

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

---

**XXIV. Bd.**

**1. Mai 1904.**

**N<sup>o</sup> 9.**

---

Inhalt: Klebs, Über Probleme der Entwicklung (Schluss). — Bonnevie, Zur Kenntnis der Spermio-genese bei den Gastropöden (*Enteroceros östergreni*) (Schluss). — Scholtz, Über Regenerationsweisen. — Farmer, On Nuclear divisions in Malignant tumours. — Maas, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik).

---

## Über Probleme der Entwicklung.

Von Georg Klebs.

(Schluss.)

### II.

#### Allgemeines über den Entwicklungsgang.

Die Versuche mit *Sempervivum Funkii*, die im ersten Abschnitt beschrieben worden sind, bestätigen die aus meinen früheren Untersuchungen an Algen, Pilzen, einzelnen Phanerogamen gewonnenen Anschauungen. Die sogen. typische Entwicklung, wie sie in der freien Natur oder gewöhnlichen Kultur erfolgt, ist nicht die notwendige Folge einer mit der Konstitution der Art gegebenen Ursache oder Ursachenkombination, die bei allgemein zureichenden Lebensbedingungen eben diesen Gang von Anfang bis zu Ende bestimmt. Vielmehr nimmt die Entwicklung unter den vielen möglichen Gestaltungen denjenigen Verlauf, der durch die gegebenen Bedingungen dieser freien Natur notwendig bestimmt ist. Unter veränderten Bedingungen tritt eine entsprechende Veränderung des Entwicklungsganges ein. So lange es praktisch möglich ist, die Bedingungen für eine bestimmte Formbildung, z. B. für das vegetative Wachstum konstant zu erhalten, so lange muss die Pflanze sich in dieser Form erhalten; sie ist dabei ebenso lebensfähig und lebenskräftig, wie in einer anderen Form unter den dieser

zugehörigen Bedingungen. Man könnte einwerfen, die von mir veranlassten Gestaltungen würden in der freien Natur nicht lebensfähig sein. Das wird für manche Fälle zutreffen, bedeutet aber keinen Einwand. Denn es ist selbstverständlich, dass, wenn in der freien Natur die nötigen Bedingungen nicht in genügendem Maße verwirklicht sind, auch die entsprechenden Vorgänge unmöglich sind. Das ist ebenso begreiflich wie die Tatsache, dass Kohlensäure in fester Form auf unserer Erdoberfläche wohl kaum vorkommt.

Die typische oder gewöhnliche Entwicklung bedeutet nur einen kleinen beschränkten Ausschnitt aus der Fülle der möglichen Gestaltungen. Die organische Natur ist den in ihr schlummernden Möglichkeiten nach sehr viel reicher, als sie sich in jenen als normal oder typisch bezeichneten Erscheinungen darstellt. Wir haben bisher zu sehr unter dem Bann der ganz einseitigen Auffassung gestanden, als wäre das Normale auch das schlechthin Notwendige für die Pflanzen. Es hat sich von selbst ergeben, dass man von dem Verhalten einer Pflanze in der freien Natur in dem Kampfe mit ihrer mannigfachen Umgebung ausgegangen ist und dass man die dabei auftretenden Eigenschaften als die wesentlichen aufgefasst hat. Aber man kann nicht genug betonen, dass das Wesen einer Spezies sich darin nur zu einem kleinen Teil enthüllt. Wir müssen methodisch vorgehen den ganzen Reichtum von Gestaltungsvorgängen zu erschließen, die in der innersten Struktur jeder Art noch verborgen ruhen. Was bisher von uns in dieser Richtung geleistet worden ist, sind leise Anfänge, deren Wert weniger liegt in dem, was erreicht ist, als vielmehr in der Aussicht auf das, was zu erreichen sein wird.

Gehen wir bei den weiteren Betrachtungen von einer blühreifen Rosette von *Sempervivum Funkii* aus, so stellt sie ein Gebilde dar, das durch die vorhergehende Kultur in den Stand gesetzt ist, verschiedenartige Entwicklungsformen zu verwirklichen, die als Potenzen der spezifischen Struktur vorauszusetzen sind. Ob es berechtigt ist, den Begriff der spezifischen Struktur unter den allgemeinem Begriff der Substanz zu stellen, wie ich es getan habe (1903 S. 3) will ich hier unerörtert lassen (vergl. Driesch 1903 S. 768). Wenn man will, kann man ihn einfach als einen formalen Hilfsbegriff unseres Denkens auffassen, da wir genötigt sind, in jeder Spezies etwas Unveränderliches anzunehmen, das ihr eigentliches Wesen bestimmt. Dieses Wesen kommt aber nur zur wirklichen Erscheinung, wenn Bedingungen mitwirken, die für die Struktur selbst als äußere zu bezeichnen sind. Die Voraussetzung der unveränderlichen Struktur kann als richtig nicht bewiesen werden. Denn obwohl bestimmte Erscheinungsformen unter bestimmten konstanten Bedingungen notwendig eintreten, so folgt daraus nichts

über die Frage, in welchem Umfange Variationen unter variierenden Bedingungen möglich sind. Außerdem müssen wir eine Veränderungs-fähigkeit der Struktur bei der Entstehung neuer Arten voraussetzen. Für die vorliegenden Probleme ist es nicht nötig, auf diese Seite der Frage einzugehen.

Alle Gestaltungsvorgänge einer Pflanze werden durch die Einwirkung der inneren Bedingungen auf die spezifische Struktur herbeigeführt (Klebs 1903 S. 7). Ich verstehe darunter die qualitative und quantitative Beschaffenheit der Zellen und ihrer Bestandteile, Protoplasma, Zellkern, Zellsaft u. s. w. Diese inneren Bedingungen sind stets variabel, weil sie selbst von der Außenwelt in geringerem oder stärkerem Grade abhängen. Durch ihre Unterscheidung von der spezifischen Struktur und durch ihre Variabilität definiere ich die inneren Bedingungen wesentlich anders als es bisher in der Botanik üblich war, in der diejenigen Lebensvorgänge auf innere „erblich fixierte“ Gründe zurückgeführt werden, die nicht direkt von der Außenwelt abhängig sind. Pfeffer, der klar ausspricht, dass es eine von der Außenwelt unabhängige Tätigkeit niemals gibt, unterscheidet doch autonome und aitonome Vorgänge. Unter autonomen versteht er (1901 S. 161) solche, die auf erblich überkommenen, inhärenten Eigenschaften beruhen und durch Veränderungen in den Außenbedingungen nicht modifiziert werden, wie es bei den aitonomen Vorgängen der Fall ist. Er sagt: „sofern man die Außenbedingungen konstant zu erhalten vermag, ist es auch möglich, festzustellen, ob in obigem Sinne ein autonomer oder aitonomer Vorgang vorliegt.“ Es ist vielleicht berechtigt, zu unterscheiden, ob in diesem Sinne ein Vorgang bei der einen Spezies aitonome, bei einer anderen autonom ist, da damit irgend eine tatsächliche Verschiedenheit sich ausdrückt. Doch scheint mir der Begriff des Autonomen unzulänglich und deshalb nicht richtig zu sein, weil es tatsächlich keinen Vorgang gibt, der nicht durch die Außenwelt verändert werden könnte. Die Abhängigkeit ist nur je nach der Spezies in sehr verschiedenem Grade ausgesprochen.

Ein einfaches Beispiel wird meine Anschauung am besten erläutern. *Sagittaria sagittaeifolia*, eine gemeine Wasserpflanze, besitzt charakteristische pfeilförmige Blätter, die über die Wasseroberfläche treten und als Luftblätter ausgebildet sind. Wächst die Pflanze in tiefem, besonders fließendem Wasser, so entstehen an Stelle dieser Luftblätter grasartig schmale, bandförmige Wasserblätter. Die Entstehung dieser ist ein aitonomer Vorgang. In Übereinstimmung mit allen anderen Beobachtern hebt Goebel (1893 S. 293) hervor, dass bei der Keimung der Knollen von *Sagittaria* im Frühjahr zuerst nur bandförmige Blätter aus „inneren Gründen“ entstehen, d. h. es ist ein autonomer, erblich fixierter Vorgang. Also dieselbe Blattform der gleichen Spezies sollte demnach bald autonom, bald

ationom gebildet werden, und das wäre doch, theoretisch betrachtet, ein höchst merkwürdiges Ereignis. So lange keine widersprechenden Tatsachen vorliegen, wird man doch voraussetzen müssen, dass die inneren Vorgänge für die Bildung jedes bandförmigen Wasserblattes im wesentlichen übereinstimmen; jedenfalls kommt die Annahme eines solchen prinzipiellen Unterschiedes von Ursachen für das gleiche Gebilde einem Verzicht auf Begreiflichkeit sehr nahe. Es besteht nun aber die Möglichkeit für eine andere Auffassung, ja auch die Möglichkeit, diese zu prüfen.

Die äußeren Bedingungen, welche bei der erwachsenen Pflanze die Bandform der Blätter veranlassen, könnten in ähnlicher oder gleicher Kombination während der Entstehung der Knolle im Sommer oder Herbst wirken, so dass die in der Endknospe deutlich angelegten Blätter bereits die inneren Bedingungen enthalten, welche ihre Entfaltung in der Richtung der Bandform bestimmen. Selbst wenn die äußeren Bedingungen während der Keimung innerhalb gewisser Grenzen variieren, wird trotzdem die Bandform zur Entfaltung kommen. Von einem erblich fixierten Vorgang braucht deshalb keine Rede zu sein. Die Richtigkeit meiner Auffassung ließe sich prüfen, wenn man die Einflüsse, die während der Entstehung der Knollen wirken, untersuchte.

Noch auf einem anderen Wege ist die Frage zu prüfen. Bei der eben keimenden Knolle sind die jungen Blätter, die ihrer Anlage nach bandförmig werden, immer noch sehr wachstumsfähig und deshalb veränderlich. Man müsste nun die äußeren Bedingungen sehr variieren, vielleicht stärker variieren als bei der erwachsenen Pflanze, um gleich bei der Keimung Luftblätter zu erhalten. Meine Versuche, die ich erst infolge dieses Gedankenganges angestellt habe, lehrten mich, dass in der Tat die bandförmigen Wasserblätter bei der Keimung der Knollen auszuschließen sind.

Dieses Beispiel soll nur meine Meinung veranschaulichen, dass viele Lebensvorgänge bei Pflanzen, die als autonom oder erblich fixiert bezeichnet werden, tatsächlich nicht diese Bezeichnung verdienen, sondern doch von der Außenwelt abhängen. Die Frage selbst muss für alle Lebensvorgänge gestellt werden, mag nun die Antwort ausfallen wie sie wolle. Es ist nur eine Täuschung, wenn man glaubt, mit dem Ausdruck „erblich fixiert“ etwas Positives auszusagen. Denn wir wissen überhaupt nicht, was die unveränderlichen, wirklich erblich fixierten Eigenschaften sind, die der spezifischen Struktur einer Pflanze anhaften.

Die Untersuchung der ganzen Frage gehört sicher zu den schwierigsten Aufgaben. Aber das hindert nicht, nachzusehen, in welcher Weise versucht werden kann, die richtigen Angriffspunkte zu finden, und dazu muss die Frage noch eingehender behandelt werden.

Bei vielen komplizierten Gestaltungsvorgängen einer Pflanze können die inneren, für sie maßgebenden Bedingungen zum großen Teil von der vorhergehenden Generation mitgegeben sein; sie wirken auch dann, selbst wenn die Bedingungen der Außenwelt innerhalb gewisser Grenzen ihnen entgegenstehen.

Diese relative Beständigkeit der inneren Bedingungen wird um so stärker ausgebildet sein, je länger die Außenwelt in zahllosen Generationen an den gleichen Standorten in wesentlich gleicher und den inneren Vorgängen entsprechender Weise eingewirkt hat. Dann wird auch ein plötzlicher Wechsel der äußeren Bedingungen in vielen Fällen die Vorgänge wenig umgestalten; sie erscheinen dann, als wären sie von der Außenwelt unabhängig. Die einzelnen Organe der Pflanze zeigen verschiedene Grade dieser Beständigkeit, z. B. die Blüten höhere als die Blätter. Vor allem treten dabei große Verschiedenheiten bei den einzelnen Pflanzenspezies hervor. Solche Nachwirkungen früherer Einflüsse der Außenwelt sind schon lange in der Pflanzenphysiologie bekannt; besonders den Arbeiten von Pfeffer und Baranetzky verdankt man höchst wichtige Aufschlüsse. Ich verweise auf die vortreffliche Darstellung Pfeffer's über periodisch verlaufende Lebensprozesse in seinem Handbuch und möchte hier nur im Anschluss an die Arbeit von Baranetzky (1879), den Einfluss der Außenwelt auf die tägliche Periode des Wachstums kurz berühren.

Bei Konstanz aller übrigen Bedingungen wachsen viele Pflanzen schwächer am Tage als in der Nacht; es erfolgt ein sehr regelmäßiges Fallen der Zuwachsbewegung bis zu einem Minimum am Abend, dann ein Steigen in der Nacht bis zu einem Maximum am frühen Morgen. Niemand zweifelt wohl daran, dass eben der Wechsel von Licht und Dunkelheit diese Periode ursprünglich veranlasst hat. Wenn Pflanzen diesem Wechsel entzogen werden, indem man sie bei konstanter Dunkelheit weiter kultiviert, so tritt eine Nachwirkung in der Fortdauer der Periode hervor. Dabei zeigen sich nach Baranetzky auffallende spezifische Verschiedenheiten. Pflanzen, wie *Gesnera tubiflora*, lassen schon nach wenigen Tagen die Periode vermissen; sie reagieren demnach sofort auf die Änderung der Außenwelt. Grüne Sprosse von *Helianthus tuberosus* bewahren die Periode dagegen bis zu einer Zeit von 14 Tagen, während andererseits im Dunkeln erwachsene Sprosse dieser Art überhaupt keine Periode aufweisen. Hier erkennt man deutlich, wie die vorhergehenden Kulturbedingungen für das verschiedene Verhalten entscheidend sind. Am merkwürdigsten verhielten sich nach Baranetzky im Dunkeln erwachsene Sprosse der Rübe von *Brassica rapa*, die die tägliche Periode noch schärfer und regelmäßiger zeigten als selbst grüne Sprosse. Für diesen Fall nimmt Baranetzky (1879 S. 18) eine bis zu einem gewissen

Grad erblich gewordene Gewohnheit an; Pfeffer (1901 S. 256) spricht von einer autonomen Periodizität. So wenig verständlich der Vorgang auch sei, so scheint mir doch kein Grund vorzuliegen, ihn ganz anders als die Fälle von *Gesnera*, *Helianthus* aufzufassen. Schon die von Baranetzky festgestellte Tatsache, dass andere etiolierte Sprosse der gleichen Pflanze die Periode nur sehr undeutlich oder auch gar nicht zeigten, beweist zur Genüge, dass es sich nicht um eine erblich fixierte Eigenschaft der Spezies handeln kann.

Es wird nun die Aufgabe sein für die Gestaltungsvorgänge, die von der Außenwelt unabhängig zu sein scheinen, ähnlich wie für die periodischen Erscheinungen den Nachweis zu führen, dass sie tatsächlich abhängig sind. Man muss nachweisen: die vorhergehende Einwirkung bestimmter äußerer Bedingungen veranlasst eine solche innere Beschaffenheit der Pflanze, dass sie einen Gestaltungsvorgang auch dann bis zu einem gewissen, in Einzelfällen verschiedenen Grade, ausführt, wenn die Außenwelt während des Vorganges selbst diesem entgegenwirkt. Diese Aufgabe lässt sich experimentell behandeln, wie meine Erfahrungen schon jetzt deutlich beweisen.

Nehme ich z. B. ein Stück der seit drei Jahren stets in Form von plagiotropen Ausläufern kultivierten *Glechoma*-Pflanze (Klebs 1903 S. 35) und bringe es Anfang März in solche Bedingungen, unter denen die Ausläufer einer im Freien lebenden Pflanze orthotrope Blütentriebe erzeugen, so bleiben die Ausläufer im ersten Falle trotz aller günstigen Blütenbedingungen unverändert und wachsen ungestört fort. Dabei sind diese Ausläufer so kräftig ernährt wie die des Freilandes. Beide müssen sich in ihrer inneren Beschaffenheit unterscheiden, so dass beide unter gleichen äußeren Bedingungen so verschieden reagieren. Dieser Unterschied beruht aber darauf, dass beide in der vorhergehenden Periode ihres Lebens verschiedenen Einflüssen der Außenwelt ausgesetzt waren. Das geht mit Sicherheit aus den weiteren Versuchen hervor. Ich setzte Teile der Ausläuferpflanze im August in einen kleinen Topf und stellte ihn hell und relativ trocken; am Anfang des Winters verwarhte man die Pflanzen an einem kühlen Ort. Im März der Frühjahrs-sonne ausgesetzt, entwickelten die Stöcke allmählich die orthotropen, später blühenden Triebe. Wenn ich andererseits eine Freilandpflanze im August oder auch später in einem reich gedüngten Boden warm, feucht und hell kultiviere und diese Kultur auch während des Winters entsprechend halte, ist sie nicht im stande, im Frühjahr orthotrope blühende Triebe zu bilden, selbst wenn zu der Zeit alle Bedingungen dafür günstig sind.

Ein im Prinzip gleiches Verhalten weisen die *Sempervivum*-

Arten, z. B. *Funkii* auf. Die im vorhergehenden Sommer oder während der Winterruhe blühreif gewordene Rosette treibt von Mai bis Juni ihre Infloreszenz. Sie tut es auch unter äußeren Bedingungen, die dem Blühen nach allen Erfahrungen direkt entgegenwirken, wie z. B. ganz feuchte Luft oder starke Düngung mit Nährsalzen. Nach der herrschenden Auffassung würde man die Infloreszenzbildung als einen autonomen, erblich fixierten Vorgang bezeichnen. Das ist aber für *Sempervivum* sicher unrichtig, für viele ähnliche Fälle sehr unwahrscheinlich. Denn der blühreife Zustand ist die notwendige Folge der im vorhergehenden Sommer wirkenden Einflüsse der Außenwelt. Es genügt, andere Einflüsse auf die Pflanze einwirken zu lassen, um sie in einen anderen inneren Zustand zu versetzen, in dem sie im nächsten Frühsommer nicht blüht, trotzdem die herrschenden äußeren Bedingungen für das Blühen sehr geeignet sind.

Bei der Besprechung der *Sagittaria* machte ich auf eine andere Methode der Untersuchung aufmerksam, durch die die Annahme einer Autonomie von Entwicklungsvorgängen widerlegt werden kann. Geht man von einer Pflanze von bestimmter innerer Beschaffenheit aus, durch die ihre Entwicklungsrichtung „determiniert“ ist, so muss man versuchen, diese Determination aufzuheben und eine andere Entwicklung zu veranlassen, deren die betreffende Spezies fähig ist. Ich habe vorhin bemerkt, dass eine blühreife Rosette sehr wohl ihre Entfaltung durchführt, auch wenn die äußeren Bedingungen dagegen wirken. Aber es kommt sehr wesentlich auf den Wirkungsgrad und das Verhältnis der zusammenwirkenden Bedingungen an. Es gibt eine Grenze, über die hinaus eine Änderung der Entwicklung erfolgen muss, ohne dass die Erhaltung des Lebens irgendwie gefährdet ist. Das ist es, was erstrebt werden muss und sicher jetzt in Einzelfällen erreicht werden kann; in welchem Umfange die Veränderung der Entwicklung bewirkt wird, kann nicht theoretisch, sondern nur praktisch gefunden werden. Der Zeitpunkt und der Grad der Umwandlung wechseln bei der gleichen Entwicklungsform einer Art je nach dem Grade der vorhergehenden Determination und vor allem je nach den spezifischen Eigenschaften der verschiedenen Arten.

Der Einfluss des Determinationsgrades geht aus den Versuchen mit *Sempervivum Funkii* sehr einleuchtend hervor. Blühreife Rosetten, die von Anfang März sehr günstigen Wachstumsbedingungen ausgesetzt werden, gehen wieder zum vegetativen Wachstum über, ohne irgend eine Andeutung der ihnen eigentlich bestimmten Entwicklung. Lässt man im Frühling andere Faktoren, wie Dunkelheit und hohe Temperatur einwirken, so kann die Rosette zunächst ihrer Bestimmung folgen und die Infloreszenzachse bilden. Aber diese muss unter dem späteren Einfluss von Licht und Feuchtigkeit,

anstatt Blüten zu bilden, vegetativ werden. In einem späteren Stadium (im April) kann eine Infloreszenz trotz ihr entgegenwirkender, sehr günstiger Wachstumsbedingungen noch zur Blütenbildung gelangen; schließlich muss sie dem äußeren Zwange gehorchen und zu der diesen Bedingungen entsprechenden Rosettenbildung übergehen.

Jede Untersuchung, die dahin strebt, durch direkte Einflüsse der Außenwelt schon in Gang gesetzte Entwicklungsprozesse unzuändern, stößt auf die Tatsache, dass die einzelnen Pflanzenarten sich sehr verschieden verhalten. Wer versuchen würde, bei einer beliebigen Pflanze das zu erreichen, was z. B. bei *Sempervivum* möglich ist, könnte sehr enttäuschende Erfahrungen machen. Bei manchen Pflanzenarten sind mir bisher solche Versuche misslungen. Nun würde sich mancher zufrieden geben, zu sagen: bei dieser und jener Art ist die Entwicklung ein autonomer, „erblich fixierter“ Vorgang. Aber das wäre entweder ein Ausdruck der Resignation oder eine unbewiesene und sehr unwahrscheinliche Behauptung. Solche negativen Resultate können für die Autonomie niemals beweiskräftig sein. Es liegt doch näher, anzunehmen, dass die spezifische Struktur je nach den Arten ein verschiedenes Verhältnis zu den äußeren Bedingungen besitzt. Wie bei gleichen Bedingungen die einen chemischen Körper fest, die anderen flüssig oder gasförmig sind, wie der Aggregatzustand der einen Körper innerhalb sehr weiter Grenzen durch Schwankungen des Druckes, der Temperatur nicht geändert wird (schwere Metalle, gewisse Gase), während er bei anderen Körpern nur innerhalb sehr viel engerer Grenzen beständig ist, so könnte man sich vorstellen, dass die Gestaltungsvorgänge der einen Spezies bei sehr großen Schwankungen der Außenwelt noch verlaufen, die der anderen nur innerhalb enger Grenzen, bei deren Überschreitung ein anderer Prozess eintritt.

Als ein Beispiel des verschiedenen Verhaltens will ich die Arten der Gattung *Veronica* anführen. Ich konnte bisher die Metamorphose der Infloreszenz in einen beblätterten Spross bei *V. chamaedrys* ohne Schwierigkeit herbeiführen, ähnlich bei *V. beccabunga*, schwieriger bei *V. officinalis*, *anagallis*, sehr schwierig bei *V. teucrium*, gar nicht bei *V. longifolia*. Seit drei Jahren versuche ich es bei der letzten Art unter den mannigfachsten Veränderungen immer ohne Erfolg; die Pflanze bildet ihre Infloreszenz bei sehr großen Schwankungen der Außenbedingungen und stirbt schließlich ab ohne irgend welche Metamorphose. Was hätte es nun für einen Sinn, was für eine Berechtigung, zu behaupten, dass der Vorgang bei *V. longifolia* unmöglich sei, weil die Bildung der Infloreszenz ein unveränderlicher, erblich fixierter Charakter der Spezies sei? Das ist doch höchst unwahrscheinlich, weil nicht bloß nahverwandte Arten die Metamorphose zeigen, sondern diese über-

haupt bei allen Infloreszenzen als möglich vorausgesetzt werden muss. Um Erfolg in diesem besonderen Falle zu haben, wird es darauf ankommen, ganz eigenartige Kombinationen äußerer Bedingungen anzuwenden und damit mannigfache Einwirkungen der Außenwelt auf die vorhergehenden Generationen zu verbinden. Wenn es bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft nun unmöglich ist, in diesem oder jenem Falle mit Hilfe solcher Methoden zu einem gewissen Ziele zu gelangen, so beeinträchtigt dieses negative Ergebnis nicht im mindesten die prinzipielle Richtigkeit der ganzen Forschungsmethode.

Diese bis jetzt erörterten Betrachtungen führen mich zu jenem Punkt, von dem ich das Problem des ganzen Entwicklungsganges einer Pflanze kurz behandeln möchte.

Die Entwicklung einer Pflanze vom Samen bis wieder zur Samenbildung geht in sehr großer Regelmäßigkeit vor sich und vollzieht sich auch bei relativ großen Schwankungen der allgemeinen Lebensbedingungen. Die tausendfältigen Erfahrungen an den Pflanzen in der freien Natur wie in der Kultur lassen es höchst begreiflich erscheinen, dass diese Regelmäßigkeit als der Ausdruck einer inneren Gesetzmäßigkeit aufgefasst worden ist und auch heute noch so aufgefasst wird. Selbst der oft so scharf ausgesprochene Unterschied zwischen einer mehr mechanistischen oder mehr vitalistischen Auffassung verwischt sich, wenn die Frage nach den Ursachen des Entwicklungsganges behandelt wird.

Hören wir zuerst einen älteren Gelehrten von hervorragender Bedeutung, wie es A. L. Braun war. In seinem berühmten Werk über die Verjüngungserscheinungen (1849) sagt er am Schluss (S. 347): „Man wird zunächst im allgemeinen zugestehen müssen, dass die geordnete Folge der Verjüngungserscheinungen, wie sie uns in jeder natürlichen Entwicklungsgeschichte vor Augen tritt, sich nicht durch die Wirkung äußerer Naturkräfte erklären lässt, sondern auf einen inneren Grund hinweist. Jeder Entwicklungsprozess zeigt in seinem Verlaufe eine Planmäßigkeit, die nur in einer inneren Lebensbestimmung ihren Grund haben kann; er zeigt uns zugleich allen äußeren Einflüssen gegenüber eine Selbständigkeit, welche die innere Kraftbegabung des Lebens beweist.“

Von einem modern-vitalistischen Standpunkt aus äußert sich Reinke (1901 S. 365) in seiner theoretischen Biologie folgendermaßen: „Unter allen Umständen lenkt ein einheitliches Prinzip den Aufbau des Apfelbaumes wie des Hühnchens aus dem Ei, ein Prinzip, das mit maschinenmäßiger Sicherheit wirkt. Dies zielstrebig und zweckmäßig wirkende Prinzip habe ich die General- oder Integral-Gestaltungsdominante genannt.“ Auf einem kausal-mechanistischen Boden stehend, kommt Pfeffer in seinem bekannten Handbuch an verschiedenen Stellen auf den Grundgedanken zurück,

„dass der bestimmte Entwicklungsgang durch die erblich überkommene Organisation bedingt ist und reguliert wird“ (1901 S. 159). An einer anderen Stelle (1901 S. 222) sagt er, dass „die spezifische Ontogenese des einzelligen und des vielzelligen Organismus durch eine selbstregulatorische Lenkung und Verschiebung der inneren Ursachen bedingt ist.“

Diese Anschauungen, denen sich ähnlich lautende, von anderen Forschern ausgesprochene Gedanken anschließen, haben die Annahme gemeinsam, dass in der befruchteten Eizelle neben ihrer chemisch-physikalischen Beschaffenheit noch etwas Besonderes, Unbekanntes existiert, durch das eben der „bestimmte“ oder „typische“ Entwicklungsgang verursacht wird. Die Außenbedingungen müssen mitwirken, weil sie teils direkt die nötige Energie liefern, teils indirekt als auslösende Reize mannigfache Bedeutung haben — jedoch bestimmen sie weder den Entwicklungsgang, noch vermögen sie ihn wesentlich zu modifizieren. Der unbekanntete Entwicklungsfaktor wird nun bezeichnet als: innere Lebensbestimmung, Bildungstrieb, erblich überkommene Organisation, Selbstregulation, autonome Ursachen, innere Gründe u. s. f. Größere Unterschiede in den Auffassungen ergeben sich, je nachdem der teleologischen Betrachtungsweise größere oder geringere Bedeutung beigelegt wird — ein Streitpunkt, auf den ich hier nicht weiter eingehe.

Wenn ich solchen Auffassungen gegenüber einen anderen Standpunkt vertrete, so möchte ich, um Missverständnissen vorzubeugen, vor allem betonen, dass ich keine „Erklärung“ der Entwicklung geben will. Da die spezifische Struktur sowie die inneren Bedingungen auch des einfachsten Organismus heute noch so unbekannt sind, ist eine sichere Zurückführung ihrer Entwicklung auf eine bestimmte Kette kausal-verknüpfter Vorgänge nicht möglich. Andererseits kann ich vom Standpunkt des Naturforschers aus auch darin keine Erklärung sehen, wenn man aus der Not eine Tugend macht und das Unbekannte auf ein nicht zu Erkennendes zurückführt. Mir kommt es überhaupt nur darauf an, das Problem der Entwicklung so zu formulieren, dass es mit unseren physiologischen Methoden angreifbar wird. Ich gehe von folgender Voraussetzung aus: In der spezifischen Struktur der Pflanzen, in der alle sichtbaren Eigenschaften der Potenz nach vorhanden sind, liegt nichts, was einen bestimmten Entwicklungsgang notwendig verursacht. In letzter Linie entscheidet die Außenwelt darüber, welche von den verschiedenen möglichen Entwicklungsformen verwirklicht wird.

Dieser Satz ist das Resultat theoretischer Betrachtungen auf Grund sicher festgestellter einzelner Erfahrungen. Er mag eingeschränkt, erweitert, oder in verschiedener Weise umgändert werden,

wie es das Schicksal der meisten solcher Vorstellungen ist. Wer die Geschichte der biologischen Wissenschaften nur einigermaßen kennt, sollte nicht der Selbsttäuschung und dem eiteln Wahn verfallen, seine Überzeugungen als ewige Wahrheiten zu verkünden. Aber in der Annahme glaube ich nicht fehlzugreifen, dass der Satz einen gewissen Fortschritt gegenüber den herrschenden Meinungen darstellt, weil er auf gangbare Wege hinweist, auf denen bleibende Erkenntnisse gewonnen werden können. In dieser Beziehung wird sich, wie ich hoffe, der Satz als berechtigt und zu weiteren Untersuchungen anregend erweisen.

Vor 14 Jahren habe ich in dieser Zeitschrift (Bd. IX) meine erste Arbeit über den Entwicklungsgang veröffentlicht; ich ging aus von der Untersuchung des Generationswechsels vom Wassernetz (Hydrodictyon). Ich sagte S. 615:

„Das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchung besteht darin, dass das Wassernetz keinen bestimmten, auf inneren Gründen beruhenden Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen zeigt, dass überhaupt keine besonderen Generationen, sei es der einen oder der anderen Fortpflanzungsform existieren; vielmehr besitzt jede Zelle des Netzes die Anlagen für beide Formen, und über das jedesmalige Eintreten derselben entscheiden die äußeren Bedingungen. Man kann in gewisser Weise die Zellen mit jenen enantiotropen Substanzen wie Schwefel, Salpeter etc. vergleichen, welche in zweierlei Formen vorkommen und welche die eine oder die andere annehmen je nach den äußeren Bedingungen. Mit diesem Vergleich soll nur so viel gesagt werden, dass in beiden Fällen die Fähigkeit, in verschiedenen Formen aufzutreten, in der spezifischen unerklärlichen Natur, sei es der Zelle oder der Substanz des Schwefels etc. begründet ist, dass aber die Entscheidung darüber, welche Form angenommen wird, von der Außenwelt abhängt.“

Seit der Zeit ist der Entwicklungsgang verschiedener Algen und Pilze teils von mir, teils von anderen Forschern, wie Raciborski, Bachmann, Werner, Senn, Potts u. a. untersucht worden und die Richtigkeit des Grundgedankens hat sich überall dort bestätigt, wo es möglich war, die Ernährungs- und Wachstumsbedingungen des Organismus einigermaßen kennen zu lernen und praktisch zu beherrschen. Es gibt in dem als Ausgangspunkt dienenden Teil, sei es Spore, sei es ein beliebiges Thallusstück, kein einheitliches Prinzip, keinen autonomen Entwicklungsfaktor, durch den eine bestimmte Form der Entwicklung verursacht wird. Es gibt in jedem dieser Organismen die Potenz für verschiedene Formen der Entwicklung; von der Außenwelt allein hängt es ab, welche von diesen Formen und in welcher Reihenfolge sie verwirklicht wird.

Aber ist es denn möglich, dass diese Anschauungen auch Geltung für die Blütenpflanzen haben, deren Entwicklung so innerlich fest bestimmt erscheint? Lange Zeit schienen mir unübersteigliche Hindernisse jedem Versuche entgegenzustehen, die Anschauungen zu verallgemeinern; ich habe den Versuch auch nicht eher gewagt, als bis ich theoretisch die Möglichkeit begriff und meine Ansicht experimentell stützen konnte. Die leitenden Gedanken sind in den vorhergehenden Betrachtungen enthalten, durch die die Möglichkeit und die Tatsache einer Abhängigkeit der anscheinend „erblich fixierten“ Vorgänge von der Außenwelt dargelegt worden ist. Auch der gesamte Entwicklungsgang einer Blütenpflanze braucht nicht, wie bisher allgemein angenommen, eine erblich fixierte Kette von Vorgängen zu sein.

Gehe ich von einem reifen Samen aus, so enthält der Embryo von der Mutterpflanze her außer der gleichen spezifischen Struktur eine Menge innerer Bedingungen, die unter dem ständigen Einfluss der allgemeinen Naturkräfte die Entwicklung herbeiführen. Durch diese innere Beschaffenheit ist die Entwicklung schon in eine bestimmte Richtung gelenkt. Da der Keimling außerdem unter wesentlich gleichen Bedingungen heranwächst wie die Mutterpflanze, so kann gar nichts anderes erwartet werden, als dass er, abgesehen von Variationen in Größe und Gestalt, genau die gleiche bestimmte Entwicklung einschlagen muss. Nach meiner Meinung ist die „spezifische Ontogenese“ das Resultat der Einwirkungen der Außenwelt auf die gegebene spezifische Struktur, sowohl der vorhergehenden Generationen als auch der letzten, die gerade beobachtet wird. Damit eröffnet sich die Möglichkeit des Nachweises, dass die spezifische Ontogenese nicht notwendig ist, dass die Pflanze ihrer Struktur nach auch andere Wege einschlagen kann oder muss, sobald es gelingt, die innere Beschaffenheit des Embryo durch bestimmte Einwirkungen der Außenwelt auf die vorhergehenden Generationen umzuändern. Dann aber kommt eine zweite Möglichkeit hinzu, die Entwicklung noch während ihres Ganges zu ändern, wenn die äußeren Bedingungen in besonderen Kombinationen, die an den gewöhnlichen Standorten fehlen, einwirken.

Wegen des Zusammenwirkens zweier Geschlechter, ferner wegen der Ausbildung des Embryo tief im Innern der Mutterpflanze, bieten sich Schwierigkeiten praktischer Art für die Versuche dar. Zunächst habe ich es daher vorgezogen, von Pflanzen auszugehen, die sich vegetativ vermehren lassen. Denn bei ihnen vermag man die innere Beschaffenheit solcher Teile, wie Ausläufer, Rosetten u. dergl. durch Beeinflussung der sie erzeugenden Mutterpflanze nach Belieben innerhalb der durch die Struktur gesetzten Grenzen zu verändern. Selbst wenn solche Teile bereits eine bestimmt gerichtete Determination, sei es zufällig, sei es direkt be-

absichtigt, erfahren haben, lässt diese sich beseitigen und durch eine andere, mit Hilfe der Außenwelt, ersetzen. Im Prinzip verhält sich demgemäß ein Ausläufer von *Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans* (Klebs 1903 S. 50), eine Rosette von *Sempervivum Funkii* gleich einem Mycelstück von *Saprolegnia* oder einem Fadenstück von *Vaucheria*. Für alle diese verschiedenen Pflanzen gilt der Satz, dass jeder Entwicklungsgang, den sie draußen in der freien Natur wie in der Kultur einschlagen, durch die gegebenen Außenbedingungen wesentlich bestimmt ist. Dieser Satz wird durch Beobachtungen zahlreicher Botaniker an einzelnen Entwicklungsvorgängen, wie z. B. der Blattbildung bei amphibisch lebenden Pflanzen u. s. w. gestützt. Besonders wichtig für die vorliegenden Fragen ist der von Goebel (1898 S. 123 u. s. w.) geführte Nachweis, „dass die morphologisch oft ausgezeichnete Jugendform vieler Pflanzen anderen äußeren Verhältnissen angepasst ist als die Folgeform“. Es gelang Goebel, bei *Funaria*, *Eichhornia*, *Acacia*, an der älteren Form experimentell die Jugendform wieder hervorzurufen, demnach die Entwicklung umzukehren.

Diese Darlegungen können auch dazu dienen, meinen Standpunkt gegenüber den Auffassungen von Driesch klarzustellen, der in dieser Zeitschrift vor kurzem meine Arbeit über willkürliche Entwicklungsänderungen kritisch besprochen hat. In meiner Arbeit habe ich mich bereits mit den Anschauungen von Driesch auseinandergesetzt, weil ich der Meinung war, dass der aus bestimmten Einzelfällen abstrahierte Begriff der Lebensautonomie doch schließlich eine allgemeine Geltung beansprucht. So anerkennenswert und wichtig die kritischen Ausführungen von Driesch über die heute herrschenden Entwicklungstheorien sind, und so sehr seine Begriffe durch Klarheit und Schärfe ausgezeichnet sind, so bleibt doch seine Grundanschauung bezüglich der Entwicklung den vielfach in der Botanik geltenden Ansichten verwandt. Denn auch Driesch nimmt einen konstanten, nicht weiter analysierbaren Faktor an, der unter zureichenden äußeren Bedingungen den bestimmten spezifischen Entwicklungsgang lenkt und bis zu dem als Ziel beurteilten Ende führt. Die Besonderheit der Ausführungen von Driesch (1899, 1901, 1902) liegt in dem Versuch, diesen autonomen Entwicklungsfaktor, die Entelechie, für die von ihm untersuchten Fälle streng beweisen zu wollen. Meine vorhergehenden Betrachtungen werden die früher ausgesprochenen stützen und dazu beitragen, die Annahme eines solchen Faktors unwahrscheinlich zu machen.

In seinen neuesten Bemerkungen macht Driesch (1903 S. 766) meinen Versuchen gegenüber einen wichtigen Einwand. Er meint, dass meine Versuche deshalb mit seinen Entelechiebeweisen nichts zu tun hätten, weil sie an „offenen Formen“ angestellt seien. Unter

solchen versteht Driesch (1894 S. 106; Neue Antworten 1902 S. 829) das, was in der Botanik als Pflanzen mit unbegrenzt wachsendem Vegetationspunkt bezeichnet wird, z. B. der Ausläufer von *Glechoma* etc. Ihnen stehen gegenüber die „geschlossenen“ Formen, bei denen die Zellen eines gefurchten Eies oder eines Vegetationspunktes so gut wie völlig aufgehen in der Differenzierung und Ausgestaltung eines schließlich fertigen Gebildes. Für solche Fälle der Entwicklung, bei der, wie Driesch sagt, die Teile nicht nacheinander, sondern auseinander entstehen, hat er später (1899 S. 43) den Begriff des „harmonisch-äquipotentiellen Systems“ aufgestellt, der die Grundlage für seine Annahme der Lebensautonomie bildet. Driesch (1903 S. 769) hebt nun wieder ausdrücklich hervor, dass ihm „ein geradezu fundamentaler begrifflicher Gegensatz zwischen offenen Formen und harmonisch-äquipotentiellen Systemen vorzuliegen scheint. Versuche an ersteren, wie Klebs sie ausführte, sind an sich und für die Biologie überhaupt von großer Bedeutung — für Dinge, die ihnen begrifflich ganz fremd sind, nützen sie gerade so wenig wie thermische Untersuchungen für die Optik.“

Aber ist es denn nicht denkbar, dass dieser fundamentale Gegensatz eben nur in den Begriffen von Driesch existiert und den wirklichen Verhältnissen der organischen Natur fremd ist? Es ist berechtigt und sehr wertvoll, begriffliche Unterscheidungen zu machen, durch die tatsächliche Verschiedenheiten ausgedrückt werden. Aber ebenso berechtigt, ja notwendig ist es, nachzusehen, ob nicht diese Unterschiede doch nur verschiedene Abstufungen einer im Grunde einheitlichen Erscheinung sind. Solche begrifflichen Gegensätze werden nach allen Erfahrungen immer durch die Natur in hohem Grade verwischt.

Vom Standpunkt aus, den Driesch annimmt, erscheint es begrifflich nicht gerechtfertigt, die Infloreszenz von *Veronica chamaedrys* einfach als offene Form zu bezeichnen, „deren Entwicklung nicht bestimmt oder auch scharf begrenzt ist.“ Sie unterscheidet sich nach ihrem typischen Verhalten dadurch von den offenen Formen, dass sie eine ganz begrenzte Entwicklung hat. Meine Versuche zeigen aber, dass sie sich durch ihre Metamorphose in eine offene Form umwandeln lässt. Warum sollte nicht auch eine Form, die als harmonisch-äquipotentiell System aufzufassen wäre, schließlich doch zu einer offenen umgestaltet werden? Meine Versuche mit *Sempervivum* bewiesen das vollkommen sicher.

Der Vegetationspunkt einer cymösen Blütenachse hat alle Eigenschaften, die für das harmonisch-äquipotentielle System von Driesch charakteristisch sind. Die Entwicklung einer Blüte aus dem embryonalen Vegetationspunkt ist durchaus vergleichbar der Entwicklung eines Sciegels aus dem gefurchten Ei. In beiden

Fällen differenzieren sich die Zellen in mannigfachster Weise, und ihre Gemeinschaft gestaltet sich zu einer Form von höchster Regelmäßigkeit und harmonischer Ausbildung. Wie Driesch sagt (1899 S. 45), liegt das wesentlichste Kennzeichen solcher Systeme darin, „dass jeder Effekt nur einmal oder eine bestimmte Zahl von Malen geschieht und in einer festen Beziehung zu allen anderen Effekten steht.“ Das trifft für die Entwicklung der Blüten vollständig zu. Aber auch die proportionale Ausgestaltung bei variabler Größe des Systems lässt sich bei den Blüten feststellen. Der dicke kräftige Vegetationspunkt der Hauptachse wie der kleine, der in den Achseln seiner Hochblätter sitzt, bildet gleicherweise eine typische Blüte, wenn auch deren Größe wie auch die Zahlenverhältnisse der Glieder etwas variieren. Und dennoch — trotz aller dieser Charakterzüge — verhält sich das harmonisch-äquipotentielle System prinzipiell nicht anders als ein ganz offenes System oder ein halb geschlossenes wie die Infloreszenz von *Veronica*. Es lässt sich wie diese letztere durch die mittelbaren Wirkungen der Außenwelt in eine unbegrenzt wachsende, offene Form umwandeln (vergl. Abschnitt I S. 227). Der von Driesch so scharf hervorgehobene Gegensatz existiert in Wirklichkeit nicht; er löst sich auf in eine Reihe von Abstufungen zwischen den offenen und in verschiedenen Graden geschlossenen Systemen; die Blütenanlagen vieler Sympetalen (Labiaten etc.) sind noch viel bestimmter und schärfer differenziert als die Blüten von *Sempevium*; die gefurchten Echinidenkeime können wieder eine andere Stufe darstellen u. s. f.

Doch wir können noch tiefer eindringen und die Folgerungen in Frage ziehen, die Driesch aus der Betrachtung solcher harmonisch-äquipotentieller Systeme gewonnen hat. Ein solches System trägt nach Driesch (Zwei Beweise 1902 S. 5) ein gewisses konstantes Charakteristikum, nämlich das Kennzeichen „immerunter zureichenden äußeren Bedingungen das proportional richtige Resultat zu liefern.“ Diese konstante Größe, die nicht in eigentlich Elementareres aufzulösen ist, wird die Entelechie genannt.

Das wesentliche Kennzeichen für die Entelechie liegt demnach in ihrer konstanten, von der Außenwelt unabhängigen Wirkung. Für ein harmonisch-äquipotentielles System, wie der Vegetationspunkt einer cymösen Blütenachse, lässt sich der sichere Nachweis führen, dass die tatsächliche Konstanz gar nicht vom System allein abhängt, sondern notwendig durch die Außenwelt mitbedingt ist, dass durch deren Änderung die normale Konstanz verschwindet, das proportionale Verhältnis der Teile ganz verändert wird. Ich erinnere an die Zwischenformen von Rosetten und Blüten bei *Sempevium*, Bildungen, die gewisse Charaktere beider in sich vereinigen (diese Zeitschrift 1904 S. 227).

Die nähere Betrachtung lehrt, dass der uns so einheitlich er-

scheinende Entwicklungsvorgang sich doch tatsächlich in Einzelprozesse auflösen lässt, von denen jeder besonderen Bedingungen gehorcht (vergl. Klebs 1903 S. 123). Bei solchen Zwischenformen sah ich, dass die Blüte sich in den einen Fällen kombinierte mit der Bildung zerstreuter Laubblätter, in anderen mit der Bildung einer Rosette. Damit verbinden sich Änderungen der Blüte selbst. Im typischen Falle stehen die Blütenteile in ganz bestimmten Raum- und Zahlverhältnissen; die Kelch-, Blumen- und Fruchtblätter sind gleichzählig, die Staubblätter sind in doppelter Anzahl vorhanden. Bei den genannten Zwischenformen schwankt einmal die absolute Zahl der Glieder; ich sah statt 14—12 Blumenblätter z. B. 8 oder 7, 6, 5, die dabei ungleich ausgebildet waren. Vor allem war aber auch das proportionale Verhältnis verändert; die verschiedenen Glieder der Blüte erschienen in ganz abweichenden und unregelmäßigen Zahlen; sie variieren also unabhängig voneinander.

Alle diese Beobachtungen vereinigen sich zu dem Resultat, dass ein System wie die Blüte, das nach seinen Eigenschaften als harmonisch-äquipotentiell im Sinne von Driesch bezeichnet werden müsste, nicht nur nicht berechtigt zur Annahme der Entelechie, sondern sie in hohem Grade unwahrscheinlich macht.

Nun wird Driesch sich mit Recht darauf berufen, dass die von ihm so sorgfältig analysierten tierischen Objekte eben doch Systeme anderer Art darstellen, dass bei ihnen eine solche Auflösung des Ganzen in seine Teile jetzt nicht möglich sei. Das ist durchaus zuzugeben — aber kann man wirklich daraus folgern, dass es für alle Zeiten unmöglich sein wird? Hat man nicht zur Zeit von Al. Braun, selbst kürzlich noch, es ebenso für unmöglich erklärt, bei der Entwicklung der Pflanzen eine bestimmende Mitwirkung äußerer Faktoren anzunehmen? Und doch muss man die Tatsache anerkennen, auch bei sehr geringer Bewertung der bis jetzt festgestellten Beobachtungen. Gewiss, es wird langsam gehen, schon bis man sich einmal von der Vorstellung loslöst, die für zu selbstverständlich gehalten wird, dass die tierische Entwicklung so unabhängig von der Außenwelt vor sich gehe. Diese Unabhängigkeit von den direkten Einflüssen der Umgebung ist größer als bei den Pflanzen, aber sicherlich weit überschätzt für die niederen Tiere; dafür sprechen die wichtigen Untersuchungen von Herbst (vergl. 1902) über den Einfluss der anorganischen Salze auf das Wachstum der Seeigellarven. Vor allem ist jedoch die Frage, ob und in welchem Maße das befruchtete Ei in seiner inneren Beschaffenheit durch die auf die Elterngeneration wirkende Außenwelt verändert wird, durch die bisherigen Beobachtungen in keiner Weise beantwortet. Was wissen wir denn von den Ernährungs- und Wachstumsbedingungen der Echiniden, Planarien etc.? Man müsste sie doch in beliebigen Mengen aus den Eiern bis

wieder zur Geschlechtsreife aufziehen können; man müsste dann mehrere Generationen hindurch bestimmte Kombinationen äußerer Einflüsse einwirken lassen, um eine Ahnung davon zu bekommen, was in der Entwicklung veränderlich ist, was nicht. Die Schwierigkeiten sind zweifellos sehr groß, aber für die Zukunft nicht unüberwindlich.

Die Pflanzen bieten sich in dieser Beziehung als viel einfachere und günstigere Objekte der Forschung dar. Für sie kann das Problem des Entwicklungsganges infolge des bestimmenden Einflusses der Außenwelt mit Hilfe der physiologischen Methoden ebenso erforscht werden wie irgend ein anderes Lebensproblem. Wie schon bei der allereinfachsten Lebensäußerung niedrig stehender Organismen, nur in weit höher gesteigertem Grade bei dem Entwicklungsgang muss man sich eingestehen, wie langsam, wie viel zu langsam für den nach Einsicht strebenden Geist die Erkenntnis fortschreitet! Das kommt sofort zum klaren Bewusstsein, wenn man sich den Fragen nähert, welche Einflüsse der Außenwelt denn so bestimmend eingreifen, und vor allem, welcher Zusammenhang besteht zwischen ihrer Wirkung und dem dadurch veranlassten Resultat der Formbildung. Ein Versuch bei der heutigen Sachlage, die Fragen weniger zu beantworten als zu klären, wird im nächsten Abschnitt gemacht werden.

#### Literatur.

- A. Braun, Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849—50.
- H. Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.  
 — Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Leipzig 1899.  
 — Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.  
 — Zwei Beweise für die Autonomie von Lebensvorgängen. Verh. V. internat. Zoologen-Kongress 1901. Jena 1902.  
 — Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Wiesbaden 1902.  
 — Kritisches und Polemisches IV. Biol. Centralbl. 1903, Bd. XXIII.
- K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, Teil II. Marburg 1893.  
 — Organographie der Pflanzen, Teil I. Jena 1898.
- C. Herbst, Vorläufige Übersicht über die Rolle der zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. Verh. Naturk. Med. Ver. Heidelberg 1902.
- G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biol. Centralbl. IX, 1889—90.  
 — Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II. Leipzig 1901.
- J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: [Über Probleme der Entwicklung. 289-305](#)