

Ueber die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge.

Von

Wilhelm Roux.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Vererbung blastogener Variationen	271
Die fünf Bedingungen derselben	271
Die „ontogenetische Rekapitulationsregel“ statt des „biogenetischen Grundgesetzes“	276
II. Vererbung somatogener Variationen	277
(Generatives und somatisches Keimplasma)	278
A. Nötige Hauptarten des Geschehens.	281
1. Translatio hereditaria	282
2. Implikation oder blastoide Metamorphose	284
Evolution und Epigenesis.	284
Neoevolution und Neopigenesis	287
Praeformation	287
Neopraeformation: neoevolutionistische, neopigenetische	287
Beispiele von anorganischer Neoevolution	288
und von anorganischer Neopigenesis	288
von Kombination beider	291
Objektive Definition der Ontogenese, der Neoevolution und Neopigenesis und ihrer Kombination	294
Die zwei Arten der Implikation oder blastoiden Metamorphose, a) neoevolutionistische	298
b) neopigenetische	299
Kombination beider	301
3. Blastogene Insertion	301
B. Wirklicher Anteil der Neoevolution und Neopigenese an der Ontogenese	302
a) der Neoevolution	301
Experimentelle Beweise	301
b) der Neopigenesis	302
Dilemma zwischen Neoevolution und Neopigenesis	304
Versuch zur Lösung desselben durch Kombination beider	311
III. Die Parallelinduktion.	314
a) somatisch-plasmatische Art.	325
b) biplasmatische Art	315
IV. Vererbung beim Fehlen einer besonderen Keimbahn.	319
V. Uebersicht der für die Vererbung somatogener Eigenschaften und für die Regeneration anzunehmenden Beziehungen zwischen Soma, somatischem Keimplasma und generativem Keimplasma	321

I. Vererbung „blastogener“ Variationen.

Die Vererbung im Keime, sei es im Ei oder Spermatozoon oder schon in den Ureieren und Ursamenzellen etc. entstandener, also blastogener neuer Eigenschaften, bietet bei der Continuität des Keimplasmas O. Bütschlis, Nußbaums und A. Weismanns, wie allgemein angenommen wird, keine Schwierigkeiten dar, sie macht keine besonderen Vorgänge erforderlich¹⁾. Das einzige anerkannte, aber in seiner Schwierigkeit auch nicht genügend gewürdigte Erfordernis ist, daß jede neue „vererbte Variation“ oder „Mutation“ gleich wie alle anderen stofflich vertretenen entwickelungstätigen Eigenschaften des Keimplasmas durch die Assimilationstätigkeit des Keimplasmas in vollkommener Weise reproduziert werden kann.

Diese vollkommene Assimilationsfähigkeit ist unbedingt nötig²⁾, da zur Vermehrung der Lebewesen die Keimsubstanz selber vermehrt werden muß, denn es müssen viele neue Eier und noch viel mehr neue Samenkörper gebildet werden. Also nur vollkommen assimilationsfähige Keimplasmavariationen sind vererbungsfähig.

Unter „vererbungsfähiger“ Variation des Keimplasmas verstehen wir eine allein durch die eigene Tätigkeit des Keimplasmas außer auf mehrere direkt aus ihm gebildete Individuen, auch auf neue Generationen übertragbare neue Eigenschaft desselben.

Die kurze Bezeichnung: „Assimilationsfähigkeit einer Variation“ soll hier nicht bedeuten, daß die neue Variation, also der variierte Teil der Keimsubstanz für sich allein der „Selbstassimilation“ fähig sein müsse, wie es allerdings Weismann vertritt, sondern es ist damit zu rechnen, daß vielleicht auch ganz andere, als die diese Keimesvariation direkt determinierenden Teile bei ihrer assimilatorischen Vermehrung mitwirken.

Wie ich denn vor längerer Zeit (1892) ausgesprochen habe, daß es „Selbstassimilation“ im streng analytischen

¹⁾ Wir werden unten sehen, daß auch ohne diese Continuität des Keimplasmas bei einer im Jahre 1881 von mir gemachten Annahme alles das im Folgenden Erörterte ebenfalls möglich ist.

²⁾ Siehe Roux in: Göttinger gelehrte Anzeigen 1886, Nr. 20, S. 807, oder in: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig 1895. Bd. I, S. 452, Bd. II, S. 62. Dieses Werk wird weiterhin kurz als Ges.-Abh. citiert.

Sinne, in dem Sinne, daß jeder einzelne Teil ihm selber Gleiches bilde, nicht geben kann¹⁾. Jeder einzelne Unterteil einer assimilationsfähigen Substanz muß an der Bildung von anderen, also ihm nicht gleichenden Teilen beteiligt sein; und erst ein ganz bestimmter Complex verschiedener Teile, ein Assimilationscomplex²⁾ produciert wieder denselben Complex. Es ist denkbar, daß vielleicht sogar erst das ganze Keimplasma wieder ein ganzes Keimplasma produziert, statt daß etwa einige oder mehrere Assimilationscomplexe durch Summierung das ganze Keimplasma darstellen. Doch sprechen manche Vererbungstatsachen für die Existenz einzelner kleiner Assimilationscomplexe im Keimplasma.

Ist die Variation des Keimplasma eine rein chemische, dann muß die chemische Assimilation die Vermehrung vollbringen; diese ist „prinzipiell“ nicht sehr schwer vorstellbar, da die Flamme auch schon chemisch vollkommen assimiliert und wir diesen Vorgang genau kennen. Ist die Variation des Keimplasma dagegen eine gestaltliche, dann ist die von mir als etwas ganz Besonderes unterschiedene morphologische Assimilation nötig. Obschon diese ebenso verbreitet im Organischen ist, wie die chemische, stellt sie doch einen ungeheuer schwierig vorstellbaren Vorgang, ja eines der schwierigsten organischen Grundprobleme dar.³⁾

Es ist nun aber durchaus nicht nötig und keineswegs als selbstverständlich zu erachten, daß etwa, weil das typische Keimplasma vollkommen assimilationsfähig ist, eo ipso auch jede Variation desselben assimilationsfähig sein müsse. Im Gegenteil ist anzunehmen, da diese Assimilation eine ganz besondere, überaus komplizierte Leistung sein muß, daß daher die Mehrzahl der vorkommenden Keimplasmavariationen nicht assimilationsfähig, also auch nicht vererbbar ist, sowie daß diese Mehrzahl gar nicht bei der Bildung neuer Individuen zur Betätigung gelangt, oder daß dies bloß bei der Bildung desjenigen Individuums

¹⁾ Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik. Merkel-Bonnets „Ergebnisse der Anat.- und Entw.-Gesch. Bd. II, 1892, S. 432, oder Ges.-Abh. II, S. 79.

²⁾ Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux. Vortrag I, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biolog. Wiss. von W. Roux. 1905, S. 120. Dieses Buch wird weiterhin kurz als Votr. I citiert.

³⁾ Ges. Abh. I., S. 223, II., S. 80 und 1021.

geschieht, in dessen Ei oder Samenkörper diese Variation entstanden war.*)

Ist eine Keimplasmavariation zwar im allgemeinen Wege der Assimilation vermehrungsfähig, wird sie aber dabei in der Qualität nicht vollkommen erhalten, so führt die Alteration der Assimilation zur Bildung einer neuen Qualität, die wieder aussterben wird, sofern sie selber nicht zufällig in ihrer Qualität vollkommen durch Assimilation erhaltungsfähig ist.

Wenn aber auch die vollkommene Assimilationsfähigkeit einer neuen Keimplasmavariation vorhanden ist, dann ist die Vererbungsfähigkeit noch lange nicht erreicht.

Denn die neue Variation muß zweitens auch, was bisher übersehen war, durch Selbstregulationen sowohl in ihrer eigenen Beschaffenheit wie in ihrer Assimilation gesichert sein.¹⁾ Bei der weichen Beschaffenheit des Materiales und den mechanischen Einwirkungen von sich teilenden Nachbargebilden etc., bei den chemischen Variationen der Ernährung, bei den Schwankungen der Temperatur, die auch bei Warmblütern wenn auch in geringem Masse vorkommen, muß auch für alle Leistungen des Keimplasmas, ja für diese am meisten die Sicherung durch gestaltliche resp. chemische Selbstregulationen nötig und vorhanden sein, wie ich denn die Selbstregulation in allen Lebensleistungen für ein universelles und ganz spezifisches, den Anorganen gegenüber äußerst charakteristisches Vermögen der Lebewesen erkannt und aufgestellt habe.²⁾

*) Anmerkung: Von der Mischung der elterlichen Variationen des Keimplasmas sehen wir hier gleichfalls ab. Es ist aber wiederum nicht selbstverständlich, daß die Mischung zweier etwas verschiedener assimilationsfähiger Keimplasmen eo ipso in diesen Verschiedenheiten assimilationsfähig sein müßte. Bei der geschlechtlichen Vermehrung ist in dieser nochmaligen Erwerbung von Assimilationsfähigkeit noch eine für die Möglichkeit der Vererbung des Neuen zu erfüllende Bedingung enthalten. Die Tatsachen der Vererbung bekunden aber lehrreicher Weise, daß diese Bedingung oft erfüllt wird, also leicht erfüllt werden kann; ebenso leicht bei einander ähnlichen Keimplasmavariationen, z. B. bei der Hyperdactylie beider Eltern in Barfurths Experimenten, seltener bei Bastardierung.

¹⁾ 1892. Siehe Ges.-Abh. II, S. 81 und I, 224.

In denjenigen Fällen von Kammerer und Anderen, in denen die induzierten Alterationen nach dem Aufhören der äußeren Einwirkungen bloß einige Generationen anhielten, also nur kurze Zeit erblich waren, kann dies darauf beruhen, daß noch die Sicherung durch Regulationen fehlte.

²⁾ Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig, 1881, S. 222—230 oder Ges.-Abh. I, S. 400—416. Beitrag I zur Entwicklungsmechanik des

Drittens muß die neue stoffliche Variation, da sie Nahrung und Platz braucht, sich auch im Kampf unter ihres Gleichen, also im Kampfe der ihr gleichwertigen lebensfähigen Teilchen erhalten können. Ich habe im Jahre 1881 außer dem „züchtenden“ Kampf der Zellen, Gewebe und Organe auch den entsprechenden Kampf der kleinsten noch lebensfähigen also assimilierenden und sich teilenden Teilchen der Zellen, der lebensfähigen Molekel¹⁾ als eine Notwendigkeit dargetan und seine züchtenden Wirkungen geschildert.²⁾

Embryo. Zeitschrift für Biologie, Bd. 21, München, 1885, S. 491 oder Ges.-Abh. II, S. 217 und Roux W. Ueber die Selbstregulation des Lebewesens. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 13, S. 610—650, 1902. Zusammenfassendes Autoreferat.

Ich betone, daß diese elementare Selbstregulation auch in ihren gestaltlichen Leistungen etwas ganz anderes ist, als die angebliche direkte Anpassung des Lamarckismus, soweit diese der Zahl und Qualität nach neue Organe bildet, die zudem durch die aktive Tätigkeit des „Bedürfnisses“ hervorgebracht werden sollen. Die von mir vertretene elementare Selbstregulation gleicht hauptsächlich nur die Wirkung von Störungen aus und erhält so die Konstanz der Spezies etc. und bildet außerdem als funktionelle Anpassung vorhandene Organe durch andere Gebrauchsweise allmählig um. Nur dies letztere Geschehen bildet auch einen Teil des Lamarckismus und zwar nur, wenn resp. soweit es vererblich ist.

¹⁾ Sie wurden später auch Biophoren, Ide, Idioplasma, Plasomen, Biogen, Pangene etc. genannt; ich zerlegte sie 1892 (loco cit.) in Isoplasonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplasonten und fügte ihnen 1910 das Psychoplasmon als Höchstes hinzu. (Siehe: Ziele und Wege etc. 1892, S. 436 oder Ges. Abh. II., S. 84 sowie ferner Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 29, S. 385, 1910, in der Besprechung von M. Rubners Werk: Kraft und Stoff im Haushalt der Natur).

²⁾ Der Kampf d. Teile, 1881, S. 73—87, oder Ges. Abh. I., S. 231—251.

Dieser „züchtende“ Kampf der Teile scheint etwas schwer Vorstellbares zu sein. Denn einer der bekanntesten Biologen sagt noch im Jahre 1906 (O. Hertwig Allgem. Biologie S. 620): „Daß man durch Redewendungen, wie Kampf der Teile im Organismus, Intraselektion, Histonalausele, Germinalausele in dem Verständnis organischer Naturprozesse um keinen Schritt vorwärts kommt, scheint mir offen zutage zu liegen. Man erfährt hiedurch von dem, was sich im Organismus abspielt, nicht mehr, als der Chemiker von dem Zustandekommen einer chemischen Verbindung erfahren würde, wenn er sich mit der Formel eines „Kampfes der Moleküle im Reagenzglas“, als einem chemischen Erklärungsprinzip zufrieden geben wollte.“

Ich habe diesem Einwand gegenüber schon 1902 (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13, S. 642, in: Über die Selbstregulation der Lebewesen) darauf hingewiesen, daß ich durch die Lehre vom Kampfe der Teile nicht zeigen

Dieses sich Bewähren im Kampf der Teile muß nun auch für die neuen Variationen des Keimplasmas nötig sein, wie Aug-Weismann bereits erklärt hat, als er den Kampf der Teile auf das Keimplasma anwandte und aus der Besonderheit des Keimplasmas als *Germinalselektion* noch einige für seine Theorie der Artbildung wichtige Wirkungen ableitete.

Viertens muß, wie ich weiterhin hinzufüge, die neue Eigenschaft derartig sein, daß sie erstens andere nötige Strukturen und Vorgänge des Keimes nicht stört, und daß zweitens Störung nötiger Vorgänge auch nicht im Laufe der ontogenetischen Entwicklung geschieht, was ersteres, bevor sie aktiviert ist, und letzteres, nachdem sie aktiviert ist, möglich wäre.*)

*) Anmerkung: Ursache und wahre Bedeutung des „**Biogenetischen Grundgesetzes**.“ Da frühzeitig in der Ontogenese aktivierte Keimplasmavariationen früher in den Lauf der Entwicklung eingreifen, so werden sie auch den in der Phylogenese durch Personalauslese gesicherten Bestand tiefer greifend alterieren, als erst später aktiv werdende Variationen; sie werden daher leicht bereits lange Bewährtes, Gezüchtetes zu sehr abändern, es stören und damit die Dauerfähigkeit des Individuums aufheben. Es konnten also zumeist bloß solche neuen Variationen des Keimplasmas in der Phylogenese sich aufspeichern, welche erst am Ende der jeweiligen Ontogenese „entwickelt“, „expliziert“ werden. Damit werden also die früheren Erwerbungen nicht bald und nicht sehr abgeändert, sondern sie blieben zumeist erhalten, und das Neue wurde in der Ontogenese fast immer hinten angereicht. Ich habe daher 1886 (Göttinger gel. Anzeiger Nr. 20, S. 801—804 oder Ges. Abh. I., 443—447 II, 71) schon darauf hingewiesen, daß diese Notwendigkeit der Grund ist, daß die Gestaltungen der Ontogenese und ihre Reihenfolge der Hauptsache nach die Phylogenese wiederholen, daß dies also der wahre Grund des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes ist. Demnach ist dieses sogenannte Gesetz kein Gesetz, keine Bezeichnung beständigen ausnahmslosen Wirkens bestimmter (biogenetischer, also „lebenbildender“) Faktoren; sondern die ihm zu Grunde liegenden Tatsachen bilden nur eine Regel, die durch das nötige Sicherhalten und Sichbewähren bedingt ist. Die

wollte, was alles im Organismus sich abspielt, wohl aber einen Teil dessen; und da es sich um Nahrung und Raum brauchende „Selbsterhaltungsgebilde“ handelt, zeigte ich was für Qualitäten derselben „übrig bleiben“, „dauerfähig“ sein können. Damit habe ich mich aber nicht „zufrieden gegeben“; sondern ich habe danach sogleich gezeigt, auf welche Art die notwendigerweise siegende, übrigbleibende Gewebsqualität, welche NB. „durch den funktionellen Reiz trophisch erregt wird“, die unendlich vielen verschiedenen sogenannten zweckmäßigen Gestaltungen hervorzubringen vermag.

Die neue Variation muß also zumeist so sein, daß sie erst am Ende der Ontogenese aktiviert wird und also der ontogenetischen Rekapitulationsregel entspricht. Nur selten wird es zufällig sich so treffen, daß früher aktivierte und entsprechend die Organisation tiefgreifend verändernde Variationen die Dauerfähigkeit des Individuums erhöhen statt sie herabsetzen, wie dies ja auch nur in den relativ wenigen Fällen der Bildung neuer Stämme und Klassen etc. geschehen ist.

Fünftens muß die neue Variation in den Mechanismus der, für die Vermehrung der Keimzellen in ganz besonderer Vollkommenheit nötigen von mir sogen. „qualitativen Halbierung“ der Zelle, sowohl des Zelleibes wie des Zellkerns, und damit letzteren Falles auch in die indirekte Kernteilung, einbezogen werden, was ich gleichfalls als eine besondere Erwerbung auffasse. Ohne dies würde die neue Variation wieder nur im ersten Individuum wirken und bereits bei den Geschwistern desselben sowie in der nächsten Generation fehlen. *)

Zur Vererbung einer Keimplasmavariation, also zu einer sogenannten Mutation sind somit erforderlich:

1. ihre „vollkommene“ Assimilationsfähigkeit durch das Keimplasma,

Tatsache dieser somit nur **ontogenetischen Rekapitulationsregel** erfahren dadurch natürlich keine Einschränkung. Diese Regel erstreckt sich auch auf die Aktivierung der hier zu erörternden, erblichen Keimplasmavariationen. (Siehe auch S. 309 Anm. 2.)

*) Anmerkung: Auch schon für die Vererbung einer nicht durch Vererbung im Soma neu aufgetretenen sondern durch irgend eine Einwirkung auf dasselbe entstandenen Zelleigenschaft innerhalb dieses Soma, also für die Übertragung der neuen Eigenschaft einer bereits mehr oder weniger differenzierten Zelle auf ihre Nachkommen im selben Individuum, die wir als interzelluläre speziell **intrapersonelle Vererbung** der anderen interpersonellen oder germinalen Vererbung gegenüber stellen wollen, sind vier dieser Bedingungen: vollkommene Assimilation, Erhaltung durch Selbstregulation gegen Alteration, Erhaltung unter den Wechselbeziehungen der gleichwertigen Bionten sowie Einbeziehung in den Mechanismus der qualitativen Halbierung bei der Zellteilung erforderlich. Bloß die Nichtstörung der Ontogenese fällt hier fort; wenigstens würde solche Störung, wie sie z. B. bei den bösartigen Tumorzellen (Carcinom, Sarkom) vorkommt, nicht die intrapersonelle Vererbung dieser Zelleigenschaft an sich aushließen, da diese Qualitäten erst nach vielfacher Vermehrung dieser Zellen für das Individuum tödlich werden.

2. die Sicherung ihrer Qualität durch Selbstregulationen,
3. ihr Sichbewähren im Kampfe um Nahrung und Raum unter Bionten gleicher Ordnung,
4. ihr Nichtstörendwirken auf die Entwicklung der anderen Teile und damit zumeist ihre Aktivierung und Entwicklung erst am Ende der Ontogenese (entsprechend dem sogenannten biogenetischen Grundgesetz, richtiger der „ontogenetischen Rekapitulationsregel“),
5. ihre Einbeziehung in den Mechanismus der qualitativen Halbierung des Kerns, resp. des Zelleibes der Keimzelle.

Eine vererbungs-fähige Keimplasmavariation hervorzubringen ist also keineswegs ein einfaches, sondern ein überaus kompliziertes Geschehen. Wir können daraus wohl schließen, daß nur relativ wenige der jedenfalls unendlich vielen im Laufe der Zeiten aufgetretenen Keimplasmavariationen vererbbar waren. Das Vorkommen von vererblichen Variationen bekundet aber doch die Möglichkeit dieses komplizierten Geschehens.

Andererseits kann es auch Kategorien von Fällen geben, in denen diese fünf Spezialbedingungen leichter gemeinsam erfüllbar sind, wie es z. B. bei der (wenigstens teilweise nach Mendels Regeln erfolgenden) Mischung der elterlichen Merkmale der Fall ist.

II. Vererbung „somatogener“ Variationen.

A. Nötige Hauptarten des Geschehens.

Wenn wir nun zur Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften oder, kürzer gesagt, zur „somatischen Induktion“ übergehen, so behandeln wir hier nur die Vermehrung der Lebewesen durch Keimzellen (Eier und Spermatozonen).

Unter Vererbung „somatogener“ oder „vom Soma erworbener“ oder kurz (NB. zu kurz) bloß sogenannter „erworbener“ Variationen ist zu verstehen die Übertragung der durch irgend welche äußere oder innere (NB. nichtererbte) Einwirkung im Soma entstandenen Veränderung auf die Nachkommen, also auf die folgenden Generationen, ohne daß die primären alterierenden Einwirkungen auch auf die Keimzellen oder auf die Nachkommen entsprechend verändernd wirken.

Dazu ist nötig, daß jede vererbungs-fähige neue Eigenschaft des mehr oder weniger weit entwickelten Individuums, das wir

mit A. Weismann kurz als Soma bezeichnen, auf das generative Keimplasma übertragen also sekundär zu einer blastogenen Eigenschaft in dem Keimplasma werde und dabei zugleich den vorstehend aufgestellten fünf Bedingungen entspreche.

In dem am Schluß unserer Darlegungen erörterten Falle, daß das wirklich entwickelte Soma, also die differenzierten Zellen des Körpers das Keimplasma erst bildeten, es wirklich produzierten, wie man sich das vor Weismann allgemein dachte, läge schon Vererbung, Übertragung somatischer Eigenschaften auf Keimplasma, und zwar jedenfalls während der Produktion desselben, also nicht auf schon vorhandenes Keimplasma vor.

Es hätte dann natürlich keinerlei besondere Schwierigkeiten, daß dabei auch ganz neue, erst jüngst vom Soma erworbene Eigenschaften mit den alten bereits vererbten übertragen würden.

Nach Weismanns Kontinuität des Keimplasma dagegen handelt es sich bei der Vererbung somatogener Eigenschaften um die Übertragung der neuen somatischen Eigenschaften auf schon vorhandenes, den Grundstock des ganzen bereits Überlieferten „implicite“ darstellendes Kleinplasma.

Indem wir im Nachstehenden uns vorzustellen suchen, was zu diesem letzteren Vorgange für Hauptarten des Geschehens nötig sein müssen, sehen wir ganz davon ab, ob die Vererbung somatogener Eigenschaften als bereits erwiesen oder als strittig beurteilt wird.

Da ich seit 1881 behufs Ableitung der Regeneration annehme, daß in den zur Regeneration und zur sonstigen gestaltlichen Regulation fähigen somatischen Zellen neben dem den normalen Lebensfunktionen dienenden Teile des Zellkerns noch Vollkeimplasma, sogenannte „Reserveidioplasma“ oder „Regenerationsplasma“ in diesem enthalten ist, so haben wir im Folgenden von diesem somatischen Keimplasma das die Vermehrung der Lebewesen bewirkende generative Keimplasma oder Generationsplasma zu unterscheiden. Das letztere beschäftigt uns zunächst allein.*)

*) Anmerkung: Ich sagte in der Schrift über den Kampf der Teile (1881) S. 177 auch: „Wohl aber deuten manche Tatsachen, besonders die hohe Regenerationsfähigkeit darauf hin, daß hier die Zellen nicht durch und durch an ihre spezifische Funktion angepasst sind, sondern daß jede Zelle, sei es im Kern oder im Protoplasma, noch einen

Die zur Vererbung geeignete Übertragung der somatischen Veränderung auf das generative Keimplasma muß natürlich in solcher Weise geschehen, daß dieses Keimplasma nach seiner Aktivierung in dem aus ihm gebildeten Individuum wieder die neuen Merkmale am gleichen Ort und in gleicher, wenn auch vielleicht in etwas abgeschwächter Art, mindestens aber die Disposition dazu hervorbringt, ohne daß die frühere primäre Ursache der Variation noch mitwirkt.

Wir erörtern hier rein theoretisch nur das deductiv ableitbare „Nötige“ solchen Vererbungsgeschehens.

Dieses als nötig anzunehmende Geschehen habe ich im Jahre 1881, als ich die organische Gestaltung noch für Gestaltung aus rein chemischen Prozessen hielt¹⁾, in nur zwei Arten eingeteilt. Ich sagte (loco cit. p. 213): „Durch die Zurückführung (NB. vom Soma) erworbener Formänderungen auf chemische Aenderungen und durch deren leichtere Uebertragbarkeit auf den Samen und das Ei in dem chemischen Stoffwechsel, welcher zwischen ihnen und dem Vater, resp. der Mutter stattfindet, wird das „Problem“ der Vererbung als solches aufgehoben und die Erscheinung auf ein allge-

Rest wirklichen embryonalen Stoffes enthält, welcher in Tätigkeit tritt, sobald und so weiter nicht mehr durch den Widerstand der physiologischen Umgebung daran gehindert wird.“ Später nannte ich diesen Stoff Reserveidioplasson und ließ ihn im Zellkern lokalisiert sein.

Weiteres siehe Kampf der Teile 1881. S. 178 oder Ges. Abh. I, S. 344 sowie II, S. 450, 877, 897, 905.

Die Annahme von Vollkeimplasmen in den Körper-Zellen ist in verschiedener Form in die Theorien Anderer (Naegeli, A. Weismann, C. Weigert, O. Hertwig u. A.) übergegangen und wird auch von vielen Pathologen vertreten. Vergleiche hierzu ferner R. Goldschmidts Lehre (Zool. Jahrb. Bd. 21, 1904) vom Dualismus der Kernsubstanz bei den Metazoen, die ihn zu folgendem Ergebnis führte: „Jede tierische Zelle ist in ihrem Wesen doppelkernig: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen vor. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen. Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern vereinigt.“ Der propagatorische Kern entspricht also meinem „Reserveidioplasson“ des Kerns, während dagegen der somatische Kern nach meiner Auffassung nicht bloß den „Erhaltungsfunktionen“ (NB. der Teile für die Erhaltung des Ganzen) sondern auch den „typischen“ Gestaltungsfunktionen dient.

1) Kampf der Teile, 1881, S. 55—61 oder Ges. Abh. I, S. 203—213.

meines Problem, das der Gestaltung aus chemischen Prozessen, welches die Grundlage der ganzen Biologie ist, zurückgeführt. Neben diesem Problem bleibt dann noch das speziellere Problem der successiven chemischen Aenderung im Ei, der chemischen Entwicklung des Eies, aus welchem sich dann die successive formale Entwicklung nach dem ersten Prinzipie von selber ableitet.“

Danach erkannte ich aber bald, daß die rein chemische Determination der Entwicklung in der Keimsubstanz unmöglich ist, daß für die überaus complicierten typisch reproducirten und vielfach aus demselben Gewebe (Muskel-, Knochengewebe) hergestellten verschiedenen Organe eine „physikalische“ Struktur nötig ist, daß die Vererbungssubstanz in erster Linie eine typische, wenn auch unsichtbare „physikalische“ Struktur haben muß, die ich mir zunächst allerdings noch sehr einfach vorstellte.¹⁾

Auch A. Weismann wies frühzeitig auf die physikalische Natur der Vererbungssubstanz hin. In letzter Zeit aber sind mehrere Autoren bes. physiologische Chemiker wieder dafür eingetreten, daß alles Lebensgeschehen chemisch determiniert sei. Dem bin ich neuerdings entgegengetreten.²⁾

Die chemische Uebertragung auf den Keim, die so leicht vorstellbar ist, ist mit der Existenz einer physikalischen Vererbungsstruktur als unzureichend zur alleinigen Vererbung der formalen Charaktere zu beurteilen, wenn schon an der besonderen typischen Betätigung der physikalischen Struktur auch chemische Wirkungen einen wichtigen, also gleichfalls „typische Gestaltung“ „determinierenden“ Anteil haben, wie wir das an den von dem Inhalt der Keimdrüsen abhängigen secundären Geschlechtscharakteren³⁾ und den sonstigen in den letzten Jahren entdeckten Hormonen Starlings sehen.

Dementsprechend formulierte ich (1882) das nötige Vererbungsgeschehen trotz noch rein epigenetischer Grundauf-

¹⁾ Ges. Abh. I, S. 208, 332, 406, Arch. Entw.-Mech. Bd. IV, S. 340, 481.

²⁾ Vortrag I, 1905, S. 118, 124 u. Arch. Entw.-Mech. Bd. 23, S. 353.

³⁾ Roux Beitrag I z. Entw.-Mech., S. 1885. Zeitschr. f. Biologie, München 1885, Bd. 21, S. 523 od. Ges. Abh. II, S. 254.

fassung bereits erheblich anders: ¹⁾ „Infolge der Einfachheit der direkten Fortpflanzungskörper muß jede von den Eltern im Stadium der begonnenen oder vollendeten Entwicklung, genau genommen schon jede nach der ersten Teilung des befruchteten Eies „erworbene“ Eigenschaft bei der Uebertragung auf das Ei, resp. auf das Spermiosoma in eine nicht differenzierte Qualität verwandelt werden. Diese „Zurückverwandlung“ des „**Explicitum**“ in ein Einfaches, Unentwickeltes, in ein **Implicitum** muß als das Wesen und damit als das eigentliche Problem der Vererbung betrachtet werden, sofern es überhaupt Uebertragung „erworbener“, das heißt im Zustande der Differenzierung erlittener Veränderungen gibt. Dies ist bisher in den bezüglichen Arbeiten übersehen worden. Ist die Entwicklung die Hervorbildung des morphologisch und qualitativ Mannigfachen aus dem morphologisch (und auch qualitativ?) Einfachen, so ist umgekehrt diese Vererbung die Bildung des morphologisch u. s. w. Einfachen aus dem Mannigfachen. Der Kern dieser in einem Jahresberichte versteckten Aeußerung wurde in dem Artikel über „Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik“ ²⁾ und noch an anderer Stelle reproduziert. ³⁾ Sie blieb trotzdem fast unbekannt.

A. Nötige Hauptarten des Geschehens bei der Vererbung somatogener Variationen.

Das anzunehmende Vererbungsgeschehen ist in folgende drei Hauptarten einzuteilen, die wir dann im einzelnen zu erörtern haben werden. In:

1. die *Translatio hereditaria*, die Uebertragung einer Veränderung des mehr oder weniger weit entwickelten Individuums, also des Soma, auf den Keim;
2. die *Implikation* oder *blastoide Metamorphose*, die Umwandlung der neuen Eigenschaft des mehr oder weniger

¹⁾ W. Roux in Jahresber. d. Anat. u. Physiol. v. Hofmann & Schwalbe, Bd. X, Abt. I, S. 396, 1882.

²⁾ Merkel-Bonnet, Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. II, 1892, S. 419, oder Ges. Abh. über Entw.-Mech. Bd. II, S. 61.

³⁾ Ges. Abh. Bd. I, S. 214, 1895 und Vortrag I über Entw.-Mech., 1905, S. 147, 157, 173, 218, 31 u. 39.

entwickelten Soma in eine dem Keimplasma entsprechende Beschaffenheit;

3. die blastogene Insertion oder die „keimbildende Einfügung“ der neuen Determinationen an die geeignete Stelle des Keims.¹⁾

1. Die *Translatio hereditaria*.

Die nötige *Translatio hereditaria*¹⁾ schließt das erste große Rätsel des Geschehens der Vererbung somatogener Variationen ein. Sie ist natürlich von allen Autoren, die für die Tatsächlichkeit dieses letzteren Geschehens eingetreten sind, als nötig erkannt worden. Aber niemand hat es erklärt. Manche Autoren sind geneigt, dies Geschehen einfach als durch ein Naturgesetz festgelegt aufzufassen, wofür aber jede sachliche Unterlage fehlt. Da außerdem das spezielle Geschehen in jedem speziellen Falle ein anderes sein muß, so wäre es mit einer solchen Formulierung nicht getan, selbst wenn das Geschehen sicher erwiesen wäre, sondern es müßte stets noch die Art desselben und deren Faktoren ermittelt werden.

Die Uebertragung chemischer Stoffe ist, wie oben erwähnt, leicht vorstellbar; aber es ist keine Garantie dafür gegeben, daß alle in den Organen gebildeten Stoffe erstens unverändert in die Blutbahn gelangen, also den Keimzellen zugeführt und zweitens von diesen aufgenommen werden. Für die Uebertragung lokalisierter gestaltlicher Veränderungen des Soma fehlt uns dagegen jegliches Vorstellungsvermögen; sie wäre unvorstellbar, selbst wenn direkte Nervenbahnen vom Soma zum Ei oder zur Spermatogonie gingen.

Das direkte experimentelle Beweismaterial für dieses Geschehen, das in den sehr verdienstlichen Versuchen von Kammerer, Przibram, Guthrie u. a. besteht, bedarf bei der überaus schwierigen komplizierten Sachlage und bei der fundamentalen Wichtigkeit noch sehr der Vermehrung und der kritischen Prüfung.²⁾

Daher seien hier noch einige Beobachtungen mitgeteilt, welche wenigstens sehr enge Beziehungen zwischen dem Soma

¹⁾ Den Namen *Translatio* gebrauchte ich erst später (Gesam. Abh. II, S. 61 und 1023). Das Beiwort *hereditaria* ist erst hier hinzugefügt, um den Terminus bezeichnender zu machen.

²⁾ Genaueres siehe in R. Semons neuester Schrift: Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. d. naturwiss. Forschung, Bd. II, 1910.

und den Keimdrüsen bekunden. Ich erwähne den Befund von Haeckers Schüler J. Schiller¹⁾, daß bei Cyclops nach teilweiser Amputation der Antennen und der Furca, also von Teilen der Soma, der Kernteilungsmodus der Ovidukteeier und sogar der in den Eisäcken befindlichen Eier mehr oder weniger stark beeinflußt wird, indem die Chromosomen eine gedrungene, körnchenförmige oder bläschenförmige Gestalt sowie unregelmäßige Gruppierung darboten, und später die Furchungszellen eine Tendenz zur „*Framboisia embryonalis*“ Roux' zeigten. Schiller nimmt an, daß die Veränderungen in den Keimzellen durch Stoffwechselstörungen hervorgerufen werden, welche ihrerseits durch die somatischen Verletzungen verursacht wurden.

Ferner sind zu nennen die überraschenden Beobachtungen von Ceni²⁾, welcher nach betäubenden Schlägen auf den Kopf von Hunden, von denen die Tiere sich nach einem halben Tag wieder ganz erholten und wieder vollkommen munter wurden und es dauernd blieben, gleichwohl nach 20 Tagen eine akute Atrophie der Hoden beginnen sah, die im Laufe von 2 Monaten zu vollkommenem Schwund des spezifischen Epithels der Hodenkanälchen führte. Nach einigen Monaten trat aber wieder Regeneration ein; wie bei meiner Behandlung der Froschembryonen mit Borsäurelösung, wonach lokalisierte *Framboisia embryonalis*: Rundung und Abfall der Epithelzellen der Medullarplatte resp. des Medullarrohres, also vorübergehend Amyelie stattfand aber mit nachfolgender vollkommener Regeneration.³⁾ Weitere Beispiele, von G. Klebs, Blaringhem an Pflanzen, siehe bei Semon Seite 32—34.

Daß also sehr innige, früher nicht geahnte gestaltliche Beziehungen zwischen Keim und Soma stattfinden, ist sicher. Diese jetzt erkannten Beziehungen sind aber allerdings ganz andere, als die oben angenommenen, zur Vererbung somatischer Veränderungen nötigen drei Vorgänge.

1) J. Schiller über die künstliche Erzeugung „primitiver“ Kernelungsformen bei Cyclops. Arch. f. Entw.-mech., Bd. 27, S. 593 u. f.

2) Ceni, C. L'influence des centres corticaux sur les phénomènes de la génération et de la perpétuation de l'espèce. Recherches expérimentales. Arch. Ital. de Biolog. T. 48. Fasc. I. Turin, 1907.

Derselbe. Sur les rapports fonctionnels internes entre le cerveau et les testicules. end. loco. T. 49. Fasc. 3. 1908. p. 388—374.

3) Ges. Abh. II, 152, 887.

2. Die „Implikation“ oder blastoide Metamorphose.

Der zweite nötige Hauptvorgang ist die Überführung der „entwickelten“, also „expliziten“ neuen Eigenschaft des Soma in eine dem Keimplasma adaequate Beschaffenheit; dieses Geschehen kann blastoide Metamorphose oder, wie ich früher schon dafür (s. o. S. 281) sagte, Implikation heißen.¹⁾

Diese Umbildung hängt natürlich in ihrer Art und Weise ganz von der spezifischen Beschaffenheit des generativen Keimplasmas ab.

Diese Beschaffenheit können wir nicht sehen; wir können nur auf Umwegen aus ihren Leistungen auf sie schließen. Sie muß wesentlich verschieden sein, je nachdem die individuelle Entwicklung, also die Ontogenese, durch Evolution oder Epigenese oder durch Kombination beider sich vollzieht.

Je nach der Realität dieser drei Fälle muß die auf das Keimplasma in vererbungsfähiger Weise zu übertragende somatogene „entwickelte“ Eigenschaft in ganz verschiedener Weise metamorphosiert werden.

Wir müssen uns also ein Urteil über den Anteil der Evolution und der Epigenese an der Ontogenese bilden und haben damit in einer viel diskutierten Streitfrage Stellung zu nehmen.

Definitionen der Evolution und Epigenesis, der Neoevolution und Neoeigenesis, der Praeformatio und Neopraeformatio.

Die Begriffe Evolution und Epigenese werden jetzt fast allgemein in ganz anderem Sinne als zu Zeiten von Bonnet und C. Fr. Wolff gebraucht. Diese neuen Definitionen habe ich im Jahre 1885 in der Einleitung zum ersten Beitrag zur Entwicklungsmechanik auf Grund causaler Analyse eingeführt und habe danach anorganische Beispiele für jede dieser Arten des Geschehens und für ihre Kombination gegeben.

C. Fr. Wolff zeigte bekanntlich, daß das Ei anfangs ganz einfache „sichtbare“ Formen darbietet, und daß von da aus

¹⁾ Im Jahre 1882 habe ich nur die bei neoeigenetischer Entwicklung nötige Zurückverwandlung als Implikation bezeichnet. 1905 aber (Vortrag I, S. 147, 218) nannte ich die in beiden Fällen nötige Umbildung so. Wir unterscheiden daher nachstehend neoeigenetische und neoevolutionistische Implikation.

immer neue sichtbare Formen gebildet werden. Er schloß daraus irrtümlich, daß der Keim eine homogene einfache Substanz sei, daß von dieser wirklich einfachen Grundlage aus die große sichtbare Mannigfaltigkeit erzeugt werde und nannte diese Produktion von sichtbarer Mannigfaltigkeit Epigenesis.

In der erwähnten Einleitung äußerte ich mich folgendermaßen. ¹⁾

„Unter „Entwicklung“ selber verstehen wir, den Begriff in seiner gewöhnlichen Bedeutung gefaßt, das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit. In der Wahrnehmbarkeit der entstehenden Mannigfaltigkeit enthält dieser Begriff ein menschlich subjektives Moment, welches uns bezüglich weiterer Einsicht nötigt, ihn selber in zwei verschiedene Teile zu zerlegen. In die **wirkliche Produktion von Mannigfaltigkeit** und in die bloße **Umbildung** von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare, sinnenfällige.“ ²⁾

„Die so unterschiedenen beiden Arten von Entwicklung stehen in einem Verhältnisse zu einander, welches an die alten Gegensätze der Epigenesis und der Evolution erinnert, also an die Alternative einer Zeit, in der es die Aufgabe und alleinige Möglichkeit war, zunächst die geformten Produkte der Bildungsvorgänge, die äußerlich sichtbaren Formwandlungen festzustellen. Bei dieser „deskriptiven“ Untersuchung der formalen Entwicklung trug die Epigenesis, die sukzessive Bildung neuer Formen den vollkommenen Sieg über die Evolution, über die bloße Wahrnehmbarwerdung von vornherein vorhandener Formeneinzelheiten davon.“

„Bei einem tieferen Eindringen in die Bildungsvorgänge, dessen die causale Untersuchung benötigt, werden wir indeß von neuem vor diese Alternative gestellt und zugleich veranlaßt, sie in einer tieferen Bedeutung zu erfassen. Wenn hierbei die bisherigen Bezeichnungen beibehalten werden sollen, ³⁾ so bedeutet alsdann „**Epigenesis**“ nicht

¹⁾ Beiträge z. Entw.-Mech. des Embryo. Nr. 1. Zeitschrift f. Biologie. Bd. 21. München 1885, S. 414 oder Ges. Abh. II, S. 4.

²⁾ Die Entwicklung einfach als „Aenderung“ oder „Werden“ zu definieren, würde bei der Anwendung auf die Lebewesen den Begriff also eines wesentlichen Teils seines spezifischen Inhaltes berauben.

³⁾ Es war ein großer Fehler, daß ich für die neuen Definitionen die alten Namen beibehielt. Dadurch ist viel Verwirrung entstanden. Ich habe

bloß die Bildung mannigfacher Formen, durch die Kräfte eines formal einfachen, aber vielleicht in seinem Innern außerordentlich komplizierten Substrates, sondern die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne, die wirkliche Vermehrung der bestehenden Verschiedenheiten. „**Evolution**“ dagegen ist hiernach das bloße **Wahrnehmbarwerden** praexistierender latender Verschiedenheiten.“

„Es ist klar, daß nach diesen allgemeineren Definitionen Vorgänge, welche der formalen Betrachtung als **Epigenesis** sich darstellen, **in Wirklichkeit vorwiegend oder ausschließlich Evolutionen sein können**; und wir erkennen demnach, daß wir bei dem beabsichtigten tieferen Eindringen in das Entwicklungsgeschehen aufs Neue vor die Frage gestellt werden: Ist die embryonale Entwicklung Epigenesis oder Evolution [oder Kombination beider?]¹⁾“

Aus dieser Darlegung ergibt sich schon, daß die von C. Fr. Wolff für immer als gültig erwiesene Produktion sichtbarer Mannigfaltigkeit aus sichtbar einfachem Ausgangsstadium keineswegs auch beweist, daß der Keim wirklich einfach beschaffen, etwa aus der Wiederholung von lauter gleichartigen Teilen gebildet sei, und daß bei der Entwicklung die Summe an Mannigfaltigkeit wirklich vermehrt werde, denn es kann in dem einfach erscheinenden Keim bereits eine große unsichtbare Mannigfaltigkeit an verschieden beschaffenen typisch gelagerten Teilen vorhanden sein. Die Ontogenese könnte in diesem Falle auch bloß sukzessive Umbildung einer großen anfänglich schon vorhandenen typisch beschaffenen, unsichtbaren Mannigfaltigkeit sein, somit geradezu Aehnliches, wie ihr Gegensatz die „Evolution“ Swammerdams, Hallers etc. Das eigentliche causale Kernproblem der wahren Epigenesis, die wirkliche Vermehrung der Mannigfaltigkeit bei der Ontogenese, war also durch Wolffs Nachweis der „sichtbaren Epigenesis nicht nur nicht gelöst, sondern gar nicht

daher später (1905, Vortrag I über Entwicklungsmechanik, S. 101, 158) die nachstehend verwendeten Bezeichnungen Neoeptigenesis und Neoevolution eingeführt.

¹⁾ Das in eckige Klammern eingeschlossene ist Zusatz des Jahres 1895, gelegentl. d. Herausgabe des Gesam. Abhandl. S. a. diese II. S. 9, 15 und 20.

berührt. Deshalb wurde das Problem aufs Neue von mir auf- und zur Diskussion gestellt.

Bezeichnen wir bei der jetzt nötigen genaueren Distinktion mit dem von Wolff geprägten Namen Epigenesis bloß das von ihm erwiesene Geschehen, die sichtbare formale Produktion von Mannigfaltigkeit von sichtbar einfachem Ausgange aus, wie sich das wohl aus Dankbarkeit empfiehlt, so brauchen wir eine neue Bezeichnung für die prinzipielle Epigenesis in unserem neuen strengen Sinne, in dem Sinne, daß von wirklich, nicht bloß von sichtbar Einfacherem aus die ganze Mannigfaltigkeit der Formen, Strukturen und chemischen Qualitäten des entwickelten Lebewesens hervorgebracht werde. Dieses Geschehen benannte ich 1905 Neoe^{pi}genesis.

Die Evolution Swammerdams war die spezielle Auffassung, daß der Keim eine Art Miniaturbild des entwickelten Lebewesens darstelle. Diese Auffassung war durch Wolff definitiv widerlegt. Aber ich zeigte mit dem erwähnten Einwände gegen die Epigenesis Wolffs zugleich, daß ihr Prinzipielles in einem allgemeinerem Sinne trotz dem noch wahr sein, zu recht bestehen kann, nämlich in dem Sinne, daß der Keim bereits sehr viele verschiedene „unsichtbare“ Teile enthalte, die aber noch keinerlei Ähnlichkeit mit den entwickelten Teilen zu besitzen brauchen. Die Zahl dieser Teile könnte vielleicht ebenso groß sein als die Zahl der im entwickelten Lebewesen vorhandenen Verschiedenheiten an Form und Struktur. Diese Art der Entwicklung nannte ich später Neoevolution. Ich erwähnte bereits, daß durch die überlieferten „descriptiven“ Beobachtungen noch gar nichts über die Realität einer dieser beiden neuen Entwicklungsarten: Neoevolution und Neoe^{pi}genesis entschieden worden ist.

Jede dieser beiden Entwicklungsarten setzt eine dazu geeignete besondere Struktur und sonstige Beschaffenheit des Keims voraus; diese vorgebildete, praeformierte Beschaffenheit heißt die Praeformation des Keims.

Unter Praeformation im alten Sinne wird aber nur die Vorbildung zur „Evolution“ verstanden. Wir aber haben bei unseren neuen Unterscheidungen eine neoe^{pi}genetische Praeformation, welche aktiviert epigenetische Entwicklung bewirkt, und eine neoevolutionistische Praeformation,

welche Neoevolution bewirkt zu unterscheiden. Daher wird es sich wieder empfehlen, um Verwechslungen vorzubeugen, die Praeformation bei unserer weitergehenden Auffassung als Neopraeformation zu bezeichnen. Wenn dagegen bei den Unterabteilungen das Beiwort epigenetische oder evolutionistische mitangewandt wird, dann genügt als Substantiv auch das kürzere Wort Praeformation, da das Adjektiv schon bekundet, daß es sich um die neue Distinktion handelt.

Es ist, wie wir erkennen werden, anzunehmen, daß beide Arten der Neopraeformation kombiniert vorkommen. Auch ist es möglich, daß im Laufe der Ontogenese die Produkte neoevolutionistischer Determinanten in Umstände gelangen können, in denen sie neoeigenetisch wirken, und daß umgekehrt die auf neoeigenetische Weise produzierte Mannigfaltigkeit dann neoevolutionistischer „Umänderung“ unterliegt und also spätere Einzelheiten „implicite“ repräsentiert, determiniert hat.

Beispiele anorganischer Neoevolution und Neopigenesis, sowie der Kombination beider.

Wir wollen uns diese Geschehensarten an anorganischen Beispielen noch ein wenig klarer machen. Ich habe solche s. Z. (1885) in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwicklungsmechanik gegeben.¹⁾

Die Neoevolution kommt in der anorganischen Natur nicht selten vor. Die verborgene Mannigfaltigkeit wird in wahrnehmbare umgewandelt, wenn sie zu wirken genötigt wird. Dabei bekundet sich die unsichtbare Verschiedenheit; sie wird verändert und oft auch sichtbar. Wenn man z. B. einen Stein zerschlägt, so springt er von der Angriffstelle aus an den Stellen geringster Festigkeit von Molekül zu Molekül; diese Stellen werden nun in der großen Mannigfaltigkeit der Bruchfläche sichtbar. Aehnlich, wenn wir eine Qualle in Alkohol oder in Farbstoff gelegt haben. Auch bei dem dann stattfindenden Wirken werden viele vorher unsichtbar vorhandene Verschiedenheiten derartig umgewandelt, daß sie sichtbar werden.

Typische, d. h. „immer wieder die gleiche“ verborgene Mannigfaltigkeit bringt die anorganische Natur für sich allein nur in Form der Kristalle und in der Molekülstruktur hervor.

¹⁾ S. Ges. Abh. I, S. 6—11.

Diese Mannigfaltigkeit ist überaus einfach gegenüber der typischen organischen Mannigfaltigkeit. Aber der Mensch hat aus anorganischem Materiale rein evolutionistisch tätige Gebilde hervorgebracht: z. B. den mechanischen Zeichner einen Apparat aus Hebeln der nach dem Einlegen einer bestimmt gestalteten Platte beim Umdrehen derselben eine bestimmte Gestalt, z. B. den charakteristischen Kopf Napoleons bis ins feinste zeichnet. Die doppelte Determinantenplatte enthält in Tausenden feiner Krümmungen für jeden Punkt der Profillinie, des Kopfes, zwei Einzeldeterminanten; alles ist somit vorher (NB. in sichtbarer Weise) „bestimmt“; aber diese Determination ist vom „Entwickelten“ total verschieden. Es findet also vollkommene „Umbildung“ statt. Dies ist das typische Beispiel reiner und nur formaler Neoevolution.

Die Zahl der Mannigfaltigkeit wird dabei nicht vermehrt. Das Determinierende aber bleibt bei dieser Entwicklung des Bildes fast vollkommen unverändert erhalten; es verändert, verbraucht sich nicht dabei wie bei der Ontogenese. Aehnliches gilt von den Determinantenplatten, die in eine Drehorgel oder in ein Grammophon eingelegt werden; sie enthalten auch rein neoevolutionistische Praeformation.

Ein Feuerwerkskörper, der nach dem Anzünden ein kompliziertes Feuerrad liefert, enthält zwar auch alles Geschehen determiniert; die Strahlungen und Farbenwechsel etc. sind durchaus praeformiert. Aber durch die zur Umdrehung geeignete Aufhängung entsteht nach dem Anzünden als neoepigenetisches Geschehen die Radform, die fort und fort neu erzeugt wird.

Die „Entwicklung“ einer photographischen Platte dagegen ist Evolution im alten Sinne, denn das Bild ist schon in gleicher Gestalt aber nur in noch unsichtbarer Weise vorhanden, es wird bei der Entwicklung der Hauptsache nach nur sichtbar gemacht, wenn es auch noch durch „Verstärken“ etc. ein wenig in der Schattierung oder Helligkeit, aber nicht in der Zeichnung verändert werden kann.

Anorganische Beispiele von Epigenesis sind z. B. die Produktion von Faradays magnetischen Kraftlinien aus den auf eine Glasplatte gestreuten Eisenfeilspänen. An diesem Geschehen sind nur vier Faktoren beteiligt: zwei passive diffuse, die Platte und die auf ihr liegenden Feilspäne, welche letzteren die wir hier als eine Einheit nehmen wie die verschiebbaren Teile einer Flüssigkeit, dazu ein aktiver, die spezifische Gestaltung deter-

minierender: der Magnet und die Kraft, welche den Magnet an bestimmter Stelle unter der Platte festhält. Die produzierte Mannigfaltigkeit ist sichtbar.

In ähnlicher Weise wird unendlich viel aber unsichtbare Mannigfaltigkeit von drei Faktoren produziert, z. B. wenn von einer Stelle aus auf eine befestigte Platte gedrückt wird, wobei bestimmt gekrümmte Trajectoriensysteme von Druck- und Zugspannungen in ihr (und auch in ihrer Unterlage) entstehen.

Es kann so die ganz entsprechende Mannigfaltigkeit an ungleichen aber bestimmt gerichteten Spannungen hervorgebracht werden, wie sie in einem von bestimmten Stellen aus gedrückten oder von Muskeln gezogenen Knochen entstehen, die dann allmählig durch die funktionelle Anpassung insubstantiiert wird und so die funktionelle Knochenstruktur darstellt. Aehnlich entsteht neue Mannigfaltigkeit, wenn eine Platte von einer Stelle aus erwärmt oder von zwei Punkten aus elektrisch durchströmt wird. Letzteren Falls kann die neue gebildete Mannigfaltigkeit der aequipotentialen Linien durch einen galvanischen Niederschlag aus dem flüssigen Elektrolyt auch sichtbar gemacht werden.

In allen diesen Fällen entsteht durch das „Wirken“ des einen Faktors in einem oder einigen anderen mehr passiv sich verhaltenden Faktoren, speziell durch die ungleiche Ausbreitung der Wirkung in diesen, unendlich viel ganz neue Mannigfaltigkeit, somit ein Geschehen, das Neopigenesis darstellt.

Die zwei oder mehr nötigen Faktoren und deren Konfiguration bilden die „epigenetische Praeformation“.

Diese Mannigfaltigkeit kann in typischer Weise nochmals unendlich vermehrt werden, wenn nach dem ersten Wirken und nach der Fixation dieser Wirkung [nochmals ein solcher aktiver Faktor einwirkt, wenn z. B. dieselbe Metallplatte noch von einem anderen Punkte aus elektrisch durchströmt wird, und wenn wieder die neuen entstandenen Niveauflächen sichtbar gemacht und zugleich fixiert werden. Das neue System von Linien kombiniert sich mit dem früheren. So kann die neopigenetische Entwicklung durch jeden neuen Faktor wieder unendlich gesteigert werden. Und zwar wird bei immer derselben, also typischen Versuchsanordnung immer wieder dieselbe also typische Mannigfaltigkeit „entwickelt“, „expliziert“ werden.

Wir können also unendlich viel typische Mannigfaltigkeit produzieren, von der vorher auch keine Spur vorhanden war; sie entsteht ganz neu durch das „Wirken“ der wenigen von uns kombinierten Faktoren.

Kombination von Neoevelution und Neoepigene-
nesis sahen wir in dem Feuerrad, aber mit starkem Ueberwiegen der ersteren.

Auch für fast gleichmäßige Kombination beider Arten des Geschehens haben wir Beispiele im Bereich des Anorganischen, so z. B. in einer rechtwinkelig zur Oberfläche eingeworfenen Glasscheibe: die typischen radiären und zirkulären Sprünge verlaufen in der Richtung stärkster Wirkung des Steins, sie stellen die neugeschaffene Mannigfaltigkeit, die Neoepigene-
nesis dar; die neoepigenetische Praeformation ist in der Glasscheibe und dem auf sie geworfenen Stein gegeben. Die Abweichungen der Sprünge von diesen Richtungen und die muschelförmige Gestalt der Bruchflächen zeigen uns die früher unwahrnehmbaren, jetzt erkennbar gewordenen Stellen geringster Festigkeit in der Nähe der Linien stärkster Wirkung, also die neoevolutionistische Prae-
formation.

Ein noch besseres Beispiel stellt mein Entwicklungsmodell dar. Dasselbe besteht aus einer Anzahl gleich großer mit einander verklebter Kugeln aus nicht zu weichem Brotteig, von denen jede eine besonders bestimmte Menge Hefe (oder Backpulver) enthält. Wenn dieses Gebilde in den Brutofen kommt, vergrößern sich die einzelnen Kugeln annähernd proportional ihrem Hefegehalt durch Kohlensäurebildung, und das ganze Gebilde bildet daher fortwährend neue Gestalten. Diese sind abhängig von der Zahl und anfänglichen Anordnung der Kugeln von dem verschiedenen Hefegehalt derselben und von der Festigkeit der klebenden Verbindung. Die ersteren drei Momente bilden die Neopraeformation, sie ist zunächst als neoevolutionistische Prae-
formation aufzufassen; diese Mannigfaltigkeit wird durch die Kohlensäure umgebildet und sichtbar. Da aber die Kugeln zusammenhängen, wirken sie bei ihrer verschiedenen Ausdehnung in sehr verschiedener Weise auf einander gestaltend und bilden je länger um so mehr neue Formenmannigfaltigkeit. Das ist Neoepigene-
nesis. Die neoepigenetische Praeformation liegt in der Verklebung und in den Faktoren der verschiedenen Ausdehnung der ursprünglichen Kugeln. Die neoevolutionistische und neoepigenetische

Praeformation verbrauchen sich bei dieser Entwicklung wie die primären Determinationsfaktoren des sich entwickelnden Eies. Wenn wir Konsistenz, Klebrigkeit und Quantitäten der Hefe genügend ausprobierten, könnte man aus diesem Modell etwas Fisch- oder Vogelähnliches sich gestalten lassen. Es werden hier in diesem Modell alle Determinanten zugleich aktiviert, was wohl eine große Abweichung von dem Eie bedingt.

Die neuen Distinktionen haben einen causal-analytischen Charakter, denn die Neoevolution geht von einer wirklichen Vielheit von Faktoren (ohne Rücksicht auf deren Sichtbarkeit) aus und besteht in gänzlicher Umbildung der vorhandenen Mannigfaltigkeit. Die Neoepigene-
 genesis beginnt mit einer kleinen Anzahl von determinierenden Faktoren und produziert durch das Wirken dieser sehr viel, nicht bloß an Art sondern auch an Zahl neue Mannigfaltigkeit. Diese an Stelle der früheren formalen Unterscheidungen gesetzten causalen Distinktionen gaben daher auch Gelegenheit zu exakteren theoretischen Erörterungen. Sie wurden bald in dieser Weise verwendet; und heutzutage weiß kaum jemand mehr, von wem diese den vielen modernen Diskussionen über Epigenesis und Evolution zu Grunde liegenden neuen Auffassungen herrühren. Weismann¹⁾ verwendete sie in seiner bekannten mit großem Scharfsinn aufgestellten und verfochtenen streng neoevolutionistischen Vererbungstheorie; später geschah dasselbe seitens O. Hertwig und H. Driesch zu neoepigenetischen Aufstellungen.

Ich selbst wurde von den letzteren Autoren und auf Grund dessen auch ziemlich allgemein, aber irrthümlicher Weise als zu den reinen Neoevolutionisten gehörend klassifiziert und mit diesen gemeinsam beföhdet.*)

¹⁾ Weismann. Vorträge über Deszendenzlehre 1902, p. 388.

*) Anmerkung. Diese unrichtige Rubrizierung meiner Auffassung unter die der reinen Evolutionisten geschah aus mehreren, dies scheinbar naheliegenden Gründen. Erstens, weil ich theoretisch mit einer Anzahl von „etwa 10 bis 100“ oder etwas mehr verschiedenen, zum größten Teile im Zellkern der Eizelle enthaltenen Qualitäten arbeitete, zweitens, weil ich diese Qualitäten durch den von mir als dazu geeignet erwiesenen Mechanismus der indirekten Kernteilung teils (z. B. bei der ersten, das Material für die rechte und linke Hälfte des Froschembryo scheidenden Furchung) „qualitativ halbiert“, teils (z. B. bei der zweiten, annähernd Caudal und Cephal scheidenden Furchung) qualitativ ungleich

geteilt werden lies. Letzteres bezog sich aber nur auf den bei der „typischen“ Entwicklung beteiligten Kernteile, nicht auf das Reserveidioplasson; denn dieses ließ ich stets „qualitativ halbiert“ werden.

Drittens, weil ich die verschiedene entwicklungsmechanische Potenz der zwei resp. vier ersten Furchungszellen zur selbständigen Bildung von bestimmten Stücken des Froschembryo und damit die „Mosaikearbeit“ durch „Selbstdifferenzierung“ erwiesen und eine Theorie der „Mosaikearbeit“ NB. nur für die „typische“ Entwicklung angedeutet hatte (ohne aber dieses neoevolutionistische Geschehen als die alleinige Art des Entwicklungsgeschehen zu bezeichnen.)

Die Annahme von etwa hundert verschiedenen unsichtbaren Teilen oder Strukturverhältnissen ist Neopraeformation; diese kann aber teils neoepigenetischer teils neoevolutionistischer Art sein und entsprechend wirken.

Als von letzterer Art beurteilen wir die „Determinanten“ der „Selbstdifferenzierungsbezirke“. Die Selbstdifferenzierung selber aber kommt erstens vorzugsweise bei der „typischen“ Entwicklung vor, wird außerdem erst durch differenzierende Korrelationen der Unterteile des Bezirks auf einander, also durch Neoepigeneese hervorgebracht, wie ich oft betont habe und wie unten weiterhin erörtert werden wird. Es ist also schon in dieser Neoevolution viel Neoepigeneese enthalten. Ebenso liegt hochgradige Neoepigeneese darin, daß meiner Meinung nach aus den etwa 100 anfänglichen Verschiedenheiten die vielen Millionen oder Milliarden der Verschiedenheiten des entwickelten Lebewesens hervorgebracht werden.

Und 1882 habe ich bereits (s. o. S. 281) auf die Notwendigkeit der neoepigenetischen Implikation bei der Vererbung erworbener Eigenschaften hingewiesen, welche Notwendigkeit von den späteren Vererbungstheoretikern übersehen worden ist und 1885 (s. Ges. Abh. II, S. 11 und 19—21) bezeichnete ich die Verknüpfung von Evolution und Epigeneese als einen Teil des ontogenetischen Geschehens.

Für die Ergebnisse derjenigen meiner Experimente, welche den von mir unterschiedenen und streng definierten „typischen“ Entwicklungsgang störten, hatte ich (z. B. bei der Postgeneration) sogleich und damit als Erster 1888 die weitest gehenden differenzierenden Wechselwirkungen der vorhandenen Teile angenommen, desgleichen bei der Regeneration, was also wieder Neoepigeneese ist, aber von meinen theoretischen Gegnern bei Beurteilung meiner theoretischen Auffassung stets unbeachtet gelassen worden ist. Diese Gegner schieden resp. scheiden ferner noch nicht causal: typisches und durch alterierende, neu determinierende äußere Einwirkung veranlaßtes atypisches Entwicklungsgeschehen und behandeln daher causal ganz Ungleichwertiges als gleichwertig, weshalb ihre bezüglichlichen Folgerungen und Einwendungen unzutreffend sind. Indem sie außerdem meine Ansichten mit denen A. Weismanns für identisch hielten, glaubten sie mit ihren Einwendungen gegen diesen auch meine theoretischen Auffassungen widerlegt zu haben.

Im Jahre 1895 sagte ich kurz zusammenfassend (Ges. Abh. II, S. 1023) bezüglich „meiner epigenetisch-evolutionistischen Auffassung“: „Der Umstand, daß ich in den Kern verschiedene Qualitäten verlege.

schließt nicht ein, daß die Entwicklung nach meiner Auffassung vorherrschend Evolution sei. Vielmehr kann in dem mit typischer Metastruktur versehenen Ei und Samenkörper die Zahl der chemischen und strukturellen Qualitäten relativ gering sein, z. B. bloß Hunderte oder Tausende betragen, wohl aber während der Entwicklung infolge dieser typischen Struktur bei der Betätigung der sie bildenden Teile in typischer Weise auf das außerordentlich Vielfache vermehrt werden, ein Geschehen, welches typische Epigenesis darstellt.“

Meine Theorie der funktionellen Anpassung gab den ersten direkten Nachweis, wie überaus große organische und sehr zweckmäßige Mannigfaltigkeit von wenigen Faktoren aus z. B. im Knochen, in der Schwanzflosse des Delphin, bei der Bildung der Blutgefäße, also vorherrschend durch Neoeptigenesis hervorgebracht werden kann, dies beim Vorhandensein einer bestimmten, im Kampf der Teile gezüchteten Gewebsqualität.

Auch dieses wichtige Glied meiner Theorien ist später in sogen. biogenetische Theorien anderer Autoren aufgenommen worden. Ferner ist meine 1894 gegebene Ableitung der Doppelbildungen O. Schultzes von der determinierenden Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen gleichfalls neoeptigenetisch-evolutionistisch. (Ges. Abh. II. S. 932.)

Alles zusammengenommen, glaube ich beanspruchen zu dürfen, nicht fernerhin als reiner Neoevolutionist klassifiziert zu werden. Ich glaube sogar, nach meiner neuen Begriffsbestimmung, der erste der vielen gewesen zu sein, welche Neoeptigenesis und Neoevolution kombinierten, da ich außer meiner neoeptigenetischen Theorie der funktionellen Anpassung schon in derselben Arbeit, welche die neuen Definitionen brachte, bereits die anderen damals bekannten oder zu vermutenden differenzierenden Korrelationen behandelt habe. (S. Ges. Abh. II, S. 211—254.) Von der Aufstellung einer vollkommenen Theorie der Ontogenese nahm ich ausgesprochenermaßen deshalb Abstand, weil dazu unsere Kenntnisse nicht annähernd ausreichten (was auch jetzt noch der Fall ist), und weil ich nicht mit einer Ueberzahl von Unbekannten arbeiten wollte. Es würde mir erfreulich sein, wenn es noch gelingen würde, das Hauptsächlichste von dem Vielen, was mir irrtümlicherweise zugeschrieben oder abgesprochen worden ist, wieder aus der Literatur auszumerzen resp. ihr einzuverleiben und die daran geknüpften, allgemein verbreiteten falschen Urteile wieder zu beseitigen (Siehe auch die Anmerkung zu Seite 305).

Objektive Definition der Ontogenese und ihrer Unterarten.

Um das Wesen der Entwicklung ganz objektiv zu erfassen, müssen wir von dem subjektiv menschlichen Moment der Wahrnehmbarkeit ganz absehen. Dann ist Neoevolution im strengen Sinne die Bildung des Komplizierten von einem ebenso komplizierten aber anders beschaffenen Ausgangsstadium aus. Sie ist somit Umbildung anfänglicher Verschieden-

heiten ohne Vermehrung der Zahl derselben. Neoepigene-
 genesis dagegen ist die Vermehrung der Mannigfaltigkeit.

Da wir die ontogenetische Entwicklung eines Lebewesens
 als Kombination von Neoevolution und Neoepigene-
 genesis beurteilen, wie unten weiterhin begründet werden wird, so ist die Onto-
 genesis also Umbildung von Mannigfaltigkeit ver-
 bunden mit Vermehrung derselben.

In Wirklichkeit ist aber die Ontogenesis der höher ent-
 wickelten Lebewesen in sehr hohem Maße zugleich Produktion
 von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit von nicht wahr-
 nehmbarer Mannigfaltigkeit der Anfangsstufe aus, also Wahr-
 nehmbarwerdung. Das gilt auch für die Phylogenesis, wenn
 auch da die sichtbare Mannigfaltigkeit in der ganzen Reihe noch
 mehr hervortritt.

Da die Wahrnehmbarkeit kein causales Moment ist, denn
 für das Wirken an sich ist es einerlei, ob die Faktoren und ihre
 Produkte für den Menschen sichtbar oder sonst wahrnehmbar
 sind oder nicht, so ist es causal unwesentlich, ob die Anfangs-
 stufen aus sichtbarer oder unsichtbarer Mannigfaltigkeit bestehen.

Aber für die Erforschbarkeit des Geschehens durch
 den Menschen ist es von großer praktischer Bedeutung, ob die
 Faktoren für ihn wahrnehmbar, das heißt hier zumeist, ob sie
 sichtbar sind oder nicht. Denn das Sichtbare können wir eventuell
 direkt beobachten, das Unsichtbare müssen wir auf Grund von
 Experimenten erschließen.¹⁾

Das Ei enthält nun in der sichtbaren Zellstruktur schon
 sichtbare explizite Mannigfaltigkeit. Diese determiniert aber nur
 wieder die allgemeine Zellstruktur. Die Determinationen der ganzen
 übrigen Mannigfaltigkeit des Individuums sind unsichtbar.

Es ist nicht zu übersehen, daß bei der Onto- und Phylo-
 genese trotz des in die Augenfallens der produzierten wahr-
 nehbaren Mannigfaltigkeit doch auch sehr viel nicht wahr-
 nehbare Mannigfaltigkeit hervorgebracht wird.

¹⁾ Genaueres siehe in: Roux, W. Können wir die Faktoren und die
 gestaltenden Wirkungsweisen der typischen Entwicklungsvorgänge der
 Lebewesen ermitteln? Vortrag, zur Eröffnung der gemeinsamen Sitzung der
 Sektionen für Embryologie und Experimentelle Zoologie des 7. inter-
 nationalen Zoologenkongresses verlesen zu Boston 1907, erschienen 1909
 in dem Berichte des Kongresses.

Diese besteht in den unsichtbaren, nur aus den Leistungen zu erschließenden Strukturen, die ich Metastrukturen genannt habe.¹⁾ Solche sind die durch Neoepigeneis hervorgerufenen Metastrukturen, welche die spezifischen Funktionen der Ganglienzellen, Muskelzellen, Bindegewebsfasern etc. vollziehen, sowie die Neoevolution und Neoepigeneis bewirkenden Metastrukturen der Chromosomen des Kerns der Keimzellen und der Somazellen.

Der höchste Grad der Neoepigeneis wäre der, daß von einem wirklich einfachen Ausgange aus die ganze explizite Mannigfaltigkeit des Individuums gebildet werde. Wenn aber der Keim, NB. im Widerspruch zu seinem Aufbau aus Zelleib und Zellkern etc. bloß ein Einfaches, also ein homogenes Gebilde an Struktur und ein Einfaches an Gestalt (somit ein kugeliges Gebilde) wäre, dann müßte zur Bildung einer Mannigfaltigkeit aus ihm prinzipiell mindestens ein äußerer „determinierender“, nicht bloß auslösender oder sonstig „realisierender“ Faktor hinzukommen.²⁾

Da aber dieser äußere Faktor an Ausdehnung, Intensität und Dauer der Wirkung von außen her nicht in Millionen und mehr Fällen bei denselben Eiern in gleicher Weise, also typisch abgemessen werden kann, könnte er auch nicht ganz bestimmte typische Gestaltungen aus dem einen vererbten homogenen, wenn auch typisch beschaffenen Faktor veranlassen. Ich habe deshalb betont und vorher schon experimentell erwiesen³⁾, daß alle die typische Gestaltung „bestimmenden“ Faktoren im Keimplasma enthalten sind⁴⁾, daß „die formale Entwicklung des befruchteten Eies ein Prozeß vollkommener Selbstdifferenzierung desselben ist“.

1) Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883, S. 19 oder Ges. Abh. II, S. 143, sowie S. 1024, Bd. I, S. 187, 406.

2) Die brahmanische Religion enthält eine rein neoepigenetische Entwicklungslehre. Das Brahman ist die ewige einfache Urkraft, aus welcher das ganze Weltall hervorgegangen ist, indem die Maya Unterschiede schaffend mit ihm zusammenwirkte.

3) Beitrag II zur Entw.-Mech 1884 oder Ges. Abh. II, S. 276.

4) Aeußere Faktoren bestimmen die Gestaltung der Pflanzen viel mehr als die der Tiere; und dies geschieht infolge von Konstanz der äußeren Verhältnisse oft Jahrhunderte lang in gleicher Weise. Trotzdem können wird iese Charaktere nicht zum „Typus“ rechnen, denn wenn die Pflanzen z. B. von der Ebene ins Gebirge versetzt werden, verlieren sie viele dieser Charaktere, die dann als bloße „Modifikationen“ bezeichnet werden. Diese Pflanzen haben bloß die Fähigkeit, in verschiedener Weise auf die ver-

Daher muß man auch für die „reinste“ real mögliche Neoepigeneese gleich mindestens zwei typisch beschaffene Faktoren im Keim annehmen, wie sie ja auch als Zelleib und Zellkern vorhanden sind. In diesem Sinne werden wir daher nachstehend die Bezeichnung „Neoepigeneese einfachsten Ausgangs“ oder „bifaktorielle Neoepigeneese verwenden.“¹⁾

schiedenen Umstände zu reagieren, wie dies Baur jüngst gut auseinander gesetzt hat. (Erwin Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1911.)

Nur diejenigen Eigenschaften der Pflanze, welche sie z. B. bei eventueller Versetzung von der Ebene ins Gebirge neugebildet und bei der Rückversetzung in die Ebene beibehalten hat, sind vererblich, also Mutationen geworden und somit neu in den Typus aufgenommen worden. Ihre determinierende Ursache liegt nun nicht mehr nach außen vom Individuum oder vom Keimplasma, sondern im Keimplasma selber. Es ist jetzt nicht mehr eine bestimmte Art der Reaktion auf äußere Faktoren, wie Baur nicht zutreffend die Ursachen auch dieser Charaktere bezeichnet, sondern sie entstehen jetzt durch Selbstdifferenzierung des Keimplasma und sind eben deshalb jetzt „typische“; dies ist selbst dann der Fall, wenn zu ihrer Ausbildung allgemeine äußere Agentien wie Sonnenlicht, Wasser, als „realisierende“ Faktoren nötig sind. Daraus erhellt die für die causale Erforschung der Ontogenese wichtige Bedeutung meiner Analyse der Faktoren in die „typische“ Entwicklung „determinierende“, welche stets nur im Keimplasma gelegen und also da aufzusuchen und anzugreifen sind, ferner in die das in solcher Weise Determinierte bloß „realisierenden“, aber nicht die Qualität des von anderen Lebewesen unterscheidenden Geschehens bestimmenden inneren oder äußeren Faktoren (z. B. Wärme) und schließlich in äußere das typisch Bestimmte alterierende, also zunächst Modifikationen bildende Faktoren. Dazu kommen noch Faktoren, welche manchmal oder gar in der Regel mitwirken, aber nicht nötig sind, welche gleichfalls das typische, rein durch die inneren Faktoren determinierte Geschehen alterieren, deren Wirkung aber durch die Regulationen bald oder später wieder ausgeglichen wird; dahin gehört z. B. die sehr häufig alterierende Wirkung der Schwerkraft auf die Entwicklung der an spezifisch schwerem Nahrungsdotter reichen und nicht genügend drehbaren Eier mancher Tiere. (Siehe Roux Vortrag I, 1905, S. 182.)

¹⁾ Wenn man außer dem materiellen bzw. energetischen Faktor, wie Driesch, noch eine Entelechie annimmt, die wenn auch angeblich unbelebt sich zweckmäßig verhält und dem entsprechend das materielle Geschehen leitet, so kann man natürlich mit einem homogenen materiellen Faktor auskommen. Dafür führt man jedoch ein, übrigens unvorstellbares fast einem Schöpfer gleichendes Agens von unübersehbarer Mannigfaltigkeit ein; unwesentlich ist, ob es die millionenfache typische Mannigfaltigkeit des von ihm auch bei Störungen hergestellten Typus auf mehr neoepigenetische oder mehr neoevolutionistische Weise hervorbringt. Ich halte die Verwendung dieser Annahme für keinen Gewinn an Erklärung.

Durch das Wirken dieser zwei typischen Faktoren auf einander können dann neue, sei es unsichtbare oder sichtbare Verschiedenheiten hervorgebracht werden, ähnlich wie wir das in den vorstehend (S. 290) erwähnten anorganischen Beispielen gesehen haben. Indem ferner die neuen Verschiedenheiten selber aufeinander wirken, können immer neue Verschiedenheiten durch sogenannte differenzierende Korrelationen produziert werden.

Wir werden nachstehend erkennen, daß die Ontogenese Kombination von Neoevolution und Neopigenesis ist. Sie ist demnach, jeder menschlichen Subjektivität entkleidet „Umwandlung und Vermehrung“ von Mannigfaltigkeit. *) Subjektiv beurteilt nimmt die Wahrnehmbarkeit der Mannigfaltigkeit für uns bei der Ontogenese zu, ohne aber vollständig zu sein, denn die unsichtbare Mannigfaltigkeit der „Metastrukturen“ im Zelleib der Ganglienzellen, der Muskelzellen in den Chromosomen der Zellkerne, in manchen Intercellularsubstanzen wie den Bindegewebsfasern ist eine überaus große.

Die zwei Arten der nötigen „Implikation“ oder der blastoiden Metamorphose.

Suchen wir uns nunmehr vorzustellen, was jede von beiden Entwicklungsarten bei der Vererbung somatischer Variationen für Erfordernisse an die blastoide Metamorphose stellt:

*) Anmerkung. Es wird gewiß die Naturforscher interessieren, zu erfahren, daß die hier definierten Begriffe auch auf die Religionslehre Anwendung gefunden haben, daß überhaupt eine Richtung in der Theologie besteht, welche genau wie wir die physisch-organische Entwicklung ihrerseits die Entwicklung der Religion rein causal zu erfassen und abzuleiten strebt, und welche dabei unsere causalen Analysen mit Scharfsinn und mit Erfolg angewandt hat. Siehe den ausgezeichneten Aufsatz von Prof. Karl Beth in Wien, „Entwicklung und Entfaltung“, Zeitschr. für Theologie und Kirche, Jahrg. 23, S. 406—419. 1910. Tübingen.

Es sei noch erwähnt, daß Beth, um den Verwechslungen ein Ende zu bereiten, vorschlägt, statt Epigenesis in meinem Sinne, also statt Neoevolution im Deutschen Entwicklung zu sagen und statt Neoevolution Entfaltung anzuwenden. Ich glaube, daß der Sprachgebrauch schon zu dieser Differenzierung des ursprünglich fast gleichen Inhaltes beider Wörter hinneigt, und daß daher die Annahme des Vorschlages zu empfehlen ist. In der naturwissenschaftlichen, für alle Kulturvölker in gleicher Weise bestimmten Literatur aber ist es wohl mehr zu empfehlen, unsere den antiken Sprachen entnommenen Bezeichnungen zu gebrauchen.

a) Für die Entwicklung durch Neoevolution ist folgendes nötig.

Da bei der Ontogenese durch reine Neoevolution, wie schon Weismann hervorgehoben hat, für jeden einzelnen Charakter des entwickelten Soma im Keim mindestens eine besondere, denselben nach ihrer Aktivierung bewirkende Determinante vorhanden sein muß, so muß also auch zur Vererbung einer neuen somatischen Eigenschaft mindestens eine neue, der Beschaffenheit des Keimplasma entsprechende, somit von dem „entwickelten“ Soma-Charakter qualitativ verschiedene Determinante im Keim produziert und an der richtigen Stelle des Keimes eingefügt werden. Diese blastoide Metamorphose ist im Speziellen als neoevolutionistische Implikation oder neoevolutionistische blastoide Metamorphose zu bezeichnen. Das Beiwort blastoid wird oft auch weggelassen werden können, wenn kein Zweifel besteht, wovon die Rede ist.*)

Diese Metamorphose hat einen Charakter, welcher im Laufe der „typischen“ Ontogenese stets früher vorhanden ist als die „entwickelte“ Beschaffenheit; auf die typische Entwicklung bezogen, würde dieser Charakter daher eine Zurückwandlung bedeuten. Die Bildung dieses Charakters ist aber in Wirklichkeit keine „Retromorphose“, weil die neue somatogene Variation am „Entwickelten“ aufgetreten ist, also noch gar nicht blastogen gewesen ist, sondern es erst zum ersten Mal werden muß. Deshalb wäre die Bezeichnung Retromorphose nicht passend. Ob das Geschehen bei diesem Vorgang mit einer Art von „Involution“ in dem jetzt von Eug. Schultz und Godlewski gebrauchten Sinne Aehnlichkeit haben würde, ist nicht zu sagen. Immerhin wäre wenigstens die kombinierte Bezeichnung: neoevolutionistische Involution für dieses Geschehen anwendbar.

b) Gehen wir zur Ontogenesis durch reine Neoepigenesis über, so sind alle künftigen typischen Verschiedenheiten des Individuums in der typischen Beschaffenheit und typischen

*) Anmerkung. Ich gebrauche für die Faktoren, welche die neoevolutionistische Entwicklung bestimmen Weismanns Namen: Determinanten (denen die Gene Johannsens entsprechen); für die bestimmenden Faktoren der epigenetischen Entwicklung dagegen die Bezeichnung Determinationsfaktoren. Letzterer Ausdruck wird auch als der allgemeinere gleich wie der Ausdruck „determinierende Faktoren“ für die gemeinsame Bezeichnung beider anzuwenden sein.

relativen Lage der, wie oben dargelegt wurde, mindestens zwei anfangs allein vorhandenen „typischen“ determinierenden Faktoren enthalten. Durch das „Wirken“ dieser aktivierten Determinationsfaktoren werden, wie in den obigen anorganischen Beispielen, immer neue Verschiedenheiten hervorgebracht, die durch Aktivierung und Wirken fort und fort neue typische Mannigfaltigkeit produzieren. Behufs Uebertragung eines neuen erworbenen, also dem früher Bestehenden hinzugefügten Merkmals des „entwickelten“ Individuums muß somit mindestens einer der beiden ersten Determinationsfaktoren derartig verändert werden, daß nach einer Aktivierung sei es der hundertsten oder tausendsten eines Teiles der eben produzierten Mannigfaltigkeit der neue Charakter „entwickelt“, also „explicite“ gebildet wird. Zu ersterer Veränderung ist somit ein ganz andersartiges Geschehen nötig, als dies bei der Ontogenese durch Neoevolution der Fall war. Denn es muß das komplizierte Entwickelte, Einzelne in ein einfachstes Allgemeines umgebildet und dem einfachen Keim ganz passend eingefügt werden.

Diese Art der blastoiden Metamorphose oder Implikation erscheint, verglichen mit der typischen Entwicklung wieder als Retromorphose. Man kann sie „epigenetische“ Implikation oder epigenetische blastoide Metamorphose nennen. Sie ist nicht bloß für die morphologischen sondern wohl auch für chemische neue Merkmale nötig.

Von den vielen Autoren, die seit 1882 über die Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften geschrieben haben, haben nur sehr wenige die Notwendigkeit der Implikation erkannt. So J. Reinke¹⁾, der in ihr einen Einwand gegen die Vererbung erworbener Veränderungen und damit gegen den Lamarckismus sieht. Weiterhin wurde sie noch von Eugen Schultz²⁾ sowie zuletzt von Emil Godlewski³⁾ in seiner gründlichen entwicklungsmechanischen Abhandlung über das Vererbungsproblem verwendet.

¹⁾ J. Reinke. Einleitung in die theoretische Biologie 1907.

²⁾ Eug. Schultz. Ueber umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Vortr. und Aufs. über Entw.-Mech. Nr. 4, 1908, S. 31.

³⁾ Emil Godlewski. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. Nr. 9, 1909, S. 98—102.

Sofern weiterhin die Ontogenese sich durch Kombination von Neoevolution und Neoepigeneis vollzieht, müssen beide Arten der Implikation die evolutionistische und die epigenetische kombiniert stattfinden; und dies wird vielleicht bei verschiedenen Tieren, nach dem eventuellen Vorherrschen des einen oder des anderen Geschehens, in verschiedener Verbindung der Fall sein können.

3. Die blastogene Insertion.

Gehen wir nun zu der dritten der eingangs als zur Vererbung somatogener Variationen nötig bezeichneten Hauptarten des Geschehens, zur blastogenen Insertion weiter, so ist zu fragen:

Wie kann die zur Vererbung des Soma auf den Keim nötige und vom Soma übertragene Aenderung des Keims an der richtigen Stelle des letzteren hervorgebracht resp. eingefügt werden?

Dies Geschehen wäre als ein „besonderer“ Akt nur bei einer rein evolutionistischen Auffassung, wie derjenigen Weismanns möglich, nach welcher jeder geänderte Teil des Expliziten durch einen diskreten besonderen Teil im Keime vertreten ist. Wie diese also vorher neugebildete und ganz anders als das entsprechende Explizitum beschaffene Determinante nun an der richtigen Stelle zwischen diesen Millionen typisch geordneter Teile eingefügt werden soll und wodurch, ist gleichfalls nicht vorstellbar.

Die Neoepigeneis dagegen macht aber solches Geschehen, die Bildung „besonderer Teile“ für die spätere Einzelgestaltung überhaupt unmöglich.

Denn die sie bewirkende Determinante ist nur eine Nuance in der Kombination viel weiter wirkender und lange, bevor dieser Endteil wirklich gebildet wird, bereits aktivierter Faktoren, so daß von einer Einfügung als einem besonderen Geschehen neben der Bildung der neuen Determination nicht die Rede sein kann. Beide, Implikation und Insertion müssen hier zugleich stattfinden; es muß die implizite Abänderung des Keims gleich an der richtigen Stelle derart vor sich gehen, daß später bei der Entwicklung die richtige Wirkung sich ergibt. Es ist dies aber wieder ein in seinen vermittelnden Faktoren und deren Wirkungsweise nicht vorstellbares Geschehen.

Die blastogene Insertion muß also in ihrem Geschehen, auch, wenn sie ein besonderer Akt ist, wesentlich von der Qualität der Implikation abhängen und daher mit dieser selbst in ihrer Art wechseln.

B. Wirklicher Anteil der Neoevolution und Neoepigene- sis an der Ontogenese.

Wir fragen zunächst: Ist die Ontogenese reine Neoevolution? Also sind im Keime schon ebensoviel typische Verschiedenheiten vorhanden als im entwickelten Individuum, besteht die Entwicklung bloß in Umbildung der praeformierten Mannigfaltigkeit?

Für die Existenz einer durch reine Neoevolution sich vollziehenden Ontogenese spricht am meisten von allen Argumenten die allerdings auf sehr komplexen Faktoren beruhende Begründung, die Weismann seiner neoevolutionistischen Theorie gegeben hat: die Vererbung einzelner (NB. blastogener) Merkmale, wozu auch die den Mendel'schen Regeln entsprechenden Vererbungsstatsachen gehören.

Die Determinanten Weismanns sind nach seiner Definition ¹⁾ Teile des Kernes, von denen jeder einzelne in bestimmter Beziehung zu bestimmten Zellen oder Zellenarten des zu bildenden Organismus steht derart, daß dieser Teil des entwickelten Lebewesens durch jenes Teilchen des Kernplasmas in seiner Existenz wie in seiner Natur bestimmt wird, also auch ohne sein Mitwirken nicht gebildet werden könnte. ²⁾

Bei solchen Geschehen erscheint die Selbstdifferenzierung sehr viele Teile als die spezifische Entwicklungsart der Neoevolution. Und das Ergebnis der Mosaikarbeit, der selbständigen Entwicklung der Viertel oder Achtel des Eies sowie vieler besonderer Anlagen: der Augenbecher, der

¹⁾ Vorträge über Descendenztheorie. 1902, S. 389.

²⁾ Rhumbler hat (Naturw. Rundschau 1910, p. 483) berechnet, daß der menschliche Körper etwa 50.000 mal mehr Körperzellen enthält, als Eiweißmoleküle in einem menschlichen Chromosom, welches nach Weismann alle einzelnen Anlagen in sich trägt, enthalten sein können. Ich habe mich aber hier, bei der Besprechung bloß des Prinzipiellen absichtlich nur in ganz unbestimmten Ausdrücken bewegt.

Gehörbläschen (Spemann) etc. beweisen des weiteren die Existenz von Neoevolution irgend einer Art. *)]

Aber es ist nicht zu übersehen, daß die Differenzierung der Selbstdifferenzierungsbezirke nicht allein durch Selbstdifferenzierung, nämlich nicht auch durch Selbstdifferenzierung aller einzelnen Unterteile des Bezirkes geschehen kann, sondern, daß die Unterteile differenzierend auf einander wirken müssen und dadurch die neue Mannigfaltigkeit, eben das Differenzierte hervorbringen, daß also die Selbstdifferenzierung durch neoepigenetisches Wirken der Unterteile des Be-

*) Anmerkung: Ein großer Anteil der Neoevolution an der typischen Ontogenese beeinträchtigt nicht die Notwendigkeit eines großen Anteils der Neoepigeneis an der atypischen Ontogenese. Und ebenso wird durch ihn nicht das geringste über die Phylogeneis praeduziert. Ob letztere mehr neoepigenetischen oder mehr neoevolutionistischen Ursprungs ist, ist durchaus eine Frage für sich. Sobald aber durch sie typisches also Vererbbares geschaffen ist, muß dieses in der Vererbungssubstanz determiniert sein.

Falls aber in der Phylogeneis vieles neoevolutionistisch praeformiert war, so wäre es immerhin überraschend, wenn dasselbe in der Ontogenese epigenetisch praeformiert wäre. Für die epigenetische Determination ist es übrigens viel schwieriger ganz typische Produkte zu liefern als für die neoevolutionistische Praeformation; und es müssen ferner wohl besondere Einrichtungen für „begrenzte Wirkung“ des epigenetischen Geschehens vorhanden sein. — Wenn das sogen. biogenetische Grundgesetz wirklich ein Gesetz, also die Bezeichnung des ausnahmslosen Wirkens bestimmter Faktoren wäre, statt bloß eine Rekapitulationsregel infolge der Notwendigkeit des Sichbewährens zu sein (s. o. S. 275), so würde es außer für die Formen und Strukturen ebenso für die Art des Geschehens bei deren Herstellung gelten müssen. So aber besteht keine „gesetzmäßige“ Veranlassung für eine Identität des Bildungsgeschehens in der Phylo- und Ontogenese.

Andererseits aber ist nicht zu verkennen, daß dieselben Gründe des Nichtstörens des Ueberlieferten wie für die Formen auch für die Arten des Geschehens in der Ontogenese gelten. Und da zeigt sich, daß auf neoevolutionistische Weise hergestellte Aenderungen im allgemeinen in dieser Hinsicht günstiger sind als neoepigenetische, weil erstere den Gang der Entwicklung nicht gleich so weitgreifend alterieren als letztere. Doch sind auch letztere Wirkungen nötig. So hat Gustav Wolff in scharfsinniger Weise nachgewiesen, daß im Laufe der Phylogeneis oft gleichzeitig vererbte Veränderungen verschiedener Organsysteme z. B. in Gehirn und Peripherie bei der Bildung der Sinnesorgane etc. nötig waren; und außerdem waren bei der Bildung neuer Stämme und Klassen des Tier- und Pflanzenreichs erst recht weitgreifende gleichzeitige Aenderungen erforderlich. S. Ges. Abh. I, 123, 377, 561, II, 64, 216.

zirks hervorgebracht wird. Dies ergibt sich auch schon daraus, daß größere Bezirke sich weitergehend differenzieren, als die einzelnen Unterteile, auch bei Fernhaltung aller Schädlichkeiten. Eine halbe Froschblastomere entwickelt sich weiter als eine $\frac{1}{4}$ Blastomere, eine halbe Blastula weiter als ein kleines Stückchen derselben, ein ganzer Augenebecher weiter als ein kleines Stück desselben. Der kleinere Teil stellt seine Entwicklung früher ein, kann aber noch eine Zeit lang weiter leben. Alles dies beweist, daß zu seiner weiteren Entwicklung die differenzierende Mitwirkung der anderen Teile nötig ist.

Auch rein theoretisch läßt sich ableiten, daß die Neoevolution nicht für sich allein nicht ohne Neopigenese in einer Ontogenese vorkommt. Denn da z. B. die äußere Gestalt und die sichtbare Struktur des Eies andere und zwar einfachere sind als die des entwickelten Wesens, (auch abgesehen von der Größenverschiedenheit) so muß durch Wirken die relative Lagerung der Teile verändert und so die neue Mannigfaltigkeit an Gestaltung hervorgebracht worden sein. Wenn aber ein Teil eines dicht zusammengefügtten Ganzen sich verändert, sich umgestaltet oder verschiebt, so muß er die Nachbarteile mit ändernd beeinflussen. Reine Selbstdifferenzierung eines Bezirks des Ganzen ist also auch hierbei nicht möglich, eben weil die Mannigfaltigkeit selbst durch primär rein neoevolutionistische Umbildung zugleich vermehrt wird wie in dem obigen „Entwicklungsmodelle“. (S. 291.)

Es sprechen noch manche Tatsachen gegen die Ontogenese durch reine Neoevolution, wenn auch nicht gegen die Neoevolution an sich:

So erstens die Kopulation der Geschlechtszellen.

Wenn jede dieser beiden Zellen nach Weismann Millionen typisch verschiedener, die einzelnen Körperformen und Strukturen determinierender Teile enthält, so erscheint es sehr schwierig, daß die einander entsprechenden Teile der weiblichen und der männlichen Individualanlage passend zusammengefügt werden, selbst wenn die Anlagen nach Boveri auf die verschiedenen Chromosomen verteilt und außerdem noch in jedem wohl geordnet sind, und wenn auch die nötige passende Zusammenfügung erst sukzessive im Laufe der Bildung vieler Zellgenerationen geschieht.

Derselbe Einwand ergibt sich aus der Verschmelzung von zwei Eiern zu einem Ei nach Metschnikoff, Sala, zur

Straßen mit normaler Entwicklung. Er ist vielleicht noch etwas gewichtiger, weil die Eistruktur zu dieser Vereinigung nicht besonders eingerichtet ist, da hier ein anomales Geschehen stattfindet. Doch wenn die Anlagen bestimmt aufgereiht sind, wie es im Chromatin der Kernsubstanz behufs der Kopulation der Geschlechtskerne angenommen werden kann, so kann dieselbe Anordnung auch bei der Kopulation von Eiern Verwendung finden.

Aber für die geordnete Kopulation der in den Zelleibern vorhandenen Mannigfaltigkeiten von Stoffen und Strukturen bestehen solche Vorrichtungen sicher nicht. Ich habe aus letzterem schon im Jahre 1883 gefolgert¹⁾, daß der Zelleib mehr durch Wiederholung der gleichen Teile dargestellt wird als der Zellkern.

Doch enthält auch der Zelleib des Eies determinierende Qualitäten. Ich erwies in den Jahren 1884—86 experimentell durch willkürlich lokalisierte Befruchtung sowie durch abnorme Zwangslage an Froscheiern, daß durch künstlich bewirkte Lagerung bestimmter sichtbar verschiedener Dotterteile die caudale und cephal Seite des künftigen Embryos und seine Richtung im Froschei beliebig bestimmt werden können²⁾ und Boveri, A. Fischel, Driesch und Conklin zeigten Ähnliches später an Eiern der Seeigel, Ktenophoren und Ascidien.

1) Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.

2) a) Tageblatt der Naturforscherversammlung zu Magdeburg 1884, S. 330.

b) Beitrag III zur Entw.-Mechan. des Embryo: Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztliche Zeitschrift, März 1885, Nr. 6—9 oder Ges. Abh. II, S. 277—344.

c) Beitrag IV. zur Entw.-Mechan. des Embryo. Die Bestimmung der Mediumblase des Froschembryo durch die Kapitulation des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 29, Februar 1887, oder Ges. Abh. II, S. 344—418.

Diese beiden Abhandlungen sind in ihrem wesentlichen Inhalt lange Zeit unbekannt geblieben, zumal die erstere. Die experimentellen Ergebnisse der ersteren beziehen sich allein, die der letzteren größtenteils auf den Dotter; sie lieferten die ersten experimentellen Beweise für die oben angegebene Gestaltung determinierender Bedeutung der Anordnung sichtbar verschiedener Dotterteile, wodurch die Isotropie des Dotters, an die O. Hertwig immer noch glaubt, in Bezug auf die typische Entwicklung des Froscheies definitiv widerlegt war. Bei atypischem Geschehen gilt

Für eine relative Einfachheit, aber nicht für vollkommene Isotropie des Dotters sprechen auch meine Anstichversuche mit großem Extraovot, sowie auch die Umkehrungsversuche der Eier, weil dabei die Dottermassen etwas durcheinander kommen, gleichwohl aber normale Embryonen gebildet werden können. Bei starkem Durcheinanderkommen hört aber die Entwicklungsfähigkeit auf.

Am meisten sprechen gegen alleinige Neoevolution drei weitere Experimente. Das sind Versuche, in denen mehr als normal aus einem Ei gebildet wird. Ich sah dies nach Abtötung einer der ersten beiden Blastomeren des Froscheies, indem ohne Verwendung der operierten Eihälfte der zuerst gebildete Halbembryo sich später zu einem ganzen Embryo „postgenerierte“. Morgan sah nach dem gleichen Versuch, den er aber mit Umkehrung des Eies kombinierte, daß sogleich ein ganzer Embryo aus dem halben Froschei gebildet wurde. Und O. Schultze erhielt durch starke Pressung mit Umkehrung der Froscheier nach der ersten Furchung „regelmäßig gebildete“, d. h. meiner „Regel“ der doppelten Symmetrie der Organanlagen entsprechende, mehr oder weniger weit gehende Doppelbildungen, deren Entstehung

dies teils auch noch in der gleichen Weise (bei Zwangslage), teils kommen Abweichungen vor (bei gepressten Froscheiern). Wir wissen nicht, welcher Teil hierbei von verschiedenen Faktoren dann ausschlaggebend wirkt (vielleicht der zentrale, um den Eikern liegende Dotter). (Siehe Roux, *Anatom. Anzeiger* Bd. 23, 1903, S. 176 u. f.)

Bei der speziellen theoretischen Deutung meiner experimentellen Ergebnisse ließ ich zur Ausführung des bei der typischen Entwicklung von der Dotteranordnung aus Determinierten den Zelleib seiner Besonderheit entsprechend beschaffenes Kernmaterial aktivieren und dieses in den Zelleib übertreten, wodurch die Dotterspezifizierung nun, wie ich annahm, in ihrer Art befestigt würde. Dieses letztere wurde später, vom Jahre 1894 an auf Grund der in abnormen Verhältnissen gewonnenen Versuchsergebnisse von Driesch, Wilson, Morgan, Born, O. Hertwig, u. A. als nicht richtig beurteilt. (Vergl. Roux, *Anat. Anz.* Bd. 23, 1903, S. 176, § 12 u. 14, S. 177, § 21.) Das betraf jedoch nur meine theoretische Deutung, die ich als „eine Möglichkeit der Ableitung“ bezeichnet hatte, ohne auf eine andere Möglichkeit einzugehen. Das theoretische Interesse überwog indeß damals so sehr, daß über der Differenz im Theoretischen meine Tatsachen der determinierenden Wirkung des Dotters vollkommen übergegangen wurden. Erst in letzter Zeit, als A. Brachet sie bestätigte und als Boveri u. A. Ähnliches an anderen Eiern konstatierten, fand sie theilweise Berücksichtigung.

Siehe auch die Anmerkung Seite 292 u. f.

ich und Wetzell von der determinierenden Umordnung des Dotters ableiteten¹⁾.

Bei reiner Neoevolution müßten hierbei durch diese Eingriffe Millionen Einzelanlagen verdoppelt worden sein, und zwar im letzteren Versuch bei starker Pressung mehr, bei geringerer Pressung zwar weniger, aber doch alle bis gerade an je eine bestimmte künftige Ebene des Embryo heran. Das ist alles rein evolutionistisch total unmöglich, deutet im Gegenteil auf relativ einfache Determination der Bilateralität der Entwicklung hin.

Noch mehr deuten auf relative Einfachheit hin die Driesch und Morgan gelungene Verschmelzung von zwei Seeigelblastulae mit nachfolgender Bildung eines einfachen Seeigel, sowie das Umgekehrte: Spemanns Durchschnürung der Amphibienblastulae mit dem Erfolg der Produktion von Doppelbildungen aus „einer“ Blastulae. Beides kann doch nur geschehen, wenn das Determinierende dieser Entwicklungsstadien nicht durch zahlreiche typisch verschiedene Teile gebildet wird. Wenn das aber auf der Blastulastufe noch nicht der Fall ist, so ist es für den noch unentwickelten Keim um so weniger anzunehmen. Manche andere Versuche, auf die bei der hier gebotenen Kürze nicht mehr eingegangen werden kann, sind in gleicher Weise zu deuten.

Wir dürfen also sicher folgern, daß der Keim „relativ“ wenig typische Verschiedenheiten besitzt im Verhältnis zu den vielen Millionen von Verschiedenheiten des entwickelten Lebewesens. Indem er dieses große Plus an Verschiedenheiten produziert, findet also sicher Neoepigeneisis statt.

Als Beispiel epigenetischer Mannigfaltigkeit sei noch an die schon oben erwähnten funktionellen Knochenstrukturen erinnert. Diese sind sicher epigenetische Produkte, soweit sie nicht durch Vererbung in Periode I, also ohne Funktion durch besondere vererbte Gestaltungsmechanismen hergestellt werden²⁾, sondern in Periode II oder III meiner Einteilung durch die funktionelle Beanspruchung als direkte Anpassung entstehen. Das gilt für alle die funktionellen Anpassungen; sie sind neoepigeneitischer Natur und schaffen bei geändertem Gebrauche z. B. der Muskeln an vielen Muskeln neue Formen, bilden in den

1) S. Ges. Abh. II, S. 932.

2) S. Ges. Abh. II, S. 231.

Blutgefäßen, im Zentralnervensystem viele Aenderungen der Bahnen aus, wie ich 1881 in der Schrift über den Kampf der Teile dargetan habe¹⁾).

Es sei aber doch noch die Frage aufgestellt und behandelt: Ist etwa entgegengesetzter Weise die Ontogenese „reine“ Neoepigense, also primitivsten, bifaktoriellen Ausgangs? Geht die individuelle Entwicklung von nur zwei typischen Verschiedenheiten aus, durch deren „Wirken“ die ganze typische Mannigfaltigkeit des entwickelten Lebewesens produziert wird?

Es wurde oben (S. 290) an anorganischen Beispielen gezeigt, daß beim Wirken von auch nur drei bis vier verschiedenen Faktoren unendlich viel neue Mannigfaltigkeit produziert werden kann, z. B. durch Erzeugung der magnetischen Kraftlinien in den auf eine Platte gestreuten Eisenfeilspänen oder auch der Chladnischen typischen Klangfiguren auf einer mit Sand bestreuten eingeklemmten Platte, und daß durch Wiederholung der Einwirkung von anderer Stelle aus die Mannigfaltigkeit sehr vielfältigt werden kann. Gleichwohl erscheint es mir vollkommen unmöglich, daß von so einfacher Basis aus eine so überaus vom Geometrischen abweichende, typisch komplizierte Figur wie etwa auch nur das Profil eines Löwen hergestellt werden könnte, obschon einst eine Exzellenz, welche ein physikalisches Institut besuchte, nach der Demonstration der Chladnischen Klangfiguren eine solche Vermutung fragend äußerte. Zu solchen typischen besonderen Gestaltungen gehören sehr viele Determinanten, wenn auch nicht notwendig so komplizierte, wie sie die „rein evolutionistische“ Determinantenplatte des mechanischen Zeichners enthält. Für eine solche Leistung ist ein Anfang selbst mit 10 neoepigenetischen Determinanten wohl noch zu einfach; um wie viel mehr für ein ganzes Lebewesen mit allen seinen äußeren Formen und inneren sichtbaren und unsichtbaren Strukturen.

Dazu kommt noch ein bisher nicht erwähnter Grund, der die Determination sehr erschwert und zur Vermehrung der Determinationsfaktoren nötigt. Das ist die weiche, zum Teil halbflüssige Beschaffenheit des tierischen Bildungsmaterials. Schon das oben erwähnte Entwicklungsmodell bekundet infolge seiner weichen Beschaffenheit in hohem Maße

¹⁾ S. Ges. Abh. I, S. 122, 174: 353, 364—367.

den die spezifische Formenbildung störenden, nivellierenden Einfluß äußerer Einwirkung, hier die Schwerkraft. Ebenso zeigt meine Selbstkopulation der Tropfen, obgleich sie eines der am schönsten zu demonstrierenden Experimente mit gutem Enderfolge darstellt, an den fortwährend vorkommenden Störungen des Verlaufs doch, wie sehr die flüssige Beschaffenheit selbst bei einem so straffen bestimmten Geschehen wie dieses zu Alterationen Gelegenheit ja Veranlassung gibt. Lange bevor ich diese Versuche anstellte, hatte ich schon aus dem speziellen Studium der Gestaltungen, z. B. der funktionellen Struktur und Gestalt der Schwanzflosse des Delphin wie des Fußes des Menschen erschlossen, daß viele typische Gestaltungen auch typischer Weise schon doppelt determiniert sind.¹⁾ Dazu kommt noch die bei Störungen aktivierte gestaltliche Selbstregulation der Organismen, die ich aus der Jahrtausende langen, trotz des weichen Bildungsmateriales und des stetigen Wechsels äußerer Umstände bestehende Konstanz der Spezies als eine nötige universelle Eigenschaft der Lebewesen abgeleitet und aufgestellt hatte. Zu dieser Regulation gehört eine weitere Mannigfaltigkeit der Determinanten des Keims.

Soweit die Ontogenese durch Neoepigeneis geschieht, soweit läßt sich ein einziges Merkmal des entwickelten Individuums nicht auf ein oder zwei „besondere“ Determinationsfaktoren im Keim zurückführen, wie bei der reinen Neoevolution, da jeder der relativ wenigen anfänglich vorhandenen Faktoren durch sein Wirken, d. h. durch Zusammenwirken mit anderen, also durch sogenannte Korrelationen viele neue Mannigfaltigkeiten produziert.²⁾

Erst wenn dabei viele einzelne Bezirke produziert sind, und so sukzessive die Praeformation vermehrt ist, wenn z. B. viele der Selbstdifferenzierung fähige Bezirke durch die Furchung gebildet sind, dann ist eine speziellere Beziehung ein-

1) Siehe Ges. Abh. I, S. 507, Votr. I, S. 108, 243.

2) Bei der Neoepigeneis ist die Entwicklung aller Teile mehr vom Ganzen abhängig, alles ist mehr einheitlich. Die Entwicklung erfolgt durch weitgreifende differenzierende Wechselwirkung der Teile untereinander. Störungen des Entwicklungsgeschehens auch zunächst bloß lokaler Natur, machen sich in weiteren Kreisen bemerkbar, und veranlassen daher auch allgemeine gestaltlichere Regulationen. Die Reparation und Regeneration sind leichter möglich, wenn normaler Weise schon das Ganze und die

zelter, jetzt schon mehr expliciter Teile zu späteren Teilen möglich. Das hat aber keine Bedeutung mehr für den Vererbungsmechanismus.

Da die entwickelten charakteristischen formalen Merkmale zumeist aus Zellen bestehen, das Ei aber selber nur eine einzige Zelle ist, so können schon deshalb diese „entwickelten“ Teile nicht ihnen gleichwertigen Teilen des Eies entsprechen, sondern sie müssen auch bei Neoevolution von ganz andersartigen Teilen herkommen. Dasselbe gilt außer von den aus Zellen bestehenden entwickelten Teilen auch von vielen Gestaltungen des Soma, welche durch typisches Eigenwachstum und Selbstgestaltung der Intercellularsubstanzen bedingt sind. Die Selbstgestaltungen der Intercellularsubstanzen werden nach G. Schlaters und meiner Meinung zur Zeit noch sehr unterschätzt. Ihr typisch gestaltendes Wachstum ist sicher nicht nur von den zugehörigen Zellen, als den angeblich allein lebensfähigen und allein mit typischem vererbten Gestaltungsvermögen versehenen Teilen abhängig, wie man dies jetzt noch annimmt; sondern die Intercellularsubstanzen des Knorpels, vielleicht auch des Bindegewebes und Knochens haben wohl auch eigene, typisch lokalisierte und gerichtete vererbte Wachstumspotenzen.

Es läßt sich aber andererseits, wie ich bereits sagte, nicht leugnen, daß Weismann in den Vererbungsstatsachen der Variationen, z. B. in denen des Mendelismus und in den Geschlechtschromosomen sehr gute Gründe für die Annahme einer sehr ins Detail gehenden neoevolutionistischen Praeformation hat. Dagegen sprechen aber die angeführten entwicklungsmechanischen Ex-

Teile zur Bildung und zur Erhaltung in gestaltlicher Fühlung miteinander stehen, als wenn, wie es bei der reinen Neoevolution angenommen wird, viele Tausend Teile sich selbständig, unabhängig von einander entwickeln.

Wenn auch vermutlich viel mehr neoevolutionistisch tätige Determinanten im Kern vorhanden sind als neoepigenetische, so folgt daraus keineswegs, daß der Neoevolution der größere Anteil auch nur an der auf typischem Wege produzierten Mannigfaltigkeit zukäme, da die Neoepigene mit wenig Faktoren millionenfache Verschiedenheiten produzieren kann.

Wir können es ferner auch nicht zurückweisen, daß nicht dieselben Determinanten zugleich oder nach einander je nach den Umständen sowohl neoevolutionistisch wie neoepigenetisch wirken können, wie dies schon in meinem Entwicklungsmodell geschieht.

perimente, besonders die der Verschmelzung der Eier und der Blastulae mit Bildung bloß eines Individuums, der künstlich veranlaßten Bildung zweier Lebewesen aus einem Ei sehr für Einfachheit und neoeipogenetische Art der Praeformation.

Versuch zur Lösung des Dilemmas.

In diesem Dilemma habe ich bereits 1895 nach einer Lösung gesucht und dabei ein Prinzip angewandt¹⁾, das von vielen Forschern vertreten und durch neue Argumente gestützt worden ist. Das ist die ganz verschiedene determinierende Bedeutung von Zelleib und Zellkern des Eies für den Gang der individuellen Entwicklung.

Es wurde oben Seite 305 erwähnt, daß die grobe Hauptanordnung der sichtbaren Dottersubstanzen die Hauptrichtungen des Embryo im Froschei, also im Dotter, bestimmen kann. Da sich dies sowohl durch künstlich lokalisierte Befruchtung wie bei natürlicher Befruchtung durch schiefe Zwangslage in beliebig verschiedener Richtung am einzelnen Ei bestimmen ließ, wies ich (1885) darauf hin, daß die Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Ei, also die ersten Richtungsbestimmungen, gleich der Wahl eines Koordinationssystems, die variabelsten wie auch die am leichtesten zu treffenden sein könnten.²⁾ Auch nach der ersten, NB. typischen Bestimmung sind sie durch äußere Einwirkungen noch sehr veränderlich. Wenn diese Richtungen erst fest bestimmt sind, ist das Speziellere der Gestaltung in seiner Lokalisierung nicht mehr variabel.*)

1) Ges. Abb. II, S. 938 und Votr. I, S. 67 u. f.

2) Ges. Abb. II, S. 300, 350.

*) Anmerkung: Diese Vermutung der auf viele Weisen möglichen Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei hat jetzt durch die künstliche Parthenogenese, welche E. Bataillon und danach auch A. Brachet bei Froscheiern gelungen ist, eine neue Bestätigung erhalten. Letzterer Forscher fand nämlich dabei die an befruchteten Eiern von mir erwiesenen Lagebeziehungen des Froschembryo zum Dotter, insbes. zu dem von mir entdeckten „typischen grauen halbmondförmigen Saum“, auch an nicht befruchteten, parthenogetisch sich entwickelten Eiern wieder, obgleich hier kein Samenkörper vorhanden ist, dessen Eintrittsstelle gerade gegenüber dieser graue Saum sonst gebildet wird. Die Bestimmung wird hier also wohl durch eine infolge der Zwangslage der Eier im Uterus entstandene, von mir durch Schwimmenlassen der unbefruchteten Eier 1884 erkannte, geringe oder große exzentrische Anordnung des Nahrungsdotters, welche typischer Weise durch die Wirkung der Befruchtung abgeändert

Auch neuere Versuche an schwach zentrifugierten Eiern, von Boveri und Hogue, Lillie, Morgan und Spooner lassen ähnliche Folgerungen zu. Diese Versuche deuten darauf hin, daß die Anordnung mancher Dottersubstanzen verschiedener Eier mindestens diese allgemeinsten Gestaltungen, die Haupttrichtungen des Embryo determiniert, daß der Dotter die Richtung der Medianebene sowie Cephal und Caudal, Dorsal und Ventral an ihr, damit die Antimeren genau bestimmt, und daß er durch seine Gestalt auch die Verdoppelung des Embryo veranlassen kann, wie ich das 1894 erörtert habe.¹⁾ Der Zellkern dagegen bestimmt dann mit seinen vielen evolutionistischen Qualitäten wohl die besondere klassen-, gattungs- und speziegemäße Qualität der Detailausführung der vom Zelleib determinierten allgemeinen, sei es einfachen oder doppelten Gestaltungen.

Der Zelleib wirkt danach mehr neopigenetisch und zwar das Allgemeinste determinierend und entwickelnd, der Zellkern mehr neoevolutionistisch.²⁾ Vom Zelleib aus wird also bestimmt, ob im Zellkern bloß das Material für die Bildung der rechten und linken, caudalen oder cephalen Hälfte des Embryo aktiviert wird, oder ob das Material zu Doppelbildungen zubereitet also verdoppelt wird.

Es kann hier nicht weiter auf diese schwierigen und noch vielfach umstrittenen Fragen eingegangen werden.

Um unser Urteil kurz zusammenzufassen, so erachte ich es für sicher, daß das Ei und Spermatozoa neoevolutionistische „und“ neopigenetische Praeformation enthalten muß, und daß die typische Ontogenese eine Kombination von Neopigenese und Neoevolution

und ersetzt wird, bestimmt. (Siehe auch Roux, Anat. Anzeiger, Bd. 23, 1903. S. 174, § 3 und 4, S. 176, § 15.) In den Eiern ohne der Schwerkraft besonders unterworfenen Nahrungsdotter muß eine andere, sei es typische oder zufällige Anordnung bei der künstlichen Parthenogenese den bestimmenden Ausschlag geben.

¹⁾ Verhandlg. d. deutsch. Anat. Ges., 1894 zu Straßburg. S. 148—150 und Ges. Abb. II, S. 932—938, 1011, 1018 u. Votr. I, S. 67 u. f.

Ich wies auch darauf hin (Votr. I, S. 70), daß auf diese Weise die Bildung von zwei Seelen aus einem bloß für die Bildung einer Seele angelegtem Materiale künstlich veranlaßt werden kann, eine Folgerung, die dann auf dem Umwege über Paris in deutschen Tages-Zeitungen mit Staunen verbreitet wurde.

²⁾ Vortrag I, S. 245.

ist.¹⁾ Die Art dieser Kombination ist vielleicht bei verschiedenen sogar bei einander nahestehenden Tierabteilungen erheblich verschieden. Darauf deutet schon die Verschiedenheit der typischen entwickelungsmechanischen Potenzen der Furchungszellen hin, welche teils mehr neoevolutionistischer Art (Mosaikierer), teils mehr neoepigenetischer Art sind.

Diese Kombination kann an sich z. B. so gedacht werden, daß Neoevolution und Neoepigeneese neben einander vorkommen z. B. neoepigenetische Tätigkeit des Zelleibes und neoevolutionistische Leistungen des Zellkerns; oder im Gegenteil daß beide Arten bei jedem Geschehen miteinander verbunden sind, sodaß an keiner Stelle reine Evolution, also keine Umbildung ohne Vermehrung der Mannigfaltigkeit vorkäme. Aber auch diese letztere Kombination könnte wieder sehr verschieden sein und zwar wieder lokal verschieden, etwa so, daß bei der Entwicklungstätigkeit des Zelleibes die Epigeneese stärker ist als die Evolution, während es bei der Tätigkeit des Zellkerns vielleicht umgekehrt ist. Wir wissen bis jetzt nur:

Reine Neoepigeneese ohne jede Umbildung von Mannigfaltigkeit kann es gar nicht geben, da bei der neoepigenetischen Tätigkeit die anfänglichen Determinationsfaktoren sich „umändern“ müssen. Und wir erkannten oben Seite 304, daß auch reine Evolution nicht möglich sein kann, zum mindesten, weil bei dem dichten Beisammensein die gestaltliche Umänderung eines Teiles auch die Aenderung von Nachbarteilen „bewirkt“, womit also neue Mannigfaltigkeit produziert, die Mannigfaltigkeit somit vermehrt wird.

Demnach muß behufs Vererbung somatogener Variationen außer der *Translatio hereditaria* sowohl neoevolutionistische wie neoepigenetische Implikation stattfinden. Dazu kommt noch für die Neoevolution die blastogene Insertion.

Alle diese Vorgänge sind aber gänzlich dunkel, zur Zeit gar nicht vorstellbar. Und wenn nicht jetzt mit großer Energie gearbeitet und bereits experimentelle Ergebnisse, welche sehr für die Vererbung einiger Arten von somatogenen Variationen sprechen, gewonnen worden wären, würde ich nicht Veranlassung

¹⁾ Bei der atypischen, speziell bei der regulatorischen Ontogenese muß aber die Epigeneese einen viel größeren Anteil haben als bei der typischen Entwicklung.

genommen haben, meine vor fast 30 Jahren gemachte Analyse hier weiter auszuführen und eingehender zu begründen.

Wenn es diese Mechanismen der Translatio und blastoiden Metomorphose gibt, ist es wohl erst recht annehmbar, daß vom Soma auf das Keimplasma übertragene Variationen nicht immer derartige sind, daß bei ihrer Entwicklung am Soma wieder ganz oder annähernd dasselbe wie ursprünglich entsteht. Dann hätten wir in diesen Mechanismen zugleich eine Ursache von Keimplasmavariationen, ebenso wie die unvollkommene Assimilation eine Quelle solcher sein kann. (S. o. S. 273.) Wenn dann noch nachträglich die Assimilation dieser Variation erworben wird, so ist die neue Variation auch noch vererbbar.

Die Vererbung somatogener Variationen ist also ein überaus kompliziertes, von der genauen Erfüllung vieler Bedingungen abhängiges Geschehen, sodaß wir uns nicht wundern werden, wenn es nur in bestimmten Kategorien von Fällen regelmäßig geschieht. Es untersteht also wohl keinem allgemein gültigen Gesetze, sondern ist oft von dem zufälligen Zusammentreffen günstiger Umstände abhängig. Folgte es dagegen einem allgemein gültigen Gesetze, was aber schon durch die Nichtvererbung der Gestaltungen der funktionellen Anpassungen und der Verstümmelungen ausgeschlossen ist, so würde dies eine prästabilisierte Harmonie des Lebensgeschehens bekunden, welche alle bisher bekannten wunderbaren Lebensleistungen weit hinter sich ließe.

Die experimentellen Ergebnisse vom Przibram, Kamerer, Sumner u. a., welche auf Vererbung somatogener Eigenschaften hinweisen, werden wohl von anderen Autoren in dieser Gedenkschrift dargestellt sein.

III. Die Arten der Parallelinduktion.

Ehe wir schließen, sei noch die Frage behandelt, ob es nicht noch eine andere Methode gibt, welche ohne Translatio, blastoide Metamorphose und blastogene Insertion zu demselben Effekt führen kann, den wir vorstehend als Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften bezeichnet haben.

Das ist bekanntlich in manchen Fällen denkbar und wird durch die Annahme der sogenannten Parallelinduktion erklärt. Die bisher angenommene Art derselben können wir, da

sie das entwickelte Soma und das Plasma der Keimzellen angeblich identisch verändert, somatisch-plasmatische Parallelinduktion nennen.

Dieselbe wurde bisher so gedacht, daß die äußere alterirende Einwirkung nicht bloß auf das Soma, sondern auch auf die in ihm eingeschlossenen Keimzellen wirkt und beide zugleich und in gleichem Sinne alteriert. Auf diese Weise wurden die berühmten Versuche von Standfuß und von E. Fischer erklärt. R. Semon verwirft indeß (loc. cit.) diese Erklärungen und führt gegen sie an, daß manche dieser äußeren Einwirkungen nicht bis zu den Keimdrüsen durchdringen, andernfalls aber, daß die Einwirkungen bei dem Eindringen selber verändert werden, sowie daß den Keimzellen auch die am Soma vorhandenen Perceptionsorgane für die Aufnahme dieser Reize fehlen.

Ich billige manche seiner Einwendungen, halte aber doch die totale Verwerfung dieses Geschehens mit Przibram¹⁾ nicht für berechtigt. Andererseits ist nicht zu verkennen, daß auch bei ganz gleicher Einwirkung eines Agens auf das entwickelte Soma und auf die Keimzellen, doch beide durch dieselbe passiv total verschieden verändert werden müssen, und aktiv total verschieden darauf reagieren müssen. Das ist deshalb nötig, weil, wie wir gesehen haben, sowohl bei evolutionistischer wie bei epigenetischer Praeformation Keimplasma und Soma überaus verschieden von einander sind.

Ein gleicher Erfolg der Einwirkung auf sie beide, eine wirkliche Parallelinduktion durch ein und dasselbe Agens auf Soma und generatives Keimplasma ist daher total ausgeschlossen.

Biplasmatische Parallelinduktion.

Trotzdem aber ist der angenommene Effekt nicht unmöglich und sogar gut verstellbar. Dies ist der Fall, wenn wir die oben bereits erwähnte, 1881 von mir zu anderem Zwecke, nämlich zur Erklärung der Regeneration und der sonstigen gestaltlichen Regulationen gemachten Annahme heranziehen und verwerten.

Dies ist die Annahme, daß die regenerationsfähigen und sonstig zu großer gestaltlicher Regulation aktiv fähigen soma-

¹⁾ Hans Przibram. Experimental-Zoologie III. Phylogenese inklusive Heredität. Wien 1910. S. 244.

tischen Zellen noch Vollkeimplasma enthalten, daß ferner dieses Keimplasma an der individuellen Entwicklung des Soma wenigstens regulierenden Anteil nimmt, also mit der bereits gebildeten expliziten Gestalt in Föhlung steht. Dies geschehe, wenn diese Gestalt und Struktur durch Defekt oder durch erhebliche Alteration etc. gestört ist. Ersteren Falles werde unter Aktivierung von Teilen dieses Keimplasmas (welches das „typische Ganze“ „in noch unentwickeltem Zustande repräsentiert“), die Ausgleichung des Defektes am „nicht mehr vorhandenen“ „entwickelten Ganzen“ ermöglicht¹⁾. Dieselben Grundannahmen können wir nun zur Erklärung der „scheinbaren Vererbung“ durch Parallelinduktion in folgender Weise verwerten.

Diejenigen äußeren Einwirkungen, welche die Gestaltung des Individuums und zugleich die seiner Nachkommen alterieren, alterieren (von nicht vererblichen direkten Aenderungen der differenzierten Teile des Soma abgesehen) das in den Somazellen enthaltene somatische Keimplasma; dieses veränderte Keimplasma wirkt dann in „irgend einer“, aus der Art der gegenseitigen Be-

¹⁾ Ges. Abb. II, S. 842, 1022. Votr. I, S. 83.

Diese Annahme bezeichnet also bloß eine allgemeine mechanistische Vorbedingung des Regenerationsvermögens. Was im Speziellen geschieht, warum bald dasselbe, bald mehr, oder weniger oder gar anderes, als in Verlust geraten war, gebildet wird, somit über die speziellen determinierenden Ursachen dieser Arten des Geschehens ist damit natürlich nichts angedeutet. Nach Barfurth und Tornier können wir durch Regeneration schon Mehrbildung, Hyperdactylie, nach Morgan, Child, Bardeen u. a. sogar Doppelköpfigkeit künstlich bewirken. Meine Annahme bezeichnet bloß einen totipotenten Schatz von Potenzen aus dem durch zum großen Teil noch unbekannte Faktoren entnommen und aktiviert werden kann, resp. dessen Teile auch selber leitend tätig sind. Ob dies nach Childs, Holmes, Morgans, Korschelts oder Anderer Theorien geschehen oder nicht geschehen kann, beschäftigt uns hier nicht.

Diese Annahme wurde von mir hauptsächlich verwendet, um das anscheinend metaphysische Problem der Regeneration: daß aus einem Stück eines nicht mehr vorhandenen entwickelten ganzen Individuums das also bloß noch „ideell existierende Ganze“ real wieder hergestellt werden kann, in ein mechanistisches Problem zu verwandeln. Dies geschieht durch meine Annahme, denn es handelt sich danach nur noch darum, daß von den vorhandenen unentwickelten Ganzen aus das defekte entwickelte Ganze wieder hergestellt wird. Dies Problem bedurfte, oder wenn man meine Annahme nicht akzeptieren will, bedarf auch der Lösung ebenso wie die Probleme der speziellen Ausführung, denen man sich bisher allein gewidmet und darüber, Barfurth ausgenommen, dieses große Hauptproblem vernachlässigt hat.

ziehungen beider Teile sich ergebenden Weise auf die weitere Gestaltung, Färbung etc. u. zw. wohl besonders des noch in der Entwicklung begriffenen Individuums. Da nun dies somatische Keimplasma gleich dem der im selben Individuum enthaltenen Keimzellen (Eiern, Spermatozoiden) ist, so muß, sofern die äußere Einwirkung in gleicher oder eventuell auch in abgeschwächter Weise bis zu ihm vordringt, auch dieses generative Keimplasma die gleiche Veränderung wie das somatische Keimplasma oder eine gleichartige, vielleicht etwas abgeschwächte Veränderung erfahren. Wenn später dies identisch veränderte generative Keimplasma zur Bildung eines neuen Individuums aktiviert wird, so muß es dann auch ohne Fortdauer der ursprünglichen äußeren Einwirkung dieselben expliciten Veränderungen hervorbringen, wie sie früher bei dem elterlichen Individuum durch diese Einwirkung vom somatischen Keimplasma aus veranlaßt worden sind. Vorauszusetzen ist dabei, daß die eingangs erwähnten fünf Bedingungen der Vererbung blastogener Veränderungen erfüllt sind. Vorausgesetzt ist ferner, daß das generative Keimplasma sich zur Zeit der äußeren alterierenden Einwirkung auf das Alter in einer der von Tower ermittelten Perioden der Empfänglichkeit für Alteration befand.

Ich will die auf diese Art vermittelte wirklich identische Parallelinduktion, da sie auf identischer Einwirkung auf zwei gleiche Keimplasmen beruht, die biplasmatische Parallelinduktion nennen.

Durch diese Annahme gewinnen wir also in der Tat die Möglichkeit einer wahren „Parallelinduktion“ und damit der identischen Veränderung von Elter und Nachkommen, sofern die alterierende äußere Einwirkung ohne Veränderung bis auf die Keimzellen wirkt; und zwar kann diese identische Veränderung geschehen ohne die Notwendigkeit der besonderen Translatio und der blastoiden Metamorphose einer expliciten Veränderung des Soma und daher auch ohne blastogene Insertio. Denn statt alles dessen hat eben irgend eine identische Variation der beiden Keimplasmen stattgefunden.

Es ist noch zu erwähnen, daß das somatische Keimplasma zu diesem Zwecke nur soweit Vollkeimplasma sein muß, als solche Parallelinduktion wirklich vorkommt. Wo sie fehlt, ist diese Annahme dafür natürlich nicht nötig. Die unvollkommene Regenerationsfähigkeit der höheren Tiere kommt auch

mit „Partialkeimplasma“ aus. Ob in den Somazellen der höheren Tiere das Reservidioplasson gleichwohl Vollkeimplasma ist oder nicht, ist nicht zu sagen. Bei den niedern Tieren deuten andere experimentelle Ergebnisse auf die Existenz von Vollkeimplasma hin, auch schon ohne Berücksichtigung der Regeneration. Für die höheren Tiere, Säugetiere, fehlen solche Tatsachen. Das von mir sogen. Hemitherium anterius des Kalbes (Ges. Abh. II, S. 446, 828) postgenerierte nicht, und die Furchungszellen von Säugetieren sind bis jetzt nicht durcheinander gebracht worden.

So hätten wir uns also doch der oben erst als nötig erwiesenen unvorstellbaren Vorgänge wieder entledigt?

Leider ist es nicht ganz so. Denn auch diese biplasmatische Art der Parallelinduktion ist bloß bei diffusen: z. B. thermischen, chemischen Einwirkungen und auch da nicht immer möglich, ebenso wie die bisher angenommene somatisch-plasmatische Parallelinduktion.

Die Hauptinsuffizienz der Parallelinduktion beruht darin, daß sie nur für ganz diffuse Einwirkungen möglich sein kann. Dabei können aber immerhin bestimmt lokalisierte Reaktionen die Folge sein; dies sofern bloß besonders beschaffene Teile der Keimplasmen (resp. des Soma) auf die diffuse Einwirkung reagieren.

Dagegen können am Individuum bestimmt lokalisierte Einwirkungen, mögen sie auch daselbst zunächst das somatische Keimplasma treffen, auf diese Weise nicht auf das generative Plasma übertragen werden, (Przibram, Semon) da diese lokalisierten Einwirkungen das generative Keimplasma überhaupt nicht erreichen, geschweige denn, daß sie es gerade an der der affizierten Somastelle entsprechenden Stelle treffen könnten.

Zu Vererbung solcher lokalisierter Alterationen des Soma wären, wenn das entwickelte Soma direkt verändert wird, natürlich wieder alle drei Vorgänge: Translation, Implikation und bei Neoevolution auch blastogene Insertion nötig. Wenn aber die primäre lokalisierte Alteration nur das somatische Keimplasma der Stelle beträfe und von da aus erst das Soma verändert würde, so wäre zu ihrer Vererbung nur die Translatio und eventuell die blastogene Insertion nötig; aber die Implikation fiel aus, da ja das somatische Keimplasma direkt verändert ist. Diese Veränderung müßte zur Vererbung unverändert, also ohne

Metamorphose auf das Generationsplasma „transferiert“ werden. Immerhin wäre der Ausfall der Implikation schon eine wesentliche Vereinfachung des Geschehens.

IV. Vererbung bei dem Fehlen einer besonderen Keimbahn.

Wir haben schließlich noch die Fälle zu erörtern, in denen eine besondere Keimbahn nicht nachweisbar ist, oder in denen sogar, wie bei dem Bandwurm nach Child und bei Amphibien nach Kuschokewitsch die Bildung der Keimdrüsen von differenzierten Somazellen aus erwiesen ist. Dann sind zwei Möglichkeiten denkbar: erstens diejenige der bisherigen Autoren des Inhalts, daß eine differenzierte Zelle mit ihren differenzierten Teilen sich unter wirklicher Retromorphose in Keimplasma und dann in geformte weibliche und männliche Keime umbildet. Dies Geschehen halte ich für nicht wahrscheinlich, kaum für denkbar, jedenfalls für nicht vorstellbarer als die oben besprochene Implikation. Besonders aber erachte ich seine Annahme zur Erklärung der genannten Tatsachen für nicht erforderlich. Denn wir können diese Tatsachen auf viel einfachere Art ableiten.

Diese Möglichkeit ist wieder in der Annahme vom Vollkeimplasma der Somazellen gegeben; und zwar ist dasselbe zu dieser Leistung nur in denjenigen Zellen anzunehmen nötig, welche zur Bildung der Keimdrüsen fähig sind.

Mit dieser unserer alten Annahme, hier speziell von Vollkeimplasma in den die Keimdrüsen produzierenden somatischen Zellen kann die Kontinuität des Keimplasma auch bei allen den Tieren, bei denen eine gesonderte Keimbahn nicht nachweisbar ist, ja bei denen die Bildung der Keimdrüsen von differenzierten Somazellen aus erwiesen ist, gleichwohl aufrecht erhalten werden. Das ist wohl R. Goldschmidt, dem Verfasser eines jüngst erschienenen guten Buches über Vererbungswissenschaft entgangen. Denn er sagt darin ¹⁾ (S. 191) in Bezug auf diese Tiere: „Keine noch so ausgeklügelten Hilfsannahmen können in solchen Fällen eine Kontinuität des

¹⁾ R. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig. 1911.

Keimplasmas supponieren“. Er dehnt diesen Einwand auch auf die Regeneration aus.

Wenn dieses somatische Vollkeimplasma der vollkommenen Selbstassimilation fähig und in den Mechanismus der qualitativen Halbierung einbezogen ist, ist es vollkommen zureichend zur Uebertragung der überkommenen blastogenen Eigenschaften auf die Nachkommen bei den betreffenden Tieren sowie auch bei den Pflanzen, welche durch Ableger oder Stecklinge das ganze Lebewesen bilden können. Zudem ist es eine Annahme, welche gar nicht zu diesem Zwecke gemacht, „ausgeklügelt“ wurde, die ihm aber gleichwohl in vollkommener Weise dient.

Dies somatische Keimplasma müßte bei der Bildung der Keimdrüsen mit Beteiligung von differenzierten Somazellen, nämlich des Bindegewebes, der Blutgefäße und Nerven unter der gewöhnlichen „abhängigen Differenzierung“ derselben durch Wirkung des aktiven Gewebes die Keimdrüsen bilden. Das „indifferent“ Keimplasma hätte die übliche individuelle Vorentwicklung*) zur Bildung der einzelnen männlichen und weiblichen Keime durchzumachen, wie es beim generativen Keimplasma auch geschieht. Es liegt also darin nichts ganz besonderes vor, wenn dies ganze Geschehen natürlich auch seine zureichenden Ursachen haben muß.

Die Vererbung somatogener Eigenschaften gestaltet sich dabei zu der Zeit, in der das spätere „generative“ Keimplasma noch das Reserveidioplasmon bestimmter somatischer Zellen darstellt, ebenso wie bei dem Geschehen der eben besprochenen biplasmatischen Parallelinduktion. Die alterierende äußere oder innere Einwirkung betrifft das somatische Keimplasma, dieses alteriert das zugehörige Soma. Ob eine Uebertragung, Translatio, der lokalen Alteration des Soma bereits auf die noch nicht gebildeten erst praedeterminierten generativen Keimzellen stattfindet, oder ob solches erst später nach deren Umbildung zu Keimzellen geschieht, ist nicht bekannt, ist aber insoweit

*) **A n m e r k u n g.** Als **Vorentwicklung, Proontogenese**, habe ich 1885 alle Entwicklungsvorgänge, die von dem einfachsten Zustand des generativen Keimplasmons der Spezies bis zur Bildung der einzelnen Keime und bis zu ihrer Reife stattfinden, zusammengefaßt. Die Bildung der Sondereigenschaften des weiblichen und männlichen Keims stellt den akzessorischen Teil der individuellen Vorentwicklung dar. Dieser steht die phylogenetische Vorentwicklung des Keimplasmas gegenüber. — Siehe Ges. Abhdl. II, S. 280 u. S. 74.

unerheblich, als die Translatio vor der Bildung des generativen Keimplasmas auch nicht nötig ist.

Nach der Bildung der Keimdrüsen ist die Sachlage für die Vererbung somatogener Variationen genau so, wie sie vorstehend für den Fall der von Anfang an getrennten Keimbahn dargelegt worden ist. Für diffuse Einwirkungen ist vielleicht wirkliche Parallelinduktion möglich, für lokalisierte nicht.

Zur wirklichen Vererbung dagegen ist dann wirkliche Translatio und eventuell bei neoevolutionistischer Praeformation die blastogene Insertio nötig; eine blastoide Metamorphose ist wieder, wie bei der getrennten Keimbahn, nicht erforderlich, da die Alteration des somatischen Keimplasmas schon die blastoide Beschaffenheit hat.

Unsere alte Annahme des Vollkeimplasmas in den Körperzellen macht auch alle anderen bekannten ungeschlechtlichen Vermehrungsarten unter Erhaltung der Kontinuität des Keimplasmas möglich.

Wir sehen also, daß die Annahme somatischen Keimplasmas nicht bloß zur Erklärung der Regeneration behülflich ist, sondern daß sie auch bei der Parallelinduktion gute Dienste leistet und selbst bei dem Fehlen besonderer Keimbahn die Kontinuität des Keimplasmas herstellt und die Vererbung somatogener Eigenschaften erleichtert. Sie hat also manche Vorzüge vor den bisherigen Erklärungen, selbst vor der Weismannschen Fassung der Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas.

V. Uebersicht der anzunehmenden gestaltenden Korrelationen.

Stellen wir alle Vorgänge, alle gestaltenden Korrelationen, zu deren Annahme die vorstehenden Erörterungen über die Vererbung somatogener Variationen und über den Mechanismus der Regeneration und sonstiger gestaltlicher Regulationen Veranlassung gaben, zusammen, so sind es die folgenden:

I. Gestaltende Wirkungen zwischen generativem (mit oder ohne besondere Keimbahn gebildeten) Keimplasma und mehr oder weniger „entwickeltem“ Soma:

a) vom Keimplasma zum entwickeltem Soma: indem das typische Keimplasma durch seine Aktivierung beim Aus-

bleiben von Störungen das Soma auf typische Weise produziert: das ist die typische Ontogenese; sie besteht in Kombination von Neoevolutio und Neoepigeneis.

b) vom entwickeltem Soma zum generativen Keimplasma:

1. Wirkungen mannigfacher Art (s. o. S. 14).
2. Vererbung somatogener Eigenschaften bewirkende Art, vermittelt durch Translatio hereditaria, blastoide Metamorphose (neoepigenetische und neoevolutionistische Implikation) und letzteren Falles blastogene Insertion.

II. Gestaltende Wirkungen zwischen somatischem Keimplasma (s. Reserveidioplasma) und Soma, bei Störung der Entwicklungsvorgänge des Soma sowie des schon entwickelten Soma (Defekt etc.).

a) Die Einwirkung des alterierten Soma oder die Alteration seines Bildungsvorganges stellt die Fühlung mit dem somatischen Keimplasma her und veranlaßt die Aktivierung seiner Potenzen.

b) Das somatische Keimplasma greift Reparation veranlassend oder bewirkend oder zu ihr veranlaßt, in die Gestaltung des Soma ein: Restitution, Regeneration, Postgeneration.

c) Das durch äußere Einwirkung direkt veränderte somatische Keimplasma wirkt umändernd auf das noch in der Entwicklung begriffene Soma (Teilvorgang von Roux' biplasmatischer Parallelinduktion).

III. Identische gestaltende Einwirkungen äußerer Agentien auf somatisches und generatives Keimplasma (Teilvorgang von Roux' biplasmatischer Parallelinduktion).

IV. Identische gestaltende Einwirkung äußerer Agentien auf das entwickelte Soma und auf das in ihm eingeschlossene generative Keimplasma (Ei- und Spermatozoa); sie findet angeblich als „somatisch-plasmatische Parallelinduktion“ statt.

Alle diese Vorgänge, mit Ausnahme derjenigen der typischen Entwicklung, sind zur Zeit für uns in der Art ihres Geschehens, in ihren Faktoren und deren Wirken gar nicht vorstellbar. Es ist auch nicht ausreichend bekannt, was davon wirklich realisiert ist.

Die Mehrzahl von ihnen wurde angenommen zur Erklärung teils von sicher erwiesenen Geschehen: der Regeneration und sonstiger gestaltlicher Regulation, teils von Geschehen, welches von einigen Forschern zwar als erwiesen erachtet, von anderen aber noch angezweifelt wird: von der Vererbung somatogener Variationen.

Wenn wir hier mit nicht vorstellbaren Annahmen, also in ähnlicher Weise, wie die Näherungswirkung der Massen von der „fernwirkenden“ Schwerkraft abgeleitet wird, „erklären“ wollen, so ist unter Erklärung nur die Zurückziehung einer Vielheit von verschiedenen Einzelvorgängen auf eine Minderheit von Wirkungsweisen zu verstehen.

Ob jemand die „Notwendigkeit“ unvorstellbarer Annahmen dazu benutzen will, die Tatsachen, zu deren Erklärung sie gemacht wurden, als „unmöglich“ zurückzuweisen oder aber sich im Gegenteil dadurch zu eingehender experimenteller Detailforschung angeregt fühlt, ist Sache der individuellen Anlage.
