

Ernst Stahl, seine Bedeutung als Botaniker und seine Stellung zu einigen Grundproblemen der Biologie.

Von W. Detmer.

I. Stahl's Lebenslauf und seine Persönlichkeit.

Christian Ernst Stahl wurde am 21. Juni 1848 zu Schiltigheim bei Straßburg i. E. geboren. Sein Vater, Christian Adolf Stahl, war Kaufmann. Seine Mutter trug den Namen Magdalena Stahl, geb. Rhein. Stahl besuchte das Gymnasium in Straßburg, erhielt im August 1867 den „grade de bachelier ès-lettres“, ein Jahr darauf den „bachelier ès-sciences“ und studierte dann zunächst bis zum Sommer 1870 an der faculté des sciences zu Straßburg. Zur Fortsetzung seiner Studien begab sich Stahl im Herbst 1871 nach Halle a. S., kehrte 1872 nach Straßburg zurück und erwarb an dieser Universität auf Grund einer Dissertation, die unter dem Titel „Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen“ erschienen ist, die Doktorwürde (3. Juli 1873), arbeitete dann mehrere Jahre in den botanischen Instituten zu Straßburg und Würzburg und begann im Herbst 1877 seine Lehr-tätigkeit als Privatdozent der Botanik an der Universität Würzburg. Der Titel der Habilitationsschrift lautet: „Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen.“

Den nachhaltigsten Einfluß auf Stahl's wissenschaftliche Entwicklung haben zwei ganz hervorragende Gelehrte, nämlich de Bary und Sachs, ausgeübt. Beider Männer gedenkt Stahl heute noch oft und spricht mit großer Verehrung und in dankbarer Gesinnung von ihnen.

Im März 1880 leistete Stahl einem Ruf als Extraordinarius nach Straßburg Folge; Ostern 1881 übernahm er als Nachfolger Strasburger's die ordentliche Professur der Botanik an der Universität Jena. Als sich ihm später Gelegenheit bot, nach München berufen zu werden, lehnte er von vornherein ab. Große Freude bereitete ihm die Ernennung zum korrespondierenden Mitglied der Akademie der Wissenschaften in München (1906).

Stahl hat in Jena nunmehr länger als 3½ Dezennien eine ausgebreitete Tätigkeit entfaltet. Er versteht es in ausgezeichneter Weise, die Studenten im Kolleg, im Laboratorium und bei den botanischen

Exkursionen zu selbständiger wissenschaftlicher Arbeit anzuregen. Unter seiner Leitung sind zahlreiche Dissertationen entstanden, von denen die meisten Fragen der Ökologie der Gewächse behandeln und wesentlich zur Förderung unserer Erkenntnis der Anpassungen der Pflanzen an die Umwelt beigetragen haben. Stahl's Vortrag — er liest im Sommer über allgemeine Botanik, im Winter über Kryptogamkunde oder über Biologie und Geographie der Pflanzen — zeichnet sich durch Einfachheit in der Form, Klarheit, gute Gliederung des zu behandelnden Stoffes und in die Tiefe gehende Erfassung der wissenschaftlichen Probleme aus. Der Pflege des wunderschönen botanischen Gartens in Jena widmete er stets ganz besondere Aufmerksamkeit, und das ebenfalls unter seiner Leitung stehende botanische Institut hat erst vor wenigen Jahren eine bedeutende Erweiterung durch einen wohl gelungenen Anbau erfahren.

Man darf sagen, daß Stahl alle jene Qualitäten eigentümlich sind, die einen Naturforscher befähigen, Hervorragendes auf seinem Gebiet zu vollbringen. Er besitzt ein selten versagendes Gedächtnis, ausgezeichnete Begabung zur Beobachtung, feinsinniges biologisches Verständnis, große Ausdauer bei der Detailarbeit. Er übt stets strenge Selbstkritik, publiziert seine Untersuchungen erst, nachdem er die Probleme jahrelang immer wieder durchdachte und seine Ansichten über dieselben voll ausreifen ließ. Das weite Gesamtgebiet der Botanik beherrscht Stahl so vollständig, wie wenige andere Fachgenossen, so daß sich z. B. auch Männer, die sich ganz speziell mit der Systematik der Phanerogamen, mit Lichenologie und Bryologie beschäftigen, bei Gelegenheit von Exkursionen sehr erstaunt über sein umfassendes Wissen äußerten. Dazu kommen seine ausgedehnten chemischen, physikalischen und zoologischen Kenntnisse, die für den Pflanzenbiologen heute so großen Wert beanspruchen.

Ein hohes Lebensglück ist es für Stahl gewesen, daß er Gelegenheit fand, viele Reisen in Europa, die ihn namentlich in die Alpen und an die sonnenbeglänzten Küsten des Mittelmeeres führten, unternemen zu können. Besondere Bedeutung haben aber Studien- und Forschungsreisen nach Algerien, Mexiko und Java für seinen wissenschaftlichen Werdegang gewonnen, denn sie brachten ihm die mannigfaltigsten Anregungen, erweiterten seinen Gesichtskreis gewaltig und veranlaßten ihn zu verschiedenen Untersuchungen, deren Resultate in meisterhaft abgefaßten Arbeiten niedergelegt worden sind.

Stahl besitzt vortreffliche Eigenschaften als Mensch. Seine Freunde, Kollegen und Schüler schätzen und verehren ihn seiner

liebenswürdigen, feinen Persönlichkeit, seiner vornehmen Gesinnung und seiner wissenschaftlichen Arbeiten wegen gar hoch. Wohltuend berühren auch sein bescheidener Sinn und seine Anspruchslosigkeit, übrigens verbunden mit eigentümlicher Willensstärke, die ihn in den Stand setzt, Auffassungen, welche er nach reiflicher Überlegung als richtig erkannt hat, mit Zähigkeit festzuhalten und mit aller Energie zu vertreten. Vorurteilsfrei in seinen Anschauungen über Menschen und Verhältnisse, ein Mann von gründlicher Allgemeinbildung, widmet Stahl allen Kulturbestrebungen das lebhafteste Interesse. Ebenso wie er ein begeisterter Bewunderer der Naturschönheit ist, ziehen ihn hervorragende künstlerische Leistungen, besonders auf dem Gebiete der Literatur, in allererster Linie aber musikalische Kunstwerke und deren Vorführung, mächtig an. Zudem beschäftigt er sich häufig mit eingehenden philosophischen Studien. Den Problemen der Metaphysik gegenüber steht Stahl auf dem Standpunkt des Agnostikers; erkenntnistheoretisch neigt er den Ansichten der Vertreter eines relativistischen Positivismus zu (E. Mach, Petzoldt^{1) 2)}), verschließt sich aber dabei anderer Betrachtungsweise keineswegs, weil er genau weiß, daß Erkenntnis nicht urplötzlich, und indem man sich nur von einem Gesichtspunkt leiten läßt, gewonnen werden kann, vielmehr für die Menschheit ein „Aufgegebenes“ ist, das erst allmählich zu werden, zu wachsen und sich zu entwickeln vermag.

II. Stahl's wissenschaftliche Arbeiten.

Stahl hat während seiner langjährigen wissenschaftlichen Tätigkeit die folgenden Arbeiten publiziert:

- 1) Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Botanische Zeitung 1873, Jahrg. 31.
- 2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. (Vorläufige Mitteilung.) Botanische Zeitung 1874, Jahrg. 32.
- 3) Über künstlich hervorgebrachte Protonemabildung an dem Sporangium der Laubmoose. Botanische Zeitung 1876, Jahrg. 34.
- 4) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Heft 1. Leipzig, 1877.

1) Vgl. namentlich Mach, Analyse der Empfindungen, 5. Aufl. Jena 1906; Mach, Erkenntnis und Irrtum, 2. Aufl. Leipzig 1906; Petzoldt, Das Weltproblem, 2. Aufl. Leipzig 1912. Letztere Schrift aus der Sammlung: Wissenschaft und Hypothese.

2) Besonders eingehend hat Wundt den Positivismus (Empirioskritizismus) in seinem wertvollen Buch: „Kleine Schriften“, Bd. I, pag. 353 kritisch beleuchtet. Vgl. auch Johannes Volkelt, Die Quellen d. menschlichen Gewißheit, München, 1906; u. Bauch, Studien zur Philosophie der exakten Wissenschaften. Heidelberg 1911.

- 5) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Heft 2. Leipzig, 1877.
- 6) Über die Ruhezustände von *Vaucheria geminata*. Botan. Zeitg. 1879, Jahrg. 37.
- 7) Über den Einfluß des Lichtes auf die Bewegungen der Desmidiaceen nebst einigen Bemerkungen über den richtenden Einfluß des Lichtes auf die Schwärm-sporen. Verhandlungen der physikal.-medizin. Gesellschaft in Würzburg 1879, N. F., Bd. XIV.
- 8) Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Be-wegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botan. Zeitung 1880, Jahrg. 38.
- 9) Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimi-lationsparenchyms. Botan. Zeitung 1880, Jahrg. 38.
- 10) Über die sogenannten Kompaßpflanzen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1881, Bd. XV.
- 11) Über einige Geo- und Heliotropismuserscheinungen. Vortrag auf der Versamm-lung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Eisenach, 1882.
- 12) Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1882, Bd. XVI.
- 13) Über den Einfluß der Beleuchtung auf das Wachstum der Pflanzen. Sitzungs-berichte der Jenaischen Gesellschaft für Medizin und Naturwissenschaft für das Jahr 1882.
- 14) Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884, Jahrg. 42.
- 15) Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft 1884.
- 16) Über den Einfluß des Lichteinfalls auf die Teilung der Equisetumsporen. Tage-blatt der 58. Versammlung Deutscher Naturforscher u. Ärzte in Straßburg, 1885.
- 17) Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetumsporen. Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. 1885, Bd. III.
- 18) Die biologische Bedeutung der Rhaphiden. (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Zentralbl. 1887, Bd. VII.
- 19) Pflanzen und Schnecken. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1888, Bd. XXII.
- 20) *Oedocladium protonema*, eine neue Ödogoniaceengattung. Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1892, Bd. XXIII.
- 21) Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Extrait des Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1893, Vol. XI. Vorläufige Mit-teilung über diese Arbeit in Botan. Zeitung 1893, Jahrg. 51.
- 22) Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitung 1894, Jahrg. 52.
- 23) Über die Bedeutung des Pflanzenschlafes. (Vorläufige Mitteilung.) Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft 1895, Bd. XIII.
- 24) Über bunte Laubblätter. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Extrait des An-nales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1896, Vol. XIII.
- 25) Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Botan. Zeitung 1897, Jahrg. 55.
- 26) Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. 1900, Bd. XXXIV.
- 27) Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. Festschrift zum 70. Geburtstag von E. Haeckel. Jena 1904, Verlag von G. Fischer.
- 28) Mexikanische Kakteen-, Agaven- und Bromeliaceen-Vegetation von Karsten und Stahl, und mexikanische Nadelhölzer und Xerophyten von Stahl. Beide in den von Karsten und Schenck herausgegebenen Vegetationsbildern,

1. Reihe, Heft 8, und 2. Reihe, Heft 3 und 4. Verlag von G. Fischer, Jena 1903 und 1904.

- 29) Laubfarbe und Himmelslicht. Naturwissenschaftl. Wochenschr. 1906.
 30) Über das Vergilben des Laubes. (Vorläufige Mitteilung.) Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. 1907, Bd. XXV.
 31) Zur Biologie des Chlorophylls, Laubfarbe und Himmelslicht, Vergilbung und Etiement. Jena 1909, Verlag von G. Fischer.
 32) Blitzgefährdung der verschiedenen Baumarten. Jena 1912, Verlag von G. Fischer.
 33) Matthias Jakob Schleiden, Rede gehalten bei der Säkularfeier seines Geburtstages am 18. Juni 1904. Jena 1904, Universitätsbuchdruckerei von G. Neuenhahn. Vgl. auch Naturw. Wochenschr. 1904.

In dieser Abhandlung kann es sich nicht darum handeln, die einzelnen Arbeiten Stahl's ihrem Inhalte und ihrer wissenschaftlichen Bedeutung nach eingehend zu beurteilen. Solche Analyse würde viel zu weit führen. Es kommt vielmehr nur darauf an, den wissenschaftlichen Standpunkt, die Richtung und Tendenz, in denen sich Stahl's Studien bewegen, sowie die Förderung, welche die Botanik durch sie erfahren hat, im allgemeinen zu charakterisieren.

Stahl's Untersuchungen gehören den Gebieten der Entwicklungsgeschichte, der Pflanzenphysiologie und namentlich der Ökologie der Gewächse an. Stets im genauesten Kontakt mit dem Geschehen in der frei waltenden und webenden Natur stehend, besitzt Stahl ein merkwürdig feinsinniges Verständnis für die großartigen Zusammenhänge des gesamten Natureseins, die Wechselbeziehungen, welche zwischen verschiedenen Organismen bestehen, und für die heute immer mehr Boden gewinnende Auffassung, nach der jedes einzelne Pflanzenindividuum als einheitliches System, eben als Organismus (nicht nur einfach als Komplex von Zellen und Organen), aufgefaßt werden muß. Das Individuum ist mehr als die Summe der Elemente, aus denen es besteht, weil infolge des innigen Verbundenseins der Zellen, Gewebe und Organe sehr allgemein in diesen vorhandene Potenzen oder Dispositionen erst ausgelöst, resp. unterdrückt werden, die für das Gesamtsystem bedeutungsvoll sind¹⁾.

Durch den intimen Verkehr mit der Natur empfing Stahl die bedeutendsten Anregungen zu Fragestellungen und Ausgestaltung seiner Forschungen. Mit eigentümlichem wissenschaftlichen Taktgefühl — man

1) Vgl. Pfeffer, Handbuch der Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1897 bis 1904. In diesem Werk, das in so vieler Hinsicht von grundlegender Bedeutung geworden ist, hat der Verfasser an zahlreichen Stellen den Gedanken von der einheitlichen Natur des Pflanzenindividuums begründet. Vgl. ferner Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913, pag. 393, 439, 453, und Fitting, Die Pflanze als lebender Organismus. Jena 1917.

darf sagen mit intuitiver Anschaulichkeit — vermag er das Wesen der Phänomene zu erfassen. Aber dann setzt für ihn die mühsame, stets mit strenger Selbstkritik durchgeführte Detailarbeit ein, und dabei kommen ihm seine gründlichen anatomischen und physiologischen Kenntnisse besonders zustatten. Handelt es sich doch darum, die durch Überlegungen allgemeinerer Art gewonnenen Arbeitshypothesen auf ihren Wert oder Unwert zu prüfen, eine Aufgabe, die nur auf induktivem Wege durch Beobachtung und Experiment zu lösen ist. Gewiß sind auch in Stahl's Schriften Ansichten zu finden, die noch nicht hinreichend verifiziert werden konnten, aber das hat im wesentlichen seinen Grund in den außerordentlichen Schwierigkeiten, die in der Sache selbst liegen. Auf jeden Fall haben Stahl's Arbeiten besonders dazu beigetragen, der Ökologie jene hervorragende Stellung zu sichern, welche sie heute im Kreise der Naturwissenschaften einnimmt. Das war nur möglich, indem er strenge Anforderungen an die Methodik der Ökologie stellte. Stahl verlangt nach dieser Richtung hin: Beobachtung der Organismen unter natürlichen Lebensbedingungen und kritisch durchgeführte Experimente. Dabei unterschätzt er den Wert rein physiologischer Studien in keiner Weise. Er betont oft, daß die nämliche Lebenserscheinung einerseits vom physiologischen, andererseits vom ökologischen Gesichtspunkte aus beurteilt werden könne. Beide Betrachtungsweisen sind voll berechtigt; sie müssen nebeneinander hergehen und einander wechselseitig befruchten.

1. Entwicklungsgeschichtliche Arbeiten.

Schon die ersten Studien Stahl's, welche er im Jahre 1873 in seiner Inaugural-Dissertation publizierte (1), dürfen als solche von großer Bedeutung bezeichnet werden. Man wird diesem Urteil zustimmen, wenn man in Betracht zieht, daß die vor 45 Jahren von unserem Autor durchgeführten Untersuchungen über die Lenticellen im wesentlichen auch noch heute die Grundlagen für die Erörterung über diese Gebilde in den Lehr- und Handbüchern der Botanik bilden.

Anknüpfend an die Arbeiten von Mohl und Unger, stellt Stahl zunächst mit aller Sicherheit fest, daß die Lenticellenbildung in der Mehrzahl der Fälle, z. B. bei Sambucus und vielen anderen Pflanzen, in genauer Beziehung zu den Spaltöffnungen steht, indem unter ihnen liegende Rindenzellen in „Verjüngungsgewebe“ (Phellogen der Lenticelle) übergehen, das alsbald auch Anschluß an das Korkcambium findet. Dies „Verjüngungsgewebe“ produziert nun nach außen die Füllzellen der Rindenporen und zwar in so großer Menge, daß die Epider-

mis über den letzteren infolge des zur Geltung kommenden Druckes zersprengt wird. Stahl kommt in seiner Arbeit weiter zu dem Ergebnis, nach welchem die Lenticellenentwicklung z. B. bei Ginkgo in etwas anderer Art wie beim Holunder verläuft; er bespricht in eingehender Weise die Anatomie der Rindenporen und weist schließlich durch Experimente (Druckversuche) ihre Bedeutung als Durchlüftungsapparate der mit Periderm versehenen Zweige nach.

Besonders bekannt ist Stahl's Name durch die von ihm angestellten Flechtenuntersuchungen geworden (2, 4 und 5). Nachdem Tulasne den Bau des Thallus der Apothecien sowie der Spermogonien dieser merkwürdigen Organismen studiert und bereits in den Spermastien männliche Geschlechtszellen vermutet hatte, während Brefeld sie für rückgebildete, funktionslos gewordene Elemente ansah, war Stahl bemüht, die Frage nach dem Vorkommen sexueller Prozesse bei den Flechten in seiner Habilitationsschrift (4) definitiv zu lösen. Sehr geeignet erwiesen sich für die Untersuchungen die Collemaceen, namentlich *Collema microphyllum*. Es konnte die Entwicklungsgeschichte des Carpogons, an welchem das Ascogon und das Trichogyn zu unterscheiden sind, verfolgt werden. Es war zu konstatieren, daß sich aus den Spermogonien frei gewordene Spermastien dem Trichogyn anlegen, mit diesem durch „eine Brücke“ in Verbindung treten, wodurch, wie Stahl meint, ein wirklicher Befruchtungsvorgang eingeleitet wird, der schließlich zur Ausbildung der Apothecien und der in diesen vorhandenen Asci führt. Ähnliche Erscheinungen wie bei *Collema microphyllum* ließen sich auch bei anderen Collemaceen und höher organisierten Flechten nachweisen, so daß unser Autor nicht an der Zulässigkeit der Auffassung zweifelte, nach welcher das Carpogon als weibliches Geschlechtsorgan, das Trichogyn als dessen Konzeptionsapparat, und die Spermastien als männliche Sexualzellen anzusehen sind¹⁾.

Im 2. Heft seiner Flechtenstudien behandelt Stahl die von de Bary angeregte und von Schwendener weiter verfolgte Frage nach der wahren Natur des Flechtenorganismus. Der zuletzt genannte Gelehrte war bekanntlich durch anatomisch-analytische Untersuchungen dahin geführt worden, denselben als symbiotischen Verband von Pilzen und chlorophyllhaltigen Lebewesen (Cyanophyceen oder echten Algen) zu betrachten. Rees und Bornet hatten bereits versucht, dies Resultat auf synthetischem Wege zu bestätigen, ohne daß es ihnen gelungen wäre, zu entscheidenden

1) Nach neueren Untersuchungen (vgl. Fünfstück in Engler's natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Teil, Abt. 1, pag. 38 u. 43), gibt es sicher manche Flechten, bei denen die Sexualität fehlt, die also apogam geworden sind.

• Ergebnissen zu gelangen. Hier setzen nun Stahl's Forschungen ein. Viele Flechten sind durch den Besitz sogenannter Hymenialgonidien ausgezeichnet, d. h. Algen, die, von Thallusgonidien abstammend, in den Sporenfrüchten zwischen den Asci auftreten. Stahl konstatierte nun für *Endocarpon pusillum* und andere Flechten, daß zugleich mit dem Freiwerden der Ascosporen auch Hymenialgonidien aus den Sporenfrüchten ausgestoßen werden. Es bot sich ihm damit Gelegenheit, die Gonidien und Pilzsporen gemeinsam auszusäen und ihr weiteres Verhalten zu beobachten. Unter günstigen Umständen entwickelte sich in der Tat aus den Keimen der für *Endocarpon* charakteristische Thallus; später traten auch Spermogonien auf, und schließlich Sporenfrüchte, die Ascosporen hervorbrachten. Die Studien haben also zum ersten Male den gewiß sehr bemerkenswerten Nachweis erbracht, daß die Möglichkeit besteht, den Flechtenkörper auf synthetischem Wege zu vollständiger Ausbildung zu bringen¹⁾.

Im Anschluß an die vorstehend angeführten Untersuchungen Stahl's sind hier noch seine unter 3,6 und 20 angegebenen Studien zu erwähnen, von denen namentlich diejenigen über Protonemabildung (3) ein allgemeineres theoretisches Interesse beanspruchen. Sie haben in Übereinstimmung mit Arbeiten von Pringsheim den Nachweis erbracht, daß Sporogonien der Moose (*Ceratodon*) nach der Isolierung unter günstigen Kulturbedingungen das Vermögen besitzen, Protonema hervorzubringen, und zwar sind dazu sowohl Zellen des Stieles als auch der Kapselwand des Sporogoniums befähigt.

2. Arbeiten auf dem Gebiet der Physiologie der Reizbewegungen.

Stahl hat verschiedene Abhandlungen über lokomotorische Reizbewegungen der Pflanzen publiziert. Seine ersten Studien auf diesem Gebiet (7 und Schluß der unter 8 zitierten Arbeit) beschäftigen sich mit dem phototaktischen Verhalten der Desmidiaceen und der Schwärm-sporen. Es konnte konstatiert werden, daß sich die Längsachse von relativ schwachem Licht einseitig getroffener Desmidiaceen (speziell *Closterium*) recht schnell parallel zu den Strahlen einstellte. Dabei saßen die Algen mit dem einen von der Lichtquelle abgekehrten Ende auf dem Boden des Kulturgefäßes fest, während ihr dem Licht zugewandtes Ende frei schwebte. Die Closterien führen unter den be-

1) Zu dem gleichen Ergebnis führten später Untersuchungen von Bonnier.

zeichneten Bedingungen auch Vorwärtsbewegungen aus, die freilich nicht wie bei Schwärmsporen den Typus von Schwimmbewegungen tragen, sondern dadurch zustande kommen, daß sich das freie Ende der Algen nach unten neigt, bis es den Boden des Kulturgefäßes erreicht hat, während sich das entgegengesetzte Ende, indem es sich vom Substrat abhebt und einen weiten Bogen beschreibt, dem Licht zuwendet. Nicht nur die Richtung der Lichtstrahlen, sondern auch die Intensität des Lichtes ist von Einfluß auf die Orientierung der Desmidiaceen. Wenn stärkeres Licht auf die Organismen einwirkt, dann beschreiben sie nämlich einen Bogen von ca. 90° , so daß ihre Längsachse nun nicht mehr mit der Richtung der Lichtstrahlen zusammenfällt, vielmehr senkrecht zu derselben steht.

Sehr eingehende Untersuchungen stellte unser Autor über die Bewegung der Chloroplasten an (8). Er ging dabei von möglichst einfachen Objekten, nämlich von den Algen, besonders *Mesocarpus*, aus. Er konnte für diesen Organismus in klarer Weise den Nachweis führen, daß die Stellung des großen, jede Zelle durchziehenden Chlorophyllbandes in bedeutsamer Weise durch Richtung und Intensität des Lichtes beeinflußt wird. Bei diffusem Licht ist die Gleichgewichtslage der Chlorophyllplatte erreicht, wenn sie senkrecht zur Lichtquelle orientiert erscheint (Flächenstellung), während sie im direkten Sonnenlicht durch Drehung Profilstellung gewinnt, also den einfallenden Strahlen eine Kante zukehrt. Die sehr detaillierten Studien über Wanderung der Chloroplasten in den Prothallien der Farne, den Moosblättern sowie den Blättern höherer Pflanzen führten in Verbindung mit kritischer Behandlung der Arbeiten von Borodin und Frank über den gleichen Gegenstand zu dem Resultat, daß die Chlorophyllkörper bei diffusem Licht im allgemeinen die zum Lichteinfall senkrechten Wandpartien der Zellen bedecken (Flächenstellung), im direkten Sonnenlicht aber an den Seitenwänden der Zellen in Profilstellung gruppiert sind. Nur in den Palisadenzellen der Blätter sind die Chloroplasten sowohl bei diffusem Licht als auch bei direkter Insolation in Profilstellung an den zur Organfläche senkrechten Seitenwänden der Zellen orientiert. Schließlich werden noch die Beobachtungen über Gestaltänderungen der Chlorophyllkörper bei verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen besprochen, und es wird die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Wanderung und des Formwechsels der Chloroplasten erörtert¹⁾.

1) Die Chlorophyllkörperwanderungen sind neuerdings namentlich von Linzbauer und Senn weiter studiert worden.

Besonders wertvoll sind Stahl's Untersuchungen über die Bewegung der Myxomyceten (14), welche er unter Benutzung der Plasmodien von *Aethalium septicum* ausführte. Diese Plasmodien erwiesen sich als rheotaktisch reizbar. Sie reagieren aber auch positiv hydrotaktisch, und später, wenn sie sich zur Fruchtkörperbildung anschicken, infolge einer Stimmungsänderung, welche sie erfahren, negativ hydrotaktisch. Ferner ist die Chemotaxis der Schleimpilze beachtenswert. Manche Stoffe, z. B. konzentrierte Lösungen von NaCl und K_2CO_3 , rufen negativ chemotaktische, andere (Loheextrakt bei *Aethalium*) positiv chemotaktische Bewegungen hervor. Geotaktisch reagieren die Plasmodien nicht, wohl aber negativ phototaktisch, positiv thermo- und aërotaktisch. Dies so überaus feine und mannigfaltige Reaktionsvermögen der zarten Plasmodien äußeren Einflüssen gegenüber ist für das Leben derselben von größter Bedeutung, indem dem Organismus durch sein physiologisches Verhalten die Möglichkeit geboten wird, gerade diejenigen Orte im Substrat aufzusuchen, die für seine Existenz die günstigsten Bedingungen darbieten.

In einer kurzen Mitteilung behandelt Stahl die Frage nach dem Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse auf die Teilung der Equisetumsporen (17). Die erste Scheidewand, welche bei der sowohl im Dunkeln als auch bei Lichtzutritt erfolgenden Keimung der Schachtelhalmssporen entsteht, ruft eine Gliederung in zwei Zellen hervor, von denen die eine zum Wurzelhaar auswächst, während aus der anderen das Prothallium hervorgeht. Die Scheidewandbildung wird durch Gravitationswirkung nicht beeinflußt. Dagegen ließ sich eine sehr maßgebende Einwirkung der Richtung der Lichtstrahlen auf den Teilungsvorgang der Equisetumssporen konstatieren, indem die Bildung der ersten Scheidewand stets derartig erfolgte, daß die kleinere Rhizoidzelle nach der Schattenseite, die größere Prothalliumzelle aber nach der Lichtquelle gekehrt war.

Unser Autor führte auch einige Untersuchungen über helio- und geotropische Nutationen der Pflanzen aus (10, 11, 15). Zu den ersteren dienten ihm Vaucheriaschläuche und die interessanten sogenannten Kompaßpflanzen (*Silphium laciniatum* sowie *Lactuca Scariola*) als Beobachtungsmaterial. Er stellte fest, daß die unter dem Einfluß starker Lichtintensitäten erfolgende Ausbreitung der Blätter der beiden zuletzt genannten Gewächse in der Meridianebene Folge ihres eigentümlichen, durch Torsionen vermittelten heliotropischen Reaktionsvermögens ist. An den unter gewöhnlichen Umständen ein diageotropisches Verhalten zeigenden Rhizomen von *Adoxa* ließ sich eine Änderung ihrer geotro-

pischen Eigenschaften (Stimmungswechsel) durch Lichteinfluß erzielen. Die Pflanzenteile wurden positiv geotropisch; ihr diageotropisches Reaktionsvermögen stellte sich aber, wenn sie abermals ins Dunkle gelangten, nach längerer Zeit wieder ein. Die Nebenwurzeln von Keimpflanzen (*Phaseolus*, *Vicia* usw.) reagieren derartig auf Beleuchtung, daß der geotropische Grenzwinkel ihrer wachsenden Enden durch dieselbe im Vergleich zu demjenigen ihrer im Finstern ausgebildeten Teile eine Verringerung erfährt.

3. Arbeiten auf dem Gebiet der Ökologie.

Bei seinen Studien über Reizbewegungen ist Stahl, wie auch aus unseren Darstellungen hervorgeht, vielfach bestrebt gewesen, die Bedeutung der physiologischen Prozesse für die Entwicklung und Erhaltung der Organismen klar zu stellen. Je mehr sich Stahl in die Erforschung der Lebensphänomene der Gewächse vertiefte, um so größer wurde das Interesse, das er den ökologischen Erscheinungen widmete, die er stets vom Standpunkt der Selektionstheorie aus betrachtet hat. Für Stahl ist das Pflanzenindividuum ein einheitliches System, zwischen dessen Teilen die mannigfaltigsten korrelativen Beziehungen bestehen, und das in verschiedenartigster Weise von den Außenfaktoren beeinflußt wird. Die originellsten Untersuchungen, welche unser Forscher geliefert hat, gehören dem Gebiet der Ökologie der Pflanzen an. Sie sind im gleichen Maße ausgezeichnet durch die bedeutungsvollen, unter Benutzung höchst sorgfältig und kritisch ausgearbeiteter Methoden gewonnenen Ergebnisse, wie durch ihren Gedankenreichtum und die wertvollen Anregungen, die sie für fernere Studien darbieten.

Zunächst gehen wir hier auf Arbeiten ein (9 und 12), denen die Aufgabe zufiel, festzustellen, inwiefern die Struktur vieler Laubblätter Anpassungen an die Beleuchtungsverhältnisse zeigt. Das Mesophyll sehr zahlreicher Laubblätter ist bekanntlich in das oberseitige Palisaden- und das unter diesem ausgebreitete Schwammparenchym gesondert. Im ersteren nehmen die Chloroplasten stets Profilstellung ein, in den Zellen des letzteren vermögen sie unter dem Einfluß wechselnder Beleuchtungszustände Wanderungen in der auf pag. 9 dieser Abhandlung angegebenen Art auszuführen. Die Palisadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die in ihrem Schatten liegenden flachen Schwammparenchymzellen die für geringere Intensitäten angemessene Zellform. Die Chloroplasten des Schwammparenchyms vermögen selbst noch bei relativ geringer Lichtintensität recht energische photosynthetische Assimilation zu vollziehen, weil sie unter solchen Umständen in Flächen-

stellung orientiert sind, während die Chlorophyllkörper des Palisadengewebes trotz ihrer Profilstellung bei schwacher Lichtintensität infolge der oberflächlichen Lage der Zellen dennoch sehr leistungsfähig bleiben, und zugleich durch ihre Stellung bei starker Insolation vor schädigenden Wirkungen der intensiven Bestrahlung geschützt erscheinen. Pflanzen, die an sehr schattigen Orten wachsen (z. B. Oxalis), entwickeln in ihren Blättern zumeist nur sehr wenig Palisadengewebe; in „Sonnenpflanzen“ (z. B. Distelarten) waltet dasselbe dagegen vor. Die Blätter vieler Pflanzen (Buche usw.) bilden, wenn sie an schattigen Orten zur Entwicklung gelangen, reichlich Schwammparenchym aus, während dasselbe bei starker Besonnung zurücktritt und durch Palisadengewebe ersetzt wird. Andere Gewächse (z. B. Oxalis) besitzen nach der bezeichneten Richtung hin eine nur sehr geringe Accomodationsfähigkeit; sie gehen daher bei starker Beleuchtung leicht völlig zugrunde. In dem Vermögen vieler Blätter (z. B. Buche usw.), während ihrer Entwicklungsperiode je nach den Beleuchtungsverhältnissen verschiedene Struktur zu gewinnen, prägt sich eine bedeutungsvolle Plastizität der Organe aus. Die Pflanzen haben die Potenz zu dieser Plastizität offenbar allmählich durch Variation erworben; sie ist durch Vererbung fixiert worden; sie besitzt hohen Selektionswert, hat sich im Kampf ums Dasein für den Organismus als ungemein vorteilhaft erwiesen, und muß daher als ein eigentümliches Anpassungsphänomen aufgefaßt werden. Darin, daß die Blätter je nach Umständen in der „Schatten- oder Sonnenform“ auftreten, kommt ein Regulationseffekt, keine direkte Anpassung zum Ausdruck (Detto). Nur in dem Vorhandensein der erwähnten Potenz haben wir es mit einer Anpassungserscheinung (offenbar mit indirekter Anpassung) zu tun¹⁾. Die Blätter zahlreicher „Schattenpflanzen“ zeichnen sich übrigens noch durch geringe Dicke ihrer Spreiten, dünne Zellhäute, schwache Ausbildung des Wassergewebes und reichliche Entwicklung des Interzellularsystems aus. Alles im Gegensatz zu den Blättern der „Sonnenpflanzen“, von denen manche (*Lactuca Scariola*, *Geranium sanguineum* usw.) sich auch bei zu starker Insolation durch Vertikalstellung infolge von Torsionen oder Krümmungen ihrer Blattstiele vor zu starker Bestrahlung zu schützen vermögen.

Die eigentümliche Ausgestaltung der Blätter steht nicht nur im Dienst ihrer assimilatorischen Funktionen, sondern sie ist ebenso für

1) Kritisches bei Detto, Theorie der direkten Anpassung, 1904, pag. 173, wo auch besonders Küster's Ansichten besprochen sind. Übrigens vgl. auch Esenbeck und Vischer in der Flora, N. F., Bd. VII und Bd. VIII.

die Regulation anderer Prozesse, namentlich der Transpiration, von größter Wichtigkeit. Stahl's bezügliche Abhandlungen (21, 22, 23, 24, 25), in denen indessen auch noch manches mitgeteilt wird, was für die ökologische Beurteilung der assimilatorischen Tätigkeit der Blätter Interesse beansprucht, und bei deren Ausarbeitung der Verfasser viele bei Gelegenheit seiner weiten Reisen, namentlich nach Java, gewonnenen Erfahrungen verwerten konnte, sollen nunmehr besprochen werden.

In der Arbeit 22 macht Stahl Mitteilungen über die zuerst von ihm benutzte, heute bei Demonstrationsversuchen, aber auch bei wissenschaftlichen Studien ganz allgemein verwendete Kobaltprobe. Mit Hilfe derselben läßt sich leicht die im Vergleich zur kutikulären Transpiration sehr starke stomatäre Wasserverdunstung der Blätter konstatieren. Ihre Resultate gestatten ein Urteil über Verteilung der Spaltöffnungen auf Blattober- und Unterseite, sowie über deren Zustand unter wechselnden Umständen, ob sie nämlich geöffnet oder geschlossen sind. Mit Hilfe der Kobaltprobe konnte die Tatsache festgestellt werden, daß hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Transpiration unter Umständen (bei direkter Insolation) begünstigen kann, und sie gestattete es in bequemer Weise die freilich nicht bei allen Pflanzen vorhandene Regulierung der Wasserabgabe durch das Verhalten der Spaltöffnungen darzutun. Ebenso wie starke Transpiration ist ausgiebige photosynthetische Assimilation nur bei geöffneten Spaltöffnungen möglich. Sehr anregend sind auch die Bemerkungen des Verfassers über die ökologischen Eigentümlichkeiten der Halophyten.

Die unter 21, 23, 24 und 25 aufgeführten Abhandlungen unseres Autors beschäftigen sich mit eingehenden Studien über Anpassungserscheinungen, welche an den Hygrophyten der Tropen und der gemäßigten Zone wahrzunehmen sind. Den Hygrophyten stehen an den Standorten, welche sie bewohnen, reichliche Wassermengen des Bodens und der Luft zur Disposition. Infolge des hohen Wassergasgehaltes der sie umgebenden Atmosphäre ist ihre Transpiration im allgemeinen eine nur geringe. Vertritt man nun die Auffassung, nach der die Transpiration überhaupt in erster Linie im Dienst ernährungsphysiologischer Prozesse steht, indem durch sie eine energische Wasserströmung in den Pflanzen zustande kommen kann, welche ihrerseits einen schnellen und genügend ausgiebigen Transport der aus dem Boden aufgenommenen Mineralstoffe an die Orte ihrer Verarbeitung (die Blätter) vermittelt, dann gelangt man zu der Ansicht, daß die Hygrophyten, weil die äußeren Verhältnisse, unter denen sie leben, ihre Verdunstungsgröße sehr herabmindern, besonderer Organisationseigen-

tümlichkeiten zur Erhöhung der Wasserabgabe bedürfen. Erhaltungsgemäße Einrichtungen solcher Art konnte Stahl in der Tat auffinden und ihre Bedeutung auf experimentellem Wege feststellen. Es kommen hier in Betracht: Entwicklung großer Blattspreiten, Träufelspitzen, die rasche Trockenlegung der Spreiten nach Regen und damit Förderung der Transpiration (zugleich auch Entlastung der Baumkronen) herbeiführen¹⁾, Buntblättrigkeit, indem namentlich das Erythrophyll als wärmeabsorbierendes Medium die Verdunstung (auch den Verlauf des Stoffwechsels) begünstigt, und Variationsbewegung, nämlich sowohl autonome wie auch besonders paratonische. Die Bedeutung der durch nyktinastische Bewegungen erzielten nächtlichen Vertikalstellung der Blätter ist vor allen Dingen darin zu erblicken, daß die Organe durch solche Orientierung mehr oder minder vor Betauung geschützt werden, ein Umstand, der weiterhin (am Morgen) aus leichtverständlichen Gründen transpirationsfördernd wirken muß. In vielen Fällen wird rasche Wasserströmung in den Hygrophyten auch durch Hydathodentätigkeit begünstigt. Es hat sich das interessante Resultat ergeben, daß bei manchen Papilionaceen, deren Blättern das Vermögen, Variationsbewegungen auszuführen, abgeht, Hydathodentätigkeit vikariierend eintritt (*Vicia sepium*, *Lathyrus*-Arten), während z. B. bei *Phaseolus* Wassersekretion durch Hydathoden und Variationsbewegungen im Dienste lebhaften Flüssigkeittransportes in der Pflanze kombiniert sind²⁾.

In seinen Schriften über Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß (18, 19, 27) macht Stahl von vornherein auf den wichtigen Unterschied aufmerksam, der zwischen Omnivoren und Spezialisten besteht. Den letzteren dienen vorwiegend nur bestimmte Pflanzen zur Nahrung; sie sind denselben angepaßt, während die Omnivoren sich den Gewächsen

1) In der Arbeit über Träufelspitzen (21) finden sich auch viele Beobachtungen mitgeteilt, die sich auf die Schutzmittel der Pflanzen gegen die schädigenden Einflüsse starker Regengüsse beziehen.

2) Die Ansicht Stahl's über die Bedeutung der Blattgelenke und Variationsbewegungen teilt Goebel (*Biol. Zentralbl.* 1916, pag. 49) nicht. Er sieht die primäre Funktion der Gelenke namentlich darin, daß sie den Blättern als Entfaltungsglieder dienen. In den Bewegungen der Gelenke ausgewachsener Blätter prägen sich keine Anpassungserscheinungen aus (ebensowenig wie in der Kleistogamie der Blüten, vgl. Goebel, *Biol. Zentralbl.* 1904), weil sie für manche Pflanzen (pag. 73) keinen Vorteil bieten, für andere (pag. 115) zwar nützlich sein können, aber nicht nützlich zu sein brauchen. Dies mag für gewisse Fälle zutreffen, aber der Umstand, daß die Gelenke eben im ausgewachsenen Blatt noch beweglich bleiben, was freilich erfahrungsgemäß nicht immer geschieht, deutet doch, wenigstens für die von Stahl speziell studierten Objekte, auf Anpassungen hin, aber auch hier wieder wohl nur in dem auf pag. 12 angegebenen Sinne.

gegenüber wenig wählerisch verhalten. Durch sie droht der Vegetation besonders große Gefahr, und die Organismen haben daher in der Tat unter Beihilfe der Selektion allmählich mancherlei Eigentümlichkeiten erworben, um sich vor Vernichtung durch Tiere zu bewahren. Die Schutzmittel sind teils mechanischer Art (Stacheln, Dornen, Borstenhaare, Verkieselung der Zellmembranen, Rhaphiden), teils chemischer Natur (Gerbstoffe, gewöhnliche Pflanzensäuren oder lösliche Salze derselben, in verdünnten Alkali lösliche Flechtensäuren, ätherische Öle, Bitterstoffe, Alkaloide). Manche Pflanzenarten besitzen nur ein bestimmtes Schutzmittel, andere mehrere. Nicht selten vikariieren die einzelnen Schutzmittel auch miteinander bei verschiedenen Pflanzen. Daß mechanisch wirkende Einrichtungen sowie den Tieren durch ihren Geschmack unangenehme Stoffe tatsächlich als Abwehrmittel für die Pflanzen in Betracht kommen, hat Stahl durch zahlreiche Beobachtungen in der freien Natur und durch eine lange Reihe von Experimenten erwiesen. Namentlich beanspruchen seine Versuche mit omnivoren Schnecken das größte Interesse. Es ist höchst auffallend, daß sich manche Botaniker gegenüber den von Stahl ausgesprochenen Ansichten über die hier in Betracht kommenden Schutzeinrichtungen der Pflanzen so sehr ablehnend verhalten. Sie begründen ihren Standpunkt gewöhnlich mit dem Hinweis darauf, daß doch tatsächlich viele Pflanzen durch Tierfraß zerstört werden, und daß z. B. manche Schnecken nicht in erster Linie lebende, sondern tote Pflanzenteile vertilgen, also die ersteren in diesem Falle gar keines Schutzes bedürfen. Diesen Biologen gegenüber muß geltend gemacht werden, daß sie zumeist die Differenzen im Verhalten der Spezialisten auf der einen- und der Omnivoren auf der anderen Seite nicht genügend würdigen, auch nicht bedenken, daß es sich stets nur um relativen, niemals um absoluten Schutz der Pflanzen gegen Tierfraß handeln kann, und daß manche Schnecken eben gerade deshalb tote Pflanzenteile verzehren, weil diese im Gegensatz zu den lebenden mehr oder weniger verändert, z. B. durch Auslaugung von Schutzstoffen befreit sind. Ohne den Besitz der Schutzmittel würden die Pflanzen weit mehr durch Tiere leiden als es tatsächlich der Fall ist; manche Arten würden wohl sogar längst völlig vernichtet oder überhaupt gar nicht zur Entwicklung gelangt sein.

In ungemein feinsinniger Art behandelt Stahl das Mykorrhiza-
problem (26). Dasselbe ist freilich auch heute noch nicht in einer in jeder Hinsicht befriedigenden Weise gelöst, aber die Studien unseres Autors stellten doch manche Tatsachen fest, die für die Beurteilung der in Betracht kommenden Fragen sehr wichtig sind, und wirkten zudem

höchst anregend, indem sie auf neue für die weiteren Forschungen wertvolle Gesichtspunkte aufmerksam machten. Nachdem Stahl die große Verbreitung der Mykorrhiza im Reich der Gewächse nachgewiesen hat, geht er zur Besprechung ihrer Bedeutung über. Dabei sind, was besonders hervorgehoben werden muß, in sehr angemessener Weise die gesamten biologischen Eigentümlichkeiten der Mykorrhizapflanzen berücksichtigt worden. Die typischen Formen derselben zeichnen sich im Gegensatz zu den Pflanzen mit nicht oder nur wenig verpilzten Wurzeln namentlich durch folgende Besonderheiten aus. Sie sind meist auf nährstoffarmen humosen Böden angesiedelt. Sie entwickeln ein relativ schwach ausgebildetes Wurzelsystem. Ihre Transpirationsgröße ist relativ gering. Sie erzeugen meist wenig Stärke, hauptsächlich Zucker, als Assimilationsprodukt. Ihre Blätter enthalten wenig Nitrate und überhaupt relativ geringe Mengen an Aschenbestandteilen. Der „Sinn“ der Mykorrhizenbildung wird nun wie folgt gedeutet: Die im humusreichen Boden in großer Menge lebenden Pilze bedürfen sehr reichlicher Mineralstoffmengen zu ihrer Entwicklung. Die höheren Pflanzen des nämlichen Standortes befinden sich mit den Pilzen in einem Konkurrenzkampf um die Nährsalze, bei welchem sich die Pilze gewiß oft, da sie so besonders energisch zersetzend auf mineralische Bodenbestandteile einzuwirken vermögen, im Vorteil befinden. Für die höheren Gewächse war es daher im Kampf ums Dasein förderlich, sich symbiotisch mit den Pilzen zu verbinden. Die ersteren liefern den letzteren in Form von Assimilaten organisches Material, aus welchem die Pilze unter Beihilfe der aus dem Boden stammenden Nährsalze Eiweiß formieren. Dieses Eiweiß kommt endlich den Pilzen sowie der höheren Pflanze zugute, so daß also beide Organismen aus der Symbiose Nutzen ziehen.

Beachtung seitens des Pflanzengeographen und ebenso des Ökologen beanspruchen die schönen von Stahl in einem von Karsten und Schenck herausgegebenen Sammelwerk publizierten Vegetationsbilder aus Mexiko (28). Im Text werden die auf zahlreichen Tafeln dargestellten Pflanzentypen etwas näher besprochen, und ihm sind manche interessante Bemerkungen zu entnehmen, z. B. über die mannigfaltigen und so eigentümlichen Anpassungsphänomene, welche die Kakteen darbieten.

Gleich wertvoll für den Pflanzenphysiologen wie für den Ökologen sind Stahl's Beiträge zur Biologie des Chlorophylls (29, 30, 31). Unser Forscher legt sich die durchaus berechtigte Frage vor, die demjenigen, der nicht gewohnt ist, ökologisch zu denken, freilich sonderbar erscheinen mag, weshalb das der Photosynthese dienende Pigment

gerade eine grüne Farbe besitzt. Für die Beantwortung dieser Frage erscheint es wichtig, folgendes zu beachten. Der Chlorophyllapparat ist nicht in erster Linie dem direkten Sonnenlicht, sondern vor allen Dingen dem geschwächten Licht angepaßt, das vom blauen Himmel reflektiert wird oder eine Wolkenschicht passiert hat. In diesem „geschwächten“ Licht ist das Verhältnis der weniger und der stärker brechbaren Strahlen ein weit engeres als im direkten Sonnenlicht. Infolge der Absorption und diffusen Reflexion ist das „geschwächte“ Licht nämlich relativ reicher an Strahlen von geringerer Wellenlänge als das direkte Sonnenlicht. Die für die Assimilation erforderliche Absorption der weniger brechbaren Strahlen wird dem blaugrünen Anteil des Chlorophyllfarbstoffs, diejenige der stärker brechbaren aber dem gelben (zum Teil auch dem blaugrünen) Anteil übertragen. Daß die der Assimilation dienenden Apparate der Pflanzen zumeist grün gefärbt sind, faßt Stahl als Anpassungserscheinung auf. Jenes Licht, welches als „geschwächtes“ bezeichnet wurde, ist arm an grünen Strahlen. Eine Absorption solcher Strahlen, welche durch rote Pigmente vermittelt werden könnte, hätte gewöhnlich wenig Vorteil für die Pflanze, weil damit nur ein geringer Energiegewinn verbunden wäre. Wenn die Pflanze direktes Sonnenlicht (und damit auch reichlich grüne Strahlen) empfängt, so muß die grüne Farbe der Chloroplasten ebenfalls nützlich sein, weil nur schwache Absorption des grünen Lichtes erfolgen kann. Starke Absorption dieses Lichtes würde übermäßige Erwärmung und damit manche Schädigung der Zellen bedingen, denn das bolometrisch gemessene Energiemaximum des direkten Sonnenlichtes liegt nach Langley zwischen Gelb und Grün. Stahl konnte auch konstatieren, daß grüne Pflanzen in den an brechbaren Strahlen relativ reichem „geschwächten“ Licht unter Umständen in gemischtem blauen Licht (Glocke von Schott) fast ebenso stark assimilierten wie im gemischten gelben Licht. Den Schluß der Abhandlung (31) bilden Untersuchungen über Etiement und herbstliche Vergilbung der Blätter. Die letztere beruht auf Auswanderung von Chlorophyllabbauprodukten aus den Blättern, während die gelben Pigmente ihnen verbleiben. Die Bedeutung der Auswanderung des Chlorophylls aus den Blättern vor ihrem Abfall ist darin zu erblicken, daß durch sie dem Organismus wertvolle stickstoff- und magnesiumhaltige Verbindungen nicht verloren gehen. Den Verlust der gelben Pigmente vermag die Pflanze leicht zu ertragen, da sie nur aus C, H und O bestehen, also leicht wieder in größerer Menge hergestellt werden können.

Die Hauptresultate der Studien Stahl's über Blitzgefährdung

der verschiedenen Baumarten (32) lassen sich wie folgt zusammenfassen. Wenn der Ausgleich der zwischen Wolken und Boden bestehenden elektrischen Spannungen unter Vermittlung der Bäume erfolgt, so erscheinen namentlich solche Gewächse Schädigungen (Zersplitterungen, ja völliger Vernichtung) leicht ausgesetzt, deren Wurzeln sich in wasserreichen Erdschichten ausbreiten und deren Stämme aus verschiedenen Gründen (Orientierung der Äste und Zweige, Beschaffenheit der Stammrinde) zugleich schwer benetzbar sind (Eiche, Fichte, Pappel usw.), während Bäume, die an trockneren Standorten gedeihen, und deren Stammrinde sich infolge leichter Benetzbarkeit zudem schnell mit einer den Blitz ableitenden Wasserhülle umgeben kann, weit weniger gefährdet sein werden (z. B. Buche, Hainbuche, Roßkastanie).

Endlich ist hier noch auf eine Rede hinzuweisen, die Stahl in Jena zur Säkularfeier des Geburtstages Schleidens gehalten hat (33). In derselben werden die Leistungen des hervorragenden Botanikers kritisch gewürdigt. Namentlich erblickt Stahl darin mit Recht ein großes Verdienst Schleidens, daß er, ausgehend von der Philosophie von Kant und Fries, mit höchstem Nachdruck die kritisch-induktive Behandlung naturwissenschaftlicher Probleme forderte und die deduktiv-dialektische Methode, wie solche im Anschluß an Schelling, Oken und Hegel von manchen seiner Zeitgenossen geübt wurde, ablehnte. Seinen methodologischen Standpunkt brachte Schleiden hauptsächlich in dem bekannten Buch: „Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik“ zum schärfsten Ausdruck. Das erwähnte Werk hat übrigens auch noch nach mancher anderen Richtung hin sehr anregend gewirkt, indem z. B. in demselben auf die Wichtigkeit entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen für die Biologie hingewiesen wurde. Eingehend würdigt Stahl ferner die Verdienste, welche sich Schleiden um die Zellentheorie erworben hat. Manche seiner Anschauungen haben sich freilich später als durchaus irrig erwiesen, aber er wirkte dennoch ungemein befruchtend auf die Forschung ein und erfaßte mit genialem Blick viele Probleme, deren Lösung erst späteren Generationen gelingen sollte. Stahl hat das Lebenswerk Schleidens in sehr zutreffender Weise beurteilt. Jeder wird seine besonders anziehend geschriebenen Ausführungen mit vielem Interesse lesen.

III. Stahl's Stellung zu einigen Grundproblemen der Biologie.

Es ist mit einigen Schwierigkeiten verbunden, Stahl's Stellung zu verschiedenen Grundproblemen der Biologie angemessen zu charak-

terisieren, da er sich in seinen Schriften nicht eingehend über den Standpunkt ausspricht, welchen er diesen allgemeinen Fragen gegenüber einnimmt. Indessen lassen sich Tendenz und Richtung seines biologischen Denkens doch wohl erschließen, wenn man bestrebt ist, sich über die Eigenart des Gesamteindrucks Rechenschaft zu geben, den man von seinen Studien empfängt. Ich glaube Stahl's Stellung zu den hier in Betracht kommenden Problemen um so mehr einigermaßen zutreffend bezeichnen zu können, als ich vielfach Gelegenheit hatte, mit ihm über dieselben zu reden, und äußere mich um so lieber, weil sich die von unserem Autor vertretenen Anschauungen im wesentlichen mit den meinigen decken. Bemerket sei noch, daß die folgenden Ausführungen, dem Charakter dieser Arbeit entsprechend, sehr kurz gehalten werden müssen.

1. Stahl's Stellung zum Vitalismus und Biomechanismus.

Vergleicht man die Vorgänge in der unbelebten Natur mit denjenigen, die sich im Reich der Organismen geltend machen, so wird man zu der Überzeugung gelangen, daß zwischen den Geschehnissen in jener ersteren und in dem letzteren in vieler Beziehung ganz bedeutsame Unterschiede bestehen. Der lebenden Substanz sind infolge ihrer spezifischen Qualität und der damit gegebenen Dispositionen oder Potenzen eine Reihe von Grundfunktionen eigentümlich, welche sie, wie besonders zu betonen ist, gemeinsam mit und nebeneinander zur Geltung zu bringen vermag. Als solche elementare Lebensfunktionen kommen namentlich in Betracht: Assimilation, Dissimilation, Sekretion, Wachstum, Formbildung, Reizbarkeit, Vermehrungsfähigkeit, Vererbung, selbstregulatorische Tätigkeit (vgl. die wertvolle Arbeit von Roux in *Nova Acta*, Abhandlungen der Leopold. Akademie der Naturforscher, Bd. 100, 1915).

Man darf sagen: Das Wesen des Lebens besteht darin, daß das Protoplasma infolge jener Grundfunktionen fortwährend Veränderungen seiner chemischen Konstitution, seiner Struktur und Energiezustände erleidet, ohne damit indessen seine spezifische Natur einzubüßen, weil Regenerationsprozesse jene Veränderungen der lebenden Substanz stets wieder auszugleichen vermögen. Eine ähnliche Definition gab auch schon G. H. Lewes, vgl. Spencer, *Prinzipien der Biologie*, deutsch von Vetter, Bd. I, pag. 64, 1876.

Bei rein empirischer Betrachtung läßt sich also, um einen Ausdruck von Tschermak (*Allgemeine Physiologie* 1916, Bd. I, pag. 42) zu gebrauchen, ein phänomenologischer Dualismus mit Rücksicht

auf das Geschehen in der unbelebten Natur einer- und der Welt der Lebewesen andererseits konstatieren. Ist dieser Dualismus nun nur ein scheinbarer oder ein prinzipieller? Kommt der lebenden Substanz in der Tat eine Autonomie, eine Eigengesetzlichkeit zu? Besteht ein Wesensunterschied im Verhalten der unbelebten und der lebenden Substanz? Existiert ein besonderer, allein in den Organismen waltender Naturfaktor (Lebensprinzip)?

Diejenigen Forscher, z. B. H. Hertz (Prinzipien der Mechanik, 1894, pag. 43), Bavink (Allgemeine Ergebnisse und Probleme der Naturw. 1914, pag. 189) und Tschermak, welche unserem Problem als Agnostiker gegenüberstehen, lassen dasselbe vorläufig völlig in der Schwebe und erwarten die Entscheidung erst von der Zukunft. Anders verhalten sich die Vitalisten und Biomechanisten. Indem sie die rein naturwissenschaftliche Betrachtungsweise überschreiten und sich der Naturphilosophie zuwenden, sind sie bestrebt, von allgemeinerer Grundlage aus wenigstens Hypothesen zu gewinnen, die es ihnen gestatten, zu der in Betracht kommenden wichtigen Frage eine bestimmte Stellung einzunehmen.

a) Nach der Auffassung der Vitalisten besteht zwischen den Vorgängen in der unbelebten Natur einer- und den Lebewesen andererseits ein prinzipieller Unterschied, eine reale Wesensverschiedenheit. Das Geschehen in den Organismen ist durch eine Autonomie oder Eigengesetzlichkeit ausgezeichnet, welche durch besondere, im Reiche des Unbelebten nicht wirkende Oberkräfte (Entelechie, Lebenskraft, force vitale, nisus formativus, Dominanten, Lebensprinzip, teleologisches Formalprinzip, élan vital) vermittelt wird. Die Tätigkeit dieser nicht energetischen Kräfte soll von entscheidender Bedeutung sowohl für die phylogenetische Entwicklung als auch für die Ontogenese, für Qualität und Potenzen der lebenden Substanz (chemische Konstitution, Struktur und Reaktionsvermögen des Protoplasmas) und damit zugleich für deren schon oben bezeichnete Grundfunktionen sein¹⁾.

Die vitalen Kräfte, welche in den Pflanzen und Tieren neben den physikalisch-chemischen Kräften zur Geltung kommen, und, die letzteren überlagernd, das Getriebe derselben leiten und in angemessene Bahnen lenken, sollen in den Organismen Erfolge erzielen; die ohne ihre Mitwirkung unmöglich wären. Die Lebensvorgänge sind nicht mechanisch, sie sind allein teleologisch zu begreifen, und der in jedem

1) Namentlich werden nach Ansicht der Vitalisten die Regenerationen, Auto-regulationen, Formgestaltungen und „Zweckmäßigkeitseinrichtungen“ der Organismen erst durch das Lebensprinzip vermittelt.

Organismus waltenden *causa finalis* dienen die physikochemischen Prozesse nur als Mittel zur Realisierung ihrer Zwecke. Nach Meinung der Vitalisten besteht zwischen dem Reich der unbelebten Natur und demjenigen der Organismen eine tiefe Kluft. Das Lebensprinzip mag als ein bereits vor dem Auftreten der Organismen potentiell vorhanden gewesener Naturfaktor gedacht werden können; in Aktion ist es auf jeden Fall erst in den Lebewesen getreten. Es ist in jedem einzelnen Individuum tätig, die innere (oder absolute) Zweckmäßigkeit desselben hervorbringend, während in der unbelebten Natur nur äußere (oder relative) Zweckmäßigkeit herrscht, d. h. eine solche, welche sie geschickt macht, die Existenz der Lebewesen überhaupt zu ermöglichen.

Man unterscheidet bekanntlich einen älteren Vitalismus und eine neuere Richtung desselben (Neovitalismus), die etwa mit Bunge (1874) einsetzt. Für die älteren Vitalisten war die reale Existenz des Lebensprinzips zumeist von vornherein einfach ein Dogma. Sie sahen das Lebensprinzip gewöhnlich als eine Tätigkeit an, die, den physikalisch-chemischen Kräften koordiniert, in den Organismen wirken sollte. Für den Neovitalismus sind im allgemeinen zwei Merkmale nebeneinander charakteristisch. Die Neovitalisten analysieren die Lebenserscheinungen in viel feinerer Weise als es ihre Vorgänger taten. Sie suchen das bestehende Problem durch genaue Beobachtung, oft auch unter Verwendung des Experimentes, induktiv zu lösen. Manche Erscheinungen im Leben der Pflanzen und Tiere mögen, so sagen sie, physiko-chemisch verständlich sein, aber es bleibt doch immer ein bedeutender Rest, der nur unter Voraussetzung vitaler Kräfte begreiflich wird. Ferner ist zu beachten, daß die Neovitalisten dem Prinzip von der Erhaltung der Energie Rechnung tragen, aber die Energien sollen dem Lebensprinzip in den Organismen subordiniert sein, indem dieses den Energiestrom lenkt und auf solche Art die Autonomie der vitalen Prozesse bedingt.

Als Vertreter des älteren Vitalismus sind namentlich zu nennen: Aristoteles, Galen, Tertullian, Paracelsus, van Helmont, G. E. Stahl, Bordeu, Reil, Treviranus, Autenrieth, Blumenbach, Schelling, Schopenhauer, Johannes Müller, Liebig; Neovitalisten sind z. B.: Bunge, Rindfleisch, Reinke, Driesch, G. Wolff, Wasmann, Erhardt, Liebmann, Koschel, Neumeister, Camillo Schneider, Pauly, E. v. Hartmann, Boutroux, Bergson, Becher, Cossmann, Kroner¹⁾.

1) Einige weniger allgemein bekannte Arbeiten aus der neovitalistischen Literatur mögen hier zitiert werden: Liebmann, *Analysis der Wirklichkeit* 1900, pag. 341 und 360; Boutroux, *Über den Begriff des Naturgesetzes*. Jena 1907,

Manche Vitalisten, z. B. Galen (Pneumalehre), Tertullian, Reil, Treviranus, erblicken das Lebensprinzip in einem besonders feinen, kraftbegabten Stoff. Nach anderen, den Psychovitalisten, walten in den Organismen deren Stoff beherrschende psychische Kräfte, welche entweder von einer als immaterielle Substanz gedachten individualisierten Seele ausgehen sollen (Änismus von G. E. Stahl), oder als Äußerungen eines der Welt immanenten unbewußten, resp. bewußten überindividuellen geistigen Faktors aufgefaßt werden. (Aristoteles, Lehre von der Entelechie; Paracelsus, Lehre vom Weltgeist oder Archäus; Schelling; Schopenhauer; E. von Hartmann; Pauly; Boutroux; Becher). Endlich sind noch Vitalisten zu nennen, die dem Lebensprinzip rein dynamischen (nicht psychischen) Charakter zuschreiben: Bordeu (force vitale), Blumenbach (nisus formativus), Autenrieth und Joh. Müller (Lebenskraft), Reinke (Dominanten), Driesch (Naturfaktor der Entelechie, welcher den Organismen namentlich die Natur harmonisch äquipotentieller Systeme mit prospektiver Potenz erteilt), Bergson (élan vital), oder die jenes Prinzip mit einer besonderen Energieform identifizieren (Dreyer).

Was die Methode anbelangt, deren sich die Vitalisten zur Begründung ihrer Anschauungen bedienen, so gingen manche rein deduktiv (dogmatisch-dialektisch) vor (Schelling), andere induktiv (Driesch, Wolff). Bergson meint, den Kern des Lebens auf intuitivem Wege oder, wie die Phänomenologen unserer Tage, z. B. Husserl, sagen würden, durch eidetische Wesenserschauung erfassen zu können, und Cossmann sowie Kroner bedienen sich der transzendental-logischen Methode (Logizismus). Sie gehen von der Gegensätzlichkeit der Begriffe: „unbelebte Natur“ und „Organismus“ aus. Aus derselben ergibt sich von vornherein für sie als logische Forderung oder Voraussetzung, als Bedingung der Möglichkeit für das Verständnis der erwähnten Differenz eine prinzipielle Verschiedenartigkeit zwischen den Vorgängen in der unbelebten Natur und den Lebewesen sowie die Annahme eines besonderen Lebensfaktors. Das Wesen dieses Faktors wird nicht festgestellt. Er ist eben selbst wieder nur ein Begriff.

b) Während die Vitalisten den auf pag. 19 hervorgehobenen Dualismus zu begründen bestrebt sind, suchen die Biomechanisten ihn

besonders pag. 73 und 74 und Kontingenz der Naturgesetze. Jena 1911, besonders pag. 73—82, beide übersetzt von Benrubi; Bergson, Einführung in die Metaphysik, Jena 1909 und Schöpferische Entwicklung. Jena 1912; Becher, Die fremddienstliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen. Leipzig 1917; Cossmann, Empirische Teleologie. Stuttgart 1899; Kroner, Zweck und Gesetz in der Biologie. Freiburg 1913.

im Gegenteil zu überwinden. Vertreter des Biomechanismus im 17. Jahrhundert waren die Jatrophysiker und Jatrochemiker; ferner sind als Biomechanisten zu nennen: Lotze (Wagner's Handwörterbuch der Physiologie 1842, Bd. I), Schleiden, A. von Humboldt, du Bois-Reymond, Bütschli, Verworn, Loeb, Roux, Pfeffer, Haeckel, Kern, Schaxel¹⁾.

Der Biomechanismus braucht nicht mit einer materialistisch gerichteten Betrachtungsseite der gesamten Natur, welche bestrebt sein muß, die Lebensprozesse auf Bewegungen des als real existierend gedachten Stoffes zurückzuführen, verkettet zu sein. Denn der Biomechanismus ist auch mit den naturphilosophischen Standpunkten der Hylokinetik, Energetik, des Dynamismus und der elektrisch-kinetischen Auffassung verträglich, und schon für den Hylokinetiker, der sich von jeder materialistischen Metaphysik fern hält, seine Auffassung vielmehr allein als eine naturphilosophische Betrachtungsweise ansieht, stellt sich dasjenige, was wir Stoff nennen, vom erkenntnistheoretischen Gesichtspunkte aus nur als ein Zeichen, Symbol oder Repräsentant für Realitäten dar, deren Wesen zunächst unbestimmt bleibt.

Die Grundüberzeugung der Biomechanisten besteht darin, daß die Natur als ein einheitliches System aufgefaßt werden muß, Kontinuität in ihr herrscht, und das Leben seinem Wesen nach nicht grundverschieden von der Daseinsweise der unbelebten Natur ist. Es sind nicht besondere Oberkräfte für das Zustandekommen der vitalen Prozesse anzunehmen, sondern in der primär durch Archigonie aus unbelebter Materie hervorgegangenen lebenden Substanz waltet in demselben Sinne wie im Reich des Unbelebten allein physiko-chemisches Geschehen. Der kritische Biomechanismus würdigt auch vollauf die Schwierigkeiten, welche sich dem physikalisch-chemischen Verständnis der Lebensphänomene entgegenstellen. Angesichts solcher Schwierigkeiten geziemt ihm Bescheidenheit in seinen Ansprüchen, aber er hält sich nichtsdestoweniger berechtigt, seinen prinzipiellen Standpunkt

1) Naturphilosophisch dachte auch Kant (Kritik der Urteilskraft, II. Teil) durchaus biomechanistisch; nur einige seiner Äußerungen erschweren das Urteil über seinen Standpunkt (vgl. auch König, Kant und die Naturw. 1907, pag. 168 und Stadler, Kant's Teleologie 1912). Ähnlich wie Kant äußert sich Sigwart, Kleine Schriften 1881, Bd. II, pag. 24. Bei Fechner und Wundt (vgl. z. B. Wundt, System der Philosophie 1897, pag. 325) sind die naturphilosophischen Erörterungen so sehr durch psychologische und metaphysische Erwägungen beeinflußt, daß sie zur Frage des Vitalismus und Biomechanismus keine ganz bestimmte Stellung gewinnen. Vitalistische Tendenzen haben aber bei den beiden zuletzt genannten Philosophen offenbar die Vorherrschaft.

nicht aufzugeben. Das „Neue“, was uns im Leben entgegentritt, ist nicht Folge besonderer Tätigkeiten in den Organismen; es hat seinen Grund vielmehr darin, daß in ihnen ganz eigenartige Relationen und höchst komplizierte Kombinationen der allgemeinen Naturfaktoren bestehen, welche die spezifische Qualität sowie Potenzen der lebenden Substanz und damit ihre auf pag. 19 erwähnten gemeinsam nebeneinander bestehenden Grundfunktionen bedingen¹⁾.

In der gesamten Natur herrscht derselbe Grundtypus der Gesetzlichkeit von physikalisch-chemischem Charakter. Die Gesetzlichkeit schwebt nicht als besonderes Prinzip über der Natur, sondern sie ist ihr immanent, d. h. stellt die allgemeingültige, notwendige und eindeutig bestimmte Form des sich in ihr vollziehenden Geschehens dar. Die Geschehnisse in den Lebewesen und die dabei zur Geltung kommenden Einzelgesetze müssen nun aber wesentliche Unterschiede von denjenigen in der unbelebten Natur darbieten, weil die wirksamen Faktorenkombinationen in den ersteren ganz andere wie in der letzteren sind. Indessen auch schon innerhalb des Reiches der unbelebten Natur lassen sich Daseinstufen mit sehr verschiedenartiger Einzelgesetzlichkeit feststellen.

Man denke nur an das Verhalten eines Gasnebels, an die Besonderheit der Vorgänge in einem glühenden, sich allmählich abkühlenden Weltkörper, an die geologischen Phänomene und an die Eigentümlichkeiten, welche die Materie im kristallisierten oder kolloidalen Zustande darbietet. Für alle diese Fälle wird die essentielle Einheit der Gesetzlichkeit bei aller Mannigfaltigkeit der Einzelgesetzlichkeit allgemein zugestanden. Angemessene Würdigung der Bedeutung der Vernunftsfunktion der Vereinheitlichung und der aus ihr erwachsenden Vernunftideen der Einheit sowie Kontinuität zwingt uns aber ebenfalls zu dem Postulat einer im letzten Grunde bestehenden Wesensidentität zwischen dem Reich der unbelebten und belebten Natur.

c) Zugunsten des zum Vitalismus in einem kontradiktorischen Gegensatz stehenden Biomechanismus ist noch folgendes zu betonen. Der Biomechanismus hat hohen heuristischen Wert. Die Geschichte der Physiologie lehrt auch, daß die Wissenschaft beim Vorherrschen biomechanistischer Denkart vielfach besonders große Fortschritte erzielte. Nicht nur dem kausalen Verständnis der Lebensvorgänge stellen

1) Die Ansicht, daß schon im Leben der Pflanzen und niederen Tiere eine individualisierte Psyche eine wichtige Rolle spielt, müssen wir ablehnen. Bei naturphilosophischer Betrachtungsweise der Frage nach dem Wesen des Lebensprozesses kann danach also das Psychische zunächst unberücksichtigt bleiben.

sich sehr bedeutende Schwierigkeiten entgegen, sondern dasselbe ist ebenso mit Rücksicht auf die unbelebte Natur der Fall. In bezug auf die letztere werden die bestehenden Schwierigkeiten von Anhängern des Vitalismus aber gar oft unterschätzt, während in Wahrheit die letzten Rätsel der Natur gerade im Reich des Unbelebten zu suchen sind. Von größter Bedeutung erscheint es, sich stets gegenwärtig zu halten, daß die primäre Entstehung lebender Substanz nicht urplötzlich erfolgte, vielmehr als das Resultat eines lange Zeit in Anspruch nehmenden synthetischen Prozesses aufgefaßt werden muß. Das Protoplasma mit seinen spezifischen Qualitäten und Potenzen (also seiner chemischen Konstitution, seiner Struktur und seinem besonderen Reaktionsvermögen) und den sich aus diesen ergebenden Grundfunktionen ist ebenso wie jedes andere Naturprodukt ganz allmählich geworden. Für die Form, in der sich das Werden oder die Entwicklung (über den Begriff derselben vgl. pag. 29) vollzog, mußten die einmal gegebenen, nicht weiter ableitbaren Qualitäten und Potenzen der Materie und die Außenfaktoren maßgebend sein. Weiter ist zu betonen, daß in der Welt der Organismen sehr häufig zahlreiche a- und dysteleologische Phänomene auftreten, die nur vom Standpunkt des Biomechanismus aus begreiflich werden. Je nach den im Organismus gegebenen Konstellationen muß Typisches oder Atypisches von ihm hervorgebracht werden¹⁾. Bei vergleichender Betrachtung der Struktur und der Reaktionseigentümlichkeiten mancher Systeme der unbelebten Natur einer- und der Organismen andererseits lassen sich, abgesehen von rein äußerlichen Analogien, gewisse Übereinstimmungen konstatieren, die auf im letzten Grunde bestehende essentielle Identität hinweisen, und daher für den Biomechanisten hohes Interesse beanspruchen. Die Prinzipien der Erhaltung und Äquivalenz der Energien gelten auch für die Welt der Organismen. Viele organische Stoffe, welche der Organismus erzeugt, können sicher auch in der unbelebten Natur entstehen, oder, wie nachgewiesen ist, vom Menschen hergestellt werden. Es ist demnach keine Absurdität, wenn die Hoffnung ausgesprochen wird, daß es der Wissenschaft einstmals gelingen möge, durch Synthese einfachste lebende Substanz aus anorganischem Material zu gewinnen. Selbstregulationen finden auch in der unbelebten Natur statt. Man denke an die regulatorischen Prozesse, denen das Sonnensystem seinen hohen Stabilitätsgrad verdankt²⁾, an

1) Vgl. die sehr wertvollen Studien von Schaxel, Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. LII, Heft 4 und Leistung der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915.

2) Vgl. C. du Prel, Entwicklungsgeschichte des Weltalls, 3. Auflage, Leipzig 1882, besonders pag. 194 und 197.

die Flamme oder intermittierende Quellen. Schon in der unbelebten Natur kommen komplizierte Systeme zustande, die in sich und der Außenwelt gegenüber den Charakter der Erhaltungsgemäßheit („Zweckmäßigkeit“) tragen, d. h. den Bedingungen, unter denen sie existieren, angepaßt sind, mit ihnen im Gleichgewicht stehen¹⁾. Übereinstimmende Züge im Verhalten der unbelebten Natur und der Zellen lassen sich ferner bei der Betrachtung der wunderbaren radioaktiven Körper, der Katalysatoren, der Kolloide, der Traube'schen Zelle auffinden²⁾.

Ein Reich mannigfaltiger Formgestaltungen treffen wir an, wenn wir die Kristalle ins Auge fassen, deren Morphotropie auch lehrt, daß die Form eine Funktion des Stoffes ist, und deren unter Umständen zur Geltung kommendes Restitutionsvermögen ebenfalls bedeutungsvoll erscheint³⁾. Viel zu weitgehende Schlüsse zieht freilich oft Leduc⁴⁾ aus seinen Studien über Formbildung in der unbelebten Natur, dagegen beanspruchen die Untersuchungen Rhumblers u. a.⁵⁾ über künstliche Gehäusebildungen hohe Beachtung. Bei diesen, ebenso aber auch bei anderen Vorgängen, nämlich bei Protoplasmaströmungen, spielen Oberflächenspannungen die größte Rolle (Bütschli und Quincke)⁶⁾. Weiter die fließenden und flüssigen Kristalle von Lehmann⁷⁾, optisch anisotrope Gebilde mit höchst merkwürdigen Eigenschaften. Auch Nachwirkungsphänomenen begegnet man nicht selten in der unbelebten

1) Vgl. Marc, Vorlesungen über die chemische Gleichgewichtslehre. Jena 1911.

2) Für das Verständnis chemischer Vorgänge in der lebenden Substanz und deren Energiewechsel erscheint die von mir und manchen anderen Physiologen vertretene Biogenhypothese wichtig (vgl. Detmer, Pflanzenphysiologisches Praktikum 1912, 4. Aufl., pag. 142). Für die Beurteilung zahlreicher Lebensprozesse ist ferner die im Anschluß an Bütschli's und Quincke's Schaum- oder Wabentheorie von Rhumbler geltend gemachte Auffassung bedeutungsvoll, nach der das Plasma im wesentlichen ein heteromorphes Kolloidsystem darstellt. Vgl. Rhumbler in Ergebnissen der Physiologie, herausgegeben von Ascher und Spiro 1914, 14. Jahrg. Dasselbst sind auch die Arbeiten von Bütschli und Quincke zitiert.

3) Vgl. Linck, Grundriß der Kristallographie, 3. Aufl. Jena 1913 und Prziham, Archiv für Entwicklungsmechanik 1906, Bd. XXII, pag. 207.

4) Vgl. Leduc, Das Leben. Halle 1912.

5) Vgl. Rhumbler, Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VII, pag. 279. Ausführliche Zusammenstellungen gibt Biedermann in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. III, pag. 442.

6) Ausführliche Zusammenstellung gibt Biedermann in Ergebnissen der Physiologie, herausgeg. von Ascher und Spiro, 8. Jahrg., pag. 26. Vgl. auch Loeb, Dynamik des Lebens, pag. 92. Leipzig 1906.

7) Vgl. Lehmann, Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XXI, pag. 596. Zusammenstellungen im Handwörterbuch der Naturw., herausgeg. von Teichmann, Bd. V, pag. 1074.

Natur (Pendelschwingungen, Phosphoreszenz, remanenter Magnetismus.) Besonders charakteristisch für die Organismen sind deren Reizvorgänge. Dieselben stellen spezielle Formen von Auslösungsprozessen dar, nämlich solche, die sich unter Vermittlung der lebenden Substanz (des Protoplasmas) vollziehen (Pfeffer). Auslösungsprozesse haben aber auch in der unbelebten Natur weite Verbreitung. Für manche Reizvorgänge, auch für solche in den Pflanzen, gilt bekanntlich das sogenannte Weber-Fechner'sche Gesetz: „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Reaktion in arithmetischer Progression.“ Es ist daher gewiß beachtenswert, daß auch in der unbelebten Natur in gewissen Fällen zwischen Ursache und Wirkung Relationen bestehen, die eine Zuordnung einer geometrischen zu einer arithmetischen Reihe gestatten¹⁾.

d) Aus den vorstehenden Erörterungen dürfte zur Genüge hervorgehen, daß wir gute Gründe zur Verteidigung des biomechanistischen Standpunktes haben. Die Zurückführung der Lebensvorgänge auf physikalisch-chemische Prozesse erscheint als eine Aufgabe, deren Lösung heute erst in ihren Anfängen steht. Wir dürfen aber hoffen, daß mit fortschreitender Entwicklung der Physiologie, Physik und Chemie, wengleich erst in ferner Zukunft, ein tieferes Verständnis des wunderbaren vitalen Geschehens gewonnen werden kann²⁾.

1) Solche Relationen bestehen z. B. zwischen Druck und Siedepunkt des absoluten Alkohols: Quecksilberdruck in Millimeter: 12½, 25, 50, 100, 200, 400, 800 (geometrische Reihe); Siedepunkt in Grad C: 0, 11½, 24, 36, 49, 63, 78 (arithmetische Reihe). Diese Angaben verdanke ich meinem Kollegen F. Auerbach.

2) Die biomechanistische Auffassung ist mit verschiedenen naturphilosophischen Betrachtungsweisen von allgemeinerem Charakter vereinbar, von denen aber, wie es scheint, die dynamistische immer mehr an Boden gewinnt. Nach ihr muß dasjenige, was wir Materie, Energie, Naturgesetzlichkeit nennen, als Entfaltungsformen der umfassenden Dynamis (*natura naturans*), die der Natur als Moment immanent ist, aufgefaßt werden, und man gelangt zu dem naturphilosophischen Standpunkt eines universellen, naturgesetzlich (d. h. physikalisch-chemisch) determinierten Dynamismus. Auch darauf muß hier noch hingewiesen werden, daß der Biomechanismus nicht, wie freilich oft angenommen wird, konsequenterweise allein mit einer naturalistischen Metaphysik verträglich ist. Er kann mit einer solchen in Verbindung treten; eine Notwendigkeit dazu liegt aber nicht vor. Er ist ebenso mit einer idealistischen Weltanschauung, nach welcher dem Geistigen in der Welt der Primat gebührt, und die zugleich überindividuelle Werte und Freiheit anerkennt, vereinbar. Man vermag sehr wohl eine metaphysische Auffassung zu begründen, nach welcher freilich alles Geschehen in der unbelebten und belebten Natur physikalisch-chemisch bedingt wird, dieser „Mechanismus“ aber nur die Form und das Mittel darstellt, in denen sich ein Werte in sich bergendes, final gerichtetes Weltprinzip von geistiger Wesenheit durch kontinuierliche schöpferische

Mit dem Gesagten ist auch Stahl's naturphilosophischer Standpunkt unserem Problem gegenüber einigermaßen zutreffend gekennzeichnet. Er lehnt gewiß in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Biologen mit Rücksicht auf die hier in Betracht kommenden Fragen einen extrem gerichteten Agnostizismus ab. Denn es besteht für ihn das naturphilosophisch durchaus berechtigte Bedürfnis, die verschiedenen Auffassungsmöglichkeiten zu vergleichen und gegeneinander abzuwägen, um auf solche Art zu einer bestimmten Ansicht zu gelangen, die, mag sie selbst nur hypothetischen Charakter tragen, doch befruchtend auf die Spezialforschung einwirken kann. Ich glaube daher, Stahl wird der folgenden Formulierung seine Zustimmung nicht versagen. Die biomechanistische Betrachtungsweise ist der vitalistischen gegenüber unbedingt vorzuziehen, weil sie der naturphilosophischen Forderung der Einheit und Kontinuität im gesamten Naturgeschehen angemessen ist, mit den Erfahrungen der Biologen nicht im Widerspruch steht, und weil sie endlich hohen heuristischen Wert besitzt. Wie schon einmal betont wurde, würdigt der kritisch gerichtete Biomechanismus die Schwierigkeiten, welche sich einem physikalisch-chemischen Verständnis der Lebensprozesse entgegenstellen, durchaus; er ist sich auch darüber vollständig im Klaren, daß das von ihm erstrebte Ziel erst ganz allmählich mit fortschreitender Entwicklung der Wissenschaft erreicht werden kann.

2. Stahl's Stellung zur Deszendenztheorie und Selektionshypothese.

Bezeichnet man die gesamte Lehre vom Auftreten der Organismen sowie von den Bedingungen ihrer Entstehung, resp. Veränderung als Biogenie, so kann man innerhalb des Rahmens dieser Disziplin zwischen Bioplastik, Biogenetik und Biostatik unterscheiden.

a) Bioplastik. Sie hat die Frage nach dem Modus des Auftretens der Organismen zu untersuchen. Sind die mannigfaltigen Formen der

Aktualität zur Überwindung des zugleich mit den Werten in diesem Absoluten liegenden Irrationalen manifestiert („Kausalität durch Freiheit“. Es besteht nur der Schein, als ob alles Geschehen durch blinden Mechanismus vermittelt würde). Der metaphysische Standpunkt eines universell teleologisch determinierten und durch psychische Aktivität (Willenstätigkeit) vermittelten Evolutionismus, welcher sich in einem umfassenden Weltbewußtsein vollzieht, und durch dasselbe bedingt wird (Psychomonismus, Panentheismus), schließt die biomechanistische Betrachtungsweise, zu der wir durch rein naturphilosophische Erwägungen gelangt sind, keineswegs aus. Man muß eben zwischen metaphysischer und naturphilosophischer Auffassungsart der Erscheinungen stets streng unterscheiden.

Lebewesen, denen wir heute noch auf unserem Planeten begegnen, von Anfang an nebeneinander vorhanden gewesen? (Koordinationslehre.) Entstanden die Organismen nacheinander? (Sukzessionslehre.) Oder gingen sie im Sinn der Deszendenztheorie auseinander hervor? (Evolutionenlehre.)

Cuvier vertrat die Koordinationslehre; sie wurde bei ihm nur etwas durch seine Katastrophentheorie eingeschränkt. Linné stand nach Fockes Ansicht, der sicher ein sehr genauer Kenner der Schriften des großen schwedischen Naturforschers ist, auf dem Standpunkt, daß ursprünglich eine Anzahl von Urtypen für Gruppen von Arten und Varietäten existiert hätten, aus denen sich die Arten und Varietäten dann fernerhin (durch Kreuzung) bildeten. Der Entwicklungsgedanke fehlt bei Linné. (Vgl. auch Almquist in Engler's Jahrbüchern f. Systematik usw., Bd. 55).

Eine wesentlich andere Stellung zu unserem Problem nehmen die Anhänger der Sukzessionslehre ein, nämlich Herder (Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit), Goethe während der ersten Periode seiner biologischen Studien, Schelling, Oken und Hegel¹⁾.

Nach ihrer Auffassung manifestierte sich die schöpferische Naturkraft im Reich der Organismen in der Hervorbringung einer Stufenfolge von zunächst relativ einfachen, weiterhin aber fortschreitend komplizierter werdenden Daseinsgestaltungen, eine Betrachtungsweise, die bei Herder und Goethe dann noch mit ihrer Theorie der Urtypen für Pflanzen und Tiere in Verbindung trat.

Endlich die Evolutionslehre. Sie ist vor allem bemüht, nachzuweisen, daß eine reale, eine genealogische (nicht nur ideelle) Verwandtschaft zwischen den Organismen besteht, daß also die höheren, mit komplizierterem Bau, ausgeprägterer Arbeitsteilung und mannigfaltigeren Funktionen ausgerüsteten Formen aus weniger differenzierten Typen hervorgingen, und somit phylogenetische Beziehungen zwischen den Lebewesen vorhanden sind. „Natura non facit saltum“²⁾.

1) Vgl. F. W. Schelling, Sämtliche Werke, herausgeg. von A. Schelling, 1. Abteil., Bd. IV und Bd. VI; Oken, Lehrbuch der Naturphilosophie. Jena 1831; Hegel, Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften. Ausgabe in der philosophischen Bibliothek, Bd. XXXIII, pag. 209.

2) Als Evolution oder Entwicklung ist naturphilosophisch ein Prozeß zu bezeichnen, der infolge der einmal gegebenen, nicht weiter ableitbaren Natur des Seienden dahin führt, daß aus einem Komplex mehr oder minder gleichartiger Elemente durch Differenzierung ein System hervorgeht, dessen einzelne Glieder zueinander in harmonischer Wechselbeziehung stehen, und das als Ganzes in seiner Relation zur Umwelt relative Stabilität besitzt (Integration nach Spencer und

Es ist bewunderungswürdig, mit welcher Klarheit schon Kant in der Kritik der Urteilskraft (besonders § 80), indem er von allgemeinen naturphilosophischen Gesichtspunkten ausging, die Bedeutung stammesgeschichtlicher Auffassung erkannte und ihre Berechtigung betonte. Als eigentlicher Begründer der Deszendenzlehre ist aber Lamarck (*Philosophie-Zoologique* 1809) anzusehen. Ihm schlossen sich in vieler Beziehung Geoffroy St. Hilaire und in seinen späteren Lebensjahren ebenso Goethe an. In ausgezeichneter Art vertrat dann Wallace (1855—1858) die Abstammungslehre. Er hob dabei auch schon das Prinzip des Kampfes ums Dasein sowie der Selektion hervor. Trotzdem blieb es erst dem genialen Charles Darwin, der ohne Frage als einer der hervorragendsten Naturforscher aller Zeiten anzusehen ist, vorbehalten, der Deszendenztheorie jene grundlegende Bedeutung zu sichern, welche sie für die gesamte Biologie gewonnen hat und behalten wird. Überhaupt ist erst durch ihn und verschiedene seiner Nachfolger, namentlich Haeckel (*Generelle Morphologie* 1866) und Spencer (*First Principles* 1862 und *Principles of Biology* 1867) der Entwicklungsgedanke für sämtliche Wissenschaften zu voller Lebenskraft gelangt und fruchtbar geworden. Darwin hatte seine Ideen schon in einem Essay von 1842 und in einem anderen von 1844, die erfreulicherweise beide jetzt publiziert sind, niedergelegt. 1859 erschien dann sein Hauptwerk über die Entstehung der Arten, in welchem er unter Verwendung eines überaus reichen Materials bestrebt gewesen ist, die Deszendenztheorie zu vertiefen und die Selektionslehre zu begründen. Die Fundamente der Abstammungslehre waren durch Darwin und seine Anhänger, besonders Fritz Müller (Abhandlung desselben: „Für Darwin“) und Haeckel, gesichert. Aber auch heute noch ist unendlich viel Detailarbeit zu leisten¹⁾.

Tendenz zur Stabilität nach Fechner). Die für ein gegebenes System möglichen Entwicklungsrichtungen können sehr verschiedenartige sein; sie liegen aber dennoch stets innerhalb bestimmter Grenzen, welche durch die innere Natur des Systems (seine chemische Konstitution, Struktur und sein Reaktionsvermögen) gezogen werden. Daneben entscheiden zugleich die Außenfaktoren sehr wesentlich darüber, welche Entwicklungsrichtung tatsächlich realisiert wird. Sie vermögen überdies unter Umständen die innere Natur des Systems zu modifizieren und damit den Anstoß dafür zu geben, daß die Evolution ganz neue Bahnen einschlägt. Verlauf und Richtung der Entwicklung sind somit stets durch das komplizierte Zusammenwirken innerer sowie äußerer Bedingungen determiniert.

1) Von den mehr oder minder extrem gerichteten Gegnern Darwin's seien hier gleich einige genannt: Moritz Wagner stellte der Selektionstheorie Darwin's, von der weiter unten die Rede sein wird, die Migrationstheorie gegenüber. Agassiz und Wigand vertraten die Ansicht, nach welcher jede Art aus besonderen Spezieskeimzellen hervorgegangen sein soll. Fleischmann (Darwin'sche

Die Systematik der Botaniker und Zoologen, weit entfernt davon, eine erstarrte Disziplin zu sein, wie manche, die der heutigen Biologie

Theorie 1903), ist reiner Empirist. Er legt nur auf genauestes Beschreiben der Tatsachen Gewicht, nicht auf weitergehende theoretische Bearbeitung des gewonnenen Materials. Wir sollen daher nicht einmal zu deszendenztheoretischen Erörterungen berechtigt sein. Das würde, meine ich, eine kümmerliche, eines jeden inneren Zusammenhanges entbehrende Wissenschaft ergeben. Auch die Einzelwissenschaften leben nicht nur von Tatsachen und Logik, sondern sie bedürfen zu ihrer Ausgestaltung ferner gewisser Vernunftprinzipien (hier kommen zumal die Ideen der Einheit und die mit ihr eng zusammenhängende Idee der Kontinuität in Betracht), welche die Verstandestätigkeit lenken und auf solche Art überhaupt erst eine angemessene Beurteilung der Erscheinungen ermöglichen. Auf die armselige, ebenso verständnislose wie anmaßende Art einzugehen, mit der Nietzsche in seinem „Jenseits von Gut und Böse“ Darwin abtut, lohnt sich nicht der Mühe. Viel tiefer als Nietzsche (ebenso als Schelling, Oken und Hegel) hat z. B. der vom ersteren gering geschätzte Spencer das Wesen der Entwicklung erfaßt. Die Grundanschauungen Spencer's lassen sich zudem ungezwungen mit der Forderung in Zusammenhang bringen, daß durch das Geistesleben Werte realisiert werden sollen. Was die Vitalisten anbelangt, so können sie ihrem prinzipiellen Standpunkt nach Darwin nicht gerecht werden. Sie reden z. B. von einem völligen Niedergang und dem „Sterbelager“ des Darwinismus. Ich halte solche Ansichten für verfehlt. Liebmann (Analysis der Wirklichkeit, 3. Aufl., 1900) trägt durch Dialektik und transzendentalphilosophische Erwägungen in Darwin's Lehre Gedanken hinein, die ihr ihrem naturwissenschaftlichen und naturphilosophischen Charakter nach völlig fremd sind, und dürfte so zu vielen Mißverständnissen Veranlassung geben. Liebmann ist Vitalist (vgl. Analysis, pag. 330 und 360). Wie es so oft der Fall, hat auch er die Grenzen zwischen naturphilosophischer und metaphysischer Betrachtungsweise nicht scharf genug gezogen. Seine Metaphysik führt zudem nur zu einem „Schattenreich“ der Begriffe oder Ideen; es fehlt ihr jede Kraft und Lebensfrische, weil die Natur der Ideen völlig unbestimmt bleibt. Es entsprechen ihnen nämlich nach Liebmann und anderen Transzendentalphilosophen unserer Tage weder transzendente Wesenheiten, noch Daseinsarten im Sinn des Naturalismus; sie repräsentieren weder Begriffe im Sinn der Psychologie, noch Fiktionen im Sinn der Philosophie des „Als-Ob“ von Vaihinger. Für die Transzendentalphilosophen sind die Begriffe oder Ideen nur die logischen Voraussetzungen oder Bedingungen der Möglichkeit für ein Reich überzeitlich geltender Weltwerte, aber eben, weil die Ideen eine rein formal logische Bedeutung haben, und nicht in einem als real existierend vorausgesetzten Weltbewußtsein verankert sind, vermögen sie keine wirkliche metaphysische Kraft zu gewinnen. Das „Bewußtsein überhaupt“, da es selbst ebenfalls nur eine Idee ist, kann in keiner Weise Ersatz für jenes reale Weltbewußtsein bieten. Ähnlich urteilt auch Joh. Volkelt. Johannsen (Kultur der Gegenwart, 4. Abteil., Bd. I), der so hoch verdiente Biologe, nimmt der Deszendenz- und Selektionstheorie gegenüber einen hyperkritischen Standpunkt ein, wie ihn Hinneigung zum Positivismus und reinen Empirismus leicht erzeugen können. Wenn O. Hertwig (Werden der Organismen 1916) Darwin als Vertreter einer absoluten Zufallslehre bezeichnet, ohne den Begriff des Zufalls angemessen zu definieren, so kann das nur zu Mißverständnissen führen. Absoluten Zufall gibt

nicht näher stehen, zu glauben scheinen, ist in unseren Tagen rüstig damit beschäftigt, die zwischen den Organismen bestehenden phylogenetischen Beziehungen aufzuklären, und diese Relationen durch die Art und Weise, in der die Gliederung des Systems durchgeführt wird, zum Ausdruck zu bringen. Auch Stahl, durchaus auf dem Boden der Deszendenztheorie stehend, vertritt die Ansicht, daß eine der wichtigsten Aufgaben der Systematik in der bezeichneten Richtung liegt. Zur Erreichung des anzustrebenden Zieles stehen recht mannigfaltige Forschungsmittel zur Verfügung, von denen man sich je nach Umständen bald des einen, bald eines anderen oder mehrerer, die miteinander zu kombinieren sind, bedienen wird. Hier kommen in Betracht: Paläontologische, systematische, embryologische (überhaupt entwicklungsgeschichtliche), pflanzen- und tiergeographische Untersuchungen, ferner Studien auf den Gebieten der vergleichenden Anatomie, Morphologie und Physiologie — namentlich dürfte eine komparative Behandlung physiologisch-chemischer Fragen ein sehr wertvolles Material liefern — serologische Forschungen, die heute auch in der Botanik eine wichtige Rolle spielen, und endlich die Resultate der neueren experimentellen Untersuchungen über Variabilität und Vererbung.

b) Biogenetik. Sie hat die Probleme zu behandeln, welche sich auf Entstehung und Transformation der Organismen beziehen. Ist die Kurations-, Panspermie- oder Archigoniehypothese zu vertreten? Welche Umstände veranlassen die Bildung neuer Arten?

Nach Lamarck sind die ersten Organismen auf unserer Erde durch Urzeugung entstanden. Die lebende Substanz hat nach seiner Meinung infolge der ihr nun einmal eigentümlichen Qualitäten und Dispositionen das Vermögen, sich in bestimmter Richtung zu verändern, und dadurch

es in der Welt überhaupt nicht. Wir nennen nur derartige Ereignisse „zufällig“, die im Treffpunkt solcher Kausalreihen liegen, deren Verbindung wir nicht vorher zu bestimmen vermochten, obgleich dieselbe an sich mit Notwendigkeit, d. h. gesetzlich, erfolgen mußte (relativer Zufall). Auch der dem Darwinismus oft gemachte Vorwurf, daß er von absoluter Richtungslosigkeit des Geschehens ausgehe, ist durchaus zurückzuweisen. Freilich lehnen die Darwinisten von ihrem biomechanistischen Standpunkte aus die Mitwirkung richtender Prinzipien im Sinn der Neovitalisten beim Evolutionsprozeß ab; sie sind auch auf Grund der Erfahrung zu der Überzeugung geführt, daß die Variationen, als Einzelgeschehnisse betrachtet, zunächst ungerichtet erscheinen, aber die Darwinisten erblicken in der Naturnotwendigkeit und ihrer eindeutigen Bestimmtheit den das gesamte Einzelgeschehen umfassenden Rahmen, so daß für die Naturprozesse von vornherein jeder chaotische Verlauf ausgeschlossen bleibt, vielmehr ein jener Notwendigkeit angemessenes Gerichtetsein des universellen Geschehens gefordert werden muß und in der Tat auch im Werden (Evolution) zum Ausdruck gelangt.

fortschreitend komplizierter gestaltete Daseinsformen hervorzubringen. Neben diesem die Evolution vermittelnden Faktor wird ferner die Artbildung durch die auf das Soma der Organismen einwirkenden äußeren Verhältnisse in ganz erheblichem Maße beeinflusst. Es erfolgt eine direkte Anpassung der Lebewesen an die Umwelt, die in Gestalt passiver Anpassung (besonders bei den Pflanzen) und aktiver Anpassung (Gebrauch infolge des Bedürfnisses, das als Reiz wirken soll, und Nichtgebrauch der Organe namentlich bei den Tieren) stattfindet. Endlich betont Lamarck nachdrücklich die Erblichkeit der auf die angegebene Weise erworbenen Eigenschaften der Organe. Die Prinzipien der Selektion und der indirekten Anpassung waren ihm noch fremd.

Eine ganze Anzahl derjenigen Biologen, die in den letzten Jahrzehnten tätig waren, haben sich den Anschauungen Lamarck's mehr oder weniger angeschlossen. Man kann sie sämtlich als Neulamarckisten bezeichnen. Es ist indessen wohl zu beachten, daß im einzelnen doch recht erhebliche Unterschiede zwischen den Standpunkten bestehen, welche diese Forscher dem Artbildungsproblem gegenüber einnehmen. Sie vertreten aber sämtlich die Ansicht, nach der die Selektion höchstens untergeordnete Bedeutung für die Phylogenese haben soll. Als hervorragende Neulamarckisten sind namentlich Spencer, Nägeli, Askenasy, Eimer, O. Hertwig, Wettstein, Warming zu bezeichnen; ebenso manche Psychovitalisten (E. v. Hartmann, Pauly).

Den Anschauungen Lamarck's und der Neulamarckisten stehen nun diejenigen Darwin's und der Neudarwinisten gegenüber, wobei freilich bemerkt werden muß, daß die Auffassungen Darwin's selbst sich noch in manchen Punkten mit jenen Lamarck's decken.

Darwin's wissenschaftliches Denken ist, wie er selbst hervorhebt, sehr wesentlich durch die Entdeckungen des großen Reformators der Geologie, Lyell, und durch gewisse Betrachtungsweisen des Nationalökonom Malthus beeinflusst worden, aber er hat keineswegs nur solchen Gedanken einen präziseren Ausdruck verliehen, die zu seiner Zeit bereits vorhanden waren, sondern als genialer Forscher wies er der Wissenschaft vor allen Dingen ganz neue Wege. Er vertiefte die Deszendenztheorie unendlich, und ist als eigentlicher Begründer der Selektionstheorie anzusehen. Die Vorsicht, mit der er bei der Ableitung allgemeinerer Schlußfolgerungen verfuhr, die unermüdliche Arbeit zur Herbeischaffung des für seine Aufgabe erforderlichen Materials, das Vermögen, die festgestellten Tatsachen von den verschiedensten Gesichtspunkten aus zu beleuchten, sind gleich bewunderungswürdig. Darwin hat nicht nur ein umfassendes naturphilo-

sophisches System durch die synthetische Kraft seines Geistes zu begründen vermocht, er hat auch, besonders auf dem Gebiet der Botanik, aber ebenso auf denjenigen der Zoologie und Geologie, Spezialarbeiten von außerordentlicher Wichtigkeit hervorgebracht. Dazu war Darwin ein Mann von unantastbarem Charakter und wundervoller Reinheit der Gesinnung (vgl. seine Autobiographie und Briefe).

Die Lehre Darwin's ist allbekannt. Es sei hier über sie nur das Folgende bemerkt. Der große Naturforscher war vollständig vertraut mit den auch heute noch für die Biologie und speziell für die Phylogenie so wichtigen Phänomenen der Korrelation im Organismus, der Konvergenz, Homologie, Metamorphose, und ebenso der Reduktionsmöglichkeiten der Organe. Höchste Bedeutung legte er dem konservativen Prinzip der Vererbung bei; daneben aber gleich große dem transformierend wirkenden der Variabilität. Darwin unterscheidet zwischen bestimmten und unbestimmten Variationen (letztere auch von ihm individuelle genannt). Die bestimmten Variationen sind nicht erblich. Sie entsprechen den Abänderungen, die wir heute Modifikationen nennen, und prägen sich nach jetziger Ausdrucksweise nur in Umgestaltung des phänotypischen Charakters der Organismen aus, ohne ihre genotypische Konstitution zu alterieren. Bei den nach Darwin erblichen unbestimmten Variationen unterscheidet er sehr wohl die „single variations“, die mit den sprungartig erfolgenden Mutationen (de Vries) übereinstimmen, und die fluktuierenden Variationen. Indem die Abänderungen, die ein Organismus (Art oder Varietät) erfahren hat, auf die Nachkommen erblich übertragen, in diesen noch verstärkt werden, und eventuelle weitere Variationen hinzutreten, muß die Differenz zwischen Stammformen und Deszendenten fortschreitend zunehmen (Akkumulationserscheinungen). Die Variationen, die sich übrigens zu bestimmter Zeit und an einem bestimmten Ort gewöhnlich nicht an sämtlichen Individuen einer Art und Varietät geltend machen, können nach sehr verschiedenen Richtungen erfolgen. Sie vermögen für den Bestand des Organismus Indifferentes, Nachteiliges oder Nützliches (Wertvolles) hervorzubringen, und wenn sie, sei es schnell oder erst nach längerer Zeit, einen gewissen bedeutenden Grad (Selektionswert) erlangt haben, dann treten der Kampf ums Dasein und die Selektion (natural selection) in Kraft. Das Endresultat aller dieser Vorgänge prägt sich im Überleben der den gegebenen Existenzbedingungen am meisten entsprechenden Individuen aus (Anpassungs- oder Adaptionserscheinung). Selektion erhält auch einmal vorhandene Formen auf der Höhe ihrer Entwicklung.

Die Grundvoraussetzung für die Entstehung der Organismenformen ist und bleibt das Vermögen der Lebewesen, erbliche Variationen zu erzeugen. Wir bezeichnen dieselben heute als Mutationen und Neukombinationen. Nur durch sie wird wirklich Neues hervor gebracht und damit Phylogenese ermöglicht. Darwin kannte, wie schon bemerkt wurde, bereits Sprungmutationen (Sports, diskontinuierliche Mutationen); vor allen Dingen legte er aber Gewicht auf seine fluktuierenden Variationen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß manche derjenigen Abänderungen, die Darwin in dieser Kategorie vereinigte, keine wahren Mutationen, sondern Modifikationen oder Oszillationen (Reinke) von rein phänotypischem Charakter gewesen sein mögen. Auf jeden Fall hatte er aber doch, indem er von individuellen Variationen sprach, der Hauptsache nach Mutationen im Auge, und zwar solche, die man mit Lotsy als Schrittmutationen (kontinuierliche Mutationen) bezeichnen kann, weil sie den Organismus zunächst nur in sehr geringfügiger, aber erblicher Weise modifizieren. Dies betont auch Plate sehr nachdrücklich. Es ist ein großer Irrtum, wenn behauptet wird, Darwin hätte gesagt, die Selektion könne Neues produzieren. Dies hat er niemals getan. Wohl aber vertritt er energisch die Ansicht, nach welcher Selektion nicht nur Minderwertiges beseitigt, sondern in ganz bestimmtem Sinn förderlich bei der Bildung neuer Formen beteiligt ist. Indem sich nämlich jene Schrittmutationen, die auch nach neueren Untersuchungen ganz gewiß existieren, geltend machen, wird die Tendenz in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter abzuändern auf die Nachkommen erblich übertragen. Haben die Variationen ein gewisses Maß erreicht, dann greift die Selektion ein. Durch sie werden die für die gegebenen Verhältnisse geeigneten Formen ausgelesen. Sie wirkt richtend auf den Entwicklungsprozeß ein, lenkt ihn in geeignete Bahnen, fördert die Ausbildung des Unfertigen und gewinnt damit eine durchaus positive Bedeutung für den Evolutionsprozeß. Nicht direkte, wohl aber indirekte Anpassung ist der Erfolg, den Selektion erreicht¹⁾.

1) Ohne Zweifel besitzt Selektion auch für den durch Archigonie vermittelten Prozeß der Entstehung lebender Substanz größte Bedeutung. Der Wirklichkeit, welche wir unter dem Bilde oder Symbol des Stoffes betrachten, sind gewisse einmal gegebene, nicht weiter ableitbare Grundqualitäten und Grunddispositionen eigentümlich, von denen strenge Naturgesetzlichkeit und durch sie bedingte Entwicklungsfähigkeit die hervorragendste Wichtigkeit beanspruchen. Innerhalb des durch solche Urphänomene bestimmten Rahmens sind für die Bildung lebender Substanz aus lebloser Materie zahlreiche Verkettungen möglich, aber infolge der Selektion werden von denselben nur diejenigen erhalten bleiben, die dauerfähigen

Übrigens hat Darwin das Problem der Artbildung sehr vielseitig erfaßt, ganz im Gegensatz zu manchen seiner Nachfolger. Darwin befand sich stets in innigstem Kontakt mit der schaffenden Natur. Er vermochte daher ihr Wirken so angemessen, wie es wenigen Biologen vergönnt gewesen ist, zu beurteilen, wußte ganz genau, daß die Natur nicht nur nach einem bestimmten Schema arbeitet, sondern mannigfaltige Mittel zur Lösung ihrer Aufgaben verwendet, und verstand es, jeden Dogmatismus fern von sich zu halten. So spielt z. B. in Darwin's Theorie die geographische Isolierung der Organismen durch deren Wanderung eine nicht zu unterschätzende Rolle. Auch die direkte Anpassung findet Beachtung, sowie Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe. Freilich müssen diese drei letzteren Faktoren in ihrer Bedeutung für die Deszendenz heute anders eingeschätzt werden, wie es Darwin tat. Das Hauptgewicht legt Darwin bei seinen Erörterungen — abgesehen von Variabilität und Vererbung — freilich immer auf die Selektion und die durch sie vermittelte indirekte Anpassung, während Lamarck und die Neulamarckisten in erster Linie die Bedeutung direkter Adaption für die Artbildung betonen.

Unter den Neudarwinisten nimmt Weismann (Vorträge über Deszendenztheorie 1913, 3. Aufl.) dem sich z. B. Spengel, Detto und Ziegler im wesentlichen angeschlossen haben, eine ganz hervorragende Stellung ein. Die wichtigsten Grundgedanken seiner Theorie sind die folgenden: Bei allen zu sexueller Vermehrung befähigten Organismen besteht eine scharfe Sonderung zwischen Keimplasma und Soma. Mit dieser Anschauung verbindet Weismann die sehr speziell von ihm durchgeführte Lehre von der Kontinuität des ersteren und den Keimbahnen, aber weiter auch die Annahme von der Nichterblichkeit der vom Soma erworbenen Eigenschaften. Die letzten biologisch in Betracht kommenden Elemente des Keimplasmas sind die Biophoren. Sie treten zur Bildung der Determinanten zusammen. Komplexe der Determinanten bilden Ide, und die Gesamtheit der Ide einer Zelle sind die Idanten. Ursprünglich nahm Weismann an, daß bei der Entwicklung jeder befruchteten Eizelle, beginnend mit der Bildung der ersten Blastomeren und sich während der ganzen Onto-
Charakter tragen, d. h. solche chemische Konstitution, Struktur und Kombination elementarer Lebensfunktionen (Assimilation, Dissimilation, Reizbarkeit, Vermehrungsfähigkeit, Selbstregulation usw.) aufweisen, daß sie den gegebenen Umständen erhaltungsgemäß angepaßt sind. Existenzfähige lebende Substanz mit ihrer gesamten spezifischen Eigenart ist das Produkt eines sehr allmählich verlaufenden Werdeprozesses (vgl. Roux, Nova Acta, Abhandlungen der Leopold. Akad. d. Naturforscher, Bd. 100, besonders pag. 77 und 88).

genese fortsetzend, eine durchaus erbungleiche Teilung der Ide zustande käme, und jede Somazelle also durch solche Zerlegung des Keimplasmas allein mit den für ihre eigene Ausgestaltung unentbehrlichen Determinanten versorgt würde. Diese „Mosaiktheorie“ hat der Freiburger Zoologe später aber, besonders mit Rücksicht auf die Erscheinungen der Regeneration durch die Lehre vom „Nebenidioplasma“ ergänzt (Bd. I, pag. 310 und 311; Bd. II, pag. 1.) Variationen der Organismen können nach Weismann lediglich durch Veränderungen des Keimplasmas (niemals des Soma) vermittelt werden, indem dasselbe durch den Einfluß verschiedener Faktoren, namentlich der Ernährungsverhältnisse, qualitative und quantitative Modifikationen erleidet (Bd. II, pag. 111, 139, 140, 242). Amphimixis, welche zu Neukombinationen im Determinantensystem führen kann, vermag zudem fördernd auf den Prozeß der Transformation einzuwirken. Höchste Bedeutung für die Phylogenese schreibt Weismann dann weiter der Selektion: „Allmacht der Naturzüchtung“ zu. Sie tritt in den Formen der Germinal- und Personalselektion hervor.

In der Richtung seines biologischen Denkens schließt sich Stahl jener von Weismann verfolgten in vieler Hinsicht an. Freilich vermag er dem Freiburger Zoologen nicht in seinen sehr weitgehenden Spekulationen über das Keimplasma zu folgen, und ebenso vermag er dessen Anschauungen über die Allmacht der Naturzüchtung nicht zu teilen, aber er ist mit Weismann fest überzeugt, von der Nichterblichkeit der vom Soma erworbenen Eigenschaften, sowie der ganz außerordentlichen Bedeutung der Selektion für die Phylogenese. Daß Veränderungen, die das Soma treffen, auf die Keimzellen übertragen werden können, mag vorstellbar sein; indessen ist eine durch das Medium des Soma vermittelte Affektion der letzteren kaum in irgendeinem Falle absolut sicher konstatiert. Dazu kommt, daß Variationen des Keimplasmas ganz offenbar nicht selten entstehen, indem die Außenfaktoren dasselbe (besonders in der sogenannten sensiblen Periode) direkt beeinflussen, was auch Weismann (Bd. II, pag. 76) für möglich hält. Ebenso ist ja Parallelinduktion nicht ausgeschlossen (Detto). Die Lehre von der Allmacht der Naturzüchtung lehnt Stahl ab, weil den Organismen sicher mancherlei Eigentümlichkeiten indifferenter Art (ohne Selektionswert) zukommen¹⁾. Dabei verteidigt er aber mit vollem

1) Auch Goebel (Organographie der Pflanzen 1913, 2. Aufl., Teil I pag. 39) und Neger (Biologie der Pflanzen, 1913) betonen mit Recht das Vorhandensein indifferenter Merkmale der Organismen, die oft den Charakter von Organisationsmerkmalen tragen, oder Eigentümlichkeiten der Lebewesen darstellen,

Recht die Ansicht sehr energisch, nach welcher nicht, wie die Lamarckisten meinen, direkte (funktionelle oder aktive und passive) Anpassung, sondern indirekte Anpassung für die Entstehung der Arten in erster Linie Bedeutung besitzt. Stahl hat selbst durch seine ökologischen Studien wesentlich zur Vertiefung unserer Vorstellung über die Selektionsprozesse beigetragen und betont oft, daß manche Einrichtungen bei Pflanzen, z. B. die Pappusbildungen der Compositenfrüchte, die Involukralblätter von *Carlina*, die Kohäsionsmechanismen usw. überhaupt nur unter Heranziehung des Prinzips der Auslese verständlich werden. Denn sie gewähren den Gewächsen erst Vorteil, wenn die in Betracht kommenden Zellen schon abgestorben sind, und können deshalb vom biomechanistischen Standpunkte aus nicht als Produkte direkter Anpassung aufgefaßt werden. Die Wirkung der Selektion erfolgt nach Stahl in der auf pag. 35 angegebenen Weise. Sie vermag darnach nicht neue Biotypen zu erzeugen (dies kann nur durch Mutation oder Neukombination geschehen), sondern ist allein imstande, mit einem bereits vorhandenen Material abgeänderter Formen zu arbeiten, indem sie die Entwicklung erhaltungsgemäß beschaffener Typen fördert und überhaupt richtenden Einfluß auf die Evolution geltend macht. Wenn ein Organismus eine vererbare Umprägung erfährt, so beruht das stets auf Veränderungen der chemischen Natur und Reaktionsfähigkeit seiner Gene. Seine genotypische Konstitution erleidet Modifikationen, und damit kann natürlich auch die Bedingung zur Veränderung des phänotypischen Charakters gegeben sein. Stahl steht, besonders im Anschluß an Johannsen und Klebs, auf dem heute durchaus zu rechtfertigenden Standpunkt, daß bei der Vererbung immer nur Gewicht auf die Übertragung genotypischer Anlagen von einem Individuum auf ein anderes gelegt werden darf. Die phänotypischen Merkmale (die sinnlich wahrnehmbaren Eigenschaften) eines Lebewesens

welche ihren Ursprung und ihre Erhaltung nur dem in denselben einmal waltenden Chemismus verdanken. Im Gegensatz zu Anpassungsmerkmalen dürften wohl als indifferente Merkmale z. B. angesehen werden: Tetra- und Pentamerie der Blütenkronen (Neger), Phosphoreszenz der Leuchtbakterien usw. Mehr als es gewöhnlich geschieht, sollte man mit Sachs und O. Hertwig (Werden der Organismen) nicht nur den Gegensatz von Keimplasma und Soma betonen, sondern daneben die embryonalen Gewebe (Verband der Blastomeren, die aus der befruchteten Eizelle entstehen, Vegetationspunkte der Pflanzen) unterscheiden. Keimzellen sowie Soma gehen aus embryonalem Gewebe hervor; zwischen letzterem und den beiden ersteren stehen Gewebe von Übergangscharakter, und das Idioplasma der Zellen des embryonalen Gewebes kann somit, da es doch gewiß durch den Einfluß äußerer Faktoren Veränderungen erfährt, die Veranlassung zur Entstehung erblicher Variationen der Organismen geben.

sind etwas Sekundäres. Sie repräsentieren nicht das Ererbte, sondern sind Folge des eigentümlichen Reaktionsvermögens der Erbfaktoren auf die vorhandenen Außenbedingungen. Wenn das Keimplasma infolge autonomer oder induzierter Reizvorgänge zu Mutationen veranlaßt worden ist, seine genotypischen Grundlagen demnach nicht mehr genau dieselben wie seither sind, dann haben damit zugleich seine Potenzen Modifikationen erfahren. Diese Potenzen liegen immer nur innerhalb bestimmter Grenzen. Aus einem gegebenen Keimplasma kann, indem äußere Umstände auf dasselbe einwirken, und damit innere Zustandsänderungen in ihm vor sich gehen, nicht Beliebiges werden, sondern es besteht nur die Möglichkeit zur Realisierung einer mehr oder minder großen Anzahl von Phänotypen (Modifikationen). Auf jeden Fall ist aber dem Keimplasma und infolgedessen auch dem Soma eine gewisse Labilität eigentümlich, wie namentlich die ausgezeichneten experimentell-morphologischen Studien von Goebel und Klebs klar dargetan haben.

Weder als Neulamarckist noch als Neudarwinist darf H. de Vries (Mutationstheorie 1901) bezeichnet werden. Er nimmt eine besondere Stellung ein, indem er bestrebt ist, die Deszendenz durch seine Mutationstheorie verständlich zu machen. Die Mutationen der Organismen erfolgen nach den verschiedensten Richtungen in kleinen Sprüngen. Durch sie werden neue elementare Arten hervorgebracht, von denen aber nur die jeweilig erhaltungsgemäß beschaffenen weiter bestehen können, da Selektion die ungeeigneten beseitigt. Sوماتionen (Modifikationen), d. h. Veränderungen, die das Soma erleidet, sind nach de Vries nicht für die Artbildung von Wichtigkeit. Seine Mutationen haben stets, ebenso wie es auch Weismann annimmt, rein blastogenen Ursprung. Die Mutationen des holländischen Botanikers entsprechen den „single variations“ Darwins. Die fluktuierenden Variationen des letzteren kommen für die Phylogenese gar nicht in Betracht, eine offenbar viel zu weitgehende Behauptung von de Vries, da manche dieser Variationen, mit denen Darwin arbeitet, ganz sicher den Charakter solcher Abänderungen tragen, die man heute Schrittmutationen nennt, die erblich sind und ohne Zweifel Bedeutung für die Artbildung gewinnen können. Ansichten, die in mancher Beziehung Ähnlichkeit mit denjenigen von de Vries haben, vertraten schon vor diesem Kölliker und Korschinsky (Flora, 1901, Ergänzungsband 89).

Endlich ist hier noch auf einige Forscher, zumal Haeckel, Lang, Maurer, Plate (vgl. Plate, Vererbungslehre 1913 und ferner Selektionsprinzip 1913 4. Aufl.) hinzuweisen, welche die Frage nach

der Entstehung des Spezies im wesentlichen genau so wie es Darwin tat, zu lösen versuchen. Dabei wird auf die Selektion das größte Gewicht gelegt, den Lamarck'schen Prinzipien der direkten (inklusive der funktionellen) Anpassung sowie der Erbllichkeit der vom Soma erworbenen Eigenschaften aber doch zugleich eine gewisse Bedeutung beigemessen¹⁾. Dagegen lehnen die genannten Zoologen die orthogenetische Betrachtungsweise Nägeli's, die Hypothese Weismann's über Germinalselektion und die Mutationstheorie von de Vries, wenigstens in ihrer extrem gerichteten Fassung, ab.

In den ersten Jahrzehnten nach dem Erscheinen der Hauptwerke Darwin's suchte man die Deszendenzlehre und Biogenetik hauptsächlich durch rein vergleichende Studien über Entwicklung und Bau der Organismen zu fördern. Diese Forschungsrichtung hat auch noch heute ihre Bedeutung nicht verloren; sie erfuhr aber erfreulicherweise im Laufe der letzten Dezennien eine sehr wesentliche Ergänzung, indem zytologische Untersuchungen in ausgedehntem Maße angestellt wurden, und vor allen Dingen die experimentelle Behandlung biogenetischer Probleme einsetzte. Es entstand die Entwicklungsmechanik (diese hier im weitesten Sinne des Wortes gemeint), eine Disziplin, die bereits heute ungemein wichtige Resultate gezeitigt hat, und sich alsbald ganz naturgemäß in besonderer Art gliedern mußte. Während viele Biologen, z. B. Roux, O. Hertwig, Driesch, Wolff, Herbst, Schaxel, sich hauptsächlich mit den Fragen nach den Ursachen der Ontogenese (Erscheinungen der Differenzierung des Embryo, der Re-

1) Dabei ist indessen zu beachten, daß bestimmt gerichtete Veränderungen, welche die Organismen durch den Einfluß der Außenfaktoren erleiden können, und die man eben direkte, resp. funktionelle Anpassungen nennt, wenn durch sie sofort harmonische Beziehungen zwischen den Lebewesen und der Umwelt hergestellt werden, nur unter der Voraussetzung möglich sind, daß der Organismus die Fähigkeit bereits besitzt, in jener bestimmten Art auf die äußeren Faktoren zu reagieren. Dazu sind aber Strukturen und Potenzen der Keimzellen erforderlich, die ihren letzten Grund doch nur in „zufällig“ aufgetretenen Variationen haben können. Danach würde es am besten sein, von direkter Anpassung im Sinne Lamarck's und der Neulamarckisten überhaupt völlig abzusehen. Die für die Entstehung neuer Arten erforderlichen Variationen der Keimzellen, ihre genotypischen Konstitutionsänderungen oder Mutationen erfolgen erfahrungsgemäß richtungslos. Es ist „Zufall“, wenn sie einmal bei vielen Individuen in recht übereinstimmender Weise ausfallen, und auf solche Art Erscheinungen resultieren, welche wir „direkte Anpassungen“ nennen. Diese und die indirekten Anpassungen stehen bei biomechanistischer (nicht teleologischer) Betrachtungsweise tatsächlich gar nicht in einem derartig prinzipiellen Gegensatz zueinander, wie oft behauptet wird.

generation und Korrelation) beschäftigten, wandten sich andere (Klebs, Goebel) mehr experimentell-morphologischen Arbeiten zu. De Vries, Standfuß, Fischer, Tower, Kammerer, Johannsen, Rosen waren bemüht, die Bedingungen des Zustandekommens der Variationen, besonders der Mutation, zu erforschen, und um die Vererbungslehre haben sich, indem sie die schon in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts von Mendel eingeschlagenen Wege weiter verfolgten, in erster Linie de Vries, Correns, Tschermak, Baur, Bateson, Plate ganz hervorragende Verdienste erworben.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, die von den genannten sowie vielen anderen Gelehrten gewonnenen und für die kritische Behandlung des Deszendenzproblems so wichtigen Erkenntnisse näher zu verfolgen. Nur darauf sei noch hingewiesen, daß uns die neueren biologischen Studien vor allem in den Stand setzen, die Formen und das Zustandekommen der Variationen, deren Stattfinden ja für die Phylogenie Grundbedingung ist, weit schärfer, als es Darwin und seinen Nachfolgern zunächst möglich war, zu bestimmen. Wir müssen heute unterscheiden zwischen: 1. Modifikationen, 2. Oszillationen, 3. Mutationen und 4. Neukombinationen infolge von Amphimixis. 1 und 2 sind nicht erblich, 3 und 4 dagegen erblich. Jene verändern nur den Phänotypus, diese die genotypische Konstitution des Organismus¹⁾. Die Mutationen sind teils autonome, teils induzierte. Was die letzteren anbelangt, so kann das Keimplasma direkte Beeinflussung erfahren, eventuell indirekt durch Vermittelung der embryonalen Gewebe oder des Soma affiziert werden (auch Parallelinduktion im Sinne Dettos ist nicht ausgeschlossen), oder endlich durch sexuelle Prozesse Umgestaltungen erleiden, die aber nicht identisch mit den Neukombinationen zu sein brauchen. Die Disziplin der Biogenetik befindet sich heute im vollen Fluß; es ist daher zu erwarten, daß unsere Anschauungen über die Phylogenie durch sie fernerhin noch nach mannigfaltigen Richtungen hin Erweiterungen und Vertiefungen erfahren werden.

c) Biostatik. In der Biologie wird vielfach von zweckmäßiger Organisation der Lebewesen gesprochen. In der Tat unterliegt es keinem Zweifel, daß die Organe der Pflanzen und Tiere sehr allgemein

1) Zusammenstellungen über beobachtete Mutationen findet man bei Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft, pag. 41; Klebs, Zeitschr. für induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. XVII, pag. 69, 73 und 150. Ferner über Mutationen der Bakterien und Pilze bei Alexandrine Haenicke, Zeitschr. f. Botanik, 8. Jahrg., pag. 226, 319, 328 und 333; die Verfasserin weist auch auf die Übergangsformen zwischen Modifikationen und Mutationen hin.

in ihrem Bau sowie ihren Funktionen Eigentümlichkeiten aufweisen, die für die Erhaltung des Individuums förderlich sind und die Existenz desselben sowie der Art unter den gegebenen Außenbedingungen überhaupt erst ermöglichen. Der Biostatik (Ökologie) fällt nun die Aufgabe zu, das Bestehen der Anpassungszustände (Ökologismen) nach Detto genannt, vgl. dessen: Theorie der direkten Anpassung 1904, pag. 30) im einzelnen genau zu konstatieren, ihre Bedeutung für den Organismus und die Bedingungen ihres Zustandekommens („Ökogenese“) zu untersuchen.

Es ist für die Biostatik von großer Wichtigkeit, die Begriffe: Zweck, Ziel, Zweckmäßigkeit, Zielstrebigkeit näher zu bestimmen. Von Zwecken und Zielen im wahren Sinne des Wortes kann man offenbar nur reden, wenn man von einem vernunftbegabten Bewußtsein ausgeht. Beide sind vorgestellte, gewollte, erstrebte oder erreichte Erfolge eines durch ein Bewußtsein vermittelten Geschehens. Der Erfolg wird Ziel genannt, wenn man nur auf die Richtung des Geschehens und den durch sie herbeigeführten Endzustand als solchen reflektiert. Dagegen bezeichnet man den Erfolg als Zweck, wenn man in erster Linie die ihn veranlassende Motivation und den durch sie bedingten Sinn- und Wesenszusammenhang des den Endzustand ermöglichenden Geschehens in Betracht zieht. Man kann also den Erfolg je nach dem Gesichtspunkt, unter den man ihn stellt, entweder als Ziel oder als Zweck bezeichnen, und demnach auch das zu seiner Erreichung erforderliche Geschehen entweder als zielstrebig oder als zweckmäßig auffassen. Jede einzelne Etappe des Geschehens, die für die Realisierung des Endzustandes in Betracht kommt, ist in beiden Fällen als Mittel anzusehen.

Wenn man den teleologischen oder finalen Charakter der Organismen als eines ihrer wesentlichen Merkmale ansieht, wie es die Vitalisten tun, so prägt sich darin ganz offenbar eine durchaus anthropomorphe Auffassung aus, denn wahre Finalität kommt nur durch vernünftige und bewußte Willenstätigkeit zustande. Da aber die meisten Organismen derselben durchaus ermangeln, so kann es nur zu allen möglichen Mißverständnissen führen, wenn man den Begriff der Zweckmäßigkeit auf sie anwendet. Indem wir von unserer biomechanistischen Grundanschauung ausgehen und dabei den naturwissenschaftlichen, resp. naturphilosophischen Standpunkt nicht verlassen, betrachten wir die Ökologismen als Ausdruck dynamischer Gleichgewichtszustände, welche den Organismen im Verhältnis zur Umwelt eigentümlich sind. Diese Zustände haben ihren Grund nicht in Finalität,

sondern Naturkausalität brachte sie hervor. Die Lebewesen bezeichnen wir nicht als zweckmäßig, sondern als erhaltungsgemäß organisierte und funktionierende Systeme, d. h. als Komplexe, die sich unter den jeweilig gegebenen Außenbedingungen überhaupt als existenzfähig erweisen. (Vgl. auch Jensen, Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung 1907.) Das Ganze eines Organismus stellt keine den Teilen übergeordnete und diese vermittels teleologisch tätiger Kräfte (Entelechieen, Dominanten) beherrschende Wesenheit dar. Auch ist das Ganze nicht einfach die Summe der Teile, sondern es entsteht dadurch, daß diese, indem sie miteinander verbunden sind, Wechselwirkungen und Korrelationen hervortreten lassen, die den inneren Zusammenhang des Systems bedingen und ihm ein einheitliches Gepräge verleihen. Viele der im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aufgetretenen Lebensstypen besaßen keinen oder nicht genügend ausgesprochenen erhaltungsgemäßen Charakter. Sie mußten daher im Kampf ums Dasein zugrunde gehen und solchen das Feld räumen, welche in ihrem Bau und ihren Funktionen den jeweilig gegebenen Außenfaktoren angemessener waren.

Lehnen wir es vom naturphilosophischen Standpunkte aus ab, in allen jenen Fällen (Pflanzen, niedere Tiere), für welche keine echten finalen Beziehungen, d. h. durch ein Bewußtsein vermittelte, nachgewiesen sind, mit dem Zweckbegriff zu operieren, so ist damit implizite gesagt, daß wir den Ausführungen von Cossmann (Elemente der empirischen Teleologie 1899) nicht zustimmen können. Die Finalität ist für ihn eine naturwissenschaftliche Kategorie, trotzdem er pag. 62 ausdrücklich vor anthropomorphischer Betrachtungsweise warnt. Es soll neben dem zweigliederigen kausalen Geschehen ein dreigliederiges finales in der Natur, nämlich in den Organismen, geben (teleologische Gesetzmäßigkeit). Beim teleologischen Geschehen ist das Medium (etwa Zusammenziehung der Pupille des Auges) nicht nur abhängig von Antecedens (starker Lichtreiz und Reaktionsvermögen des Organismus), sondern zugleich vom Sucedens (Schutz der Netzhaut). Es wird also die natürlich durchaus abzulehnende Annahme gemacht, nach welcher das Medium von einem Zustand (Sucedens) abhängig sein soll, der noch gar nicht existiert. Cossmann's Irrtum beruht offenbar darauf, daß ihm, ohne sich dessen klar bewußt zu sein, die alte Anschauung von einer geheimnisvollen Wirkung des „Ganzen“ auf die „Teile“ vorschwebte, und daß er dieselbe nicht zu überwinden vermochte.

Bei dem tatsächlich zwischen der teleologisch-vitalistischen und der biomechanistischen Auffassung bestehenden prinzipiellen Gegensatz

erscheint es, wie hier weiter zu bemerken ist, nicht angemessen, wenn ein Vertreter der letzteren trotzdem von „teleologischer Mechanik“ redet, wie Pflüger es in einer 1877 erschienenen Abhandlung getan hat. Mit Pflüger erachten es auch manche andere Biomechanisten für zulässig, die Begriffe Zweck und Zweckmäßigkeit wenigstens im metaphorischen Sinne in der Biologie zu verwenden, oder die Organismen nach Kant's Vorgänge so zu beurteilen, „als ob“ sie von einer *causa finalis* beherrscht würden. Wundt (*System der Philosophie*, 1897 2. Aufl., und E. König's Buch über Wundt 1902, pag. 93) hält es aus heuristischen Gründen für wertvoll, die Zweckbetrachtung unter Umständen als Umkehrung der kausalen Betrachtungsweise zu verwenden, wobei die Wirkung zum Zweck wird, und die Ursache als Mittel erscheint. Diese Auffassung deckt sich ungefähr mit derjenigen Siegart's (*Kleine Schriften* 1881, Bd. II, pag. 24), der die kausale Betrachtungsart als die synthetische, die teleologische, die regressiv vom Zweck zum Mittel übergeht, als analytische bezeichnet. Was im übrigen Wundt anbetrifft, so hat derselbe, wie ich meine, die Grenzen zwischen Naturphilosophie und Metaphysik leider nicht scharf genug gezogen (vgl. *System*, besonders pag. 326), wodurch die Beurteilung seiner Anschauungen sehr erschwert wird. Von unserem Standpunkte aus erscheint es geboten, den Zweckbegriff bei rein naturwissenschaftlichen und naturphilosophischen Untersuchungen völlig auszuschalten (vgl. übrigens die Anmerkung auf pag. 27). Dies darf um so mehr gefordert werden, als sich uns für jenen Begriff ein vortrefflicher Ersatz darbietet, indem wir vom erhaltungsgemäßen Charakter der Organismen, ihrer Erhaltungsgemäßheit oder Erhaltungsfähigkeit sprechen, und damit zugleich Begriffe gewinnen, denen regulative Bedeutung sowie bei ihrer Anwendung heuristischer Wert nicht abzusprechen sind.

Durch die vorstehenden Bemerkungen ist nun auch im allgemeinen die Stellung Stahl's zu den so überaus schwierigen, noch lange nicht erledigten Fragen der Artbildung, speziell auch der Biostatik, bestimmt. Er leugnet nicht, daß manche strukturelle und funktionelle Eigentümlichkeiten der Organismen indifferenten Natur sein mögen und somit nicht als Ökologismen angesehen werden können. Daneben aber bestehen tatsächlich sehr zahlreiche echte Anpassungen d. h. durch Variation, Vererbung, den Kampf ums Dasein und Selektion herausgebildete Gleichgewichtszustände der Lebewesen in ihrer Beziehung zur Umwelt. Wie viele Arbeiten Stahl's sowie seiner Schüler zeigen, besitzt er ein besonderes Talent dafür, den Ökologismen auf di

Spur zu kommen und sich zunächst durch Erwägungen allgemeiner und kombinierender Art Vorstellungen über ihre Bedeutung für den Organismus zu bilden. Auf solche Weise entstehen für Stahl Arbeitshypothesen, die den Ausgangspunkt für die weiteren Untersuchungen abgeben. Diesen fällt aber die Aufgabe zu, im Speziellen darüber Klarheit zu schaffen, ob die vermuteten Relationen zwischen Organismen und Umwelt verifiziert werden können. Das Experiment und die Beobachtung der Pflanzen unter natürlichen Lebensbedingungen bilden dabei, wie schon pag. 6 hervorgehoben wurde, das Mittel zur Lösung der in Betracht kommenden Fragen, und gerade durch eine solche kritische Behandlung ökologischer Probleme hat sich Stahl ganz besondere Verdienste um die Methode sowie den tatsächlichen Fortschritt der Biostatik erworben.

Stahl ist auch noch heute fleißig an der Arbeit. Seit längerer Zeit beschäftigen ihn Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen, sowie über Sekrete der Gewächse, deren Resultate hoffentlich recht bald publiziert werden können. Möge es dem ausgezeichneten Gelehrten vergönnt sein, noch manches Jahr als Forscher und Lehrer an der Universität Jena zu wirken.

Jena, im Dezember 1917.

Verzeichnis der auf E. Stahl's Anregung entstandenen Dissertationen.

- 1) Schorler, Bernh., Untersuchungen über die Zellkerne der stärkeführenden Zellen der Hölzer. Jena 1883.
- 2) Scheit, Max, Über die Tracheidensäume der Blattbündel der Koniferen usw. Jena 1883.
- 3) Klebahn, H., Die Rindenporen. Beitrag zur Kenntnis der Lenticellen. Jena 1884.
- 4) Mollberg, Alb., Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Jena 1884.
- 5) Ortmann, Arnold, Beiträge zur Kenntnis unterirdischer Stengelgebilde. Jena 1886.
- 6) Aderhold, Rud., Beiträge zur Kenntnis der richtenden Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jena 1888.
- 7) Adler, Arth., Untersuchungen über die Längenausdehnung der Gefäßräume, sowie Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung der Tracheiden und der Gefäße im Pflanzenreich. Jena 1892.
- 8) Dreyer, Ad., Beitrag zur Kenntnis der Funktion der Schutzscheide. St. Gallen 1892.

- 9) Stroeve, Val., Über die Verbreitung der Wurzelverkürzung. Jena 1892.
- 10) Benecke, W., Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Leipzig 1892.
- 11) Gießler, Rud., Die Lokalisation der Oxalsäure in den Pflanzen. Jena 1892.
- 12) Lüstner, Gust., Beiträge zur Biologie der Sporen. Wiesbaden 1898.
- 13) Kamerling, Zeno, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Marburg 1894.
- 14) Hunger, Wilh., Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreich. Leiden 1898.
- 15) Anheisser, Roland, Über die aruncoide Blattspreite. Ein Beitrag zur Blattbiologie. Marburg 1899.
- 16) Rostock, Rich., Über die Aufnahme und Leitung des Wassers in der Laubmoospflanze. Erfurt 1902.
- 17) Marcuse, Max, Anatomisch-biologische Beiträge zur Mycorrhizafrage. Dessau 1902.
- 18) Detto, Carl, Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. 1903.
- 19) Andreae, Eug., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Jena 1903.
- 20) Hesse, Herm., Beitrag zur Morphologie und Biologie der Wurzelhaare. Greußen 1904.
- 21) Lohmann, C. E. J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. 1903.
- 22) Kniep, H., Über die Bedeutung des Milchsafts der Pflanzen. Marburg 1905.
- 23) Müller, Arno, Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. Leipzig 1904.
- 24) Schander, Rich., Über die physiologische Wirkung der Kupfervitriolkalkbrühe. Merseburg 1904.
- 25) Kunze, Gustav, Über Säureausscheidung bei Wurzeln und Pilzhyphen und ihre Bedeutung. Leipzig 1906.
- 26) Schoene, Kurt, Beiträge zur Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Dresden 1905.
- 27) Bierberg, Walter, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stoffwechsel in den Pflanzen. Jena 1907.
- 28) Burgeff, Hans, Zur Biologie der Orchideenmycorrhiza. Jena 1909.
- 29) Liebmann, Willy, Die Schutzrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfraß. Jena 1910.
- 30) Räuber, Arnold, Die natürlichen Schutzmittel der Rinden unserer einheimischen Holzgewächse gegen Beschädigungen der im Walde lebenden Säugtiere. Jena 1910.
- 31) Schatz, Willy, Beiträge zur Biologie der Mycorrhizen. Jena 1910.
- 32) Seyd, Willy, Beiträge zur Biologie von Selaginella. Jena 1910.
- 33) Ublepp, Karl, Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in den oberirdischen Pflanzenteilen. Dresden 1909.
- 34) Peyer, Willy, Biologische Studien über Schutzstoffe. Jena 1911.
- 35) Schaefer, Rud., Heliotropismus der Wurzeln. Charlottenburg 1911.
- 36) Weyland, Herm., Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Leipzig 1912.
- 37) Schmid, Günther, Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen. Jena 1912.
- 38) Gerhardt, Karl, Beitrag zur Physiologie von Closterium. Weida 1913.

- 39) Graevenitz, Luise v., Über Wurzelbildung an Steckholz. Weida 1913.
- 40) Jacob, Friedr., Studien über Protoplasmaströmung. Weida 1913.
- 41) Riedel, Georg, Das Verhalten der Grauerle (*Alnus incana*) und Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) auf trockenen Kalkbergen. Weida 1913.
- 42) Stein, Emmy, Über Schwankungen stomatärer Öffnungsweite. Weida 1913.
- 43) Michaelis, Hans, Biologische Studien über Schutzmittel gegen Tierfraß bei Süßwasseralgen. Schönberg (Mecklenburg) 1915.
- 44) Hermann, Wilh., Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehungen zur Transpiration. Weida 1914.
- 45) Ruschmann, Gertrud, Zur Ökologie von *Pinguicula* und *Drosera*. Weida 1914.
- 46) Salomon, Hans, Über das Vorkommen und die Aufnahme einiger wichtiger Nährsalze bei den Flechten. Leipzig 1914.
- 47) Sauerbrei, Friedr., Leitbündelverbindungen im krautigen Dikotylenstengel. Jena 1914.
- 48) Swart, Nicolas, Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914.
- 49) Rabitz, Paul, Die Peridermbildung von Holzgewächsen in ihrer Beziehung zum Bau der Rinde. 1916.

Noch nicht gedruckt:

- 50) Oncken, Albin, Über eine Beziehung zwischen Milchsaft und Kalziumoxalat.
 - 51) Friedel, Walter, Über verkieselte Zellmembranen bei höheren Pflanzen.
 - 52) Rudolph, Konrad, Die Epidermis und epidermoidale Transpiration.
 - 53) Patschovsky, Norbert, Studien über Nachweis und Lokalisierung, Verbreitung und Bedeutung der Oxalsäure im Pflanzenorganismus.
 - 54) Ziegenspeck, Hermann, Über die Funktionen von Milchsäften und Schleimen von Pflanzen.
-