

8 Zweigen mit Nadeln ganz wie vorher am positiven Pol verbunden, unten an der Stammbasis mit 4 Nägelchen am negativen Pol. II. Kontrollexemplar. Am 11. Jan. noch keine Entwicklung; 7. Febr. einzelne zerstreute Blüentrauben, sowohl bei I wie bei II. Dass I die erste Traube (26. Jan.) zeigte, war vielleicht Zufall. Es entwickelten sich aber bei I viele Trauben, so dass man 18. Febr. viel mehr Blüten beobachtete als bei II, welches nicht viel größere Entwicklung erlangte als es am 7. Febr. besaß. Die oberhalb der Nadelstellen sich befindenden Knospen zeigen bei I eine Neigung, einzutrocknen, die erste Knospe unter der Anode wird hier und da entschieden bevorzugt. (Schluss folgt.)

## Das „Gedächtnis“ der Keimzelle und die Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von Hermann Kranichfeld, Konsistorialpräsident a. D.

(Schluss.)

Noch künstlicher werden die Annahmen, welche Semon machen muss, um aus seinem Prinzip die Ekphorierung verschiedener nme-mischer Erregungen in der regelmäßigen Aufeinanderfolge, wie sie die Entwicklung fordert, abzuleiten. Wenn sich die Zellen stets genau in der Weise differenzieren, wie es ihrer Lage entspricht, wenn also, wie wir sagten, sich die Zelle  $C_{1a}$  stets zu den Zellen  $D_{1a^1}$  und  $D_{1a^2}$  und nicht zu den Zellen  $D_{2a^1}$  und  $D_{2a^2}$  u. s. w. entwickelt, deren Engramme sie ja auch enthält, so kann man zunächst denken, dass die Auslösung der richtigen Engramme durch den „Positionsreiz“ erfolgt. Nach Semon soll derselbe auch beteiligt sein, aber nicht ausreichen, um alle Tatsachen zu erklären. Denn wenn bei den sich entwickelnden Eiern der Ctenophoren, Echinodermen, Ascidien und Mollusken auf dem Zweier-, Vierer- und Achterstadium durch operative Eingriffe die Hälfte, bezw. drei Viertel oder sieben Achtel der Zellen entfernt werden, so entwickelt sich event. die übrigbleibende Zelle so weiter, wie sie es ohne Eingriff getan haben würde<sup>1)</sup>. Der Positionsreiz war nach dem operativen Eingriff unzweifelhaft ein anderer geworden. Wenn der Ablauf der Entwicklung dessen unerachtet ungestört vor sich geht, so beweist dies, dass er nicht vom Positionsreiz allein geregelt wird. Was ihm hier sichert, soll nun die Aufeinanderfolge der Engramme sein. Dieselbe Anordnung, in der sich die originalen Erregungskomplexe zeitlich aneinandergereiht haben, zeigt sich nach Semon in irgendwelcher Weise in den Protomeren engraphisch

1) Das erste derartige, am Froschei gemachte Experiment stammt übrigens nicht, wie Semon sagt, von Driesch, sondern von Roux.

fixiert und tritt bei jeder Ekphorie wieder zutage, so dass die ontogenetische Entwicklung, wenn sie einmal eingeleitet ist, nach dem Gesetz der mnemischen Sukzession regelmäßig ablaufen muss, auch wenn die Positionsreize aussetzen oder sich ändern sollten.

Semon vermag aber zunächst selbst nicht anzugeben, in welcher Weise eine solche Sukzession etwa engraphisch fixiert sein könnte. Er sagt darüber nur, dass in dem Rahmen zweier aufeinanderfolgender Engrammkomplexe bestimmte Engramme näher miteinander verwandt seien. „Innerhalb zweier sukzedent assoziierter Engrammkomplexe besteht eine innigere Assoziation zwischen Engrammen gleicher Reizqualität, ebenso sind innerhalb einer Reizqualität Engramme verwandten Ursprungs enger assoziiert als solche entfernter Verwandtschaft. Enger assoziiert bedeutet dabei stärker aufeinander ekphorisch wirkend.“ Das sind Worte, welche die Behauptung Semon's umschreiben, ohne jedoch den angenommenen Vorgang zu erklären. Das Problem kompliziert sich nun aber noch dadurch, dass die Entwicklung ja nicht einreihig fortgeht, sondern in fortwährenden Verästelungen verläuft. Die Zellen teilen sich und jede der beiden neuen Zellen schlägt — wenigstens in der Regel — ihren besonderen Entwicklungsgang ein. Es müssen sich daher auch die mnemischen Sukzessionen von Erregungen von Phase zu Phase gabeln. Das Rätsel einer engraphischen Fixierung solcher sich gabelnder Sukzessionen versucht Semon nicht einmal zu lösen. Doch glaubt er wenigstens eine Analogie der für das Protomer angenommenen Vorgänge in gewissen Erscheinungen der musikalischen Reproduktion zu besitzen. „Ein wirklich musikalischer Mensch, dem ein polyphones Musikstück wiederholt vorgespielt oder vorgesungen worden ist, vermag nach einiger Zeit den Ablauf jeder einzelnen Stimme für sich innerlich zu reproduzieren oder auch singend oder spielend wiederzugeben.“ Die Aufeinanderfolge der verschiedenen mnemischen Erregungen in den sich auseinander entwickelnden Zellen wäre, wenn wir diesen Vergleich weiter ausführen, etwa zu vergleichen mit dem Auseinandergehen der Stimmen in einem Chor, der einstimmig beginnt, dann von Takt zu Takt zweistimmig, vierstimmig, achtstimmig u. s. w. wird. Zuletzt würden es nach Semon zahllose, Millionen und Abermillionen Stimmen sein, deren jede ihre Partie sänge. — Diese Analogie ist aber offenbar unzutreffend.

Vergleichen wir die Sukzession der Entwicklung und die Sukzession der Assoziation miteinander, so springt vor allem ein Unterschied in die Augen. Wir haben es dort mit einem wesentlichen, hier mit einem akzidentiellen Charakter zu tun. Überlassen wir uns dem freien Spiel der Assoziation, so tritt bei dem Kommen und Gehen der sich drängenden Erinnerungsbilder ihr zeitliches Verhältnis ganz zurück. Eine Ausnahme machen nur die Ton- und Wortfolgen. Was aber hier Glied an Glied reiht, ist nicht eine



Es sollen von dem Grundsatz, dass gleiche Ursachen gleiche Wirkungen haben, nur zwei Gruppen von Erscheinungen eine Ausnahme machen. Als solche bezeichnet er zunächst „die mnemischen Erregungen (des Gehirns) mit den aus ihnen resultierenden Reaktionen“. Während ein originaler Erregungskomplex (d. h. eine Vorstellung) nur als Wirkung eines ganz bestimmten originalen Reizkomplexes auftritt, kann die Auslösung des entsprechenden mnemischen Erregungskomplexes (d. h. des Erinnerungsbildes) durch einen beliebigen Teil des ersteren erfolgen.

„Wir stehen am Golf von Neapel; vor uns sehen wir Capri liegen, neben uns spielt ein Leiermann auf einem großen Pianoforteleierkasten, aus einer benachbarten Trattorie dringt ein eigentümlicher Ölgeruch an uns heran“ — —. „Nach Jahren noch löst nun ein ähnlicher Ölgeruch wieder auf das lebhafteste das optische Engramm des damals gesehenen Capri aus.“

Die analoge Erscheinung treffen wir nach Semon bei den schon erwähnten operativen Eingriffen auf den ersten Entwicklungsstadien der Eizelle an, wo die normale Entwicklung vor sich geht, auch wenn „von den gewöhnlich vorhandenen Voraussetzungen große, bis zu einem gewissen Grade beliebig große Abstriche gemacht werden.“ Semon schließt daraus, dass die mnemischen und die ontogenetischen Prozesse gleichartig sein müssen. Doch kann man diesen Schluss nicht gelten lassen, weil die beiden Prozesse tatsächlich gar nicht diese eigentümliche Sonderstellung einnehmen, die Semon voraussetzt. Zunächst handelt es sich bei ihnen nur um Auslösungen. Für Auslösungen gilt aber die Regel: Gleiche Ursachen, gleiche Wirkungen; verschiedene Ursachen, verschiedene Wirkungen — überhaupt nicht<sup>1)</sup>. Bei einem Felssturz ist die Wirkung die gleiche, ob der Frost das Gefüge allmählich gelockert, oder ob ein Erdbeben es plötzlich gesprengt hat. Dann haben zweitens, auch abgesehen von dem Auslösungscharakter, alle biologischen Vorgänge den gemeinsamen Charakter, dass ihr Ablauf nur teilweise von den äußeren Faktoren abhängig ist. Das finden wir bei den Vorgängen des Stoffwechsels ebenso, wie bei denen der Entwicklung. Dass dabei der Grund nicht in den von Semon angenommenen mnemischen Gesetzen liegt, ergibt sich daraus, dass bei den Vorgängen des Stoffwechsels der normale Ablauf nicht nur bei einer Teilwirkung der äußeren Faktoren, sondern auch bei einem Überschuss derselben vor sich geht. Letzteres findet in den mnemischen Gesetzen keine Erklärung.

Vor allem scheinen mir aber die Mendel'schen Gesetze im offensichtlichen Widerspruch mit der Semon'schen Auffassung zu stehen. Da sich nach Semon bei der Kreuzung die Mnemen der

1) Vgl. auch W. Roux, Entwicklungsmechanik 1905, S. 15 ff.

Eltern in ihrer Totalität vereinigen, muss er zur Erklärung der Mischecharaktere der Jungen zu der gekünstelten Hypothese der alternativen Ekphorierung der bezüglichen Engraume seine Zuflucht nehmen. In keiner Weise vermag diese nun dem gesetzmäßigen Auftreten der Eigenschaften der Eltern in den Bastarden der Mendel'schen Kreuzungen gerecht zu werden. Diese geradezu wunderbare Gesetzmäßigkeit lässt sich vollständig verstehen, wenn man die Annahme macht, dass die Anlagen von diskreten materiellen Teilen repräsentiert werden. Man kann sie dann sogar im voraus berechnen; bei der Semon'schen alternativen Ekphorierung lässt sich dagegen überhaupt kein Grund für dieselbe auffinden. So ist die Annahme, dass das Substrat der Anlagen in diskreten materiellen Teilen besteht, jedenfalls die wahrscheinlichere. —

Als Resultat unserer bisherigen Untersuchungen ergibt sich, dass die Semon'sche Annahme einer Identität der Gesetze der Vererbung und der Assoziation nicht zulässig ist.

Damit ist der eigentliche Nerv der Semon'schen Beweisführung durchschnitten.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal das Gefüge seiner Schlussfolgerungen. Wenn Semon durch eine Analogie mit den Vorgängen der Erinnerung die Vorgänge der Vererbung zu erklären sucht, so deutet er dabei zunächst nur Unbekanntes durch Unbekanntes. Denn direkt vergleichbar sind nur Prozesse gleicher Ordnung; in unserem Falle die physischen Prozesse im Keimplasma mit den die Assoziation begleitenden physischen Prozessen im Gehirn. Über letztere können wir aber, da keine Möglichkeit der Beobachtung besteht, direkt nichts ausmachen. Die Voraussetzung, dass bei der Assoziation ein vollständiger Parallelismus zwischen physischen und psychischen Geschehen stattfindet, bringt uns wohl einen Schritt weiter. Wir können durch eine Analyse der Bewusstseinserscheinungen in exakter Weise die Gesetzmäßigkeit in dem Verlaufe der psychischen Vorgänge feststellen. Gilt die Voraussetzung, so haben wir damit zugleich auch auf indirektem Wege die Gesetzmäßigkeit der physischen Assoziationsvorgänge ermittelt.

Diese Erkenntnis bleibt aber nicht nur an die Voraussetzung gebunden, sie bezieht sich auch nur auf den Rhythmus des Ablaufes im großen und ganzen, ohne dass wir über die Art der physischen Assoziationsvorgänge selbst irgendeine Vorstellung gewinnen könnten. Es muss zwar, wie wir sahen, dem Auftauchen der Erinnerungsbilder entsprechend auch im Protoplasma des Gehirns eine materielle Disposition vorhanden sein, infolge deren auf einen Anstoß hin ein bestimmter Ablauf von Veränderungen wiederkehrt — diese Gesetzmäßigkeit folgt aus der Voraussetzung —, aber wir bleiben dabei doch ganz im Dunkeln darüber, in was für Strukturen



jene Dispositionen etwa bestehen, welche Veränderungen dann, wenn dieselben ausgelöst sind, im Gehirn ablaufen, ob wir es dabei mit chemischen oder physikalischen Vorgängen zu tun haben u. s. w. Denn die beobachteten psychischen Vorgänge gehören einem Gebiete von anderer Ordnung an als die physischen und es können darum „die logischen Folgerungen aus Tatsachen der Bewusstseinszustände immer nur auf Tatsachen derselben Art Anwendung finden und niemals auf Vorgänge, die uns als Wahrnehmungen von Vorgängen außerhalb unseres Ich erscheinen“<sup>1)</sup>.

Die Hypothese des psycho-physischen Parallelismus bringt uns daher noch nicht über den toten Punkt unseres Problems hinweg. Wir stehen, auch wenn wir sie gelten lassen, noch immer vor der scheinbar unlösbaren Aufgabe, die physischen Vorgänge, die bei der Erinnerung bezw. der Vererbung angenommen werden müssen, als gleich nachweisen zu sollen, obgleich wir die einen so wenig als die anderen kennen.

Erst dadurch, dass Semon ein neues Moment in der von ihm behaupteten Identität der Gesetze der Erinnerung und der Vererbung in die Deduktion einführte, eröffnete sich die Aussicht, auf „synthetischem Wege“ weiter zu kommen. Würde diese Identität neben jener Identität der Gesetze des physischen und psychischen Geschehens bei der Erinnerung, die allgemein vorausgesetzt wird, tatsächlich bestehen, dann müssten auch die physischen Vorgänge bei der Erinnerung und der Vererbung als gleichartig angesehen werden, denn wir könnten hier, wo es sich um zwei physische Vorgänge handelt, den Schluss von der Identität der Gesetze auf die Gleichartigkeit der Vorgänge machen; und es wäre damit die vollkommene Analogie von Erinnerung und Vererbung erwiesen. Wir hätten sie darum trotz der Schwierigkeiten, die ihre Vorstellung macht, anzunehmen.

In betreff unserer Vorstellungen über die Vorgänge selbst würden wir freilich immer noch auf bloße Erklärungshypothesen angewiesen bleiben, doch wäre auch da bei einer Identität der Gesetze der Erinnerung und der Vererbung ein sicherer Boden für die Konstruktion derselben gegeben. Denn es werden in diesem Falle die Erklärungsmöglichkeiten eingeengt; wir sind dann nämlich auf die Hypothesen beschränkt, welche die Tatsachen beider Erscheinungsgebiete, d. h. die der Assoziation und der Vererbung zugleich zu erklären vermögen. — Die Anzahl derselben kann in jedem Falle nur eine kleine sein. Würde es aber Semon unter der gemachten Voraussetzung gelungen sein zu zeigen, dass seine Engrammtheorie dieser Forderung sogar allein entspräche, so hätte er damit diese Theorie zu dem Grad von Gewissheit, welche man

1) J. Rosenthal, Biol. Centralbl. 1905, S. 368.

bei Erklärungshypothesen überhaupt erlangen kann, erhoben. Wir sehen so, dass der von Semon für die Wahrheit der Hering'schen Analogie, wie der Engrammtheorie geführte strenge Beweis mit dem Nachweis der Identität der Gesetze der Vererbung und Erinnerung steht und fällt.

Eine entferntere Analogie könnte man freilich noch gelten lassen, wenn auch eine wirkliche Identität der Gesetze nicht vorhanden ist. Als einen Hinweis auf eine solche hätten wir es anzusehen, wenn wir in der Engrammtheorie tatsächlich die einzige, bezw. beste Erklärung für beide Erscheinungsgebiete erblicken müssten. Auch das ist aber nicht der Fall, jedenfalls gilt es nicht hinsichtlich der Vorgänge der Erinnerung.

Die hervorragenden Psychologen und Biologen (W. Wundt, W. Roux)<sup>1)</sup> suchen eine Erklärung für dieselben nicht in „Spuren“, die etwa den Semon'schen Engrammen entsprechen, sondern in den Vorgängen der funktionellen Anpassung. Und zweifellos lassen sich mit Hilfe dieser Hypothese die von Semon für seine Theorie geltend gemachten Tatsachen noch einfacher und widerspruchloser erklären als mit Hilfe der „Engramme“. Das Gedächtnis beruht dann auf der funktionellen Anpassung der Nervenbahnen, welche die verschiedenen Reizerregungen zu einer Vorstellung vereinigen. Was eingeübt wird, ist vor allem die Herstellung der Verbindung. Je häufiger die Vereinigung der Komponenten zu einer Vorstellung eintritt, je bestimmter die Ordnung ist, in welcher sie sich zu vollziehen pflegt, je gesonderter die Wege der Vereinigung sind, desto leichter und sicherer muss unter dieser Voraussetzung die Erneuerung der Vorstellung erfolgen. Dementsprechend hatten tatsächlich, wie ja auch Semon hervorhebt, häufig wiederholte Eindrücke besser als lange, ununterbrochen andauernde; Melodien, bei denen die Töne immer in derselben Ordnung aufeinander folgen, sicherer als Gesichtseindrücke, die bald von dem einen, bald von dem anderen Punkt aus entstehen; disparate Vorstellungen, bei denen, wie in dem von Semon oft zitierten Beispiel von Capri Geruchs-, Gehör- und Gesichtseindrücke vereinigt sind, fester als homogene. Fasst man das Gedächtnis als einen Fall funktioneller Anpassung auf, so erklärt sich aber auch, warum es überhaupt unmöglich ist, ein bestimmtes Bild wirklich vollständig zu reproduzieren. Es schließen sich an eine Verbindung von mnemischen Reizerregungen infolge späterer Einübung, bald in der einen, bald in der anderen Richtung andere an, die bei der Originalerregung nicht mit ihnen verbunden waren. So können wir uns den Verlauf der physischen Prozesse, welche mit der Assoziation verbunden

1) W. Wundt, Physiologische Psychologie. — W. Roux, Der züchtende Kampf der Teile. 1881.

sind, an der Hand eines uns bekannten biologischen Vorganges deutlich machen, ohne dass wir unsere Zuflucht zu den erdachten Semon'schen Engrammen nehmen müssten.

Viel schwerer ist es, zu einer befriedigenden Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften zu kommen. Fragen wir daher noch, ob die Engrammtheorie — wenn wir sie nur auf die Vererbung anwenden — uns wenigstens diesen Vorgang deutlich machen kann. Was die Lösung des Problems einer Vererbung erworbener Eigenschaften so schwierig erscheinen lässt, ist der Gegensatz zwischen dem Keimplasma, dem Träger der Vererbung, und dem somatischen Idioplasma, aus welchem die neuen Bildungen hervorgehen sollen. Die Annahme eines solchen Gegensatzes ist nicht, wie Semon meint<sup>1)</sup>, willkürlich von Weismann aufgestellt; sie ergibt sich vielmehr, wie mir scheint, von selbst aus den Tatsachen und den auch von Semon zugestandenen Voraussetzungen. Existiert eine Vererbungssubstanz; d. h.: Ist die Vererbung an die bestimmte Beschaffenheit irgendeines materiellen Teiles im Organismus gebunden, so fordert die Tatsache der außerordentlich großen Konstanz der Arten auch die Annahme einer außerordentlich großen Konstanz in der Beschaffenheit dieser Substanz. Und auch die weitere Folgerung Weismann's ist schwer zu umgehen, dass sich das ursprüngliche Keimplasma bei der individuellen Entwicklung in zwei Teile scheidet, von denen der eine unverändert bleibt und der Fortpflanzung dient, während der andere, in die Entwicklung eingehend, die Formen des ausgebildeten Organismus annimmt, die wohl als Anlage schon im ursprünglichen Keimplasma enthalten waren, aber nicht wieder zu Anlagen werden können. Dieser scheinbar selbstverständliche und doch so geniale Gedanke Weismann's vereinfacht die ganze biologische Betrachtungsweise, indem er das schwierige Problem der Vererbung ausschaltet, bezw. auf das Problem des Wachstums reduziert; aber er lässt auch die Keimsubstanz dem Soma gegenüber als etwas Selbständiges erscheinen, und weist ihr ein eigenes Schicksal zu. Da es die Tatsache der relativen Konstanz der Arten ist, welche ihn uns aufdrängt, kann ich nicht verstehen, wie wir von ihm loskommen sollen, wenn es sich herausstellt, dass wir die erbungleiche Teilung aufgeben müssen<sup>2)</sup>. Es ist doch für die Beantwortung dieser Frage ganz unwesentlich, ob das Reservekapital an unverändertem Keimplasma ausschließlich an einer bestimmten Stelle des Körpers, in den Geschlechtszellen, oder auch in bestimmten Teilen der anderen Zellkerne aufgespeichert ist. Vorhanden kann es jedenfalls auch in den somatischen Zellkernen sein. Die Stecklinge einer Weide werden zu ebenso unver-

1) Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1907, S. 29 ff.

2) R. Semon, Arch. f. Rassen u. Gesellschaftsbiologie 1907, S. 38



änderten Repräsentanten der Art, wie die aus dem Samen gezogenen Pflanzen.

Die Unveränderlichkeit des Keimplasmas ist nun nach Weismann wohl eine außerordentlich große, aber keine absolute. Nicht nur durch die Vermischung verschiedener Keimplasmen bei der Befruchtung, sondern auch durch die direkte Einwirkung äußerer Faktoren wird das Keimplasma unmerklich, aber ununterbrochen modifiziert, so dass es nach Jahrtausenden und Jahrmillionen schließlich eine andere Struktur erhalten kann. Daraus folgt, dass auch die Zustände des Soma, welche für das Keimplasma die nächste Außenwelt bedeuten, nicht ohne jeden Einfluss auf das Keimplasma sein können. Wenn Weismann dessen unerachtet den Gedanken einer „Übertragung von Erwerbungen des Personalteiles auf den Germinalteil“ ablehnt, so will er damit nicht jenen Einfluss überhaupt, sondern nur die Möglichkeit in Abrede stellen, dass bei bestimmten Neubildungen an einzelnen Teilen des Soma auch korrespondierende Abänderungen in der Struktur des Keimplasma eintreten<sup>1)</sup>. Während kein Grund vorhanden ist, warum wir prinzipiell jede Einwirkung des Soma auf das Keimplasma ausschließen mussten, könnten wir uns in der Tat eine solche korrespondierende Abänderung weder durch einen erdachten Mechanismus, noch durch irgendeine Analogie (O. Hertwig: Telephon, Phonograph, photographische Platte) deutlich machen, da es sich nicht um eine einfache Übertragung der Neubildung auf das Keimplasma, sondern um einen Vorgang handeln würde, den W. Roux treffend als „Implikation“ bezeichnet hat, d. h. um „die Zurückverwandlung von Entwickeltem in Unentwickeltes“ und die „Einfügung desselben an der rechten Stelle der impliziten Struktur des Keimplasmas“<sup>2)</sup>. Das ist aber ein Problem, das so wenig mechanisch lösbar ist, wie das Problem eines Telegraphen, welcher ein in deutscher Sprache aufgegebenes Gedicht in chinesischer Sprache niederschreiben soll (Weismann).

Da das Problem nicht zu lösen ist, kann es nur eliminiert werden. Bei der Semon'schen Engrammtheorie ist dies nicht geschehen. Es bleibt ungelöst bestehen. Dazu kommt noch, dass bei ihm die Roux'sche „Explication“ der Anlagen ebensowenig wie die Implikation vorstellbar ist. Wenn die ontogenetische Entwicklung von neuen Erwerbungen stets den Verlauf nähme, wie wir

1) Weismann, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1906, S. 10: „Allgemeine den ganzen Körper betreffende Abänderungen, wie bedeutende Größe und schnelles Wachstum können nicht gleich gestellt werden „der Vererbung erworbener Abänderungen“, wie sie das Lamarck'sche Prinzip voraussetzt, denn bei diesen handelt es sich um Abänderungen einzelner Teile, und diese können nur erblich werden, wenn ihre Anlagen im Keimplasma sich ändern.“

2) W. Roux, Die Entwicklungsmechanik 1905, S. 218.

ihn bei *Salamandra atra* in betreff des Kiemenverlustes beobachten, dass nämlich der Entwicklung der Neuerwerbung immer der scheinbar unveränderte frühere Endzustand unmittelbar voranginge, so könnte man das Semon'sche Schema leicht auf die Explikation anwenden. Aber die ontogenetische Rückbildung der Kiemen bei *Salamandra atra* bildet eine in den Lebensbedürfnissen des Embryo begründete Ausnahme. Die Regel ist, dass die Organe der Tierarten nicht erst in ihrem entwickelten Zustand, sondern „in jedem Stadium, welches sie während ihrer individuellen Existenz durchlaufen, verschieden sind.“ Bei dem Maulwurf z. B., bei welchem die Verkümmerng des Auges wahrscheinlich, ebenso wie bei *Salamandra atra* die der Kiemen, der jüngsten Zeit angehört, „wird die Linse nicht erst im Laufe der Entwicklung, nicht erst beim erwachsenen Tiere rudimentär, sondern sie wird schon von Haus aus als rudimentäres Organ angelegt. Schon in dem ersten Stadium ist die Anlage der Linse kleiner und zellenärmer als sonst bei Säugetieren, ebenso ist sie auch in allen folgenden Stadien weniger entwickelt und weniger differenziert“<sup>1)</sup>. Diese zeitlichen und örtlichen Verschiebungen der ursprünglichen phylogenetischen Bildungsvorgänge, wie wir sie im Verlaufe der Ontogenie nicht als Ausnahme, sondern als Regel finden, müssten daher die Kette der ablaufenden Engramme immer wieder abreißen lassen. Dieselbe Wirkung würde die in den Verlauf der Ontogenie sich etwa einschaltenden epigenetischen Neubildungen haben. Die Semon'sche „Homophonie“ vermag, soviel ich sehen kann, diese Schwierigkeiten nicht zu beseitigen.

Wie so die auf die Vererbung erworbener Eigenschaften angewandte Semon'sche Engrammtheorie, auch wenn wir sie für sich betrachten, in wesentlichen Punkten versagt, so kann sie nun auch nicht den Anspruch erheben, der einzige in Betracht kommende Lösungsversuch zu sein. In dieser Hinsicht möchte ich einen Gesichtspunkt geltend machen, von dem man zu einer Erklärung der in Rede stehenden Erscheinungen gelangen kann, die zwar eine nur beschränkte Anwendung finden, aber doch in den betreffenden Fällen wenigstens von den oben berührten Mängeln frei sein würde.

Die eine Hauptgruppe der erworbenen Eigenschaften besteht in den Standortsmodifikationen. Sie beruhen nach Detto auf „polytropen“ Anlagen, deren Auslösung von bestimmten, auf die Organismen einwirkenden äußeren Faktoren abhängig ist. Würden wir nun beobachten, dass eine Standortsmodifikation sich vererbte, dass also etwa die alpine Form einer Pflanze bei einer nach längerer Zeit vorgenommenen Rückverpflanzung vom Gebirge in die Niede-

1) Rabl, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900, S. 98.

rung bei den Nachkommen erhalten bliebe, so wäre dies eine Vererbung erworbener Eigenschaften; sie würde aber nichts anderes bedeuten, als die Verwandlung einer polytropen Anlage in eine monotrope. Eine solche ließe sich auf eine Verstärkung der der alpinen Modifikation entsprechenden Keimanlage bzw. auf eine Schwächung der gegensätzlichen Anlage zurückführen. Man könnte dabei eine direkte Einwirkung der äußeren Faktoren auf das somatische Idioplasma und auf das Keimplasma annehmen. Der Vorgang bliebe aber auch vorstellbar, wenn die Umstände eine solche Annahme ausschlossen. Würde sich beim Standortswechsel zunächst auch nur das somatische Idioplasma ändern, indem nur in ihm die Biophoren der Determinanten, welche die nun dominierende polytrope Anlage bilden, sich vermehrten bzw. die der zurückgedrängten Anlage sich verminderten, so ließe es sich doch hier sehr wohl denken, dass allmählich auch in dem Keimplasma, in welchem unter den gemachten Voraussetzungen die korrespondierenden Anlagen schon vorhanden sind, bei einer längeren Dauer der neuen Verhältnisse nach den Gesetzen der Korrelation eine gleiche Vermehrung oder Verminderung der betreffenden Biophoren einträte. Wir hätten dann freilich eine organische Reizleitung zwischen Soma und Keimplasma anzunehmen. Der Umstand, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften, wenn sie existiert, jedenfalls sehr selten vorkommt, weist uns darauf hin, dass für eine solche Reizleitung große Hindernisse vorhanden sein müssen, schließt sie aber nicht prinzipiell aus. So könnten wir rein theoretisch die Entstehung der beiden von Weismann l. c. angeführten Lokalvarietäten der Hochgebirgs- und Tieflandsfichte, von denen die Nadeln der einen den Charakter des Lichtblattes, die der anderen den des Schattenblattes tragen und ihn auch bei einer Verpflanzung behalten, auch auf eine Verwandlung von Fichten mit polytropen in solche mit monotropen Anlagen zurückführen. Denn die Buche, welche je nach den Verhältnissen bald Schattenblätter, bald Lichtblätter hervorbringt, zeigt uns, dass die beiden Blattpen als polytrope Anlage wenigstens vorkommen können.

Es lässt sich diese Auffassung aber noch erweitern. Nach den Versuchen von Julius Sachs, Klebs u. a. haben wir solche polytropen Anlagen nicht nur bei den Arten, welche deutlich ausgeprägte Standortmodifikationen zeigen, sondern in größerer oder geringerer Mannigfaltigkeit bei allen Organismen anzunehmen. Durch Experimente lässt sich noch ein „Reichtum von Gestaltungen erschließen, die in der innersten Struktur jeder Art verborgen ruhen“ und uns in den als „normal und typisch bezeichneten Erscheinungen“ „nur zum kleinsten Teile“ entgegen treten (Klebs)<sup>1)</sup>.

1) Biol. Centralbl. 1904, S. 290ff.

Es wird daher in den meisten Fällen zweifelhaft bleiben, inwieweit nicht eine Neubildung nur auf einer kombinierten Aktivierung schon vorhandener Determinanten des somatischen Idioplasmas beruht. Sie könnte dann ebenso wie die Standortmodifikationen durch korrele Verstärkung der korrespondierenden Determinanten im Keimplasma erblich werden. In gleicher Weise ließe sich bei einer auch noch so geringen wechselseitigen Abhängigkeit von somatischem Idioplasma und Keimplasma denken, dass eine Anlage, nachdem sie schwächer und schwächer geworden ist, schließlich ganz verschwindet. Da damit aber nicht nur eine Veränderung der Strukturelemente, sondern der Struktur selbst gegeben sein würde, müsste die korrele Reduktion bzw. der Zerfall im Keimplasma wegen der Implikation tiefer greifen als im somatischen Idioplasma. Dem entspräche dann die Entwicklung der Linse des Maulwurfs, bei welcher die Reduktion bis in die erste Roux'sche Hauptperiode, die Periode der Organanlage hineinreicht.

Bei einer solchen Betrachtungsweise verliert die Vererbung erworbener Einrichtung freilich ihre Bedeutung für die Phylogenie, da man es bei ihr dann nicht mehr mit einer eigentlichen Weiterentwicklung, mit einem neuen Stammeserwerb, sondern nur mit einer Umprägung alten Besitzes zu tun hätte. Doch würde dadurch allein der Wert der Hypothese nicht beeinträchtigt. Es fragt sich nur zunächst, ob sie auch stand hält, wenn es heißt: *Hic Rhodus, hic salta!* D. h. ob sie zur Erklärung der Fälle von Vererbung erworbener Eigenschaften ausreicht, welche Semon noch festhält. Es ist das eine relativ kleine Zahl.

In erster Linie handelt es sich um die von E. Fischer und M. v. Chauvin ausgeführten Versuche. E. Fischer hat durch Einwirkung einer niedrigen Temperatur ( $-8^{\circ}$  C.) auf die Puppen des „deutschen Bär“ (*Arctia caja*) einige stark abweichende Formen erzielt. Ein Paar dieser abgeänderten Schmetterlinge brachte er zur Fortpflanzung. Aus den Eiern derselben gingen 173 Schmetterlinge zweiter Generation hervor, von denen 17 ähnliche Abweichungen wie die Eltern zeigten, ohne dass ihre Puppen der Kälteeinwirkung ausgesetzt gewesen wären. Man kann hier von einer Vererbung erworbener Eigenschaften, wenigstens im weiteren Sinne, sprechen. Diesen Ergebnissen E. Fischer's lassen sich die an die Seite stellen, welche M. v. Chauvin bei ihren Versuchen mit dem Axolotl erhalten hat. Bekanntlich verliert der zu den Perennibranchiaten gehörende Axolotl (*Siredon pisciformis*) seine Kiemen, wenn ihm auf einer gewissen Entwicklungsstufe das Wasser entzogen wird; er wird zu einer lungenatmenden Landform, dem *Amblystoma*. M. v. Chauvin brachte die letztere zur Fortpflanzung. Das Merkwürdige war nun, dass die Jungen von *Amblystoma* freiwillig das Wasser verließen und sich in die Landform verwandelten, ob-

wohl sie unter den dem Axolotl zusagenden Bedingungen gehalten wurden.

Wir haben es beim *Amblystoma* zweifellos, bei der Fischer'schen *Arctia caja* wahrscheinlich mit Atavismus zu tun. Solche Rückschläge sind in der Pflanzenwelt nicht selten. Nach Semon sollen sie bei dem Individuum dann auftreten, wenn die Verhältnisse, unter welchen die ursprüngliche Art lebte, wieder hergestellt werden. Beim *Amblystoma* scheint diese Voraussetzung auch zuzutreffen. Doch ist dies durchaus nicht immer der Fall. So ergibt sich aus Untersuchungen von Hugo de Vries, dass bei Pflanzen Rückschläge vorkommen, wenn die Entwicklung überhaupt nur unter ungünstigen Vegetationsbedingungen verläuft. Damit steht auch eine Beobachtung im Einklang, die ich im Bad Elster machen konnte. Es waren in den dortigen Parkanlagen wegen des relativ rauhen Klimas und des kalten Bodens fast alle buntblättrigen Ziersträucher zum alten Typus zurückgekehrt und brachten ausschließlich grüne Blätter hervor. Interessant war, dass sich die Erscheinung vor allem bei den Sträuchern zeigte, die auch in der grünblättrigen Varietät anspruchsvoll sind.

Es ist darum hier eine Anwendung der Semon'schen Theorie nicht möglich. Dagegen würde die Hypothese, dass unter ungünstigen Entwicklungsverhältnissen die später entstandenen Determinanten an Biophorenzahl zurückbleiben, sich auf alle Fälle anwenden lassen. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, dass dies gleichzeitig im somatischen Idioplasma und im Keimplasma geschieht.

Semon führt noch besonders den Umstand, dass die jungen *Amblystoma*-Formen freiwillig das Wasser verlassen, als Beweis für seine Theorie an. Dieses Verlassen des Wassers wird aber wohl einfacher, als auf die Ekphorie einer einzelnen alten Engrammreihe, darauf zurückgeführt, dass die jungen Amblystomen eben nicht Perennibranchiaten, sondern Salamandrinen sind, dass darum das Bedürfnis, ans Land zu gehen, die Resultante ihrer ganzen Organisation ist. — Von den beiden Entwicklungsrichtungen gilt auf der betreffenden Stufe noch nicht das Wort Dollo's: *L'évolution est irréversible* — sie befinden sich noch in fast labilem Gleichgewicht. Darum kann auch in ganz analoger Weise, wie man den Axolotl durch Wasserentziehung in die Entwicklungsrichtung der *Amblystoma*-Form zu drängen vermag, das *Amblystoma* nach M. v. Chauvin durch die Nötigung, im Wasser zu bleiben, wieder in die Entwicklungsrichtung des Axolotl übergeführt werden. So dürften alle beim Axolotl gemachten Beobachtungen ihre einfachste Erklärung in der Annahme finden, dass sich bei dem jungen Tiere die beiden gegensätzlichen Anlagen noch fast das Gleichgewicht halten, und dass darum eine geringe Verstärkung der bezüglichen Determinanten die Entwicklung nach der einen oder anderen Seite



verschieben kann. Ähnlich liegen die Verhältnisse wohl auch bei der *Arctia caja*.

Von den indirekten Beweisen hält Semon den Badeinstinkt junger Elstern und Häher für besonders überzeugend. Loyd Morgan erzählt: „Einer etwa 5 Wochen alten Elster, die von dem Beobachter von klein auf aufgezogen war, wurde in ihrem Käfig eine Schüssel mit Wasser vorgesetzt. Sie pickte ein paarmal nach der Oberfläche des Wassers und fing dann an, außerhalb der Schüssel und ohne überhaupt ins Wasser gegangen zu sein, alle die Gesten durchzumachen, die ein Vogel beim Baden auszuführen pflegt; sie duckte den Kopf, flatterte mit den Flügeln und dem Schwanz, hockte sich und spreizte sich.“ Dieser Instinkt macht ganz den Eindruck einer ererbten Gewohnheit, und es ist gewiss nicht leicht zu sagen, „auf welchem besonderen Wege und welchen Etappen der Vorgang der Auslese vor sich gegangen ist, um zur Heranzüchtung der betreffenden Eigenschaft oder Disposition zu führen“<sup>1)</sup>. Nur dürfte ein Selektionstheoretiker, welcher glaubt, eine solche Ableitung der Formen „verlangen zu müssen“, überhaupt schwer seinen Standpunkt wahren können, da sich die Forderung auch sonst nur in seltenen Fällen erfüllen lässt. Die Engrammtheorie vermag aber, wie mir scheint, die Entstehung jenes Instinktes ebensowenig wirklich aufzuhellen. Auf den ersten Blick sieht es ja so aus, als ob es die einfachste Lösung des Rätsels sei, anzunehmen, dass sich hier eine Gewohnheit vererbt habe. Doch das Gehirn ist keine Vererbungssubstanz und die Engramme desselben gehen mit dem Tod des Individuums unter. Wir müssten daher bei der Engrammtheorie mit Semon annehmen, dass die Engramme des Gehirns auf das Protomer des Keimplasmas übertragen werden, und dass von diesem aus erst wieder die Engramme im Gehirn entstehen. Bei einer solchen Annahme gerät man aber in Widersprüche. Nach der Voraussetzung wirkt nicht der Ablauf einer physiologischen Funktion, sondern die Entstehung neuer plastischer Bildungen im Soma engraphisch auf das Protomer des Keimplasmas ein, und ebenso entsprechen der Ekphorie der Engramme im Protomer nicht, wie bei den Engrammen des Gehirns, physiologische Funktionen und Zustände, sondern plastische Bildungen. Nun besitzen aber nach Semon die Engramme selbst „keine körperliche Selbständigkeit“, sie sind nicht „an Ort und Stelle neugebildete selbständige Substanzpartikelchen“, sondern nur physiologische Zustände der lebendigen Substanz, in welchen „sie einen schon durchlaufenen Erregungszustand leichter durchläuft als einen bisher noch nicht durchgemachten.“ Semon vergleicht den Zustand, in welchem sich die durch das Engramm veränderte lebendige Substanz befindet,

1) Semon, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1907, S. 21.

mit der Veränderung, welche anorganische Körper erfahren, wenn sie „durch dynamische Einwirkung vorübergehend oder dauernd neue physikalische Eigenschaften“ erhalten haben. Daraus folgt, dass ein Engramm im Gehirn überhaupt nicht engraphisch auf das Protomer des Keimplasmas einzuwirken vermag. Denn die Übertragung kann eben nur bei plastischen Bildungen geschehen. Umgekehrt kann sich aber auch aus einem Engramm im Protomer kein Engramm im Gehirn entwickeln. Denn wie die Ursache, so sind auch die Reaktionen des Engramms **im Protomer** plastische Bildungen. So leidet die Erklärung, welche Semon von dem Instinkte gibt, an einem inneren Widerspruch, der sie unannehmbar macht.

Ich selbst kann auf eine ausführlichere Besprechung des besonderen Problems nicht eingehen. Doch möchte ich kurz andeuten, wie sich vielleicht ein Übergang von Gewöhnung zum Instinkt, wenn ein solcher wirklich vorkommen sollte, nach dem oben gegebenen Schema vorstellen lässt.

Je einfacher die Organisation des zentralen Nervensystems ist, desto unveränderlicher ist der Instinkt, desto sicherer sind die ererbten Dispositionen vorgebildet, auf welchen er beruht. Die Grabwespe, die vor Einbringung der Beute ihre Höhle untersucht, kann veranlasst werden, diese Prozedur unzählige Male nacheinander vorzunehmen. Die individuelle Erfahrung ändert nicht den fest geregelten Ablauf der Instinkthandlung. Erst bei den höheren Tieren pflegen die bei der Ausübung des Instinktes gemachten Erfahrungen die Triebhandlung mit zu bestimmen. Während das junge Küken anfangs jedes Körnchen aufpicks, weiß es bald die genießbaren und die ungenießbaren zu unterscheiden. Da so nur die höheren Tiere hinzulernen, kann auch nur bei ihnen event. ein Instinkt durch vererbte Übung entstanden sein. Wenn aber der Übergang von einem Instinkthandeln zu dem durch individuelle Erfahrung mit bestimmtem Handeln auf einer Vervollkommnung des Gehirns beruht, so spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, dass man auch umgekehrt bei dem Übergang von dem mit auf Erfahrung beruhenden Handeln zum reinen Instinkthandeln eine wenigstens teilweise Rückbildung der Gehirnorganisation anzunehmen hat.

Eine Gewöhnung bezw. eine individuelle automatische Handlung entsteht dadurch, dass die betreffenden Nervenbahnen ausschließlich eingeübt, die Verbindungsbahnen mit dem Apperzeptionszentrum aber ausgeschaltet werden. Eine Gewöhnung würde daher zum vererbten Instinkte werden, wenn die nicht in Anspruch genommenen Nervenbahnen, und insbesondere die, welche die Verbindung mit dem Apperzeptionszentrum herstellen, infolge des Nichtgebrauchs verkümmerten und sich in oben besprochener Weise durch Korre-

lation auch im Keim zurückbildeten. Eine Analogie der vererbten Gewohnheit würden wir dann in einen Teil der pathologischen Zwangshandlungen besitzen.

Das letzte Beispiel einer Vererbung erworbener Eigenschaften bietet nach Semon die Periodizität der Schlafbewegungen bei den Blattorganen von *Acacia lophantha*. Semon hat durch seine erst nach Herausgabe der „Mneme“ veröffentlichten Versuche zweifellos festgestellt, dass dieselbe erblich ist. Denn wenn er eine Keimpflanze von *Acacia lophantha*, ehe sie noch mit dem Tageslicht in Berührung gekommen war, künstlich einem Lichtwechsel von sechsstündigem Turnus aussetzte und sie dann in dauernde Dunkelheit oder Helligkeit brachte, so erfolgte die Hauptvariationsbewegung doch nicht in sechsstündigem, sondern im zwölfstündigen Turnus. Der künstliche sechsstündige Beleuchtungswechsel klang nur in schwachen Unterperioden der Bewegung, bei welchen die Hauptbewegung beschleunigt bzw. verzögert wurde, nach. So fein und geistreich ausgedacht das Experiment ist, trägt das Ergebnis doch weniger zur Aufklärung des Problems bei, als man auf den ersten Blick erwarten sollte, weil der ganze Vorgang eben noch völlig dunkel ist.

Jedenfalls haben wir die unmittelbare Reizwirkung und die Nachwirkung zu unterscheiden. Die dem jedesmaligen Beleuchtungswechsel entsprechende schwach angedeutete Periode der letzteren dürfte auf einer ursprünglicheren, die feststehende im zwölfstündigen Turnus bestehende Periode auf einer später entstandenen Einrichtung beruhen. Natürlich könnte auch hier nach Semon nicht der physiologische Vorgang als Engramm auf das Protomer des Keimplasmas übertragen worden sein, sondern nur die etwaige Einrichtung, die morphologische Abänderung, auf welcher sie beruht. In betreff der Beschaffenheit und der Entstehung dieser lässt uns aber die Engrammtheorie vollständig im Dunkeln. Sie kann sich ebensowohl auf dem Wege reiner Epigenese, wie durch eine Kombination schon vorhandener polytroper Anlagen gebildet haben. In letzterem Falle würde die Erblichkeit im Prinzip auf die Reduktion polytroper Anlagen in monotrope zurückzuführen sein. Wir brauchen darauf nicht näher einzugehen. Denn diese ganze Theorie kann ja auch nach meiner Auffassung — das möchte ich zum Schluss noch hervorheben — an sich einen Wert nicht in Anspruch nehmen, da sie sich nur auf Möglichkeiten aufbaut, die sich wohl konstruieren, aber nicht in einem einzigen Falle als wirklich gegeben nachweisen lassen. Ich wollte mit ihrer Hilfe nur den Nachweis führen, dass die Engrammtheorie nicht der einzig denkbare Versuch einer Erklärung der von Semon angeführten Tatsachen ist. Für den, welcher sich wie Semon strikt zur Selektionstheorie bekennt, sollte das übrigens

nach den glänzenden Ausführungen Weismann's wohl ohnedem feststehen. Sie scheinen mir von Semon in keinem Punkt widerlegt zu sein, wenigstens nicht von Semon, dem Selektionstheoretiker. Denn auch in betreff der Periodizität der Variationsbewegung lässt sich sehr wohl eine Nützlichkeit der Einrichtung konstruieren. Es musste dieselbe zweifellos dann, wenn das Tageslicht gerade in der Vegetationszeit durch starke Wolkenbildung häufig verdunkelt wurde, eine physiologische Bedeutung gewinnen. Da ferner die Akazien schon im älteren Tertiär vorkommen, so ist es nicht ausgeschlossen, dass die *Acacia lophantha*, *Mimosa pudica* etc. beziehungsweise ihre Vorfahren zeitweilig in nördliche Gegenden verdrängt wurden. Hier waren aber die Formen im Vorteil, bei welchen sich für die Nachwirkung der betreffenden Reizbewegung der zwölfstündige Turnus festgelegt hatte bzw. festlegte, da die anderen, bei welchen er dem Beleuchtungswechsel entsprach, an den kälteren, kürzeren Tagen die Blätter gerade in der Nacht entfalten mussten.

So kann die Engrammtheorie für die Tatsachen, welche man bis jetzt als Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt hat, weder als die einzige noch als die relativ beste Erklärung gelten, da die Erscheinungen in ihr noch weniger als in den anderen Erklärungsversuchen aufgehen. Es bleibt daher zunächst auch die Frage, ob es überhaupt eine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt, unerledigt. Was die Analogie zwischen Vererbung und Erinnerung betrifft, so wird zwar der Gedanke, die so verschiedenen Erscheinungen unter einen Gesichtspunkt zu bringen und als Äußerungen eines und desselben Grundvermögens der organisierten Materie aufzufassen, fortfahren auf viele einen starken Reiz auszuüben, doch fehlt uns, nachdem der Semon'sche Beweis für dieselbe gescheitert ist, die Berechtigung, sie trotz der nichtzulösenden Widersprüche festzuhalten.

---

## Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung über die Phylogenese derselben.

Nach den in Gemeinschaft mit Cand. Med. B. Dédek durchgeführten Versuchen.

Von Privatdozent Dr. Edward Babák.

(Aus dem k. k. physiologischen Institut der böhmischen Universität in Prag.)

Über die Darmatmung der Cobitidinen, ihre Beziehung zur Kiemenatmung sowie besonders über den Einfluss des durch die Darmatmung veränderten Gasehaltes im Blute auf die Aus-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Kranichfeld Hermann

Artikel/Article: [Das „Gedächtnis“ der Keimzelle und die Vererbung erworbener Eigenschaften. 681-697](#)