

Begriff und Bedeutung des Zufalls im organischen Geschehen

Von

Dr. Günther Just

Privatdozent an der Universität Greifswald

Mit 3 Abbildungen



Berlin
Verlag von Julius Springer
1925

**Alle Rechte,
insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen,
vorbehalten.**

ISBN-13: 978-3-642-94006-4 e-ISBN-13: 978-3-642-94406-2
DOI: 10.1007/978-3-642-94406-2

Vorwort.

Der vorliegende Vortrag wurde im November 1923 als Antrittsvorlesung an der Universität Greifswald gehalten. Das Interesse, das er gerade auch bei Nichtbiologen fand, gab die Veranlassung zu seiner Niederschrift. Dabei wurde der kleinen Abhandlung durchaus der Charakter des Vortrags belassen, der aus der Fülle des Materials nur einiges herausgreift, um an ihm die leitenden Gedanken zu entwickeln. Der Verfasser hofft indessen später eine umfangreichere Schrift folgen lassen zu können, die das hier nur in Umrissen Angedeutete ausbaut und vertieft.

GÜNTHER JUST.

I.

Wenn im Rahmen eines kurzen Vortrags ein Begriff behandelt werden soll, der nicht nur im täglichen Leben eine Rolle spielt, sondern der in der Philosophie, in der Mathematik und darüber hinaus in den verschiedensten natur- und geisteswissenschaftlichen Gebieten Anwendung findet¹⁾, so kann es unsere Aufgabe nicht sein, eine erschöpfende Analyse dieses Begriffes zu geben. Vielmehr wollen wir nur einiges für die Biologie Bedeutungsvolle herausheben und an Hand einiger Beispiele gemeinsam miteinander Begriff und Bedeutung des Zufalls im organischen Geschehen behandeln.

Wir gehen von einem einfachen Beispiel aus. Der in der Helgoländer Gezeitenzone häufige Seestern *Asterias rubens* reagiert Lichtreizen gegenüber im allgemeinen in bestimmter Weise: er kriecht auf eine Lichtquelle, deren Strahlen ihn innerhalb einer sonst dunklen Umgebung treffen, zu, er verhält sich positiv phototaktisch. Es interessiert uns hier nicht die Frage, ob und wie sich diese Art zu reagieren in die Lebensverrichtungen unseres Seesterns einordnet, sondern nur der Umstand, daß unter bestimmten Verhältnissen diese Reaktion, die Hinbewegung zur Lichtquelle, eintritt. Setzen wir nun einen Seestern in der Dunkelkammer der Einwirkung zweier Lichtquellen von gleicher Intensität aus²⁾, so gibt es — außer einer seltenen Form zu reagieren, die im geradlinigen Hindurchkriechen

zwischen den beiden Lichtquellen bis an die Wandung des Gefäßes besteht — zwei Möglichkeiten der Bewegung für das Tier. Es kann sich erstens unmittelbar auf das eine der beiden Lichter zu bewegen, sich also so verhalten, als sei es der Einwirkung bloß einer einzigen Lichtquelle ausgesetzt. Zweitens aber kann es sich zunächst geradlinig bis zu einem Punkte vorwärts bewegen, der unmittelbar vor, in oder auch kurz hinter dem Querbande liegt, das gewissermaßen zwischen dem rechten und dem linken Licht aus-

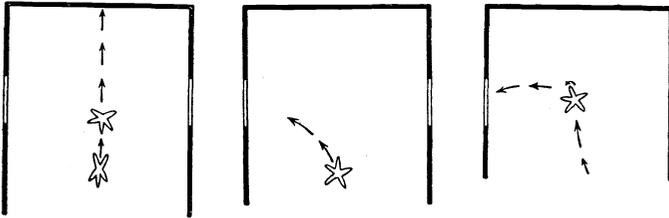


Abb. 1a.

Abb. 1b.

Abb. 1c.

Abb. 1a, 1b, 1c. Verhalten des Seesterns *Asterias* gegenüber einer doppelten Lichtquelle. (Erklärung im Text; der kleine Pfeil in Abb. 1c bedeutet eine Körperdrehung des Tieres.) (Original.)

gespannt ist. An diesem Punkte stockt die Vorwärtsbewegung, und es lassen sich merkwürdige ruckartige und pendelnde „Bewegungen auf der Stelle“ beobachten, die wie ein Kampf zwischen zwei Bewegungsrichtungen aussehen können, einer nach rechts hin und einer nach links hin: das Tier wackelt gleichsam hin und her, bewegt sich langsam, wie zögernd, seitlich in der einen Richtung, um dann, ohne daß eine Körperdrehung damit verbunden wäre, nach der entgegengesetzten Seite, auf die andere Lichtquelle zu, zu kriechen, ja man gewinnt bisweilen den Eindruck, als zögen die Füßchen hüben nach rechts, drüben

nach links. Dieses Hin- und Herkriechen kann sich wiederholen, ein ruhiges Verweilen an einer Stelle kann eingeschaltet sein, schließlich gewinnt — nach längerer Zeit vielleicht erst, meist aber schon nach kurzer — der „Zug“ in der einen Richtung die Oberhand: der Seestern bewegt sich zu dieser Lichtquelle hin. Bald ist es die rechte, bald auch die linke, die so erreicht wird; welche von beiden es wird, unterliegt dem Zufall.

Was bedeutet das?

Da ist zunächst zu fragen, wie das Versuchsergebnis als Ganzes sich deutet. Die einfachste Auffassung ist die — auf ihre Begründung können wir nicht eingehen —, daß in zwangsläufiger Bewegungsfolge das Tier sich zuerst in der Diagonale zwischen den beiden Strahlenbündeln gleicher Intensität vorwärts bewegt, bis es etwa in die Mitte zwischen den beiden Lichtquellen gelangt. Jetzt müßte es, wenn man eine theoretisch richtige Vorstellung zum Schema vergrößert, ruhig an der gleichen Stelle bleiben, da die gleichen Lichtintensitäten von rechts und von links auf den Seestern einwirken und sich somit gegenseitig aufheben, oder aber zwischen den beiden Lichtern hindurch sich geradlinig weiterbewegen, was ja, wie wir sagten, seltenerweise geschehen kann. In Wahrheit herrscht indessen wohl eine Symmetrie der Lichtintensitäten, aber nicht ohne weiteres eine Symmetrie der beiderseitigen Erregungen: denn diese ist ja nicht allein von der Anordnung der physikalischen Bedingungen abhängig, sondern auch von der Art der Einstellung des Seesterns in dieses Bedingungs-system. Schon zu Anfang des Versuchs mag diese Einstellung keineswegs völlig symmetrisch gewesen sein, und Drehungen geringfügigen Ausmaßes, wie sie das Tier bei geradliniger Fortbewegung fortgesetzt in der einen oder anderen Richtung

ausführt, um seine Hauptbewegungsachse gleichsam pendelnd, vermögen zu fortwährenden Änderungen in den Symmetrieverhältnissen der beiderseitigen Reizzuflüsse zu führen, und diese Erregungsungleichheit kommt in jenen „unschlüssigen“ Bewegungen, die das Tier in dem Lichtband ausführt, aufs deutlichste zum Ausdruck. Das Erregungsungleichgewicht wird schließlich so stark, daß eine Bewegung in Richtung des Erregungs-Plus einsetzt und das Tier zur einen der beiden Lichtquellen führt.

Zu welcher, unterliegt, wie wir sagten, dem Zufall. Es ist nun nicht nötig, zu betonen, daß die Kette zwangsläufiger Bewegungen, daß die Reihe dieser als vollständig determiniert anzusehenden Prozesse an dem Punkte der Rechts- oder Linkswendung keine Unterbrechung erfahren haben kann, wenn anders eine naturwissenschaftliche — d. h. aber nichts anderes als eine streng deterministische — Deutung des Verhaltens unseres Seesterns gegeben werden soll. Da aber auch die sorgfältigste Beobachtung nichts darüber auszusagen vermag, in welchem Zeitpunkte und worin jenes vermutete Erregungs-Plus gegeben ist, das zur endgültigen Rechts- oder Linksbewegung führt, so muß sich die kausale Analyse in diesem speziellen Punkte mit einem Fragezeichen begnügen. Es muß sich um geringe Differenzen in den Bedingungskonstellationen der einen und der anderen Seite handeln: das können wir allgemein sagen, aber im einzelnen vermögen wir diese Differenzen nicht aufzuzeigen.

Und diese Unmöglichkeit der eindeutigen Klarlegung dieser vielleicht minimalen Unterschiedlichkeit, die im Effekt ein Entweder-Oder darstellt³⁾, drücken wir dadurch aus, daß wir von Zufall sprechen. Das Wort bedeutet hier also nichts anderes als das Eingeständnis unseres Unvermögens zur

kausalen Deutung in einem bestimmten Einzelfalle. Für das umfassendere Geschehen, zu dem das betreffende Einzelgeschehen gehört, läßt sich vom Boden des Kausalen aus eine Aussage machen, für das spezielle Teilgeschehen fehlt die Möglichkeit einer solchen Kausalaussage. Zufall bedeutet also hier das Fehlen einer *speziellen* Beziehung zum Kausalen: der Begriff ist negativ charakterisiert.

Was hier für einen Teilvorgang entwickelt wurde, gilt auch für sehr viele Gesamtvorgänge, indem sich nämlich für sie der allgemeine Ablauf analysieren und nach gründlicher Analyse vorhersagen läßt, während das spezielle Geschehen jedes individuellen Falles sich einer vollständigen Klärung entzieht. Ja wir bezeichnen oft genug als individuell eben jene durch die allgemeine Kausalanalyse nicht faßbare, gleichwohl aber in ihrer ebenfalls strengen Bedingtheit durchaus nicht bezweifelte „Färbung“ des allgemeinen Geschehens. Zufall kann also noch schärfer und klarer als das Fehlen einer *individuellen* Beziehung zum Kausalen definiert werden.

Am klarsten zeigt sich dieser — scheinbare — Gegensatz zwischen Kausalbedingtheit im Generellen und Zufälligkeit im Einzelverlauf dort, wo mannigfaltige Kausalreihen so vielfältig verschlungen ineinandergreifen, daß die kausale Analyse nicht nur des Einzelfalles, sondern des betreffenden Geschehens überhaupt zu einer glatten Unmöglichkeit wird und der statistischen Bearbeitung einer aus möglichst zahlreichen vergleichbaren Einzelfällen bestehenden Gesamtheit Platz machen muß. Hier ist die eigentliche Domäne des Zufalls, hier aber zugleich auch die Möglichkeit einer Analyse des Zufalls selber.

In dem Maße, wie die Biologie sich aus einer beschreibenden in eine exakte Wissenschaft verwandelt hat und ver-

wandelt, ist auch die statistische Untersuchung biologischer Massenerscheinungen in ihr heimisch geworden. In manchen Teilgebieten der Biologie harren ihrer erst noch ertragversprechende Aufgaben, z. B. in der Reizphysiologie und Psychologie der Tiere; in der Vererbungswissenschaft kann sie bereits auf wichtige Ergebnisse zurückblicken. Man spricht hier ebensowohl von zufälligen Kombinationen bestimmter Erbanlagen, wie man in der Variationslehre von

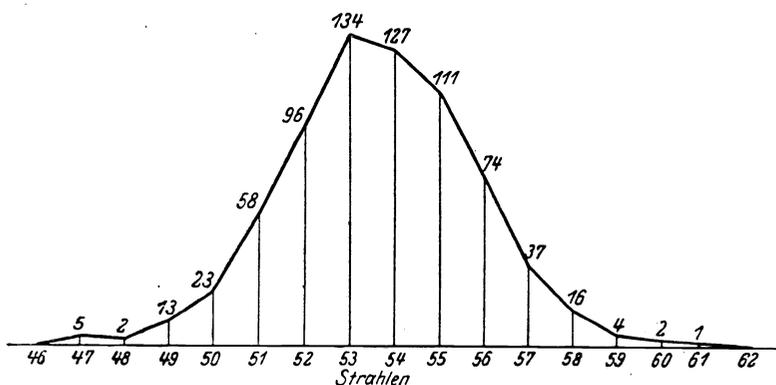


Abb. 2a. Die Variationskurve der Schwanzflossen-Strahlenzahl der Butte (*Pleuronectes*). (Nach JOHANNSEN.)

zufälligen Abweichungen von einem mittleren Typus spricht. Wir wollen ein Beispiel aus der Variationsstatistik etwas näher kennenlernen.

Zählt man bei einer größeren Anzahl von Angehörigen einer Fischart die Schuppen der Seitenlinie oder die Zahl der Strahlen der Schwanzflosse⁴⁾ und trägt in ein Koordinatensystem die einander zugeordneten Werte der Schuppen- bzw. Strahlen- und der Individuenzahlen ein, so erhält man ein Polygon, das einer bestimmten mathematischen Kurve, der Zufallskurve, stark angenähert ist (Abb. 2a). Eine

ähnliche Kurve erhält man, wenn man etwa bei einer größeren Anzahl von Menschen die Körpergrößen feststellt und zur graphischen Gesamtdarstellung bringt.

Die Größenverhältnisse eines Organismus sind das Resultat des Zusammenwirkens zwischen bestimmten Erbanlagen, die sich auf das Wachstum beziehen, und dem vielfältigen System innerer und äußerer Bedingungen, unter denen diese

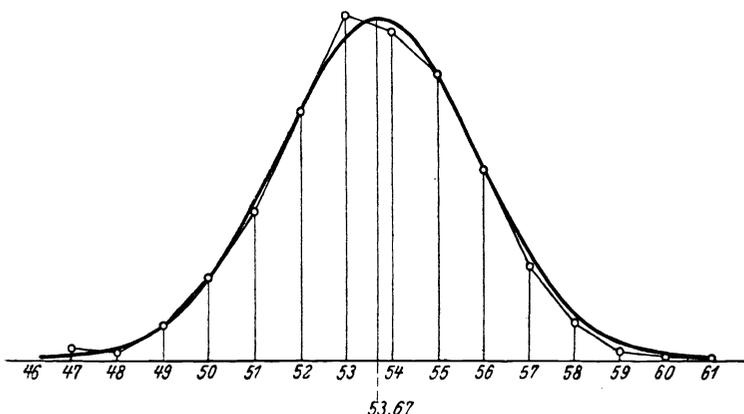


Abb. 2b. Vergleich der Kurve mit der Zufallskurve.
(Nach JOHANNSEN.)

Erbanlagen sich entfalten. Selbst nun, wo die Gesamtheit aller inneren Bedingungen als konstant betrachtet werden könnte, wird eine Konstanz der äußeren Bedingungen unter natürlichen Verhältnissen niemals für eine Reihe von Individuen gemeinsam gelten, vielmehr wird eine vielleicht ebenso große Reihe äußerer Bedingungsanlagen gegeben sein, als Individuen vorhanden sind. Und es ist „von vornherein“ als einfachste Annahme die zu machen, daß nur in seltenen Fällen ausschließlich günstige oder ausschließlich ungünstige Einflüsse auf den wachsenden Organismus wirken, daß viel-

mehr zumeist teils günstige, teils ungünstige Einwirkungen sich geltend machen und daß in vielen Fällen günstige und ungünstige Einflüsse sich einigermaßen die Wage halten werden. Demgemäß muß die Anzahl der Individuen mit einem Maximum oder einem Minimum an Größenwachstum um vieles geringer sein als die Zahl derjenigen, die einem Größenmittelmaß mehr oder weniger angenähert sind, und eng um dieses Mittelmaß herum werden besonders zahlreiche Individuen liegen. Der ideale Ausdruck derartiger Verhältnisse, der Ausdruck einer regelmäßigen quantitativen Abstufung der Bedingungslagen innerhalb der Gesamtheit, ist aber nichts anderes als eben die Zufallskurve, der wir unser empirisches Polygon weitgehend angenähert fanden.

Ein Schluß auf das Vorhandensein solcher regelmäßig quantitativ abgestuften Bedingungslagen liegt also überall dort nahe, wo wir ein empirisches Variationspolygon mit der Zufallskurve in weitgehender Übereinstimmung finden. Allerdings ist damit über die Art dieser Bedingungen noch gar nichts ausgesagt, und wenn wir zur möglichst einfachen Klarlegung der in der Zufallskurve dargestellten Verhältnisse zunächst nur die stetig wechselnden äußeren Bedingungen ins Auge faßten, die bald fördernd, bald hemmend auf das Wachstum wirken, so müssen wir nun auch die Erbanlagen berücksichtigen, die für das Wachstum ja ebenfalls von entscheidender Bedeutung sind. Wir kennen Fälle von Vererbung der Körpergröße, die sich in befriedigender Weise so deuten lassen, daß hier mehrere das Wachstum leitende Erbfaktoren im Spiele sind, die sich im einfachsten Falle in ihrer physiologischen Wirksamkeit, d. h. in dem Größenzuwachs, den jeder dieser Faktoren dem Individuum bringt, gleich oder doch ähnlich ver-

halten. Diese Faktoren können nun in den mannigfachsten Kombinationen im Individuum vorhanden sein. Der äußere Effekt — eine abgestufte Reihe individueller Wachstumsgrößen — kommt aber natürlich in genau der gleichen Weise zustande, ob die Bedingungen, die zu ihm führen, Außen- oder Innenbedingungen des Organismus sind.

Allerdings bedeutet die erbliche Veranlagung ja nicht eine starre Festlegung des Individuums auf ein bestimmtes Maß, sondern eine Abgrenzung seiner Wachstumsmöglichkeiten. Und die empirische, individuelle Größe kommt — in vielfältiger Durchschlingung innerer und äußerer Faktoren — so zustande, daß die individuellen Umweltbedingungen aus der erblich festgelegten Reihe der Wachstumsmöglichkeiten eine zur Wirklichkeit werden lassen. Gilt nun sowohl für die äußeren wie für die inneren Bedingungen jene regelmäßige quantitative Abstufung, so stellt sich das Gesamtgeschehen, das bei ihrem Zusammenwirken zustande kommt, im Ganzen wiederum unter dem Bilde einer Zufallskurve dar.

Was wir hier analysiert haben, ist, wie wir sehen, ein höchst kompliziertes Geschehen, ein so mannigfaltiges Ineinandergreifen heterogener Faktoren von wechselndsten Wirkungsgraden, daß der einzelne Fall überhaupt nicht mehr einer vollständigen kausalen Analyse unterzogen werden kann. Sein So-oder-so-Eintreten erscheint als „zufällig“, das Gesamtgeschehen aber, von dem er ein einzelner Fall ist, zeigt sich als ein mathematisch sehr wohl faßbares, durchaus „geordnetes“ Ganzes. Dieses Ganze ist, wie aus der Möglichkeit seiner Analyse hervorgeht, alles andere als zufällig, etwa im Sinne von unkausal, gesetzlos. Der Gegensatz Zufall—Kausalität liegt nicht im Objekt, sondern im

Subjekt; er ist eine Folge unserer beschränkten Erkenntnismöglichkeiten.

Solchen Zufallskurven, wie wir sie kennenlernten, begegnen wir nun in den verschiedensten Gebieten wissenschaftlicher Forschung. Wir finden sie ebensowohl als Ausdruck der Ungenauigkeiten — der objektiven der Instrumente und der subjektiven des Beobachters — bei physikalischen und astronomischen Messungen, wie in umgekehrter Betrachtungsweise als Ausdruck einer Gleichförmigkeit⁵⁾, wenn man auf das Ganze blickt, bei komplizierten soziologisch-psychologischen Verhältnissen. Es ist eine Tatsache von größter allgemein-biologischer und naturphilosophischer Tragweite, daß es im Felde des biologischen und psychologischen Geschehens überhaupt Fälle gibt, die Verwirklichungen elementarer Zufallserwartungen darstellen, zumal unter diesen Fällen solche sind, für die alles andere als Regelmäßigkeit hätte erwartet werden sollen. Nicht minder allgemeine Probleme liegen in dem Umstande verborgen, daß es so heterogene Erscheinungen sind, die sich unter dem gleichen Bilde einer Zufallskurve darstellen können. Es ist hier nicht unsere Aufgabe, diesen Problemen nachzugehen; nur darauf wollen wir hinweisen, daß in dieser Möglichkeit der Analyse von Massenerscheinungen physikalischer, biologischer und psychologischer Natur geradezu der Beweis für die strenge kausale Geschlossenheit der Welt liegt. Nur weil jeder Einzelvorgang gesetzmäßig abläuft, läßt sich das Gesamtbild — die „Oberfläche“ des Ganzen — statistisch analysieren⁶⁾.

Das Individuelle allerdings können wir in seinen Beziehungen zu dieser Kausalität nicht fixieren, sein So-oder-anders-Sein läßt sich aus der Kenntnis der für das Ganze gültigen statistischen Gesetzmäßigkeit

nicht vorher sagen: *individuell* fehlt die Beziehung zum Kausalen.

II.

Das Wort Zufall besitzt nun aber — und auch in der Biologie — noch einen zweiten und ganz anderen Sinn. In unseren bisherigen Auseinandersetzungen bedeutete Zufall das individuelle Fehlen einer Kausalbeziehung. Ganz allgemein bedeutet Zufall das Fehlen einer Beziehung *überhaupt*, die Beziehungslosigkeit, und so viele Arten von Beziehungen es gibt, so viele Arten von Zufall ließen sich unterscheiden. In biologischer Hinsicht kommt indessen nur noch jener Zufall wesentlich in Betracht, der das Fehlen einer *finalen* Beziehung bedeutet.

Unter einer finalen Beziehung verstehen wir die Zuordnung zweier Geschehnisse zueinander, von denen das eine in den Dienst des Eintritts des andern gestellt erscheint. Wir vermeiden ausdrücklich das Wort teleologisch, das mehr aussagt als unser Wort final oder doch jedenfalls mehr aussagen kann, mehr auszusagen scheint. Im Worte teleologisch lauert immer etwas wie eine Erklärung, mit anthropomorphistischem Einschlag, während das indifferente Wort final nur einen Tatbestand umschreiben will. An diesem Tatbestand allerdings, an der Tatsache der organischen „Zweckmäßigkeit“, der Zielgemäßheit organischer Baueigentümlichkeiten und Verrichtungen, kann nicht wohl gezweifelt werden. Er ist da; es fragt sich nur, wie — und ob überhaupt — sein Dasein und Zustandekommen aufzufassen und zu erklären ist.

Es bleibt DARWINS unsterbliches Verdienst, in seiner Selektionstheorie den Versuch zu einer „mechanischen“ Erklärung der Entstehung der organischen Zweckmäßigkeit

gemacht zu haben. Wohl auf keinem Felde biologischer Arbeit hat das Wort Zufall eine so große Rolle gespielt wie in deszendenztheoretischen Auseinandersetzungen, wo eben die Selektionstheorie dem Zufall als einem Faktor der Stammesentwicklung einen gewaltigen Einfluß eingeräumt hatte. Nirgends auch hat er eine schärfere Herausweisung aus dem Bereich naturwissenschaftlicher Forschung erfahren, oft genug deswegen, weil „Gesetze“ und nicht der „Zufall“ die stammesgeschichtlichen Vorgänge lenkten. Noch vor wenigen Jahren erst hat einer unserer bedeutendsten Biologen, OSCAR HERTWIG, seinem Werke über „Das Werden der Organismen“⁷⁾ den Untertitel gegeben: „Zur Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung.“ Wir sahen, daß der Gegensatz von Zufall und Kausalität nur ein scheinbarer ist. Aber darüber hinaus wird leicht übersehen, daß in der Selektionstheorie zwei ganz verschiedene Arten von Zufall eine Rolle spielen, nämlich außer dem kausalen Zufall, wie wir ihn kurz bezeichnen wollen, der finale Zufall. Seiner Analyse wenden wir uns nun zu.

Den Hauptausgangspunkt des Darwinschen theoretischen Gebäudes bilden bekanntlich die richtungslosen Variationen oder, wie wir heute sagen, die Mutationen: stoßartig eintretende Änderungen im Gefüge des Keimplasmas, die sich in den Individuen, die aus solchem Keimplasma ihren Ursprung nehmen, in irgendwelchen morphologischen oder physiologischen Änderungen geringeren oder größeren Ausmaßes äußerlich dokumentieren können. Diese neuen Charaktere sind erblich: sie beruhen ja auf keimplasmatischen Abänderungen. Von solchen Mutationen kennen wir heute eine große Anzahl, besonders bei den beiden daraufhin am besten untersuchten Lebewesen, dem

Löwenmaul [*Antirrhinum*⁸⁾] und der Fruchtfliege [*Drosophila*⁹⁾].

Von vielen jedenfalls dieser Mutationen können wir nun sagen, daß ihr Auftreten zu irgendwelchen Bedingungen der Umwelt des Individuums in keiner irgendwie erkennbaren Beziehung derart steht, daß der Organismus diesen entgegenwirken oder auch umgekehrt in die Hände arbeiten will, daß er auf sie mit einer — nun also gerichteten, spezifischen — Mutation reagiert. Derartige Mutationscharaktere zeigen keine finalen Beziehungen zur Umwelt, ja sie zeigen auch zum physiologischen Geschehen des Individuums selber keine finale Beziehung: ihre spezielle Artung trägt den Stempel der Zufälligkeit.

Einige Beispiele mögen diese Richtungslosigkeit der Mutationsschritte belegen. Eine normale *Drosophila*-Fliege hat dunkelrote Augen. In den Kulturen MORGANS und seiner Mitarbeiter sind nun im Laufe der Jahre eine ganze Reihe mutativer Änderungen der Augenfarbe aufgetreten, deren erste in der Weißäugigkeit bestand. In einer Weißäugigenkultur erschien später die Augenfarbe Eosinrot auf mutativem Wege. Weiterhin trat eine Mutation Kirschrot, heller als die normale Augenfarbe, auf, eine andere, Purpur, war wieder dunkler. Dann wieder cremefarbene, sepiafarbene Augen: kurz, eine ganze Skala verschiedener Augenfarben.

Tragen solche Mutationen, wie die eben genannten, in ihrer physiologisch-ökologischen Rolle für das Gesamtindividuum mehr oder weniger den Charakter des Gleichgültigen, so tritt bei einer Reihe weiterer Mutationsmerkmale aufs deutlichste der Charakter des Pathologischen hervor: so bei der Stummelflügeligkeit, die das Tier flugunfähig macht und unter normalen Lebensbedingungen eine dem

Tier durchaus schädliche Eigenschaft wäre. Und den Gipfelpunkt derartiger Mutationen stellen diejenigen dar, die sich im Individuum als letale Faktoren bemerkbar zu machen vermögen, deren physiologische Wirksamkeit innerhalb des

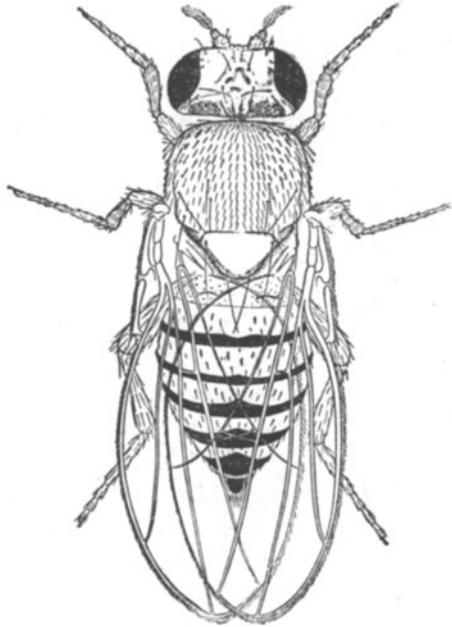


Abb. 3a. *Drosophila melanogaster*, normale Wildform (nach MORGAN).

heranwachsenden Individuums also eine derartige ist, daß an einem bestimmten Punkte der Entwicklung, bald nach dem Schlüpfen oder auf dem Larvenstadium oder noch früher, mit Notwendigkeit der Tod erfolgt. Auch diese Todesanlagen, die im Vererbungsversuch mittels bestimmter Kreuzungen in äußerlich normalen Individuen weitergegeben

und auf diese Weise dauernd fortgezüchtet werden können und von denen bereits über 30 verschiedene bekannt sind, verdanken ihre Entstehung jeweils einem Mutationssprung. Nirgends tritt deutlicher als bei ihnen das Fehlen einer



Abb. 3b. *Drosophila melanogaster*, stummelflügelig
(nach BRIDGES-MORGAN).

finalen Beziehung zwischen Mutation und individueller Angepaßtheit hervor.

Bald pathologisch, bald gleichgültig, bald auch förderlich — entstehen die Mutationen richtungslos; in bezug auf die Umwelt des Individuums tragen sie Zufallscharakter, und Zufall bedeutet hier nicht mehr ein individuelles,

sondern ein generelles Fehlen einer Beziehung, bedeutet die generelle Beziehungslosigkeit zum Finalen.

Der Zufallscharakter eines solchen Mutationsschrittes wird noch deutlicher, wenn wir überlegen, in welcher Weise ein mutativ entstandenes Merkmal zum Ausgangspunkt stammesgeschichtlichen Fortschrittes zu werden vermag¹⁰). Die Mutation Stummelflügeligkeit könnte unter bestimmten äußeren Bedingungen nämlich doch nicht nur von Bedeutung, sondern sogar von lebenswichtiger Bedeutung für unsere Fliege sein. Zahlreiche Insekten, die zur Fauna weit vom Festland entfernter Inseln gehören, zeichnen sich durch rudimentäre oder gänzlich fehlende Flügel aus. So ist von den 35 auf den Kerguelen lebenden Insektenarten der größte Teil flügellos oder rudimentärflügelig; von den dort lebenden 9 Fliegenarten haben 3 sehr stark verkürzte Flügel, 2 überhaupt keine Flügel mehr¹¹). Die Flugunfähigkeit dieser Insekten ist durchaus erhaltungsgemäß: flugtüchtige Insekten würden von den heftigen Stürmen, die um die Inseln toben, aufs Meer hinausgetragen werden und dort dem Tode preisgegeben sein. Diese so zweckmäßige Baueigentümlichkeit der Inselinsekten kann man sich nun so entstanden denken, daß der natürlichen Auslese, die Wind und Sturm unter den Inselbewohnern vollzogen, solche Individuen siegreich Widerstand leisten konnten, die auf mutativem Wege zufällig zur Flügelverkümmern gelangt waren. Die flugtüchtigen Tiere wurden vernichtet, die flugunfähigen blieben übrig und bildeten, da ihre neue Eigenschaft ja erblich war, den Ausgangspunkt einer flügellosen Art.

Wir behaupten nicht, daß in diesem Falle die phylogenetische Entwicklung tatsächlich diesen Weg gegangen sei, aber daß alle Voraussetzungen dazu hier gegeben sind,

ist allerdings nicht zu bestreiten. Über diese Einsicht hinaus erhebt sich indessen die Frage nach der Tragweite dieses Prinzips der Selektion richtungslos entstandener Varianten vom Artbild, nach der Bedeutung des finalen Zufalls für die organische Entwicklung. Daß die gesamte Stammesentwicklung im Tierreich diesen Weg gegangen sein könnte, ist ja wiederum grundsätzlich unbestreitbar; aber es fragt sich eben, ob dieser Modus phylogenetischen Geschehens nicht nur möglich, sondern auch wahrscheinlich ist, zu welchem Urteil also die empirischen Befunde führen.

Da kann nun zunächst über eines wieder kein Zweifel sein: daß sich nämlich die beiden soeben demonstrierten Prinzipien — finaler Zufall und Selektion — im biologischen Geschehen in weiter Verbreitung wirksam zeigen und gemeinsam zu Zweckmäßigem zu führen vermögen. Wir bringen ein hierher gehöriges Beispiel ausführlicher, um uns dann nochmals den Fragen der Stammesentwicklung zuzuwenden.

Bei dem in den östlichen Küstengebieten häufigen breiten Bandwurm des Menschen (*Dibothriocephalus latus*) haben Forschungen der letzten Jahre¹²⁾ einen höchst komplizierten Entwicklungsgang kennengelehrt. Aus den Eiern dieses Bandwurms schlüpfen im Wasser Larven, die von bestimmten kleinen niederen Krebschen der Gattungen *Cyclops* und *Diaptomus* mit der Nahrung aufgenommen werden, und zwar kommen ausschließlich die beiden Arten *Cyclops strenuus* und *Diaptomus gracilis* in Betracht. In den Krebschen entwickeln sich die Wurmlarven, allerdings höchstens zwei in jedem Tier, bis zu einem bestimmten Stadium, dem Procercoïd; die weitere Entwicklung kann erst dann einsetzen, wenn das Krebschen

mit dem Procercoïd von einem Fisch gefressen wird, und zwar sind es wieder ganz bestimmte Arten, die den zweiten Wirt unseres Parasiten darstellen: Forelle, Hecht, Barsch u.a. In diesen Tieren geht die Entwicklung bis zu einem zweiten Larvenstadium, dem Plerocercoid, weiter; auf ihm macht die Entwicklung dann wieder halt, bis auch der zweite Wirt einem Räuber, etwa dem Menschen, zum Opfer fällt. Im dritten Wirt endlich läuft die Entwicklung bis zu Ende ab, und die Eier des nunmehr geschlechtsreif gewordenen Bandwurmes haben die Aussicht, mit dem Kot des Wirtes wieder ins Wasser zu geraten, wo mit dem Ausschlüpfen der Larven das Ganze von vorne beginnen kann.

Hier ist Beginn und Fortgang der individuellen Entwicklung aufs deutlichste von einer Reihe von Zufällen abhängig, und der Wurm ist diesen finalen Zufällen vollkommen preisgegeben. Er kann nicht nur, wie jedes andere Lebewesen auch, durch einen Zufall aus seiner Entwicklung gerissen und vernichtet werden, sondern er kann tatsächlich nur durch Zufälle seine Entwicklung normal durchlaufen. Aber die Überfülle von Individuen, die in den Daseinskampf hinausgeworfen werden, ist so groß, daß dieses Zufallsprinzip ausreicht. Wie groß, läßt sich aus der Angabe ROSENS¹²⁾ ermessen, daß er von dem ersten Wirt unseres Wurms, *Cyclops strenuus*, buchstäblich jedes Exemplar infiziert fand.

Man hat ein Geschehen, das so wie dieser Entwicklungsgang abläuft, einen Vorgang nach dem „Prinzip der Schrotflinte“¹³⁾ genannt. Noch nicht treffend genug. Die Schrotflinte zielt doch bereits in den Spatzenhaufen: ein nur noch beschränkt zufälliger Vorgang. Ein final vollkommen zufälliges Geschehen verläuft nach dem Prinzip eines „rotierenden Maschinengewehrs“, in allseitiger

Richtungslosigkeit. Und so geradezu sehen wir die einzelnen Etappen der Entwicklung des *Dibothriocephalus* zustande kommen.

III.

Nun läßt sich das Prinzip der Schrotflinte, außer unter dem Gesichtswinkel finaler Betrachtungsweise, auch unter kausalem Gesichtspunkt untersuchen, und gewöhnlich dient die Schrotflinte eher als Beispiel für kausale Zufälligkeit. Gerade das Schießen stellt ja eine Massenerscheinung dar, für die die Voraussetzung quantitativ abgestufter Bedingungslagen weitgehend zutrifft; der in der Variationsstatistik wichtige Begriff der „Streuung“ stammt auch hierher. Und der Entwicklungsgang des *Dibothriocephalus* ist in kausaler Hinsicht genau so eine Kette positiver Zufallstreffer wie in finaler. Aber es bleiben zwei Zufallsbegriffe, zwei Betrachtungsweisen, um die es sich hier handelt, wenn sie auch beide auf das gleiche Objekt anwendbar sind, und man muß im Gedächtnis behalten, in welchem Sinne man ein Geschehen zufällig nennt. Wir sagten bereits, daß man in der Kritik der Selektionstheorie der Gefahr einer Verwechslung der beiden Zufallsbegriffe tatsächlich auch erlegen ist.

Auch das mutative Geschehen, dessen finale Zufälligkeit uns beschäftigte, ist ein Massengeschehen: unter der Vielzahl der Vorgänge, die jeweils zur Bildung befruchtungsfähiger Keimzellen führen, verläuft nicht jeder einzelne in völliger Identität mit dem anderen, und man kann sich vorstellen, daß bei extremen Abweichungen vom normalen Geschehen, bei allzu starken einseitigen Ausschlägen, auch der weitere Ablauf abgeändert sein kann: eine Mutation ist eingetreten. Es ist also die Möglichkeit gegeben, varia-

tionsstatistische Prinzipien auf das Mutationsproblem anzuwenden. Da sind es zwei Fragen, die hier besonders interessieren und deren Beantwortung für die Beurteilung der Mutationen als Ausgangspunkte phylogenetischer Entwicklung von entscheidender Bedeutung ist.

Zunächst die Frage, wie weit sich — statistisch betrachtet — ein Geschehen vom Durchschnittsverlauf entfernen kann, um immer noch zum normalen Ende zu führen, und von welchem Punkte an eine Abänderung des weiteren Verlaufs eintritt, also eine Mutation erfolgt. Mit anderen Worten: die Frage nach der Häufigkeit mutativer Prozesse. Sie läßt sich heute noch in keiner Weise beantworten. Beim Löwenmäulchen spricht BAUR etwa jedes zehnte Individuum als irgendwie mutiert an, wenn auch zumeist in so geringfügigem Maße, daß nur ein jahrelang am speziellen Objekt geübter Blick diese geringen Änderungen überhaupt festzustellen vermag. Aber die Mutationen sind hier eben doch so außerordentlich häufig, daß BAUR für die Mehrzahl jedenfalls der phylogenetischen Prozesse im *Antirrhinum*-Verwandtschaftskreis eine Grundvoraussetzung der Selektionstheorie, die genügende Häufigkeit erblicher Variationen, als bewiesen ansieht. Es geht aber nicht ohne weiteres an — auch BAUR selbst tut das nicht —, diese Befunde auf andere Formen auszudehnen, und die Erfahrungen an *Drosophila* haben bisher noch zu keinem eindeutigen Ergebnis über die bei dieser Tierform gegebene Mutationshäufigkeit geführt.

Wenn mit der genauen Kenntnis der Mutationshäufigkeit eines Organismus zugleich auch durch genetische Analyse seiner selbst und einiger ihm nahestehender Formen eine Aussage über die Zahl der sie unterscheidenden Einheiten ermöglicht wäre, dann läge ein Weg frei, in einem speziellen

Fälle auf zufallstheoretischem Wege zu einer Entscheidung über das alleinige Ausreichen des reinen Zufallsprinzips zu kommen. Man könnte nämlich aus den dann bekannten Konstanten die bei bloßer Zufallsbedingtheit für die Umbildungen notwendige Zeit berechnen und diese zu den geologischen Zeiträumen in Beziehung setzen, die für bestimmte in ihnen anzunehmende Wandlungen zur Verfügung standen.

Bei bloßer Zufallsbedingtheit: das ist natürlich in diesem Zusammenhang, wo es sich um statistische Fragen handelt, im Sinne kausaler Zufälligkeit zu verstehen. Aber da erhebt sich die zweite Frage: ob überhaupt die einfache Voraussetzung einer reinen Zufallsbedingtheit der Mutationen — im kausalen Sinne — zu Recht besteht.

Soweit man bei dieser Frage die letzten chemisch-physikalischen Geschehnisse ins Auge faßt, um die es sich beim normalen und beim mutierten Ablauf handelt, ist sie vielleicht zu bejahen. Anders liegt die Sache, wenn man an die Zusammenhänge denkt, die, gleichsam in einem höheren Stockwerk, zwischen Mutation und Keimplasma und weiterhin zwischen Mutation und physiologischem Gesamtgeschehen im Individuum bestehen.

In ersterer Hinsicht lassen sich viele Tatsachen dafür anführen, daß durch die spezifische Organisation des individuell, artlich, gattungsmäßig spezialisierten Keimplasmas das Mutationsgeschehen in seiner bloßen Zufallsbedingtheit eingeschränkt und bis zu einem gewissen Grade in bestimmte Richtungen gedrängt ist. Einmal gibt es neben Erbanlagen, die in bezug auf Mutieren sehr stabil sind, solche, die man mutationslabil nennen könnte: so ist bei *Drosophila melanogaster* das Merkmal Weißäugigkeit mindestens 3 mal, Zinnoberaugen 6 mal, Rudimentärflügeligkeit 5 mal durch

immer neue, selbständige Mutationsschritte aufgetreten. Und ferner zeigte sich, als man begann, andere *Drosophila*-Arten zu untersuchen, daß sich die gleichen Merkmale Gelbflügeligkeit und Gabelborstigkeit, die man bei *Drosophila melanogaster* kennengelernt hatte, auch bei *Drosophila simulans* und *Drosophila virilis* sehr bald als Mutationscharaktere zeigten. Es gibt also gewisse Mutationsrichtungen, die leichter als andere eingeschlagen werden.

Auch reines Beobachtungsmaterial in dieser Richtung liegt zur Genüge vor. Nur ein Beispiel sei angeführt. In der Gruppe der Orthopteren ist bei den Mantiden (Gottesanbeterinnen), Phasmiden (Gespenstschrecken) und Acrididen (Springheuschrecken) phylogenetisch unabhängig voneinander eine Umbildung der Körperform zu schmalen, stabförmigen Gestalten erfolgt, und ebenso ist bei den beiden erstgenannten Gruppen und bei den Locustiden (Laubheuschrecken), wiederum in völliger Unabhängigkeit, eine Ausbildung blattähnlicher Formen in der mannigfaltigsten Weise erfolgt. Ein solches paralleles stammesgeschichtliches Geschehen in mehreren Abteilungen der gleichen Insektengruppe spricht eine deutliche Sprache in dem Sinne, daß die genannten Formbildungsprozesse auf gleiche innere Ursachen zurückgehen, zumal sich in den übrigen Insektenordnungen ähnliche Gestaltungen nur mehr gelegentlich vorfinden. Im Orthopteren-Keimplasma, wenn dieser Ausdruck gestattet sein möge, steckten nicht unbegrenzt viele Möglichkeiten des Mutierens, sondern nur eine beschränkte Zahl: die spezifische Struktur engte kausal das Gebiet des zufälligen Mutierens ein.

Eine „Mutation Stabförmig“, die eine dieser Mutationsmöglichkeiten verwirklichte, war aber in finaler Hinsicht immer noch durchaus zufällig; sie trat aus kausalen Not-

wendigkeiten keimplasmatischer Vorgänge auf, nicht aus finalen Notwendigkeiten einer intensiveren Schutzanpassung an die Umgebung. Die Schrotflinte war gerichtet; sie wurde aber nicht erst gerichtet.

Es ist nun ohne weiteres klar, daß so komplizierte Anpassungsformen wie die eben genannten nicht mit einem Male — etwa durch eine Mutation stabförmig —, sondern nur durch eine Reihe einzelner Umbildungsschritte zustande gekommen sein werden. Es erhebt sich also die Frage eines mehrmals aufeinanderfolgenden Mutierens in gleicher Richtung.

Im Sinne kausaler Zufälligkeit ist ein solches Geschehen ebensogut möglich, in sich also nicht unwahrscheinlicher, als das mehrmalige Gefressenwerden des *Dibothriocephalus* und seines Wirtes, das uns, wenn es nicht empirisch festgestellt wäre, sondern aus theoretischen Gründen postuliert würde, doch auch zunächst als höchst unwahrscheinlich erschiene. Und weiterhin könnte, nach dem Ausmaß gewisser *Drosophila*-Mutationen zu schließen, eine derartige Mutationenkette aus überraschend wenigen Gliedern bestehen, wodurch die Unwahrscheinlichkeit ihres Zustandekommens entsprechend verringert würde.

Es besteht nun aber noch die zweite Möglichkeit, daß ein Mutationsschritt in einer bestimmten Richtung infolge der dadurch geschaffenen neuen Bedingungskonstellation für einen weiteren Schritt in gleicher Richtung die Wahrscheinlichkeit des Eintritts erhöhte: ein — wenn auch lockerer — kausaler Zusammenhang also zwischen zweitem und erstem Mutationsschritt. In diesem Falle hätten wir einen aus *inneren* Gründen *gerichteten*, *final* aber immer noch durchaus *zufälligen* Umbildungsprozeß vor uns, der durch das Hinzutreten der Selektion als äußeren, sekundär

richtenden Prinzips den Charakter eines Anpassungsvorgangs erhalten könnte. Und dieser Satz bleibt im Prinzip richtig auch dann, wenn die richtunggebenden inneren Bedingungen letzten Endes eine Folge von Umweltfaktoren sind, die auf das Keimplasma direkt oder indirekt einwirken, ja vielleicht sogar spezifische Wirkungen ausüben.

In finaler Hinsicht käme diesen gerichteten Prozessen, wie gesagt, durchaus das Merkmal der Zufälligkeit zu, es müßte sich denn nachweisen lassen, daß die Umweltbedingungen des Keimplasmas — im weitesten Sinne — in die Bedingungskette der mutativen Prozesse spezifisch richtend in der Weise eingriffen, daß der Mutationsvorgang einen spezifischen *Anpassungsvorgang* eben an diese Umweltbedingungen darstellte. Dann erst hätten wir es nicht mehr mit einem final zufälligen Vorgang zu tun: die Mutation wäre kausal und final gerichtet. Aber — und das möchten wir nicht versäumen hinzuzufügen — von einer teleologischen Deutung wäre auch jetzt noch keine Rede; um die klare Feststellung eines biologischen Tatbestandes handelt es sich auch hier immer noch, um nichts anderes.

Wir haben mit den letzten Auseinandersetzungen einen ganzen Komplex von Fragen entrollt, in den wir hier nicht tiefer eindringen können, zumal auf diesem Gebiete alles im Fluß ist und die Lösungsversuche sich nicht in wenigen Worten skizzieren lassen. Wir müssen uns mit dem Hinweis begnügen, daß gewisse experimentelle Erfahrungen¹⁴⁾ jedenfalls nicht nur auf das Vorkommen mutativer Kettenprozesse schließen lassen, die durch innere oder äußere Faktoren gerichtet sind, sondern vielleicht auch auf das Vorliegen finaler Beziehungen hindeuten. In diesen Fällen handelt es sich allerdings gerade um sehr kleine Mutations-

schritte, die einander folgen, nicht um solche sprunghaften Charakters.

Der Lösung dieser Fragen näherzukommen, bedarf es aber noch vieler experimenteller Arbeit. Bloße Beobachtung kann hier ja nicht weiterbringen; sie fordert Erklärung, gibt aber keine. Vielleicht, ja wahrscheinlich ist die Lösung nicht einheitlichen Charakters, weil es mehrere Grundprinzipien organischer Entwicklung geben dürfte: neben mehr zufälligen Mutationen solche, die kausal, und schließlich solche, die auch final gerichtet sind, und durch die der Umbildungsprozeß jeweils eine entsprechende Beschleunigung erfährt. An die Stelle des Zufalls kann in mehr oder weniger hohem Grade das treten, was man Organisation nennen kann. Und es wäre das eigentliche Können des „Organismus“, sein Geschehen in hohem Maße dem Zufall entrissen und eben zu „seinem“ Geschehen, zu einem organisierten Geschehen, umgebogen zu haben.

Die Bedeutung, die der finale Zufall im Organischen hat, oder umgekehrt die Rolle, die der Organisation zukommt, läßt sich, wie wir sehen, noch in keiner Weise überblicken. Daß der Zufall eine Rolle spielt, ist aber nicht zu bezweifeln. Selbst ein so hoch organisiertes organisches Geschehen wie die menschliche Geistesarbeit verdankt nicht nur bedeutungsvolle Bereicherungen dem finalen Zufall — jedermann denkt an die Erfindung des Schießpulvers und die Entdeckung der Röntgenstrahlen —, sondern das Vorwärtstasten in ein neues Gebiet hinein — auch dafür kennt ja jeder Beispiele — geschieht oft genug nach dem Prinzip der Schrotflinte, und der intensivsten Denkarbeit bleibt dabei nichts weiter zu tun, als dem Zufall das Material zur Verfügung zu stellen, bis „mit einem Male“ der neue Gedanke sich knüpft, der nun aufgegriffen, ausgewählt wird wie ein vorteilhaftes

Mutationsmerkmal von der Selektion. Eingebung, Intuition, soweit sie nicht im Bewußtwerden gerichteter unterbewußter psychischer Prozesse bestehen, sind nichts anderes als finale Zufälle, und auch in kausaler Hinsicht mögen sie gelegentlich weitgehenden Zufallscharakter tragen.

Die Möglichkeit eines zufälligen Zustandekommens organischen Fortschritts und die Tatsache, daß es Verwirklichungen dieser Möglichkeit gibt, führt wieder weit über das Gebiet der Biologie hinaus zu allgemeinen Problemen der Philosophie. Diese zu erörtern ist hier aber ebensowenig unsere Aufgabe, wie die weiteren Arten des Zufallsbegriffes, die für die Biologie nur eine untergeordnete Bedeutung haben, zu behandeln. Wir wollten nur die Doppelsinnigkeit dieses Begriffs auch auf biologischem Gebiete klarlegen und auf einige Ergebnisse und Probleme, die sich an ihn knüpfen, hinweisen.

Literaturverzeichnis.

¹⁾ Vgl. z. B. KRIES, J. v.: Logik. Tübingen 1916. — MARBE, K.: Die Gleichförmigkeit in der Welt. München 1916. Bd. II: München 1919. — MAUTHNER, F.: Wörterbuch der Philosophie. 2. Aufl. III. Bd. Leipzig 1924. — PLANCK, M.: Dynamische und statistische Gesetzmäßigkeit. Leipzig 1914. (Wieder abgedruckt in PLANCK, M.: Physikalische Rundblicke. Leipzig 1922.) — SMOLUCHOWSKI, M. v.: Über den Begriff des Zufalls und den Ursprung der Wahrscheinlichkeitsgesetze in der Physik. Die Naturwissenschaften, Bd. 6, 1918. — TIMERDING, H. E.: Die Analyse des Zufalls. Die Wissenschaft, Bd. 56. Braunschweig 1915. — WINDELBAND, W.: Die Lehren vom Zufall. Berlin 1870. — ZUR STRASSEN, O.: Die Zweckmäßigkeit. In: Allgemeine Biologie. Kultur der Gegenwart 3. Teil, IV. Abt. I. Bd. Leipzig u. Berlin 1915.

²⁾ Nach eigenen noch unveröffentlichten Versuchen.

³⁾ Vgl. SMOLUCHOWSKI, M. v.: a. a. O.

⁴⁾ Das Beispiel der Abb. 2 stammt aus JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.

⁵⁾ MARBE, K.: a. a. O.

⁶⁾ Vgl. PLANCK, M.: a. a. O.

⁷⁾ 3. Aufl. Jena 1922.

⁸⁾ BAUR, E.: Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibl. Genet. Bd. IV. Leipzig 1924.

⁹⁾ MORGAN, TH. H.: Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsch von H. NACHTSHEIM. Berlin 1921.

¹⁰⁾ GOLDSCHMIDT, R.: *Ascaris*. Leipzig 1922.

¹¹⁾ ENDERLEIN, G.: Die Landarthropoden der von der Tiefseeexpedition besuchten antarktischen Inseln. Wiss. Ergebn. Dtsch. Tiefsee-Exped., III. Bd, 7. Lief. Jena 1903.

¹²⁾ Vgl. ROSEN: Recherches sur le développement des Cestodes. I. Bull. Soc. neuchâtel. des sci. nat. XLIII. 1918.

¹³⁾ ZUR STRASSEN, O.: a. a. O.

¹⁴⁾ GOLDSCHMIDT, R.: Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vortr. u. Aufs. ü. Entw.-Mech. d. Org., H. 24. Berlin 1920. — WITSCHI, E.: Über bestimmt gerichtete Variation von Erbfaktoren. In: *Studia Mendeliana*. Brünn 1923.