geringes höher geworden war. In diesem Falle ist also die Reaktionsfähigkeit z. T. schon deutlich herabgesetzt und die einseitige Differenzierung auf dem Wege zur Fixation. Ganz ähnliche Beobachtungen liegen für die beiden eigentümlichen Serpentinformen von *Asplenium viride* und *Asplenium adiantum nigrum* vor. Beide Farne erscheinen auf Serpentin in ganz

charakteristischen Abarten als *Asplenium adulterinum* bzw. *serpentini*, welche nach Schimper auf ihrem Substrat in größter Menge und Üppigkeit gedeihen. Sadebeck gelang es, durch Kultur auf gewöhnlichem Boden die Rückkehr zur Stammform zu erzwingen, jedoch erst nach der sechsten Generation. Hier ist also die alte Reaktionsfähigkeit noch nicht ganz geschwunden; nach länger dauernder Einwirkung der alten Milieuverhältnisse sprechen die beiden Pflanzen wiederum auf diese an. Wie sich die Galmeivariationen von *Viola lutea* und *Thlaspi alpestre* in dieser Beziehung verhalten, ist, soweit ich sehen konnte, noch nicht festgestellt worden. Eine sehr starke Differenzierung und Reaktion auf die besonderen Milieuverhältnisse zeigen die Xerophyten. Bei vielen Akazienarten ist die Transpiration durch den Verlust der Blätter herabgesetzt, und die Blattstiele sind zu Phyllodien verbreitert; werden aber solche Akazien feucht gehalten, so treten wieder gefiederte Blattspreiten — Heterophyllie — auf, ja man kann bei den jungen sich entwickelnden Pflanzen durch entsprechende Maßnahmen (Feuchtigkeit) die Phyllodienbildung gänzlich hintanhaltend und Pflanzen mit gefiederten Blättern heranziehen, wie sie für andere Akazienarten charakteristisch sind. Auch bei Colletien ist eine entsprechende Abänderung des xerophilen Typus möglich. Dagegen gelingt es nicht, Kakteen zur Aufgabe ihres Habitus und zur normalen Blattbildung zu veranlassen; sie sind also einseitig differenziert. Eine interessante mehrseitige Reaktionsfähigkeit besitzt *Polygonum amphidium*. An dieser Pflanze lassen sich drei Formen unterscheiden: eine Landform var. *terrestre*, eine Wasserform var. *aquaticum* und eine Dünenform var. *maritimum*, also ein hygrophiler, hydrophiler und xerophiler Typus, welche sich nicht nur in ihrem Gesamthabitus, sondern auch durch charakteristische Unterschiede im Bau der Stengel und Blätter unterscheiden. Massart gelang es, indem er die verschiedenen Formen in die entsprechenden Bedingungen versetzte, die eine jeweils in die andere überzuführen und dadurch zu zeigen, daß hier in unserem Sinne keine Formfixierung und bestimmte Differenzierung vorhanden ist.

Aus diesen Beispielen, welche sich unschwer vermehren ließen, folgt, daß wir dreierlei Zustände der Reaktionsfähigkeit unterscheiden können: 1. Vielseitigkeit, 2. einseitige Festlegung und Fixierung — Ir-

reversibilität — und 3. Reversibilität. Welcher Zustand im Einzelfalle vorliegt, läßt sich nur durch genaue Naturbeobachtungen und Versuche feststellen. Die einzelnen Arten können sich durchaus verschieden verhalten. Pflanzen, welche nach Ort und Art ihres Vorkommens in der Natur zunächst den Eindruck machen, daß sie einseitig differenziert sind, können sich gleichwohl unter anderen Verhältnissen noch reversibel oder vielseitig erweisen. Zu einer dauernden Fixierung besteht in diesen Fällen offenbar kein innerer Zwang; aber unter bestimmter Milieuverhältnissen, welche für die Pflanze die Regel geworden ist, reagiert sie nur in einer Richtung; das genügt, ihren Bestand zu wahren, sie dauerfähig zu erhalten. In vielen Fällen dokumentiert sich aber die ursprüngliche Reaktionsfähigkeit noch in ganz besonderer Weise. Xerophile Pflanzen sind oft, wie schon hervorgehoben, dadurch charakterisiert, daß sie keine eigentlichen Blätter besitzen, sondern an ihrer Stelle die Blattstiele oder die Sproßachsen zu Assimilationsorganen verbreitert oder Dornen entwickelt haben. Nach Goebel (13), dessen Ausführungen ich hier folge, zeigen aber die Jugendstadien solcher Pflanzen oft abweichende Verhältnisse und stimmen in ihrer Gestaltung mit nicht xerophilen Pflanzen überein. Namentlich haben sie vielfach, doch nicht immer, wohlentwickelte Blätter. Die Blattentwicklung der Keimpflanzen ist bei Kakteen, *Casuarina*, *Ruscus aculeatus* und *hypoglossus* u. a. keine wesentlich andere als späterhin. Aber selbst nahe verwandte Formen können hierbei Verschiedenheiten zeigen; denn *Ruscus androgynus* besitzt als Keimpflanze große wohlentwickelte Laubblätter, welche später nicht mehr auftreten, vielmehr sind dann auch hier die Blätter zu kleinen Schuppen verkleinert. Bei den Phylodien besitzenden Akazien haben die Keimpflanzen ausnahmslos Blätter mit doppelt gefiederten Spreiten und normalen Blattstielen. *Zylla myagroides*, eine Crucifere mit zu Dornen ausgebildeten Sproßachsen und verkümmerten Blättern, hat in der Jugend große wohlentwickelte Blätter. *Ulex europaeus*, dessen Blätter in Dornen verwandelt sind, besitzt als Keimpflanze dreizählige Laubblätter wie andere Genisteen. Die Colletien haben als Keimpflanzen zylindrische Sproßachsen mit wohlentwickelten Laubblättern. Bei Kakteen mit völlig rückgebildeten Blättern tritt Laubblattbildung auch an der Keimpflanze nicht

mehr auf; aber auch bei ihnen zeigen die letzteren in den Sproßachsen vielfach primitivere Gestaltungsverhältnisse. Goebel führt diese Besonderheit der Jugendstadien und der Primärblätter darauf zurück, daß die Keimpflanzen im Schutze anderer Pflanzen aufwüchsen und sich nur entwickelten, wenn genügend Wasser vorhanden sei, während die weiter entwickelte Pflanze anderen Ansprüchen zu genügen habe.

Es ist nicht zweifelhaft, daß in sämtlichen angeführten Fällen der xerophile Habitus der Pflanze ein Sekundärerwerb ist, d. h. die Pflanzen von gewöhnlichen hygrophilen Formen abstammen. Die besondere Gestaltung der Primärblätter ist also, worauf z. T. schon Darwin (72) hingewiesen hat, eine phylogenetische Reminiszenz oder mit anderen Worten ausgedrückt, das Zeichen einer ursprünglichen Reaktionsfähigkeit auf andere Umweltfaktoren, welche — nach der Bemerkung Goebels — in der ersten Entwicklung noch tatsächlich verwirklicht und wirksam sind. Die Reaktion äußert sich in einer besonderen Gestaltung des Organismus bzw. seiner Teile; ist diese Gestaltung also nachweisbar, so zeigt sie an, daß auch die Reaktionsfähigkeit noch nicht völlig erloschen ist, selbst wenn sie nur in bestimmten Entwicklungsstadien, in welchen die besonderen und den ursprünglichen wieder entsprechenden Milieuverhältnisse sich geltend machen können — hier bei der Keimpflanze —, sichtbar zu werden vermag. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet erscheint die einseitige Differenzierung und Fixierung eines Reaktionszustandes als progressive Entwicklungstendenz, die Gestaltung dagegen, welche einer Reaktion auf früher evidente Faktoren entspricht, als atavistische Ahnenform. Bei vielen Organismen kann diese Ahnenform wieder manifest werden, wenn der Organismus sich die Reversibilität, d. h. die alte Reaktionsfähigkeit, bewahrt hat und in die früheren Milieuverhältnisse zurückversetzt wird, ohne daß andere und speziell die neueren Verhältnisse auf ihn einzuwirken vermögen. Merkmale, welche als Reaktionen eines phylogenetisch früheren Zustandes erscheinen, deuten, auch wenn sie nur in wenig ausgeprägter Form (rudimentär) auftreten, darauf hin, daß der frühere Zustand und die frühere Reaktionsfähigkeit bis zu einem gewissen Grade noch immer vorhanden ist. Embryonale Charaktere sind also solche nur

noch teilweise manifestierte Reaktionsmerkmale. Organismen, bei welchen die Reversibilität in vollem Umfange zwar noch besteht, aber unter den nunmehrigen, d. h. für sie normalen Verhältnissen nicht mehr hervortritt, erhalten in jedem Individuum immer wieder durch dieses Milieu »neu« ihr charakteristisches Gepräge. Es kommt also hierbei weniger auf eine bestimmte Vererbungstendenz an oder gar auf die Vererbung eines Merkmals, als auf den Fortbestand und die dauernde Einwirkungsmöglichkeit der die besondere Gestaltung bedingenden Faktoren. Die spezielle Form muß von jedem Individuum unter diesem Einfluß immer wieder neu hervorgebracht werden; sie entsteht nicht zwangsläufig von sich heraus. Wo dagegen Irreversibilität besteht, also einseitig fixierte Differenzierung, stirbt der Organismus ab oder verkümmert, wenn die alten Milieuverhältnisse wieder ungehemmt auf ihn einwirken können. Es ist Aufgabe der Forschung, festzustellen, wieweit bei den verschiedenen Organismen im ganzen oder in ihren Teilen der eine oder der andere Zustand verwirklicht ist und ob und inwieweit vor allem bei der speziellen Formgestaltung des Individuums diese jedesmal direkt durch die Umweltfaktoren mitdeterminiert wird. Da in der Pflanzenwelt, abgesehen von den Jugendstadien und den Primärblättern, embryonale Organe als Entwicklungsphasen, welche als phylogenetische Reminiszenzen deutbar sind, nicht sichtbar auftreten, ist die angeschnittene Frage vor allem an tierischen Organismen zu prüfen.

Die Amphibien sind Wirbeltiere, die ursprünglich im Wasser lebten und dementsprechend durch Kiemen atmeten und einen Ruderschwanz besaßen, aber dann zur terrestrischen Lebensweise übergingen, die Kiemen und den Ruderschwanz verloren und Lungenatmer wurden. Ihre Larven sind aber Wassertiere und Kiemenatmer. Demnach liegt hier eine doppelte Reaktionsfähigkeit vor: Wasserleben bedingt Kiemenatmung und Ruderschwanz, Landleben Lungenatmung und Verlust von Kiemen und Ruderschwanz. Unter normalen Verhältnissen, d. h. bei der Metamorphose, geben die meisten Amphibien das Wasserleben auf und werfen Kiemen und Ruderschwanz ab. Sie äußern also jetzt die Reaktionsfähigkeit für das Milieu der Luft und geben damit die bisherige für das Wasserleben auf. Manche Formen vermögen aber im

Wasser zu verbleiben und ihre entsprechende Reaktionsfähigkeit durch Beibehaltung von Kiemen und Ruderschwanz zu bewahren. Das bekannteste Beispiel hierfür ist der Axolotl, bei dem nach den Untersuchungen von Frh. v. Chauvin die Neigung zur Annahme der Amblystomaform sogar bei den verschiedenen Individuen ungleich stark ausgeprägt ist. Je nach den äußeren Umständen oder der individuellen Neigung wird hier die eine oder die andere Reaktionsfähigkeit verwirklicht. Bei den Erscheinungen der Neotenie wird von der alten Reaktionsfähigkeit Gebrauch gemacht, weil die alten Umweltfaktoren ungehemmt auf den Organismus einzuwirken vermögen. Bei manchen Amphibien gelingt es experimentell, die Metamorphose nicht nur hinauszuzögern, sondern überhaupt zu unterdrücken; so konnte Kammerer (09) eine herausgeschnittene Alyteslarve mehrere Jahre lang als Wassertier halten und zur Geschlechtsreife bringen. *Salamandra atra* hat unter der Einwirkung äußerer Verhältnisse (Höhenklima, Wassermangel) auch im Larvenstadium das Wasserleben aufgegeben und ist reines Landtier geworden, d. h. die Larven werden ohne Kiemen auf das Land abgesetzt. Die Kiemen, die ursprüngliche Reaktion auf das Wassermilieu, hat aber die Larve nicht verloren, sondern im Gegenteil zu besonders großen Organen ausgebildet, die nun nach G. Schwalbe (97) statt im Wasser im Dotterbrei flottieren und ähnlich wie die Chorionzotten der Säugetiere nicht nur Nahrungsstoffe resorbieren, sondern der gefäßreichen Oberfläche der Uteruswand sich anlegen und auch eine respiratorische Funktion erfüllen. Die Milieuverhältnisse, welche der »Kiemenreaktion« des Organismus entsprechen, werden den Larven nicht mehr im Wasser, sondern im Uterus der Mutter geboten. Schneidet man eine derartige Larve aber aus dem Mutterleib heraus und setzt sie in das Wasser ein, so benutzt sie nach Kammerer (04) ihre Kiemen unter den günstigeren Atmungsbedingungen entsprechenden Umformungen — Verkürzung, Verringerung der Gefäße, stärkere Epithel- und Pigmentbildung — zur Wasseratmung. Bei *S. atra* ist also die ursprüngliche Reaktionsfähigkeit noch immer erhalten und realisierbar. Es wäre nicht undenkbar, daß es in diesem Falle auch möglich wäre, unter geeigneten Umständen neotenische Formen zu erhalten.

Aus diesen Beispielen ergibt sich, daß unbeschadet einer beson-

deren Vererbungstendenz auch tierische Organismen je nach den Milieuverhältnissen alte Reaktionsfähigkeiten und Merkmale derselben dauernd beibehalten können, daß also auf die Nachkommenschaft die neuen Milieuverhältnisse immer wieder neu einwirken müssen, um jene alte Reaktionsneigung auszuschalten und den Organismus in seiner progressiven Erscheinungsform definitiv zu gestalten. Es ist interessant und für die Beurteilung des Charakters der Arten, welche die heutige Welt der Organismen ausmachen, wichtig, daß die rezenten Kiemenlurchen nicht primäre Tiere, sondern neotenisch gewordene Salamandrinenlarven sind (Versluys), bei welchen also dauernd die alte ursprüngliche Reaktion wieder verwirklicht ist.

Auch eine andere Erscheinung gehört hierher. *Proteus anguineus* ist bekanntlich blind. Aber bei jedem Individuum wird noch das Auge angelegt; nur kommt es nicht zur weiteren Entwicklung, sondern wieder zu Rückbildungserscheinungen. Kammerer (12) ist es bei Aufzucht des Tieres bei Licht geglückt, die Augenentwicklung wiederum so in Gang zu bringen, daß aus dem »embryonalen Dunkelauge ein wohl ausgebildetes larvales Lichtauge« wurde. Also auch hier ist die alte Reaktionsfähigkeit noch nicht erloschen, wiewohl der Grottenolm seit der Kreidezeit in den Karsthöhlen lebt, und wird unter den ursprünglichen Milieuverhältnissen (Licht) wieder manifest. Umgekehrt müssen die neuen Milieuverhältnisse (Dunkelheit) bei jedem Individuum wieder neu einwirken, um Blindheit zu erzeugen. Bei den Termiten und den staatenbildenden Hymenopteren besteht ein ausgesprochener Geschlechtspolymorphismus. Aber die einzelnen Formen, speziell die Neutra, sind nicht in ihrem Schicksal apriorisch determiniert, sondern es hängt von den besonderen Milieuverhältnissen (Nahrung, Wohnung) ab, welche Sonderform im Einzelfalle entsteht (Escherisch, dort auch Literatur). Äußere Faktoren bestimmen hier bei jedem Individuum immer wieder seine spezielle Gestaltung; Voraussetzung ist nur das Vorhandensein der Reaktionsfähigkeit an sich.

Ein sehr schönes Beispiel für die hier erörterten Dinge bilden die Pleuronectiden. Diese Plattfische sind kompressiform-asymmetrisch benthonische Fische (Abel), welche die Lebensgewohnheit angenommen

haben, sich auf eine Seite zu legen und sich in den Sand einzubuddeln. Die Asymmetrie kommt darin zum Ausdruck, daß beide Augen nebeneinander auf der Oberseite liegen, daß die Unterseite (Blindseite) pigmentlos ist, daß die Muskeln hier schwächer entwickelt sind und endlich darin, daß, wenigstens bei manchen Formen (*Solea*), auch das Maul stark asymmetrisch verzogen ist und die Zähne nur auf der Blindseite zur Ausbildung gelangen. Im Jugendstadium, also in der Larvenform, sind aber alle Plattfische völlig symmetrisch planktonische Formen, und erst in einem gewissen Entwicklungsstadium werden sie asymmetrisch, wobei das Auge von der einen Seite auf die andere herüberwandert. Die Seite aber, welche zur Oberseite und welche zur Unterseite wird, ist bei den einzelnen Arten und Gattungen verschieden: bei den Gattungen *Rhombus* und *Arnoglossus* ist die linke Seite Oberseite, bei *Hypoglossus* und *Solea* die rechte. Bei der Gattung *Pleuronectes* ist bei der Scholle (*Pl. platessa*) die rechte Seite Oberseite, während bei der Flunder (*Pl. flesus*) bald die rechte und bald die linke Seite zur Oberseite wird. Nach den Angaben von Dunker (oo) wechselt das Zahlenverhältnis zwischen rechts- und linksäugigen Individuen ziemlich beträchtlich, und zwar zwischen 5,36% -- Plymouth — und 36,4% — Eckernförder Bucht — für die linksäugigen Exemplare. Bei dem der Gattung *Hippoglossus* nahestehenden *Psettodes erumei* ist die Augen- seite gleichfalls nicht konstant; genaue Zahlenangaben konnte ich nicht finden. Allein auch bei solchen Fischen, bei welchen die Seiten determiniert scheinen, wie bei den Schollen, gelangen, wenn auch sehr selten, linksäugige Tiere zur Beobachtung (Dunker, 94). Wie ist nun diese Erscheinung zu erklären?

Die Pleuronectiden stammen nach Thilo von Formen ab, welche ursprünglich kompressiform-symmetrisch planktonische Tiere waren, wie sie unter den heute lebenden Fischen durch *Zeus faber* repräsentiert werden; nach Day nimmt auch der Heringskönig häufig beim Schwimmen oder auch sonst Seitenlage ein, so daß, zumal die Jugendformen sämtlicher Pleuronectiden symmetrisch sind, die Seitenlage als angenommene Lebensgewohnheit aufgefaßt werden muß, welche zu den morphologischen Erscheinungen der Asymmetrie führt. Dafür, daß das Eingraben in den Sand bei fischähnlichen Formen mit Asymmetrie

auch sonst vergesellschaftet sein kann, ist *Amphioxus* Beweis. Bei den Pleuronectiden im allgemeinen ist aber nur die Annahme der Seitenlage bestimmt. Auf welche Seite sie sich legen, ist gattungsweise verschieden, ja bei manchen Arten (*Pleuronectes flesus* und *Psettodes erumei*) wird die Entscheidung immer erst beim einzelnen Individuum getroffen, und je nachdem wandert das Auge auf die rechte oder linke Seite und wird die eine oder andere Seite pigmentiert, bzw. pigmentfrei usw. Ja, es kann sogar vorkommen, daß das Auge nicht wandert oder die Herüberwanderung des Auges nicht vollständig ist und beide Seiten pigmentiert sind (Giard, Cunningham und Macmum). Ob solche Fische, welche die Engländer als »double flatfishes« bezeichnen, und welche bei *Rhombus maximus*, *Pleuronectes platessa* und *flesus*, sowie bei *Solea vulgaris* beobachtet wurden, wie Giard behauptet, auch aufrecht schwimmen, ist nicht sicher erwiesen und wird von Cunningham bestritten. Jedenfalls aber darf man sagen, daß bei den Pleuronectiden und speziell bei denjenigen Arten, bei welchen die Seitenwahl durch das Individuum selbst stattfindet, nur die Neigung zur Annahme der benthonischen Lebensweise determiniert ist. Die somatischen Veränderungen, welche hieraus resultieren, das Wandern des Auges und die Pigmentlosigkeit usw. sind Sekundärererscheinungen und werden in ihrer Richtung bzw. Lokalisation erst durch die gewählte Seite bestimmt. Noch deutlicher tritt dies beim Verhalten der Brustflosse hervor. Durch die Annahme der Seitenlage verliert die Brustflosse besonders der Blindseite an Bedeutung. Nach Dunker (oo) spielt sie beim Schwimmen keine Rolle, sondern wird fest nach hinten an den Körper angepreßt gehalten, während die Flosse der Augenseite Rückenflossenfunktion übernommen hat und als richtunghaltender dorsaler Kiel wirkt. Je asymmetrischer die Pleuronectiden sind, um so größer ist die Differenz in der Ausgestaltung der beiden Flossen. Bei Soleinae und Cynoglossinae fehlt aber die Brustflosse der Blindseite gar nicht selten vollständig.

Wir dürfen aus all dem schließen, daß bei den Pleuronectiden die durch Annahme einer bestimmten Lebensgewohnheit (benthonische Lebensweise mit Seitenlage) eingeleitete somatische Umwandlung noch in vollem Gange ist und jedesmal beim

Einzelindividuum wieder neu ausgelöst wird, also nicht in ihrer Art festgelegt ist und nicht zwangsläufig erfolgt. Die Reaktionsfähigkeit auf den früheren Zustand der planktonischen Lebensweise (aufrechtes Schwimmen) kommt noch in der Symmetrie der Larven und dem gelegentlichen Auftreten von Exemplaren mit doppelseitiger Pigmentierung und Augen auf beiden Seiten, sowie in dem als Normalbefund feststellbaren Beibehalten der Brustflosse auf der Blindseite zum Ausdruck. Es wäre eine interessante Aufgabe, hier einmal experimentell zu prüfen, ob bei der einen oder anderen Art nicht auch irgendwelche künstliche Beeinflussungen der Entwicklungsrichtung möglich sind.

Auch bei den Säugetieren und besonders beim Menschen läßt sich wenigstens in gewissem Umfange noch zeigen, daß die speziell gestaltenden Faktoren zur Ausbildung der Sonderform in jeder individuellen Entwicklung noch notwendig sind. Die Wirbelsäule des Menschen verdankt ihre charakteristischen Krümmungen und die Gestalt einzelner Wirbelkörper der aufrechten Haltung und dem aufrechten Gang. Wenn auch beim Fetus und Neugeborenen schon Andeutungen des späteren Zustandes vorhanden sind, so wird doch erst nach der Geburt durch die Streckung des Kopfes und der unteren Extremität, hauptsächlich aber erst durch das Stehen- und Gehenlernen, die definitive Form jedesmal bestimmt (Bardeen, Tandler). Unter den gleichen Bedingungen erhält das Becken seine charakteristische Gestaltung; Personen, welche durch irgendwelche Erkrankungen am normalen Gebrauch ihrer unteren Extremität behindert sind und dauernd oder viel liegen, bewahren den »infantilen« Habitus der Wirbelsäule und des Beckens.

Aus diesen Beispielen folgt, daß die Annahme einer bestimmten Lebensgewohnheit oder das Versetzen in andere Milieuverhältnisse den Organismus — seine Reaktionsfähigkeit vorausgesetzt — modifiziert, und daß bei Beibehaltung der Gewohnheit oder beim Fortbestand der geänderten Milieuverhältnisse in den folgenden Generationen immer wieder die gleiche Reaktion ausgelöst wird und so, auf jedes einzelne Individuum stets von neuem einwirkend, dieses zur besonderen spezifischen Gestaltung veranlaßt. Die »Vererbung« eines bestimmten

Merkmals oder einer bestimmten »Modifikation« erweist sich in vielen Fällen als unnötig; es genügt die Erbllichkeit der Reaktionsfähigkeit als solche. Im Falle der Alpenpflanzen bestimmt bei jedem Individuum das alpine Milieu immer wieder von neuem den alpinen Habitus; im Falle des *Proteus* bestimmt die Dunkelheit immer wieder die völlige Verkümmernng des Auges, im Falle der Pleuronectiden bestimmt die Annahme der Seitenlage die Asymmetrie (Wandern des Auges, Pigmentlosigkeit, event. Verlust der Brustflosse); im Falle des Menschen bestimmt das aufrechte Stehen und Gehen die schließliche Gestaltung und Form der Wirbelsäule und des Beckens. Eine absolute Festlegung, eine Fixierung des Typus, ist in den angeführten Beispielen noch nicht erfolgt oder, um es anders auszudrücken, die spezifische Gestaltung wird nicht zwangsläufig erreicht, mit Ausschluß jeder Beeinflussung durch äußere d. h. nicht lediglich in der inneren Konstitution des Organismus selbst begründete Verhältnisse. Was ist aber in solchen Fällen genotypisch oder phänotypisch? Was ist hier nichterbliche Modifikation?

An den Beispielen sowohl aus der Pflanzen- wie aus der Tierwelt konnte gezeigt werden, daß bei der Differenzierung des Typus die »alte« Reaktionsfähigkeit nicht erlischt, sondern im Entwicklungsstadium verwirklicht wird (Primärblätter, Larvenform). Halten wir uns nur an das Reaktionszeichen, das Merkmal, so bedeutet sein Auftreten in der Entwicklung, daß es zum Konstitutionsteil des Organismus geworden ist, in seinen historischen Bauplan einverleibt wurde. Die Stabilität dieser Einverleibung ist verschieden. Im Beispiel des Edelweißes oder des *Polygonum amphibium* hat in diesem Sinne überhaupt keine Einverleibung stattgefunden, dagegen bei den Serpentinformen von *Asplenium*; bei *Ruscus* und den Kakteen ist sie vollständig und irreversibel. Beim Axolotl ist gleichfalls keine Fixierung der Landlebenmerkmale vorhanden. Bei den anderen Paradigmen differiert der Grad der Stabilität; die Merkmale sind z. T. reversibel. Da das Merkmal der Ausdruck einer Reaktion auf bestimmte Außenfaktoren ist, so tritt es in der Entwicklung auf, wenn diese Faktoren auf den Organismus einwirken. Bei den meisten Amphibien trifft dies für Kiemen und Ruderschwanz bei den Larven

zu. Bei *Salamandra atra* bietet der mütterliche Uterus noch ähnliche Milieubedingungen wie das Wasser für die Larven. Phylogenetisch betrachtet läßt sich also sagen, daß die augenblicklichen Milieuverhältnisse immer wieder selbstgestaltend auf den Organismus einwirken, daß aber in der Entwicklung unmittelbar vorausgegangene in gleicher Weise ihren Einfluß ausüben. Tritt ein Gestaltungsmerkmal in der Entwicklung auf, ohne daß besondere Milieuverhältnisse darauf erkennbaren Einfluß haben, so ist das als Zeichen einer historisch begründeten, zwangsläufig gewordenen Entwicklung aufzufassen, welche sich unabhängig vom jedesmaligen Eingreifen bestimmter äußerer Faktoren abspielt. Bei manchen Pleuronectiden wird die Asymmetrie immer wieder neu bestimmt; sie ist gewissermaßen ein Eigenerwerb jedes Individuums, das noch im Zustande ursprünglicher Reaktionsfähigkeit (symmetrische Larve) sein Eigenleben beginnt. Bei denjenigen Organismen, welche dagegen schon als mehr oder weniger differenzierte Formen ihr Eigenleben aufnehmen, oder bei denjenigen Merkmalen, welche irreversibel fixiert sind, fällt die ganze Formbestimmung in die Embryonalentwicklung und erscheint so direkt unabhängig von äußeren Umweltfaktoren. Man kann das auch in anderen Worten ausdrücken und sagen, die Eigenschaft oder das Merkmal ist »vererbt«. »Vererbung« dokumentiert sich dann als zwangsläufige Reaktion des Organismus, zu deren Auslösung keine direkte Einwirkung der Realisierungsfaktoren im vollen ursprünglichen Umfange auf das einzelne Individuum mehr nachweisbar ist und wobei die Determinierung ausschließlich in den Organismus selbst verlegt wurde und nur »innere« Faktoren durch spezifische Differenzierung die definitive Form bestimmen. Der definitive Typus eines Organismus, d. h. die Normalform, unter welcher er erscheint, wird, wie die erörterten Beispiele zeigen, nicht ausschließlich durch Vererbung in dem eben gebrauchten Sinne bestimmt, sondern jedesmal auch durch individuelle funktionelle Gestaltung im Verlaufe der Entwicklung. Diese ist beim Säugetier natürlich ebensowenig mit der Geburt abgeschlossen als z. B. beim Salamander mit der Absetzung der Larven. Wo »Ver-

erbung« aufhört und individuelle Gestaltung anfängt, ist für keinen Teil des Organismus mit absoluter Sicherheit bestimmbar.

Nunmehr komme ich zu der am Eingang dieses Abschnitts gestellten Frage nach dem Verhältnis zwischen »Modifikation« und »Mutation« und dem Wesen der Mutation und ihrem Auftreten zurück. Ich habe gezeigt, daß die Modifikationen, den Ausdruck im Einklang mit den Ergebnissen der Vererbungslehre und im Sinne eines nichterblichen Merkmals gebraucht, nur das sichtbare Zeichen einer auf die Nachkommenschaft übertragbaren und somit vererbaren Reaktionsfähigkeit auf bestimmte Umweltfaktoren sind und als solche zum typischen Artbild gehören. Als Mutationen werden erbliche Typusänderungen bezeichnet. Auf ein bestimmtes Merkmal angewandt, würde das demnach besagen, daß das Merkmal in jeder Generation genau in derselben Form wieder auftritt, unabhängig von jedem äußeren Faktor. Die Modifikation wäre also in ihrer Erscheinungsart von Umweltfaktoren direkt abhängig, die Mutation dagegen nicht oder wenigstens nicht in direkt nachweisbarer Weise. Der ganze Unterschied käme darauf hinaus, daß es sich in einem Fall — Mutation — um eine Organismusreaktion handelt, wobei das Merkmal als das ausschließliche Produkt einer inneren Konstitution erscheint, das andere Mal — Modifikation — als eine noch nachweisliche Reaktion auf die Einwirkung äußerer Faktoren. Da aber die Manifestierung einer derartigen Reaktion auch im letzteren Falle im Laufe der phylogenetischen Entwicklung nachweislich immer mehr in die Ontogenese verlegt wird, und nun im historischen Bauplan des Organismus zum Ausdruck kommt, schwindet auch für jede nachweisliche Reaktion auf äußere Faktoren allmählich die Kenntlichkeit derartiger Beziehungen, d. h. die jetzige Konstanz und Unabhängigkeit kann jedenfalls auf einer phylogenetischen Fixierung basieren und die Reaktion auf früher evidente Umweltfaktoren sein. Damit aber wird der ganze Unterschied zwischen den beiden Erscheinungsformen zu einem zeitlich bedingten; denn Erbllichkeit ist nur die schließliche Fixation des Reaktionszustandes.

IV. Die Gestaltungsfaktoren der Individualentwicklung.

In der individuellen Entwicklung spielen, wie im vorhergehenden Abschnitt auseinandergesetzt wurde, zwei Momente eine wesentliche Rolle: die Überlieferung, welche als innere Konstitution des Organismus zwangsläufig zur Bildung einer bestimmten Form führt, und die funktionelle Beanspruchung, welche je nach ihrer Art die überlieferte Form endgültig gestaltet. Für jeden Teil des Organismus ist das zeitliche und örtliche Ineinandergreifen der beiden Faktoren verschieden und im Einzelfall der Anteil des einen oder des anderen ebenso wie sein jeweiliger Umfang nur schwer bestimm- und abgrenzbar. Roux (81, 20) hat vier kausal verschiedene, aber ineinandergreifende Entwicklungsperioden jedes einzelnen Organes unterschieden: In der ersten Periode erfolgt die Gestaltung typischerweise allein durch die Determinationsfaktoren, welche in dem typisch beschaffenen generatorischen Keimplasma enthalten sind; die dritte Periode ist die Zeit der vorherrschenden funktionellen Reizgestaltung, in welcher je nachdem Aktivitätshypertrophie oder Inaktivitätsatrophie der Teile einsetzt; die zweite Periode ist die Übergangsperiode zwischen erster und dritter; die vierte, die Periode des senilen Abbaues, kann für unsere Betrachtung ausscheiden. In der ersten, *κατ' ἐξοχήν* embryonalen Periode wäre danach in dem von mir erörterten Sinne nur die Überlieferung tätig und in der dritten nur die funktionelle Gestaltung. Man kann mit Roux (93) auch die erste Periode als die der »Selbstdifferenzierung« vieler Teile, die dritte als die der funktionell »abhängigen Differenzierung« der Organe bezeichnen, wenn man diese Begriffe in etwas anderem Sinne gebrauchen darf. Die Periode der typischen Gestaltung, der Selbstdifferenzierung, umfaßt dann das alleinige zwangsläufige Wirken nur historisch begreifbarer Differenzierung und Reaktionszustandsfixation, während die Periode der abhängigen Differenzierung durch die nachweisliche direkte oder indirekte Reaktion auf äußere Faktoren bedingt ist.

Wie sich im einzelnen die beiden Faktoren abgrenzen lassen, soll zunächst an einigen Beispielen gezeigt werden. Das interessanteste hier-

her gehörige Experiment wurde von Braus (06) ausgeführt. Bei den meisten Urodelen entwickelt sich die vordere Extremität in einem nach außen durch die Haut — das Operculum — abgeschlossenen und auch die Kiemen mitumfassenden Raum. Gegen die Zeit der Metamorphose entsteht über dem andrängenden Ellbogen ein Loch, durch welches die Extremität Herausschlüpft. Die nächstliegende Erklärung des Vorgangs ist die, daß die Extremität sich mit zunehmender Größe an die Haut anstemmt und daß sich durch eine Art Druckatrophie — Braus zeigte, daß es sich dabei nicht um ein grob mechanisches Einreißen handeln kann — ein Perforationsloch infolge Auseinanderweichens der in Frage kommenden Zellen bildet. Entfernte nun Braus bei *Bombinator*-Larven die Extremität in einem sehr frühen Stadium, so entstand gleichwohl zur gegebenen Zeit im Operculum ein Loch, obwohl eine direkte Voraussetzung für seine Existenz und sein Zustandekommen nicht mehr gegeben war. Allein zweierlei war bei diesen Vorgängen zu konstatieren: 1. war das Loch kleiner als das gewöhnliche, aber für eine Sonde frei durchgängig, 2. konnte es auch gelegentlich fehlen; die verdünnte Partie im Operculum wurde jedoch auch in diesem Falle mit großer Deutlichkeit wahrgenommen. Braus urteilt folgendermaßen: »Aus phylogenetischer Abhängigkeit des Perforationsloches von der Extremität ist jetzt ontogenetische Unabhängigkeit des Initialstadiums, aber wahrscheinlich nicht des völligen Ablaufs der Perforation geworden.« Es handelt sich demnach um eine doppelte Feststellung: einmal, daß ein Loch gebildet wurde, wiewohl die direkt auslösende Ursache in Wegfall gekommen war, dann aber, daß das Loch kleiner war als gewöhnlich und gelegentlich sogar ganz fehlte, bzw. die Haut nur eine Verdünnung zeigte. Das Loch kann zwar durch Selbstdifferenzierung entstehen, aber daneben ist doch bis zu einem gewissen Grade — bei einem Individuum mehr, bei einem anderen weniger; event. bestehen hierbei auch artliche Differenzen — der direkt verursachende Faktor, d. h. der andrängende Ellbogen, zur Perforationsbildung nötig. Bei einem und zwar dem größeren Teil der Individuen tritt die Reaktion an der Haut zwangsläufig als Ausdruck einer inneren Konstitution des Organismus ein, bei einem kleinen Teil dagegen bedarf es zur definitiven Formgestaltung noch der direkten

funktionellen Beanspruchung, d. h. der Reaktionszustand ist noch nicht fixiert. erinnert man sich an den Fall des Axolotls oder der Larven von *Salamandra atra*, so wäre es denkbar, daß bei generationsweise fortgesetzter Extremitätenentfernung der Prozentsatz der Individuen mit nicht durchbohrtem Operculum steigen würde, event. ließe sich auch ein völliges Ausbleiben der Hautverdünnung beobachten. Wir sehen so in dem Wechsel der Erscheinung (verdünnte Haut — kleines Loch — großes Loch) den Weg vorgezeichnet, auf dem aus einer abhängigen Differenzierung eine Selbstdifferenzierung wird.

In dem Falle des Operculums handelt es sich um das Resultat eines in seiner Ursache und Wirkung besonders schönen und klaren experimentellen Eingriffs. Es fragt sich nun, ob uns nicht durch die Natur selbst ähnliche Fälle geboten werden, welche zu dem gleichen Ergebnis gelangen lassen. Das trifft in der Tat zu. Schon Roux (81) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Sulcus intertubercularis humeri, wie Joessel und er selbst beobachtete, beim Fehlen der Sehne des langen Bicepskopfes vorhanden, aber schwächer ausgebildet ist; der Sulcus enthält also wie die Perforationsstelle im Operculum seine definitive Gestaltung z. T. durch innere Faktoren, z. T. durch die Einwirkung der Muskelsehne. Das Scrotum ist nach den vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Klaatsch ein Produkt des Descensus testicularum. Bei den Nagern und Insektivoren ist ein Scrotum nur vorhanden, wenn der Conus inguinalis nach außen umgestülpt wird. Die Skrotalbildung ist hier eine direkte Folge der Hodenverlagerung; sie geschieht periodisch beim erwachsenen Tier, bei der Brunst kehrt der Hoden in die Bauchhöhle zurück. Bei den Prosimiern und vielen Affen fehlt das Scrotum noch als selbständige Bildung. Beim Menschen legt sich das Scrotum unabhängig vom Descensus an, ist also seiner Anlage nach eine caenogenetische Bildung. Gleichwohl stehen Hoden und Scrotum auch beim Menschen in einer Wechselbeziehung, denn das Scrotum ist zur Aufnahme des Hodens bestimmt; fehlt der Hoden, dann hat das Scrotum keine Existenzberechtigung. Wie ich nun einer Zusammenstellung Försters entnehme, findet man beim Mangel beider Hoden und sonst wohlgebildeten Individuen das Scrotum außerordentlich klein oder fast

ganz verschwunden. Bei einseitigem Mangel fehlte die entsprechende Hälfte oder bildete nur einen kleinen Vorsprung. Bei Kryptorchismus sind die Veränderungen des Scrotums die gleichen wie beim Mangel des Hodens. Also auch hier sind die beiden Bildungsfaktoren bei der definitiven Formgestaltung nachweisbar.

Die Abhängigkeit der äußeren Formgestaltung von äußeren Bedingungen, welche Roux (85) als »mechanische Massenkorelation« bezeichnet hat, wird besonders bei manchen Eingeweiden deutlich. Roux formulierte schon in einer seiner Thesen (80) den zunächst nicht weiter begründeten Satz: »Die Leber hat und braucht keine selbständige äußere Gestalt«; nur ihre Innenstruktur ist nach ihm in ihrer lobularen Gliederung und Gestaltung durch die Blutgefäße bedingt. Im »Kampf der Teile« kommt Roux bei der Erörterung des Kampfes der Organe eingehender auf die Leber zu sprechen; er sagt darüber: »So ist die gegenseitige Beeinflussung der Eingeweide in ihrer Gestalt, besonders die passive Abhängigkeit der Gestalt der Leber von ihren Nachbarorganen, schon von Vesal, Cruveilhier und neuerdings von Braune, Toldt und Zuckerkanal, His u. a. beobachtet und hervorgehoben worden, und Th. Rott fand, den Beweis ergänzend, daß beim Fehlen der rechten Niere und Nebenniere auch die normal vorhandene, diesem Organ entsprechende Grube in der Leber fehlt. Bei den Fischen sieht man noch mehr die vollkommene Abhängigkeit der Gestalt der Leber von den Nachbarorganen, indem hier die Leber oft weit zwischen den Darmschlingen, die von letzteren gelassenen Lücken abgußartig ausfüllend, nach hinten reicht.« Hat Roux an dieser Stelle nur an den Kampf der Organe um den Raum gedacht, so verwertet er späterhin (93) die Leber doch auch für die Frage der Selbstdifferenzierung: »So ist z. B. die Entwicklung der spezifischen Struktur der Leber wohl als Selbstdifferenzierung der Leber aufzufassen, die Leber also nach dieser Richtung ein Selbstdifferenzierungsgebilde, während ihre gleichzeitig ausgebildete äußere Gestalt bei gegebener Masse des Organs bloß ein Abguß des Raumes zwischen den Nachbarorganen, also eine passive Differenzierung, darstellt.« Daß die Leber, wiewohl sie gestaltlich nur ein »Abguß« des ihr zur Verfügung stehenden Raumes ist, gleichwohl eine charakteristische und für jede Tierart — es genügt, sich an die

Säugetiere zu erinnern — spezifische Gestalt besitzt, ist eine allgemein bekannte Tatsache; Ruge hat die spezielle Form der Primatenleber und des Menschen einer eingehend vergleichend-anatomischen Analyse unterworfen. Gleichwohl läßt sich zeigen, daß die Rouxsche These vom Mangel einer selbständigen äußeren Gestalt völlig zu Recht besteht. Kommt die Leber nämlich in anderer als der normalen Umgebung zur Entwicklung, so wird offenbar, daß ihre Form kein Erbstück ist, sondern jeweils durch äußere Faktoren geprägt wird. Aufschluß hierüber geben die nicht sehr seltenen Fälle von Bauchspalten und Nabelbrüchen, bei welchen die Leber z. T. unter völlig anderen topographischen Verhältnissen sich zu entfalten gezwungen ist, während ihre natürlichen Beziehungen zum Darm und Blutgefäßsystem, die ihre Innenstruktur bedingen, unverändert bleiben. Schon Meckel hat eine große Zahl eigener und fremder Beobachtungen mitgeteilt, wo die Leber je nach den Besonderheiten des Einzelfalls »unförmlich«, »rundlich«, »nicht oder zahlreich gelappt«, »ausgezogen« oder »von der normalen ganz abweichender Form« war. In neuerer Zeit suchte Aschoff an einem großen Material die Ursache der Bauchbrüche zu eruieren. Für unsere Zwecke ist seine Feststellung wertvoll, daß in der Regel das Primäre die mangelhafte Entwicklung der Bauchwand ist und daß die Leber von vornherein im Bruchsack selbst angelegt wird, also nicht sekundär hineingerät. Dabei zeigt die Leber je nach den Umständen eine von der normalen stark abweichende Gestalt. Ich greife einige Fälle heraus: Leber kugelrund mit Fortsatz nach oben, im ganzen birnförmig; Leber halbkugelig; Leber stark in die Länge gezogen; Leber ein ganz flacher Kuchen. In einem Falle bildete die Leber eine unförmige Masse, an welcher die normale Lappenbildung nicht wiederzuerkennen war; ihre Oberfläche war nicht konvex, sondern rinnenartig konkav; in diese Rinne paßte gerade das im Herzbeutel eingeschlossene Herz hinein, welches, infolge eines dem Boden der Perikardialhöhle entsprechenden Loches im Zwerchfell, der Leber direkt auflag. Aschoff hat auf die eigentümlichen Formverhältnisse der Leber und ihre Ursachen nicht besonders geachtet. Eingehender hat sich damit Pougnauld befaßt; in zwei Fällen von Nabelbrüchen war die Leber durchaus symmetrisch, also beide Lappen gleich entwickelt.

Nach ihm ist für die Leber extreme Plastizität und Empfindlichkeit für die geringste Pression der Nachbarschaft charakteristisch; sie ist wie weiches Wachs, welches sich getreu jeder Form der Umgebung anpaßt.

Was aber für die Leber gilt, gilt in gewissem Umfang auch für andere Eingeweide. Roux fährt an der schon oben zitierten Stelle folgendermaßen fort: »Ebenso zeigt sich bekanntlich die Lunge in ihrer Gestalt abhängig von der Brustwand, vom Herzen und der Gestalt der Zwerchfellkuppel; die Nebenniere ist abhängig von der Niere, die Milz vom Magen und Darm und das Großhirn plattet die Hemisphären des Kleinhirns ab.« Es läßt sich in der Tat zeigen, daß auch diese Organe, wenn sie in anomaler Umgebung zur Entwicklung gelangen, ihre Form entsprechend ändern. Ich habe die Literatur nicht genauer durchgesehen, bin aber sicher, daß sich ebenso wie bei der Leber zahlreiche Belege hierfür finden lassen. Meckel erwähnt bei *Ectopia cordis* runde und platte Herzformen. Die Anpassung der Lunge an die Thoraxform ist vollkommen und äußert sich bei jeder Deformität des Thorax (Loeschcke, E. Meyer), ebenso wie bei einem Vergleich ihrer Form in der Reihe der Wirbeltiere. Blisnianskaja konnte zeigen, daß auch in der ontogenetischen Entwicklung die Lungenform nicht nur vom Thorax, sondern auch vom Herz bestimmt wird. Da das Herz beim Embryo die ganze ventrale Thoraxseite einnimmt, sind die Lungen in dorso-ventraler Richtung abgeplattet und besitzen einen lateral gerichteten Rand; erst mit dem Zurücktreten des Herzens kommen sie mehr ventral zu liegen. Wie sehr im Laufe der ganzen Ontogenese alle Organe sich in ihrer Lage gegenseitig beeinflussen und wechselseitig die jeweilige Gestalt bedingen, geht aus Jacksons Untersuchungen und Modellen in unzweideutiger Weise hervor. Daß speziell die Thoraxform in jeder Phase der Entwicklung als Anpassungsprodukt seines Inhalts erscheint und auf die stärkere Entfaltung bzw. Zurücktreten von Leber, Herz oder Lunge mit einer Abnahme oder Zunahme seiner entsprechenden Durchmesser und Abschnitte reagiert, hat Ch. Müller nachgewiesen. Ich bin überzeugt, daß eine genaue Durchsicht der Literatur ebenso wie für die Leber auch hier die Beweise bringen wird, daß in diesen Fällen eine erblich fixierte Organform nicht besteht, sondern jeweils erst durch die umgebenden Verhältnisse bestimmt wird.

In dem obenerwähnten Falle der gegenseitigen Abhängigkeit der Bildung des Sulcus intertubercularis von der Bicepssehne ist das korrelative Verhältnis zwischen Hartgebilde und Weichteilen schon berührt worden. Der Sulcus kommt zwar zur Entwicklung, auch wenn die Sehne fehlt, allein doch nicht im normalen Ausbildungsgrad. Ganz ähnlich zu beurteilen ist das Verhältnis zwischen Gehirn und Schädel. Die Erscheinungen der Mikrocephalie bei noch erhaltenen Schädelnähten auf der einen Seite und das Auftreten von zahlreichen Schaltknochen in der Schädelkapsel bei Hydrocephalus auf der anderen beweisen, daß die Wachstumsverhältnisse des Gehirns die Form des Schädels bestimmen. Thoma, dem wir eingehende Untersuchungen über das Schädelwachstum verdanken, kommt zu dem Ergebnis, daß die Schädelkapsel beim Wachstum ihre Form und Dimension in dem Maße ändert, in welchem der Druck des wachsenden Gehirns an der einen Stelle mehr, an der anderen weniger zunimmt; ob auch umgekehrte Einwirkungen stattfinden, was möglich sei, wäre noch zu prüfen. Cohn glaubt, daß man den Schädel nicht als ein Gebilde betrachten dürfe, welches ganz passiv von der individuellen Gehirnform beherrscht werde; Form des Schädels und Ausdehnungsmöglichkeit des Gehirns würden sich stets nur auf Grund eines Kompromisses vereinbaren; weder gäbe das Gehirn dem Schädel autonom seine Form, noch setze der nach einer phylogenetisch stabilisierten Norm gebaute Schädel dem Ausdehnungsbedürfnis des Gehirns einen starren Widerstand entgegen. Ich möchte übrigens in diesem Zusammenhang hervorheben, daß in Details das Gehirn allein die Gestaltung bestimmen kann; denn die Impressiones digitatae und Juga cerebraia der Schädelbasis sind in ihrer Form und Anordnung durch die ihnen genau entsprechenden Gyri und Sulci der Großhirnoberfläche bedingt und wechseln mit diesen in ihrer individuellen Ausbildung.

In all den bisher angeführten Beispielen ließ sich zeigen, daß die spezielle Gestaltung z. T. erblich fixiert ist, z. T. aber jeweils individuell immer wieder von anderen Faktoren bestimmt wird. Beide Momente greifen mehr oder weniger ineinander, so daß eine scharfe Grenzbestimmung unmöglich ist. Besonders lehrreich ist das Verhalten der Leber. Für sie ist, wie schon Roux sah, das Fehlen einer fixierten

Normalform charakteristisch. Benutzt man die Termini der Vererbungslehre zur Begriffsbestimmung in diesem Falle, dann ist die Leber in bezug auf ihre Form nur Phänotypus und ein eigentlicher Genotypus ist nie feststellbar. Aber die Leber bietet auch die Möglichkeit, sich den Grund für diese Eigentümlichkeit vorzustellen. Roux hat, ohne den Gedanken näher auszuführen, in seiner These gesagt, sie »brauche« keine selbständige äußere Gestalt. Sie braucht sie offenbar deswegen nicht, weil sie nicht durch ihre äußere Gestalt, sondern durch ihre Innenstruktur wirkt, weil sie eine feinmaschige Netzstruktur hat, im Gegensatz z. B. zur Niere mit ihrer mehr zentrierten Gestalt, die den isolierten Drüsengängen und Endarterien entspricht. Für die Funktion, welche sie im Organismus zu erfüllen hat, bedarf die Leber nur allgemeiner gesicherter Beziehungen zum Darm und Gefäßsystem; im übrigen genügt das Vorhandensein einer bestimmten Masse funktionstüchtiger und entsprechend angeordneter Substanz. Wie die Leber verhalten sich alle Drüsen und ebenso die Lungen, die Milz und die Nebennieren. Bei den Nieren und dem Gehirn liegen die Dinge anders, da hier offenbar die Anordnung der Innenstruktur eine bestimmte äußere Formgestaltung bedingt, was auch ohne nähere Beweisführung speziell beim Gehirn klar sein dürfte. Bei Organen wie die Leber bildet demnach die äußere Form keinen notwendigen Funktionsbestandteil; im vollen Gegensatz hierzu stehen die Hartgebilde, wie die Zähne, bei welchen die Form ausgesprochener Funktionsbestandteil ist. Ähnlich wie die Zähne verhalten sich auch andere Teile des Organismus, welche durch Hartgebilde ihr charakteristisches funktionelles Gepräge erhalten, also Skeletteile mit ihrem zugehörigen Bewegungsapparat.

Ließ sich bei der Leber zeigen, daß ihre Entwicklung ein Musterbeispiel einer abhängigen Differenzierung ist, so läßt sich andererseits für Teile des Organismus, welche durch ihre Hartgebilde funktionieren, ihre Selbstdifferenzierung nachweisen. Das gilt besonders für die Extremitäten. Braus (05) und nach ihm andere haben Extremitäten in sehr frühen Stadien ihrer Entwicklung an fremde Körperstellen verpflanzt und gleichwohl in allen Einzelheiten typisch geformte Extremitäten erhalten. Braus (10) hat ferner gezeigt, daß die Formen

der Gelenkenden in ihrer allgemeinen Konfiguration nicht jedesmal individuell durch gegenseitige direkte Beeinflussung entstehen, sondern daß die Tendenz zur spezifischen Differenzierung in ihren Anlagen selbst liegt. Die Detailausgestaltung erfolgt allerdings auch hier erst durch die individuelle funktionelle Beanspruchung. Auch in Fällen von Teratomen oder gewissen Mißbildungen (Acardius) können einzelne Skelettstücke ihre jeweils typische Gestaltung zeigen, wiewohl sie sich oft unter ganz anomalen topographischen Verhältnissen entwickeln. E. Schwalbe hat ein normal entwickeltes Femur bei einem Acardius beschrieben; wenn man auch nach der Untersuchung Anders' in der Deutung derartiger Befunde sehr vorsichtig sein muß, weil bei Acardii und ähnlichen Bildungen (auch bei Teratomen) degenerative Prozesse eine große Rolle spielen und somit ursprünglich ein ziemlich normaler Entwicklungsablauf stattgefunden haben kann, welcher durch nachträgliche Degenerationserscheinungen verwischt wurde, so ist doch die Selbstdifferenzierung bis zu einem gewissen Grade nicht zweifelhaft. Durch das künstliche und das natürliche Experiment kann also gezeigt werden, daß die Extremitäten sich unabhängig von der jeweiligen Umgebung gestalten. Der Grund ist wohl darin zu suchen, daß die Extremitäten in toto in ganz bestimmter und einheitlicher Weise funktionierende Instrumente sind, welche durch die besondere Gestaltung gerade ihrer Skelettelemente ihre Spezifität erhalten (Flosse, Flügel, Grabbein, Sprungbein, Schreitbein). Wie beim Zahn, ist hier die Form Funktionsbestandteil und daher fixiert. Bei anderen Skeletteilen, welche dagegen, wie der Schädel und z. T. auch die Rippen, mehr passive Kapselbildungen sind, beeinflußt, wie wir sahen, das Umschlossene die Außenform. Es ist zu beachten, daß diese Unabhängigkeit der Entwicklung von Außenfaktoren auch für die Skeletteile nur für die allgemeine Form gilt, soweit sie alter historischer Besitz ist. Denn an dem Beispiel der Wirbelsäule, des Beckens und des Fußes des Menschen konnte nachgewiesen werden, daß die Sonderform, welche ein Reaktionszustand auf erst in jüngerer Vergangenheit angenommene Lebensgewohnheiten ist, in ihrer charakteristischen Prägung immer erst durch individuelle funktionelle Beanspruchung mitgestaltet wird.

Daß Organgestaltungen unter dem Einfluß der Umgebung, wie ich sie schilderte, auch für die Typusbildung Bedeutung haben, läßt sich gleichfalls mit Beispielen belegen. Bei den meisten Amphibien und Reptilien sind zwei gleiche Lungen vorhanden. Bei denjenigen Formen dagegen, bei welchen der Körper schlangenförmig und der Thorax entsprechend in die Länge gezogen ist, kommt es in Anpassung an diese Verhältnisse zur Ausbildung von Lungenasymmetrien. Bei den Gymnophionen ist die rechte Lunge viel länger als die linke. Bei den Lacertiliern besteht gleichfalls eine beträchtliche Asymmetrie. Bei den Ophidiern, also den echten Schlangen, finden sich bei den einzelnen Gattungen und Arten alle möglichen Variationen. Doppelt, aber ungleich entwickelt sind die Lungen bei *Naja*, *Boa*, *Python* u. a.; in der Regel ist die linke Lunge die kürzere, aber bei vielen Coluberiden ist die rechte rudimentär. Nur eine Lunge haben *Vipera*, *Hydrophis*, *Typhlops* und unsere Coluberarten (Angaben nach Stannius). Die Asymmetrie kommt bei den Ophidiern auch in Lageverschiebungen bzw. Größedifferenzen der Niere, der Leber, des Herzens usw. zum Ausdruck. Auch die Geschlechtsorgane sind bei den Schlangen ungleich entwickelt; das rechte Ovarium ist größer als das linke und liegt weiter nach vorn, dasselbe ist beim Hoden der Fall.

Asymmetrien der Geschlechtsorgane sind bei den Vögeln in auffallender Regelmäßigkeit typisch. Fast alle besitzen nur einen linken Eierstock und Eileiter. Doch findet sich auch bei einer Reihe von Vögeln Rudimente des rechten; so persistiert bei den Gattungen *Astor* und *Buteo* das rechte Ovarium in der Regel in ziemlich ausgebildetem Zustand. Als individuelle Eigentümlichkeit ist seine Persistenz bei Papageien, Krähen und Tauben beobachtet worden (Stannius). Gegenbaur sieht in dieser Rückbildung eine Folge des bedeutenden Volumens der Eier, wodurch nur einem einzigen ein längerer Aufenthalt in der engen Bauchhöhle gestattet sei; »die Rückbildung einer Hälfte des weiblichen Geschlechtsapparates ist also von der Ausbildung des Eivolumens abhängig«. Interessant ist aber bei diesem sehr wahrscheinlichen Kausalzusammenhang, der auch für manche Haie — *Centrophorus granulosus* —, wo nach Braus (06) stets nur in einem Uterus ein befruchtetes Ei zur Entwicklung gelangt, Geltung haben dürfte,

daß bei sehr vielen Vögeln auch der linke Hoden umfänglicher ist als der rechte und auch etwas höher liegt. Um eine direkte Raumanpassung kann es sich hierbei kaum handeln, wohl aber darf angenommen werden, daß von den Verhältnissen beim weiblichen Geschlecht ausgehend die Anlage des ganzen indifferenten Geschlechtsapparates eine asymmetrische Tendenz erhielt und dadurch auch den Hoden in Volumen und Lage beeinflusste. Bei diesen Asymmetrien von Lunge und Geschlechtsorganen handelt es sich offensichtlich um Anpassungen an Raumverhältnisse, welche für die Typusdifferenzierung eine spezifische Bedeutung gewannen. Es wäre aus verschiedenen Gründen von großem Interesse festzustellen, inwieweit in den einzelnen Fällen diese Spezialisierungen fixiert sind.

Wendet man den Begriff der Modifikation auf alle bisher berührten Phänomene an, so kommt man auch hier wieder zu der Feststellung, daß mit dem Satz von der Nichterblichkeit der Modifikation nichts anzufangen ist. Die Form der Leber und anderer Organe der gleichen Kategorie ist nicht fixiert, sondern wird jeweils von den umgebenden Faktoren individuell bestimmt. Ihre Gestalt als solche ist also ebenso wenig »erblich« wie die weiße Farbe der *Primula sinensis rubra* oder der alpine Habitus der Alpenpflanzen oder die Oberseite der Flunder. Erblich ist nur die Reaktionsfähigkeit der Leber, sich den jeweiligen Raumverhältnissen aufs engste anzupassen. Da aber für einen bestimmten Organismenotypus unter den gegebenen Entwicklungsbedingungen auch die die Organgestaltung beeinflussenden Faktoren im wesentlichen immer gleich bleiben, so resultiert daraus eine im großen und ganzen charakteristische Außenform, welche trotz ihrer Spezifität stets nur als phänotypisch bezeichnet werden kann. Aber auch in denjenigen Fällen, in welchen, wie bei den Skelettelementen, die Form an sich funktionelle Bedeutung hat und daher keiner individuellen Bestimmung unterliegt, sondern fixiert erscheint, wird doch die Detailgestaltung erst durch die jeweilige typische funktionelle Beanspruchung zur definitiven und typischen. »Erblichkeit« d. h. Fixation eines bestimmten Reaktionszustandes kann daher in all diesen Fällen nur für phylogenetisch alte Zustände und Merkmale behauptet werden. Für den Typus als solchen aber kann es ziemlich irrelevant

sein, ob ein bestimmtes Merkmal erblich fixiert ist oder nicht. Genau wie bei den Alpenpflanzen oder manchen xerophilen oder hydrophilen Pflanzen unter den einmal angenommenen Lebensgewohnheiten der gleiche Habitus stets von neuem wiederkehrt, wie wenn er als solcher vererbt oder »genotypisch« wäre, ebenso werden Organe und Organteile des tierischen Organismus trotz ihres typisch erscheinenden Formcharakters ganz oder wenigstens in den Details immer wieder individuell von neuem gestaltet. Weder zur speziellen Gestaltung eines Merkmals, noch zur Änderung ist also Erbllichkeit eine absolute Notwendigkeit; wenn die gleichen Milieuverhältnisse immer wieder in gleicher Weise einwirken, entsteht auch der gleiche Typus; ändern sie sich, so ändert sich der Typus und verharrt auch in den folgenden Generationen in diesem Zustand, solange die geänderten Verhältnisse ihre Konstanz bewahren. Das Auftreten einer Mutation als von vornherein erblich fixierte Änderung eines Typusmerkmals ist überhaupt kein allgemeines Postulat im evolutionistischen Sinne, wenn nur die Möglichkeit des individuellen Neuerwerbs immer wieder gesichert ist.

Die Fixierung eines Reaktionszustandes oder die einseitige Differenzierung tritt offenbar nur unter gewissen Voraussetzungen ein. Bei der Leber und anderen Organen ist zur Funktion eine Formfixation überhaupt nicht nötig. Nur wo die spezielle Gestaltung als solche von funktioneller Bedeutung wurde, die Form einen bestimmten Reaktionswert besitzt, wird sie in ihren Grundzügen von vornherein festgelegt und sichert damit dem neu entstandenen Organismus seine Lebensbasis unter den Milieuverhältnissen, unter welchen er sich entwickelt; die Modellierung im einzelnen bleibt dem Organismus selbst vorbehalten. Freilich wird diese Sicherung mit einer Spezialisierung, welche eben das Wesen der Differenzierung ist, erkauft. Der Grad der Fixation ist nach Art und Individuum durchaus verschieden. Das Perforationsloch im Operculum der Amphibienlarven ist durchaus nicht bei allen Individuen und allen Arten in seinem Auftreten und im Umfang seiner Ausbildung festgelegt; es kann sehr groß, sehr klein oder überhaupt nicht vorhanden sein, und

die ganze Reaktion beschränkt sich dann auf eine Verdünnung der entsprechenden Hautpartie; das Einzelindividuum muß also an seiner definitiven und charakteristischen Gestaltung mitarbeiten. Was für das Operculumloch der Amphibien gilt, gilt aber auch für das Scrotum, den Schädel, die Wirbelsäule, das Becken, den Fuß usw. des Menschen. Der individuelle Anteil an der schließlichen Gestaltung kann dabei größer oder kleiner sein; es genügt, diese Tatsache an sich zunächst festgestellt zu haben.

V. Form und Funktion.

In jedem ausgebildeten Organismus hat jedes Organ und jeder Teil eines Organs eine bestimmte Aufgabe zu erfüllen. Es hat eine bestimmte Funktion, und dieser Funktion entspricht wieder eine bestimmte Form und Struktur (Roux, 94). Ob dieser Satz allgemeine Gültigkeit hat und ob es nicht Organe gibt, die funktionslos sind, also keinerlei Aufgabe zu erfüllen haben, ist eine alte Streitfrage. Da man in der Erfüllung einer Aufgabe den Zweck eines Organes sieht, so hat man auch in solchen Fällen von zwecklosen Organen gesprochen. Die Geschichte der Biologie lehrt aber überzeugend, wie vorsichtig man sein muß, wenn man über Wert oder Unwert eines Organs, über Funktion und Funktionslosigkeit urteilt. Es ist noch gar nicht lange her, daß man der Schilddrüse, der Hypophysis, der Milz, der Thymus jede Bedeutung absprach. Roux bezeichnete noch 1881, der damaligen allgemeinen Auffassung entsprechend, die Hypophyse als ein »durchaus überflüssiges, funktionsloses Gebilde«. In neuester Zeit hat Peter mit großer Entschiedenheit und mit guten Gründen den Satz vertreten: »Man darf nicht sagen, daß ein Organ funktionslos ist, weil wir seine physiologische Bedeutung nicht kennen, sondern daß es uns nur so erscheint, daß wir es für indifferent halten.« Peter leugnet die Existenz indifferenten oder funktionsloser Organe völlig und weist nach, daß auch dort, wo die Bedeutung eines Organs nur historisch verstanden werden kann, seine teilweise Persistenz die Annahme des Fortbestandes einer Teilfunktion oder eines Funktionswechsels rechtfertigt. Ich schließe mich der Auffassung Peters durchaus an, weil ich mir nicht vorstellen kann, daß Teile des Organismus, welche nicht

irgendwie funktionieren und nicht irgendwie beansprucht werden, existenzfähig bleiben sollen, wo wir doch aus den Erfahrungen der Pathologie wissen, daß bei Wegfall des funktionellen Reizes wirklich funktionslos gewordene Organe rettungslos der Atrophie verfallen. An fremden Ort transplantierte Anlagen von Extremitäten entwickeln sich bei Amphibienlarven auf dem Wege der Selbstdifferenzierung bis zu einem gewissen Grade; erreichen sie jedoch keine Verbindung mit dem Zentralnervensystem, welche ihre Funktion sicherstellt, so geht die Extremität schließlich wieder zugrunde.

Wie verhält sich nun der sich erst entwickelnde Organismus in dieser Beziehung? Ist auch zur Entwicklung selbst eine bestimmte Funktion nötig? Es ist gar kein Zweifel, daß manche Organe schon von Anfang ihrer Entstehung an funktionieren und zwar in prinzipiell derselben Weise wie beim fertigen Organismus. Das beste Beispiel hierfür ist das Herz, welches auch in der Form eines einfachen Schlauches schon den Blutstrom in Bewegung setzt und, ohne seine Funktion zu unterbrechen, in gleichem Schritt mit den sich komplizierenden Zirkulationsverhältnissen des Embryos seine definitive Gestalt gewinnt. Andere Organe dagegen, wie das Zentralnervensystem oder wenigstens bestimmte Abschnitte desselben und die Sinnesorgane, scheinen z. T. ihre Funktion erst im fertig ausgebildeten Zustande aufzunehmen. Könnte man im Falle des Herzens auch behaupten, daß ein dauernder funktioneller Reiz während des ganzen Entwicklungsablaufs die typische Ausbildung des definitiven Zustandes in schrittweiser Änderung bedingt und herbeiführt, so ist beim Auge ein solcher direkter Reiz nicht erkennbar; hier scheint es also eines äußeren Funktionsreizes nicht zu bedürfen und die ganze Entwicklung zwangsläufig aus inneren Ursachen zu erfolgen. Roux (81) hat eine afunktionelle und eine funktionelle Periode der Entwicklung unterschieden. In der ersten Periode geschieht sie durch Selbstdifferenzierung, d. h. es bedarf hier keines besonderen funktionellen Reizes; die Entwicklung geht zwangsläufig aus inneren Ursachen vor sich, in der zweiten Periode wirkt der Reiz selbstgestaltend. Die beiden Perioden sind natürlich für jedes Organ in ihrer Natur verschieden; beim Herzen wird eine afunktionelle kaum vorhanden sein, beim Auge dagegen wird sie das ganze Embryonal-

leben erfüllen. Roux nahm ursprünglich an, daß Selbstdifferenzierung, d. h. ein zwangsläufiger Entwicklungsablauf des einzelnen Organs, welcher zur formalen Differenzierung führt, phylogenetisch gleichfalls auf Reizwirkung zurückführbar ist. »Ursprünglich durch funktionelle Anpassung Erwachsener erworbene formale Eigenschaften können im Embryo ohne diese funktionellen Reize ausgebildet werden.« Was also erblich fixiert wäre, entwickelte sich ohne besondere Beeinflussung von sich heraus. Die Reaktion erfolgt zwangsläufig. Nach dieser Auffassung wären Selbstdifferenzierungen z. T. ursprünglich durch einen spezifischen Reiz bedingte abhängige Differenzierungen gewesen, also ein phylogenetisch fixierter Reaktionszustand (vgl. die Ausführungen im vorausgehenden Abschnitt).

Während bei der abhängigen Differenzierung eine Funktion vorhanden ist, welche bei der Entwicklung und Gestaltung selbst mitwirkt, verläuft die Selbstdifferenzierung funktionslos. Während das Herz entsteht, indem es sich kontrahiert, entsteht das Auge ohne Lichtreiz. Die Elemente, welche das Auge gestalten, besäßen demnach in Hinsicht auf den definitiven Zustand nur eine prospektive Funktion. Man könnte auch annehmen, daß ihre Funktion im Entwicklungsstadium nicht im Sehen besteht, sondern sonstwie geartet ist. Es gibt Organe, welche nachweislich im Laufe der Entwicklung in anderer Weise funktionieren als im fertigen Zustand. Solche Organe spielen als larvale Organe besonders bei denjenigen Organismen eine große Rolle, welche sich das Bildungsmaterial für den fertigen Zustand immer erst in der Entwicklung durch Selbsterwerb verschaffen müssen und daher als Larven ein Eigenleben führen (Insekten). Bei den Säugetieren entstehen aus ähnlichen Ursachen embryonale Organe (Plazentareorgane), die z. T. zu Bestandteilen des fertigen Organismus werden und dann in anderer Weise Verwendung finden (Allantois, Harnblase). Auch an die Säugetierleber ist zu denken, welche im Embryo infolge ihrer primären Beziehungen zum Blutgefäßsystem ein wesentlich blutbildendes Organ ist und erst gegen Ende des Embryonallebens die spätere Funktion aufnimmt. Peter hat, um die Zweckmäßigkeit in der Entwicklung darzutun, eine weitere Anzahl von Beispielen aufgeführt. Man kann in der Tat mit der Annahme eines Funktionswechsels

überall auskommen, wenn man die funktionelle Bedeutung während der Entwicklung in einem bestimmt gerichteten Wachstum als Reaktion auf Reize sucht, welche andere Qualitäten als im fertigen Zustand besitzen; ein Neuroblast z. B. funktioniert nicht dadurch, daß er einen dem erwachsenen Zustand gleichen Reiz leitet, sondern indem er in bestimmter Richtung auswächst und so die Verbindung mit dem Endorgan herstellt; dabei kann er gleichwohl für irgendwelche Reize empfänglich sein und durch diese geleitet werden. Die Entwicklung erfolgt in zwangsläufigem, nach Art und Richtung bestimmtem Wachstum und ist ihrem Wesen nach historisch zu verstehen. Nur vom Standpunkte der Funktionsart des ausgebildeten Zustandes aus betrachtet, liegt hier in gewissem Sinne eine prospektive Funktion vor. Das entstehende Organ hat in der Aszendenz einmal in bestimmter Weise funktioniert und dadurch seine funktionelle Bedeutung erhalten. Die Eizelle, aus der das Huhn entsteht, war schon einmal Bestandteil eines Huhnes, also eines Organismus mit ganz bestimmter Gestaltung und Funktion, welche das Ergebnis einer historischen Entwicklung sind. Sieht man die Dinge in dieser Weise, so macht man allerdings eine Voraussetzung, welche in dem oben berichteten Zitate Roux' schon formuliert ist. Die spezielle Gestaltung ist eine Folge entsprechender funktioneller Beanspruchung im ausgebildeten Organismus der Aszendenz. Das ist im Prinzip Lamarckistische Auffassung, wie Pauly schon hervorgehoben hat.

Im Gegensatz hierzu steht ihrem Kernpunkte nach eine andere Anschauung. Weismann nimmt nämlich an, daß Änderungen der Organisation nicht vom fertigen Organismus selbst ausgehen und von ihm durch die Keimzellen auf die Nachkommenschaft übertragen würden, sondern daß die Keimzelle als solche von sich aus Formen gestalten könne, welche erst im fertigen Organismus auf ihr Angepaßtsein erprobt würden, also dort erst ihre eigentliche Funktion erhielten. Darin liegt das Wesen einer richtungslosen Variation des Keimplasmas und auch einer Mutation im Sinne der modernen Vererbungslehre. Wäre dem so, dann entstünde jede Form stets von allem Anfang an mit rein prospektiver Funktion, an sich funktionslos und ohne jede Beziehung zu einer bestimmten Funktion und zum Bedürfnis des Orga-

nismus, da ja diese Beziehung erst später durch die Lebensprobe hergestellt würde. Alles Organische hätte sich dann von Anfang an als Selbstdifferenzierung und niemals als abhängige Differenzierung entwickelt. Bei Hartgebilden z. B. würde die Form ohne jede Rücksicht auf die funktionelle Beanspruchung und Bedeutung für den Organismus zur Ausbildung gelangen und dann erst vom fertigen Organismus auf seine spezielle Brauchbarkeit erprobt werden, welche er, um überhaupt leben zu können, nach der ihm angewachsenen Form einrichten müßte. Das Umgekehrte, daß die Form sich nach der Art der Beanspruchung gestaltet, wäre nach jener Theorie deswegen nicht möglich, weil diese Beziehungen jeweils nur im fertigen Organismus als Erlebnisse der Somazellen hergestellt werden können, aber als solche nicht auf die Keimzellen übertragbar wären. Aichel ist, von etwas anderen Überlegungen ausgehend, für die Zähne neuerdings zu demselben Ergebnis gekommen. Da die Krone schon vor dem Durchbruch fertiggestellt wird und die schmelzbildenden Zellen zugrunde gehen, besitzt nach ihm der Schmelz keine reaktionsfähigen Zellen mehr, deren Existenz Voraussetzung für funktionelle Anpassung wäre. In der eigentlichen Gebrauchsperiode des Zahnes ist er überhaupt nicht mehr reaktionsfähig und also zur Umgestaltung der Form nicht imstande. Anpassung an die Funktion durch die Funktion ist beim Zahn ausgeschlossen. Der Zahn wird erst als fertige und unveränderliche Form in seiner charakteristischen Gestaltung funktionsfähig. »Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung.« Diese Gedankengänge sind keineswegs neu. Weismann hat stets das fertige Arthropodenskelett als Beispiel gegen die Möglichkeit einer Gebrauchswirkung angeführt. Denselben Einwand, den Plate gegen Weismann erhebt, daß nämlich nicht das fertige Chitin, sondern die darunter gelegene Hypodermis, welche das Chitin produziert, reizempfindlich ist, läßt sich in einiger Erweiterung auch gegen die Theorie Aichels geltend machen. Der Zahn ist in seiner speziellen Form ein Produkt der Mundschleimhaut und, worauf Braus (20) mit Recht hinweist, in seiner Spezifität kein irgendwie isoliertes Gebilde, sondern der ganze Kauapparat, der ganze Kopf, ja der ganze Organismus ist auf die bestimmte Ernährungsweise eingestellt und

entsprechend geformt. Die Zahnform ist Teilerscheinung eines großen in sich verketteten Anpassungskomplexes, welcher in seinem schließlichen Werden nur als das Endresultat eines historischen Entwicklungsprozesses verstanden werden kann. Was für den Zahn gilt, gilt z. B. auch für die Vogelfedern, welche ähnlich spezialisiert wie die Zähne sind und auch erst im »reaktionsunfähigen« Zustande funktionieren können. Die andere Auffassung würde zudem zu ganz unhaltbaren Konsequenzen führen. Denn wenn sich das Tier nach der ihm zufällig angewachsenen Zahnform hätte seine Nahrung suchen müssen, dann wäre es in den meisten Fällen von vornherein verloren gewesen. Immerhin könnte man sich bei den Zähnen noch das Suchen und Ausprobieren einer zu ihnen passenden Nahrung vorstellen. Wie aber bei inneren Organen, für die logischerweise dasselbe Bildungsgesetz Geltung haben müßte? Wenn der Muskelmagen der körnerfressenden Vögel ohne jede Beziehung zur Funktion entstanden ist, wie wurde dem Vogel beigebracht, daß er in seinem Inneren einen Magen hatte, der Körner verdauen kann? Haben die Semnopithecinen Blätter gefressen, nachdem ihnen unvermittelt und zufällig ein Magen mit ähnlichen Charakteren wie der Wiederkäuermagen herangewachsen war, oder liegt nicht näher, daß sie allmählich ihre Lebensgewohnheiten änderten und zur Blätternahrung übergingen, wodurch sich der Magen entsprechend umgestaltete? Oder sind den Vorfahren der Wale als Landsäugetieren plötzlich und zufällig Fischeschwänze gewachsen und sind dann diese Tiere erst nachträglich ins Wasser gegangen?

Das plötzliche, unvermittelte, angeborene Auftreten einer Neuigkeit bei einem Individuum ist in der Tat das Charakteristikum der richtungslosen Variation oder einer Mutation. Es wäre töricht leugnen zu wollen, daß etwas Derartiges überhaupt vorkommen kann; denn durch jede Mißbildung würde man eines Besseren belehrt werden. Irgend eine Störung im normalen Entwicklungsgeschehen kann eine Andersgestaltung zur Folge haben, welche, sofern das Individuum überhaupt lebensfähig ist, es zwingt, sich mit ihr abzufinden und den betroffenen Körperteil entsprechend zu gebrauchen. Auch die Möglichkeit, daß eine solche Typusabweichung in der Deszendenz wieder auftritt und sich somit erhält, ist gegeben. Allein es fragt sich sehr, ob das,

was das Wesen der normalen phylogenetischen Typusumwandlung ausmacht, auf solche Abnormitäten rückführbar ist. Ich glaube, daß einzelne Mutationen, die bisher in der Natur beobachtet wurden und die schon Darwin (73) bekannt waren und von ihm als »single variations« bezeichnet wurden, auf solche innere Entwicklungsvorgänge zurückzuführen sind. Vielleicht gehören alle sogen. Sprungvariationen hierher, welche sowohl bei pflanzlichen wie bei tierischen Organismen vorkommen. Solche Formen, zu welchen Darwin auch den Dachshund, Ankonschaf usw. rechnet, haben nach ihm einen halbmonströsen Charakter, aber für die Artbildung als solche keine allgemeine Bedeutung. Darwin rechnet hierher auch das Fehlen des Schwanzes. Hier scheint mir in der Tat ein gutes Beispiel vorzuliegen. Eine Rückbildung des Kaudalabschnittes des Körpers ist bei allen möglichen Säugetierarten eingetreten, ohne daß dieses Phänomen stets mit einer besonderen Lebensweise oder Gewohnheit in Beziehung gebracht werden könnte. Denken wir an Haustiere, so kommt Stummelschwänzigkeit bei Schafen, Hunden und Katzen vor. Bei Hunden ist sie besonders bei den Rassen der Dobermannpinscher und den sogen. Rottweilern beobachtet worden, wobei es gleichgültig ist, ob man ihr Auftreten in Beziehung zum Kupieren des Schwanzes bringt oder nicht. Aber auch bei den Primaten ist sie verbreitet; unter den Prosimiern sind hier die Indrisiden und Nycticebiden, unter den Cercopitheciden *Inuus ecaudatus* zu nennen, und endlich gehören die Anthropomorphen und der Mensch hierher. Berg konnte nachweisen, daß in solchen Fällen von Stummelschwänzigkeit eigentümlich pathologisch anmutende Abknickungen und sonstige Veränderungen der kaudalen Wirbel bestehen, welche nur deswegen nicht als pathologisch gedeutet werden, weil sie einen Normalvorgang betreffen. Das Hauptmoment scheint mir bei der Schwanzreduktion darin zu liegen, daß es sich bei den Säugern um eine allgemeine Rückbildungstendenz handelt, welche nur bei denjenigen Formen nicht irgendwie in die Erscheinung tritt, die infolge einer spezifischen Lebensgewohnheit den Schwanz wieder als besonderes Instrument gebrauchen bzw. ausgebildet haben (z. B. Känguruh, Biber, Eichhörnchen, Klammerraffen). Nicht das normale Fehlen des Schwanzes bei einer Art oder das gelegentliche Fehlen bei einer Rasse oder sogar bei einzelnen

Individuen ist phylogenetisch das Wesentliche, sondern jene allgemeine Tendenz, welche auf eine tiefergehende Organisationsumstellung hinweist.

Treten, wie bei Dachshund oder Ankonschaf, plötzlich krumm- oder kurzbeinige Individuen auf, so lassen sich solche Rassen künstlich züchten; ja es mag auch vorgekommen sein, daß solche Formen in besonderen Fällen einmal die Veranlassung zu einer Artbildung sein konnten; aber in ihrem ersten Auftreten behalten sie deswegen doch für uns den Charakter von halbmonströsen Gebilden, weil ihre abweichende Form — z. B. Krummbeinigkeit — nicht im Organisationsplan des ganzen Tieres an sich begründet ist. Vergleicht man dagegen den Menschen mit den Primaten und speziell den Anthropomorphen vom phylogenetischen Standpunkte aus, so hat man von vornherein das Gefühl, daß es sich beim Menschen nicht etwa um eine monströse Affenform handelt. Sieht man sich in beiden Fällen den Bewegungsapparat oder Teile desselben wie Wirbelsäule und untere Extremität näher an, so erkennt man sofort, daß hier die veränderte Form der Skeletteile bis in alle Einzelheiten einem allgemeinen Organisationsplan folgt, welcher durch die Aufrichtung und den aufrechten Gang gegeben und vorgezeichnet ist, wie ich (21) das besonders für den Fuß nachzuweisen in der Lage war. Die Aufrichtung des Individuums war hier das Primäre, und die allmählich geänderten statischen und mechanischen Verhältnisse haben den Bewegungsapparat und weiter auch den ganzen Organismus entsprechend umgeformt und bilden ihn, worauf ich schon hinwies, bei jedem heranwachsenden Individuum immer noch weiter im gleichen Sinne um. Aber niemals kann unvermittelt z. B. eine Verkürzung der lateralen Zehen als Keimesvariation aufgetreten sein, welche nun das betroffene Individuum kletterunfähig machte und auf den Boden zwang. Es wird bei all diesen Fragen sehr häufig übersehen, daß es sich bei solchen phylogenetischen Umstellungen nicht um die Änderung beliebiger Einzelmerkmale, sondern um einen ganzen Komplex von Erscheinungen handelt, welche alle miteinander notwendig zusammenhängen und ineinander greifen und welche nicht durch ein zufälliges und stückweises und unter Umständen auch zeitlich weit auseinander liegendes, unvermitteltes Auftreten unzähliger Einzelmutationen entstanden sein und sich ebenso zufällig nachträg-

lich zu gemeinsamer harmonischer Aktion zusammengefunden haben können. Braus (20) hat die Unmöglichkeit einer derartigen Auffassung am Beispiel der Hartgebilde überzeugend dargetan. Es bleibt nichts anderes übrig als die Annahme, daß die Lebensgewohnheiten der Individuen und die dadurch bedingte besondere Beanspruchung des Organismus und seiner Teile auf dem Wege der funktionellen Anpassung die Form gestaltet und daß das, was das Einzelindividuum von sich aus zu bilden vermag, auch für seine Deszendenz verwertbar bleibt.

Damit komme ich wieder zu dem Problem der sog. »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Im III. Abschnitt habe ich an einer Reihe von Beispielen gezeigt, daß sich unter diesem Begriff verschiedenerlei verbirgt. »Eigenschaften«, d. h. Merkmale, sind an sich überhaupt nicht vererbbar, sondern es handelt sich immer nur um eine Reaktionsfähigkeit des Organismus, d. h. auf einen bestimmten Reiz in charakteristischer Weise zu reagieren. Besitzt der Organismus diese Fähigkeit, welche eine erbliche, also auch auf die Nachkommenschaft übertragbare Lebensäußerung ist, so wird bei Wiederkehr des gleichen Reizes immer wieder auch die gleiche Reaktion eintreten. Als Festlegung des Typus erscheint aber diese Reizanpassung erst dann, wenn eine Differenzierung in dem Sinne eingetreten ist, daß der Organismus auf einen ursprünglicheren Reiz nicht mehr anspricht. Der als Reizwirkung hervorgebrachte ursprüngliche Zustand des Organismus ist in den historischen Bestand d. h. in die Konstitution aufgenommen und in die Entwicklung zurückverlegt worden. Was früher Reaktion auf einen Reiz war, welcher den ausgebildeten Organismus traf, erscheint jetzt als Reaktion auf den Reiz einer ontogenetischen Entwicklungsphase, welcher dem früheren postembryonalen quantitativ und qualitativ anfänglich noch teilweise entspricht, aber je weiter diese Phase zurückverlegt wird, immer unähnlicher wird. In diesen Fällen handelt es sich überhaupt nicht um »erworbene« Eigenschaften, sondern um den Verlust einer allgemeineren Reaktionsfähigkeit, um einseitige Differenzierung an Stelle einer früher vorhandenen Vielseitigkeit. Wenn z. B. der alpine Habitus von Alpenpflanzen bei Zurückversetzung in die Ebene bliebe und die »Ebenerreaktion« nicht

mehr einträte, dann läge ein derartiger Fall vor. Bei den Kakteen ist eine solche Fixierung zweifellos eingetreten, bei einer großen Anzahl von Alpenpflanzen nicht. Dagegen gibt es Fälle, wie die oben mitgeteilten (*Capsella bursa pastoris* und die Serpentinfarne), wo zwar noch keine völlige und dauernde Feststellung eingetreten ist, aber doch schon eine teilweise. Bei selektionistischer Auffassung wäre das zufällige Auftreten einer Keimesvariation der primäre Vorgang. Bleiben wir bei den Kakteen, so wäre der xerophile Habitus hier deswegen fixiert und irreversibel — im Gegensatz zu den Akazienarten mit Phylodien —, weil die Fixation mit dem Charakter einer prospektiven Funktion im Keimplasma auftrat. Nicht Reaktionsfähigkeit also solche wäre das Novum, sondern Einseitigkeit der Reaktion. Bei den Alpenpflanzen ist die Annahme des alpinen Habitus nicht etwa für die jetzt als Alpenpflanzen erscheinenden Arten spezifisch. Bonnier hat gezeigt, daß typische Ebenepflanzen, welche man in ihrem Samen oder als vegetative Sprosse in das alpine Milieu bringt, in allen Teilen den charakteristischen Habitus annehmen, und zwar nicht nur in ihrer Wuchsform, sondern auch im anatomischen Bau ihrer Blätter. Die Fähigkeit den Organismus auf neue Umweltfaktoren einzustellen, ist also hier von vornherein gegeben. Was von der Keimplasmavariation im Sinne der Erblichkeit gefordert wird, ist also nicht die Reaktionsfähigkeit als solche, sondern ihre Beschränkung auf den neuen Reiz, die Fixierung des Reaktionszustandes.

Vielfach wird behauptet, die Theorie der »Vererbung erworbener Eigenschaft« sei experimentell widerlegt. Setzt man Organismen künstlich anderen Milieuverhältnissen aus, welche ihren Habitus ganz oder teilweise verändern, so bewahrt die Nachkommenschaft diesen Habitus nicht, die »erworbene Eigenschaft« sei also nicht »vererbt« worden. Dieser Schluß wird aus dem Umstand gezogen, daß die Nachkommenschaft — meist die erste Generation —, in die alten Milieuverhältnisse zurückversetzt, wieder den ursprünglichen Habitus zeigt. Nach meinen bisherigen Ausführungen ist es offensichtlich, daß hier eine falsche Fragestellung vorliegt. Das Gegebene ist die Reaktionsfähigkeit des Organismus. Änderungen des Milieus können also bei einem gegebenen Organismus, sofern er überhaupt seiner Art oder

seinem Individuum nach auf die gerade gesetzte Reizwirkung im Augenblicke zu reagieren vermag, was von vornherein durchaus nicht unbedingt so sein muß, charakteristische Reaktionen in Form einer somatischen Änderung auslösen. Man mutet also dem Organismus, wenn man die Erbllichkeit nachweisen will, zu, daß seine Deszendenz, in die alten Milieuverhältnisse zurückversetzt, nicht mehr auf diese anspreche, sondern diejenigen somatischen Veränderungen fixiert zeige, welche eine Reaktion auf die neuen Reize waren, denen die Eltern erstmals ausgesetzt wurden. Man verlangt also Reizwirkung auf einen nicht mehr vorhandenen Reiz. Die natürliche Typusumformung in der phylogenetischen Entwicklung ist keinesfalls in dieser Weise vor sich gegangen. Haben sich die ethologischen Bedingungen für einen Organismus geändert, so ist, wenn es überhaupt zu einer bleibenden, d. h. fixierten Typusumformung kam — bei manchen Alpenpflanzen und Xerophyten ist sie heute in diesem Sinne noch nicht eingetreten, wiewohl diese Organismen ganz charakteristische und spezifische Typen sind; das erörterte Beispiel der Pleuronectiden lehrt, daß auch hier die Asymmetrie nicht oder noch nicht absolut in ihrem Ort und Auftreten fixiert ist —, auch die Nachkommenschaft unzählige Generationen hindurch immer wieder unter denselben Bedingungen gestanden. Höhlentiere, wie der *Proteus*, haben die ursprünglich besessene Reaktion auf Lichtreize heute noch nicht völlig verloren; denn die Augen werden immer noch angelegt und können wieder bei Lichtlarven — also bei Zurückversetzen in die ursprünglichen Milieuverhältnisse — in eine progressive Entwicklung eintreten. Tiere, welche eine andere Lebensgewohnheit annehmen, haben in jeder neuen Generation immer wieder von den heute abgeändert erscheinenden Körperteilen einen entsprechenden Gebrauch gemacht und sind nicht wieder nach ein paar Generationen zur ursprünglich aufgegebenen Gewohnheit zurückgekehrt. Meist werden sie außerdem gar nicht dazu imstande gewesen sein, weil die ursprünglichen Milieuverhältnisse unterdessen eben andere geworden waren. Somit komme ich zu dem Ergebnis, daß eine direkte Nachprüfung der Fixation eines Reaktionszustandes auf dem Wege des Experimentes, wenigstens in der seither geübten Form, gar nicht

möglich ist. Jedenfalls dürfen daher aus einem negativen Ergebnis keinerlei Schlüsse auf das natürliche phylogenetische Geschehen gezogen werden. Dabei möchte ich es keineswegs als ausgeschlossen bezeichnen, daß es nicht doch vielleicht einzelne Typen geben kann, bei denen derartige Experimente Erfolg haben könnten; denn ebenso gut, wie solche existieren, welche ihre Reaktionsfähigkeit unendliche Zeit hindurch unverändert bewahrt haben, können auch andere vorkommen, welche sich augenblicklich in einer Entwicklungsphase befinden, in welcher sie bei gerade entsprechender Reizwirkung zur Fixation und Reaktionsbeschränkung neigen. Die bekannten Ergebnisse an Schmetterlingen und *Leptinotarsa* deuten darauf hin.

Was gegen die Beweiskraft der Experimente der erörterten Kategorie spricht, gilt in noch erhöhtem Maße für die Verstümmelungsversuche Weismanns und seine aus der Nichtübertragbarkeit der Verstümmelungen gezogenen Schlußfolgerungen. Ein traumatischer Defekt bedingt, wie schon Semon zutreffend ausgeführt hat, zwar eine Veränderung des Organismus, aber die Verstümmelung als solche ist keine reaktive Veränderung des Organismus, keine aktive Antwort, keine Reaktion auf einen Reiz. »Eine Organisationsstörung irgendwelcher Art ist keine durch Anpassung erworbene Eigentümlichkeit«, sagt Wettstein. Im Sinne unserer Betrachtung bedeutet die Verstümmelung für den Organismus die Milieuänderung selbst. Wir erwarten aber nicht, daß sich eine Milieuänderung auf die Nachkommenschaft überträgt, sondern die spezifische Reaktion auf diese Änderung. Bei der Verstümmelung ist es also nur die Regenerationsfähigkeit oder ihre spezifische Art, welche in der Nachkommenschaft wieder auftreten kann; daß das in der Tat der Fall ist, wird von niemandem bestritten. Würde einem artiodaktylen Tier an einem Fuß eine Zehe amputiert, so würden damit keineswegs etwa dieselben Verhältnisse geschaffen, wie diejenigen vermutlich waren, welche beim perissodaktylen Typus in der Phylogenie zur Reduktion der Seitenzehen geführt haben; hier erscheint der Schwund als eine in der fortgesetzten besonderen Beanspruchung der Extremität begründete notwendige Folge der ganzen Einstellung des Organismus auf eine bestimmte Lebensweise und Bewegungsart. Wie darf man also

erwarten, daß der zufällige, mit dem Wesen des Organismus in keinerlei Zusammenhang stehende und funktionell irgendwie begründete Verlust eines Armes oder gar eine Mensurnarbe (Weismann) in der Nachkommenschaft wieder als gleiche Eigentümlichkeit auftreten soll und aus ihrem Ausbleiben Schlüsse für das normale phylogenetische Geschehen ableiten?

Auch den aus der menschlichen Pathologie beigebrachten Beispielen kann keine Beweiskraft in dem gedachten Sinne zugesprochen werden. Martius verweist auf die Immunität, welche »recht eigentlich eine erworbene Eigenschaft« sei. Trotzdem die meisten Eltern die Masern überstanden hätten, würden immer wieder ausschließlich masernempfindliche Kinder geboren. Das Wesentliche ist jedoch auch hier die Reaktionsfähigkeit des Organismus, auf den Reiz des Maserngiftes in jedem Falle ein Gegengift zu produzieren, welches erst die Immunität bedingt; diese Fähigkeit ist erblich. Ob eine Fixation des Reaktionszustandes — Unempfänglichkeit für Maserngift — beim Menschen überhaupt niemals eintreten kann — und nur darum handelt es sich, wenn man wie Martius über Wert oder Unwert des lamarckistischen Prinzips an der Hand pathologischer Erfahrungen urteilt —, ist überhaupt nicht feststellbar. Dazu müßte man wissen, seit wann *Homo sapiens* von den Masern befallen wird, wie ihre Morbilität und Mortalität in früheren Zeiten war und wie die genauen zahlenmäßigen Verhältnisse heute sind usw. Tatsache ist jedenfalls, daß nicht alle Menschen gleich stark reagieren. Wer kann aber behaupten oder verneinen, daß in dieser auf der Verschiedenheit der »Konstitution« beruhenden individuellen Differenz nicht Annäherung an den Fixationszustand zum Ausdruck kommt? Wir kennen eine ganze Anzahl von Infektionskrankheiten (Scharlach, Diphtherie, Typhus), für welche manche Menschen unempfänglich, andere minder empfänglich sind. Wir kennen sog. Bazillenträger, welche virulente, für ihre Umgebung höchst gefährliche Krankheitserreger in ihrem Körper beherbergen, ohne selbst darunter zu leiden. Kann man mit Sicherheit sagen, daß deren Immunität nicht doch »erworben« ist? Es mag sein, daß bei dem Charakter phylogenetischer Typusänderungen der Vererbung für die augenblicklichen Bedürfnisse des Arztes keine besondere praktische

Bedeutung zukommt, aber die Richtigkeit des lamarckistischen Prinzips kann aus diesen zeitlich sehr beschränkten und historisch und statistisch ganz unvollständigen Erfahrungen heraus unmöglich angezweifelt werden. Ebensovienig ist es statthaft, wenn Martius den Menschen als »artfest« bezeichnet.

Auch die Ergebnisse der Vererbungsexperimente sind nicht anders zu bewerten. Wohl wurde durch sie bewiesen, daß eine selektionistische Auslese an sich den Charakter des Typus nicht zu verändern vermag: durch Selektion entsteht keine neue Reaktionsfähigkeit, auch ist damit keine Fixation eines bestehenden Reaktionszustandes erreichbar. Die Bohnen Johannsens (13), in reinen Linien fortgezogen, behalten ihre jeweils in ihnen liegenden Qualitäten. Die von Haus aus kleinen Bohnenrassen werden zwar unter günstigeren Aufzuchtbedingungen bis zu einem gewissen Grade größer oder umgekehrt die größeren kleiner, aber die Reaktion wird nicht fixiert, so daß auch unter den geänderten Milieuverhältnissen der ursprüngliche Reaktionszustand bleibt. Der Fall reiht sich also durchaus den oben erörterten Fällen an, die gleichen Schlußfolgerungen haben auch für ihn ihre Geltung.

Ich komme nunmehr zu einer etwas anderen Art von »Vererbung erworbener Eigenschaften«, welche ich am Beispiel des Warzenschweins nach Leche besprechen will. Das Warzenschwein (*Phacochoerus*) fällt beim Wühlen und Fressen regelmäßig auf die Handgelenke und rutscht, mit der hinteren Extremität nachstehend, leicht und ausdauernd, indem es dabei mit den oberen Eckzähnen tiefe Furchen auswühlt. Die Handgelenke dieser Tiere zeigen stark verhornte haarlose Schwielen, welche kein anderer Suide oder ein anderes Huftier besitzt; auch die Eigentümlichkeit und die Lebensgewohnheit des Warzenschweins findet sich bei keinem anderen Tier dieser Familie oder Ordnung. Leche konnte aber nachweisen, daß die Schwielen als verhornte haarlose Epidermislager schon beim Embryo makroskopisch markiert sind, und zieht aus alledem den Schluß, daß die Hautverdickung, welche durch die besondere Lebensweise erworben wurde, als solche auf die Nachkommenschaft übertragen, d. h. vererbt wird. Analysieren wir den Fall, so ergibt sich folgendes Bild. Schwielenbildung ist eine fast allgemeine Reaktionsfähigkeit der Haut der Säugetiere auf bestimmten

Druck und kann an vielen Körperstellen entstehen (Fußsohlen, Handflächen, Hühneraugen). Die Schwielenbildung als solche ist also nichts Neues und keine erworbene Eigenschaft oder Reaktionsfähigkeit des Organismus. Das Nichtvorhandensein der Schwiele ist hier die Reaktion auf den ursprünglichen Zustand, das Vorhandensein die Reaktion auf die neue Lebensweise. Der alte Reaktionszustand ist also zugunsten des neuen aufgegeben worden, und insofern unterscheidet sich dieser Fall nicht prinzipiell von den früher erörterten. Das Besondere ist hier nur die Beschränkung der Reaktion, d. h. die Fixation auf eine bestimmte Stelle, welche eben von dem Organismus in ganz charakteristischer Weise auf Druck beansprucht wird. Wie in dem Brauschen Falle des Perforationsloches im Operculum die Reaktion auf den Ellenbogendruck im Verlaufe der Phylogenie so übertragen wurde, daß in der Ontogenese die Reaktion eintreten kann, auch wenn der Druck infolge vorausgegangener Entfernung der Extremität ganz in Wegfall kam, so entsteht hier die Schwiele als Selbstdifferenzierung mit prospektiver Funktion, nachdem sie einmal in der Phylogenese als abhängige Differenzierung durch jedesmalige individuelle Beanspruchung gebildet wurde.

Will man den Fall nicht lamarckistisch erklären, so bleiben zwei Möglichkeiten. Man kann annehmen, daß die Schwiele als blastogene Variation mit von vornherein prospektiver Funktion in der Karpalgegend auftrat — Analogie mit der Entstehung der Zahnform nach Aichel — und daß dann das Tier die ihm zufällig gewachsenen Schwielen benutzte und die rutschende Lebensweise daraufhin annahm. Die andere Möglichkeit wäre die rein selektionistische Erklärung. Das Tier nahm die besondere Lebensweise an und benutzte die Karpalgelenke zum Rutschen. Dabei entstanden Entzündungen, an welchen eine Anzahl von Tieren zugrunde gingen. Zufällig trat aber nun einmal im Keimplasma eines Individuums eine Variation — nach Weismann dadurch, daß die Hautdeterminanten an den beiden Karpalgelenken gerade besser ernährt wurden — auf, welche zu einer Schwielenbildung an beiden Karpalgelenken führte, und da nun diese Tiere im Kampf um die Existenzbedingungen als die besser und ungefährdeter rutschenden im Vorteil waren, pflanzten sie ihre Variation fort,

während die nicht beschwielten, weiter auf den Karpalgelenken rutschenden Individuen ausgemerzt wurden. Man darf annehmen, daß solche Schwielen dann als zufällige Mutationen doch auch wohl an allen möglichen anderen Körperstellen auftraten, und darf fragen, warum sie, da sie erblich gewesen sein müssen, sich dann nicht auch irgendwo sonst erhalten haben. Denn es ist a priori nicht wahrscheinlich, daß die Variationen sich immer nur auf eine Schwiele oder auf zwei an den symmetrischen Körperstellen beschränkt haben können. Beide erörterten Möglichkeiten, welche keinen ursprünglichen Zusammenhang zwischen Form und Funktion annehmen, haben den Charakter eines Wunders und stellen an unseren Glauben jedenfalls viel größere Anforderungen als die lamarckistische Auffassung, welche sich mindestens auf die Erfahrungstatsache berufen kann, daß Hornschwielen mit Druck stets in ursächlichem Zusammenhang stehen und individuell bei entsprechender Beanspruchung der Haut auftreten können.

VI. Reiz und Reaktion.

Die Typusänderung im phylogenetischen Sinne erscheint ihrem Wesen nach als Fixation eines Reaktionszustandes, welche mit der Aufgabe einer ursprünglichen vielseitigen Reaktionsfähigkeit, also mit einer spezifischen Differenzierung verbunden ist. Woher kommt nun die Reaktionsfähigkeit? Baur wirft diese grundlegende Frage, welche er anders formuliert, am Beispiel der amphibischen Pflanzen auf. Der Wasserhahnenfuß *Ranunculus aquaticus* bildet, ebenso wie das von mir oben genannte *Polygonum amphibium*, bei Kultivierung in Wasser Blätter mit hydrophilem Charakter aus und bei Kultivierung auf dem Land solche mit hygrophilem. Baur spricht von einem nützlichen Merkmal, welches jedoch nicht eine bestimmte Blattform sei, sondern die Reaktionsweise des Organismus, seine »typische Modifizierbarkeit«: »Ein Angepaßtsein eines Organismus besteht nicht in einer bestimmten Form, Farbe, Struktur usw., sondern immer nur darin, daß er durch die Außenbedingungen, unter denen er lebt, in vorteilhafter Weise modifizierbar ist . . . Wie ist diese vorteilhafte Modifizierbarkeit entstanden?« Das heißt, woher besitzt der Organismus die

Fähigkeit, je nach seinen Bedürfnissen zu reagieren und so seine Dauerfähigkeit (Roux) zu wahren?

Nach der lamarckistischen Auffassung wirken, wie schon im II. Abschnitt erörtert wurde, die Milieuverhältnisse selbst so auf den Organismus ein, daß unter ihrer direkten Reizwirkung eine adäquate Reaktion ausgelöst wird. Nach der selektionistischen Lehre dagegen besteht zwischen Reiz und Reaktion keinerlei ursächlicher Zusammenhang; der Organismus, welcher unter andere Milieuverhältnisse gelangt, hat — wie auch unter gleichbleibenden Verhältnissen — die Tendenz, beliebig und richtungslos zu variieren, d. h. irgendwelche Veränderungen seiner Form zu zeigen. Allein nur derjenige Organismus erhält sich, bei dem zufällig solche Variationen auftreten, welche dem geänderten Milieu Rechnung tragen und unter den neuen Bedingungen seine Funktionsfähigkeit erhalten. Im Falle des Wasserranunkels hätte also nicht das Wasser so umgestaltend auf die angenommene ursprüngliche Landpflanze eingewirkt, daß sie ihren Habitus änderte, sondern die Variationen in der Länge und im Bau des Blattstieles, in der Form und im Bau der Blätter, in der Zahl und Anordnung der Spaltöffnungen usw. wären sämtlich einmal zufällig aufgetreten; da diese Änderungen die Assimilations- und Transpirationsfähigkeit der Blätter im Wasser ermöglichten, hat sich die Art im Wasser erhalten können. Es muß also im Laufe der Zeit der Wasserranunkel als solcher gezüchtet worden sein. Was heute vorliege, ist, wie sich Detto ausdrückt, keine Ökogenese, keine sich jedesmal neu unter der Wasserwirkung bildende Anpassung, sondern ein Ökologismus, d. h. eine im Organismus phylogenetisch herangezogene und ihm eigene Fähigkeit, von welcher er unter den gegebenen Verhältnissen jedesmal Gebrauch machen kann. Detto hat eine große Anzahl anderer Anpassungserscheinungen bei Pflanzen kritisch geprüft und kommt dabei zu dem Ergebnis, daß nirgends Ökogenese anzunehmen sei; sein Endurteil kehrt in vielen anderen Abhandlungen wieder. Allein diese Prüfung Dettos geht von einer ganz bestimmten Voraussetzung aus. Die Theorie der direkten Bewirkung wird nämlich von vornherein aus »erkenntnistheoretischen« Gründen abgelehnt. Wenn der Einzelfall trotzdem keine andere Deutung zuläßt, dann wird der »unentwirrbaren

Konsequenzen« wegen eine vorhandene »potentielle Veranlagung« angenommen, d. h. ein pflanzlicher Organismus, welcher sich auf einen ihn treffenden Reiz einstellt, besaß diese Fähigkeit der Einstellung auf Grund eines phylogenetischen Züchtungsvorgangs und manifestiert sie nur, aber es handelt sich nicht um eine neue erstmalige Reaktion, welche sofort zur Herstellung eines Gleichgewichtszustandes führt.

Daß die Organismen historische Gebilde sind, ist unbestreitbar und ebenso sicher ist, daß sie in ihrem gesamten Charakter differenziert und spezialisiert sind. Ein Organismus vermag daher stets nur so zu reagieren, wie es seiner besonderen Art entspricht. Die Reaktionsweise eines Organismus ist daher im Prinzip durch seine als das Produkt einer historischen Entwicklung anzusehenden inneren Konstitution vorgeschrieben. Da jede Differenzierung mit Einseitigkeit und Gebundenheit gleichbedeutend ist, kann es eine absolute Reaktionsfreiheit nicht geben. Daher ist auch eine zufällige und richtungslose Variation in dem Sinne, daß plötzlich etwas Neues, welches aus dem Rahmen des Typus herausfällt, entsteht, nicht möglich. Existierte einmal eine derartige Ungebundenheit, dann konnte sie höchstens für die primäre, nicht differenzierte, urgezeugte lebende Substanz bestanden haben oder bestehen; denn die nächstfolgende Phase der Entwicklung muß in ihrem Reaktionscharakter durch die vorausgegangene irgendwie bestimmt sein. Die lebende Substanz eines Organismus, welches auch seine spezielle Differenzierung sein mag, besitzt aber gleichwohl bestimmte primäre Qualitäten, welche das Wesen des Lebens ausmachen und sich überall prinzipiell in derselben Weise äußern. Entwicklung und Differenzierung führen auf dem Wege der Teilung zu einer Vervielfältigung des Lebenssubstrates, wodurch die Reaktionsfähigkeit bis in die letztmöglichen Nuancen ausgenützt werden kann und die Reaktionen selbständiger, vielseitiger und verfeinert werden. Das aber, was allen Organismen gemeinsam ist und deswegen das Wesen des Lebens ausmacht, sind bestimmte Phänomene, welche auch bei den kompliziertesten Reaktionen ihren Grundcharakter nicht ändern. Die Spezialisierung und Differenzierung und die damit eingetretene Arbeitsteilung bringt es mit sich, daß die einzelnen Organismen und ihre Teile auf die Reize quantitativ und qualitativ verschieden ansprechen. Aber

das Protoplasma als der Träger aller Lebenserscheinungen bewahrt seine primitive Natur, welche ihm gestattet, sich im Rahmen der Gesamtdifferenzierung des Organismus auch auf besondere Reize einzustellen. Es ist nicht einzusehen, warum diese Fähigkeit immer erst »herangezüchtet« sein soll; denn auch wenn man eine richtungslose Variationsfähigkeit als primäre Eigenschaft der lebenden Substanz annimmt, gibt man zu, daß die lebende Substanz veränderlich ist.

Daß das umgebende Medium aber Änderungen auszulösen vermag, ist unbestreitbar. Ebensowenig kann in Abrede gestellt werden, daß die Art der Veränderung von der Art der Einwirkung des Mediums abhängen kann. Herbst hat gezeigt, daß Seeigeleier unter Lithiumwirkung eine charakteristische, von der Norm abweichende Entwicklung einschlagen und so typische »Lithiumlarven« entstehen. Zu sehr interessanten Ergebnissen ist in neuerer Zeit Spek gekommen. Um den Einfluß der Salze auf die Plasmakolloide zu studieren, setzte er *Actinosphaerium Eichhorni* der Einwirkung verschiedenster Salzlösungen aus. Es zeigte sich dabei, daß die Heliozoe ihren natürlichen Habitus jeweils in ganz charakteristischer Weise verändert, so daß Formen entstehen, die jeder Systematiker, wenn sie ihm in der Natur begegneten, unbedenklich ihrem Aussehen nach für spezifisch verschiedene Arten erklären würde. Diese Verschiedenheit äußert sich nicht nur in Zahl, Art und Leistungsfähigkeit der Pseudopodien, sondern besonders auch in der Art der Vakuolisierung des Protoplasmas, der Abgrenzung von Ekto- und Entoplasma u. ä. Die Salze beeinflussen die Oberflächenspannung der Vakuolenwände, was die auffälligen morphologischen Veränderungen hervorruft. Dabei bewahren die Tiere ihre Fähigkeit zu fressen, zu wachsen und sich zu teilen, und ihre Deszendenz behält unter dem fortdauernden Einfluß des Mediums denselben Charakter wie das Ausgangstier. Jede Salzlösung löst also als Reiz eine spezifische Reaktion aus, welche als Herstellung eines neuen Gleichgewichtszustandes zwischen umgebendem Medium und Protoplasma gedeutet werden muß und somit als direkte Anpassung erscheint. Hier kann von einer »potentiellen Veranlagung« als Resultat eines phylogenetischen Züchtungsvorgangs keine Rede sein; es sei denn, man will behaupten, daß die Heliozoen einmal in

Lösungen von Magnesium- oder Calciumchlorid oder Magnesium- und Calciumsulfat gelebt hätten.

Trotz aller Verschiedenheit im einzelnen bewahrt aber auch in diesem Falle der Organismus seinen Heliozoentypus. Würde jedoch z. B. eine solche Magnesiumchlorid-Heliozoe der Ausgangspunkt einer weiter fortschreitenden Differenzierung sein, so ist anzunehmen, daß die folgenden Differenzierungsprodukte einen anderen Charakter hätten, als wenn sie von einer gewöhnlichen im Wasser lebenden Heliozoe ausgingen. Dabei wäre völlig gleichgültig, ob die durch die Salzlösung ausgelöste Formänderung an sich erblich ist oder nicht; denn sie beruht ja nur auf der Fähigkeit, in einem bestimmten Medium mit einer bestimmten Form zu reagieren. Diese Fähigkeit selbst kann aber nur als primäre Plasmaeigenschaft gedeutet werden. Behauptet man, daß die Einstellungsmöglichkeit eines Organismus auf veränderte Umweltfaktoren nicht einer solchen primären Qualität entspricht, sondern angezchtet ist, so muß man jedenfalls den Beweis dafür erbringen. Dieser Beweis könnte jedoch bloß dann einwandfrei geliefert werden, wenn jeder Organismus seiner phylogenetischen Entwicklung nach genau bekannt wäre. Ihn zu führen ist unmöglich, und daher ist es auch nicht gestattet, ökogenetische Vorgänge ohne weiteres zu leugnen. Werden Bakterien an fremde Nährböden gewöhnt oder in Giftlösungen gezogen, so handelt es sich im Prinzip um den gleichen Vorgang wie bei den Salz-Heliozoen. Dasselbe trifft für die parasitären Pilze zu, welche dahin zu bringen sind, einen ihnen ursprünglich ganz fremden Wirt anzunehmen (Klebahn) und somit ihren Stoffwechsel einem anderen, auf welchen sie nicht von vornherein eingestellt sein können, anzupassen. Ja, ich möchte sogar noch weiter gehen und behaupten, daß jede Bastardierung im allgemeinen Sinne der Vererbungslehre ein Beweis für direkte Einstellungsfähigkeit ist. Denn nimmt man an, daß jede, auch die kleinste Änderung der Reaktionsfähigkeit auf einer blastogenen Variation beruht und somit eine typische Konstitutionsänderung bedeutet, dann spricht die Möglichkeit der Kreuzung zweier Individuen mit — in bezug auf die Manifestierung eines beliebigen Merkmals — verschiedener Konstitution offensichtlich dafür, daß jedem Organismus als gegebene Anlage die Fähigkeit zukommt, sich

auf einen neuen Reiz einzustellen und entsprechend zu reagieren. Denn die allgemeine Verwandtschaft mildert nicht die Gegensätzlichkeit, welche in dem »Neuerwerb« des einen Gameten dem anderen gegenüber zum Ausdruck kommt. Die Bildung jeder Heterozygote und besonders jeder durch Faktorenkombination entstandenen Homozygote ist in diesem Sinne ein ökogenetischer Vorgang, bei welchem jeweils eine Gamete für die andere eine durch ihre Konstitutionsverschiedenheit wirkende Änderung eines Umweltfaktors bedeutet, auf welchen keine phylogenetische Einstellung bestanden haben konnte.

Im Beispiel der sog. amphibischen Pflanzen ist die Möglichkeit einer Heranzüchtung der Modifizierbarkeit im selektionistischen Sinne an sich nicht bestreitbar. Da aber über die genaue Phylogenese nichts bekannt ist, ist die These auch nicht zu beweisen. Es gibt jedoch Pflanzen, welche sonst keine amphibische Lebensweise führen, wie *Cardamine pratensis*, *Lysimachia nummularia*, *Ranunculus repens* u. a., aber nach Schenck gleichwohl, im Wasser kultiviert, für Wasserpflanzen charakteristische Umänderungen zeigen: Schwund der Wandverdickungen und des Sklerenchyms, Verminderung und Vereinfachung der Gefäßbündel, Vergrößerung der Interzellularräume, Ausbleiben der Differenzierung in Schwamm- und Palisadenparenchym in den Blättern u. ä. Küster und Goebel (98) haben diese Erscheinungen als Hypoplasie bezeichnet, als Hemmungen in der normalen Ontogenese. Da die Wasserblätter gegenüber den Landblättern im allgemeinen in ihrem Bau weniger differenzierte, also primäre Bildungen sind und auch die ontogenetische Entwicklung in gleicher Richtung vor sich geht, wäre eine derartige Deutung möglich. Allein sie scheint mir für unsere Fragestellung bedeutungslos. Denn das Wesentliche in dem Anpassungsvorgang ist, daß der Wasserreiz durch direkte Beeinflussung in Blatt und Stengel eine Reaktion hervorruft, welche sonst nicht verwirklicht wird; die Pflanze wird eben dann im Embryonalzustand unter anderen Milieuverhältnissen, als diesem sonst entsprechen, funktionsfähig. Daß andererseits unter dem Einfluß einer neuen Reizwirkung eine direkte Fortentwicklung eintreten kann, beweisen die Versuche Bonniers bei solchen Pflanzen, welche typische Ebenepflanzen sind, und,

soweit wir vermuten können, auch stets waren, gleichwohl aber, im Höhenklima kultiviert, den spezifischen Habitus der Alpenpflanzen annehmen: tiefgehende Wurzeln, niedriger Stengel, Verkleinerung und Verdickung der Blätter und Vermehrung ihrer Palisaden und Spaltöffnungen, stärkere Behaarung, größere und farbenprächtigere Blüten. Diese Erscheinungen, welche auch bei vegetativer Vermehrung auftreten, können selektionistisch nicht erklärt werden. Die besondere Reaktionsfähigkeit oder Modifizierbarkeit des Organismus wird hier durch die Art des Reizes bestimmt und muß in der Natur des pflanzlichen Protoplasmas selbst liegen.

Ein sehr schönes Beispiel für direkte Bewirkung am tierischen Organismus ist die Anordnung von Schuppen, Federn und Haaren der Wirbeltiere. G. Schwalbe (11) hat gezeigt, daß die Verlaufsrichtung dieser Gebilde, besonders im Rumpfbereich, stets mit der Bewegungsrichtung parallel geht. Diese Orientierung muß schon bei den ersten entsprechenden Wucherungen der Haut durch die Bewegung des Tieres rein mechanisch erzwungen worden sein, selbst wenn sie im wahren Sinne des Wortes richtungslos aufgetreten wären. Da alle Generationen aller Klassen der Wirbeltiere immer wieder unter dem gleichen Einfluß standen, wurde die Richtung schon in der Anlage fixiert. Daß es sich dabei um ein ganz allgemeines Phänomen handelt, geht daraus hervor, daß z. B. bei den Gastrotrichen (*Chaetonotus maximus*) die Stacheln gleichfalls der Bewegung entsprechend von vorne nach hinten gerichtet sind. Andererseits stehen die Stacheln und Nadeln bei radiär gebauten, mehr oder weniger sessilen Tieren (Seeigel, Schwämme) nach allen Seiten ab und ordnen sich nur an bestimmten Stellen (Osculum) in entsprechender Weise an.

Einen Beweis für die direkte Bewirkung sehe ich auch in den Erscheinungen der Regeneration. Der Verlustreiz löst spezifische Wachstumsvorgänge aus, welche ganz oder teilweise zum Ersatz des Verlustes führen. Weismann hat die These aufgestellt, daß die Regeneration gleichfalls auf selektionistischer Basis entstanden sei; nur solche Teile eines Organismus und solche Organismen sollen reaktionsfähig sein, welche häufigen Verletzungen ausgesetzt gewesen wären. Morgan und Przibram sind dieser Auffassung entgegengetreten. Jedenfalls

läßt sich auch hier ein schlüssiger Beweis im Weismannschen Sinne nicht erbringen. Denn Weismanns Vermutung, daß z. B. die Linse im Tritonenaugē nur deswegen bei dem ersten experimentellen Eingriff regenerierte, weil sie früher schon »mit anderen Teilen des Auges zusammen von Wasserkäfern oder anderen Feinden der Tritonen herausgebissen« worden sei und so das Regenerationsvermögen im Kampf ums Dasein erworben habe, ist keine Beweisführung. Beim Frosch ist, wie Weismann selbst hervorhebt, die Regenerationsfähigkeit viel geringer als beim Triton; aber wenn er daraus schließt, daß der Frosch das Vermögen zur Linsenerneuerung nicht mehr zu bedürfen scheine, so darf darauf aufmerksam gemacht werden, daß Frösche den Nachstellungen der Wasserkäfer heute noch mindestens so ausgesetzt sind, wie die Tritonen, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man Frösche und *Dyticus* zusammen in einem Aquarium halten will. Die neueren Erfahrungen über die Linsenregeneration zeigen, daß das Regenerationsvermögen nicht auf solche Zufälligkeiten zurückgeführt werden kann. Petersen hat bei Kaulquappen von *Rana temporaria* nach einer künstlichen Durchlöcherung des Bulbus bei normal vorhandener Iris und Linse die Bildung einer Art von Behelfsiris und Linse im Lochgebiet selbst beobachtet und folgert hieraus, daß dem »lebenden System Auge« die Tendenz innewohnt, den Gleichgewichtszustand wiederherzustellen, der durch das Loch gestört wurde. Der Lochreiz löst aber im Auge die Bildung eines Pupillarapparates aus, auch wenn der normale Apparat erhalten ist. Gegenüber Peter, welcher neuerdings wieder den Weismannschen Standpunkt vertritt, möchte ich darauf aufmerksam machen, daß die Regenerationserscheinungen in der Pflanzenwelt jedenfalls in keiner Weise zugunsten einer selektionistischen Entstehung sprechen. Es wurde wiederholt von botanischer Seite hervorgehoben, daß hier das Regenerationsvermögen mit einer leichten Verletzlichkeit in keinerlei Zusammenhang stehen könne (Goebel, 05) und vielmehr in der Organisation der Pflanze begründet sei. Das spezielle Regenerationsvermögen eines Organismus ist ebenso eine für die Art charakteristische Besonderheit wie irgendein sonstiges morphologisches Merkmal oder eine Reaktionsfähigkeit und somit der Ausdruck seiner spezifischen Konstitution.

Als der stärkste Beweis für die direkte Bewirkung hat natürlich die funktionelle Anpassung zu gelten, deren Bedeutung für die individuelle Gestaltung auf keinen Fall geleugnet werden kann. Roux, dem wir die erste genaue Definierung des Begriffs und den Nachweis ihrer Wirkungsart verdanken, hat später ihren Wert für die Typusgestaltung im phylogenetischen Sinne unter dem Eindruck der Schwierigkeit, welche die »Vererbung erworbener Eigenschaften« der Vorstellbarkeit bereitete, stark eingeschränkt und nimmt nur noch an (20), daß dieser Faktor indirekt wirke, sofern er das Individuum, welches in besonderem Maße reaktionsfähig sei, vor anderen, ungünstiger veranlagten im Wettbewerb fördere. Ich glaube im vorhergehenden gezeigt zu haben, daß dieses Problem bei anderer Fragestellung auch ein anderes Gesicht gewinnt; jedenfalls aber hat, ganz abgesehen von der Vererbungsfrage, als erwiesen zu gelten, daß funktionelle Anpassung als Reizreaktion bei jedem Individuum erfolgt. Ich beschränke mich darauf, auf einige weniger bekannte Beispiele experimenteller Natur zu verweisen. Knochenstücke fremder Provenienz und Form, welche als ursprüngliche Bestandteile eines anderen Bewegungssystems auf dem Wege der Transplantation anderen statischen und mechanischen Beanspruchungen unterworfen wurden, passen sich in ihrer Größe, Form und Innenstruktur im Laufe der Zeit den neuen Aufgaben vollständig an, erlangen funktionelle Gestalt und Struktur im Sinne Roux'. Timann hatte schon früher gesehen, daß ein Stück der Ulna, welches bei *Spina ventosa* einen erkrankten Metacarpus ersetzte, im Laufe des Gebrauchs sich immer mehr umformte und schließlich eine Gestalt annahm, welche dem ersetzten Knochen täuschend ähnlich war. Els hat in neuester Zeit eine ganze Anzahl ähnlicher Beobachtungen gemacht; in einem Falle war die Fibula schon vorher durch Verdickung z. T. vikariierend für die Tibia eingetreten, und dementsprechend wurde das in die Tibia transplantierte Stück nur halb so dick wie der Tibiaschaft; in einem anderen Falle war in der Spongiosastruktur des neuen Knochens an den nicht beanspruchten Stellen Knochensubstanz ausgespart geblieben. Das Wachstum des neuen Knochens vollzieht sich nach Els überall unter der regulatorischen Einwirkung der Nachbarschaft und der Funktion. Els sieht daher in diesen Vorgängen das

Produkt einer in ganz neuen Verhältnissen direkt das Zweckmäßige schaffenden Tätigkeit des Organismus. Mir scheinen diese Beobachtungen auch phylogenetisch von prinzipieller Bedeutung zu sein, da sie die Möglichkeit einer richtungslosen Variation als gestaltendes Moment für Skelettstücke mit Sicherheit ausschließen. Wenn nämlich bei jedem Individuum die Art der Beanspruchung auf das Skelettstück spezifisch gestaltend wirkt, so müßte eine durch beliebige Variation in der Ontogenese zustande gekommene Form sehr rasch umgebaut werden, und Knochenelemente einer Extremität z. B., welche einer bestimmten Lebensweise entsprechend benutzt werden, könnten gar keine andere Gestalt annehmen, als die jeweilige spezielle statische und mechanische Beanspruchung zuläßt. Würde also auch durch blastogene Variation die Tendenz zur Bildung eines anders geformten Skelettelementes vorhanden sein, so könnte sie, wie die Fälle von Timann und Els beweisen, wo das ortsfremde transplantierte Stück ungefähr dieselbe Rolle wie eine solch richtungslos entstandene Keimesvariation spielt, überhaupt nicht zum Ausdruck kommen. Am Fersenbein der Primaten konnte ich (21) zeigen, daß die Formverschiedenheit einzelner Skelettelemente auch in den kleinsten Details der Außen- und Innenstruktur auf verschiedene Beanspruchung zurückgeführt werden kann, daß somit jede Änderung im Gebrauch auch eine phylogenetisch charakteristische Umprägung des Knochens zur Folge haben muß. Für beliebige richtungslose Variationen und Auslese ist hier keine Möglichkeit zur Auswertung vorhanden, jedenfalls nicht, soweit es sich um einzelne Elemente handelt. Man müßte schon in den verschiedenen lebenden oder ausgestorbenen Typen im ganzen die Verkörperungen solcher vermuteten richtungslosen Variationen sehen; aber gerade diese sollen ja durch die Variationen in den Einzelheiten in ihrem Zustandekommen erklärt werden.

Die sogenannten Konvergenzerscheinungen werden nur völlig verständlich, wenn man ebenso wie beim Beispiel der Skelettelemente irgendeine direkte Bewirkung annimmt. Auf die Besonderheit der Augenbildungen ist in diesem Zusammenhang schon vielfach hingewiesen worden. Ich möchte nicht auf diese selbst, sondern auf die verschiedenen Typen der Linsen aufmerksam machen. Die Linse ist

ein optischer Apparat, dessen Bedeutung nur in seiner Form liegt; ihre Durchsichtigkeit ist dabei Voraussetzung. Bei den Wirbeltieren ist die Linse ihrem Wesen nach rein zelliger Natur und ektodermaler Herkunft. Die Zellen, welche sie aufbauen, erfahren eine eigentümliche hornige degenerative Umbildung und werden so zu kernlosen faserigen Gebilden. Diese Tendenz zur Verhornung, Transparenz und kugeligem Zusammenschluß (Epithelperlen) ist auch sonst den Ektodermzellen eigen. Der Organismus benutzt also hier eine allgemein vorhandene Anlage zur Schaffung eines optisch wirksamen Körpers. Bei den Arthropoden werden die Linsen der Ommatidien des Komplexauges durch eine Verdickung der Chitincuticula der Haut gebildet und mit dieser bei jeder Häutung erneuert; auch hier ist die Transparenz des benutzten Materials von vornherein gegeben. Bei den meisten Gastropoden wird die Linse nur durch eine verdichtete kugelige Partie der Glaskörpermasse dargestellt und ebenso bei manchen Würmern (Alciopiden), nur ist hier wieder Linse und Glaskörper das Sekretionsprodukt einer besonderen großen Drüsenzelle. Zellige Linsen in einfacher Form finden sich bei manchen Medusen (Charybdeiden) und unter den Mollusken bei den Lamellibranchiaten (Pecten), können aber auch bei den Arthropoden (Ephemeriden) auftreten. Eine zusammengesetzte, aus Epidermiszellen sich ableitende zellige Kugellinse ist für die dibranchiaten Cephalopoden charakteristisch. Im Prinzip handelt es sich in all diesen Fällen von Linsenbildung um die Herausbildung eines mehr oder weniger kugeligen lichtbrechenden Körpers, welcher aus dem verschiedensten gerade zur Verfügung stehenden Material sich bildet, wobei in ein und demselben Stamm verschiedene Wege beschritten werden können. Jede Flüssigkeitsvakuole kann als Linse funktionieren, und in der primitivsten Form der Augen, wie sie z. B. bei *Stylaria lacustris* verwirklicht ist, sind in den Sehzellen selbst solche Vakuolen nachweisbar. Man kann sich in diesen Fällen sehr wohl vorstellen, daß der Lichtreiz selbst die Vakuolisierung veranlaßt, also eine primitive Linse schafft, ebenso wie sich die Bildung von Pigment, das physiologisch ein wesentlicher Bestandteil jedes Sehapparates ist, auf direkte Lichtwirkung in dem betroffenen Protoplasma zurückführen läßt. Die Ungleichheit in dem schließlichen Ergebnis rührt daher, daß jeder

Organismus auf den gleichen Reiz seiner Natur entsprechend verschieden reagiert; hier kommt dasselbe Moment zum Ausdruck, welches überall die Formgestaltung beherrscht. Während alle dibranchiaten Cephalopoden eine Linse besitzen, fehlt sie *Nautilus* völlig; der lichtbrechende Apparat wird hier lediglich wie bei einer Schusterkugel von dem in den Augenbecher durch die durchbohrte corneale Hautfalte eindringenden Meereswasser gebildet.

Auf dieses Zusammenwirken von Außenfaktoren und innerer Konstitution führt Brauer auch die Entstehung der Teleskopaugen der Tiefseeorganismen zurück. Er gibt zu, daß ein stark richtender Einfluß der äußeren Lebensbedingungen besteht, doch könnten sie dadurch allein nicht hervorgerufen werden, weil sie in keiner Familie bei allen Gattungen auftreten, sondern immer nur vereinzelt, während die anderen, ebenso wie ganze andere Familien, ihr gewöhnliches Auge behalten, obwohl sie unter denselben Lichtverhältnissen leben. Daher könnten nicht nur äußere, sondern auch im Inneren des Tieres selbst gelegene Faktoren für die Bildung in Frage kommen. »Erstere sind wohl insofern von Einfluß, als sie den Organismus veranlassen können, in neue Entwicklungsbahnen überzugehen und selbst diese Bahn zu bestimmen*), aber es hängt vom Organismus ab, ob und in welcher Weise er diesem Einfluß nachgeben kann; manche bleiben unverändert, andere folgen ihm langsam, andere schneller.« Hiermit ist in der Tat das Problem treffend umschrieben. Die Theorie der direkten Bewirkung muß annehmen, daß die besonderen Verhältnisse der Tiefsee das Auge überall d. h. bei allen Tieren in charakteristischer Weise aus uns unbekanntem Gründen zum Teleskop umzugestalten strebt, sofern der Organismus seiner speziellen Art und Herkunft nach in dieser Richtung gestaltunfähig ist. Nach der selektionistischen Auffassung müßten überall richtungslose Variationen auftreten, welche durch Auslese zur Bildung der bestimmten Augenformen führen, weil Organismen mit diesen Augen im Kampf ums Dasein unter den Tiefseeverhältnissen besser ausgerüstet sind als andere; Tiere mit gewöhnlichen Augen müßten demnach ausgemerzt werden. In Wirklichkeit ist aber davon

*) Im Original nicht gesperrt.

gar keine Rede, da es typische Tiefseeformen ohne Teleskopaugen gibt und andererseits irgendwelche richtungslose Variationen in der Augenform bisher nicht bekannt geworden sind.

Eine eigentümliche Erscheinung sind die Schwebevorrichtungen pelagisch lebender pflanzlicher und tierischer Organismen. Es handelt sich dabei um mehr oder weniger zahlreiche, kürzere oder längere Fortsatzbildungen der Körperoberfläche, welche durch Vermehrung des Reibungswiderstandes das Absinken verhindern und da auftreten, wo die Eigenbewegungen nicht ausreichen oder der Organismus nicht durch Einlagerung von Fettstoffen sein spezifisches Gewicht verringert hat (Chun). Solche Körperfortsätze finden sich bei den planktonischen Bacillariaceen (*Chaetoceras*, *Rhizosolenia*), Peridineen (Ceratiem), Rhizopoden (Heliozoen und Radiolarien), planktonischen Würmern und Larven von solchen, Crustaceen (Cladoceren, Copepoden und Larven anderer Crustaceen) und bei den Larven von Echinodermen. Ja sogar bei den Wirbeltieren (Fischen) kommen sie vor; wenigstens möchte ich die eigentümlich langen Fortsatzbildungen, welche bei manchen Syngnathiden (*Hippocampus* und besonders bei dem »Fetzenfisch« *Phyllopteryx eques*) auftreten, damit in Zusammenhang bringen, daß diese Tiere sich aufrecht, d. h. mit nach oben gerichtetem Kopf in den Tangwäldern schwebend erhalten müssen, wobei sie sich mit dem Schwanz festklammern. Es ist auffällig, daß wenigstens in manchen Fällen (Ceratiem) die Länge dieser Fortsatzbildungen mit dem spezifischen Gewicht des Meerwassers und den verschiedenen Meeresströmungen wechselt und daß lange Fortsatzbildung mit geringerem Salzgehalt und hoher Temperatur, kürzere Fortsatzbildung mit höherem Salzgehalt und kühlerer Temperatur zusammenfallen. Woltereck, der sich in langjährigen experimentellen Untersuchungen mit diesen Fragen besonders bei Cladoceren beschäftigt hat, kommt dabei zu dem Resultat, daß direkte Milieuwirkung eine Konstantenänderung hervorrufe; allein der eigentliche schöpferische d. h. neuartige Organe und Merkmale modellierende und steigernde Faktor sei die Selektion. Verlängerung oder Verkürzung eines Körperteils könne nur durch Auslese hervorgebracht werden. Weder direkte Milieuwirkung noch richtungslose Mutation reiche zur Erklärung aus. Es

träten bestimmt gerichtete blastogene Variationen auf, welche durch das Milieu verursacht würden; auf diese Variationen wirke dann die Selektion ein. Von wesentlicher Bedeutung ist hierbei die Feststellung, daß in diesem Falle das Milieu bestimmt gerichtete Variationen verursacht; das ist das, was man unter direkter Bewirkung zu verstehen hat; denn daß Selektion an sich überhaupt steigern und modellieren könne, also »schöpferische« Qualitäten besitze, wird gerade auf Grund der Ergebnisse der Vererbungsexperimente auf das entschiedenste bestritten.

Einen besonderen Einwand gegen die Theorie der direkten Bewirkung ist aus folgender Überlegung konstruiert worden. Wenn der Reiz als solcher eine adäquate Reaktion auszulösen imstande wäre, so müßte der Organismus auch jedem Maximum dieses Reizes gewachsen sein und darauf reagieren können. Detto sagt in einem speziellen Fall: »Ein Anpassungsakt wäre erst dann zu konstatieren, wenn jenes konstitutionelle vorgeschriebene Maximum im Interesse der Lebenshaltung überschritten würde.« Gegen derartige Folgerungen hat sich schon früher G. Wolff (02) gewandt; wenn man einen Frosch im Mörser zerstoße, so werde er eben zu Brei. Der Organismus kann nur im Rahmen seiner Gesamtkonstitution reagieren, aber nicht von vornherein auf alle möglichen Eventualitäten eingestellt sein. Einwände dieser Art sind daher unlogisch.

Wir haben uns im Eingang dieses Abschnittes die Frage in der Formulierung Baur's vorgelegt, wie kommt die »vorteilhafte Modifizierbarkeit« zustande und müssen nun diese Frage in die beiden Komponenten zerlegen, in die nach der Modifizierbarkeit an sich und in die nach der vorteilhaften Modifizierbarkeit. Die letztere Frage spielt nur dann eine Rolle, wenn man von einer richtungslosen Variationsmöglichkeit ausgeht. Denn Richtungslosigkeit bedeutet im Grunde, daß die Variation in keinem Zusammenhang mit dem augenblicklichen Differenzierungszustand und der Spezialisierung des Organismus oder seiner Teile steht. Da nun angenommen wird, daß jeder Organismus gleichwohl im ganzen ein harmonisches Gebilde repräsentiert, welches bis ins einzelne für seine Lebensbedürfnisse und seine Lebensgewohnheiten eingestellt ist und so die Lebens- d. h. Dauerfähigkeit des Orga-

nismus garantiert, müssen Variationen, welche die Harmonie stören würden, eliminiert werden. Das geschieht durch Ausmerzung im Existenzkampf, wobei vorausgesetzt wird, daß eventuell auch die kleinsten Teilvariationen das aufeinander abgestimmte Funktionieren der Maschinerie behindern können. So würden sich letzten Endes nur vorteilhafte Modifizierungen zu erhalten vermögen. Ich habe darauf hingewiesen, daß ein solches richtungsloses Variieren a priori gar nicht möglich ist, da jeder Organismus in allen seinen Teilen differenziert und spezialisiert ist, so daß alle Reaktionen durch diese Art der Differenzierung und Spezialisierung (Konstitution) bestimmt sein müssen und alle Veränderungen sich nur in einer gegebenen Richtung bewegen können. Andererseits vermag der Reiz eines Umweltfaktors eine Reaktion auszulösen, welche den gestörten Gleichgewichtszustand wieder herbeizuführen strebt, also eine Einstellung auf den Reiz bedeutet. In dieser Herstellung des Gleichgewichtszustandes liegt die »vorteilhafte« Modifizierung; ist der Reiz oder die Konstitution des Organismus derart, daß dieser Zustand nicht erreicht werden kann, so geht der Organismus zugrunde. Die Modifizierbarkeit selbst aber ist primäre Lebenseigenschaft; sie liegt in der Natur jedes Organismus und kann je nach dessen Art mehr oder weniger deutlich ausgesprochen sein. Was man als Mutation bezeichnet, ist nur der Ausdruck dieser natürlichen Fähigkeit. Die Frage muß daher ihrem Wesen nach folgendermaßen lauten: Kommt die Veränderung aus inneren Ursachen, welche allein in der Konstitution des Organismus begründet sind, zustande oder aber wird sie durch einen äußeren Reiz, durch Umweltfaktoren ausgelöst? Die Selektionstheorie kann auf diese Frage überhaupt keine Antwort geben. Für sie beginnt die Fragestellung erst, wenn die Veränderung als solche schon vorhanden ist. Sie beschäftigt sich nur mit dem Schicksal dieser Veränderung in ihrer Beziehung zum Organismus.

VII. Die Umweltbewirkung.

Als Mutationen werden solche Änderungen des Organismus bezeichnet, welche den Charakter der Erbllichkeit tragen. Einwirkungen

auf das Soma wären nach der Weismannschen Theorie, welche auch die eigentliche Basis der modernen Vererbungslehre bildet, ohne jeden Einfluß auf die Keimzellen. Da aber alle Änderungen des Milieus zunächst das Soma in Mitleidenschaft ziehen, könnte eine Änderung der Keimzellenkonstitution, welche in sich allein die Erbllichkeit bedingt, nur aus inneren d. h. ausschließlich in ihr selbst gelegenen Ursachen erfolgen. Allerdings wäre denkbar, daß der Reiz, welchen die Milieuänderung setzt, auch das Keimplasma selbst in charakteristischer Weise beeinflußt; man hat so von »Parallelinduktion« gesprochen (Detto), um keine direkte Wirkung der Somazellen auf die Keimzellen im Sinne der Vererbung annehmen zu müssen. In Wirklichkeit umfaßt aber die Frage viel mehr. Denn es handelt sich darum, ob das Keimplasma von sich aus veränderlich ist oder ob es Außenfaktoren sind, welche seine Variation bedingen und es direkt oder durch Vermittelung des Somas alterieren. Ob die Variation ihrer Art nach von vornherein gerichtet oder richtungslos ist und erst nachträglich durch die Lebensprobe oder Selektion festgelegt wird, wurde im vorhergehenden Abschnitt erörtert und die erste Alternative bejaht.

Wer sich zur streng selektionistischen Auffassung bekennt, muß annehmen, daß äußere Faktoren, welche nur auf das Soma wirken, keinerlei Einfluß auf das Keimplasma ausüben; denn diese vermögen danach nur nichterbliche »Modifikationen« hervorzubringen. Weismann hat daher durchaus folgerichtig seine Lehre von der Germinalselektion aufgestellt, welche jede Änderung auf rein innere Vorgänge des Keimplasmas zurückführt. Wer die Germinalselektion ablehnt, ist entweder zur Anerkennung der lamarckistischen Prinzipien gezwungen, einen Standpunkt, den auch Plate einnimmt, oder er muß das Wesen der autochthonen Keimplasmavariationen sonst irgendwie plausibel machen. Dieser Punkt wird meist nicht gebührend berücksichtigt.

Typusänderungen, welche erblichen Charakter haben, also nach der üblichen Nomenklatur auf Mutationen beruhen, sind bisher bei Pflanzen und Tieren in zahlreichen Fällen beschrieben worden. Baur, dessen Einteilung ich hier folge, unterscheidet sieben Kategorien, betont aber ausdrücklich, daß wir über die Art und die Ursache ihres Auftretens überhaupt nur sehr wenig wissen, »denn der absolut sichere Nach-

weis, daß in einem gegebenen Falle wirklich eine Mutation vorliegt, ist ganz ungemein schwer zu erbringen«. Die erste und häufigste Kategorie umfaßt die Typusänderungen, welche »spontan«, d. h. »ohne bekannte Ursachen« auftreten; doch scheint es Baur möglich, durch tiefgehende Außenwirkungen, wie extreme Temperaturen, Behandlung mit Giften usw. den Prozentsatz dieser Mutationen zu vermehren. In solchen Fällen würde also die Änderung des Keimplasmas durch äußere Faktoren ausgelöst, wobei aber nicht ersichtlich ist, warum diese Beeinflussung nicht doch über das »Soma« geleitet sein könnte, da ja diese Möglichkeit nur aus theoretischen Vorstellungen, welche jede Einwirkung des Somas auf die Keimzellen leugnen und erbliche Typusänderungen nur direkt vom Keimplasma ausgehen lassen wollen, ausgeschlossen wird. Als siebente Kategorie führt Baur Änderungen auf, welche abnormen Charakter tragen und durch sehr starke Reize, die experimentell den Keimzellen direkt appliziert werden, ausgelöst sind. Da hier typische direkte Bewirkung auf die Keimzellen selbst in Frage kommt, kann diese Kategorie für unsere Betrachtung ausscheiden. Auch die sechste Kategorie umfaßt solche Mutationserscheinungen, welche nach künstlicher Änderung der Milieuverhältnisse (Giftwirkung, Temperaturerhöhung, geänderte Nährbodenzusammensetzung) bei sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Bakterien und Pilzen erzielt wurden. Nach der hier vorgetragenen Auffassung handelt es sich hierbei um völlige oder teilweise Fixierung eines Reaktionszustandes, welche durch dauernde Einwirkung des geänderten Milieus herbeigeführt wurde. Jollos, welcher an Paramäcien eine ähnliche Gewöhnung an Gifte festgestellt hat, beobachtete, daß sie bei vegetativer Vermehrung sich erhielt, bei geschlechtlicher dagegen wieder verschwand. Man hat daher solche Erscheinungen als »Dauermodifikationen oder induzierte Modifikationen« bezeichnet. Zweifellos handelt es sich aber hierbei, soweit Bakterien und Pilze in Frage kommen, um eine auf die Deszendenz übergehende Einstellung auf geänderte Milieuverhältnisse, welche durch diese selbst hervorgebracht wurde, also um keine spontane Keimplasmaänderung; daher hat auch diese Kategorie auszuschneiden. Unter die dritte und vierte Kategorie Baur's fallen nur sehr gelegentlich auftretende Färbungseigentümlichkeiten von Pflanzen (Scheckung, bzw.

Streifung), deren Entstehung unbekannt ist. Der zweiten und fünften Kategorie endlich gehören diejenigen Mutationen an, welche auf Bastardierung zurückzuführen sind. Sehen wir zunächst von diesen letzteren ab, so steht für sehr viele bisher beobachteten Typusänderungen mit erblichem Charakter die Beeinflussung durch die Milieuverhältnisse fest. Bei den übrigen ist die Ursache überhaupt unbekannt. Es läßt sich also nicht ausschließen, daß auch diese Erscheinungen auf irgendwelche Umweltfaktoren beziehbar sind. Wenn wir von der Bastardierung absehen, fehlt somit bis heute jeglicher Beweis, daß spontane Konstitutionsänderungen des Keimplasmas, welche zu erblichen Typusänderungen führen, überhaupt vorkommen können. Berücksichtigt man ferner, daß die erste Kategorie Baur's, welcher die meisten bisher beobachteten Mutationen angehören, solche Fälle umfaßt, welche sich nur durch einen mendelnden Grundunterschied der Ausgangsrasse gegenüber unterscheiden, so ist das Ergebnis, welches für die Beurteilung des natürlichen Entwicklungsgeschehens überhaupt in Frage kommen kann, außerordentlich bescheiden.

Änderung des Typus kann auch die Folge eines Bastardierungsvorganges sein. Werden zwei Individuen, welche in einem Merkmal differieren, untereinander gekreuzt, so schlägt die Nachkommenschaft dem einen oder dem anderen Elter nach, oder es entsteht eine »neue« Form mit »intermediärem« Charakter. Die Heterozygote wird jedoch in der Deszendenz fortdauernd aufgespalten, ist also inkonstant, so daß das neue Formbild immer nur durch die heterozygotischen Individuen repräsentiert werden kann. Sofern nicht immer wieder Bastardierung durch die Ausgangsrassen erfolgt und die Lebensbedingungen und die Fruchtbarkeit für alle Formen die gleichen bleiben, tritt nach den Mendelschen Regeln die Heterozygote hinter den homozygotischen Elterntypen verhältnismäßig immer stärker zurück; Mendel selbst hat schon berechnet, daß in der zehnten Generation unter 2048 Individuen je 1023 den elterlichen Typus und nur zwei die neue Hybridform zeigen. Unterscheiden sich dagegen die Ausgangsformen in mehreren Merkmalen, so können durch Bastardspaltung Neukombinationen auftreten, welche homozygotischen Charakter haben, also konstant sind. Im Falle Mendels wurden zwei *Pisum*-Sorten miteinander gekreuzt,

von welchen die eine runden und gelben, die andere kantigen und grünen Samen hatte; die Neukombinationen wiesen runden und grünen, bzw. kantigen und gelben Samen auf. In den beiden Bastardierungsfällen, der heterozygotischen Intermediärform und der homozygotischen Neukombination, erscheinen also Typen, welche sich von den elterlichen Ausgangsformen unterscheiden; aber beide sind dadurch charakterisiert, daß kein wirklich neues Merkmal oder eine neue Reaktionsfähigkeit auftritt, sondern daß eine schon vorhandene nur in ein neues Gewand gebracht worden ist. Es kann nur das kombiniert werden, was schon in einer Elternform steckt, also vorhanden war. Damit aber fällt die Möglichkeit, die Organismenotypen, deren charakteristische Entwicklung in der grundsätzlichen Verschiedenheit ihrer Differenzierung selbst liegt, in ihrem Zustandekommen durch Bastardierung zu erklären. Die Bastardierung ist, um einen Vergleich Weismanns zu gebrauchen, die Mischung eines Kartenspiels, während das Problem darin liegt, wie — um den Vergleich weiterzuführen — aus dem Spiel ein Damen- oder Schachspiel wurde. Aber abgesehen davon muß es zweifelhaft erscheinen, ob solche Bastarde in nennenswertem Umfang in der Natur eine Rolle spielen. Kerner v. Marilaun hat Beispiele hierfür gegeben; am bekanntesten hiervon ist der Bastard *Rhododendron intermedium*. Diese Alpenrose findet sich zusammen mit den Elternformen *Rh. hirsutum* und *Rh. ferrugineum* und entwickelt sich an bestimmten Stellen in großen Beständen, offenbar weil die Milieuverhältnisse für den Bastard besonders günstig sind. Betrachtet man die Bastardfrage von diesem Gesichtspunkte aus, so läßt sich folgendes sagen. Jeder Organismus ist im ganzen und in seinen Einzelheiten den Lebensbedingungen angepaßt. Wer auf streng selektionistischem Boden steht, muß sich erst recht zu dieser Auffassung bekennen: denn nach dieser Lehre sind nur angepaßte Formen existenzfähig. Lebensbedingungen, welche für den einen Organismus günstig sind, bräuchten es nicht auch für den anderen zu sein; darauf soll die Verschiedenheit der Typen im Grunde ja beruhen. Was geschieht aber bei der Bastardierung? Hier kommt es, auch wenn es sich nur um kleine Unterschiede handelt, zur Bildung eines Kunstproduktes, das in einem Merkmal den Milieuverhältnissen des einen Elters, im anderen

denen des anderen angepaßt ist. Ich will annehmen, es gelänge einen Orang mit einem Menschen zu kreuzen und eine »Neukombination« hervorzurufen, welche im Bau von Händen und Füßen die Mitte zwischen beiden Eltern hielte oder aber in der einen Extremität dem Orang, in der anderen dem Menschen nachschlüge; ein solcher Bastard wäre weder der arboricolen noch der terrestrischen Lebensweise angepaßt und könnte daher vielleicht im Schutze der Domestikation gedeihen, kaum aber in der freien Natur. Wenn auch die Bastardierungsfälle nicht so extrem wie diese absichtlich übertriebene Konstruktion liegen, so folgt doch aus dieser Überlegung, daß jeder Typus in sich ethologisch begründet sein muß und nur dann dauerhaftig ist. Kreuzungsprodukte mögen also unter günstigen äußeren Bedingungen (bes. Kultur) und bei nicht wesentlich geänderten Kombinationen, die zufällig mit den gegebenen Milieuverhältnissen harmonieren, als Neuheiten bis zu einem gewissen Grade dauerhaftig sein; bei der Entstehung der Typenmannigfaltigkeit kann die Bastardierung aus diesen und den oben erörterten Gründen jedoch keine besondere Rolle spielen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sie bei allen Organismen, welche sich ungeschlechtlich vermehren, von vornherein nicht in Frage kommt. Daher schätzen sowohl Goldschmidt wie Baur und Johannsen selbst ihre phylogenetische Bedeutung sehr gering ein.

Was hier ganz allgemein für die Bastardierung gilt, muß auch für die Mutationen Geltung haben, welche auf jenen Vorgang zurückgeführt werden können. Dazu gehören die Mutationen der zweiten Kategorie Bours, welche den größten Teil der De Vriesschen Mutationen von *Oenothera Lamarckiana* umfassen und nach Baur »in einem gewissen Sinne« als Neukombinationen nach einer Bastardierung zu beurteilen sind. Der Unterschied zwischen »Variation infolge von Neukombination vorhandener Unterschiede bei einer Bastardierung und erblicher Variation aus anderen Ursachen« ist nach Baur ein »fließender«; »die Entscheidung, wo Bastardierung aufhört und die Mutation anfängt, ist ganz willkürlich«. Es bliebe also nur noch die fünfte Kategorie der Mutation in der Bourschen Aufzählung übrig. Diese Kategorie umfaßt solche Individuen, welche gegenüber der Ausgangsrasse eine veränderte, meist vervielfachte Chromosomenzahl aufweisen und im

Habitus sich durch ihre Größe, aber auch durch kleine Abänderungen in der Form auszeichnen. In ihrer allgemeinen Einschätzung sind sie nicht anders zu bewerten als die übrigen Bastardierungsprodukte. Hierher gehört auch die Typusänderung durch sog. Chromosomenverlust. Auch wenn man darunter nicht ein tatsächliches Fehlen eines substantiellen Gebildes, sondern nur die rezessive Eigenschaft versteht, könnte sie in dem für die Artentwicklung nur in Frage kommenden progredienten Sinne jedenfalls keine Rolle spielen, da es sich auch hierbei immer nur um eine schon vorhandene Elterneigenschaft handelt.

Somit komme ich zu der Feststellung, daß keinerlei Beobachtungen vorliegen, welche zu dem Schlusse berechtigen, daß Typusänderungen durch rein spontane »innere«, d. h. nicht auf äußere Einwirkungen irgendwelcher Art rückführbare, Konstitutionsänderungen des Keimplasmas vorkommen. Auch die Vererbungsexperimente haben keinen derartigen Beweis geliefert; denn selbst die Bastardierung bedeutet letzten Endes die Einwirkung eines Außenfaktors. Andererseits habe ich gezeigt, daß man von Modifikationen im Sinne der Nichterblichkeit nicht sprechen kann; denn es handelt sich stets bloß um eine an sich erbliche Reaktionsfähigkeit, da das Merkmal als solches in keinem Falle erblich ist. Mutationen kommen aber gleichfalls nur in Merkmalen zum Ausdruck, welche ihrerseits wieder auf Reaktionen beruhen und nur als solche erblich sind. Die Unterscheidung zwischen Mutation und Modifikation hat demnach überhaupt keine Berechtigung und nur die Frage bleibt, ob Außenfaktoren Typusänderungen hervorbringen vermögen, d. h. die Reaktionen des Organismus so beeinflussen können, daß ein anderes Formbild resultiert. Diese Frage ist auf alle Fälle zu bejahen.

Ist aber unbestreitbar, daß Milieuverhältnisse einen gestaltenden Einfluß auf den Organismus ausüben, dann bleibt zu untersuchen, wie weit dieser Einfluß reicht, d. h. inwieweit die Organismen das Produkt gestaltender Außenfaktoren sind. Nägeli hat zuerst zweierlei Merkmale unterschieden: Organisations- und Anpassungsmerkmale. Nur von diesen nahm er an, daß sie in ihrer Gestaltung durch direkte Bewirkung von Außenfaktoren abhängig seien; jene sind nach ihm

rein morphologische und bestimmen die spezifische Form des Individuums, während die Anpassungsmerkmale mehr den Charakter einer Verzierung hätten. Die spezifische Form resultiere aus inneren Ursachen, welche in der lebenden Substanz lägen; diese selbst sei es, welche die Variabilität bedinge und zur fortschreitenden Differenzierung der Organismen d. h. zur Vervollkommnung führe. Bei dieser Auffassung Nägelis ist auffällig, daß er die Membran der Pflanzenzelle, in welcher zweifellos das charakteristischste Differenzierungsmoment des pflanzlichen Organismus und die Grundlage der spezifischen Formgestaltung des Pflanzenreichs überhaupt gesehen werden muß, für ein Anpassungsmerkmal erklärt. »Die Membranbildung ist eine Anpassungserscheinung, die ursprünglich durch den Reiz der äußeren Medien auf die Hautschicht des Plasmas hervorgerufen wurde, dann aber durch die entsprechende Ausprägung des Idioplasmas erblich geworden ist.« Andererseits hält er wieder die die Entwicklung bestimmenden inneren Kräfte allein für so wesentlich, daß er glaubt, die Organismen hätten sich auf der Erde in der gleichen Weise entwickelt, auch wenn die äußeren Umstände andere gewesen wären. Es ist nicht leicht zu einer klaren Vorstellung darüber zu kommen, worin Nägeli eigentlich das unterscheidende Kriterium der beiden Merkmale sieht. In einer Auseinandersetzung mit Darwin bezeichnet er die Organisationsmerkmale als »indifferent« und konstant, während die Anpassungsmerkmale nützlich und wechselnd wären, wiewohl diese Gegensätzlichkeit für die Membran nicht zutrifft; in der Verschiedenheit der Anordnung der Scheitelzellen bei Algen und Gefäßkryptogamen sieht er den charakteristischen Ausdruck der Organisationsmerkmale, während er die Änderung des Scheitelzellencharakters am Vegetationspunkt der Wurzel als Anpassung bezeichnet.

Der Kernpunkt des Problems liegt zweifellos in der Deutung des »Indifferenten«. Ein einwandfreies Urteil, ob irgendein Merkmal wirklich indifferent ist, könnte nur dann abgegeben werden, wenn die Bedeutung jeder Formeigentümlichkeit in ihrem Sein und Werden genau bekannt wäre. Von einer derartigen Erkenntnis sind wir aber noch außerordentlich weit entfernt, wie mir scheint im Pflanzenreich noch weiter als im Tierreich. Es mag uns gleichgültig erscheinen, ob

die Blattstellung dekussiert oder wechselständig, ob die Korolle vier- oder fünfzählig, ob die Blüte hypo- oder epigyn ist. Ob das aber auch für die Pflanze selbst nebensächlich ist, wissen wir nicht. Es kann sehr wohl sein, daß die gesamte Organisation und Konstitution eine ganz bestimmte Anordnung — Darwins Korrelation — notwendig macht. Außerdem aber darf nicht übersehen werden, daß auch die Pflanzen historische Gebilde sind und daß alle Organismen bei aller Tendenz zur Veränderlichkeit den gegebenen Organisationsplan so lange wie möglich beizubehalten bestrebt sind. Was uns heute indifferent erscheint, braucht es gestern nicht gewesen zu sein, eine Auffassung, welche auch Wettstein vertritt. Bei den Pflanzen ist es zudem viel schwerer als bei den tierischen Organismen sich über Einzelheiten der Entwicklung Gewißheit zu verschaffen, weil hier die Ontogenese keinen nennenswerten Einblick gestattet.

Der tierische Organismus mit seiner weitergehenden Differenzierung und der von ihm gebotenen Möglichkeit, wenigstens in sehr vielen Fällen die frühere Bedeutung einer Struktureigentümlichkeit im ontogenetischen Werden zu erkennen, erlaubt daher eher ein Urteil über den wahren Charakter von Organisationsmerkmalen. Hier läßt sich zeigen, daß eine ganze Reihe von Merkmalen, welche für eine Form charakteristisch sind und nicht beliebig in ihrer Gestaltung wechseln, darum doch nicht indifferent sind oder waren. Jensen hat allerdings versucht, die Nägelischen Prinzipien auch auf den tierischen Organismus zu übertragen. Aber schon Plate hat demgegenüber wenigstens teilweise geltend gemacht, daß die meisten Organisationsmerkmale nicht als indifferente Eigenschaften aufzufassen sind, sondern als »nützlich« zu gelten haben. Ich möchte dabei auf einen Umstand aufmerksam machen. wären die sog. Organisationsmerkmale deswegen, weil sie trotz ihrer angeblichen Indifferenz mit solcher Zähigkeit — im Gegensatz zu den wechselnden Anpassungsmerkmalen — festgehalten wurden, etwas Besonderes und ihrem Werden nach nicht gleichfalls Anpassungsmerkmale, dann könnten sie kaum in so radikaler Weise wieder verschwinden, wenn es die Art der Lebensweise eines Organismus erfordert. Die parasitischen Copepoden (Lernaeiden) und Cirripeden (Rhizocephalen) entäußern sich aller Crustaceen- und Arthropodencharaktere

vollständig, die Entoconchiden aller Molluskeneigentümlichkeiten, die Cuscutaceen verzichten auf die ganze Gliederung in Wurzel, Stengel und Blätter und behalten nur die Fortpflanzungsorgane und einen fadenförmigen Körper bei, und noch weiter gehen die Rafflesiaceen, welche bloß noch aus thallusähnlichen, im Innern des Wirtes nach Art von Pilzhyphen wuchernden Fäden bestehen und nur in den nach außen durchbrechenden Blüten ihre Zugehörigkeit zu den Aristolochiales erkennen lassen.

Eine, wie mir scheint, bessere Charakterisierung des Wesentlichen, welches der Vorstellung bei der Trennung von Organisations- und Anpassungsmerkmalen zugrunde liegt, hat Potonié gegeben. Er unterscheidet den Stoff und das Instrument. Der Stoff ist das Gegebene, das Instrument ist die Anpassung. Je nach der Art des Stoffes muß das Instrument verschieden ausfallen. So teilt er die Merkmale in Struktur- und adaptive Merkmale ein, wobei er wieder zwischen alt- und neoadaptiven unterscheidet. Die altadaptiven sind die morphologischen, spezifischen, phylogenetischen Merkmale. Welche aber nun zu den einzelnen Kategorien gehören, ist nach Potonié im Einzelfall oft schwer feststellbar, zumal eine scharfe Trennung nicht durchzuführen ist. »Morphologische Merkmale sind bei den Vorfahren Anpassungsmerkmale gewesen.« Ich glaube, daß die Potoniésche Formulierung das Richtige trifft. In sehr vielen Fällen wäre nur dann ein sicheres Urteil möglich, wenn man die Phylogenie jeder Art nach der morphologischen und biologischen Seite genau kennen würde. Potonié fragt: »Ist die Fünfgliedrigkeit im Aufbau der Echinodermen ein Strukturmerkmal oder war es einmal bei den Urahnen dieser Gruppe ein Anpassungsmerkmal?« Man kann auch fragen: Ist die Siebenzahl der Halswirbel bei den Säugetieren ein Struktur- oder ein Anpassungsmerkmal? Da bei den Vögeln eine Fixierung der Zahl nicht besteht (11—25), so muß man annehmen, daß die Zahl bei den Säugetieren aus tieferliegenden allgemeinen Organisationsgründen, die mit der Lage des Schultergürtels und der oberen Extremität zum Kopf in Verbindung stehen dürften, festgelegt ist. Die Anpassungsfähigkeit kommt aber gleichwohl in der Größenveränderlichkeit der Einzel-elemente (Giraffe) zum Ausdruck. Die ursprüngliche Gliederung der

Wirbelsäule in einzelne Abschnitte entspricht aber der Differenzierung und Gliederung des ganzen Körpers und ist daher phylogenetisch als Anpassungsmerkmal zu deuten.

Sind aber die Struktur- oder Organisationsmerkmale, also das, was die spezifische Gestaltung der Typen ausmacht, einmal gleichfalls Anpassungsmerkmale gewesen — und es liegt keinerlei tatsächliche Beobachtung vor, welche diese Auffassung unmöglich erscheinen ließe —, dann sind es auch die Milieuverhältnisse, die äußeren Faktoren, welche die Form der Typen bestimmten und noch bestimmen. Es kann kein »inneres«, im Keimplasma gelegenes, spontan wirkendes Etwas sein, welches eine dauernde und beliebige Formveränderung der lebenden Substanz veranlaßt. Weismann hat zwar auch die Ansicht vertreten, daß alle Formverschiedenheit der Organismen auf Anpassung zurückzuführen sei; aber er meint damit nur die Typenverschiedenheit als Resultat eines Züchtungsprozesses, während für ihn das Keimplasma selbst aus zufälligen inneren Ursachen variiert. Die Variabilität erscheint bei seiner Auffassung nicht als eine einzige notwendige Folge einer Milieuveränderung und durch diese ausgelöst und bestimmt, sondern als ziel- und beziehungsloses Herumtasten, welches nur dann Richtung gewinnt, wenn eine zufällige Koinzidenz zwischen der Art der Variation und dem durch die augenblickliche Lebenslage des Organismus geschaffenen Bedürfnis besteht. Das ist die selektionistische Lehre, deren Grundprinzip auch bei der Wiesmannschen Annahme einer Richtungshaltung durch fortschreitendes oder vermindertes Determinantenwachstum unverändert bleibt und die in der gegebenen Formulierung für alle diejenigen Geltung haben muß, welche die lamarckistischen Prinzipien ablehnen.

VIII. Die Transmutation.

Die Umänderung eines Typus kommt nicht darin zum Ausdruck, daß irgendwelche einzelne oder beliebige Besonderheit mehr oder weniger anders geartet ist, sondern das ganze System wird abgeändert. Es besteht eine ineinander greifende und aufeinander zugeschnittene Kette von Abhängigkeiten in allen Organen und Organteilen eines

Organismus, von denen nicht irgendein Glied fehlen oder sonstwie gestaltet sein kann. Wird ein Primate durch Aufrichtung und aufrechten Gang zum Bodentier, so ist damit eine Veränderung in allen Organsystemen verbunden und auch in den einzelnen Systemen, wie im Skelett oder in der Muskulatur, nicht auf einzelne Knochen oder Muskelindividuen des Fußes oder der unteren Extremität beschränkt, sondern alle werden mehr oder weniger in Mitleidenschaft gezogen. Der gesamte Organismus wird um- und auf die neue Beanspruchung eingestellt. Das ist das, was Spencer als kooperative Anpassung bezeichnet hat. Plate glaubt die Schwierigkeiten, welche in einer Deutung dieser Erscheinung für die selektionistische Auffassung bestehen, dadurch mildern zu können, daß er eine Nichtgleichzeitigkeit im Auftreten der Einzelabänderung annimmt und voraussetzt; aber gerade das ist unmöglich. Die Abänderungen werden sehr wohl nicht sofort überall in vollem Umfang sichtbar werden; aber in dem angezogenen Beispiel ist undenkbar, daß erst der Fuß oder einzelne Teile desselben von der Abänderung betroffen und dann das Skelett der Wirbelsäule und weiter die Muskeln usf. nachfolgen, sondern, wenn auch die Veränderungen zunächst nur unbedeutend sein mögen, sie müssen — das ist wesentlich — überall gleichzeitig einsetzen, weil eine die andere bedingt und sonst ein reibungsloses Funktionieren nicht vorstellbar ist.

Detto leugnet die Möglichkeit, daß funktionelle Anpassung überhaupt zu einer qualitativen Formneubildung führen könne, weil es sich hierbei stets nur um quantitative Verschiebungen handle, welche die Grenzen der spezifischen Leistung und Struktur nicht überschritten. Diese Auffassung, welcher man auch sonst begegnet, verkennt, daß im Organismus quantitative Verschiebungen auch zu qualitativen Veränderungen führen können. Ein sehr schönes Beispiel dieser Art bilden gerade die Umformungen von Skelett und Muskeln des menschlichen Beckens und Beines im Vergleich zu den Primaten. Es genügt, wie ich zeigen konnte (I3, 2I), schon eine geringe Zu- oder Abnahme von Knochensubstanz oder eine stärkere Abbiegung innerhalb eines Skeletteiles, um Lageveränderungen von Muskelursprüngen oder -ansätzen herbeizuführen, welche ihrerseits wieder durch die so geänderte Stellung gegenüber der Drehungsachse des Gelenkes eine direkte Funk-

tionsänderung von Muskeln bedingen und auf diese Weise Stellungen und Bewegungen ermöglichen können, welche sonst unausführbar sind. Speziell die Glutäalmuskeln geben hierfür gute Beispiele. Auch bei der Umwandlung des Menschenfußes bedingen reine Stellungsverschiebungen von Skelettelementen qualitativ anders geartete Muskelwirkungen und damit andere Gebrauchsweisen. Sucht man durch eine genaue vergleichend-anatomische Analyse, welche sich nicht nur auf die Skelettverhältnisse beschränkt, sondern auch die Gelenke und Muskeln in ihrer verschiedenen funktionellen Bedeutung gebührend berücksichtigt, ein Bild von der Art einer Typusänderung im Gebiet eines bestimmten Körperabschnittes zu gewinnen (21), so erkennt man, daß die Umformung nicht in einem sprunghaften plötzlichen Übergang von einem zum anderen Typus bestanden haben kann, sondern nur in einem allmählichen schrittweisen Sichanpassen an neue Beanspruchungen, wobei stets das Gegebene benutzt und in entsprechender Weise umgebaut wird. Der menschliche Fuß ist in allem ein Musterbeispiel dieser Art. Die Gewölbstruktur des Fußes, welche uns als eine ausgezeichnete Anpassung an die Bewegungsart des Menschen erscheint, ist direkt, wie ich zeigen konnte, von dem ursprünglichen Kletterfuß ableitbar, der in der charakteristischen Stellung seiner Skelettelemente unverändert übernommen und durch z. T. geringe Verschiebungen, Drehungen, Stellungsänderungen, Verkürzungen, Verlängerungen oder Verstärkungen einzelner Skelettelemente, sowie durch Feststellungen in den Gelenken, wobei eines das andere statisch und mechanisch bedingt, zu einem typischen Stand- und Lauffuß umgeformt wurde. In bezug auf Einzelheiten muß ich auf meine Abhandlung verweisen. Die allmähliche Umformung unter Beibehaltung des Ursprünglichen, welche im einzelnen völlig unter dem Bilde einer Plus- und Minusvariation vor sich geht und dabei nicht einen beliebigen Teil herausgreift, sondern den ganzen Organismus in die neue Beanspruchung miteinbezieht, ist das Charakteristikum der Typusänderung.

Hierin liegt auch ein weiterer Grund für die Unhaltbarkeit der Determinantenlehre in der Weismannschen Fassung. Wenn jeder Teil und jedes Teilchen eines Organismus seine im Keimplasma vor-

gebildete Determinante besäße, welche allein für die Formveränderung verantwortlich wäre und sie in jedem Einzelfall von sich aus bestimmte, dann wäre eine koaptative Änderung ausgeschlossen. Es sei denn, man nimmt an, daß die Determinanten im Keimplasma ebenso gruppiert sind wie im fertigen Organismus, also in der gleichen topographischen Anordnung und in der gleichen funktionellen Abhängigkeit. Der alte Präformismus wäre damit noch überboten, denn er nahm eine derartige vorgebildete Festlegung wenigstens nur für die Geschlechtszellen an, während das Vorhandensein von »Nebenidioplasma« in allen Körperzellen dazu nötigte, diesen präformistischen Aufbau der potentiellen Entwicklung wegen auch in jeder Körperzelle vorauszusetzen. Aber auch abgesehen davon, wenn wirklich irgendeine bestimmte Gruppierung im Keimplasma vorhanden sein sollte, so würde das »crossing over« der Chromosomen auf eine Anordnung nach ganz anderen Gesichtspunkten hinweisen. Daß die Germinalselektion erst recht mit den koaptativen Erscheinungen unvereinbar ist, bedarf keiner besonderen Ausführung.

Es bleibt somit nichts anderes als die Annahme, daß die Einstellung des Organismus auf die Milieuverhältnisse die entsprechende Formveränderung auf dem Wege der funktionellen Anpassung bedingt; nur so ist die Erscheinung der Koaptation überhaupt verständlich. Dabei ist es sehr wahrscheinlich, daß bei den tierischen Organismen, welche über die hierzu nötige Motilität verfügen, Änderungen der Lebensgewohnheiten nicht nur passiv, sondern auch aktiv herbeigeführt werden können. Die von Darwin entdeckte und beschriebene Meerechse der Galapagosinseln (*Amblyrhynchus cristatus*) hat die Gewohnheit angenommen, in das Meer zu schwimmen und sich dort von den auf dem Grunde wachsenden Algen zu nähren. Sie unterscheidet sich dadurch von anderen Eidechsenarten, welche auf den gleichen Inseln neben ihr leben, aber niemals das Meer aufsuchen. Es kann also in diesem Falle nicht durch irgendwelche Milieüänderung dem Reptil diese Lebensweise aufgezwungen worden sein, sondern es muß sich um eine freiwillige Annahme der Gewohnheit handeln, wobei sehr wohl Nahrungsmangel das treibende Moment gewesen sein kann. Diese Echse unterscheidet sich nur wenig

von anderen Arten, aber immerhin in charakteristischer Weise; sie besitzt Schwimmhäute zwischen den Zehen, einen besonders langen, seitlich zusammengereßten Schwanz mit einem sehr stark entwickelten, den ganzen Rücken überziehenden Kamm, welcher offenbar mit der Form des Schwanzes zusammen als richtunghaltender Kiel beim Schwimmen dient (Brehm). Einen ganz ähnlichen Fall möchte ich in der Lebensweise des Wasserschmätzers (*Cinclus*) sehen, welcher nur im Wasser der Gebirgsbäche durch Tauchen und submerses Laufen seiner Nahrung nachgeht. Die Gattung *Cinclus*, welche sonst den Zaunkönigen nahesteht, nimmt dadurch eine besondere Stellung unter allen Singvögeln ein, denen sie ihrem ganzen Bau nach unzweifelhaft zugehört. Auch hier zeigt sich nach Naumann eine auffallende Anpassung an das Wasserleben. Der Schwanz und die Flügel sind ungewöhnlich kurz, das Gefieder ist sehr dicht und weich und besteht wie bei Schwimmvögeln aus Oberfedern und flaumartigen Dunen, die Bürzeldrüse ist besonders stark entwickelt, die äußere Ohröffnung ist durch eine kleine nackte Hautfalte ähnlich der Ohrklappe der Wasserspitzmaus verschließbar, die Hornhaut des Auges ist sehr flach und die Linse fast kugelig. All das sind Erscheinungen, welche sich wohl bei Wasservögeln, aber nicht bei Singvögeln finden. Meerechse und Wasserschmätzer sind deswegen besonders interessant, weil hier Formen vorliegen, welche eine von ihren nachweislich nächsten Verwandten völlig abweichende Lebensgewohnheit angenommen haben und nun Typusänderungen zeigen, die noch nicht ganz ausgebildet sind, aber sich durchaus in der Richtung bewegen, welche andere Formen, deren ursprüngliche Stellung im System wegen der schon weiter fortgeschrittenen Anpassung weniger klar ist, in noch ausgeprägterem Maße besitzen. Die Konvergenzerscheinungen sind hier im Werden verfolgbar. Aber auch hier zeigt sich, daß nicht irgendein einzelnes Merkmal abgeändert wird, sondern der ganze Organismus sich einstellt.

Läßt man jede Typusänderung spontan vom Keimplasma aus ihren Ursprung nehmen und erkennt keine Beziehung ihres Auftretens zu den Milieuverhältnissen an, so kann die Variation immer nur an ein, vielleicht zufällig auch an einige wenige Individuen gebunden sein. Denn es ist a priori nicht einzusehen, warum richtungslose Va-

riationen sich bei vielen oder allen Individuen einer Art gleichzeitig in derselben Weise und Richtung zeigen sollen, wenn sie nicht durch die gleichen Außenfaktoren veranlaßt sind und bestimmt werden. Damit aber wird erst durch das unter natürlichen Verhältnissen und nach den Mendelschen Regeln sehr langsam wirkende Mittel der Kreuzung eine Verbreitung der gerade passenden Variation auf viele Individuen überhaupt möglich; denn es kann nicht angenommen werden, daß die Ausmerzung der nicht variierenden in vollem Umfang einsetzt, wenn die Variation in ihrem Entstehen nur geringen Selektionswert besitzt, was wohl als Regel gelten dürfte. Nimmt man dagegen an, daß der Reiz geänderter Milieuverhältnisse die somatische Umwandlung auslöst und bestimmt, dann werden alle Individuen, welche gemeinsam der Einwirkung der gleichen Lebensbedingungen ausgesetzt sind, in prinzipiell gleicher Weise reagieren, und damit ist eine Verbreiterung der Variationsbasis von vornherein gegeben und die Möglichkeit der Typusänderung nicht von der zufälligen Variation eines einzigen Individuums abhängig. Daß in bezug auf Stärke und Umfang der Reaktion auch bei dieser Annahme das individuelle Moment gleichwohl nicht ganz bedeutungslos ist, bedarf keiner besonderen Hervorhebung.

Alle Veränderungen, welche durch die spezielle Beanspruchung ausgelöst werden, müssen in der Deszendenz wieder auftreten. Da die funktionelle Anpassung des Einzelindividuums auf einer allgemeinen Reaktionsfähigkeit der lebenden Substanz beruht, so genügt es schon, wenn die jedesmalige Nachkommenschaft immer wieder unter die gleichen Existenzbedingungen und Milieuverhältnisse kommt, welche die gleichen besonderen Anforderungen an den Organismus und seine Teile stellen. Ich habe an zahlreichen Beispielen gezeigt, daß eine Fixation in dem Sinne, daß die spezielle Form unter allen Umständen zwangsläufig entwickelt wird, durchaus nicht Voraussetzung für die Gestaltung und Beibehaltung eines bestimmten Typus ist. Es kommt nur auf die allgemeine Reaktionsfähigkeit und die Gleichheit und Konstanz der Außenfaktoren an; jedes Individuum erwirbt gewissermaßen seinen Typus teilweise immer wieder von neuem. Daher habe ich den Goetheschen Spruch als Motto auch dieser Abhandlung vor-

ausgesetzt. Vererbung im gewöhnlich verstandenen Sinne ist hierfür nicht absolut nötig. JOHANNSEN (15) hat übrigens einen ähnlichen Gedanken ausgesprochen; er sagt: »Es muß auch im Auge behalten werden, daß es gar nicht zu entscheiden ist, ein wie großer Teil der Evolution ganz unabhängig von Vererbung sein mag. Denn abweichende Lebenslage kann dem gleichen Biotypus ein sehr verschiedenes phänotypisches Gepräge aufdrücken . . . Solche rein phänotypischen Evolutionsvorgänge werden wohl nur sehr enge Begrenzung haben — ihre Existenz läßt sich weder nachweisen noch a priori leugnen: es wäre also eine — wenn auch sehr partielle — Evolution mit »falscher« Vererbung als mitspielender Faktor, eine Evolution, die der sozialen Evolution mittels ‚Tradition‘ analog wäre!« Ich glaube im Gegensatz zu JOHANNSEN, daß solche Vorgänge sich sehr wohl und sogar in großem Umfange nachweisen lassen — ich gab charakteristische Beispiele hierfür —, und daß sie daher auch eine sehr große Rolle in der Entwicklung spielen; denn die Organismenwelt besteht stets nur aus Phänotypen, da alle das Produkt von gestaltenden Umweltfaktoren sein müssen. Die ganzen Evolutionsvorgänge können ihrem Wesen nach immer nur phänotypisch gewesen sein. Der Wert des Genotypusbegriffs scheint mir dagegen für alle phylogenetischen Fragen außerordentlich problematischer Natur.

Betrachtet man die Merkmale als Reaktionsäußerungen im Sinne der Vererbungslehre, dann bedeutet Vererbung in bezug auf ein Merkmal, wie ich schon eingehend ausgeführt habe, Fixation eines Reaktionszustandes und zwangsläufige Entwicklung. Die Reaktionsäußerung erscheint als historischer Bestand des Organismus und Teil seiner Konstitution. Der Reiz, welcher sie bedingt, ist als ontogenetischer Entwicklungsfaktor wirksam. Bei denjenigen tierischen Organismen, welche den größten Teil ihrer Entwicklung als Larven unter der direkten Wirkung äußerer Milieuverhältnisse durchmachen, greifen diese auch direkt in die Entwicklung ein; die funktionelle Anpassung macht sich hier in einem sehr frühen Stadium geltend und leitet sie in bestimmte Richtung. Bei Organismen, welche in mehr oder weniger ausgebildetem Zustande erst geboren werden oder das Eigenleben aufnehmen, setzt die funktionelle Anpassung als direkter Gestaltungsfaktor entsprechend

später ein; ein um so größerer Teil der Entwicklung verläuft hier zwangsläufig als Selbstdifferenzierung der Organe (1. und 2. Lebensperiode Roux’).

Was ich als Fixation des Reaktionszustandes bezeichne, deckt sich ungefähr mit dem, was man gewöhnlich unter »Vererbung erworbener Eigenschaften« zu verstehen pflegt. Die Gestaltung, welche der Organismus oder seine Teile durch fortgesetzte Beanspruchung in gleicher Richtung, also als Reaktion auf bestimmte funktionelle Reize, gewinnt, wird schließlich zwangsläufig durch einen Entwicklungsfaktor, also einen anders gearteten Reiz, ausgelöst. Ich habe gezeigt, daß dies nicht in dem ganzen Umfange zutrifft, wie man bisher wohl allgemein angenommen hat. Doch ist selbstverständlich, daß die Konstitution jedes Organismus historisch begründet ist und der Entwicklungsablauf in diesem Sinne daher zu einem großen Teil zwangsläufig erfolgen muß. Hat man ein einzelnes Merkmal eines Körpers im Auge, so scheint es schwierig, sich vorzustellen, wie die Keimzellen, welche den Organismus zu reproduzieren imstande sind, dieses Merkmal wieder aus sich heraus zu bilden vermögen, zumal wenn man sich dieses Merkmal als einen »Neuerwerb« des Organismus denkt. Ich glaube jedoch, daß diese besondere Schwierigkeit der Vorstellung zu einem guten Teil darauf beruht, daß von unrichtigen Voraussetzungen ausgegangen wird. Von dem scharf pointierten Standpunkte Weismanns aus, daß Keimzellen die ausschließlichen Typusrepräsentanten sind, daß das Soma nur ihr Hüter ist, daß jede Veränderung des Organismus allein in den Keimzellen ihren Ursprung hat und daß alle Erlebnisse des Somas die Keimzellen in ihrer Konstitution nicht zu beeinflussen vermögen, ist allerdings nicht gut denkbar, wie irgendeine Milieuveränderung oder irgendeine besondere Beanspruchung, welche sich an einem Teile des Somas äußert und dort ein besonderes Merkmal setzt, derart auf die Keimzellen übertragen werden soll, daß diese ihre Konstitution verändern und das Merkmal zwangsläufig von sich aus wieder reproduzieren können. Man hat, um der germinipetalen Einwirkung vom Soma her aus dem Wege zu gehen, angenommen, daß der Reiz, welcher das Soma ändert, auch direkt das Keimplasma beeinflusse und zu einer gleichsinnigen Reaktion veranlasse. Allein diese »Parallelinduktion«

ist, wie Semon gezeigt hat, unmöglich. Ganz abgesehen davon, daß thermische oder optische Reize oder der Reiz eines anderen Milieus auf die im Körper eines Organismus eingeschlossenen Keimzellen überhaupt nicht oder nur sehr schwach einzuwirken vermögen, setzt die Parallelinduktion in den Keimzellen selbst die Annahme einer Differenzierung von organartigem Charakter oder jedenfalls von irgendwie spezialisierten Reizempfängern voraus, die unmöglich in solcher Form vorhanden sein können. Roux (13, 20) lehnt diese Vorstellung gleichfalls ab, hält aber eine »bigermplasmatische Parallelinduktion«, wie er es nennt, für möglich. Er nimmt an, daß alle Somazellen, wie schon hervorgehoben wurde, »Vollkeimplasma« enthielten; da nun in allen Zellen Keimplasma vorhanden sei, werde durch jeden das Soma treffenden Reiz in den Somazellen auch Keimplasma getroffen und könne so in seiner Konstitution durch den Reiz geändert werden; wenn nun dieselbe Einwirkung auch das generative Keimplasma treffe, so werde es in gleicher Weise verändert; diese Veränderung könne an der Nachkommenschaft die gleiche Gestaltung bewirken wie am direkt getroffenen Soma, sofern noch die anderen von ihm aufgezeigten Bedingungen erfüllt seien.

Roux setzt mit seiner Annahme von Vollkeimplasma die Somazellen im wesentlichen den Keimzellen gleich, bewegt sich also im Prinzip noch in den Weismannschen Vorstellungen. Wie ich im ersten Abschnitt auseinandergesetzt habe, besteht jedoch die Trennung der beiden Zellkategorien nicht zu Recht. Es gibt weder eine besondere Keimbahn als regulären Vorgang, noch eine erbungleiche Teilung, noch eine topographische Determinantenspezialisierung des Keimplasmas im Weismannschen Sinne. Indem man allen Somazellen Vollkeimplasma oder, wie Weismann selbst, Nebenidioplasma zuerkennt, gibt man ja auch die tatsächliche prinzipielle Gleichheit zu. Die Keimzellen bilden nicht Somazellen, sondern ein Individuum, welches aus einer seinem Differenzierungsgrade entsprechenden Vielheit von Zellen zusammengesetzt ist. Das Individuum produziert stets wieder von neuem als Differenzierungsprodukt spezialisierte Propagationszellen; die Kontinuität des Lebens läuft nicht von Keimzelle zu Keimzelle, sondern — allerdings durch Ver-

mittlung besonderer Teilelemente — von Individuum zu Individuum. Zu den gleichen Vorstellungen führen die Gedanken Ruzickas: »Das Lebendige kann ohne den Stoffwechsel nicht lebendig bleiben; es wird somit vom Stoffwechsel gebildet. Und zwar wird es ständig von neuem gebildet. Nach Ablauf eines bestimmten Zeitintervalls ist keines der umgesetzten Bestandteile mehr identisch mit denjenigen, welche die lebende Substanz in dem vorhergehenden Zeitpunkt zusammengesetzt haben; alle wurden ausgewechselt, erneuert, so daß es keine Kontinuität der Substanz geben kann.«

Die Vorstellung des Individuums als Lebensträger und -gestalter ist fast verloren gegangen. In dem Maße, wie man den eigentlichen Sitz des Lebens erst in den Zellen, dann wieder in den kleinsten Teilelementen der Zelle selbst suchte, trat der Gesamtorganismus, das Individuum, an Bedeutung zurück. Wenn man in jedem Organismus nur ein Konglomerat von verschiedenen geformten Zellen und Zellprodukten sieht und ihn nicht als biologische Einheit gelten läßt und empfindet, werden Milieueinwirkungen und Reaktionen darauf allzu leicht nur für Erlebnisse von Teilgebilden gehalten. Milieuänderungen oder die Annahme anderer Lebensgewohnheiten treffen den ganzen Organismus, selbst dann, wenn die Reaktion örtlich beschränkt ist. Die örtliche Reaktion besagt nicht, daß der übrige Körper teilnahmslos ist, sondern zeigt nur die größere Empfänglichkeit des reagierenden Teiles an. Wenn also — die Tatsachen der Regeneration lassen daran keinen Zweifel — jede Körperzelle die Potenz besitzt, den gesamten Organismus mit allen seinen Besonderheiten wieder zu reproduzieren, wenn sie, um die andere Terminologie zu gebrauchen, mit Nebenidioplasma oder Vollkeimplasma ausgestattet ist, dann muß sie auch an allen Erlebnissen des Körpers teilhaben; dann aber wird der Reiz und die Reaktion, gleichviel wo sich diese Vorgänge abspielen, zu einem Ereignis für das ganze Individuum, und die Propagationszellen werden daran ebenso teilnehmen wie die anderen Körperzellen, ein Gedanke, dem schon Nägeli Ausdruck gab. Wenn ich Roux recht verstanden habe, ist das auch der Sinn dessen, was er unter der bigermplasmatischen Parallelinduktion im Grunde versteht, nur daß dabei der Begriff des

Keimplasmas stark in den Vordergrund geschoben wird. Sobald man beginnt, den Körper in Determinanten und Determinate oder in ähnliche substantivierte und individualisierte Kleinstteile zu zerlegen, muß man in jede Körperzelle — nicht etwa nur in die Keimzelle — irgendein Miniaturbild des Organismus hineinbauen und kommt damit notwendig zu bestimmten Vehikeln und Transporttheorien. Roux (13) hat gezeigt, wie außerordentlich kompliziert sich von solchen Vorstellungen aus der ganze Erbvorgang gestaltet. Ich verkenne diese Schwierigkeiten einer präzisen Vorstellung jeder *Translatio hereditaria* (Roux) keineswegs, nur treffen sie, wie O. Hertwig in ähnlichen Ausführungen mit Recht schon hervorgehoben hat, für das ontogenetische Entwicklungsproblem überhaupt zu. Wir können uns heute noch keine Vorstellung machen, wie die Entwicklungspotenz in die Struktur der Körperzellen oder der Keimzellen eingelassen ist. Aber dieses Rätsel bleibt in ganzer Größe bestehen, auch wenn man die hier vorgetragenen Gedankengänge verwirft; denn die selektionistische Auffassung macht ihr Wesen keineswegs verständlicher. Daher halte ich schon a priori die Annahme für richtiger, daß bei der Evolution der Organismen zuerst erprobt und dann vererbt — lamarckistisches Prinzip — und nicht umgekehrt zuerst vererbt und dann erprobt wird — selektionistisches Prinzip. Jedes Individuum wirkt an der Ausgestaltung seines Typus mit und hilft ihn fixieren, mag dieser Einzelbeitrag auch noch so gering sein. Voraussetzung ist nur, daß die Fixation des Reaktionszustandes der Entwicklungstendenz entspricht, welche durch die Milieuverhältnisse und Lebensgewohnheit bedingt ist.

Veränderungen des Typus im phylogenetischen Sinne gehen also nicht vom Keimplasma, sondern vom Individuum aus, welches als solches den Reiz empfängt und auf ihn reagiert. Jede Variation (Mutation) wird durch irgendeinen Außenfaktor ausgelöst, welcher den Gesamtkörper trifft und ihn beeinflußt; alle Bewirkung beruht auf somatischer Induktion, wobei aber an keine Gegensätzlichkeit zwischen Soma und Keim gedacht werden darf. Daß die Keimzellen auch Reizen direkt zugänglich sind (Gifte, Radium) und von ihnen in ihrer Konstitution derart alteriert werden können, daß die Entwicklung abnorm

wird, soll damit nicht negiert werden; ein starker Reiz, welcher direkt eine beliebige Körperzelle trifft, kann auch hier tiefgreifende Veränderungen bewirken, nur äußert sich die Alteration bei der Keimzelle deren Differenzierung und Potenz entsprechend in Entwicklungsstörungen. Dabei handelt es sich aber um andere Dinge als beim normalen Geschehen und der Reaktion auf Milieuänderungen, welche zu phylogenetischen Abweichungen im Typus führen.

Die Umweltfaktoren, welche auf die Organismen einwirken und auf welche diese wieder sich einzustellen gezwungen sind, bestimmen den Typus. Die Organismen als historische Wesen vermögen jedoch nur im Rahmen ihres augenblicklichen Differenzierungs- und Spezialisierungsgrades zu reagieren. Da aber dieser Ausbildungsgrad für jeden Typus verschieden ist und die Umweltfaktoren je nach den Milieuverhältnissen, in welchen der Organismus sich gerade befindet, wieder anders geartet sind, resultiert hieraus die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Organismenwelt. Nägeli hat angenommen, daß der lebenden Substanz als solcher, seinem Idioplasma, die Tendenz inne wohne, von sich heraus und unabhängig von den Außenfaktoren sich immer wieder im progressiven Sinne zu differenzieren (Vervollkommnungsprinzip). Läge diese Tendenz in den Organismen an sich und führte die Entwicklung diesem Gedanken gemäß von der Amöbe zum Menschen, so müßte sich dieser Prozeß, seit es Organismen auf der Erde gibt, dauernd vollziehen. Dann aber wäre es unverständlich, daß nicht alle Organismen schon das Menschenstadium erreicht haben, wenn sie sämtlich einmal zu einem bestimmten Zeitpunkt in die Entwicklung eingetreten wären. Daher nahm Nägeli folgerichtig an, daß die Urzeugung nicht ein einmaliger Vorgang war, sondern sich dauernd wiederholte, eine Auffassung, welche auch Lamarck vertrat. Allein einer derartigen Theorie stellen sich große Schwierigkeiten entgegen. Wohl kann man sich vorstellen, daß die ersten Anfänge des Lebens, die »Probien«, unter der Grenze der Sichtbarkeit liegen und daher direkter Beobachtung nicht zugänglich sind; aber wenn dieser Bildungsprozeß, seitdem organisches Leben auf der Erde sich entwickeln konnte, sich immer wiederholend und immer von vorne beginnend weiterging und -gegangen wäre, dann müßte heute ein kon-

tinuierlicher Typenfluß von den Protisten bis zum Menschen vorhanden sein, oder aber man müßte annehmen, daß zu allen Zeiten immer nur gerade diejenigen Typen ausgemerzt wurden, welche wir heute als Verbindungsglieder in der Kontinuität vermissen. Das ist eine unmögliche Vorstellung. Daher scheint mir nichts anderes übrig zu bleiben, als anzunehmen, daß kein derartiges autonomes Prinzip besteht, sondern daß die Organismen sich nur dann verändern, wenn andere ethologische Verhältnisse ihre Umstellung bedingen.

Mit einer derartigen Annahme fände auch die Persistenz niedriger Formen die beste Erklärung. Wir kennen eine ganze Reihe von Typen, welche seit undenklichen Zeiten keine wesentliche Veränderung erfahren haben. Unter den Brachiopoden gehen *Lingula* und *Discina* durch alle Formationen bis ins Silur, *Terebratula* und *Waldheimia* bis ins Devon zurück. Von den Lamellibranchiaten sind *Nucula*, von den Gastropoden *Natica*, von den Cephalopoden *Nautilus* uralte Formen; von den Arthropoden sei an *Limulus*, von den Wirbeltieren an *Acipenser*, *Ceratodus* und *Sphenodon* erinnert. Mit der selektionistischen Auffassung ist diese Persistenz nur schwer in Einklang zu bringen. Denn diese Theorie setzt eine dauernde beliebige Variabilität aus inneren Gründen und unabhängig vom Milieu voraus und nimmt ihre Fixierung durch Vererbung an, wenn sie sich als vorteilhaft erweist. Wäre dem so, dann müßten doch auch solche konstanten Formen irgend einmal zufällige Abänderungen gezeigt haben, welche vorteilhaft für sie waren, und könnten nicht seit undenklichen Zeiten gleich geblieben sein. Bei fortdauernder Urzeugung und Umwandlung im Sinne Nägelis müßte man andererseits annehmen, daß alle diese Typen in den verschiedenen Epochen immer wieder von neuen und anderen Proben ausgehend gebildet wurden. Demgegenüber scheint es richtiger, die Unveränderlichkeit darauf zurückzuführen, daß die Lebensbedingungen sich für diese Organismen seit ihrem ersten Auftreten nicht mehr geändert haben. Zu dieser Ansicht bekennt sich auch Hörnes. Gegen das Vervollkommnungsprinzip aus inneren Ursachen spricht ferner die Existenz solcher Formen, welche ursprünglich beweglich und höher differenziert waren und infolge der Annahme einer sessilen Lebensweise eine Vereinfachung ihres Körpers erfuhren (Asci-

dien), das Vorkommen von Arten, welche als neotenisch gewordene Larvenformen zu deuten sind, wie die Kiemenlurchen, und endlich die Existenz der Parasiten mit ihren verschiedensten Reduktionserscheinungen. Wenn man unter Vervollkommnung fortschreitende Differenzierung versteht, dann könnten entsprechende Lebensbedingungen nicht wieder zu derartigen regressiven Entwicklungen führen, daß der ganze Organismus sich zu einem schmarotzenden Fortpflanzungskörper vereinfacht und sich aller sonstiger Differenzierungen wieder entäußert. Franz hat zwar die Meinung vertreten, daß es überhaupt keine graduellen Unterschiede gäbe und daß man von »niederen« und »höheren« Formen nicht reden dürfe; eine Amöbe stehe nicht »niedriger« als ein Wirbeltier. Das ist jedoch nur dann richtig, wenn man die primären Lebenseigenschaften als allein maßgebende Vergleichskriterien gelten läßt. Für die phylogenetische Betrachtungsweise handelt es sich aber gerade darum, wieviel Einzelorgane ausgebildet werden, um die Reize möglichst detailliert zu empfangen und ebenso fein abgestimmt darauf reagieren zu können. Ein modernes Mikroskop ist ein vollkommenerer optischer Apparat als eine Lupe, wiewohl beide nur auf dem einfachen physikalischen Phänomen der Lichtbrechung basieren. Bei den Organismen kommt es beim Vergleich der Entwicklungsstufe auf die Möglichkeit und Fähigkeit der Nuancierung an und nicht darauf, ob die Organisation den Bedürfnissen des Organismus selbst genügt. Gewiß kann durch einseitige Spezialisierung ein in bezug auf eine einzelne Leistung außerordentlich hoher Grad von Vollkommenheit erreicht und darin andere höher stehende Organismen übertroffen werden. Der Mensch kann im körperlichen Fliegen weder mit einem Insekt, noch mit einem Vogel und im Schwimmen mit keinem Fisch konkurrieren; aber er hat durch die besondere Differenzierung und Spezialisierung seines Zentralnervensystems die Möglichkeit erhalten, sich Instrumente zu schaffen, deren er sich als z. T. viel vollkommeneren Ersatz für die ihm abgehende körperliche Fähigkeit zu bedienen vermag.

Differenzierung und Spezialisierung ist das Charakteristische jeder Entwicklung des Individuums und des Typus. Bei Individuen kann jedoch wieder unter Umständen eine teilweise Entdifferenzierung eintreten und aus dem wieder indifferent Gewordenen eine anders geartete

Differenzierung entstehen (Regeneration). Ist etwas Derartiges auch in der phylogenetischen Entwicklung möglich? Dollo hat als Regel aufgestellt, daß die Entwicklung nicht umkehrbar sei. Abel formuliert dieses »Dollosche Gesetz« folgendermaßen: »1. Ein im Lauf der Stammesgeschichte verkümmertes Organ erlangt niemals wieder seine frühere Stärke; ein gänzlich verschwundenes Organ kehrt niemals wieder. 2. Gehen bei einer Anpassung an eine neue Lebensweise (z. B. beim Übergang von Schreittieren zu Klettertieren) Organe verloren, die bei der früheren Lebensweise einen hohen Gebrauchswert besaßen, so entstehen bei der neuerlichen Rückkehr zur alten Lebensweise diese Organe niemals wieder; an ihrer Stelle wird ein Ersatz durch andere geschaffen.« Obwohl viele Beispiele, welche zugunsten einer derartigen Tendenz sprechen, beigebracht werden können, möchte ich doch die Allgemeingültigkeit bezweifeln. Kammerers (12) Nachweis, daß bei *Proteus*-Larven durch Lichteinwirkung das Auge wieder in eine progressive Entwicklung eintreten kann, spricht jedenfalls gegen die Dollosche Regel. Die Säugetiere besaßen pentadaktyle Extremitäten, beim Meerschweinchen ist wie bei vielen anderen Rodentiern eine Reduktion eingetreten, so daß sein Fuß nur noch drei Zehen hat. Castle beobachtete nun in seinen Zuchten an einem Individuum das plötzliche Auftreten einer atavistischen Extrazehe, die nur lose in der Haut hing; durch fortgesetzte Kreuzungen gelang es ihm, Tiere mit wieder völlig gebrauchsfähiger vierten Zehe zu erzielen. Hier ist also ein verkümmertes Organ wieder zur vollen Stärke gelangt. Man könnte einwenden, daß es sich in diesem Falle nur um eine künstliche Züchtung handelt; allein immerhin bleibt die Tatsache bestehen, daß ein Wiederfunktionieren eines rudimentären Organs möglich ist, daher kann es auch nicht als ausgeschlossen betrachtet werden, daß der gleiche Vorgang bei entsprechender anders gearteter Beanspruchung der Extremität sich wiederholen kann. Ich habe beim Menschen eine Beobachtung gemacht, die auch wohl nur in gleichem Sinne zu deuten ist. Der *Musculus quadratus plantae* ist, wie ich (21) gezeigt habe, eine in dieser Form dem Menschen eigentümliche Bildung, welche sich aus zwei verschiedenen Muskelkomponenten zusammensetzt; der laterale Kopf, welcher allein dem bei den niederen Affen stark entwickelten Muskel

gleichen Namens entspricht, fehlt meist bei den Anthropomorphen oder ist nur in Form eines dünnen bindegewebigen Streifens erhalten. Noch beim neugeborenen Menschen ist dieser Anteil gleichfalls rein bindegewebig und beginnt erst nach der Geburt vom distalen Ende her muskulös zu werden. Dieser laterale Muskelkopf hat beim Menschen durch seine Verbindung mit dem medialen Kopf, welcher seiner Provenienz nach anderer Natur ist und bei allen anderen Primaten dem wieder dem Menschen als solchen fehlenden tiefen Kopf des *M. flexor brevis* entspricht, eine neue funktionelle Bedeutung gewonnen; die regressive Tendenz des lateralen Kopfes, die sich in seiner bindegewebigen Anlage und seinem sehr späten, erst nach der Geburt erfolgenden Muskulöswerden verrät, hat einer erneuten progressiven Entwicklung Platz gemacht. Ich bin überzeugt, daß sich noch mehr solcher Beispiele finden lassen und möchte daher glauben, daß die Organismen eine sehr große natürliche Plastizität besitzen, und unter besonderen Umständen auch eine rückläufige Entwicklung wieder sistiert und progressiv werden kann. Dabei mag es sehr wohl auch vorkommen, daß die Regression nicht aufgehoben wird und der Organismus als Ersatz etwas ganz Neues schafft wie im Dolloschen Beispiel aus der Phylogenie von *Dermochelys*.

Vermag ich demnach auch ein Vervollkommnungsprinzip im Sinne Nägellis nicht anzuerkennen, weil die Entwicklung nicht aus inneren Gründen heraus in jedem Falle zum Differenzierteren führen muß, sondern auch wieder regressiv werden kann, so bin ich doch der Meinung, daß die Typusänderung jeweils einer bestimmten Gesetzmäßigkeit folgt. Ich habe schon wiederholt darauf hingewiesen, daß ein richtungsloses Variieren schon deswegen nicht möglich ist, weil der gegebene Differenzierungszustand eines Organismus Abänderungen im einzelnen nur nach der Plus- oder Minusseite gestattet und jedenfalls in den Fällen, wo wir bestehende Formverschiedenheiten in allen Details einer vergleichenden Analyse unterwerfen können (Menschen- und Affenfuß), keine Andeutungen eines anders gearteten Umbildungsmodus erkennbar werden. Die äußeren Ursachen, welche die Veränderung auslösen, bedingen zugleich die Richtung, in der die Entwicklung vor sich geht, und legen sie fest. Das ist das Prinzip der Orthogenese

Eimers, wie er es am Beispiel der Eidechsenfärbung als gültig nachgewiesen hat. Plate hat diese Entwicklungsauffassung als Ortho-evolution bezeichnet und definiert sie folgendermaßen: »Orthogenesis ist eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Evolution einer Art, bei der alle Individuen sich im wesentlichen gleich verändern und daher der Selektion keine Gelegenheit zum Eingreifen geben.« Der Organismus variiert nicht zufällig und richtungslos, sondern die äußeren Verhältnisse bestimmen nach Maßgabe und im Rahmen der gegebenen Konstitution den Weg, welchen die Entwicklung in jedem Einzelfalle nimmt und der zur Typusänderung führt.

Wie die Milieuverhältnisse es sind, welche die Änderung bedingen, so tragen sie auch am Untergang Schuld. Steinmann besonders hat die Ansicht vertreten, daß es ein natürliches, in sich begründetes Aussterben nicht gäbe, sondern daß alle Arten stets in anderem Gewande weiterlebten; seit der Diluvialzeit sei es der Mensch, welcher die Lebewelt vernichte und die Typen zum Aussterben bringe. Aber wenn auch zahlreiche Organismen infolge einer weitgehenden Anpassungsfähigkeit sich dauernd verändern und so immer in neuer Form persistent bleiben, so scheint doch nicht zweifelhaft, daß Arten als solche zugrunde gehen können. Steinmann gibt selbst zu, daß in kleinem Umfang katastrophale Ereignisse einen derartigen Untergang herbeizuführen vermögen. Das ist sicher der Fall, wenn das Vorkommen einer Art örtlich beschränkt ist. Andererseits sehe ich keinen Grund, warum nicht spezialisierte Formen schließlich ausgemerzt werden sollen, wenn ihre Reaktions- und Anpassungsfähigkeit infolge ihrer Differenzierung erloschen ist und die potentielle Entdifferenzierung durch die Art des Reizes, welche die geänderten Umweltfaktoren gerade auslösen, nicht bedingt werden kann. Kein Organismus muß a priori eine solche Konstitution haben, daß er auf jede beliebige Reizart und auf jedes beliebige Reizmaximum zu reagieren vermag. Man hat der Theorie der direkten Bewirkung vielfach entgegengehalten, daß, wenn die Organismen von sich aus aus inneren Ursachen auf jeden Reiz sofort eine passende Reaktion fänden, keine Formen ausgestorben sein könnten, sondern alle in irgendeiner anderen Weise weiterleben müßten und ferner, daß dann Unzweckmäßiges, d. h. Nichtangepaßtes,

überhaupt nicht produziert werden dürfte. Derartige Einwände basieren auf unrichtigen Voraussetzungen. Die Reaktion eines Organismus auf einen Reiz besteht nur in der Herstellung einer Art Gleichgewichtszustandes. Im Falle der Spekschen Salzheliozoen tritt auf den Reiz hin eine direkte Veränderung der Vakuolisierung und eine Umstellung des Ekto- und Entoplasmas ein, welche den Fortbestand des Organismus ermöglichen. Dazu ist offensichtlich die Heliozoe auf Grund ihrer historischen Konstitution imstande. Dagegen ist nun nicht gesagt, daß alle anderen Protozoen in gleicher Weise auf denselben Reiz zur Einstellung befähigt sein müssen. Es ist im Gegenteil wahrscheinlicher, daß das nicht der Fall sein wird und viele im Eventualfall zugrunde gehen würden. Diejenigen Formen jedoch, welche es vermögen, überleben und erscheinen so den neuen Bedingungen angepaßt und in neuem Gewande. Dabei ist auch sehr wohl möglich, daß die Reaktion etwas »Unzweckmäßiges« bewirkt, dann nämlich, wenn die besondere Konstitution des gerade betroffenen Organismus keine andere Lösung zuläßt; diese Form wird dann verschwinden. Hierbei kommt eben das Moment in Frage, welches G. Wolff (98) als Situationsvorteil bezeichnet hat. Dieser Vorteil bewahrt eine Art nicht nur im Wolffschen Sinne vor der Elimination, sondern kann auch dann artumbildend wirken helfen, wenn die geänderten Milieuverhältnisse gerade einen solchen Organismus treffen, der seiner Anlage nach auf den neuen Reiz anzusprechen imstande ist. Während bei der Elimination der Situationsvorteil im Nichtvorhandensein am Ort der Einwirkung liegt, liegt er hier umgekehrt im Vorhandensein.

Hierin sehe ich auch die Bedeutung der Selektion. Organismen werden ausgemerzt, wenn sie ihrer Typuskonstitution oder ihrer individuellen Veranlagung nach sich auf geänderte Umweltfaktoren, welchen sie gerade ausgesetzt werden, nicht einzustellen vermögen oder diese ihrer Natur nach jede Einstellungsmöglichkeit ausschließen (katastrophale Einwirkung). Andererseits werden solche Organismen, welche empfänglich sind, unter entsprechenden Änderungen sich den neuen Verhältnissen anpassen. Die Auslese ist also ein Faktor von nicht zu unterschätzender Bedeutung; sie bewirkt, daß in einer gegebenen Zeitepoche gewisse Typen einfach da

sind und andere fehlen und beeinflußt somit auch die Entwicklung durch diese bloße Präsentation bestimmter Formen. Dieser Umstand ist, wie mir scheint, bisher nicht gebührend beachtet worden. Wir wissen, daß Organismen von im wesentlichen ähnlicher Art auf einen gegebenen Reiz oft ganz verschieden reagieren oder überhaupt reaktionsunfähig sein können. Ändern sich die Milieuverhältnisse, so wird ein Teil der am Orte der Änderung zufällig vorhandenen Organismen typen sich entsprechend einstellen, ein anderer Teil nicht und dann Kümmerformen bilden oder ganz zugrunde gehen. Auch individuelle Verschiedenheiten werden hierbei zu voller Geltung kommen können. Diese Wirkung der Auslese ist aber insofern rein passiver Natur, als sie an der Gestaltung der Typen selbst direkt keinen Anteil hat und nicht die Art der Abänderung bestimmt, welche allein durch die Beanspruchung und die gegebene Konstitution des Organismus ihre Richtung erhält. Man kann sich vorstellen, daß Selektion etwa in derselben Weise den jeweiligen Charakter des Typusbildes einer Zeitepoche bewirkt, wie die nach den größeren oder kleineren Zufälligkeiten der Beschaffungsmöglichkeit erfolgende Auswahl des Direktors die bestehende Formenmannigfaltigkeit eines zoologischen oder botanischen Gartens bestimmen mag. Trotz dieser Einschränkung wird so durch Selektion zweifellos das Bild der Organismenwelt ganz wesentlich mit beeinflußt.

Die selektionistische Lehre nimmt die Variabilität der Organismen als gegeben hin; sie sieht im Keimplasma selbst die Quelle aller Veränderlichkeit und jeder Reaktionsfähigkeit; die Umweltfaktoren haben nach ihr nur für das Individuum Bedeutung, nicht dagegen für den Typus, da sie wohl das Soma, aber nicht den eigentlichen Keim zu beeinflussen vermöchten. Ich glaube im vorhergehenden gezeigt zu haben, daß und warum diese Auffassung der Kritik nicht standhält. Gerade die Umweltfaktoren sind es, welche die Transmutation der Organismen bedingen, indem sie ihre Einstellung auf neue Lebensbedingungen veranlassen. Das individuelle Erlebnis und die individuelle Reaktion allein bestimmen die Gestaltung der Art, und auf der stets etwas verschiedenen und wechselnden Wirkung der Außenfaktoren und der engen Verkettung und Abgängigkeit aller

Organe und Organteile eines Organismus beruht die große Variabilität der Individuen. Die Organismenwelt besteht nur aus Phänotypen. Freilich ist richtig, daß der Organismus sich nicht sofort auf jeden neuen Reiz dauernd einstellt, seine Reaktionsfähigkeit nicht ohne weiteres aufgibt und mit Zähigkeit seine Konstitution bewahrt. Diese Konstitutionsstabilität im Verein mit der Anpassungsfähigkeit ermöglicht es dem Organismus, ohne Preisgabe wesentlicher Eigenschaften auch eventuell vorübergehender Beanspruchung zu genügen und so seine Dauerfähigkeit zu sichern. Die beiden Prinzipien, welche sich hierin offenbaren, das Prinzip der Erhaltung und das Prinzip der Veränderlichkeit, das nach Weismann in der Vererbung zum Ausdruck kommende Beharrungsvermögen und das Perpetuum variable Nägelis, sind aber primäre Eigenschaften der lebenden Substanz und entziehen sich daher ihrem Wesen nach unserer Erkenntnis. Darin liegt auch heute noch letzten Endes alle Schwierigkeit für die Deutung der phylogenetischen Entwicklungsgesetze.

Literaturverzeichnis.

1912. Abel, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere.
1921. Anders, H. E., Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Doppelbildungen usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 47. S. 452.
1915. Aichel, O., Das Problem der Entstehung der Zahnform. Arch. f. Anat., Anat. Abt. Supl.-Bd. S. 33.
1896. Aschoff, L., Über das Verhalten der Leber und des Zwerchfells zu den Nabelschnur- und Bauchbrüchen. Virch. Arch. Bd. 144. S. 511.
1905. Bardeen, Ch. R., Studies of the development of the human skeleton. Americ. Journ. of Anat. Vol. 4. p. 265.
1914. Bateson, W., Presidential Address. Science. Vol. 40. p. 302 (zit. n. Goldschmidt).
1919. Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. u. 4. Aufl.
1886. Bejerinck, M. W., Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln.
1912. Berg, W., Über stummelschwänzige Katzen und Hunde. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. Sonderh. II. S. 227.
1904. Blisnianskaja, G., Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Lunge. Inaug.-Dissert. Zürich.
1895. Bonnier, G., Recherches sur l'anatomie expérimentelle des végétaux.

1899. Boveri, Th., Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* usw. Festschr. z. 60. Geburtst. C. v. Kupffers. S. 383.
1906. — Die Organismen als historische Wesen. Rektoratsrede. Würzburg.
1908. Brauer, A., Die Tiefseefische. Erg. deutsch. Tiefsee-Exp. 1898/99. Bd. 15. 2.
1905. Braus, H., Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. Bd. 26. S. 433.
1906. — Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-Larven. Morphol. Jahrb. Bd. 35. S. 509.
1910. — Angeborene Gelenkveränderungen, bedingt durch künstliche Beeinflussung des Anlagematerials usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30. II. T. S. 459.
1920. — Über die Gesetzlichkeit der Körperform. Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 14. S. 215.
Brehms Tierleben. 4. Aufl.
1912. Castle, W. E., Heredity in relation to evolution and animal breeding.
1885. Chauvin, M. v., Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotls. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. S. 365.
1906. Child, C. M., The development of germ cells from differentiated somatic cells in *Moniesa*. Anat. Anz. Bd. 29. S. 592.
1896. Chun, K., Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibl. zoologica. Bd. 7. H. 19.
1921. Cohn, L., Allgemeine Normen im Bau des menschlichen Schädels. Anat. Anz. Bd. 53. S. 433.
1894. Cunningham, I. T. and Macmum, C. A., On the coloration of the skins of fishes, especially of Pleuronectidae. Philos. Transact. Roy. Soc. London. B. 1893. Vol. 184. p. 765.
1872. Darwin, Ch., Über die Entstehung der Arten usw. 5. Aufl.
1873. — Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation.
1904. Dctto, C., Die Theorie der direkten Bewirkung usw.
1901. Dollo, L., Sur l'origine de la tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). Bull. Soc. Roy. Scienc. méd. et nat. Bruxelles. p. 1.
1902. Driesch, H., Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 6. Die Restitution der *Clavelina lepadiformis*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 14. S. 247.
1909. — Philosophie des Organischen. Gifford-Vorl., geh. an d. Univ. Aberdeen 1907/08.
1894. Dunker, G., Variation und Verwandtschaft von *Pleuronectes flesus* L. und *Pleuronectes platessa* L. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 1. H. 2. S. 47.
1900. — Variation und Asymmetrie bei *Pleuronectes flesus* L. Ebenda. Bd. 3. H. 2. S. 335.
1888. Eimer, Th., Die Entstehung der Arten. I.
1897. — Orthogenesis der Schmetterlinge. (II. T. d. Entsch. d. Arten.)

1920. Els, H., Über Schicksal und Anpassung frei transplantiertes Knochenstücke usw. Anat. Hefte. Bd. 58. S. 617.
1909. Escherisch, K., Die Termiten oder weißen Ameisen.
1921. Fick, R., Bemerkungen zur »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Anat. Anz. Bd. 53. S. 475.
1914. Fischer, E., Die Rassenmerkmale des Menschen als Domestikationserscheinungen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. 18. S. 479.
1861. Förster, A., Die Mißbildungen des Menschen.
1907. Franz, V., Der Wert des Lebens usw.
1901. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere usw. Bd. 2.
1892. Giard, A., Sur la persistance partielle de la symmétrie bilatérale chez un turbot (*Rhombus maximus* L.) etc. C. r. Soc. Biol. Paris. T. 44. p. 31.
1898. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. I. T. 1. Aufl.
1905. — Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora. Bd. 95. Erg.-Bd. S. 384.
1913. — Organographie der Pflanzen. I. T. 2. Aufl.
1920. Goldschmidt, R., Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Vortr. u. Aufs. üb. Entw.-Mech. d. Org. (Roux). H. 24.
1881. Hansen, A., Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt. Bd. 12. S. 147.
1896. Herbst, C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. S. 455.
1916. Hertwig, O., Das Werden der Organismen.
1911. Hörnes, R., Das Aussterben der Arten und Gattungen usw.
1909. Jackson, C. M., On the developmental topography of the thoracic and abdominal viscera. Anat. Record. Vol. 3. p. 361.
1907. Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung.
1913. Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre usw. 2. Aufl.
1915. — Experimentelle Grundlage der Deszendenzlehre usw. Kultur der Gegenwart. Teil III. Abt. IV. Bd. 1. S. 597.
1913. Jollos, V., Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 13. S. 222.
1904. Kammerer, P., Beitrag zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculata*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 17. S. 165.
1909. — Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mittel. Ebenda. Bd. 28. S. 447.

1912. Kammerer, P., Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguineus* Laur. usw. Ebenda. Bd. 33. S. 350.
1920. — Allgemeine Biologie. 2. Aufl.
1916. Kerner von Marilaun, A. (Hansen, A.), Pflanzenleben. Bd. 3. 3. Aufl.
1890. Klaatsch, H., Über den Descensus testicularum. Morph. Jahrb. Bd. 16. S. 587.
1904. Klebahn, H., Die wirtwechselnden Rostpilze.
1907. Korschelt, E., Regeneration und Transplantation.
1903. Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie.
1910. Kuschakewitsch, S., Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüse von *Rana esculenta*. Festschr. z. 60. Geburtst. R. Hertwigs. Bd. 2. S. 61.
1801. Lamarck, I. B. P. A., Système des animaux sans vertèbres.
1809. — Philosophie zoologique etc.
1902. Leche, W., Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Zentralbl. Bd. 22. S. 79.
1911. Loeschcke, H., Über Wechselbeziehungen zwischen Lunge und Thorax beim Emphysem. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 20.
1904. Martius, F., Konstitution und Vererbung usw. Enzykl. d. klin. Medizin.
1902. Massart, J., L'accomodation individuelle chez le *Polygonum amphibium*. Bull. jard. bot. Bruxelles. Vol. 1. F. 2.
1812. Meckel, I. F., Handbuch der pathologischen Anatomie. Bd. 1.
1865. Mendel, G. J., Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. naturf. Ver. Brünn. Bd. 10. S. 1.
1918. Meyer, E., Die Thoraxform bei Skoliosen und Kyphoskoliosen und ihr Einfluß auf die Brustorgane. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. 64. S. 127.
1901. Morgan, T. H., Regeneration.
1906. Müller, Ch., Zur Entwicklung des menschlichen Brustkorbs. Morph. Jahrb. Bd. 35. S. 591.
1911. Müller, K., Versuche über die Regenerationsfähigkeit der Süßwasserschwämme. Zool. Anz. Bd. 37. S. 83.
1884. Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2.
1905. Pauly, A., Darwinismus und Lamarckismus.
1920. Peter, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte.
1920. Petersen, H., Bildung einer überzähligen Linse bei *Rana temporaria*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 47. S. 239.
1913. Plate, L., Selektionsprinzip und Problem der Artbildung. 4. Aufl.
1912. Potonié, H., Das Wesen der Organismenmerkmale. Naturw. Wochenschr. Bd. 37. Nr. 13. S. 193.

1905. Pognault, Ch., Développement du lobe gauche du foie. Thèse doct. méd. Paris.
1915. Przi Bram, H., Regeneration und Transplantation im Tierreich. Kultur d. Gegenwart. Teil III. Abt. IV. Bd. 5. S. 343.
1876. Regel, F., Die Vermehrung der Begoniaceen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10. S. 447.
1905. Ribbert, H., Allgemeine Pathologie und allgemeine pathologische Anatomie.
1880. Roux, W., Über die Leistungsfähigkeit der Prinzipien der Descendenzlehre usw. Ges. Abh. Bd. 1. Nr. 3. S. 102.
1881. — Der Kampf der Teile im Organismus.
1885. — Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Nr. 1. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21, und Ges. Abh. Bd. 2. Nr. 18. S. 144.
1893. — Über die Spezifikation der Furchungszellen usw. Biol. Zentralbl. Bd. 13. Nr. 19 u. 22.
1894. — Funktionelle Anpassung. Ges. Abh. Bd. 1. Nr. 11. S. 759.
1913. — Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge usw. Vortr. u. Aufs. üb. Entw.-Mech. d. Org. (Roux). H. 19.
1918. — »Immunsierung durch Teilauslese« usw. Zeitschr. f. Hyg. u. Infekt.-Krankh. Bd. 87. S. 283.
1920. — Bemerkungen zur Analyse des Reizgeschehens usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 46. S. 485.
- 1902—13. Ruge, G., Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Morph. Jahrb. Bd. 29, 30, 35—37, 42, 45, 46.
1919. Ruzicka, V., Restitution und Vererbung usw. Vortr. u. Aufs. üb. Entw.-Mech. d. Org. (Roux). H. 23.
1887. Sadebeck, R., Über generationsweise fortgesetzte Aussaat und Kultur der Serpentinform der Farngattung *Asplenium*. Sitzungsber. Ges. f. Bot. Hamburg. Bd. 3.
1915. Schaxel, J., Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen.
1884. Schenck, H., Über Strukturveränderungen submers vegetierender Landpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 2. S. 481.
1898. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.
1908. Schroeter, C., Das Pflanzenleben der Alpen.
1907. Schultz, E., Über Reduktionen usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 24. S. 503.
1907. Schwalbe, E., Die Morphologie der Mißbildungen. II. Die Doppelbildungen.
1897. Schwalbe, G., Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Salamandra atra* und *maculosa*. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 34. S. 340.
1911. — Über die Richtung der Haare bei den Affenembryonen usw. Selenkas Studien üb. Entw. d. Tiere. Menschenaffen. Bd. 4.

1912. Semon, R., Das Problem der Vererbung »erworbener Eigenschaften«.
1921. Spek, J., Der Einfluß der Salze auf die Plasmakolloide von *Actinosphaerium Eichhorni*. Acta zoologica 1921. S. 153.
1898. Spencer, H., Principles of Biology. I.
1846. Stannius, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
1908. Steinmann, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre.
1919. Tandler, J., Lehrbuch der systematischen Anatomie. Bd. 1.
1901. Thilo, O., Die Vorfahren der Scholle. Bull. Acad. imp. Sc. St. Pétersbourg. T. 14. Nr. 3. p. 315.
1918. Thoma, R., Untersuchungen über das Schädelwachstum und seine Störungen. Virch. Arch. Bd. 225. S. 97.
1902. Timann, C., Behandlung der Spina ventosa mittels freier Autoplastik. Beitr. z. klin. Chir. Bd. 36. S. 189.
1909. Versluys, J., Die Salamander und die ursprünglichsten vierbeinigen Wirbeltiere. Naturw. Wochenschr. Nr. 3. S. 33.
1904. Vöchting, H., Über die Regeneration der *Araucaria excelsa*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. S. 144.
1908. — Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Physiologie des Pflanzenkörpers.
1901. De Vries, H., Die Mutationslehre.
1913. Weidenreich, F., Über das Becken und Hüftbein der Primaten usw. Anat. Anz. Bd. 44. S. 497.
1921. — Der Menschenfuß. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. 22. S. 54.
1913. Weismann, A., Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl.
1903. Wettstein, R. v., Der Neo-Lamarckismus. Verh. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 74. Vers. Karlsbad 1902. S. 77.
1903. Winkler, H., Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 21. S. 96.
1898. Wolff, G., Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre.
1902. — Mechanismus und Vitalismus.
1913. Woltereck, R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sog. »Schwebefortsätze« pelagischer Cladoceren. Zoologica. H. 67. S. 475.
1908. Zederbauer, E., Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften bei *Capsella bursa pastoris*. Österr. bot. Zeitschr. S. 231 u. 285.
-

Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge von **Karl Peter** in Greifswald. Mit 55 Textfiguren. 1920.
Preis M. 30.—; gebunden M. 36.—

Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungs-pathologie. Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte von Dr. **Hermann Werner Siemens**. Mit 80 Abbildungen und Stammbäumen im Text. 1921.
Preis M. 64.—

Vorlesungen über allgemeine Konstitutions- und Vererbungslehre. Für Studierende und Ärzte. Von Dr. **Julius Bauer**, Privatdozent für innere Medizin an der Wiener Universität. Mit 47 Textabbildungen. 1921.
Preis M. 36.—

Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. Von Dr. **Julius Bauer**, Privatdozent für innere Medizin an der Wiener Universität. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 63 Textabbildungen. 1921.
Preis M. 88.—; gebunden M. 104.—

Konstitutionspathologie und Erbllichkeit. Von Professor Dr. **N. Ph. Tendeloo** in Leiden. 1921.
Preis M. 8.60

Körperbau und Charakter. Untersuchungen zum Konstitutions-Problem und zur Lehre von den Temperamenten. Von Dr. **Ernst Kretschmer**, Privatdozent für Psychiatrie und Neurologie in Tübingen. Mit 31 Textabbildungen. 1921.
Preis M. 56.—; gebunden M. 66.—

Konstitution und Vererbung in ihren Beziehungen zur Pathologie. Von Professor Dr. **Friedrich Martius**, Geheimer Medizinalrat, Direktor der Medizinischen Klinik an der Universität Rostock. Mit 13 Textabbildungen. (Aus: Enzyklopädie der klinischen Medizin, Allgemeiner Teil.) 1914.
Preis M. 12.—

Über funktionelle Anpassung, ihre Grenzen, ihre Gesetze in ihrer Bedeutung für die Heilkunde. Von Dr. med. **Willi Lange** †. Nach dem Tode des im Felde gefallenen Verfassers herausgegeben von **Wilhelm Roux**. 1917.
M. 2.40

Einführung in die Experimentalzoologie. Von Prof. Dr. **Bernhard Dürken** (Zoologisch-zootomisches Institut der Universität Göttingen). Mit 224 Textabbildungen. 1919.
Preis M. 28.—; gebunden M. 32.—

Umwelt und Innenwelt der Tiere. Von Dr. med. h. c. **J. von Uexküll**. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 16 Textabbildungen. 1921.
Preis M. 48.—; gebunden M. 54.—
