

Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen.

Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Facultät der Universität Jena am 2. August 1873.

Von

Dr. Eduard Strasburger.

Hochzuverehrende Versammlung!

Seit nunmehr vier Jahren habe ich die Ehre dieser Hochschule anzugehören, und so wird mir die Freude meine heutige Antrittsrede, in mir wohlbekanntem, ich könnte fast sagen befreundetem Kreise zu halten. Noch andere Bande knüpfen mich ausserdem an unsere Universität, an der ich das Glück hatte die besten und schönsten Jahre meiner Studienzeit zu verleben. Ja, ich darf es wohl sagen, dass ich in geistiger Beziehung Jena angehöre, wo ich als Schüler die erste Anregung zu höherer, allgemeinerer Auffassung der wissenschaftlichen Aufgaben erhielt und wo es mir dann auch vergönnt war als Lehrer die ersten, wichtigeren Schritte auf selbständig erforschtem Gebiete zu thun. Der erste Gedanke zu einem umfassenderen Werke, welches wohl für lange Jahre meine ganze Richtung in der botanischen Wissenschaft bestimmen dürfte, ist in Jena entstanden und zum Abschluss gekommen¹⁾. Er knüpft auch unmittelbar an die ganze Art der Naturauffassung wie sie jetzt an unserer Hochschule vertreten, ja ich könnte fast sagen: an die Jenenser naturwissenschaftliche Schule an.

Der Grundgedanke dieser Auffassung ist: dass nur durch phylogenetische Behandlung die biologische Wissenschaft zu fördern sei. Die grossartigen Ideen, durch welche, in den letzt

1) Die Coniferen und die Gnetaceen. Eine morphologische Studie. Jena 1872.

verflossenen Decennien, die Thatsachen dieser Wissenschaft in causalen Zusammenhang gebracht wurden, mussten diese unsere Auffassung bestimmen. Wenn, wie in so hohem Grade wahrscheinlich gemacht worden, die organischen Formen nicht unverändert von Anfang an bestehen, sondern durch langsame Umwandlung aus einander hervorgegangen, so musste es wohl unsere nächste Aufgabe sein diese Umwandlungen zu verfolgen. Wir hatten hiermit das Recht erworben auf die Gegenstände unserer Forschung dieselben historischen Methoden anzuwenden, die auch andere Gebiete, wo eine Entwicklung längst anerkannt worden, beherrschen: so die Geschichte unserer politischen und geistigen Entwicklung, so die vergleichende Sprachforschung. Von diesem Standpunkte aus können wir uns nicht mehr damit begnügen einen gegebenen Organismus möglichst genau zu beschreiben: wir suchen nach den Gründen seiner Eigenschaften. So sind wir in der Gestaltenlehre bemüht die einfacheren Formen aufzudecken, aus denen er hervorgegangen. diese an andere noch einfachere anzuknüpfen und so fort, bis weite Verwandtschaftsreihen gewonnen und das Product der Gestaltung in seine einzelnen Factoren zerlegt ist. Wir werden durch derartig construirte Verwandtschaftsreihen heute bereits von den complicirtesten organischen Gebilden bis an die Grenzen des Anorganischen geführt und so gewinnt die ganze Auffassung des Organischen eine einfachere, begreiflichere Grundlage.

Freilich sind wir in unseren historischen Untersuchungen nur auf indirecte Methoden angewiesen und können daher die mit Hilfe derselben erhaltenen Resultate nur nach ihrem logischen Werthe beurtheilen. Wir können nicht die Organismen in ihrer wirklichen phylogenetischen (d. h. historischen) Entwicklung, die Jahrtausende in Anspruch nimmt, verfolgen; doch ihre ontogenetische (d. h. individuelle) Entwicklung (auch kurz „Entwicklungsgeschichte“ genannt) vollzieht sich unter unseren Augen und wir haben Grund sie als eine Wiederholung der phylogenetischen Entwicklung zu deuten. Tritt doch ein jeder Organismus nicht fertig in die Erscheinung, durchläuft vielmehr eine Reihe von Veränderungen, die in stätiger Aufeinanderfolge, ihn bis zu dem Abschlusse seiner Entwicklung geleiten. Dabei sehen wir, dass auch relativ sehr verschiedene Organismen in ihren jüngsten Entwicklungszuständen mit einander übereinstimmen: dass auf älteren Zuständen die Uebereinstimmung nur noch für Organismen gilt, die wir Grund haben, für näher verwandt zu halten; dass

endlich die späteren Entwicklungszustände nur noch den nächsten Verwandten gemeinsam sind und zuletzt erst die ganz specifischen Charaktere jeder Species auftreten. Dann finden wir auch, dass junge Entwicklungszustände höherer Organismen den fertigen Zuständen niederer entsprechen¹⁾. — finden endlich, dass paleontologische Befunde dieselbe Reihenfolge im Auftreten der Organismen auf der Oberfläche unseres Planeten nachweisen, wie wir sie eben noch, mehr oder weniger vollständig, in den aufeinander folgenden Entwicklungszuständen des einzelnen Organismus sich unter unseren Augen haben abwickeln sehen. So wunderbar dieses auch scheinen mag, so findet es doch in dem von DARWIN entdeckten Gesetz der Vererbung in correspondirendem Lebensalter seine einfache Erklärung. Es ist eine Erfahrung des täglichen Lebens, dass neuauftretende Eigenschaften: etwa bestimmte Krankheiten des Menschen, bei den Nachkommen sich in derselben Entwicklungsperiode zeigen, in der sie von den Vorfahren, erworben worden sind; und nach denselben, die Vererbung beherrschenden Gesetzen sehen wir auch in der ganzen ontogenetischen Entwicklung des Individuum's die Eigenschaften in derselben Reihe auf einander folgen²⁾, in der sie während der phylogenetischen Entwicklung erworben worden sind. Ich kann hier nicht alle die gewichtigen Gründe wiederholen, die für eine wirkliche „Entwicklung, der organischen Welt sprechen³⁾, nur galt es mir zu zeigen, dass, wenn eine solche Entwicklung angenommen wird.

1) „Da der Bau des Embryo uns im Allgemeinen, mehr oder weniger deutlich, den Bau der alten noch wenig modificirten Stammformen überliefert, so sehen wir auch ein, warum alte und erloschene Lebensformen so oft den Embryonen der heutigen Arten derselben Classe gleichen. AGASIZ hält diess für ein allgemeines Naturgesetz; und ich hoffe es später noch bestätigt zu sehen. So DARWIN: „Entstehung der Arten, deutsche Uebersetzung, 5. Auflage, 1872, S. 525.

2) Von etwaigen späteren Veränderungen abgesehen, von denen noch die Rede sein wird.

3) Einschaltend sei hier wieder hervorgehoben, dass man die Descendenztheorie nicht ohne Weiteres mit der Selectionstheorie, d. h. dem eigentlichen Darwinismus, identificiren darf. Auch in dem Fall, dass DARWIN'S Princip nicht ausreichen sollte, um die Entwicklung der organischen Welt zu erklären ja selbst dann, wenn es unbegründet wäre, könnte eine Entwicklung der organischen Welt, ja der Welt überhaupt, nach dem jetzigen Stande unseres Wissens nicht mehr in Zweifel gezogen werden. Die ganzen, diesem Vortrag zu Grunde gelegten Erörterungen, sind aber nur auf die Descendenztheorie, nicht auf den eigentlichen Darwinismus basirt. Vergl. im Uebrigen das Nähere am Schlusse dieses Vortrages.

alles dahin drängt, die Ontogenie, d. h. individuelle Entwicklungsgeschichte, als eine kurze Recapitulation der Phylogenie, d. h. der paleontologischen Entwicklung, anzusehen¹⁾. Ist dieses aber der Fall, so bietet uns die Ontogenie auch reale Anknüpfungspunkte und verfloessene Verwandtschaftsreihen zu reconstruiren. Das Gesagte ist so wahr, dass man auch schon früher, ohne jenen Zusammenhang mit der Phylogenie zu ahnen, die Entwicklungsgeschichte stets zu Hilfe zog, wo es galt morphologisch-phylogenetische Aufgaben zu lösen. Man benutzte die Entwicklungsgeschichte um Beispielweise ein Gebilde von fraglichem morphologischem Werthe auf seine Grundform zurückzuführen. Man hatte drei derartige, morphologische Grundformen für die höheren Pflanzen aufgestellt, diese waren Stamm, Blatt und Haar. Aus einer dieser Grundformen liess sich, erfahrungsmässig jede Bildung ableiten und die Entwicklungsgeschichte kam dieser Ableitung zu Hilfe, weil in den meisten Fällen, die gemeinsamen morphologischen Merkmale der Grundformen auf jüngeren Zuständen leichter zu erkennen waren als auf älteren. Man ahnte hierbei noch nicht, dass dieses entwicklungsgeschichtliche Verfahren im Grunde genommen ein phylogenetisches war, dass das Zurückführen aller Theile der höheren Pflanzen auf diese bestimmten Grundformen nur deshalb gelingen konnte, weil alle diese Theile durch langsame Umwandlung: durch Metarmorphose, aus diesen Grundformen hervorgegangen waren, und dass die Entwicklungsgeschichte nur deshalb in dieser Zurückführung uns behilflich war, weil sie uns die wirklich ursprünglicheren Zustände der metamorphosirten Theile vorführte.

Die Entwicklungsgeschichte war um diese Zeit, so könnte man sagen, ein nur empirisch gewonnenes Hilfsmittel, dessen rationale Bedeutung erst die Descendenztheorie aufzudecken hatte.

1) „Die Embryologie gewinnt sehr an Interesse wenn wir uns so den Embryo als ein mehr oder weniger verblichenes Bild der gemeinsamen Stammform, entweder in seiner erwachsenen oder Larvenform, als Glieder derselben grossen Thierklasse vorstellen.“ (DARWIN, Entstehung der Arten, deutsche Uebersetzung, 5. Aufl. S. 526, ebenso 1. Aufl., 1860. S. 453.) — „In der kurzen Frist weniger Wochen oder Monde führen die wechselnden Formen der Embryonen und Larven ein mehr oder minder vollständiges, mehr oder minder treues Bild der Wanderungen an uns vorüber, durch welche die Art im Laufe unzähliger Jahrtausende zu ihrem gegenwärtigen Stande sich emporgerungen hat.“ FRITZ MÜLLER, für Darwin S. 75—76, 1864. — „die Ontogenie ist eine kurze Recapitulation der Phylogenie“ HAECKEL, Generelle Morphologie, Bd. II, S. 7. 1866.

Aehnlich zog man von jeher auch den Vergleich für die Lösung morphologischer Fragen zu Rathe.

Was bei dem einen Organismus dunkel blieb, konnte an den entsprechenden Theilen eines anderen oft aufgehellt werden. Im Grunde war auch dieses Verfahren phylogenetisch, konnte seine wahre Bedeutung also auch erst durch die Descendenztheorie gewinnen, denn durch diese wurde uns erst klar, dass wir in den sich entsprechenden Theilen der Organismen meist mit wirklich homologen Dingen, d. h. mit Dingen von gleichem Ursprung zu thun haben, dass daher das eine, weniger durch Metamorphose Veränderte, auch wirklich Licht auf die Bedeutung des anderen, mehr Veränderten, werfen könne. Bis dahin hatte aber der Vergleich, der von Anfang an, für verschieden gehaltener Objecte, nur wenig Sinn und konnte die Erkenntniss vom Wesen derselben nur wenig fördern. Nur Staunen konnte erregen: ein „gemeinsamer Bauplan,“ „gemeinsamer Grundgedanke der Schöpfung“ und andere lange Zeit geläufige Auffassungen, die ihrer Art nach sicher nicht in das Gebiet der Naturwissenschaft gehörten.

Die von uns angewandten phylogenetischen Methoden unterscheiden sich im übrigen, was den „modus procedendi“ anbetrifft, nicht von den früheren, wir operiren immer noch mit den nämlichen Mitteln, die nur neu werden durch den Hintergrund, den wir ihnen geben. Entwicklungsgeschichte und Vergleich treten uns jetzt entgegen in einem ganz anderen Gewande.

Doch wenn die individuelle Entwicklung eine Wiederholung der phylogenetischen ist, dann sollte man meinen, müsste die Entwicklungsgeschichte allein genügen, um alle morphologischen Fragen zu lösen. Dem ist nun leider nicht immer so, zunächst schon nicht, weil in dem Maasse als neue Charaktere von einem Organismus erworben werden, d. h. neue Glieder am Ende der Entwicklungsreihe hinzukommen, diese Reihe sich am Anfang zusammenzuziehen pflegt, ja hin und wieder einige der ältesten Glieder völlig aus derselben schwinden und dann vornehmlich auch deshalb nicht, weil die jüngsten Entwicklungszustände eines Organismus ebensogut anpassungsfähig, d. h. veränderungsfähig sind wie die älteren. Ja, ihrer grösseren Plasticität wegen, wären die jüngsten Zustände wohl noch veränderungsfähiger, wenn sie nicht meist von den älteren Theilen umgeben, geschützt, und so den äusseren Einflüssen, weniger ausgesetzt wären. Das ist der Grund, warum uns die Ontogenie noch immer vorzügliche Dienste leistet, wenn wir auch, nach obiger Erörterung, nicht allein auf ihr

fussen dürfen und so, im Voraus, gewarnt sind gegen Fälle, wo diese ontogenetische Entwicklung stark verändert, ja selbst in andere Bahnen so weit gedrängt wurde, dass wir uns veranlasst sehen, eine s. g. verfälschte Entwicklung anzunehmen. Solche Fälle verfälschter Entwicklung dürfen aber in keiner Weise gegen unsere Deutung der individuellen Entwicklung angeführt werden, denn sie lassen sich durch Mittelstufen mit anderen, in den ursprünglichen Bahnen der Entwicklung verbliebenen Formen verbinden. Sie sind die Ausnahmen, die nur die Regel bestätigen. Diese Modalitäten der Entwicklung sind bereits von DARWIN angedeutet worden.

„In denjenigen Fällen“ schreibt er „wird das Gesetz“ (dass der Bau des Embryo uns im Allgemeinen mehr oder weniger deutlich den Bau ihrer alten noch wenig modificirten Stammform überliefert) „nicht gelten, in denen eine alte Form in ihrem Larvenzustande irgend einer speciellen Lebensweise angepasst wurde und denselben Larvenzustand einer ganzen Gruppe von Nachkommen überlieferte; denn diese werden in ihrem Larvenzustand dann keiner noch älteren Form im erwachsenen Zustande gleichen.“ l. c. S. 526. Eine viel bestimmtere Fassung erhielt die Deutung der Ontogenie, durch FRITZ MÜLLER's geistvolle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Crustaceen. Ich finde in seiner „für Darwin“ veröffentlichten Schrift (1864) bereits die wichtigsten Punkte unserer obigen Erörterung verzeichnet so auf S. 77: „Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde wird allmählig verwischt, in dem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben.“

In vorzüglicher und immer noch einzigdastehender Art hat endlich HAECKEL in seiner generellen Morphologie ¹⁾ (1866) die Gesetze der Vererbung und Anpassung behandelt, und in einem reich gegliederten Systeme zum vorläufigen Abschluss gebracht. Da ich diese Verhältnisse hier nur andeuten konnte, so erlaube ich mir im Uebrigen noch auf dieses sein Werk zu verweisen.

Wo aber die Ontogenie uns zur Lösung einer Frage nicht ausreichen will, da greifen wir zu dem Vergleich, dessen phylogenetische Bedeutung wir eben noch besprochen; da kommen uns

1) S. 180–223.

oft auch zufällige Verbildungen zu Hülfe, die häufig attavistischer Art, d. h. Rückschlags - Erscheinungen sein können, und mit einem Male den ganzen morphologischen Charakter eines fraglichen Gebildes aufdecken¹⁾. — Oft mag auch die phylogenetische Lösung einer gegebenen Frage gar nicht möglich sein; dieses liegt aber nicht an der Methode, sondern am Gegenstande, der eben in jenem Falle sehr stark durch Anpassung verändert worden und nur in einzelnen, extremen Gliedern bis auf die Jetztzeit sich erhielt. Dann ist die Frage überhaupt nicht, oder doch wenigstens nicht für den Augenblick zu lösen, denn eine andere Möglichkeit der Lösung als die phylogenetische ist unserer Meinung nach nicht vorhanden. Hier gilt es mit einer bestimmten grösstmöglichen Wahrscheinlichkeit sich zu begnügen und zu warten bis nicht etwa andere sicher gewonnene Thatsachen ein unerwartetes Streiflicht auch auf jene offene Frage werfen.

Wie eine solche phylogenetische Untersuchung geführt wird, möchte ich aber noch an einigen Beispielen zeigen, die ich dem Gebiet, das ich hier speciell zu vertreten habe, entnehme, und welche ich als besonders instructiv, aus der Summe der mir zu Gebote stehenden Erfahrungen, herausgreife: das erste Beispiel soll Ihnen eine verhältnissmässig sehr vollständig und rein erhaltene, das zweite eine lückenhafte, das dritte eine verfälschte Entwicklung schildern. Ich wähle hiefür nicht die ganze Pflanze, sondern nur einzelne Theile derselben, für welche ja die phylogenetische Untersuchung ganz in derselben Weise wie für die ganze Pflanze gilt. Ich thue diess, um rasch zum Ziele zu gelangen und doch ausführlich genug zu sein, um Ihnen eine Einsicht in die Art der Schlussfolgerung zu gestatten.

An dem jungen Zapfen jeder Kiefer oder Fichte ist zu sehen, dass die Schuppen, die den Zapfen bilden nicht einfach, sondern stets je zwei (eine äussere und eine innere) zusammen stehen. Die innere ist über der äusseren an der Axe des Zapfens inserirt, in den Winkel, den die äussere Schuppe mit dieser Axe bildet, oder wie man das kurz auszudrücken pflegt: sie steht in der Achsel der äusseren Schuppe. Die äussere Schuppe ist einfach blattartig ohne sonstwie auffallende Bildung; die innere ist ebenfalls an Gestalt einem Blatte ähnlich, trägt aber an der Basis der Innenfläche zwei umgekehrte, ihr einseitig angewachsene Fruchtanlagen.

1) Das Nähere in meinen Coniferen und Gnetaceen S. 402—404.

Dass die äussere Schuppe auch morphologisch als Blatt aufzufassen sei, konnte nie bezweifelt werden. Welche Deutung kommt aber der inneren Schuppe zu? Sie kann kein einfaches Blatt sein, denn es gilt die alte morphologische Regel: dass ein Blatt nicht unvermittelt in der Achsel eines anderen auftreten kann. In ihrer Stellung stimmt sie mit einer Achselknospe überein, doch mit einer solchen hat sie im fertigen Zustande keine Aehnlichkeit. Vielleicht ist sie nur das erste und einzige Blatt einer Achselknospe, die sonst nicht zur Entwicklung kommt? In welchem Verhältniss stehen dann aber die beiden Fruchtanlagen zu derselben? Wir haben es hier, wie wir sehen mit einer ziemlich verwickelten Frage zu thun, und dass die Antwort auf dieselbe nicht leicht, das zeigen die vielen Deutungen, die sie erfahren.

Doch was lehrt uns die Entwicklungsgeschichte? Die jüngsten Zustände, die wir in Untersuchung nehmen, zeigen uns, dass die innere Schuppe ganz in derselben Weise in der Achsel der äusseren Schuppe auftritt, wie eine Achselknospe in der Achsel ihres Deckblattes.

Diese Achselknospe ist zunächst durchaus gerade und gipfelt in ihrem Vegetationskegel, sie erzeugt rechts und links je eine Blattanlage, die aber rudimentär bleibt, und in der Achsel dieser Blattanlagen je eine neue secundäre Knospe, die zu der weiblichen, hier nur aus einem Fruchtknoten bestehenden Blüthe wird. Zunächst sind alle Verhältnisse völlig klar, an die gewöhnlich verbreiteten, vegetativen Fälle anknüpfend; doch zur Zeit der Anlage der beiden Blüthen zeigt sich eine Bevorzugung des Wachsthum's auf der Aussenseite, d. h. auf der dem Deckblatt zugekehrten Seite der ganzen Anlage. Unterhalb des Scheitels derselben beginnt die Axe sich einseitig auszudehnen und wächst endlich zu dem schuppenartigen Gebilde, dass wir zuvor geschildert haben, aus. Hierbei müssen: der Vegetationskegel der Anlage, die beiden Blattrudimente und ihre Achselproducte auf die Innenseite der Schuppe verschoben werden und die Blüthen sich völlig umkehren. Dieses ist das Resultat der Entwicklungsgeschichte und es reicht in diesem Falle völlig hin, um uns über die Natur des fraglichen Gebildes aufzuklären. Die innere Schuppe des Kiefern-Zapfens ist, können wir jetzt sagen, eine metamorphosirte Achselknospe und zwar eine kleine, zweiblühige Inflorescenz mit rudimentären Blattanlagen und der blattartige Theil derselben eine einseitige Wucherung der Axe, eine sog. discoide Bildung, deren Entwicklung

eine Umkehrung der ganzen Knospe zur Folge hat. Dass die ontogenetische Entwicklung dieser Schuppe aber wirklich eine Wiederholung ihrer paleontologischen Entwicklung ist, das zeigt uns der Vergleich mit den anderen, noch existirenden Gattungen der Coniferen. Die, sich in der Entwicklung folgenden Zustände der Kiefern-Schuppe (Umkehrung der Blüten und dergleichen), treten uns dort als eben so viele Verschiedenheiten der fertigen Zustände entgegen. Wir haben Genera mit weniger, ja mit ganz wenig entwickelten Schuppen, mit fast umgekehrten, halb umgekehrten, endlich ganz aufrechten, nur wenig angewachsenen und ganz freien Blüten, bis uns als Urbild der ganzen, hier so stark modificirten Inflorescenz, dieselbe, ohne jede Verschiebung und Verwachsung, mit entwickelten Blättern und zwei achselständigen Blüten, bei *Torreya* unter den Taxineen entgegentritt. Auch sei noch erwähnt, nur um das Bild unserer Untersuchungen zu vervollständigen, dass wir auch verbildete Zapfen bei der Fichte und Kiefer beobachtet haben, sicher Fälle atavistischer Art, wo die inneren Schuppen durch kleine vegetative Achselknospen vertreten waren. — So haben wir hier ein Beispiel kennen gelernt, wo trotz der Verschiebungen und Verwachsung im fertigen Zustande, die Entwicklungsgeschichte sich in ihren phylogenetischen Hauptmomenten erhalten hat und für sich allein schon die Lösung der ganzen Frage bringt. —

Jetzt gehe ich zu dem zweiten Beispiel mit stark verkürzter, lückenhafter Entwicklung über:

Die japanische Schirmfichte (*Sciadopitys verticillata*) trägt in regelmässigen Abständen reiche Wirtel flach ausgebreiteter blattartiger Gebilde, welche durchaus den sog. Nadeln der anderen Coniferen gleichen, und die man denn auch geneigt ist auf den ersten Blick für einfache Blätter anzusehen. Auch die Entwicklungsgeschichte dieser blattartigen Gebilde scheint zunächst diese Annahme zu stützen, denn wir sehen sie als kleine an der Spitze, (dem fertigen Zustand entsprechend), eingeschnittene Höcker in die Erscheinung treten und, ganz wie es den Blättern der Phanerogamen sonst eigen ist, ihr Wachstum sofort an der Spitze einstellen und nur an der Basis, intercalar, an Länge zunehmen. In Anlage und Entwicklung sind also die Höcker nicht wohl von Blatthöckern zu unterscheiden; befremdend ist es nur, dass wir dieselben direct in den Achseln anderer schuppenförmiger Blätter auftreten sehen, während wir ja doch sonst wissen, dass ein Blatt nicht unmittelbar in der Achsel eines anderen aufzutreten pflegt. Diess erregt in uns Zweifel an der auch ontogenetisch unterstützten An-

sicht und wir sehen uns nach anderen Anhaltspunkten für die Deutung um. — Wir finden zunächst, dass die ersten Blätter an der Keimpflanze dieser Schattenfichte, nicht in der Achsel anderer Blätter, vielmehr völlig frei am Stamm inserirt sind, dass sie ausserdem nicht in zwei, sondern nur in eine einzige Spitze auslaufen. Dann lehrt uns weiter der Vergleich, dass bei den verwandten Kiefern, in den Achseln kleiner Schuppen, kurze Zweige gebildet werden, die bei vielen Arten nur 2 entwickelte Nadeln tragen und mit diesen ihr Wachsthum beschliessen. Dieses veranlasst uns diese Kurztriebe näher zu untersuchen und wir erfahren, dass beide Nadeln bei ihrer Anlage fast völlig in der Mittellinie des Vegetationskegels des Zweiges zusammenstossen, und dass nur noch ein Schritt in der Metamorphose zu thun sei, damit dieser Vegetationskegel völlig aus der Entwicklung schwinde und beide Nadeln sich mit ihrer Innenseite verschmolzen gemeinschaftlich erheben. Diese Wahrnehmung erweckt in uns die Vermuthung, derartige verschmolzene Nadeln könnten wohl ausnahmsweise auch bei genannten Kiefer-Arten auftreten: wir suchen nach denselben und finden derer zahlreiche in allen Stadien der Verschmelzung. Endlich fällt uns eine Stelle in MASTER'S Teratology auf, wo ein Fall der Durchwachsung einer dieser sog. Nadeln der Schirmfichte beschreiben wird: dieselbe hatte sich in zwei Hälften gespalten, zwischen diesen war eine Knospe hervorgewachsen und hatte sich weiter entwickelt. Nach dem zuvor Erfahrenen können wir in dieser Missbildung nur eine Rückschlagserscheinung erblicken und das unzweifelhafte Resultat der ganzen Untersuchung ist: dass die scheinbar einfachen Blätter der Schirmfichte in Wirklichkeit aus zwei ihrer Innenfläche verschmolzenen Nadeln entstanden sind, und dass sie aus der Metamorphose eines ganzen, zweiblättrigen Kurztriebes hervorgegangen. Der Vegetationskegel des Kurztriebes ist völlig aus der Entwicklungsgeschichte geschwunden und so haben wir von Anfang an nur die beiden mit ihrer Innenseite verschmolzenen Nadeln, welche demgemäss auch von Anfang an blattartige Entwicklung zeigen. Hierin liegt die Erklärung für das Verhalten der Entwicklungsgeschichte, während die phylogenetische Deutung lautet: die Schirmfichte ist ein Nachkomme kieferähnlicher Pflanzen mit 2blättrigen Kurztrieben und ihre scheinbaren Blätter die Homologa dieser Kurztriebe.

Endlich bleibt mir noch das letzte Beispiel mit verfälschter Entwicklung zu behandeln. Eine solche finden wir in ausgeprägter Weise an dem monocotylen Keime. Der Keim der Monocotylen

besitzt, wie schon der Name sagt, nur ein einziges Keimblatt und unterscheidet sich hierin von dem Keime der Dicotylen mit fast ausnahmslos 2 Keimblättern und dem Keime der Archispermen (Coniferen und Gnetaceen) mit zwei oder mehr Keimblättern. Die Entwicklungsgeschichte ist für Keime aus allen den drei genannten Abtheilungen des Pflanzenreiches von der ersten Zelle (d. h. vom Eie) aus verfolgt worden. Bei den Archispermen wird zunächst die Axe des Keimes gebildet; sie läuft an ihrem oberen Ende in den Vegetationskegel des Stammes, am unteren, in denjenigen der Wurzel aus. Seitlich am Vegetationskegel des Stammes werden dann die Keimblätter in ganz ähnlicher Weise wie am Vegetationskegel einer gewöhnlichen, vegetativen Knospe angelegt. Wir haben hier jedenfalls am Anfang der Phanerogamen-Reihe auch den Urtypus des Phanerogamen-Keimes vor uns, der am nächsten in seinem Verhalten an die sonst hier gültigen, vegetativen Typen anschliesst.

Bei Dicotylen wird der ganze Keim als solcher bereits durch Anpassung verändert. Statt dass, wie diess stets an vegetativen Knospen und auch am Keim der Archispermen der Fall ist, der Vegetationskegel des Stammes zuerst auftritt und erst unter seinem Scheitel die Blätter sich bilden, werden die beiden Keimblätter hier ganz ursprünglich aus der Keimanlage differencirt und erst nachträglich zeigt sich der Vegetationskegel zwischen denselben; wir sehen hier somit, wie der Vergleich unzweifelhaft lehrt, die Entwicklung des Keimes durch nachträgliche Metamorphose desselben schon theilweise verfälscht, verfälscht wenigstens in der Aufeinanderfolge der einzelnen Theile desselben. Die übrigen Verhältnisse stimmen noch mit den Archispermen überein. — Was zeigt uns nun aber die Entwicklungsgeschichte des Keimes der Monocotylen? Das einzige Keimblatt desselben wird unmittelbar aus der Keimanlage differencirt und bildet die directe Fortsetzung der Axe, der Vegetationskegel für den Stamm wird aber nachträglich und einseitig in halber Höhe des Keimes gebildet. Wollte man aus dieser Entwicklungsgeschichte allein einen Schluss auf den morphologischen Werth der einzelnen Theile dieses Keimes ziehen, so wäre es consequent (und dieses ist denn auch schon geschehen) das Keimblatt, das hier die directe Fortsetzung der ganzen Keimaxe bildet, nicht für ein Blatt, sondern für ein Axenorgan zu halten; den nachträglich, seitlich am Keim sich bildenden Vegetationskegel aber als eine secundäre Knospe an demselben. Der Vergleich mit dem dicotylen Keime giebt uns nun freilich

eine andere Deutung. Auch dort wurden ja bereits die beiden Keimblätter unmittelbar aus der Keimanlage herausdifferencirt und der Vegetationskegel des Stammes zeigte sich erst nachträglich zwischen denselben. Wir brauchen uns somit nur ein Keimblatt des dicotylen Keimes weggefallen zu denken, ein Fall der auch bei Dicodyledonon (Cyclamen, Corydalis) vorkommt, um ein ganz ähnliches Entwicklungsverhältniss wie bei Monocotylen zu erhalten: das Keimblatt wird sich dann direct aus der Keimanlage und der Vegetationskegel des Stammes sich erst nachträglich seitlich an dessen Basis zeigen müssen.

So bietet uns also der durch fortgesetzte Metamorphose in allen seinen Entwicklungszuständen veränderte monocotyle Keim ein ontogenetisches Bild, das durchaus nicht mehr dem phylogenetischen Ursprung desselben entspricht. Die individuelle Entwicklung ist hier durch nachträgliche Anpassung so verfälscht worden, dass sie uns nicht nur zur Deutung nicht verhelfen kann, sondern uns selbst auf Abwege führen könnte. Hier zeigen sich dann wieder die Vorzüge der phylogenetischen Methode, die bewusst ihre Hilfsmittel braucht und so allein auch die Möglichkeit gewährt die Deutung zu einem sicheren, überzeugenden Abschluss zu bringen.

Eine Art der ontogenetischen Entwicklung habe ich bisher ganz unerörtert gelassen, weil ihre Deutung besonders schwer ist und sich zur Zeit nur annäherungsweise versuchen lässt: ich meine die Entwicklung mit sog. Generationswechsel.

Diese Art der Entwicklung ist, wenn man die Bezeichnung für alle bisher so benannten Fälle zunächst gelten lässt, nicht seltner im Pflanzenreiche als im Thierreiche, ja sie kommt dann wohl im Pflanzenreiche häufiger noch als im Thierreiche vor, denn fast von allen Pflanzen lässt sich in diesem Sinne behaupten, dass die Generationswechsel in ihrer Entwicklung zeigen¹⁾. Selbst bei den Phanerogamen ist der „Generationswechsel“ nur dadurch zum Schwinden gekommen, dass die eine der beiden „Generationen“ das geschlechtlich differencirte Prothallium in die andere, die in Axe und Blatt differencirte ungeschlechtliche Pflanze aufgenommen worden ist. Auch kann der sog. Generationswechsel im Pflanzenreiche in oft ausserordentlicher Mannigfaltigkeit auftreten, denn einige Pilze, so z. B. die den Getreiderost verursachende Puccinia hat nicht weniger als „vier“ verschiedene „Generationen“ in ihrem Entwicklungscyclus aufzuweisen. —

1) Wobei ich von der Sprossfolge bei höheren Gewächsen, die ja auch als Generationswechsel gedeutet worden ist, ganz absche.

Die Frage ist nur; ist es wirklich überall echter Generationswechsel dem wir im Pflanzenreich begegnen? Ich möchte diese Bezeichnung, die auf so heterogene Fälle angewandt wird, zunächst präcisirt und vor Allem phylogenetisch begründet sehen¹⁾.

Man pflegt eine ein Mal fixirte rhythmisch sich wiederholende Entwicklungseinheit²⁾ als Generation zu bezeichnen; nun fragt es sich, ob das, was man „Generationswechsel“ nennt, wohl jemals phylogenetisch dadurch entstanden sei, dass zwei oder mehr aufeinander folgende Generationen d. h. zwei aufeinander folgende, sich rhythmisch wiederholende Entwicklungs-Einheiten, die sich zunächst völlig gleichen, nachträglich ungleich werdend, zu einer einzigen Entwicklungseinheit sich zusammensetzen.

Auf diese Weise wäre aus zwei oder mehr aufeinander folgenden genealogischen Individuen, deren jedes zunächst zur Charakterisirung der Species ausreichte, eine neue genealogische Einheit entstanden und wären nunmehr die Charaktere ursprünglich mehrerer Generationen zur Charakterisirung der Species nothwendig: das Product einer solchen Entstehung wäre meiner Auffassung nach allein als Generationswechsel (Metagenesis) zu bezeichnen; während ich den sog. Generationswechsel von dem sich wahrscheinlich machen lässt, dass er phylogenetisch nur durch Spaltung der ursprünglich einen Generation entstanden, als Entwicklungswechsel (Strophogenesis)³⁾ die sog. Generationen in diesem Falle lieber als Entwicklungsglieder bezeichnen möchte.

Echter Generationswechsel scheint, auch vom obigen Standpunkte aus betrachtet, wirklich im Thierreiche vorzukommen, so bei Salpen, Nematoden, (*Ascaris nigrovenosa*) und wohl bei den meisten Insekten mit Generationswechsel (Aphiden, Cocciden) wahrscheinlich auch bei den Bryozoen, Rotatorien, Daphniden, Phylopoden⁴⁾ u. s. w. Auf den echten Generationswechsel passt dann die Deutung von HAECKEL (gen. Morph. Bd. II. S. 161) die er in geistvoller Weise mit Zuhülfenahme der latenten Vererbung zu begründen sucht. Er knüpft die ganze Erscheinung an die auch

1) Vor Allem fordere ich einen Jeden auf, der sich über die schwierigen Verhältnisse der verschiedenen Arten der Zeugungskreise belehren will, die hierauf bezüglichen Abschnitte in HAECKEL'S „Genereller Morphologie“ zu lesen (Bd. II, S. 81—109).

2) HAECKEL l. c. S. 30.

3) HAECKEL l. c. S. 107 gebraucht diesen von ihm gebildeten Terminus, in etwas anderer Bedeutung, worauf ich weiter unten zurückkomme.

4) HAECKEL l. c. S. 91.

beim Menschen bekannte Erfahrung an, dass Kinder so oft mehr den Grosseltern als den Eltern gleichen. Dass Charaktere, eine oder mehrere Generationen hindurch latent bleiben können ohne sichtbare Uebertragung durch die mittelbare Fortpflanzung, um erst nach Verlauf derselben plötzlich wieder in einer entfernteren Generation zu Tage zu treten.“ Diese Erscheinung, die in den einfachsten Fällen als Atavismus bezeichnet wird, dürfte in der That bis in's Extrem gesteigert, den Schlüssel für die phylogenetische Deutung des wahren Generationswechsel's liefern.

Doch besitzen wir in diesem Sinne auch echten Generationswechsel im Pflanzenreiche? Ich meine nur in den seltensten Fällen und nur auf gewisse eng umschriebene Gruppen niederster Kryptogamen beschränkt. Für alle Pflanzen, von den Moosen an aufwärts, ist es mir hingegen wahrscheinlich, dass wir es nur mit Spaltung ursprünglich einer Generation, also mit Strophogenese zu thun haben und dass, wenn ein Entwicklungszyclus aus mehr denn einem selbstständigen lebenden, d. h. physiologischem Individuum (nach HAECKEL'S Definition) besteht diese Individuen ihre Entstehung nur der Individualisirung bestimmter Glieder einer einzigen Generation verdanken, mögen diese Glieder durch Anpassung an besondere Lebensbedingungen dann auch noch so differente Charaktere erlangt haben. Eine gewisse Schwierigkeit scheint dieser Deutung aus dem Umstande zu erwachsen, dass ja auch in den letzten Fällen die verschiedenen, sich hier aufeinander folgenden Individuen von Neuem ihre Entwicklung mit je einer Zelle beginnen. Aber auch die einzelnen Glieder (Organe) die zu einem phylogenetischen Individuum verbunden bleiben, fangen ihre Entwicklung mit einer oder wenigen Zellen an. Dass andererseits die Zellen, welche die aufeinanderfolgenden, physiologischen Individuen erzeugen sollen, in grösserer Anzahl und oft in besonderen Behältern gebildet werden, scheint mir nur eine besondere, weitere Anpassung bei Entstehung dieser selbstständig gewordenen Glieder zu sein, die insofern nicht ganz aus dem Geleise des sonst Gewohnten getreten ist, als wir ja auch Fälle kennen, wo Knospen in ähnlicher Weise d. h. in grösserer Anzahl und in besonderen Behältern erzeugt werden (so bei einigen Lebermoosen und Laubmoosen). In ähnlicher Weise fallen dann auch diese Brutknospen ab und bilden physiologisch selbständige Individuen.

Gegen eine Deutung der hier in Rede stehenden Entwicklungsvorgänge im Pflanzenreiche als Generationswechsel lässt sich auch der Umstand aufführen, dass wir im ganzen Pflanzenreich nicht

einen Entwickelungscyclus aufzuweisen haben in dem mehr denn ein geschlechtlicher Vorgang, mit mehr denn einmaliger Production echter Eier nachgewiesen wäre¹⁾. Es ist hiermit freilich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass mehrere ungeschlechtliche, wirklich verschiedene Generationen, zu einem Generationscyclus zusammengetreten wären, eine derselben sich dann erst nachträglich geschlechtlich differencirt hätte. Doch kann dieses nur für gewisse, schon angedeutete niederste Kryptogamen: z. B. die Chlorosporeen, Phycomyceten, denen ich auch wirklich echten Generationswechsel zuerkennen möchte, nicht aber für die bereits genannten höheren Pflanzen gelten.

Für eine grosse Gruppe; die der farnähnlichen Gewächse, welche ganz besonders immer als Beispiele für den Generationswechsel im Pflanzenreiche angeführt werden, liesse sich special noch einwenden, dass es hier bei wirklicher Zusammensetzung aus mehreren Generationen, ganz wunderbar wäre, wie so es gerade die auf dem tieferen Entwicklungszustande verbliebenen Generation das thallusähnliche Prothallium ist, die geschlechtliche Differencirung zeigt. Gilt doch im Allgemeinen die geschlechtliche Differencirung als eine höhere, vollkommener, später erworbene Art der Fortpflanzung, diese müsste also auch der höher entwickelten Generation angehören. Man müsste denn annehmen, dass die in Axe und Blatt differencirte Generation nachträglich, durch Rückbildung ungeschlechtlich geworden wäre, wofür hier aber keinerlei Anhaltspunkte vorliegen. Nicht unerwähnt will ich auch lassen, dass eine Anknüpfung der Farne an die Moose viel leichter werden wird, wenn die s. g. Generationen beider nur als individualisirte Glieder einer Generation erkannt werden.

Bekanntlich ist bei den Moosen die in Axe und Blatt ausgebildete Pflanze geschlechtlich differencirt, ausserdem haben die höheren Moose in ihrer strophogenetischen Entwicklung noch 2 Glieder aufzuweisen, das s. g. Sporogonium oder Fruchtkapsel, welche ungeschlechtlich erzeugte Sporen enthält und ein aus diesen Sporen hervorgehendes, fadenförmiges Gebilde, das Protonema, an dem durch ungeschlechtliche Knospung, die in Axe und Blatt differencirte geschlechtliche Pflanze wieder hervorgeht. Nun suchte man bei den Moosen nach Anknüpfungspunkten nicht nur für

1) Aus dem Thierreich hingegen könnten wir mehrere Beispiele anführen, so unter anderen: die Nematode *Ascaris nigrovenosa* mit 2 geschlechtlichen Generationen, die Rindenläuse u. s. w.

das in Axe und Blatt differencirte, ungeschlechtliche Entwicklungsglied der Farne, sondern auch für das geschlechtlich differencirte, thallusähnliche Prothallium. Man musste um Anknüpfungspunkte für letzteres zu gewinnen bis zu den niedrigsten, Thalloiden, geschlechtlich differencirten Lebermoosen zurück greifen; doch bei diesen Lebermoosen fehlt noch vollständig der in Axe und Blatt differencirte Theil, der auf die geschlechtlichen Organe bei den Farnen folgt. Bei den Laubmoosen hatte man zwar wieder eine in Axe und Blatt differencirte Pflanze, doch mit Geschlechtsorganen; dagegen fehlten die Geschlechtsorgane auf dem Protonema, an das man allenfalls das Prothallium hätte anreihen können. Wie viel einfacher wird das Verhältniss, wenn wir uns entschliessen die Farne an die in Axe und Blatt differencirten, geschlechtliche Laubmoospflanze anzuknüpfen, wir Sporogonium und Protonema der letzteren uns weggefallen denken, dagegen annehmen, dass beim Uebergang zu den Farnen eine Spaltung der Axen-Blatt-Pflanze insofern erfolgte, als der die Geschlechtsorgane tragende Theil sich auf dem jüngsten Entwicklungszustande zu einem selbständigen Gebilde individualisirte. Durch weitere Anpassung an die neuen Verhältnisse mag diess Gebilde dann die bekannte Prothallium-Gestalt angenommen haben, während andererseits die Anfangszellen zu diesem neuen Entwicklungs-Gliede auf der Axen-Blatt-Pflanze in immer grösserer Zahl erzeugt und in besondere Behälter aufgenommen wurden.

Man verzeihe mir diese rein hypothetische Behandlung, die ja nur ein Versuch sein soll, dieses schwierige Gebiet der Erkenntniss zugänglich zu machen. Vielleicht dürfte durch denselben doch diese oder jene neue Frage der speciellen Forschung aufgeworfen und somit auch ihre Beantwortung angeregt werden. --

Wie eine Spaltung und Individualisirung bestimmter Glieder eines Entwicklungskreises vor sich gegangen sein mag, können wir ausserdem immer noch an den Fällen sehen, wo, wie bei den schon erwähnten Bulbillen, einzelne Theile der Pflanze abgeworfen werden und zu selbständigen, physiologischen Individuen auswachsen. Solche Fälle sind zunächst noch keine Strophogenese, wenn die so erzeugten Individuen nur Wiederholungsgebilde sind, so dass auch ohne ihre Hilfe, der ganze Entwicklungskreis durchlaufen wird. Auch möchte ich nicht von Strophogenie bei der Sprossfolge der höheren Pflanzen sprechen und zwar nicht weil hier die zum Durchlaufen des ganzen Entwicklungszyclus nothwendiger

Glieder in Verbindung bleiben ¹⁾. Treten solche Glieder aber aus dem Zusammenhange, werden sie zu selbständigen physiologischen Individuen, so haben wir sofort auch echte Strophogenie vor uns ²⁾.

Mit diesen Andeutungen muss ich mich hier begnügen, lasse es überhaupt dahin gestellt, ob durch dieselben alle Fälle des s. g. Generationswechsel's im Pflanzenreich erschöpft werden, im Thierreiche verdankt derselbe sicher sehr mannigfaltigen Vorgängen seine Entstehung. Doch hiermit wollte ich überhaupt nur diese schwierige Frage angeregt haben.

Eine ebenso grosse Bedeutung wie für die morphologische Forschung kommt der phylogenetischen Methode auch für die physiologische zu. Mit ihrer Hilfe allein ist ein tieferer Einblick in die Lebensvorgänge zu gewinnen. Wenn wir die Ideen der Lebenskraft und dergleichen ähnliche, immer wieder in den biologischen Wissenschaften auftauchen sehen, so wird diess allein verschuldet durch das geringe Verständniss, welches man so oft noch der phylogenetischen Methode entgegen bringt. Dieselbe operirt mit einem Momente, das nur selten in seiner vollen Tragweite gewürdigt wird: mit dem Momente der Erblichkeit. Die Erblichkeit beruht aber in der Fähigkeit, welche das Protoplasma besitzt, die Eigenschaften der Vorfahren auf die Nachkommen zu

1) HAECKEL l. c. S. 107 bezeichnet diesen Vorgang als Generationsfolge und hat für denselben eigentlich die Bezeichnung: Strophogenesis gebildet.

2) Einen schönen Fall einer solchen gleichsam beginnenden Individualisierung einzelner Entwicklungsglieder bieten in anderer Beziehung einige mexikanische *Cuscuta*-Arten (Vergl. von MOHL, Bot. Zeit. 1870 Spalte 154) welche stengellos blühen. Man findet die behaarten, fingerdicken Stämme einer strauchartigen *Triumfetta* im Monate Februar mit kleinen Haufen, warzenartiger Körper bedeckt, welche mit ihrer verwitterten Farbe und schuppenförmigen, dachziegeligen Blättchen einem krankhaften Auswuchse des Strauches um so mehr gleichen, als der Stamm des letzteren überall, wo jene vorkommen, hervorstehende Anschwellungen besitzt, so dass man leicht versucht wird dieselben für eine durch Insektenstiche veranlasste Missbildung zu halten. Nähere Untersuchung zeigt, dass es eine Art von *Cuscuta* ist. Die zusammengehäuften Blütenknospen sind nämlich auf dem *Triumfetta*-Stamme mit tief in dessen Rinde eindringenden Saugwurzeln befestigt, und führen auf diese Weise ein isolirtes Blumenleben, indem der schlingende Stamm vor dem Blühen so gänzlich verschwindet, dass nur selten ein kleines Fragment des verwitterten Stengels an den Blütenhaufen anhängend gefunden wird.

übertragen. Das Protoplasma ist es, dem diese Eigenschaft zukommt, denn mit einem Protoplasma-Klümpehen beginnt zunächst jedes Thier und jede Pflanze, ein Protoplasma-Klümpehen ist, was es zunächst von Vater und Mutter erhält.

Doch hier sei mir gestattet ein wenig zurückzugreifen, so weit als es für das Verständniss des Folgenden nöthig ist. Wir wissen, dass die organischen Stoffe aus denen der Körper der lebenden Wesen aufgebaut wird, durch eine complicirte, chemische Zusammensetzung ausgezeichnet sind, ausserdem zeigen sie eine Molecularstructur, die in ihren extremen Formen bedeutend von derjenigen anorganischer Körper abweicht. Diese Structur wird aus den physikalischen Eigenschaften erschlossen und sonach angenommen, dass diese Körper aus kristallinischen Moleculen aufgebaut werden, die von Wasserhüllen umgeben sind und so eine verhältnissmässig grosse Selbständigkeit besitzen.

Jedes Thier jede Pflanze sind des Wachsthum's fähig und dieses ist von dem Wachsthum der anorganischen Krystalle dadurch unterschieden, dass es durch Zwischenlagerung, letzteres nur durch Auflagerung neuer Molecul vor sich geht.

Im Krystall ist ein Eindringen neuer Molecul zwischen die schon fixirten nicht möglich, daher nimmt derselbe nur durch Apposition an Grösse zu, der organisirte Körper wächst dagegen durch Intussusception in seiner ganzen Masse. Durch Vermittelung der Wasserhüllen können immer neue Substanztheilchen zwischen die schon vorhandenen Molecul des Körpers eindringen, hier zum Wachsthum der einzelnen krystallinischen Molecul (durch Apposition) beitragen, oder zu neuen Moleculen zwischen den schon vorhandenen auskrystallisiren.

Die einfacheren, chemischen Verbindungen, die in den Bau des anorganischen Krystall's eingehen, sind, ihrer Natur nach, viel stabiler als die complicirteren der organischen Körper und daher sind letztere auch in continuirlicher Zersetzung und Umsetzung begriffen, was in dem ganzen Organismus die Möglichkeit continuirlicher Veränderung, einer fortgesetzten Bewegung bedingt. Dann kommt endlich noch hinzu, dass dem complicirtest gebauten der organisirten Stoffe: dem Protoplasma die Fähigkeit zukömmt zu assimiliren, d. h. gewisse Verbindungen in andere, dem Organismus verwandte, überzuführen und so seine Masse zu vergrössern.

Dieses nur flüchtige Bild soll uns an die complicirten molecularen Vorgänge innerhalb der „lebenden“ Körper mahnen, an denen wir dem entsprechend complicirte Vorgänge sich abwickeln

sehen. — Durch die Fähigkeit des Wachstums ist zunächst auch die Möglichkeit der Entwicklung gegeben und zwar sowohl die ontogenetische Entwicklung, die sich an individuellem Wachstum abspielt, als auch die phylogenetische, welche durch das Wachstum über das individuelle Maass hinaus, das wir Fortpflanzung nennen¹⁾, ermöglicht wird.

Wie nun mit dem Wachstum die Entwicklung fortschreitet und nach einander immer neue, morphologische Glieder in die Erscheinung treten, so differenzieren sich in dem Maasse, auch die zunächst im Ei nur latent vorhandenen Eigenschaften, und treten uns in einer immer grösser werdenden Summe entgegen.

Es gilt für die physiologische Entwicklung ganz das nämliche wie für die morphologische und ist der Unterschied zwischen Beiden nur durch die Fragestellung gegeben, indem wir in der Morphologie zunächst nur bemüht sind eine Gestalt aus der anderen abzuleiten ohne Rücksicht auf die physikalischen Ursachen der Gestaltung, hier aber nach den physikalischen Ursachen der uns entgegentretenden Eigenschaften (auch derjenigen welche die Gestaltung veranlasst haben) fragen. Wie die morphologische Entwicklung des Individuums eine kurze Wiederholung seiner morphologischen Vergangenheit ist, so muss auch die physiologische es sein, und wie die erstere nachträglicher Verkürzung und Verkümmernng fähig ist, so auch die letztere, hängen ja schon beide aus dem Grunde unmittelbar zusammen, als jede Gestaltänderung durch physikalische Ursachen bedingt werden muss und letztere ja in das Gebiet der Physiologie gehören. So könnten also die früher vorgeführten morphologischen Beispiele auch an dieser Stelle gelten, doch greife ich noch zu einigen prägnanteren, die mir besonders geeignet scheinen auch von physiologischer Seite das ganze phylogenetische Bild zu beleuchten.

Die Stellungsverhältnisse der Blätter oder richtiger gesagt, der Ort ihres Auftretens am Vegetationskegel des Stammes wird durch Raumverhältnisse bedingt. Die Raumverhältnisse, wenn wir zunächst von allem Anderen abstrahiren, bestimmten die mechanischen Vorgänge, welche zur Bildung der Blätter führen. Wir wählen als Beispiel den einfachsten Fall, wo je zwei Blätter in gleicher Höhe am Stamm genau um 180° von einander entfernt angelegt werden. Sind zwei solche Blätter oben am Vegetations-

1) Diese Definition der Fortpflanzung rührt von HAECKEL her. Gen. Morph. II S. 171.

kegel entstanden und sollen nun zwei neue gebildet werden, so ist es klar, dass der meiste Raum für diese letzteren an den zwei, mit den ersteren sich kreuzenden Stellen vorhanden sein wird. So sehen wir denn auch oft in der That die beiden, neuen Blätter in solcher Stellung auftreten. Auf diese zwei Blätter folgen wiederum zwei mit denselben alternirende u. s. w.

Aus dem nämlichen Grunde wie in dem eben angeführten Beispiel sehen wir auch am Zweiganfang der Coniferen die ersten beiden Blätter transversal gestellt, weil rechts und links der meiste Raum am Vegetationskegel für ihr Auftreten vorhanden war, während hinten und vorn die Knospe an ihr Deckblatt und an ihre Mutteraxe anlehnte. Das erste transversale Blattpaar der Knospe bestimmt dann, bei rein transversaler ($\frac{1}{2}$) Stellung, meist das Auftreten eines zweiten, medianen, d. h. vorn und hinten gestellten mit dem ersten Paar alternirenden Blattpaares. Man könnte in den beiden Beispielen die Ursache, welche die Blattstellung bestimmte, als noch in ihrer ursprünglichen Reinheit erhalten ansehen. Doch ist das letztere nicht immer der Fall. An der männlichen Blüthe von *Ephedra* z. B. tritt das erste Blattpaar, gegen die Regel, statt transversal, median auf, ungeachtet doch die Raum-Verhältnisse die nämlichen wie bei den eben geschilderten Achselknospen geblieben sind. An der männlichen Blüthe einer naheverwandten Pflanze: der *Welwitschia* ist dann auch ein erstes transversales Blattpaar vorhanden und so zeigt denn der Vergleich: dieses erste Blattpaar müsse auch bei *Ephedra* ursprünglich vorhanden gewesen sein und das Auftreten des jetzt als erstes sich zeigenden, medianen Blattpaares erst bestimmt haben. Hier sind uns somit die Ursachen, welche die Blattstellung veranlasst haben nur noch in verkürzter, lückenhafter Weise erhalten. Endlich sind nicht selten für die Blütenentwicklung Fälle verzeichnet worden, wo zwei aufeinanderfolgende Blatt-Wirtel statt abzuwecheln, scheinbar gegen das Raumgesetz der Blattstellung, vor einander auftreten und erst nachträglich ein s. g. intercalarer Wirtel, der mit den beiden superponirten Wirteln alternirt zwischen dieselben eingeschoben wird.

Ich meine dieser Wirtel dürfte ursprünglich, wohl in den meisten Fällen, in gewöhnlicher Reihenfolge, seiner Stellung gemäss, entstanden sein, dem entsprechend auch die Superposition der beiden jetzt gleich aufeinanderfolgenden Wirtel, nach den gewöhnlichen Raumgesetzen der Blattstellung bestimmt haben und erst nachträglich in der Zeitfolge seines Auftretens „verschoben“

worden sein. Wir haben es hier mit einer ganz ähnlichen Erscheinung wie bei der Entwicklung des früher geschilderten monocotylen Keimes zu thun und könnten hier also auch von einer Verfälschung der ursprünglichen Ursachen sprechen, welche die Blattstellung bestimmen.

Diese Beispiele gewähren uns dann aber auch einen tieferen Einblick in das Wesen der Erblichkeit, welche sich befähigt zeigt Wirkungen zu erhalten und in der ontogenetischen Entwicklung stets wieder zur Erscheinung zu bringen, deren Ursachen in der Vergangenheit liegen. Wirkungen, die in der Vergangenheit eine ausser ihnen liegende mechanische Ursache gehabt, die jetzt aber scheinbar spontan, d. h. als ererbte Eigenschaften in die Erscheinung treten. Die Aufeinanderfolge in dem Auftreten dieser Eigenschaften ist aber denselben Gesetzen wie diejenige beim Auftreten der morphologischen Gliederung unterworfen; sie erscheinen in der individuellen Entwicklung (von etwaigen späteren Verschiebungen abgesehen) um so später, je später sie in der phylogenetischen Entwicklung erworben worden sind.

Die Physiologie steht, so lange sie sich an den Organismus, wie er jetzt gegeben, ausschliesslich hält einem Unbekannten gegenüber, dass es zwar von erster und fundamentaler Wichtigkeit ist in allen seinen Beziehungen zu den elementaren Einflüssen, zu erforschen, das aber trotzdem, als solches, stets ein Unbekanntes bleibt¹⁾, so lange wir nicht die phylogenetische Methode an dasselbe anlegen. — Freilich wird die Forschung hier auf ungeheure, oft unüberwindliche Schwierigkeiten stossen, doch es ist schon sehr viel gewonnen, wenn wir uns nur überhaupt der richtigen Aufgabe bewusst werden. Die Pflanze ist vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet eine Summe von ererbten physikalischen Wirkungen ebenso wie ihre Gestalt (abgesehen von den physikalischen Ursachen derselben) eine Summe vererbter Formänderungen ist. Auch für die Physiologie dürfte also die Aufgabe sein, diese physiologische Summe in ihre einzelnen, ererbten, physikalischen Factoren zu zerlegen. Würde dieses gelingen, so wäre der Organismus auf seine mechanischen Ursachen zurückgeführt. Seine Eigenschaften würden sich dann allgemein physikalischen Gesetzen unterordnen lassen, während zunächst nur von physiologischen Ursachen gesprochen werden kann, die als eine Summe von Wirkungen auf die elementaren Einflüsse in

1) Vergl. auch SACHS Lehrbuch III. Aufl. S. 681.

einer Weise reagiren, die oft von rein physikalischen Reactionen ganz verschieden scheint. Wir begnügen uns dann empirisch die Reaction festzustellen und zu verzeichnen, ohne die letzten physikalischen Ursachen derselben angeben zu können.

Diejenigen Methoden, welche die Physiologie einer phylogenetischen Behandlung zugänglich machen, sind aber die nämlichen, die uns auch in der Morphologie zum Ziele führten. Auch hier gilt es zunächst vergleichend im phylogenetischen Sinne zu Werke zu gehen, dann auch die einzelnen Entwicklungszustände der Organismen in physiologische Untersuchung zu ziehen, weiter noch diese Untersuchung auf alle, auch die einfachsten Organismen auszudehnen, endlich auch die mechanischen ob unmittelbar oder mittelbar wirkenden Ursachen der neu auftretenden, erblich werdenden Veränderungen zu verfolgen. Die auf den genannten Gebieten, mit Berücksichtigung der Erbllichkeit bereits angestellten Untersuchungen lassen für eine phylogenetische Behandlung der Physiologie schon das Beste hoffen und dürften bald auch noch weitere werthvolle Untersuchungen anregen.

Auf merkwürdige Abwege müssen freilich diejenigen gerathen, welche glaubten, auch ohne Inthülfenahme der Erbllichkeit ein Thier oder eine Pflanze rein mechanisch aus unmittelbar wirkenden Ursachen erklären zu können. Sie gaben dann mechanische Deutungen, die bei näherer Betrachtung meist nichts weniger als solche sind.

Das Merkwürdigste in dieser Beziehung ist vor Kurzem von einem Anatomen auf dem Gebiete der thierischen Entwicklungsgeschichte geleistet worden ¹⁾. Derselbe hebt zunächst hervor, „dass alle Bildungen organischer Körper auf einem stetigen Wachsthum beruhen und glaubt nun die ganze „Entwicklungsgeschichte“ mechanisch beleuchten zu können. Es geht zunächst Alles ausserordentlich einfach vor sich: „Der Keim der Wirbelthiere, schreibt er, ist zunächst ein flaches, blattförmiges Gebilde: das Wachsthum dieses Gebildes erfolgt nicht überall mit gleicher Energie; es schreitet in den centralen Theilen racher als in den peripherischen vor und die nothwendige Folge ist, dass sich an demselben Falten bilden müssen; mit dieser Faltung tritt dann die erste fundamentale Gliederung, der Keimscheibe ein. — Nicht nur die Abgrenzung von Kopf und Rumpf, von links und rechts, nein auch die Anlage der Glied-

1) Ueber die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Auffassung der organischen Natur, von His, 1870.

maassen, sowie die Gliederung des Gehirnes, der Sinnesorgane, der primitiven Wirbelsäule, des Herzen's und der zuerst auftretenden Eingeweide, lassen sich mit dringender Nothwendigkeit als mechanische Folgen der ersten Faltenentwicklung demonstiren¹⁾.

Mit dieser einfachen Faltheorie dürfte sich freilich kaum Jemand, der die Objecte um die es sich hier handelt aus eigener Anschauung kennt, befriedigt fühlen, doch, abgesehen davon, wird hierbei ja ganz ausser Acht gelassen, dass die Wachsthums-Erscheinungen, durch welche die Faltungen hervorgerufen sein sollen, auch einer Erklärung bedürfen. Wenn die Faltenbildung am Keim auch wirklich eine mechanische Folge ungleicher Wachsthums-Intensität ist, so müsste doch zunächst erwogen werden, warum an der einen oder der anderen, (doch stets an der nämlichen) Stelle des Keimes, das Wachsthum intensiver als an den übrigen Stellen ist, und hierfür dürften sich doch wohl kaum andere als phylogenetische, d. h. ererbte Ursachen anführen lassen. Ein Vogel-Embryo wächst eben anders als ein Säugethier-Embryo und kein mechanischer Einfluss ist im Stande den einen in den anderen zu überführen, vielmehr wird ihre Entwicklung aus rein inneren, ererbten Ursachen so oder so bestimmt, je nachdem sie von diesen oder jenen Eltern abstammen.

Wir verbleiben somit bei unserer, wenn auch weniger einfachen Auffassung, die ja auch eine mechanische Deutung für die Lebensvorgänge zu gewinnen sucht — doch, wie wir meinen, auf etwas anderer Grundlage.

Wir haben der ganzen vorliegenden Betrachtung die Descendenztheorie zu Grunde gelegt, ohne Rücksicht zunäcst auf diejenigen, die noch immer nach Beweisen für diese Theorie verlangen. Wir sehen dieselbe als bewiesen an, wobei wir aber nochmal hervorheben, dass zwischen Descendenz- und Selections-Theorie wohl zu scheiden ist, dass die erstere nur eine „Entwicklung“ der organischen Welt behauptet, letztere hingegen die Principien behandelt, welche diese Entwicklung bestimmten. Nun lässt es sich wohl, wie schon gesagt, darüber streiten, ob die von DARWIN aufgestellten Principien hinreichen, um die Entwicklung der Welt zu erklären, eine Entwicklung der Welt überhaupt, ist uns aber, nach dem heutigen Stand unserer Erkenntniss sicher.

1) His l. c. S. 31.

Die ganze obige Erörterung ist aber nur auf die Descendenztheorie nicht auf die Selectionstheorie basirt. Nicht verschweigen möchte ich freilich, dass ich zu denjenigen gehöre, die auch den eigentlichen Darwinismus als sicher begründet ansehen und in dem von DARWIN aufgestellten Princip der Selection, so nicht alle doch einen der wichtigsten Motoren der fortschreitenden Entwicklung erblicke. Bis jetzt reicht derselbe für die Erklärung der meisten Entwicklungsvorgänge aus und viele der eingewandten Fälle, die scheinbar nach anderen Erklärungsprincipien verlangen, dürften sich noch mit der Zeit dem, nur weiter gefassten Selectionsgesetz unterordnen lassen. Beispielweise lässt auch der in „einer kritischen Beleuchtung der Philosophie des Unbewussten“ (S. 9 u. f.) gemachte Einwand, der dem ungenannten Autor, sehr schwer zu wiegen scheint: dass das Entstehen gewisser Eigenschaften, die erst in ausgeprägter Form dem Organismus zu Gute kommen können, sich durch die Selectionstheorie nicht erklären lasse, da ja letztere verlange, dass jede der minimalen Individualabweichungen schon nützlich sei, um sich erhalten zu können — noch einen Ausweg offen, den man einschlagen kann ohne den Boden der Selectionstheorie zu verlassen. Es kann nämlich auch eine zunächst gleichgiltige Eigenschaft als Correlationswirkung mitgeführt und durch Verstärkung des Correlats auch so verstärkt werden, dass sie in dem Augenblicke, wo sie etwas in Züchtung genommen wird schon als ein sehr ausgeprägter Charakter vorhanden ist. So finden wir z. B. den Zapfen vieler Abietineen zur Blüthezeit auffallend purpurroth gefärbt und doch ist diese so prägnante Eigenschaft ohne allen Nutzen für die Pflanze. — Bei den höheren Phanerogamen, den eigentlichen Blütenpflanzen, die durch Vermittlung der Insekten bestäubt werden, sind die farbigen Hüllen um die Geschlechts-Organ gezüchtet worden, weil sie den Insekten in die Augen fallen, dieselben gleichsam anlocken und so bei der Bestäubung von Nutzen sind. Doch die Abietineen werden mit Hilfe des Windes bestäubt; die intensiv rothe Färbung ihrer Zapfen ist eine reine Correlations-Wirkung, nur dadurch hervorgerufen, dass als Nebenproduct des erhöhten Stoffwechsels zur Blüthezeit, rother Farbstoff in den Zapfen erzeugt und angehäuft wird. Hier haben wir also den Fall einer prägnanten Correlations-Eigenschaft vor uns, freilich nur chemischer Art; allein die Correlationswirkungen kommen ganz in derselben Weise auch bei den Gestaltungsvorgängen zur Geltung, wie dieses DARWIN bereits an zahlreichen Beispielen namentlich im 25. Capitel seiner

Domestication gezeigt hat. Der Einwand, dass die Entstehung solcher Eigenschaft, die erst in ausgeprägter Form dem betreffenden Organismus zu Gute kommen konnten, sich durch die Selectionstheorie nicht erklären lasse, weil ja diese verange, dass jede der noch so geringen individuellen Abweichungen schon von Nutzen sei, um gezüchtet werden zu können, wäre also dahin zu präcisiren, dass die Möglichkeit der Entstehung auch solcher Eigenschaften sehr wohl durch Correlation gegeben sei, dass aber freilich die natürliche Zuchtwahl nicht direkt, sondern indirekt die Correlationseigenschaften beeinflusst, indem sie nicht diese selbst sondern ihre Correlata züchte.

Ich habe es absichtlich vermieden, durch die obige Erörterungen gewonnenen Resultate ohne Weiteres auch auf die Entstehung der Mimicry, deren Erklärung dem Autor der kritischen Beleuchtung der Philosophie des Unbewussten, besonders schwierig scheint, anzuwenden, auch lasse ich dahingestellt in wie weit die hier gewonnenen Gesichtspunkte hinreichen um diese und andere noch schwierigere Probleme der Selectionstheorie zu lösen, immerhin dürften sie bei der künftigen Deutung solcher Fälle nicht ganz ausser Acht zu lassen sein.

Wie man sich der Descendenztheorie gegenüber auch verhalten mag, so lässt sich doch die Thatsache nicht bestreiten, dass bereits unter dem Einflusse derselben, die biologischen Wissenschaften, in ganz neue Bahnen getreten sind. Dieser ihrer neuesten Entwicklung durch die Descendenztheorie verdanken die Naturwissenschaften nunmehr auch den Einfluss, den sie auf alle Gebiete des menschlichen Denken's auszuüben beginnen. Mit Spannung folgt die ganze geistig geweckte Welt heute ihren Fortschritten und die auf naturwissenschaftlicher Basis entwickelten philosophischen Systeme erfreuen sich einer beispiellosen Theilnahme. Dieses Bewusstsein ist es auch, dass uns zu immer neuer Thätigkeit begeistert und wenn wir Wochen und Monate der mühsamsten Erforschung einer einzelnen scheinbar noch so untergeordneten Thatsache opfern müssen, so regt uns doch ununterbrochen der Gedanke an: es handle sich hier um die Fundamente auf denen der höchste Bau sich aufzurichten habe, gelte es daher dieselbe fest und bis in die kleinsten Theile hinein gleich sicher zu legen.

Und voran leuchtet uns der Goethe'sche Wahlspruch:

„Willst Du in's Unendliche schreiten
Geh' im Endlichen nach allen Seiten!“

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [NF_1](#)

Autor(en)/Author(s): Strasburger Eduard

Artikel/Article: [Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Facultät der Universität Jena am 2. August 1873. 56-80](#)