

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

39. Band

Oktober 1919

Nr. 10

ausgegeben am 15. November 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: H. Driesch, Studien über Anpassung und Rhythmus. S. 433.
H. Jordan, Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems. S. 462.
R. Demoll, Die Bedeutung der Elytren der Käfer für den Flug. S. 474.
A. Forel, Entgegnung. S. 478.
Referate: O. Renner, N. Heribert-Nilsson, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. S. 479.

Studien über Anpassung und Rhythmus.

Von Hans Driesch. Heidelberg.

Gewisse schwierige Probleme aus der Philosophie des Organischen werden in diesen Studien aufs Neue behandelt, in der Hoffnung, daß dadurch die Einsicht in sie erweitert und vertieft werde. Die zweite Studie befaßt sich fast ausschließlich mit Gedankengängen von Georg Klebs. Als er diese Studie schrieb, ahnte der Verfasser nicht, daß er damit in der Diskussion mit seinem Freunde und Arbeitsgenossen das „letzte Wort“ haben werde; er hätte es sich wahrlich anders gewünscht.

I. Zur Lehre von der Anpassung.

1. Grundbegriffe.

Wir gehen aus von drei Begriffspaaren, welche in meinen naturphilosophischen Schriften eingeführt worden sind: Anpassung und Angepaßtheit, Eigenfunktion und harmonische Funktion, primäre und sekundäre Regulation.

a) Anpassung ist ein Vorgang, Angepaßtheit ist ein Zustand rein als Zustand betrachtet, das heißt so, daß nach seiner Herkunft nicht gefragt wird.

Der Vorgang der Anpassung gehört zu den Regulationen. „Regulation ist ein am lebenden Organismen geschehender Vorgang oder die Änderung eines solchen Vorganges, durch welchen oder durch welche eine irgendwie gesetzte Störung seines vorher bestandenen ‚normalen‘ Zustandes ganz oder teilweise, direkt oder indirekt, kompensiert und so der ‚normale‘ Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird.“ (Org. Reg. 1901, S. 92; ähnlich Phil. d. Org. I, 1909, S. 167). Es gibt zwei Klassen von Regulationen: Restitutionen und Anpassungen, die ersten stellen die gestörte Organisation, die zweiten den gestörten Funktionszustand wieder her; Restitutionen und Anpassungen greifen ineinander, denn „jede Entfernung von Teilen verändert auch den Funktionszustand des Organismus“ (Ph. d. O. I. c.).

Angepaßtheit bedeutet eine besondere gegebene Einrichtung des Organismus, welche typisches ‚normales‘ Funktionieren im weitesten Sinne des Wortes bedingt (Ph. d. O. I. S. 187f., wo freilich keine strenge Definition, sondern nur eine Erläuterung des Begriffs gegeben ist).

b) Eigenfunktion: leistet ein Teil des Organismus, wenn er die für ihn typische Art spezifischen Stoff- und Energiewechsels leistet (Ph. d. O. I, S. 191f.; zuerst in Ergebn. d. Anat. u. Entw.-gesch. 8, 1899, S. 793). Die harmonische Funktion bezieht sich nicht auf die unmittelbare Leistung eines bestimmten Teiles als solche, „sondern auf den Effekt dieser Leistung auf andere Teile desselben Individuums oder sogar auf das Ganze“; sie ist „harmonisch“ „auf Grund der Kompositions- und Funktionalharmonie des Individuums“ (l. c.). Es besteht nämlich eine statische Harmonie im Organismus, die sich dreifach, nämlich in Kausalharmonie, Konstellationsharmonie und Funktionalharmonie gliedern läßt: Kausalharmonie ist gegeben in dem Zueinanderpassen „zwischen formativen Ursachen und Ursachsempfängern“¹⁾, Konstellationsharmonie äußert sich darin, „daß ein ganzer Organismus den Abschluß der Entwicklung bildet, trotz der relativen Unabhängigkeit der zu ihm führenden Prozesse“²⁾, Funktionalharmonie ist „ein Ausdruck für die Einheit und das Ineinandergreifen der organischen Funktionen“³⁾ (Ph. d. O. I, S. 109; zuerst Analyt. Theorie d. org.

1) Beispiel: Der Augenbecher reizt die Haut zur Linsenbildung und sie kann dem Reiz entsprechen.

2) Darm und Mund der Seeigellarven entstehen ganz unabhängig voneinander, „passen“ dann aber zueinander.

3) Die Funktionen der einzelnen Darmteile sind aufeinander „abgestimmt“, jede spätere setzt die frühere voraus.

Entw. 1894, S. 92–94; für Konstellationsharmonie habe ich gelegentlich auch „Kompositionsharmonie“ gesagt).

c) Primär-regulatorisch ist „jede morphogenetische oder funktionale Leistung, welche in ihrer inneren Natur einen regulatorischen Zug trägt, d. h. von sich selbst aus dahinstrebt, das Ganze der Organisation und des Funktionszustandes normal zu erhalten“; sekundär-regulatorisch dagegen sind „alle Geschehnisse im Gebiet der Formbildung und des Funktionierens, welche dazu dienen, den gestörten Zustand auf Bahnen, die außerhalb des Bereiches sogenannter Normalität liegen, wiederherzustellen“ (Ph. d. O. I, S. 189; zuerst Arch. f. Entwicklungsmechanik 3, 1896, S. 378).

2. Beispiele von Angepaßtheit und primärer Anpassung⁴⁾.

Im Anschluß an die hier noch einmal festgelegten drei Begriffspaare sollen nun eine Reihe von organischen Geschehnissen auf ihr begriffliches Wesen hin geprüft werden. Es handelt sich zunächst nur um eine strenge begriffliche Klassifizierung der Geschehnisse. Eine solche strenge Klassifizierung ist notwendig, da mit der Anwendung der Begriffe „Anpassung“ und „Funktion“ außerordentlich lässig vorgegangen zu werden pflegt: Anpassung und Angepaßtheit, Eigen- und harmonische Funktion werden fortwährend durcheinander geworfen.

a) Vorgänge als Ausdruck von Angepaßtheit, nicht von Anpassung.

Nicht weil ein Vorgang im Organismus nun eben ein zur Wahrung des strukturellen und funktionellen normalen Ganzen dienender „Vorgang“ ist, ist er deswegen allein schon eine „Anpassung“. Vorgänge rein als Vorgänge ergeben sich aus den Beziehungen der Organisation zum Medium; und weil die Organisation einschließlich ihrer Funktionen eben harmonisch ist mit Rücksicht auf Bildung und Erhaltung des Ganzen, deshalb sind die einzelnen aus ihr fließenden Vorgänge ohne weiteres ganzheitsfördernd oder ganzheitserhaltend, also, um einmal das übliche, allzu psychologisch klingende Wort zu gebrauchen, „teleologisch“ im rein deskriptiven Sinne dieses Wortes. Die Ganzheit ist da und ihr Erhalten- und Gefördertwerden durch die Vorgänge ist auch da; von „Theorie“ ist hier gar nicht die Rede, bloß von der scharfen Formung eines beziehlichen reinen Sachverhaltes.

Nicht „Anpassungen“ sind also die seltsam „elektiven“ Vorgänge, die sich an den Wurzeln der Pflanzen und am Epithel der Niere zeigen, wenigstens, soweit bloß ihre „auswählende“ Seite in Frage kommt. Die Nierenepithelien lassen alles aus dem Blute heraus durchtreten, was nicht zur normalen Zusammensetzung des Blutes gehört; die Wurzel der Pflanzen läßt nur bestimmte Stoffe jeweils

4) Ausführlicheres in unserer Phil. d. Organ. I. S. 193 ff.

in bestimmter Konzentration ein-, beziehungsweise durchtreten. Alles ist verständlich als bloßes Angepaßtsein, d. h. auf Grund der Annahme eines ganz bestimmten gegebenen physikalisch-chemischen Baues, dessen bloßes Dasein die Vorgänge, so wie sie sind, bedingt. Ein harmonisch ablaufender Vorgang ist also zunächst nur der Ausdruck von Angepaßtheit.

b) Einfache Fälle von Anpassung.

Wie nun steht es bei Änderungen von funktionellen Vorgängen, welche Änderungen des Mediums entsprechen? Sind sie ohne weiteres „Anpassungen“? Wir müssen die quantitativen Änderungen jedenfalls von qualitativen scheidern und wollen zunächst nur quantitative Änderungen betrachten. Ein gutes Beispiel bietet die sogenannte Wärmeregulation der warmblütigen Wirbeltiere: die Körpertemperatur dieser Organismen erhält sich konstant, gleichgültig ob die Außentemperatur steigt oder fällt. Was liegt dem letzthin zugrunde? Man weiß es nicht. Wir mögen hier, da uns nur am Grundsätzlichen liegt, das oft gebrauchte Wort „Wärmezentrum“ heranziehen und so tun, als sei sicher erwiesen, daß ein bestimmter Hirnort zu allen Wärmeregulationen in Beziehung steht. Das Funktionieren des Wärmezentrums würde also bei Abkühlung stärkere Verbrennung und Verengung der Kapillaren der Haut, bei Erwärmung Herabsetzung der Verbrennung, Erweiterung der Kapillaren und Schweißabsonderung bewirken. Das Wärmezentrum wäre hier das eigentlich „Reagierende“. In der geschilderten Weise zu reagieren wäre seine Eigenfunktion; seine harmonische Funktion wäre der Effekt seiner Eigenfunktion, d. h. die Erhaltung gleicher Temperatur in allen Teilen des Organismus; im Wege harmonischer Funktion, so können wir auch sagen, bewirkt die (im einzelnen unbekannt) Eigenfunktion des Zentrums, daß andere Teile des Organismus, z. B. die Kapillaren, ihre Eigenfunktion ändern, alles in quantitativem Sinne. Ist das „Anpassung“? Fraglos. Aber so, wie es geschieht, zu reagieren, das ist überhaupt die Eigenfunktion des hypothetischen Wärmezentrums: also handelt es sich um primäre Regulation, beziehungsweise Anpassung im Sinne unserer Definition. Das Wärmezentrum vermittelt Anpassung, weil es ist, was es ist. Und ganz ähnliches liegt wohl bei Erhaltung der verschiedenen Stoffgleichgewichte, des Stickstoffgleichgewichts z. B., vor, obwohl man hier das „Zentrum“ erst recht nicht kennt.

Gewisse primäre Anpassungen, nämlich solche bei denen nur Quantitatives in Frage kommt, sind also unmittelbar die Folge von Angepaßtheit.

c) Das Problem der Durchlässigkeitsanpassungen⁵⁾.

Wenn die Oberhaut der Pflanzenwurzel oder das Epithel der Niere aus „normaler“ Umgebung Stoffe nur in quantitativ und qualitativ „elektiver“ Weise durchtreten läßt, so haben wir das oben (2a) Angepaßtheit genannt. Hier kam überhaupt keine eigentliche Regulation, keine Vorgangsänderung, in Frage.

Wir wollen nun ein anderes, viel erörtertes Problem aus der Lehre von der Durchlässigkeit organischer Oberflächen untersuchen. Es gibt jedenfalls Anpassungen der Durchlässigkeit. Fragen wir zuerst, mit bezug auf was hier „angepaßt“ werden soll.

Es kommen zwei Ziele der Durchlässigkeitsanpassung in Frage: erstens soll die „normale“ Zusammensetzung der Säfte des Organismus gewahrt bleiben, zweitens soll der Organismus oder ein bestimmter Teil des Organismus in bestimmtem Maße „turgescens“, d. h. gespannt bleiben; anders gesagt: er soll nicht schrumpfen, aber auch nicht platzen. Der Organismus soll also, kurz gesagt, im Wechsel der Außenbedingungen seine Säftezusammensetzung und einen bestimmten Grad von Turgescenz bewahren⁶⁾.

In bezug auf Durchlässigkeit überhaupt sind nun folgende Fälle apriori denkbar:

1. Die Oberfläche des Organismus ist absolut undurchlässig für Wasser und für gelöste Substanzen, d. h. absolut impermeabel (abgesehen von ihrer Permeabilität für Gase); in diesem Falle bewahrt der Organismus seine gegebene Säftezusammensetzung und Turgescenz ohne weiteres.

2. Die Oberfläche des Organismus ist absolut permeabel. Alsdann untersteht er völlig den Diffusions-Ausgleichsgesetzen. Er bleibt in diesem Falle stets turgescens, wenn er es einmal war, aber er bewahrt offenbar nicht in jedem Wechsel des Mediums seine Säftezusammensetzung.

3. Die Oberfläche des Organismus ist semipermeabel, d. h. permeabel für Wasser, impermeabel für gelöste Substanzen. In diesem Falle bewahrt er seine Säftezusammensetzung in jedem Falle, aber nicht seine Turgescenz: er schrumpft in hypertonischem Medium, er kann bis zum Platzen sich ausdehnen in hypotonischem, beides nach Maßgabe der osmotischen Druckdifferenzen und der durch sie bedingten Wasserbewegungen.

5) Hierzu vgl. die guten Gesamtdarstellungen von O. Cohnheim, Physiologie der Verdauung und Ernährung, 1908, 17. Vorlesung, zumal Seite 306ff., und von R. Höber, Physikal. Chemie der Zelle und der Gewebe, 3. Aufl. 1911, Kapitel 2, 6, 7, 13. Gesamtdarstellung des botanischen Materials bei Ungerer, Die Regulationen der Pflanzen, 1919, S. 222 ff.

6) Turgescenz stammt durchaus nicht nur von osmotischer Hypertonie (Überdruck) im Innern der Zellen, sondern wahrscheinlich in weit höherem Grade von kolloidaler Quellung; sie wird aber durch Änderung der osmotischen Verhältnisse geändert.

Das sind die allgemeinsten apriori denkbaren Fälle. In ihnen wird, soweit überhaupt Durchlässigkeit in Frage kommt, also bei 2. und 3., die Permeabilität als in beiden Richtungen, von innen nach außen und von außen nach innen, gleich möglich aufgefaßt.

Es sind nun aber auch noch folgende Fälle denkbar:

4. Am Organismus oder an einem Organ sind die aufnehmenden Oberflächen nur von außen nach innen absolut permeabel oder semipermeabel, von innen nach außen dagegen impermeabel, es sind aber die abgebenden Oberflächen von innen nach außen absolut permeabel oder semipermeabel, von außen nach innen dagegen impermeabel. In diesem Fall würde unter gewissen Umständen einseitig ein Wasserstrom (bei Semipermeabilität) oder ein Lösungsstrom (bei völliger Permeabilität) durch den Organismus, beziehungsweise das Organ, hindurchgehen können; seine Turgescenz würde er in diesen beiden Fällen bewahren können, seine Säftezusammensetzung nur, wenn bloß ein Wasserstrom durch ihn hindurchgeht.

In welchen der genannten vier Fälle nun ist ohne weiteres, d. h. ohne daß es einer Regulation bedarf, Säftezusammensetzung und Turgescenz des Organismus oder Organs in jedem Falle, d. h. bei jedem Wechsel des Mediums gewährleistet? Offenbar, wie schon angedeutet, nur

1. bei Fall 1, der absoluten Impermeabilität für alles;

2. bei Fall 4, falls (zweimal einseitige) Semipermeabilität, d. h. die Durchlässigkeit nur für Wasser besteht, so daß ein Wasserstrom in einseitiger Richtung möglich ist.

Der erste dieser Fälle ist bei der menschlichen Haut, der Haut (einschließlich der Kiemen) der Knochenfische und noch in einigen anderen Fällen verwirklicht; der zweite für die Haut der Frösche und die Kiemen der Knorpelfische, bei denen eine besondere Einrichtung zur Unterhaltung eines dauernden Wasserstromes besteht.

Das alles aber ist bloßes Angepaßtsein.

(Kommt es nur auf ein Durchlassen von Wasser und Gelöstem [aber nicht auf Erhaltung von Turgescenz und Säfteerhaltung], überhaupt an, so genügt natürlich auch die Fähigkeit zu völliger Permeabilität im Sinne bloßen Angepaßtseins diesem Ziele; doch soll dieser Fall uns nicht beschäftigen.)

Ist Fall 2 oder 3, d. h. absolute Permeabilität oder Semipermeabilität, oder aber Fall 4 im Sinne des einseitigen Lösungs- (nicht Wasser-)stroms verwirklicht, so muß, auf daß Turgescenz und Säftezusammensetzung erhalten bleiben, noch etwas anderes verwirklicht sein, und zwar im Sinne einer Möglichkeit der Regulation, der echten Anpassung. Mit anderen Worten, es muß das, was die Fälle 2, 3 und (zum Teil) 4 ausdrücken, zwar geschehen können, aber nicht geschehen müssen. Wir untersuchen die Sachlage nur

unter der Voraussetzung, daß es sich um semipermeable Oberflächen handle (Fall 3).

Es sind hier aber die folgenden Fälle von Anpassung denkbar und, wie es scheint, auch verwirklicht:

Erstens: Die Säfte des Organismus oder Organs regulieren ihren osmotischen Druck rein physikalisch durch Ionisierung (falls das Medium hypertonisch ist), oder durch Zusammentreten von Ionen zu Molekülen (falls das Medium hypotonisch ist). Durch das erste wird ein Schrumpfen vermieden, durch das zweite ein Platzen.

Zweitens: Die Säfte des Organismus fällen gelöste Stoffe in fester Form aus im hypotonischen und lösen feste Stoffe im hyper-tonischen Medium; die Wirkung ist die des ersten Falles.

Drittens: Die Oberfläche des Organismus oder des Organs ändern ihre Durchlässigkeit für alle oder für einige der gelösten Bestandteile des Mediums, jeweils bis zur Erreichung normaler Turgescenz.

In den beiden ersten Fällen bleibt die Zusammensetzung der Säfte des Organismus ohne weiteres grundsätzlich gewahrt, d. h. sie bleibt dieselbe, die sie vor der Regulation war, der ganze Vorgang betrifft die Säftezusammensetzung überhaupt gar nicht, wenigstens dem eigentlich Chemischen nach.

Im dritten Fall handelt es sich um die Aufgabe echter Semi-permeabilität, d. h. einer Permeabilität nur für Wasser, zugunsten einer relativen Permeabilität auch für Gelöstes. Über diesen Fall herrscht noch große Uneinigkeit unter den Forschern im einzelnen. Nach den neuesten Untersuchungen (Fitting) vermindert bei Pflanzenzellen die Plasmahaut ihre spezifische, für jedes Salz verschiedene Permeabilität unter dem Einfluß bestimmter Salze für eben diese bestimmten Salze, wenn es wegen der Hyper- oder Hypotonie des Mediums erforderlich ist, um die Turgescenz normal zu erhalten. Die Tendenz auf Erhaltung der Turgescenz und der normalen Säftezusammensetzung greifen ineinander. Eine Regulation für den Durchtritt des Wassers spielt mit hinein; ohne sie würde auch wohl kaum die Turgescenz auf der normalen Höhe bleiben können. —

Es handelt sich für uns nun um die wichtige Frage, was Anpassung in allen hier geschilderten Fällen bedeutet.

Daß es sich in den Fällen, in welchen durch Ionisierung gelöster Substanzen oder Lösung fester Stoffe (oder durch das Gegenteil) das osmotische Verhältnis zwischen Medium und Saft bewahrt bleibt, um die bloße Folge eines Angepaßtseins handelt, ist klar. Es ist sozusagen ein Osmostat gegeben, ebenso wie bei der Wärmeregulation eine Art von Thermostat gegeben ist. Wenigstens läßt sich grundsätzlich die Sachlage so auffassen. Alles geht rein und einfach im Sinne physikalischer Chemie vor sich, gradeso wie etwa der Transport der Nahrungsstoffe nach den Verbrauchsorten.

Schwieriger liegen die Dinge im dritten Fall, d. h. da, wo die Durchlässigkeit als solche geändert wird. Aber auch hier kann eine Einrichtung gedacht werden, welche, für jeden gelösten Stoff besonders, das Verhältnis zwischen seiner Innen- und seiner Außenkonzentration gleichsam durch das Öffnen und Schließen eines Ventils konstant erhält. Lägen die Dinge so, dann wäre die Anpassung durchaus primär, ja, sie wäre die deutliche Folge eines Angepaßtseins. Wir wissen zwar im eigentlichen Sinne nichts von den „Einrichtungen“, die hier in Frage kommen müßten, aber sie sind denkbar, und nur darauf soll es hier ankommen.

Wenn wir, etwa für eine Pflanzenzelle, annehmen, es seien in ihrer Plasmahaut verschiedene bestimmt lokalisierte Einrichtungen für osmotische Regulation vorhanden, so würde also die Eigenfunktion dieser Zellteile primär-regulatorischen Charakter haben; ihr harmonisches Funktionieren aber, in erster Linie die Turgescenz der Zelle als eines Ganzen, würde wegen ihrer primär-regulatorischen Eigenfunktion ebenfalls regulierbar sein.

Das Bestehen angepaßter, primär-regulatorisch wirkender „Einrichtungen“ an Zellen mit regulabler Durchlässigkeit ist freilich durchaus nicht erwiesen. Man darf also auch das in der Durchlässigkeit zutage tretende Regulationsgetriebe vitalistisch auffassen (ob schon auch das Nichtbestehen maschineller Einrichtungen hier nicht aus der bloßen Sachlage selbst heraus, wie bei der Embryogenese, zu beweisen ist)⁷⁾. Auch dann würde es sich um primäre Regulationen handeln: der die Durchlässigkeit im „Normalen“ lenkende Faktor wäre ein solcher, daß er auch Störungen von seiten des Mediums regulatorisch gerecht werden kann.

d) Morphologische Anpassungen.

Morphologische Anpassungen kommen auch durch Eigenfunktionen von Zellen oder Zellteilen, d. h. durch ihren Stoff- und Energiewechsel, zustande. Der Unterschied von „rein“ physiologischen Funktionseffekten ist nur der, daß die Funktion sich in Form äußert, d. h. in Stoff- und Energiewechselprodukten, welche in irgendwelchem Sinne und aus irgendwelchem Grunde eine Form besitzen, die mehr oder weniger beständig ist.

Die sogenannte Transpiration der Pflanzen, d. h. die Verwandlung von Wasser in Wasserdampf erfolgt an den Oberflächen nach Maßgabe eines fortwährenden Wassernachschubs von den inneren Geweben her. In sehr trockener Luft nun kann, wenigstens wenn der Boden feucht ist, die Transpiration so stark werden, daß ihre harmonische Funktion gestört wird, so daß die Pflanze „welkt“; in

⁷⁾ Es wird allerdings wahrscheinlich angesichts des Nichtnachgewiesenseins maschineller Einrichtungen, wenn man sich erinnert, daß der erwachsene Organismus aus seiner Ontogenese her stammt, und daß für diese allerdings vitalistische Kausalität erwiesen ist.

sehr feuchter Luft kann sie andererseits so schwach werden, daß der Nachschub von Wasser, damit aber auch weiterwirkend die für die Ernährung notwendige Wasseraufnahme seitens der Wurzeln gestört wird, was ebenfalls eine Störung der harmonischen Funktion des Transpirirens bedeutet.

Die Pflanze vollbringt gegen beide Schäden eine morphologische Anpassung: sie verstärkt oder vermindert die Kutikularbildungen an den oberflächlichen Zellschichten, vermindert oder vermehrt Größe und Zahl der leitenden Gewebszellen u. s. w.

Nun gehört die Bildung von Kutikularsubstanz überhaupt zur Eigenfunktion der Oberflächenzellen. Die Intensität dieser Eigenfunktion ist es also lediglich, die der adaptiven Regulation untersteht: eine deutliche Angepaßtheit mit primär-adaptiver Wirkung. Dasselbe scheint auf den ersten Blick für die morphologische Ausgestaltung der Leitungszellen vorzuliegen. Davon reden wir später unter anderem Gesichtspunkt.

Ähnlich läßt sich die Verstärkung der Festigkeitsgewebe von aufs Land versetzten Wasserpflanzen, ihre Verminderung in unter Wasser gesetzten Landpflanzen auffassen: das Protoplasma der Stützgewebe ist darauf eingerichtet auf bestimmte Intensitäten mechanischer Inanspruchnahme mit Leistungen von bestimmten Intensitäten zu reagieren.

In allen diesen Fällen handelt es sich nicht um den Unterschied eines „Abnormen“ von einem „Normalen“. Alles ist „normal“: unter diesen Umständen im Medium Dieses, unter jenen Jenes; daß den „formativen Reizen“ (Herbst) jeweils adaptiv entsprechen werden kann, gehört zur „Normalität“ der Pflanze. Der Begriff des Adaptiven freilich wird durch Heranziehung des Begriffes „formativer Reiz“ keinen Augenblick beeinträchtigt; im Geschehen liegt zugleich die Adaptation, die eben deshalb primär ist. Freilich gilt das nur für die Abhängigkeit funktioneller Strukturen von formativen Reizen und ich habe früher⁸⁾ ausdrücklich betont, daß notwendige „Mittel“ für das bloße Dasein organischer Gebilde nicht mit formativen Reizen, auf die adaptiv reagiert wird, verwechselt werden dürfen; ein bloßes notwendiges Mittel ist z. B. das Licht für die Bildung vieler Blüten.

Dem Ausgeführten entsprechend läßt sich wohl die von Roux so genannte funktionelle Anpassung der Knochen, Muskeln, Sehnen deuten: Angepaßt ist das Vermögen, in Zuordnung zur Intensität gewisser Reize mit Formeffekten reagieren zu können: was unter normalen Verhältnissen die normale Knochenstruktur im Stoffwechsel dauernd neu schafft⁹⁾ und so erhält, das schafft unter

8) Phil. d. Org. 1, S. 169 ff.

9) Embryologisch wird die Knochenstruktur bekanntlich nicht durch funktionelle Anpassung, sondern rein evolutiv geschaffen.

abnormen Umständen, z. B. nach Knochenbrüchen, eine für diese Verhältnisse adaptive statische Struktur. Das Vermögen zur Bildung der mechanisch wirkenden Substanzen war eben von vornherein so angepaßt eingerichtet — (sei es maschinal oder vital) — daß jeweils ein adaptiver Vorgang herauskommt.

Viele weitere Fälle ähnlicher primärer Adaptationen lassen sich beibringen. Genannt seien noch: die der Art der Ernährung entsprechende Länge des Darmes bei Froschlarven, die verschiedene Art der Ausbildung des Epithels von Salamanderlarven, je nachdem sie im Mutterleibe oder im Wasser aufwachsen u. s. w. Auch Farbanpassungen gehören wohl hierher. —

(Der Text dieser Studie ist schon vor etwa drei Jahren geschrieben worden. Ich ließ ihn liegen, da mir bekannt war, daß Ungerer mit einer größeren begriffsanalytischen Arbeit über Die Regulationen der Pflanzen (Roux' Vorträge zur Entw. Mech., Heft 22, 1919) hervortreten würde. Nachdem ich durch die Freundlichkeit des Verfassers die Korrekturbogen seiner Arbeit lesen konnte, bemerke ich zu allem Vorstehenden, das ich absichtlich unverändert ließ, dieses:

Ungerer hat den von mir im Jahre 1894 in der Analytischen Theorie eingeführten Begriff der Harmonie in sehr scharfsinniger Weise weiter ausgebaut. Er faßt den Begriff weiter als ich. „Alle ganzheitserhaltenden Vorgänge am Organismus, die unter „normalen“ äußeren und inneren Bedingungen verlaufen, sollen harmonisch heißen, das einzelne telokline Geschehen eine Harmonie.“ Neben den Harmonien stehen die auf Störungen hin erfolgenden Regulationen; diese sind „Ganzheitswiederherstellungen“, die Harmonien „Ganzheitserhaltungen“, „Ganzheitsherstellungen“. Echt amphibische Pflanzen z. B. zeigen in ihren respektiven Umgestaltungen Harmonien, Landpflanzen, die, abnormerweise unter Wasser gesetzt, dort weiter leben, Regulationen, bezw. Adaptationen (l. c. S. 56).

Es ist klar, daß Ungerer alles, was im Text primäre Anpassung auf Grund von Angepaßtheit heißt, Harmonie nennen würde. Mir selbst sagt die Ungerer'sche Terminologie sehr zu (man lese bei ihm zu dieser Frage zumal S. 71 ff.) Von meinen Adaptationen würden bei ihrer Annahme nur die sekundären als „Adaptationen“ übrig bleiben.

Wer die Schriften von uns beiden kannte, wird übrigens, wie schon angedeutet, bemerken, daß wir das eigentliche Grundwort Harmonie in verschiedener Weise einführen. Bei mir (s. Phil. d. Org. I, S. 107 ff.) bezeichnet es gewisse sehr allgemeine Sachverhalte, bei Ungerer bezeichnet es konkrete Vorgänge im Rahmen jener Sachverhalte. Auch entspricht Ungerer's allgemeine Darstellung in Sachen der Ganzheitslehre meinem jetzigen philosophischen Standpunkte besser als meine eigene Darstellung von 1909 oder gar 1894. Dem Ungerer hat meine Ordnungslehre (1912) und

anderes von mir mit sehr tief dringendem Verständnis benutzt, und ich mußte sie 1909 erst noch schreiben.)

3. Sekundäre Anpassungen.

Wir haben bis jetzt nur solche Vorgänge betrachtet, welche, wie die Stoffdurchgänge durch die Niere, entweder der reine Ausdruck eines Angepaßtseins waren ohne überhaupt einen eigentlich adaptiven Zug zu besitzen, oder aber primäre Anpassungen darstellten, die sich unschwer auf Angepaßtheiten zurückführen ließen. Gewisse besondere Schwierigkeiten der Sachlage ließen wir dabei absichtlich einstweilen außer acht.

Es stehen nun aber neben den primären Anpassungen die sekundären, welche nicht bloße Variationen des normalen Eigenfunktionierens sind. Wie stehen sie zum Begriff der harmonischen Angepaßtheit?

a) Die Abwehrfermente.

Unter den rein physiologischen Geschehnissen gehört zumal die Bildung der von Abderhalden so genannten „Abwehrfermente“ hierher. In engster Zuordnung zu spezifischen organischen „Giften“, zu denen auch jedes artfremde Eiweiß gehört, kann der Organismus Stoffe, wohl meist Fermente, bilden, welche die fremden, das Funktionsgetriebe schädigenden Stoffe ausfällen oder sie in anderer Weise ihrer Wirkung berauben.

Auch wenn Pilze in „elektiver“ Weise abnorm dargebotene organische Nährstoffe für ihren Stoffwechsel verwerten können, müssen sie wohl außerhalb der Bahnen ihres normalen Funktionierens tätig gewesen sein, und auch wenn es sich bestätigen sollte — (die Ansichten weichen zurzeit voneinander ab) —, daß erwachsene Hunde, die wieder ausschließlich mit Milch gefüttert werden, wieder Lactase bilden, würde eine wenigstens relativ-sekundäre Adaptation vorliegen.

Dagegen gehört nicht hierher das wunderbare harmonische Ineinandergreifen aller einzelnen normalen Verdauungssekrete, wie es in neuester Zeit von Pawlow und seinen Nachfolgern entdeckt worden ist. Das ist nicht einmal primäre Adaptation, sondern nur Angepaßtheit: die Eigenfunktion jedes einzelnen Teiles des Verdauungsapparates ist so geartet, daß sie zugleich harmonisch funktioniert mit Rücksicht auf die Ermöglichung der Eigenfunktion der anderen Teile.

b) Morphologische Anpassungen.

Unter den morphologisch ausgeprägten Adaptivregulationen gehört eine große Menge hierher, ist aber schwer von solchen Regulationen, welche die gestörte Form als Form wiederherstellen, also von Restitutionen, zu scheiden.

Besonders wichtig sind die Ermittlungen Vöchting's¹⁰⁾: Er zwang Knollen von Pflanzen, abnormerweise Bestandteile des Stengels zu werden, und er zwang, andererseits, Teile des Stengels oder den Blattstiel, abnormerweise Knollen zu bilden. In beiden Fällen bildeten sich Gewebsformen — zumal Leitungsgewebe und mechanische Gewebe im ersten, Speicherungsgewebe im zweiten Fall —, welche im normalen Verlauf der Dinge von eben den Teilen, die sie jetzt bildeten, nicht gebildet worden wären.

Die Zellen, welche hier Ausgang der adaptiven Bildungen geworden sind, müssen zunächst einmal die prospektiven Potenzen, d. h. die Bildungsmöglichkeiten, gehabt haben für das, was sie leisteten. Sie müssen zweitens die Fähigkeit gehabt haben auf bestimmte Reize hin jeweils so zu antworten, wie sie es in jedem Falle taten. Das ist selbstverständlich. Es fragt sich nur, was es bedeutet.

In erster Linie aber fragt es sich: Was ist hier eigentlich der „Reiz“? Ist es da, wo die Knolle, weil sie Teil des Stengels geworden ist, abnormerweise Leitungsgewebe bildet, das Vorhandensein des Säftestromes, der gleichsam „weiter will“? Ist es da, wo der Stengel abnormerweise Speicherungsgewebe bildet, das Vorhandensein der Stoffe, die sonst in den normalen Knollen gespeichert werden?

Es scheint auf den ersten Blick so zu sein, und wir wollen es einstweilen annehmen, abgesehen davon freilich, daß, wie gesagt, die Adaptivleistung mit einer Restitutionsleistung sich paart¹¹⁾. Die Zellen, welche die Adaptation leisten, würden, wenn es so wäre, das Vermögen besitzen, auf das durch den Versuch neu geschaffene Funktionsgetriebe, also auf das Dasein des abnormen Säftestroms oder auf das Dasein zu speichernden Stoffe hin, so zu antworten, daß sie ihre Eigenfunktion derart ändern, daß ihre Beteiligung an der Neuordnung des gesamten Funktionsgetriebes möglich ist, wobei diese Änderung der Eigenfunktion morphologische Ausprägung gewinnt.

Ist das nun wirklich „sekundäre“ Anpassung, d. h. Anpassung, die nicht in den Rahmen der normalen Funktionsfaktoren fällt? Oder ist es etwa doch „primäre“ Anpassung (nach Ungerer also Harmonie), die weiterhin auf Angepaßtsein, wenn auch nur mit Rücksicht auf ein „Vermögen“ zurückgeht?

Die Antwort muß hier wohl lauten wie folgt:

10) H. Vöchting, Zur Physiologie der Knollengewächse, Jahrb. wiss. Bot. 34, 1899; s. a. H. Winkler, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel, ebenda 45, 1907, und S. Simon, Exp. Unt. über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen, ebenda 45, 1908.

11) Vöchting hat die Bildung von Speicherungszellen im Stamm auch gesehen, wenn keine Stärke, die gespeichert werden sollte, vorhanden war.

Die Anpassung ist insofern sekundär, als sie eine Leistung zeitigt, welche im normalen Verlauf der Dinge nie gezeitigt worden wäre. Sie ist aber trotz allem primär, insofern eben das „Vermögen“ der sich betätigenden Zellen offenbar gegeben sein muß — werde es vitalistisch oder als Einrichtung gedacht.

Legt man den Nachdruck auf das zweite, auf das Gegebensein des Vermögens, so gibt es nun freilich ganz offenbar überhaupt keine „sekundären“ Regulationen? Denn ohne „Vermögen“ dazu geschieht überhaupt nichts. Ist doch auch eine gänzlich atypische Regeneration insofern nicht eine sekundäre Regulation, als sie auf dem „Vermögen“ des Reagierenden ruht.

Man verzichtet aber, meine ich, auf ein trotz allem wertvolles Begriffspaar, wenn man in dieser Weise den Begriff der sekundären Regulation ganz streicht, bloß weil auch jede sekundäre Regulation auf vorhandenen Potenzen ruht.

Es bleibt der Unterschied zwischen dem „sich im normalen Verlauf betätigen“ und dem „sich nicht im normalen Verlauf betätigen“, wo „normaler Verlauf“ heißt: normale Ontogenese und normale Variationsbreite des Mediums, und wobei „Medium“ für jede Zelle auch die Gesamtheit aller anderen Zellen einschließlich ihres Funktionsgetriebes ist. Und legt man nun auf diesen Unterschied Gewicht, so bleibt auch der Unterschied zwischen primären und sekundären Regulationen und insonderheit Adaptationen. Er mag gelegentlich schwankend sein, aber er bleibt für die meisten Fälle deutlich bestehen: wie denn z. B. im Gebiet des rein physiologisch-adaptiven die Anpassung an „Gifte“ deutlich sekundär-adaptiv bleibt, während man im Bereich der oben erörterten Durchlässigkeits-adaptationen gelegentlich schwanken möchte, ob die „normale Variationsbreite des Mediums“ noch gewahrt oder überschritten ist.

Wir halten also den Begriff der sekundären Adaptation aufrecht, obwohl auch sie auf gegebenen Potenzen und insofern auf Angepaßtheit geradezu logisch beruhen muß.

Das Problem des Vitalismus aber, das wir hier kurz in die Frage kleiden können: „Sind die Potenzen ‚Einrichtungen‘ oder nicht“?, soll an dieser Stelle unberührt bleiben. —

4. Die drei möglichen Wege aller Anpassung.

Es soll jetzt die Gesamtheit der Adaptationen unter einem neuen Gesichtspunkt betrachtet werden.

Wir werfen die Frage auf: Wie kann überhaupt grundsätzlich eine Anpassung an ein durch Änderungen des Mediums bewirktes Funktionsgetriebe erfolgen, wo doch das bestehende Funktionsgetriebe durch die Änderung des Mediums zunächst jedenfalls einmal gestört ist?

Offenbar kann die Zuordnung der Adaptation zur ursprünglichen Störung von dreierlei Art sein¹²⁾:

Erstens: Die störende Ursache wird als Ursache beseitigt.

Zweitens: Die störende Ursache wird in ihrer Wirkung gehemmt.

Drittens: Die durch die störende Ursache gesetzte Störungswirkung wird durch eine Gegenwirkung ausgeglichen.

Der erste Fall liegt wohl nur bei der sogenannten Antikörperbildung vor: die „Gifte“ werden als Gifte beseitigt.

Der zweite Fall liegt vor bei allen Durchlässigkeitsadaptationen, Transpirationsadaptationen u. s. f. Die geänderte störende Ursächlichkeit des Salzgehaltes des Mediums, des Wassergehaltes der Luft bleibt bestehen, kann sich aber nicht mehr schädigend äußern.

Der dritte Fall liegt vor bei den morphologischen Gewebsadaptationen, die Vöchting und seine Nachfolger entdeckt haben. Die störende Ursache hat ihre Wirkung getan, und diese Wirkung bleibt auch bestehen; aber es geschieht etwas, was trotzdem das harmonische Funktionsgetriebe herstellt: Speicherzellen sind fort, der Säftestrom ist gestört, d. h. gesättigt mit Produkten, welche der Speicherung bedürfen; es bilden sich Speicherzellen.

5. Reizort und Anpassungsort.

Selbstverständlich ist, daß nur adaptiv (und ebenso restitativ) reagieren kann, was einen Reiz zum Reagieren empfindet. Aber der Reiz, welcher das Reagierende trifft und zur Reaktion veranlaßt, braucht nicht die erste Veränderung zu sein, welche von derjenigen Änderung des Mediums, welche überhaupt die Anpassung bedingte, am Organismus gesetzt worden ist. Wir nennen primären Reiz die als erste von der Änderung des Mediums gesetzte Veränderung am Organismus; den das eigentlich Reagierende treffenden Reiz nennen wir Endreiz; zwischen primärem Reiz und Endreiz besteht eine Reizvermittlung¹³⁾.

Primärer Reiz und Endreiz haben eine jeweils bestimmte Örtlichkeit; beide Örtlichkeiten können zusammenfallen, alsdann fallen auch primärer Reiz und Endreiz zusammen. Das wird z. B. der Fall sein, wenn Adaptationen isolierter Zellen mit Rücksicht auf ihre Durchlässigkeit in Frage kommen, obwohl auch hier verschiedene Teile der Zelle für primären Reiz und Endreiz (nebst Reaktion) in Frage kommen mögen.

Im allgemeinen wird folgender Sachverhalt verwirklicht sein:

Eine Änderung des Mediums, im weitesten Sinne des Wortes, stört eine harmonische Funktion, d. h. eine Wirkung irgendeines

12) s. Organische Regulationen S. 127f. Die dort gegebene Analyse ist hier schärfer gefaßt.

13) s. Organische Regulationen B, Kapitel III u. IV.

eigenfunktionierenden Teiles. Die Störung wird berichtigt in irgend-einer der drei möglichen im vorigen Abschnitt aufgezählten Formen. Das kann offenbar jeweils in zwei verschiedenen Formen geschehen:

entweder so, daß eben die Eigenfunktion des Teiles, welcher jetzt sozusagen „falsch“, d. h. mit Rücksicht auf das harmonische Ganze falsch, funktioniert, abgeändert wird,

oder so, daß irgendwo anders eine Eigenfunktionsänderung eintritt, welche die Wirkungen jenes jetzt „falsch“ funktionierenden Teiles aufhebt.

Im ersten Fall, der z. B. bei adaptiven Durchlässigkeitsänderungen von Oberflächen und wohl auch bei funktioneller Anpassung an mechanische Inanspruchnahme verwirklicht ist, wird meist primärer Reiz, Endreiz und Reaktion zusammenfallen. Im zweiten Fall wird das nicht der Fall sein, wie denn z. B. bei zu starker Transpiration in sehr trockener Luft die jetzt im harmonischen Sinne „falschen“ Funktionen des inneren Flüssigkeitstransportes ungestört weiter laufen, ihre die Harmonie schädigenden Wirkungen aber dadurch berichtigt werden, daß die Oberflächen der Pflanze eine stärkere Cuticula bilden.

Beide Fälle kombinieren sich mit den drei im vorigen Abschnitt unter anderem Gesichtspunkt gewonnenen möglichen Adaptationsmannigfaltigkeiten, so daß, wer will, hier sechs verschiedene Fälle des Adaptationsgetriebes unterscheiden mag.

Wenn eine Störung des harmonischen Funktionsgetriebes dadurch kompensiert wird, daß die jetzt „falsche“ Eigenfunktion des eigentlich bedeutsamsten Teiles ruhig weiter läuft, ihre schädliche Wirkung aber durch Eigenfunktionsänderung eines anderen Teiles kompensiert wird, so liegt es eben in der allgemeinen Konstellations- und Funktionalharmonie des Organismus begründet, daß auf diese Weise Abhilfe geschaffen werden kann: Oberflächen reagieren nun einmal auf eine gewisse Stärke des Transpirationsstromes mit Cuticulabildung, das ist ihre „Potenz“, ihr „Vermögen“, und wegen der Konstellation des Ganzen bedeutet dieses Vermögen ein Angepaßtsein, aus dem primäre Anpassungen („Harmonien“ nach Ungerer) fließen.

Bei der Bildung der Abwehrfermente („Antikörper“) können auch nur gewisse Teile des Organismus sekundär-adaptiv reagieren; ihre Wirkung schützt aber, wegen der Konstellation des Ganzen, die eigentlich geschädigten Teile, welche selbst nicht reagieren können.

Alle diese Dinge bieten keine besonderen Schwierigkeiten: daß alles letztlich auf das konstellatorisch-harmonische Dasein, sei es (mechanistisch) von Einrichtungen oder (vitalistisch) von Vermögen zurückgeht, ist die wesentlichste Einsicht. Viel bedeutsamer wird die Frage nach dem Ort des primären Reizes, dem Ort des Endreizes und der Reaktion, und der Vermittlung zwischen beiden im

Gebiet der Restitutionslehre. Hierüber sind meine „Organischen Regulationen“ (S. 110 ff.) und meine Schrift „Der Restitutionsreiz“ (1909) zu vergleichen.

6. Der Zustand der die Anpassung leistenden Zellen.

Wir kommen zu den seltsamsten Erscheinungen, welche die Lehre von der Anpassung kennt. Es handelt sich da ganz vornehmlich um morphologische Anpassungen, wenigstens soweit die Sachlage näher erforscht ist.

Nur in seltenen Fällen vermögen sich, bei Tieren sowohl wie bei Pflanzen, histologisch voll ausdifferenzierte Zellen noch zu teilen. Wie wird nun Anpassung geleistet, wenn es dabei auf eine quantitative Zunahme eines Organs ankommt, bei der die Zahl der das Organ zusammensetzenden spezifischen Zellen vermehrt werden soll, ohne daß die vorhandenen ausdifferenzierten Zellen des Organs noch leistungsfähig sind, oder wenn Gewebe gebildet werden sollen, die an den betreffenden Orten im Normalen weder vorhanden sind noch waren?

Da bilden, so heißt es, „indifferente“ oder „embryonale“ Zellen den Ausgang des adaptiven Geschehens. Entweder sie sind von vorneherein da, wie z. B. im Cambium der Pflanzen, oder sie werden durch eine Art Rückbildung seitens schon ein wenig differenzierter, aber noch teilungsfähiger Zellen, wie z. B. der sogenannten Parenchymzellen, erst gebildet, ein Vorgang, der einigermaßen an die Furchung des Eies erinnert. Winkler¹⁴⁾ hat bei seinen Untersuchungen, in denen er Blattstiele zwang, die Organisation eines Stengels, also einer Hauptachse, anzunehmen, solche Fälle in besonderer Deutlichkeit aufgedeckt, ebenso Vöchting und Simon; sie kommen aber bei fast allen morphologischen Anpassungen, auch im Tierreich, vor; auch z. B. da, wo, ohne daß Teile entnommen worden wären, Anpassungen der Leitungs- und der mechanischen Gewebe an neue Erfordernisse der Transpiration oder der mechanischen Beanspruchung in Frage stehen.

Die „indifferente“ Zelle, sei sie vorhanden gewesen oder erst neu gebildet, hat hier eine ungeheuer reiche prospektive Potenz, d. h. sie „kann“ alles im Rahmen der Organisation der betreffenden Art nur irgendwie Erdenkbare leisten: sie kann zu jeder beliebigen Art von einzelner Gewebezelle werden, zu Holz-, Bast-, Leitungsfaser, sie kann aber auch zu einem ganzen Vegetationspunkt werden, d. h. einen ganzen Sproß oder eine ganze Wurzel aus sich hervorgehen lassen. Ihr letztgenanntes Vermögen geht die restitutiven Leistungen des Organismus an und kommt für unsere Betrachtungen, die sich ja nur mit Anpassungen beschäftigen, nicht in Frage. Um so mehr kommt für unsere Untersuchungen das Vermögen „in-

14) s. o. S. 444, Anm. 10.

„differenter“ Zellen in Frage, zu Einzelgebilden jeder erdenkbaren Art im Dienste morphologischer Anpassung sich auszugestalten.

Das eigentlich Seltsame bei diesen Geschehnissen ist zunächst einmal dieses: Es handelt sich ausgesprochenermaßen um eine Anpassung zugunsten eines neuen Funktionsvermögens, das eben durch die gestörte Harmonie des Ganzen benötigt ist. Aber um eigentliche „funktionelle Anpassung“ im Sinne Roux' handelt es sich doch nicht. Bei dieser wird schon Funktionierendes durch sein erhöhtes Funktionieren zu noch besserem Funktionieren in seiner Ausbildung gesteigert: schon funktionierende Zellen vergrößern sich (Hypertrophie) oder teilen sich (Hyperplasie). Aber in den Fällen, an welche wir denken, wird gar nicht „schon“ funktioniert; ja, auch bei vielem, was kurzerhand „funktionelle Anpassung“ genannt wird, beteiligen sich Zellen, welche nicht „schon“ funktionieren, sondern „indifferent“ sind, so daß sich also auch ein gutes Teil von dem, was unter dem Titel einer funktionellen Anpassung im Roux'schen Sinne geht, unserm Probleme eingliedert. Die eigentlich echte funktionelle Anpassung, an der sich nur bereits funktionierende Zellen beteiligen, ist sogar wahrscheinlich sehr selten.

Wo indifferente Zellen, ob schon vorhanden oder neu gebildet, zu morphologischen Anpassungen dienen, da geschieht also nicht etwas durch Funktion für „bessere“ Funktion, sondern da geschieht nur etwas für Funktion. Und es kann, je nach Umständen, an einer beliebig herausgegriffenen indifferenten Zelle das Allerverschiedenste für künftiges Funktionieren geschehen¹⁵⁾.

Die prospektive Potenz einer indifferenten Adaptionszelle ist außerordentlich reich. Aber doch in ganz anderem Sinne, als etwa die Potenz echter embryonaler Zellen sehr reich ist: Die Gesamtheit echt embryonaler Zellen, z. B. der Blastulazellen des Seeigelkeims, bildet bekanntlich ein „harmonisch-äquipotentielles System“: jede Teilgesamtheit dieser Zellen, wie sie durch das Experiment in beliebiger Weise hergestellt ist, kann „das Ganze“ durch Zusammenwirken der Teile leisten, woraus, angesichts der Beliebigkeit der Operation, folgt, daß „Jedes jedes Einzelne kann“ und mit jedem Anderen zusammen in Harmonie arbeitet — daher eben der Name „harmonisch-äquipotential“. Bei adaptiven Zellen mit reicher Potenz kommt nicht das Formganze als solches in Frage, sondern eben die Anpassung an neu geschaffene Umstände des Funktionierens. Da besteht ein ganz besonderer „formativer“, d. h. zu spezifischer morphologischer Ausbildung führender, Reiz für jede einzelne Zelle, ein Reiz, der sich aus der durch das gestörte Funktionsgetriebe geschaffenen Sachlage in jedem Falle ergibt.

15) Zuerst aufgerollt ist dieses Problem Phil. d. Organ. I, S. 183 f.

Was ist nun der „Reiz“ in jedem Falle, und was ist der letzte Grund dafür, daß jedem in Frage kommenden Reiz seitens der indifferenten Zelle adaptiv entsprochen werden kann?

Es ist, wie oben gesagt wurde, bei allen morphologischen Adaptationen, bei denen die gestörte Funktion und die Adaptation an sie durch Entnahme von Teilen hervorgerufen wurde, wie also z. B. in den Versuchen Vöchting's und Winkler's, restitutives Geschehen eng mit adaptivem verweben. Aber es ist eben doch auch adaptiv-morphologisches Geschehen da. Soweit nun dieses da ist, geht es nicht an, wie es für die eigentliche Embryogenese notwendig ist, einer formbildenden Entelechie, als einer sozusagen intensiven Mannigfaltigkeit, in Ermangelung nachweisbarer formativer Einzelursachen alles aufzubürden. Das „System“ indifferenter Zellen, was bald in diesem, bald in jenem Sinne Adaptation leistet, ist also nicht ein harmonisch-äquipotentielles System im Sinne der Embryologie¹⁶⁾ und der echten Umdifferenzierungsrestituten. „Harmonisch“ ist gewiß auch alles, was adaptiv geschieht, aber doch ganz anders: auf das harmonische Ineinandergreifen der Funktionen kommt es an, nicht darauf, daß „Form“ der Ganzheit da sei.

Es muß also von einzelnen Funktionsänderungen als von einzelnen Reizen geredet werden. Aber wie das?

Wasser und Nahrungsstoffe sollen geleitet werden, Festigkeit soll erzielt werden, Stoffe sollen gespeichert werden. Und es geschieht; die „indifferenten“ Zellen machen, daß es geschehen kann. Ja, sie bilden sich wohl gar erst aus einer halbdifferenzierten Zelle, um alsdann zu machen, daß es geschehen kann. Und die eine indifferente Zelle formt sich so, die andere formt sich anders, obwohl jede sich nach jeder der überhaupt möglichen Richtungen hin formen könnte.

Handelt es sich, wie z. B. in den Versuchen von Kohl¹⁷⁾, nur darum, daß je nach dem Feuchtigkeitsgrad des Mediums neue leitende und mechanische Gewebe, ja, wohl gar von normalerweise nicht vorkommender Art¹⁸⁾, gebildet werden, so liegt die Sache noch relativ einfach. Hier darf hypothetisch gesagt werden, daß

16) Ein echtes harmonisch-äquipotentielles System auf botanischem Gebiet hat K. Linsbauer nachgewiesen (Denkschr. Ak. Wien 93, 1915, S. 108): Sproßvegetationspunkte gestalten sich nach Quer- oder Längsoperationen in echt harmonisch-äquipotentieller Weise um (Wurzelvegetationspunkte dagegen „regenerieren“ sich nach Verletzungen, d. h. sie ersetzen das fehlende durch Sprossung). Das neue Plerom entsteht bei dieser „morphollaktischen“ Umgestaltung (T. H. Morgan) aus inneren Schichten des Periblems. Nur der äußerste Teil des Urmeristems ist der harmonischen Regulation fähig.

17) Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. 1886. Weiteres bei Ungerer l. c. S. 190ff.

18) z. B. Sklerenchym in den Versuchen von Kohl, sogenanntes Aerenchym bei den Wasserformen der Jussiaea.

es sich um formative Reize¹⁹⁾ handle, welche auf bestimmte Einrichtungen der gereizten Zellen auslösend wirken, die dann eben mit „Mechanomorphosen“, „Hydromorphosen“ u. s. w. reagieren. Das Ganze wird zu primärer Anpassung auf Grund von Angepaßtheit. Das ist grundsätzlich denkbar, wenn es auch eine starke Zumutung ist, bloß quantitative Unterschiede, etwa in der Wasserverteilung, als Reize für qualitative Verschiedenheiten ansehen zu sollen²⁰⁾.

Für die Versuche von Winkler und Vöchting, bei denen das Anpassungsgetriebe auf gänzlich abnorme Störungen hin, die mit der Entnahme oder Verlagerung von Teilen verknüpft sind, ins Spiel tritt, liegt aber alles denn doch wesentlich anders, und auch in jenen anderen Fällen bietet die Entstehung normalerweise nicht vorkommender Gewebe denn doch auch eine besondere neue Schwierigkeit für die Hypothese der „Einrichtungen“.

Es müßte „Einrichtungen“ geben, die sich im normalen Lebenslauf des Organismus nie äußern! Und was für welche? Ganz ungeheuer mannigfaltige in ein und derselben „embryonalen“ Zelle.

Und dabei ist die Gesamtheit dessen, was herauskommt, zwar nicht eine eigentliche morphologische Einheit, aber doch ein Ganzes seinem Funktionieren nach. Kann das in lauter Einzelreizwirkungen aufgelöst werden?

Man denkt hier an die Gallen, welche ja auch in ganz seltsamer Weise „Einheiten“ sind, freilich nicht, wie die rein morphologischen Ausprägungen, in sich selbst ruhende und auch nicht funktionelle, sondern „fremddienlich-zweckmäßige“ (E. Becher).

Über die „Reize“, welche Gallen hervorrufen, weiß man nun auch — nichts. Sicher genügt als Reiz nicht ein spezifischer chemischer Stoff. W. Magnus²¹⁾ hat ein destruktives und ein konstruktives Stadium bei der Gallbildung unterschieden und für die Ausbildung des zweiten den dauernden von der Larve ausgehenden Wundreiz, aber auch stoffliche Reize (enzymatische Hemmungen, Antienzyme) verantwortlich gemacht, freilich nicht im Sinne eigentlicher einfacher „Morphosen“, sondern durch Vermittlung einer Beeinflussung der allgemeinen Stoffwechselverkettungen. Das sagt wenig und soll auch, wie Magnus offen zugibt, wenig sagen. Küster²²⁾ ist etwas optimistischer bezüglich der Auflösung der zu den Gallbildungen führenden Ursachen in Faktorenkombinationen; aber Positives kann er auch nicht bringen, und, wenn er sagt, daß „aus jedem Gewebe alles werden kann“ (l. c. S. 325), so rollt er damit im Grunde eine ungeheure Schwierigkeit auf, die dadurch

19) S. Herbst, Biol. Zentralblatt 15, 1895 und format. Reize in d. tier. Ontogenese, 1901.

20) s. z. B. Simon, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 26, 1908, S. 392 f.

21) Die Entstehung der Pflanzenzellen, Jena 1914.

22) Pathol. Pflanzenanatomie 2. Aufl. 1916, zumal S. 319 ff. u. 354 f.

wenig gemildert wird, daß bei Gallbildung vielleicht gar nicht oder doch nur in sehr seltenen (alsdann phylogenetisch verständlichen?) Fällen artfremde Gewebssorten auftreten sollen, während alles gut Gesicherte sich nur als, nach Größe, Form und innerer Ausgestaltung freilich den Rahmen des Normalen überschreitende, Konstruktionen aus den arteigenen Gewebsformen darstellt.

Was weiß man überhaupt (und was „vermutet“ man nicht nur) über das Bestehen innerer Reizverkettungen bei Pflanzen, wie sie doch für das Verständnis der sekundären Adaptationen sowohl wie der Gallen anzunehmen wären? Soviel ich sehe, beschränkt sich ein wirklicher Nachweis hier auf eine Ermittlung von Haberlandt²³): Isolierte Gewebsplatten aus dem Mark der Kartoffelknolle und einige andere Objekte zeigten nur dann Zellteilungen, wenn sie ein Fragment der Leitbündel enthielten; bündelfreie Platten konnten andererseits durch Anlegen bündelhaltiger zu Teilungen gebracht werden.

Man sieht: das Nichtwissen ist groß. —

Das, um was es sich bei der Frage der morphologischen Adaptationen sowohl wie bei der Frage der Gallen handelt, ist doch ganz offenbar die Lokalisation dessen, was geschieht; es ist die Ort- und Zeitfrage, die in den Vordergrund tritt, ebenso, nur in anderer Form, wie bei dem embryologischen Problem, und zwar die Ort- und Zeitfrage mit Rücksicht auf das zur Einheit Beieinandersein von all dem Einzelnen, was da ist. Warum ist Solches jetzt hier, in Verbindung mit jener Gesamtheit des anderen Solchen? — Das ist das Problem.

Eine zum Beweise des Vitalismus führende Diskussion des Sachverhalts, wie sie beim harmonisch-äquipotentiellen System möglich ist²⁴), ist nun hier freilich nicht möglich; als außerordentlich unwahrscheinlich darf es aber wohl gelten, daß eine Einrichtung den echten („sekundären“) Adaptationen zugrunde liege.

II. Zur Lehre vom Rhythmus.

Alle Formbildungsvorgänge, in der Ontogenese sowohl wie bei Restitutionen, geschehen in vielen einzelnen wohl geordneten Phasen; nicht entsteht der Organismus aus dem Keim durch einen einzigen Werdeakt, gleichsam auf einen Schlag. Auch im Leben des Erwachsenen setzt sich auf gewissen Gebieten des Geschehens diese Rhythmik fort, z. B. bei der Reifung der Sexualprodukte, beim Treiben und Blühen, beim Laubfall der Bäume.

23) Sitz.-Ber. Akad. Berlin Nr. 16, 1913 und Nr. 46, 1914.

24) Vgl. außer meinen früheren Darstellungen meine neue Formung der Theorie der Äquipotentialität in Logische Studien über Entwicklung I und II (Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Heidelberg, phil. hist. Kl. 1918 Nr. 3 und 1919), sowie die Anhänge zu meiner Schrift Der Begriff der organischen Form (Abh. z. theor. Biol. herausgeg. von Schaxel Nr. 3).

Klebs²⁵⁾ hat in einer Reihe sehr wertvoller Untersuchungen den Nachweis geführt, daß pflanzliche Rhythmik, wie sie sich bei dem eben genannten Treiben und Blühen sowie beim Laubfall der höheren Pflanzen, wie sie sich auch bei der Abfolge der vegetativen und der sexuellen Ausgestaltungen der Pilze und Algen zeigt, von äußeren Bedingungen, unmittelbar oder mittelbar, abhängt, daß sie nicht „immanent“ oder „autonom“ ist²⁶⁾. Jede Phase erscheint als Reaktion auf eine besondere Bedingungskonstellation, und zwar letzthin auf eine Konstellation „innerer Bedingungen“, welche aber auf vorangegangene „äußere“ Bedingungskonstellationen zurückgeht: „Erblich fixiert ist die spezifische Struktur mit allen ihren zahllosen Potenzen; alles was sich tatsächlich entwickelt, d. h. verwirklicht wird, geschieht unter der notwendigen unmittelbaren oder mittelbaren Einwirkung der Außenwelt“ (Biol. Zentr. 37, 413).

Die Rhythmik der Formbildung ist also nach Klebs nicht „erblich fixiert“; sie ist es nach seiner Ansicht nicht nur nicht für die Fälle, für welche er, wie uns scheint, allerdings ihr Nichtfixiertsein experimentell zwingend nachgewiesen hat, für Austreiben und Blühen der höheren Pflanzen, Blattfall der Bäume, Fortpflanzung der Thallophyten, sie ist es nach seiner Ansicht nie: „Es wäre denkbar, daß die Bildung von Wurzel und Sproß oder von Kotyledonen des Embryo auf Grund der in der Eizelle vorbereiteten inneren Bedingungen geschähe. Es würde sich dabei nicht um eine ‚erbliche Fixierung‘ handeln . . . Vielmehr würde es sich um eine gewisse Fixierung der inneren Bedingungen durch die vorbereitende Außenwelt handeln. Der Nachweis würde damit zu liefern sein, daß man durch geeignete Vorbehandlung die Entwicklung des Embryo in andere Bahnen leitet“ (l. c. 403).

Hier überträgt, wie man sieht, Klebs seine Auffassung auf ein anderes Gebiet des Formbildungsgeschehens, auf die Ontogenese oder Embryologie im engeren Sinne.

Gewiß, Blühen und Sprossen, Laubfall und Blattaustrieb, Wachsen und Sporenbildung der Algen und Pilze sind auch Formbildungs-

25) Vgl. vor allem: a) Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896; b) Jahrb. wiss. Bot. 35, 1900; c) Willkürliche Entw.-Änderungen bei Pflanzen, Jena 1903; d) Biol. Zentr. 24, 1904; e) Sitz.-Ber. Akad. Heidelberg 1911 und 1913; f) Biol. Zentr. 32, 1912; g) Jahrb. wiss. Bot. 1915; h) Biol. Zentr. 37, 1917.

26) Klebs will bekanntlich den Begriff des „Reizes“, wie er in neuerer Zeit namentlich von Pfeffer (Pflanzenphysiologie) und Herbst (Biol. Zentr. 14 und 15) erörtert worden ist, abschaffen und nur gleichwertige äußere Bedingungen gelten lassen. Vgl. hierzu zumal Biol. Zentr. 24, 1904, S. 450, sowie die sehr klare zusammenfassende Darstellung der Klebs'schen Forschungs- und Denkergebnisse von Ungerer (Naturwissenschaften 6, 1918, S. 683). Ich glaube nicht, daß man mit der Lehre von der „Gleichwertigkeit“ auskommt, auch dann nicht, wenn man zugibt, daß für den Begriff des Reizes seine Quantität nicht bedeutungslos sei. Man vergleiche in meiner Phil. d. Organ. I, S. 99 ff. Übrigens sind diese Dinge für das, was in diesem Aufsatz erörtert werden soll, ohne unmittelbare Bedeutung.

vorgänge. Aber sie geschehen an solchen Formen, welche ich früher²⁷⁾ als offene bezeichnet habe im Gegensatz zu den geschlossenen Formen, wie alle Tiere mit Ausnahme der stockbildenden es sind. Anders gesagt: die soeben genannten Formbildungen betreffen Organismen, insofern sie offene Formen sind — (daß sie nicht nur „offen“ sind, werden wir alsbald sehen). Eine offene Form ist nun aber, wie der Name besagt, gar nichts eigentlich zur Einheit geschlossenes, jedenfalls besitzt sie keine klare höchste Einheit. Sie besteht aus Teileinheiten (Blattsprosse, Blühsprosse, Mycelsprosse, Sporangien), und zwar aus Teileinheiten verschiedener Sonderart, und setzt diese in ungeschlossener Weise zu ihrer Übereinheit, die eben deshalb eine offene Übereinheit ist, zusammen. Daß dieses „offene“ Zusammensetzen der Teileinheiten zur Übereinheit durchaus von letzthin äußeren Bedingungskonstellationen abhängt, daß hier kein immanenter Rhythmus waltet, das hat Klebs wirklich nachgewiesen.

Aber sind die pflanzlichen Teileinheiten auch „offen“ und mit Rücksicht auf die Verwirklichung ihrer Bestandteile durchaus ohne inneren Rhythmus. Klebs meint es, wie gesagt. Es ist klar, daß er damit seinen früheren Untersuchungen gegenüber Neues meint. Das Werden der pflanzlichen Teileinheiten, gehe es von Ei, Spore, Vegetationspunkt oder Adventivzelle aus, galt bisher als eigentliche geschlossene Ontogenese, der Ontogenese der Tiere vergleichbar. Klebs möchte nachweisen, daß auch hier von „immanentem Rhythmus“ des Geschehens nicht die Rede sei.

Für die Entwicklung der Prothallien der Farne aus der Spore, meint Klebs, sei ihm ein solcher Nachweis in gewissem Rahmen geglückt. Durch Einwirkung verschiedener Lichtarten und verschiedener Lichtintensität konnte er Wachstum und Zellteilung in den drei Achsen des Raumes geradezu beherrschen in ihrem Auftreten, ebenso die Bildung der Antheridien und Oogonien. Jede Wachstumsform des Prothalliums soll einem bestimmten verwickelten Faktorengleichgewicht entsprechen²⁸⁾. Freilich handelt es sich experimentell im Grunde doch nur um ein zeitliches Hinausziehen der einzelnen Bildungsphasen: im roten Licht kam es schließlich doch zur Teilung in der dritten Dimension und zur Archegonienbildung, es dauerte nur sehr lange. Nie werden die einzelnen Phasen der Formbildung miteinander vertauscht.

Das scheint uns wichtig zu sein; doch wollen wir es zunächst nicht weiter erörtern.

Wie nun steht es mit tierischer Formbildung? Da liegen eigentlich nur die Versuche von Herbst vor, denn alle Versuche an Amphibieneiern haben bloß recht unbestimmte Hemmungen durch

27) Phil. d. Org. I, S. 48; dasselbe schon Analyt. Theorie d. org. Entw. 1894, S. 105.

28) Sitz.-Ber. Heidelberg 1916, Nr. 4, 1917 Nr. 3 u. 7.

Einwirkung abnormer Medien erzielt. Herbst hat an Echinodermenkeimen bekanntlich (neben vielem anderen Wichtigem, das uns hier nicht angeht) festgestellt:

1. daß Mangel von Schwefel im Seewasser die Ausbildung der Bilateralität verhindert zugunsten eines radiären Körperbaues der Larven²⁹⁾;

2. daß Rhodankalium und buttersaures Natrium bei Asterias die Gastrulation unterdrückt³⁰⁾, so daß die Mesenchymbildung abnormerweise an der Blastula erfolgt; freilich liegt die für die Gastrulation bestimmte Zellenplatte in ihr und ist nur nicht ausgewachsen;

3. daß Zusatz von Lithiumsalzen zum Meerwasser die Bilateralität unterdrückt, die Darmzellenzone ungeheuer erweitert und das Auswachsen des Darmes nach außen anstatt nach innen bedingt³¹⁾.

Um eine Umkehr von Formbildungsphasen handelt es sich auch hier nicht. —

Klebs nennt das im letzten Grunde Verantwortliche bei aller Formbildung „spezifische Struktur“, ich nenne es „Entelechie“. Ich glaube gezeigt zu haben, daß es etwas grundsätzlich Unmaschinelles, also keine „Struktur“ ist. Klebs behauptet aber auch nicht etwa, zu wissen, daß seine spezifische Struktur eine „Struktur“ sei; die Annahme, daß es sich um eine „Struktur“ handle, ist ihm nur eine heuristische Hypothese, welche er aufstellt, da er (zu Unrecht)³²⁾ meint, der Vitalismus hemme den Fortgang positiver Forschung. Ich meine also, wir können uns trotz allem verständigen. Und so möchte ich denn mit Klebs³³⁾ die folgende wichtige Frage erörtern:

Muß das für die Formbildung Maßgebende (nach Klebs Struktur, nach mir Entelechie) so gedacht werden, daß es nur den Inbegriff des morphogenetisch Möglichen überhaupt darstellt ohne Rücksicht auf seine Verwirklichung, welche vielmehr in jeder Beziehung, auch mit Rücksicht auf alle Rhythmik, alle Phasen, von außen kommt? Oder muß jenes Maßgebende so gedacht werden, daß es nicht nur Möglichkeitsinbegriff ist, sondern auch wenigstens gewisse auf die Verwirklichung in Phasen gerichtete Kennzeichen an sich trägt?

Nach Klebs ist, ohne Rücksicht auf die Frage des Vitalismus, die erste Frage zu bejahen, die zweite zu verneinen.

29) Arch. Entw. Mech. 17, 1904, S. 317.

30) Arch. Entw. Mech. 2, 1896, S. 482.

31) Zeitschr. wiss. Zool. 55, 1892 und Mitt. Station Neapel 11, 1893.

32) S. hierzu meine Schrift Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft, 2. Aufl., 1911, S. 24.

33) Dieser Aufsatz war geschrieben, ehe der verdiente Forscher einer töckischen Krankheit erlag. So muß ich mich denn jetzt mit ihm unterhalten, wie man sich mit einer fest umschriebenen historischen Persönlichkeit unterhält und muß die Verteidigung seinen Anhängern überlassen.

Konsequent zu Ende gedacht heißt das: Ein Hühnerei müßte auch unter entsprechenden „Bedingungen“ gleich nach der Furchung ein Auge bilden können, eine jüngste Pflanze an Stelle der Kotyledonen sofort die Blüte u. s. w., und zwar ohne daß eine deutliche Unterdrückung des normal Dazwischenliegenden von außen statthät.

Wir kennen nun nichts, was dafür spräche. In Klebs' eigenen Versuchen an Farnprothallien gab es lange Phasenverzögerung, in den Versuchen von Herbst gab es Hemmungen und Modifikationen; aber es gab keine Umkehr, auch keinen eigentlichen Phasenausfall. Aber trotzdem könnte Klebs recht haben.

Ich selbst habe nie gesagt, daß die Entelechie allein für das Zustandekommen der Formbildung genügt: mindestens drei polare Achsen im Protoplasma des Eies nehme ich als materiell gegeben an³⁴⁾, auf daß es zu dreidimensional ausgeprägter Formbildung komme. Denn die Entelechie, als ein Unräumhaftes, kann ja doch nicht „dreidimensional“ sein. Klebs' „Struktur“ könnte das: damit hätte er aber mindestens einen „autonomen“ Faktor in seiner Struktur (freilich nicht im Sinne dessen, was dieses Wort für den Vitalisten heißt), welcher ausdrücklich nicht nur auf Formbildungsmöglichkeit, sondern auf die Verwirklichung der Formbildung gerichtet wäre. Aber das Rhythmische, das Phasenhafte ginge auch er nichts an.

Kommt das nun wirklich immer und lediglich von außen?

Wenn es immer und lediglich von außen gesetzt wäre, so würde das heißen, daß „das Maßgebende“, um neutral zu sprechen, stets seinerseits gleichermaßen bereit wäre, jede seiner Möglichkeitsseiten in die Verwirklichung treten zu lassen. Daß tatsächlich, zumal bei Tieren, der feste Rhythmus der Formbildungsabfolgen zum Ausdruck kommt, würde nur an den „Bedingungen“ liegen. Diese nun werden ja freilich durch die schon geschehenen Abfolgen für die künftigen produziert; aber der in bestimmten Bedingungen für die folgenden sich äußernde Effekt früherer Abfolgen könnte grundsätzlich als von außen künstlich ersetzbar gedacht werden. Nicht wäre das bloße „Schon getan haben“ maßgebend für das folgende Tun oder Reagieren des Maßgebenden.

Hier treffen wir wohl auf den Kernpunkt der Frage, die uns angeht: Ist bloßes Reagierhaben selbst „Bedingung“ für folgendes Reagieren? Solche „Bedingung“ wäre dann nicht von außen künstlich ersetzbar! Oder etwa doch?

Wir müssen uns zunächst klar machen, daß der Ausdruck „Reagierhaben“ noch doppelsinnig ist. Soll gemeint sein, daß das Reagierhaben bloß als überhaupt „reagiert“-haben zum Ausdruck kommt, oder soll gemeint sein, daß das Reagierhaben deshalb selbst

34) Zuerst in Lokalisation morphogenetischer Vorgänge, 1899. S. 45; s. a. Phil. d. Org. I, S. 65 ff.

sozusagen „Bedingung“ für folgendes ist, weil das Reaktionsergebnis da ist? Das letzte habe ich in der „Philosophie des Organischen“ angenommen³⁵⁾, in den von keinem beachteten Abschnitten „Die Affektion der Entelechie“ und „Einiges über das Problem der Zeit“.

Bei dieser letzten Annahme sind nun offenbar die durch das Reagierthaben gesetzten „Bedingungen“ für das Folgende als von außen ersetzbar wenigstens grundsätzlich zu denken. Fassen wir einmal einen besonderen Fall ins Auge: Amputation mit folgender Wiederaufpfropfung des entnommenen Teiles, der aber von einem anderen Individuum stammt. Die bloße Amputation würde hier — (wie, das wird noch zu erörtern sein) — die Entelechie „affizieren“ und zur Neubildung bestimmen; nun ist aber trotz der Entnahme das alte Leistungsergebnis der Entelechie der Wiederaufpfropfung wegen vorhanden, zwar von einem anderen Individuum stammend, und geleistet wird daher, was ohne die Amputation geleistet wäre — nämlich nichts.

Vielleicht erklärt man dieses Beispiel für gekünstelt; es handelte ja in der Tat von „Nicht“affektion und „Nicht“leistung.

Befriedigender erscheint vielleicht die Erwägung, daß doch offenbar alle Restitutionen lehren, wie nur ein bloßes Schongeleistethaben das Verhalten des für die Formbildung „Maßgebenden“ in diesen Fällen sicherlich nicht bestimmt; wäre das der Fall, so gäbe es nämlich überhaupt keine Restitution; denn „Restituieren“ heißt: ein schon geleistet Gewesenes ersetzen, wenn es genommen war.

Aber wie steht es bei der reinen Ontogenese? Besteht für diese vielleicht doch eine immanente Autonomie des Rhythmus? Mit dieser Frage wollen wir uns zuerst beschäftigen, uns vorbehaltend auf das Restitutionsproblem zurückzukommen.

Wir formen uns die folgende Frage: Gesetzt, die Ontogenese habe das Stadium n erreicht, wovon hängt es ab, daß sie zum Stadium $n + 1$ übergeht³⁶⁾?

Klebs meint, daß das Maßgebende durch das bis zum Stadium n hin von ihm Geleistete, welches in seinem bloßen Dasein bestimmte „Bedingungen“ darstellt, zu dem Schritt $n + 1$ veranlaßt wird, daß das Daseiende das Maßgebende „affiziere“. Dabei muß also das

35) Bd. II, S. 230 ff. und 341 ff.

36) In logisch derselben Form tritt das Problem auf erstens bei allen zusammengesetzten Bewegungserscheinungen der Organismen und zweitens bei physiologischen Sekretions- oder, allgemeiner, Stoffwechselleistungen. Der erste Fall führt auf den Begriff des „Kettenreflexes“ und auf die Frage, ob alle Bewegungskombinationen der Organismen auf Kettenreflexe zurückführbar seien oder nicht (s. Philos. d. Organ. II S. 1- 125); der zweite ist jüngst für die Verdauungsdrüsen von G. Chr. Hirsch eingehend, aber zunächst ohne Beziehung zum vitalistischen Problem, behandelt worden (Biol. Zentralblatt 38, 1918, S. 41).

Daseiende auf das Maßgebende wirken können, und zwar „normal“ wirken können, auf daß Normales, insonderheit Einheitliches herauskomme. Embryologische teilweise Doppelbildungen (und, auf anderem Gebiet des Geschehens, Doppelrestitutionen, z. B. bei Planaria) würden zeigen, daß das nicht immer der Fall ist. Aber wo es der Fall ist, da stellt das Daseiende eben ganz besondere „Bedingungen“ für das Maßgebende dar. Diese Bedingungen, so könnte man wohl sagen, wären im Falle der Doppelbildungen gleichsam zweimal vorhanden: Das Maßgebende wird hier sozusagen irre geführt durch Verdoppelung oder besser Teilung gewisser Bedingungskomplexe bei Einheitlichkeit anderer Bedingungen, und so kommt es zur Einheitlichkeit etwa der ektodermalen, zur Doppelheit der entodermalen Organe. Alle Bedingungen aber sind als künstlich ersetzbar wenigstens zu denken, und zwar als ganz bestimmte physiko-chemische Bedingungskomplexe. Es kommt nur darauf an, daß ein und dieselbe Bedingungsresultante da ist, gleichgültig nicht nur, ob diese vom normal Gelieferten oder vom künstlich Ersetzten her stammt, sondern gleichgültig auch im Grunde, ob das Ersetzte in allen seinen Einzelheiten dasselbe wie das Normale ist; nur dieselbe Resultante des Ganzen an Bedingungen muß sich ergeben.

Bei solcher Auffassung ist das für normale Ontogenese Notwendige und Hinreichende: erstens das „Maßgebende“ als bloßer Inbegriff der möglichen Reaktionen, sei es als Struktur (Klebs) oder Entelechie gefaßt, und zweitens die allerersten im Ei gegebenen Bedingungen. Alle künftigen Bedingungen werden durch diese Grundfaktoren geschaffen, aber eben durch beide, nicht durch das Eigenwesen des Maßgebenden allein.

Jeder einzelne embryologische Akt stammt also aus einem Affiziertwerden des Maßgebenden durch daseiende Bedingungen, welche freilich aus früheren Leistungen des Maßgebenden resultierten, welche früheren Leistungen ebenso durch daseiende, aus noch früheren Leistungen resultierte Bedingungen hervorgerufen waren und so fort — bis zu den Urbedingungen im Ei, welche durch Leistungen des Maßgebenden in der Ontogenese der Mutter geschaffen waren. Da ist wirklich alles „autonom“, wenigstens insoweit das Verhältnis von Bedingungen zum reagierenden Maßgebenden in Frage kommt: ohne Bedingungen wird nichts verwirklicht, und daß aus der im Maßgebenden gegebenen Fülle des Möglichen nun eben Dieses verwirklicht wird, das hängt nur am Dasein eben dieser und keiner anderen Bedingungen. Nicht also wird das Maßgebende durch sein bloßes „Reagierthaben“ affiziert.

Daß diese Lehre richtig ist, ist sicherlich nicht entschieden. Bedenklich muß erscheinen, daß bis jetzt so wenige über bloße Hemmungen hinausgehende typische Abnormitäten des Entwicklungs-

verlaufs durch künstliche, zumal chemische, Eingriffe erreicht sind. Und auch die partiellen Doppelbildungen nach Zerrungen des Keimes oder die partiellen Doppelrestitutionen nach Zufügung komplizierter Wunden sind ja eben nur Verdoppelungen von Teilen, aber nichts eigentlich Abnormes dem Rhythmus nach. Bedenklich erscheint weiter, daß sehr starke Deformationen von Keimen, durch Pressung unter Platten, Aufsaugung in Kapillaren, Entnahme von Zellen, die Normalität des typischen Entwicklungsverlaufes oft gar nicht stören.

Trotz allem scheint mir die Lehre von Klebs logisch zulässig zu sein; ja, ich gehe soweit zu sagen, daß wir sie hypothetisch zulassen müßten, bis sie geradezu widerlegt wäre; denn sie rettet das Prinzip der eindeutigen Bestimmtheit in hohem Grade. Bei der Lehre von der reinen „Autonomie“ des ontogenetischen Rhythmus — (das Wort „Autonomie“ immer lediglich im Gegensatz zu Aitionomie, also nicht im vitalistischen Sinne verstanden) — würde noch mehr, als es schon ohnehin der Fall ist, der eigentlichen Wissensmöglichkeit entzogen. Freilich — woher die ersten, die im Ei gelegenen „Bedingungen“ kommen, das erfahren wir auch von Klebs nicht.

So scheint denn die Ontogenese zu einem äußerst zusammengesetzten Wechselspiel zwischen „Bedingungen“ oder vielmehr Bedingungsresultanten und Antworten seitens des „Maßgebenden“ geworden zu sein — ohne das Eingreifen „intraentelechiärer Kausalität“³⁷⁾.

Aber so einfach erledigt ist die Angelegenheit doch wohl noch nicht, selbst wenn man den Boden der Lehre vom Wechselspiel nicht verläßt.

Wir reden hier von der eigentlichen Embryologie. Nun ist diese ein Sonderfall von Morphogenese, von Formbildung überhaupt. Zur Formbildung überhaupt gehören aber auch alle Restitutionen, die echten Regenerationen zum Beispiel.

Eine aufs letzte gehende Theorie vom Rhythmus muß nun doch wohl auf alle Formbildung gehen, also auch auf die „Bedingungen“ für Restitutionen.

Schon oben haben wir die Tatsache der Restitution herangezogen um zu zeigen, daß hier jedenfalls das Maßgebende nicht nur deshalb mit Phase B reagiert, weil es mit Phase A reagiert „hat“. Das war ein gewisses Zugeständnis an die Lehre vom Wechselspiel. Jetzt sollen uns die Restitutionen helfen, die Lehre vom Wechselspiel zu vertiefen, d. h. zu zeigen, das sie jedenfalls keine so ganz einfache Angelegenheit ist.

Welches sind denn die „Bedingungen“ für irgendeine Restitution, z. B. eine echte Regeneration? Doch wohl nicht das

37) Phil. d. Org. II, S. 234.

im Wege der Formbildung gelieferte Daseiende, sondern gerade das Nichtdaseiende in seiner Spezifität! Gewiß ist das auch eine „Bedingung“, aber keine, die als chemisch-physikalische Bedingung auch nur gedacht werden kann. Kann sie aber nicht so gedacht werden, so könnte auch die „Bedingung“ für jede einzelne ontogenetische Leistung zwar als „Bedingung“, aber doch nicht als eine solche, die nur in einem „Daseienden“ besteht, gedacht werden. Dann würde das Maßgebende also zwar ganz im allgemeinen durch „Bedingungen“ zu seiner jeweiligen Leistung affiziert, aber durch daseiende Bedingungen nur der allgemeinen Verwirklichungsmöglichkeit überhaupt nach, durch Nichtdaseiendes als „Bedingung“ aber der Qualität seiner Leistung nach. Weil etwas nicht da ist, nämlich der verwirklichte Organismus, deshalb wird es produziert. Die ganze Ontogenese erscheint bei dieser Stellungnahme als Restitution!

Und so kommt denn doch wohl ein „autonomer“ Rhythmus wenigstens in gewissem Sinne in Frage, trotz aller „Aitionomie“. Nicht zwar, als brauche das Maßgebende gar keine „daseienden“ Bedingungen. Es muß Bedingungen z. B. für die Gastrulation vorfinden; aber es „will“, wenn der bildliche Ausdruck erlaubt ist, doch jetzt eben die Bedingungen nur gerade für die Gastrulation; es leistet gar nichts (also nicht etwa ein beliebiges Anderes aus dem Bereiche des ihm Möglichen), wenn nicht eben die Gastrulation, als das erste Daseinsollende und Nochnichtdaseiende, geleistet werden kann; es leistet dann nicht etwa irgendeine normal spätere Einzelleistung³⁸).

Die Tatsache der Restitutionsen von atypischem Ausgange aus läßt gar keine andere Deutung zu als eben diese³⁹), daß Nichtvorhandenes im Sinne einer „Bedingung“ wirkt; und eben, weil hier keine andere Deutung möglich ist, ist auch eine andere Deutung auf dem Gebiete der echten Ontogenese zum mindesten wenig wahrscheinlich.

(Und jetzt treten die Beweise des Vitalismus auf das Feld, der eine auf die Genese komplex-äquipotentieller Systeme, der andere auf die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme gegründet. Sie haben mit der Frage nach dem Wechselspiel zwischen Bedingungen und Antworten eines „Maßgebenden“ an und für sich gar nichts zu tun; sie lassen diese Lehre (in ihrer großen, soeben von uns dargelegten Kompliziertheit!) unangetastet. Aber sie zeigen: eine „Struktur“ kann das „Maßgebende“ nicht sein: Eine dreidimensional verschieden typisch gebaute Struktur bleibt nicht ganz.

38) Es spricht natürlich nicht gegen diese Auffassung, wenn scheinbar spätere Einzelleistungen „zu früh“ produziert werden deswegen, weil Zwischenleistungen zwar „angelegt“, aber von außen unterdrückt sind.

39) Vgl. meinen Vortrag Der Restitutionsreiz. 1909.

wenn sie sich teilt; eine dreidimensionale „Struktur“- und Bedingungskonstellation, die dasselbe leistet, wie im Normalen, wenn man ihr beliebig viele Teile nimmt oder ihre Teile beliebig verlagert, kann keine „Maschine“ sein.)

Die sogenannten „Bedingungen“ der Formbildung, welche in der Tat auch nach unserer Auffassung einen gewissen autonomen Zug in alles Formbildungsgeschehen tragen, sind also bloße schlichte Bedingungen, nicht aber etwas, was auf das Sosein des Effektes geht. Sie mögen immerhin für die einzelnen Formbildungsphasen spezifisch verschieden sein. Im normalen Verlaufe werden sie, soweit nicht die allgemeinen Bedingungen des Mediums in Frage kommen, durch den vorangegangenen Verlauf produziert; sie mögen teilweise oder ganz künstlich ersetzbar sein; ohne sie geschieht nichts. Die wesentliche Soseinsbedingung aber dafür, daß jeweils, wenn etwas geschieht, ein Bestimmtes geschieht, ist das Fehlen dieses Bestimmten, wobei die Abfolge der einzelnen Realisationen der Teile des Fehlenden „autonom“ in dem zugleich den Inbegriff alles Leistungsmöglichen darstellenden nicht-strukturellen „Maßgebenden“, der Entelechie, mit gelegen ist, ohne daß doch „intraentelechiäle Kausalität“ in Frage käme, ohne daß also bloßes Reagierthaben mit A der volle Grund für das Reagieren mit B wäre. Übrigens könnte auch wohl eine „Struktur“ so gedacht werden, daß sie immer nur „das Nächste“ leisten kann und, wenn für dieses die „Bedingungen“ fehlen, gar nichts leistet.

Einen „autonomen Rhythmus“ der Formbildung vertreten wir also, ebenso wie Klebs, nicht in dem Sinne, daß in dem Maßgebenden (seiner „Struktur“, unserer „Entelechie“) der eine Vorgang den anderen ohne weiteres seinem Sosein und seiner Verwirklichung nach bestimme. Alle organischen Verwirklichungen sind nach uns insofern „autonom“, als sie in bezug auf ihre Verwirklichung von Bedingungen abhängig sind, welche, wenigstens grundsätzlich, als physiko-chemische Bedingungen gedacht werden können.

Aber es gibt noch andere „Bedingungen“ für die Leistungen des Maßgebenden, Bedingungen, welche das Sosein des jeweils Einzelnen, was es aus der Fülle seiner Vermögen heraus leistet, betreffen. Diese Bedingungen bestehen in dem Nichtdasein oder Nichtmehrdasein von Etwas. Und mit Rücksicht auf diese Bedingungen besteht nun eine „Autonomie“ und „immanente Rhythmik“ in dem Sinne, daß jeweils nur ein Einzelnes im Maßgebenden zur Verwirklichung sozusagen reif ist.

Die Tatsachen der Restitution von atypischem Ausgange aus zwingen für dieses beschränkte Feld zu der hier dargelegten Auffassung. Für die tierische Embryogenese und für die eigentliche „Embryologie“ der Pflanzen ist sie sehr wahrscheinlich. Für nicht

„geschlossene“, sondern „offene“ Formenbildung, wie sie im Sprossen, Blühen, Treiben u. s. w. der Pflanzen und in den Fortpflanzungsverhältnissen der Pilze und Algen vorliegt, gilt dagegen, wie im Eingange dieser Studie gesagt ist, unsere Auffassung nicht: hier treten die Soseinsbedingungen, welche ja sozusagen negative Bedingungen (Nicht-dasein!) sind, gegenüber den eigentlichen positiven, den reinen Verwirklichungsbedingungen ganz zurück. Liegt es doch im Wesen der „offenen“ Form, daß ihr eine ganz feste Tektonik mit Rücksicht auf das, in bezug auf was sie „offen“ ist, mangelt. Die offene Form reagiert auf die Bedingungsresultante a mit A, auf die Bedingungsresultante b mit B; sie tut das (im Rahmen ihres „Offenseins“) stets und beliebig oft hintereinander, und auch in umgekehrter Reihenfolge. Die „geschlossene“ Form reagiert auch auf a mit A, auf b mit B; aber wenn A geleistet war, reagiert sie nun eben nur auf b (mit B); bleibt die Bedingungsresultante b aus — so reagiert sie auf irgendeine andere Bedingungsresultante gar nicht. Von außen gesetzte Verkümmierungen bestimmter Bildungen dürfen hier natürlich nicht als echtes Ausbleiben gedeutet werden.

Die Phylogense der Leistungen des zentralen Nervensystems.

Von Hermann Jordan, Utrecht.

Die Aufgabe des Zentralnervensystems ist die Verteilung der Erregung auf die Erfolgsorgane. Die Gesetze, welche diese Verteilung beherrschen, sind bei den verschiedenen Tiergruppen sehr verschieden. Sie hängen ab vom Organisationstypus und der Umwelt der Tiere. In nichts äußert sich die Gesamtheit der Organisation auf so deutliche Weise als in den Leistungen des Zentralnervensystems.

Das Zentralnervensystem ist bei dieser seiner Arbeit nicht autonom. Die Verteilung der Erregung hängt nicht nur ab vom Bau und den spezifischen Arbeitsgesetzen des Zentralorgans, sondern auch von folgenden Umständen: 1. Von den äußeren Sinnesorganen, 2. vom Zustande der Erfolgsorgane (zumal der Muskeln), 3. von der Wechselwirkung zwischen niederen und höheren Zentren. Ich habe mir für diesen Aufsatz vorgenommen vornehmlich über die Bedeutung des Zustandes der Erfolgsorgane zu sprechen. Die Bedeutung der übergeordneten Zentra beschäftigt uns nur in zweiter Linie und dann noch größtenteils deshalb, weil wir aus den Leistungen dieser übergeordneten Zentren manches ableiten können, dessen wir für das angedeutete Hauptproblem bedürfen.

Wir können nach ihrem physiologischen Verhalten die Metazoen in zwei Gruppen einteilen: eine niedrige, zu denen vornehmlich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Driesch Hans

Artikel/Article: [Studien u^lber Anpassung und Rhythmus. 433-462](#)