

# ANATOMISCHER ANZEIGER

## Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Herausgegeben von  
Prof. Dr. Karl von Bardeleben in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

---

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Nummern von etwa 2 Druckbogen. Um ein rasches Erscheinen der eingesandten Beiträge zu ermöglichen, werden die Nummern ausgegeben, sobald der vorhandene Stoff es wünschenswert macht und event. erscheinen Doppelnummern. Der Umfang eines Bandes beträgt etwa 50 Druckbogen und der Preis desselben 16 Mark. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

---

XV. Band.

12. April 1899.

No. 23.

---

**INHALT. Aufsätze.** August Weismann, Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. p. 445—474. — Alexander Meek, Further Note on the Post-Embryonal History of Striped Muscles in Mammals. p. 474—476. — Eugen Fischer, Seltener Verlauf der Vena azygos (Abspaltung eines Lungenlappens). Mit 1 Abbildung. p. 476—481. — V. v. Ebner, Ueber die Wand der capillaren Milzvenen. p. 482—484. — A. E. Smirnow, Ueber die Beziehungen zwischen dem Muskel- und elastischen Gewebe bei den Wirbeltieren. p. 484—488. — Hermann Triepel, Elastisches Gewebe und gelbes Bindegewebe. p. 488—492. — *Personalia.* p. 492. — Anatomische Gesellschaft. p. 492.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration.

VON AUGUST WEISMANN.

Dieser Aufsatz sollte ursprünglich nur einen Bericht über einige in jüngster Zeit veröffentlichte, aber weiteren Kreisen wohl noch nicht bekannte Beobachtungen geben, die mir neues Licht auf den Vorgang der Regeneration zu werfen scheinen. Es erwies sich dann aber doch notwendig, einige allgemeine Ueberlegungen in den bloßen Bericht einzuflechten und zu zeigen, in welcher Weise diese und andere Vermehrungen des Thatsachenbestandes unseres Wissens sich mit den allgemeinen Anschauungen vereinigen lassen, die ich früher schon entwickelt habe, oder auch, was an letzteren geändert werden muß, um sie mit dem heute vorliegenden Thatsachenbestand in Einklang zu setzen.

Ich beginne mit Erfahrungen, welche EDMOND BORDAGE<sup>1)</sup>, der Director des naturhistorischen Museums auf der Insel Réunion (Bourbon) über die Regeneration des Schnabels bei Vögeln mitteilt. Sie scheinen mir allgemeineres Interesse deshalb zu verdienen, weil sie zeigen, daß Regel ist, was man bisher als seltene Ausnahme betrachten mußte, und weil dadurch der Auffassung der Regeneration als einer Anpassungserscheinung eine scheinbare Schwierigkeit aus dem Weg geräumt wird.

Ich habe diese Auffassung der Regeneration in meinem Buche „Das Keimplasma“ vertreten<sup>2)</sup>, indem ich die Fähigkeit eines Teiles, sich zu regeneriren, nicht als einen unmittelbaren und gewissermaßen unvermeidlichen Ausfluß des Wesens eines Bion betrachtete, sondern als eine „Einrichtung“, die auch fehlen kann, und die dort getroffen oder beibehalten wurde, wo sie nötig war im Interesse der Art-erhaltung. Ob ein Teil für Regeneration eingerichtet wurde oder nicht, schien mir — ceteris paribus — davon abzuhängen, ob derselbe von häufigerem Verlust bedroht ist im gewöhnlichen Verlauf des Lebens, sowie davon, ob er eine größere biologische Bedeutung für das Tier hat. Die schwachen, fast rudimentären Beine der schlangenartig schwimmenden Molche Siren und Proteus ersetzen sich nicht wieder, wenn sie abgeschnitten werden, wohl aber die nicht selten abgefressenen Kiemen derselben Arten. „Letztere sind physiologisch wertvolle Organe, erstere wohl nicht mehr.“ Die kräftigen und biologisch unentbehrlichen Beine der nicht so lang ausgezogenen Wassersalamander dagegen besitzen ein hohes Regenerationsvermögen. Mit dieser Auffassung stimmte es, daß sich innere, der Verstümmelung nicht ausgesetzte Teile auch bei manchen Tieren nicht regeneriren, die für äußere Teile ein hohes Regenerationsvermögen besitzen. Halbirte Lungen wachsen beim Triton nicht wieder aus, sondern schließen sich nur, und ich kann jetzt noch hinzusetzen, daß weder Ei- noch Samenleiter sich wieder ergänzen oder auch nur sich verlängern, wenn man ein Stück aus ihnen herauschneidet. Auch die Erfahrungen

1) Compt. rend. des séances de la Soc. de biol. vom 9. Juli 1898.

2) Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892, p. 124—179. Der dort durchgeführte Gedanke ist, wie ich später er- sah, nicht ganz neu gewesen; er ist sogar schon im vorigen Jahrhundert angedeutet worden, indem REAUMUR meinte, die Fähigkeit der Re- generation sei besonders zerbrechlichen und häufigen Angriffen ausge- setzten Tieren eigen, sowie auch solchen, welche häufig in die Lage kämen, nur teilweise von anderen verzehrt zu werden, wie z. B. die Regenwürmer etc. (Mém. pour servir à l'hist. Insectes, Paris 1738). In unserer Zeit haben LESSONA und CH. DARWIN die Verletzbarkeit mit dem Regenerationsvermögen in Beziehung gebracht.

der Pathologen stimmen damit, die niemals die Regeneration eines experimentell entfernten Leberlappens oder Nierenkelches bei irgend einem Tier gesehen haben, sondern nur functionelle Vergrößerung der übrig bleibenden Teile des Organs, also keine morphologische, sondern bloß eine physiologische Wiederherstellung desselben. Rege- nerationskraft besitzen beim Menschen — ich folge hierbei der Auto- rität meines pathologisch-anatomischen Collegen ERNST ZIEGLER<sup>1)</sup> — nur solche Gewebe und Gewebsteile, welche auch im normalen Laufe des Lebens einer fortwährenden oder periodischen Abnutzung aus- gesetzt sind, wie die Schleimhaut des Darmtractus, die Epidermis der Haut, die Schleimhaut des Uterus samt ihren Drüsen u. s. w. Dazu kommen noch einzelne Gewebe, welche zwar nicht regelmäßig, noch periodisch, wohl aber häufig Verletzungen ausgesetzt sind und zugleich einen großen biologischen Wert haben. Dahin gehört die Cutis. Doch ist bei dieser, wie bekannt, nicht eine volle histologische Neubildung vorgesehen, sondern nur ein teilweiser Ersatz: das Narbengewebe, auch eine Bindegewebsbildung, aber ohne die Haut- drüsen und mit anderer Anordnung der Bindegewebszüge, sehr ge- eignet zum Verschluß kleinerer Hautwunden und vollkommen ge- nügend, um den wichtigen Schutzapparat der Cutis wieder in seiner Integrität herzustellen.

Dagegen aber regeneriren sich weder Nervenzellen irgend welcher Art, noch die Stützzellen (Gliazellen) des Gehirns trotz ihrer hohen functionellen Bedeutung.

Das Alles stimmt mit dem aufgestellten Princip, wonach das Regenerationsvermögen eines Tieres oder Teiles durch Anpassung an die Verlusthäufigkeit und die Höhe des Verlustschadens regulirt wird. Dagegen schien bisher mit dieser Auffassung nicht vereinbar ein von KENNEL mitgeteilter, von mir schon früher hervorgehobener Fall des „Storches, dem der Oberschnabel zufällig in der Mitte abgebrochen und darauf der Unterschnabel an derselben Stelle abgesägt worden war, und der beide wieder vollständig regenerirte“<sup>2)</sup>.

Daß ein Abbrechen des Schnabels bei Vögeln öfters vorkommen sollte, konnte man damals nicht annehmen, da keine weiteren Be- obachtungen darüber bekannt waren, und so bildete dieser Fall eine Schwierigkeit für die Theorie, sie schien darauf hinzudeuten, daß die

1) Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie, Jena 1895. Obige Angaben sind zunächst nach einem un- gedruckten Vortrag gemacht, den ZIEGLER im Herbst 1898 in der „Naturforschenden Gesellschaft“ zu Freiburg i. Br. hielt.

2) KENNEL, Ueber Teilung und Knospung der Tiere, Dorpat 1882.

Regenerationskraft eines Teils nicht auf specieller Anpassung desselben an eine hohe Verlustmöglichkeit bei hohem biologischen Wert des Organs beruhe, sondern daß sie eine allgemeine Anpassung sei, eine Regenerationskraft des ganzen Organismus, die bis zu einem gewissen Grad überall in Thätigkeit treten könne, wo an dem betreffenden Tier etwas verloren geht, geschehe dies auch ganz ausnahmsweise.

Dieser scheinbare Widerspruch gegen die Anpassungstheorie der Regeneration wird nun durch die Mitteilungen BORDAGE's beseitigt, indem er auf der Insel Bourbon beobachtete, daß Verletzungen des Schnabels bei Hähnen, die zu dem dort beliebten Hahnenkampf benutzt werden, häufig vorkommen und regelmäßig zur Regeneration des Schnabels führen. Er fand, daß der Schnabel der Hähne nach dem Gefecht häufig beschädigt war, daß aber nachher eine ganz vollständige Regeneration sich vollzog. Die Beschädigungen geschehen teils durch Schnabelhiebe, teils auch „par un terrible coup de patte“, erstrecken sich aber höchstens auf das Enddrittel des einen oder beider Kiefer, „ce qui représente, pour la mandibule supérieure le prémaxillaire ou intermaxillaire, os impair résultant de la soudure des intermaxillaires, et pour la mandibule inférieure, la partie triangulaire formée par la soudure des deux maxillaires à leur extrémité terminale“. Diese Partien des Schnabels können vollständig abgebrochen sein, und dann erfolgt eine vollständige Regeneration, die sowohl die Knochen als die Hornbekleidung desselben neu hervorbringt.

In seltenen Fällen sind die Beschädigungen des Unterschnabels so stark, daß derselbe zerbrochen herabhängt und dann künstlich befestigt werden muß; und in diesem Falle leidet natürlich die Nahrungsaufnahme, und das Tier muß künstlich ernährt werden, denn die Regeneration des Unterschnabels erfordert 2—3 Monate.

Ogleich diese Beobachtungen sich nur auf die vom Menschen hervorgerufenen Kämpfe der Hähne beziehen, so haben sie doch eine größere Tragweite, wie der Verfasser mit Recht andeutet. Es ist bekannt, daß bei zahlreichen Vögeln die Männchen zur Zeit der Fortpflanzung erbittert mit einander kämpfen, wobei natürlich der Schnabel die Hauptwaffe bildet. Gerade von den Störchen sagt schon BREHM, daß sie aus Eifersucht sich häufig tödliche Gefechte liefern.

So wird man denn den KENNEL'schen Fall nicht mehr als einen Widerspruch gegen die Ansicht von der adaptativen Natur der Regeneration ansehen können, und damit fällt die einzige Beobachtung, welche die Regeneration beim ausgebildeten Tier auf eine allgemeine Regenerationskraft zu beziehen Anlaß gäbe. Allerdings hat man ja in den letzten Jahren die Wiederbildung der künstlich ent-

fernten Linse beim Triton in diesem Sinne aufgefaßt, aber wohl kaum mit Recht. Ich wenigstens gestehe, daß ich mit Verwunderung gesehen habe, wie diese Auffassung ohne Widerspruch blieb. Bekanntlich hat G. WOLFF<sup>1)</sup> sich das schon von COLUCCI gemachte Experiment der Linsenextraction bei Triton ausgedacht, um aus der erwarteten und auch eingetretenen Regeneration der Linse den Schluß zu ziehen, daß hier „eine neue, zum ersten Mal auftretende Zweckmäßigkeit“ vorliege, da sie ja unmöglich nach dem ererbten Typus der ontogenetischen Entstehung erfolgen kann“. So richtig das Letztere ist, so wenig folgt das Erstere daraus, und es scheint mir vielmehr durchaus unthunlich, diesen Fall als Widerlegung der Ansicht geltend zu machen, daß Regeneration auf specieller ererbter Anpassung beruhe. Man wird zwar ohne weiteres zugeben, daß die Tritonen unter ihren natürlichen Lebensbedingungen einer Linsenextraction nicht ausgesetzt sind, aber daraus folgt nicht, daß die Linse dieser Amphibien nicht dennoch auf Regeneration eingerichtet sein könne, da sie sehr wohl, wenn auch nicht allein, so doch mit anderen Teilen des Auges zusammen verloren gehen kann. Schon BONNET und BLUMENBACH haben 1781 festgestellt, daß das Auge der Tritonen, wenn es bis auf einen kleinen Rest (nach BLUMENBACH kaum  $\frac{1}{5}$  des Bulbus) extirpiert werde, sich vollständig wiederherstellt, und neuere Beobachtungen von PHILIPPEAUX (1880) haben seine Angaben bestätigt. Gewiß muß diese Regeneration uns besonders wunderbar erscheinen, insofern sie notwendigerweise einen ganz anderen Bildungsmodus des Auges voraussetzt, als den embryonalen. Allein sehen wir einmal gänzlich davon ab, ob wir uns von der phyletischen Entstehung und dem Wesen dieses Vorgangs irgend eine theoretische Vorstellung zu bilden imstande sind, oder nicht, so ist doch so viel gewiß, daß irgend ein Mechanismus für die Regeneration des Auges hier besteht. Wenn aber ein solcher vorhanden ist für das Ganze, wie kann es uns weiter verwundern, daß auch ein Teil davon, die Linse allein, regeneriert werden kann? Wird doch auch eine einzelne Zehe des Tritonfußes wieder gebildet, wenn man sie abschneidet, ebensogut als das ganze Bein.

Daß aber das Auge des Triton verletzbar ist, und im Naturzustand öfters verletzt wird, ist nicht zu bezweifeln. Auch die Molche kämpfen mit einander, und ich habe bereits früher<sup>2)</sup> eine Beobachtung mitgeteilt, welche darauf hinweist, daß diese Tiere mindestens doch

1) Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 1, p. 380.

2) Keimplasma, p. 167.

um die Fortpflanzungszeit sich mit Wut angreifen und beschädigen. Ich hatte viele Tritonen zusammen in ein enges und leeres Glas gesetzt, nur für kurze Zeit, und sah dann, wie die Tiere sich heftig angriffen und hartnäckig mit einander rangen und bisßen. „Mehr wie einmal packte dabei einer den anderen am Unterkiefer und zerrte daran so heftig, daß er abgerissen wäre, wenn ich die Tiere nicht gewaltsam getrennt hätte.“ Ich schloß daraus, daß auch „im Naturzustand das Ausreißen eines Kiefers und selbst eines Teiles des Auges nicht allzu selten vorkommen“ möge, und ich kann dem jetzt noch hinzufügen, daß die Wassersalamander auch den Angriffen der Wasserkäfer aus der Familie der Dytisciden ausgesetzt sind. Ich hatte früher gezweifelt, ob nicht etwa das starke Gift, das Tritonen wie Kröten in ihrem Hautschleim ausscheiden, ein Schutz gegen solche Angriffe sei. Dem ist indessen nicht so. Die großen Dytisciden greifen die Tritonen sofort an, wenn sie sonst nichts zu fressen finden, und fressen ihnen derart das Fleisch ab, daß diese daran zu Grunde gehen. Mit kleinen Dytisciden habe ich noch nicht experimentirt, aber schwerlich wird für diese das Gift abschreckender wirken, und da sie den Triton nicht töten können, werden sie um so eher im Stande sein, einzelne Teile, wie das Auge, mit ihren spitzen Kiefern zu beschädigen und anzufressen. Privatim wird mir von einem zuverlässigen Beobachter mitgeteilt, daß die Larve des *Dytiscus marginalis* sogar nach einem gewissen System ihre Angriffe bewerkstelligt, indem sie den Molchen von oben her auf den Rücken dicht hinter dem Kopf zu kommen sucht. Speciell auf diesen Punkt gerichtete Beobachtung wird also vielleicht im Stande sein, festzustellen, daß Verletzungen des Auges vorkommen.

Natürlich wäre damit immer noch kein Beweis geliefert, daß die Regeneration des Auges als ein Fall von Anpassung des Organs an die häufiger eintretende Verstümmelung zu betrachten wäre. Ein förmlicher Beweis ist aber in solchen Fällen überhaupt kaum zu leisten; es kann sich immer nur um Wahrscheinlichkeiten handeln. Wer wollte z. B. feststellen, wie oft beim Storch der Schnabel verletzt wird, und selbst wenn man dies zu thun vermöchte, etwa für ein Jahrzehend und für ein größeres Wohngebiet des Vogels, so stünden wir dann vor der weiteren unlösbaren Frage, wie oft solche Verletzungen vorkommen müssen, damit die Natur veranlaßt wird, mittelst Selectionsprocessen oder wie sonst immer einen Regenerationsmechanismus für den Schnabel einzurichten. Aber er ist eingerichtet und für innere Organe wie Lungen, Eileiter und Samenleiter der Tritonen ist er nicht eingerichtet, und daraus wird man mit

größerer Wahrscheinlichkeit schließen dürfen, daß Regeneration von Anpassung beherrscht wird, als man aus der Regeneration der Linse des Triton auf das Vorhandensein einer allgemeinen Regenerationskraft schließen kann, einer „nicht ererbten, sondern primären Zweckmäßigkeit“. Es wird sich übrigens später noch zeigen, daß wir allen Grund zu der Annahme haben, daß ein einmal eingerichteter Regenerationsapparat ungemein langsam sich zurückbildet, wenn er überflüssig wird. Es könnte also selbst sein, daß derselbe noch vorhanden ist, obgleich die heutige Lebenslage der Tritonen ihn nicht mehr notwendig macht. — Daß jedenfalls ein solcher Apparat hier vorhanden ist, geht schon daraus hervor, daß nach der übereinstimmenden Angabe alter und neuer Experimentatoren das vollständig herausgeschnittene Auge des Triton sich nie wieder ersetzt, daß also nicht beliebige Zellen, sondern nur bestimmte, dem Auge selbst angehörige Zellen die Regeneration zu bewirken vermögen. Man wird es sich ähnlich vorstellen dürfen, wie bei der normalen Regeneration des Darms der Insecten während der Verpuppung. Wie ich schon 1864 an *Musca* zeigte, zerfällt der Darm in dieser Lebenszeit histolytisch, um sich zugleich neu wieder aufzubauen, und KOWALEVSKI<sup>1)</sup> und VAN REES<sup>2)</sup> konnten 1888 an demselben Tier, C. RENGEL<sup>3)</sup> 1896 an einem Käfer nachweisen, daß die Neubildung von besonderen, ziemlich gleichmäßig in der Schleimhaut verteilten Zellen ausgeht, die bei der Verpuppung nicht zerfallen, sondern sich im Gegenteil intensiv vermehren und die neue Schleimhaut herstellen. Diese „Urzellen des Mitteldarmepithels der Imago“, wie sie RENGEL nennt, bilden also hier den deutlich erkennbaren Regenerationsapparat der Epithelwandung, und einen ähnlichen Regenerationsapparat wird man auch im Auge des Triton vermuten dürfen.

Eine speciell auf die Frage nach der adaptativen Natur der Regeneration gerichtete Untersuchung hat T. H. MORGAN<sup>4)</sup> in diesem Jahre veröffentlicht, und dabei Resultate erzielt, die in jedem Falle wertvoll sind, wenn ich auch ihrer Deutung mich nicht anschließen kann. Er wählte den Einsiedlerkreb als Gegenstand seiner Versuche, eine gewiß ganz zweckmäßige Wahl, insofern dem Experimentator hier eine Reihe von Gliedmaßen zur Verfügung steht, welche einerseits von sehr verschiedenem Wert für das Leben, andererseits auch in sehr ver-

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

2) Zool. Jahrbücher, Bd. 3, 1888.

3) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896.

4) „Regeneration and Liability to Injury“, Zoolog. Bull., Vol. 1, No. 6, Boston 1898.

schiedenem Grade der Verletzung ausgesetzt sind. Zählungen an frisch gefangenen Krebsen ergab, daß von 100 Krebsen 9 eines der drei vorderen Beine verloren hatten, keines das kleine, wohl zum Festhalten und Stützen der Schneckenschale dienende 4. oder 5. Bein. Das ist begreiflich, da die Tiere bekanntlich, wenn Gefahr droht, mit Blitzesschnelle in ihr Gehäuse zurückfahren, wobei dann das 4. oder 5. Bein zuerst unter den Schutz der Schale gelangen, diese also kaum jemals von einem Angreifer als Zielpunkt ins Auge gefaßt werden können, vielmehr wohl stets nur die viel größeren und mehr exponierten drei vorderen Beine. Die Füße des Hinterleibs sind durch das Schneckenhaus, in dem der Hinterleib des Einsiedlerkrebse steckt, vollkommen geschützt und könnten nur beim Wechsel des Hauses verletzt werden oder etwa bei dem Versuch, das Tier gewaltsam aus seinem Haus herauszuziehen. Dementsprechend fand MORGAN denn auch nur bei einem unter 100 Krebsen je den 2. oder 3. Abdominalfuß fehlend, wobei noch die Möglichkeit mitspielt, daß dieses Fehlen angeboren und nicht durch Verletzung entstanden war.

Die Frage, die durch das Experiment entschieden werden sollte, war nun die: ist die Kraft der Regeneration etwa abgestuft nach der Wahrscheinlichkeit des Verlustes? Regenerieren diejenigen Gliedmaßen am leichtesten und häufigsten, welche am häufigsten verletzt werden, solche, die nie verletzt werden, vielleicht gar nicht?

Versuche mit Abschneiden der verschiedenen Gliedmaßen ergaben, daß alle Gliedmaßen regenerieren können, wenn sie es auch nicht gleich häufig thun, und zwar die vorderen Abdominalbeine weniger häufig, als die Beine des Thorax, doch auch diese nicht in jedem Fall. Ich gehe nicht auf die Einzelheiten ein, da es für die Hauptfrage genügt, zu wissen, daß alle Gliedmaßen das Regenerationsvermögen besitzen, sowohl die verletzbaren, als die im Naturzustand bestgeschützten. Auch die biologische Bedeutung der Gliedmaße scheint bei Pagurus keinen Unterschied in der Fähigkeit der Regeneration zu bedingen, da die fast rudimentären vorderen Anhänge des männlichen Abdomens ebenso häufig sich wieder ersetzen, wie die des weiblichen Abdomens, obgleich sie beim Weibchen die wichtige Function von Eierträgern zu erfüllen haben.

Das scheint nun alles sehr entschieden gegen die Auffassung der Regeneration als eines auf Anpassung beruhenden Vermögens zu sprechen und der Verfasser deutet es auch in diesem Sinne, er schließt kurzer Hand: „es giebt keine Beziehung zwischen der Verlusthöhe und der Regenerationskraft eines Teiles. Die-

jenigen, die das glauben, übersehen dabei einen wesentlichen Teil des Problems. Selbst wenn gefunden worden wäre, daß die verletzbarsten Teile auch die regenerationskräftigsten wären, so würde daraus doch nicht folgen, daß dies auf sogenannter Naturzüchtung beruhte. Man übersähe dabei, daß, wenn diese Tiere nicht schon von Anfang an das Vermögen gehabt haben, verlorene Teile wieder zu erzeugen, sie überhaupt nicht hätten leben können, daß sie hätten aussterben müssen.“

Das sind seltsame Ansichten. Ebensogut könnte man sagen, daß die Abänderung irgend eines wichtigen Teiles oder Charakters im Laufe der Phylogenese durch Naturzüchtung ein Ding der Unmöglichkeit sei, da die für das Leben notwendige Abänderung von vornherein dageswesen sein müsse, sollte nicht die Art während ihrer Anpassung aussterben! Daß die Umwandlungen des Baues einer Art auch gleichen Schritt halten können mit denen der Lebensbedingungen, scheint MORGAN nicht einzuleuchten, und doch ist das die Voraussetzung der Theorie von der Naturzüchtung, geradezu die *conditio sine qua non*.

Gewiß haben diese Paguren schon „from the beginning“ die Fähigkeit der Regeneration besessen, aber können sie es denn nicht von ihren Vorfahren, den langschwänzigen Krebsen ererbt haben, die es doch heute auch besitzen und es an allen ihren Gliedmaßen bedürfen, da sie alle der Verletzung ausgesetzt sind? Und können, ja müssen es nicht diese ebenfalls schon von ihren Vorfahren, edriophthalmen Krebsen ererbt haben und so fort den ganzen Krebsstammbaum zurück bis zu den unbekanntem annelidenartigen Vorfahren der Crustaceen? Aber auch diese haben ohne Zweifel schon einen gewissen, ja wahrscheinlich sogar höheren Grad von Regenerationsvermögen besessen, von dem durch Localisirung und Umbildung derjenige der ältesten Kruster abzuleiten sein wird. Wir wissen doch, daß die niederen Würmer ein ebenso hohes und auf alle Teile sich erstreckendes Regenerationsvermögen besitzen, wie etwa die niederen Cölenteraten, die Polypen. Es scheint fast, als ob MORGAN mir die Ansicht zuschriebe, daß die Regenerationsfähigkeit bei jeder Art neu, insgesam auf einer tabula rasa aufgebaut werde; ich meine indes, daß hier, wie bei allen Transformationen die Natur ausgegangen ist von dem, was schon vorhanden war und daß sie durch Umbildung desselben die Anpassung an neue Bedingungen angestrebt hat<sup>1)</sup>. Das bei niederen Vorfahren der Kruster vorauszusetzende all-

1) So heißt es im „Keimplasma“ p. 163: „Die Regenerationskraft irgend eines Teils wird niemals bloß von den Verhältnissen abhängen,

gemeine Regenerationsvermögen wird sich also allmählich den Umgestaltungen des Körpers und den dadurch und sonstwie gesetzten neuen Bedingungen angepaßt, es wird sich localisirt und specialisirt haben; nicht mehr aus jedem beliebigen Stückchen des Tieres kann bei den Krebsen das ganze Tier sich herstellen, aber die der Verletzung am meisten exponirten Teile, die Gliedmaßen erhielten sich das überkommene Regenerationsvermögen und localisirten es auf gewisse Stellen und bestimmte Reize. Als später die Gliedmaßen der verschiedenen Körperabschnitte immer mehr auseinandergingen durch Anpassung an verschiedene Leistungen, als sie zu Fühlern, Kiefern, Beinen, Flossen wurden, da änderten sich langsam auch die Vorrichtungen gewisser Körperstellen für Regeneration, und wohl nicht ganz in gleichem Schritt, aber doch nicht allzu stark nachhinkend, folgte die Anpassung der Regenerationsanlage der Anpassung einer Gliedmaße an eine abgeänderte, neue Function.

Wer sich etwas in meinen Versuch einer Regenerationstheorie hineingedacht hat, wird zugeben, daß dies Alles mit ihren Grundlagen gut stimmt; er wird verstehen, daß es auch mit der Theorie der Naturzüchtung gut stimmt, ja viel besser, als mit irgend einer anderen Vorstellung von Regeneration, die man aufgestellt hat oder aufstellen könnte. Denn es ist klar, daß dann die Umbildung der Regenerationsanlage immer viel langsamer geschehen muß, als die des Teiles selbst, also hier der Gliedmaße. Besteht doch Naturzüchtung in einer Auslese des Passendsten, und die Schnelligkeit, mit welcher ihr Ziel, die Abänderung, erreicht wird, muß caeteris paribus davon abhängen, wie viele Individuen der Art zur Auslesung gelangen in Bezug auf den abzuändernden Teil. Wenn bei einer Art von einer Million gleichzeitig lebender Individuen neun Zehntel durch Zufall zu Grunde gehen, so bleiben nur 100 000 übrig zur Auslese der Eintausend, von denen wir annehmen wollen, sie bildeten den Normalbestand der Art. Je mehr unter diesen 100 000 die nützliche Abänderung besitzen, ein um so höherer Procentsatz der normaliter überlebenden Eintausend wird dieselbe besitzen, und um so rascher wird die nützliche Abänderung sich steigern müssen.

Wenn es sich nun um die Abänderung einer Regenerationsanlage handelt, so wird die Auslese der nützlichen Abänderungen derselben nicht unter allen 100 000 Individuen stattfinden, welche der Zu-

welche grade für die ins Auge gefaßte Tierart maßgebend sind, sondern auch von den Regenerationseinrichtungen, welche schon in der Vorfahrenreihe dieser Art vorhanden waren und auf sie durch Vererbung übertragen wurden.“

fall verschont hat, sondern nur unter denjenigen von ihnen, welche die betreffende Gliedmaße verlieren und somit in der Lage sind, sie besser oder schlechter regeneriren zu müssen. Nehmen wir an, das geschehe bei 10 Proc., so würde die Auslese für Verbesserung des Regenerationsapparates nur aus 1000 Individuen bestehen, somit also der Umwandlungsproceß der Regenerationsanlage sehr viel langsamer vorrücken, als der der Gliedmaße selbst.

Damit wird es zusammenhängen, was in einer Reihe von Fällen schon gefunden wurde und vielleicht in noch zahlreicheren Fällen gefunden werden wird, wenn man erst principiell danach sucht, daß nämlich abgeschnittene Gliedmaßen sich zwar regeneriren, aber nicht in der modernen, heutigen Form, sondern in einer — aller Wahrscheinlichkeit nach — älteren Form, daß also ein Rückschlag auf die Vorfahren eintritt: die Regenerationsanlage ist noch nicht ganz der Veränderung des Teiles selbst nachgefolgt. So regeneriren sich die Beine von *Blatta* ganz gut, aber nach *BATESON* mit viergliedrigem statt fünfgliedrigem Tarsus, und das Gleiche beobachtete *BORDAGE* bei Phasmiden; so regeneriren sich die langfingerigen Scheren einer brasilianischen Garneele *Atyoida Potimirin* nach *FRIEZE* durch den älteren kurzfingerigen Typus der Scherenhand, wie er der verwandten Gattung *Caridina* zukommt u. s. w. Man könnte vielleicht diese Fälle so aufzufassen versuchen, als handle es sich dabei um eine zu geringe Kraft der Regeneration, die das verlorene Glied nur unvollkommen wieder zu ersetzen vermöge, allein *BARFURTH* hat gezeigt, daß nach Abschneiden der vierfingerigen vorderen Extremität des *Axolotl* eine fünffingerige, atavistische hervorwächst.

Solchen Thatfachen gegenüber kommt man offenbar nicht aus mit der Vorstellung einer allgemeinen Regenerationskraft, die den beschädigten „Lebenskrystall“ wieder in integrum restituirt, wenn ihm irgendwo ein Teil abgebrochen wird. Hier ergänzt sich der Krystall irgendwo ein Teil abgebrochen wird. Hier ergänzt sich der Krystall nach einem älteren Modell, und man sieht nicht ein, wie er dazu kommen sollte, da ja das Ganze so wenig geändert ist, wie bei einem Dodekaeder-Krystall, dem man eine Spitze abgebrochen hat. Wenn nun plötzlich der fehlende Teil in einem anderen „System“ „krystallisirt“, so kann dies nur darin seinen Grund haben, daß die Elemente, von denen diese Ergänzung ausgeht, nicht das zurückbleibende Ganze sind, sondern besondere Teile, die einem anderen „System“ angehören — oder, in die Sprache der Biologie übersetzt, daß an der verletzten Stelle Regenerationsanlagen älteren Ursprungs sich befanden und durch die Verletzung zur Entfaltung gelangten. Damit aber ist die Existenz von „Anlagen“ erwiesen.

Man hat ja freilich gesagt, die Erklärung solcher Thatsachen durch Rückschlag sei eigentlich gar keine Erklärung. Wir hätten damit zwar die Thatsachen „einer bestimmten Kategorie von Erscheinungen eingeordnet, damit aber keinen Aufschluß erlangt über die Ursache, welche nach Verlust eines Auges das Auftreten eines anders gearteten Vorfahren-Organs veranlaßt hat. Dies aber wollen wir gerade wissen“ (HERBST). Ich meine, man müsse eben nicht gar zu viel auf einmal wissen wollen. Vielleicht kommen wir sogar noch einmal dahin, die wirklichen, physikalisch-chemischen Vorgänge, welche die Entwicklung bedingen, zu erkennen, vorläufig aber sind wir wohl noch um einige Siriusweiten davon entfernt und werden gut thun, uns mit näheren Zielen fürs Erste zu begnügen. Auch die einfache Einsicht, daß hier Atavismus vorliegt, d. h. Rückschlag auf eine Vorfahrenform, ist schon eine ganz dankenswerte Erkenntnis; wir wissen nun doch wenigstens, warum dem Krebs statt des Auges nicht etwa ein Federbusch oder ein Affenschwanz hervorgewachsen ist. Vielleicht aber führt der hier geäußerte Gedanke von dem Nachhinken der Regenerationsanlagen gegenüber der phyletischen Umgestaltung der Teile selbst noch einen Schritt weiter, wobei freilich vorausgesetzt ist, daß man das Selectionsprincip nicht für den „großen Irrtum des Jahrhunderts“ (DRIESCH) hält.

Doch ich komme zurück zu den Ergebnissen MORGAN's am Einsiedlerkrebs, um eine Deutung der Thatsache zu versuchen, daß alle Gliedmaßen dieses Tieres regenerationsfähig geblieben sind, auch diejenigen, welche durch das Schneckenhaus geschützt sind, ja selbst die vorderen Abdominalfüße des Männchens, welche vermutlich rudimentär sind und keine Function mehr zu erfüllen haben.

Ich sehe die Ursache dieses Verhaltens in dem Umstande, in welchem ich das eben berührte Nachhinken der Regenerationsanlage hinter den progressiven Umwandlungen der Gliedmaße zu finden glaube: darin, daß die Abänderung, auch eine rückschreitende, bei der Regenerationsanlage sehr viel langsamer vor sich gehen wird, als bei der Gliedmaße selbst. Die Regenerationsanlage ist bei völlig verborgenen, also der Verletzung nicht ausgesetzten und gar bei nutzlosen Gliedmaßen unzweifelhaft auch nutzlos, irgendwie nachteilig aber kann sie nicht sein; sie wird also nicht durch einen activen, negativen Selectionsproceß allmählich beseitigt werden können, wie die Abdominalbeine der rechten, gegen die Spindel des spiraligen Schneckenhauses gerichteten Seite, sondern durch jenen langsamen Proceß des Schwindens nutzlos gewordener, aber unschädlicher Teile, den ich auf die Wirkung der Germinalselection unter dem Einfluß der Panmixie be-

ziehe. Ich sehe von einem genaueren Eingehen auf diesen Vorgang jetzt ab, da ich ihn an anderer Stelle zu beleuchten hoffe, und da es jetzt auch nicht darauf ankommt, ob wir uns das allmähliche Verkümmern nutzloser Teile und Anlagen theoretisch zurechtlegen können oder nicht. Wenn es nur feststeht, daß dieses allmähliche Abwärts-sinken und Verkümmern sehr langsam stattfindet, so wird man sich nicht wundern dürfen, daß Regenerationsanlagen, die lange Zeiträume hindurch unentbehrlich waren für das Leben der Tiere, auch dann noch sich erhalten, wenn sie längst überflüssig und nutzlos geworden sind. Phylogenetisch gesprochen, darf man wohl sagen, daß die ganze Gruppe der Einsiedlerkrebse erst seit kurzem, nämlich seit dem Ende der Kreidezeit, ins Leben getreten ist. Jedenfalls lebt die eine Molchart, der Olm (*Proteus*) ungleich länger in den Höhlen von Krain, und wir werden uns nicht wundern dürfen, daß er für seine Extremitäten und den Schwanz die Regenerationskraft in dieser Einsiedelei verloren hat, während die Paguren sie für ihre Abdominalbeine noch besitzen.

Es giebt aber noch eine andere Gruppe von Erscheinungen, welche das Regenerationsvermögen eines Teiles als Anpassung auf Grundlage ererbter Vorbedingungen dazu charakterisiren, ich meine die in neuerer Zeit wiederholt studirte Selbstamputation von Gliedmaßen, wie sie von MAC CULLOCK schon 1826, später von GOODSIR und in neuerer Zeit wieder von FRÉDERICQ u. A. beschrieben wurde. Auch BORDAGE hatte bereits früher über die sog. „Autotomie“ geschrieben, und zwar bei Gespenstheuschrecken (*Phasmiden*), bei welchen er die oben erwähnte Thatsache feststellte, daß junge Tiere (*Monandroptera inuncans*) die abgeschnittenen Tarsen wieder neu bilden, aber nur viergliedrig statt fünfgliedrig. Neuerdings benutzte nun BORDAGE<sup>1)</sup> seinen Aufenthalt auf der Insel Réunion (*Bourbon*), um noch Genaueres über die Regeneration der *Phasmiden* zu erfahren, und fand, daß künstliche Defecte nur von gewissen Stellen aus ersetzt werden; Regeneration vom Schnittrande aus erfolgt nur, wenn die Tarsen oder das untere Drittel der Tibia abgeschnitten werden; schneidet man das Bein höher oben durch, so wird das noch übrige Stück des Beines, das Bein höher oben durch, so wird das noch übrige Stück des Beines, abgeworfen, und die Regeneration geht von der Verwachsungsstelle des Trochanter mit dem Femur aus, welche Beinglieder hier nicht mehr durch Gelenk verbunden sind, wie bei anderen Insecten, sondern eine brüchige Suture an ihrer Vereinigung bilden, an welcher eben die

1) Sur les localisations des surfaces de régénération chez les Phasmides. *Compt. rend. des séances de la Société de biologie, Paris 1898.*

Autotomie erfolgt. Es ist ganz ähnlich wie bei Krebsen und Krabben, bei welchen MAC CULLOCK den Mechanismus beschrieben hat, welcher das Selbstabbrechen des Beines zu Stande bringt, wenn gewisse Reize — Festhalten, Abschneiden — auf dasselbe einwirken. Von dieser Stelle aus erfolgt dann auch die Regeneration. Diese ist also hier localisirt. Beides, die Fähigkeit zur Autotomie, wie die auf eine bestimmte Stelle beschränkte Regenerationskraft sind offenbar keine „primären Zweckmäßigkeiten“, sondern secundäre Einrichtungen, Anpassungen an ganz bestimmte, specielle Bedingungen.

Diese nun für Phasmiden einigermaßen kennen zu lernen, hat BORDAGE mancherlei Versuche angestellt. Er brachte die Tiere mit Vögeln zusammen und beobachtete, daß diese — wie wohl zu erwarten stand — niemals das Insect bloß verletzen, sondern es sofort töten, indem sie mit dem Schnabel darauf loshacken; so besonders der große Zerstörer der Heuschrecken und Phasmiden, der dortige Eisvogel, *Acridothores tristis*.

Vögel rufen also nie Autotomie eines Beines und Regeneration hervor, sie gehören nur zu den Vernichtern dieser Insecten, nicht zu Züchtern ihrer Regenerationseinrichtungen. Anders die kleinen Saurier. Auch diese, so z. B. *Calotes versicolor*, packen oft die Phasmide beim Rumpf und verschlucken sie dann sofort; so geschieht es besonders bei den Larven. Wenn aber das Insect seine volle Größe erreicht hat und der Angreifer selbst eher klein ist, dann kann letzterer seine Beute meist nur an einem der langen Beine packen, an dem er dann mit dem Mund allmählich hinaufzurutschen sucht, um den Körper selbst zu erreichen. Er beißt dabei nicht tief, sondern klemmt nur das Bein gerade so stark als nötig, damit die Beute nicht entwischt, während das Insect sich wehrt, indem es sich an den nächsten Gegenständen krampfhaft anklammert. Der Reiz nun, den die klemmenden Zähne in Verbindung mit dem starken Zug am Bein ausübt, kann dann das Abbrechen des Beins in der Suture auslösen, und wenn dann das Tier sich von dem Zweig, auf dem es sitzt, herabfallen läßt, so ist es gerettet. Meist freilich thut es das nicht nach BORDAGE, sondern sucht davon zu laufen, und dann packt es der *Calotes* meist von neuem und überwältigt es.

Zuweilen, wenn auch selten, passirt es, daß die Eidechse das Bein des Phasma nur an der Spitze erwischt und abreißt, und darauf folgt dann die schon erwähnte Regeneration dieser Teile ohne vorheriges Abwerfen des ganzen Beins; denn das Letztere tritt nur auf Reizung des Femurs ein, wenn man ihn in der Mitte durchschneidet, kneipt oder quetscht; nur von dieser Gegend aus entsteht Autotomie.

Auch das Verlassen des Eies kann nach BORDAGE den Verlust der Tarsen und deren spätere Regeneration zur Folge haben, denn oft bleibt das Tier beim Ausschlüpfen mit dem einen Fuß in der Eischale stecken und schleppt dann die große Kugel als ein lästiges Hindernis seines Laufes nach, das des öfteren sich an irgend einem Gegenstand sperrt. In diesem Fall zieht dann das Tierchen aus Leibeskräften, um sich zu befreien, und dabei reißt nicht selten der Tarsus ab.

Aehnliches kommt bei den Häutungen vor; auch hier bleibt das Tier nicht selten in der alten Haut stecken. Unter 100 Phasmen starben neun auf diese Weise bei der Häutung, während 22 sich mit Zurücklassung von einem oder mehreren Beinen losrissen, und nur 69 die Häutung ohne Verlust überstanden.

Offenbar also ist die Fähigkeit der Autotomie mit nachfolgender Regeneration hier eine oft benutzte und vorteilhafte Einrichtung, wenn ich auch nicht dem Verfasser darin beipflichten kann, daß er in dem Ziehen und Zerren des sich aus der alten Haut befreienden Tieres die direct wirkende Ursache der Verlötung von Femur und Trochanter sieht, durch welche die für Autotomie vorbereitete Bruchstelle entsteht. Ob dieses Ziehen und Zerren, auch wenn es einen ganzen Tag lang dauert, im Stande wäre, eine Anchylosirung des Gelenkes hervorzurufen, ist wohl sehr zweifelhaft; wenn aber auch, so würde dieselbe doch unmöglich vererbt werden können, und so die Grundlage für allgemeine und erbliche Anchylosirung desselben darbieten; denn wie sollte sich die Abänderung des Gelenkes auf die Ei- oder Spermazellen des Tieres übertragen?

Die Thatsachen aber, welche BORDAGE mitteilt, sind von Wert, denn sie zeigen, daß bei der Einrichtung der Autotomie und der Regeneration gar nicht bloß, wie man bisher glaubte, die Feinde des betreffenden Tieres, sondern auch ganz allgemein vorkommende, in jedem Lebenslauf sich mehrmals wiederholende Ereignisse, die Häutungen, eine Rolle spielen. Es ist nicht unmöglich, daß auch bei den Crustaceen die Häutungen in diesem Sinne wirken, wenn man auch ohne neue Untersuchungen nichts Gewisses darüber sagen kann.

Was die phyletische Entstehung der besprochenen Einrichtungen betrifft, so leitet BORDAGE die Regenerationsfähigkeit der Tarsen und des unteren Endes der Tibia, sowie des ganzen Beines von der Suture an, von der Autotomie ab, welche ihrerseits durch die Verfolgung von Sauriern und Batrachiern der Primärzeit (*Stegocephalen*) eingeleitet worden sei. Ich möchte lieber umgekehrt die Regenerationsfähigkeit für das ältere Vermögen halten und aus ihr die Autotomie ableiten,



denn ich bezweifle, ob irgend ein Teil Regenerationskraft wieder erlangen kann, wenn er selbst oder die Teile, aus denen er phyletisch hervorgegangen ist, sie einmal verloren hatten. Die Beine der Insecten müssen deshalb meiner Meinung nach von jeher regenerationsfähig gewesen sein, können wohl in manchen Gruppen diese Fähigkeit ganz oder teilweise verloren, sie auch so modificirt haben, daß sie nur noch von bestimmten Punkten aus möglich blieb, wie eben bei den Phasmiden, aber wenn sie einmal verloren war, so kann sie wohl kaum wieder von neuem gewonnen worden sein.

Die Autotomie dagegen ist eine Einrichtung, die jederzeit — phylogenetisch gesprochen — neu entstehen konnte, wo sie notwendig war, vorausgesetzt, daß die vorhandenen Teile sich demgemäß anordnen und abändern ließen. Das Vorhandensein der Autotomieeinrichtungen bei Krebsen und Insecten in ähnlicher, wenn auch nicht völlig gleicher Weise zeigt, daß dies bei beiden Klassen geschehen konnte, und das Vorhandensein dieser Einrichtung bei den drei vorderen Thoracalfüßen des Pagurus zusammen mit dem Fehlen beim 4. und 5. (MORGAN) spricht noch weiterhin für die relativ neuere Einführung der Autotomie und die viel ältere Herkunft der Regeneration; denn das 4. und 5. Beinpaar besitzen Regenerationsvermögen.

War aber einmal die Einrichtung für Autotomie getroffen, dann mußte sich auch das Regenerationsvermögen localisiren, d. h. der dazu nötige Apparat mußte auf die Stelle verlegt werden, an welcher allein das Abbrechen des Gliedes auf bestimmte Reize hin erfolgen konnte.

In jedem Falle aber sind beide Vermögen „Einrichtungen“, d. h. Anpassungen des Organismus an bestimmte Forderungen der Lebensbedingungen, nicht aber der Ausfluß primärer Eigenschaften der lebenden Substanz. Bei der Autotomie leuchtet dies sofort ein, da wir hier den Reflexmechanismus und die Veränderung der Bruchstelle kennen, auf welcher die Einrichtung beruht, bei der Regeneration versagt unser Auge, und wir können den Mechanismus, durch welchen sie erfolgt, einstweilen wenigstens nur zu erraten versuchen. Daß es aber ein besonderer Mechanismus ist, das sollte nicht bestritten werden.

Im Eingang seiner oben angeführten Schrift wirft MORGAN einen Blick auf meine Auffassung der Regeneration als einer Anpassungserscheinung — nicht gerade einen freundlichen, wie es denn ja jetzt Mode zu werden scheint unter den jüngeren Forschern, mit einer gewissen souveränen Geringschätzung auf die „sogenannten“ Erklärungen herabzusehen, welche von dem Boden der Selectionshypothese aus zu

geben versucht werden. MORGAN kann nicht glauben, daß das Capitel über Regeneration in meinem „Keimplasma“ irgend Jemand überzeugen werde, daß die Erscheinungen in „any way“ darin erklärt seien, und gipfelt in dem Ausspruch, es scheine, „die Naturphilosophie sei noch nicht tot“. Ich kann darauf nur antworten: Hoffentlich nicht! Und hoffentlich wird sie es auch niemals sein, denn zu allen Zeiten wird der Fortschritt in unserer Erkenntnis von der philosophischen Verarbeitung der uns bekannten Thatsachen abhängen, da wir nur dadurch uns neue Ziele der Beobachtung zu stecken, neue Thatsachen zu finden vermögen, die tiefere Einsicht geben. Wenn aber unter „Naturphilosophie“ nur die Ausartungen einer philosophischen Naturbetrachtung gemeint sind, wie sie OKEN, SCHELLING u. A. am Anfang dieses Jahrhunderts übten, so sollte doch der Unterschied nicht verkannt werden, der zwischen diesen Begriffsspielereien und Constructionen der Natur aus freier Hand und meinen Versuchen besteht, die Thatsachen unter gemeinsamen Gesichtspunkten zusammenzufassen. Das Eine sind Phantasien, aus denen niemals etwas Festes hervorgehen konnte, das Andere sind gewissermaßen Centralstellen für wissenschaftliche Aufgaben, welche dem Forscher vorläufige Annahmen zur Bestätigung oder Widerlegung überliefern, oder auch ihm biologische Formeln oder Symbole in die Hand geben, die zwar für jetzt nicht weiter aufzulösen sind, die aber mit Vorteil in die Rechnung gewisser Probleme eingesetzt werden.

Wenn OKEN z. B. sagt: „Die Gegensätze im Sonnensystem des Planetaren und Solaren wiederholen sich in Pflanze und Tier, und da das Licht das Princip der Bewegung ist, so hat das Tier die selbständige Bewegung vor dem der Erde angehörigen Pflanzenorganismus voraus“, so sind das Begriffsspielereien, mit denen schwerlich Jemand etwas anfangen kann, ganz abgesehen davon, daß das Tertium comparationis, die Unbeweglichkeit, wie wir heute wissen, weder der Sonne, noch auch der Pflanze durchaus eigen ist. Aber selbst wenn OKEN in richtiger Vorahnung sagte: „Alles Organische ist aus Schleim hervorgegangen, ist nichts, als verschieden gestalteter Schleim. Dieser Urschleim ist im Meere im Verfolg der Planetenentwicklung aus anorganischer Materie entstanden“, und dann diesen Urschleim die Form von Bläschen annehmen und „die ganze organische Welt eine Unendlichkeit von solchen Bläschen zur Basis“ haben läßt, so sind das Constructionen der Natur aus freier Hand, die zwar zufällig der Wahrheit sehr nahe kamen, die aber damals, als sie aufgestellt wurden, den Fortschritt der Erkenntnis nicht im geringsten fördern konnten, weil man die Mittel noch nicht besaß, um sie als richtig oder falsch zu er-

weisen oder irgend eine tiefere Einsicht in den Lebensproceß daraus abzuleiten.

Wenn dagegen im Keimplasma die „Vermutung“ aufgestellt wird, es möchte die Regeneration eine Anpassungserscheinung sein, die als solche auf Selectionsprocessen beruhe, so ist damit nicht ein endgiltiges Urteil, sondern eine Hypothese aufgestellt, aus welcher die weitere Forschung ihre Ziele entnehmen kann, wie dies ja MORGAN selbst auch gethan hat. Freilich ist es nicht immer schon mit einer Reihe von Experimenten gethan, denn nicht immer antwortet die Natur auf unsere Fragen unzweifelhaft klar und eindeutig; häufig bedarf es dann erst wieder der Kritik, um die erhaltene Antwort richtig zu verstehen. So sind auch die MORGAN'schen Resultate nicht beweisend für das, was sie auf den ersten Blick zu beweisen scheinen: eine Widerlegung des Satzes von der adaptativen Natur der Regeneration. Sie enthalten sogar ein Moment, welches geradezu für diese Ansicht spricht. Wenn wenigstens das vorläufige und ausdrücklich nicht als schon gesichert mitgeteilte Resultat sich bestätigen sollte, nach welchem die schon fast rudimentären und bedeutungslosen Abdominalbeine sich weniger häufig regeneriren, als die für das Leben wichtigen Gehfüße, so wäre dies zwar wohl vom Standpunkt der Selectionsbestimmung aus zu begreifen, nicht aber von demjenigen, der den Organismus als Krystall betrachtet und die Regeneration als unvermeidliches Ergänzungs-Krystallisiren. Denn wenn es überhaupt keiner Anlage bedarf, damit Regeneration eintritt, so kann auch keine Anlage schwinden, falls Regeneration wegen Unwertes des Organs nutzlos wird. Mit Recht indessen giebt der Verfasser diesen Befund nicht als einen sicheren; es wird einer größeren Zahl von Versuchen bedürfen, um über ihn zu entscheiden. Ueberhaupt dürfte eine Fortsetzung der Versuche noch nach anderer Richtung manches ergeben. Man müßte die volle Ausbildung der regenerirten Abdominalgliedmaßen abwarten, um ein sicheres Urteil darüber zu gewinnen, ob sie auch wirklich in derselben Gestalt sich wieder bilden, oder ob nicht auch hier Rückschlagsformen auftreten. Wenn der oben gezogene Schluß richtig ist, wenn wirklich die phyletischen Veränderungen an der Regenerationsanlage langsamer erfolgen, als an dem umgewandelten Organ selbst, dann sollte man z. B. erwarten, daß bei der Regeneration des letzten Abdominalbeins, das heute als Klammer dient, statt dessen die Schwanzflosse der Macruren regenerirte. Doch ist dies natürlich nur Vermutung und es ist vielleicht wahrscheinlicher, daß in diesem Falle die Regenerationsanlage der Umwandlung des Organs rascher gefolgt ist, da es hier von Wert sein mußte, daß die wichtige Klammer sich als

solche wiederherstellte. Freilich würde auch wieder dieses Argument hinfällig, sobald es sich als richtig bewährte, daß Verletzungen dieses so wohl geborgenen 6. Abdominalbeins so gut wie niemals vorkommen, denn dann hätte ein Grund zu fortschrittlicher Umbildung der Regenerationsanlage nicht vorgelegen. Die mitgeteilte Statistik ist dazu wohl nicht umfassend genug, um über diesen Punkt Sicherheit zu gewähren.

Zum Schluß sei noch kurz eines Versuches gedacht, der, wenn er sich bestätigt, für die Regenerationsfrage von Bedeutung ist. ESTHER BYRNES<sup>1)</sup> zerstörte an jungen Froschlarven vor dem äußerlichen Hervortreten der ersten Spuren der Hinterbeine die ganze Region der Körperwand, aus welcher das Bein hervorwächst mit der heißen Nadel und beobachtete danach trotzdem die Bildung eines völlig normalen Beines.

Daß ganz junge Froschlarven die Beine regeneriren, wußten wir bereits durch die Versuche von BARFURTH, der auch zugleich die, wie mir scheint, recht wichtige weitere Thatsache feststellte, daß diese Regenerationsfähigkeit beim Heranwachsen der Larve rasch erlischt. Diesen Versuchen gegenüber konnte man noch mit einer in der Wurzel des Beines localisirten Regenerationsanlage auskommen, die ja auch in dem einen oder anderen Sinne in diesem Stadium vorhanden sein muß. Der Versuch von E. BYRNES würde beweisen, daß auch eine Regeneration des Beines aus anderen Zellen als denen der ursprünglichen Anlage möglich ist, daß somit die Trennung der Anlagen in den Zellen des Mesoderms zu dieser Zeit und an dieser Stelle noch nicht erfolgt ist. Was schon die zahlreichen und vielfach modificirten entwickelungsmechanischen Versuche mit den Blastomeren des sich furchenden Eies erkennen ließen, das erhielt hier eine neue und sehr präcise Bestätigung: gewisse Zellen des sich entwickelnden Tieres enthalten anfänglich noch viele Anlagen, und die Entscheidung darüber, welche von ihnen activ werden soll, wird durch die Einflüsse gegeben, die auf die Zelle einwirken, also hauptsächlich durch die Lage derselben an einer bestimmten Stelle des Organismus.

Alle diese Erscheinungen, besonders auch die Roux'sche Postgeneration lassen keinen Zweifel, daß meine Theorie der Ontogenese in gewissem Grade einer Umgestaltung bedarf. Als ich sie aufstellte, boten sich zwei Möglichkeiten für die Erklärung der ontogenetischen Differenzirungen: die Annahme einer gesetzmäßig fortschreitenden

1) On the Regeneration of Limbs in Frogs after the Exstirpation of Limb-Rudiments. Diese Zeitschrift, Bd. 15, No. 7, 1898.

Zerlegung der in dem Keimplasma enthaltenen Anlagenmasse in immer kleinere Gruppen, und die Annahme, daß sämtliche Anlagen zusammen bleiben in allen Zellen des Bion, daß aber jede von ihnen auf einen spezifischen Reiz abgestimmt ist, der sie allein auslöst: eine reine „Zerlegungs“- und eine reine „Auslösungs“-Theorie. Ich entschied mich für die erstere, weil sie mir nach den damals vorliegenden Thatsachen als die wahrscheinlichere erschien und wohl auch erscheinen mußte, und weil ich mich in der Lage befand, wählen zu müssen, wollte ich überhaupt meine Theorie der Vererbung nach allen Richtungen hin ausbauen und die Anwendbarkeit meines Grundprinzips der Determinanten auf die ontogenetische Seite des Problems zeigen. Ich befand mich in der Zwangslage, von welcher der heutige Staatslenker Englands, Lord SALISBURY<sup>1)</sup>, in seiner Oxforder Rede meinte, daß zwar der Politiker oft, der Naturforscher aber niemals in sie gerate, in der Zwangslage nämlich handeln, zwischen zwei Uebeln oder Unsicherheiten das kleinere wählen zu müssen.

Gewiß kommt der bloße Beobachter nicht in diese Lage, wohl aber der Theoretiker, der sich vor die Aufgabe gestellt sieht, die Erscheinungen eines ganzen Gebietes ideell zu vereinigen, die Lücken des augenblicklichen Wissens durch Wahrscheinlichkeiten auszufüllen, das Wesentliche aus beiden zu erfassen und von einem Princip aus zu einer vorläufigen Erklärung zu verbinden. Er muß wählen zwischen größeren und geringeren Wahrscheinlichkeiten, soll eine Theorie überhaupt zu Stande kommen, wie der Politiker handeln muß, soll nicht die Staatsmaschine still stehen bleiben.

Damit soll keineswegs gesagt sein, daß ich meine Idee einer Zerlegung des Keimplasmas während der Ontogenese für irrig halte; dieselbe erscheint mir vielmehr auch heute noch als eine unentbehrliche Annahme, aber ich erkenne, daß die Auslösung eine größere Rolle in der Ontogenese spielt, als ich geglaubt habe, und daß die angenommene Zerlegung des Keimplasmas heute mindestens in vielen Fällen nicht schon mit der ersten Teilung des Eies einsetzt, sondern erst später.

Es ist nicht meine Absicht, hier näher auf diese Frage einzugehen; wohl aber möchte ich betonen, daß die angedeutete Umgestaltung meiner Theorie der Ontogenese keine Rückwirkung auf die Vererbungstheorie im engeren Sinne ausüben kann. Meine Vorstellungen über den Vererbungsmechanismus würden unverändert bleiben, auch wenn ich eine reine Auslösungstheorie der Ontogenese,

1) Address by the most Hon. The Marquis of Salisbury, gehalten auf der British Assoc. for the Advancement of Science, Oxford 1894.

wie sie kürzlich von O. HERTWIG<sup>1)</sup> entwickelt wurde, annehmen wollte; die Zusammensetzung des Keimplasmas aus Determinanten, d. h. aus spezifisch zusammengesetzten Gruppen von Lebensteilchen, deren Anwesenheit im Keim die spätere Bildung bestimmter Teile des Bion bedingt, und deren Veränderung diese Teile allein verändert, halte ich heute noch für ebenso richtig, wie damals, wo ich diese Vorstellung zuerst entwickelte. Auch die Zusammensetzung des Keimplasmas aus Iden wird durch die neueren Thatsachen nicht berührt und scheint mir heute wie früher eine nicht nur fruchtbare, sondern auch eine unabweisbare Annahme zu sein. Für die Theorie der Vererbung ist es gleichgültig, ob die Determinanten des Keimplasmas während der Ontogenese alle zusammenbleiben und nur einzeln durch spezifische Reize zur Thätigkeit ausgelöst werden, oder ob sie während der Ontogenese zerlegt werden in immer kleinere Gruppen. Auslösende Reize können ja auch im letzteren Falle nicht entbehrt werden, und für die eigentlichen Vererbungsfragen, Vererbung functioneller Abänderung, Mischung der elterlichen Charaktere, Rückschlag auf nähere und fernere Vorfahren etc. bleibt es zunächst gleich, auf welche Weise es bewirkt wird, daß die Determinanten einzeln zur Thätigkeit gelangen, wenn nur ihre Existenz feststeht. Diese aber halte ich für sicher, weil sie mit logischer Notwendigkeit aus den Thatsachen der Vererbung und Variation hervorgeht; Determinanten müssen vorhanden sein, weil die Teile des Bion einzeln und erblich variieren können, was nur möglich ist, wenn im Keimplasma schon lebende Teilchen vorhanden sind, die sich auf bestimmte Teile des fertigen Bion beziehen; sie müssen vorhanden sein, nicht im Sinne von „Anlagen“ der alten Evolutionstheorie, die die betreffenden Teile selbst schon sein sollten, wenn auch nur in nuce, sondern in dem Sinn von arbeitenden Lebensteilchen, die in den Gang der Entwicklung in bestimmter Weise und zwar derart eingreifen, daß der Teil, den sie zu bestimmen haben, dabei herauskommt.

Nur die Theorie der Ontogenese wird durch die neuen Thatsachen berührt, nicht die der Vererbung. Die Erfahrung über die prospective Bedeutung der Blastomeren, wie wir sie ROUX, DRIESCH, WILSON, CHABRY und so vielen Anderen verdanken, dann die nicht mehr zu bezweifelnde Postgeneration Roux's verlangen die Annahme, daß die Blastomeren häufig noch alle Determinanten in sich enthalten, die Zellen des äußeren und mittleren Keimblattes längere Zeit

1) Die Zelle und die Gewebe, Jena 1898.

hindurch noch viele derselben. Daraus folgt aber keineswegs schon die Richtigkeit einer reinen Auslösungstheorie im Sinne HERTWIG's. Es bleibt immer noch viel wahrscheinlicher, daß von irgend einer Zeit der Entwicklung an, mindestens doch bei den höheren Tieren und Pflanzen eine Zerlegung der Anlagenmasse eintritt, eine Beschränkung des Anlagegehaltes vieler Zellen, die so weit gehen kann, daß schließlich nur noch die eine Anlage übrig bleibt, die ihre histologische Differenzierung bestimmt. Ich vermag nicht, OSCAR HERTWIG zuzustimmen, wenn er (a. a. O.) allen Zellen der Ontogenese das volle Keimplasma mitgibt und es lediglich von den auslösenden Reizen des Ortes und des eigenen Zellkörpers bestimmt werden läßt, welche aus den vielen Anlagen der Kernsubstanz zur Entwicklung gelangen soll. Wohl mag ich die Rolle der auslösenden Reize bei der Ontogenese zu wenig betont und zu sehr meine Aufmerksamkeit auf die Anlagen gerichtet haben, aber eine so extreme Auslösungstheorie, wie sie HERTWIG vertritt, scheint mir nach der anderen Seite über das Ziel hinauszuschießen.

Um nur eines zu sagen: Wenn es lediglich von den auslösenden Reizen abhinge, was an einer bestimmten Stelle des Organismus werden soll, die Anlagen aber überall die nämlichen wären, so müßte an einer bestimmten Stelle stets auch das nämliche Organ sich bilden, und es wäre unmöglich, daß geschähe, was doch gar manchmal beobachtet wird, daß Organe an falscher Stelle entstehen, daß am Bein eines Insectes ein Fühler hervorwächst (WHEELER), oder an Stelle einer Antenne ein Bein sich bildet (KRAATZ), oder daß an der Stelle eines Afterfußes beim Taschenkrebs ein Gangbein auftritt (BETHE), oder daß an der Stelle des abgeschnittenen Augenstiels bei Garneelen Antennen hervorwachsen (HERBST), oder daß viergliedrige Tarsen sich bilden, wo vorher fünfgliedrige standen (BATESON, BORDAGE).

In den letztgenannten Fällen könnte man etwa entgegnen, die auslösenden Reize seien durch die vorhergehende Verletzung verändert worden. Sie sind das vielleicht auch wirklich; aber das erklärt niemals, warum nun auf einmal die viergliedrige statt der fünfgliedrigen Tarsalanlage ausgelöst wird, da die viergliedrigen Tarsen der Vorfahren doch nicht auf Amputation hin entstanden! Ich meinerseits sehe nicht ein, wie man hier um die Annahme verschiedener Anlagen herumkommen will, die durch den gleichen Reiz ausgelöst werden können, so daß also die Anlage hier die Hauptsache ist und der Reiz nur von allgemeinerer Natur, daß die Anlage darüber entscheidet, was werden soll, der Reiz aber nur, daß etwas werden soll.

Ich denke, bei späterer Gelegenheit auf diese Frage näher einzugehen, und habe hier nur einstweilen meine Stellung zu einigen der Thatsachen und Meinungen andeuten wollen, welche seit dem Erscheinen meiner „Keimplasmatheorie“ hervorgetreten sind. Ein Compromiß zwischen der Zerlegungs- und der Auslösungstheorie wird wohl geschlossen werden müssen, wenn es auch zur Stunde noch nicht möglich sein dürfte, ihn in sicheren Contouren aufzuzeichnen.

Was aber die Theorie der Regeneration betrifft, die in so genauer Abhängigkeit von der der Ontogenese steht, so ist zwar die Erklärung des Wiederersatzes eines verlorenen Teiles sehr leicht, wenn man das gesamte Keimplasma in allen Zellen vorhanden sein läßt; jede Anlage kann dann an jedem Ort in Thätigkeit gesetzt werden, sobald man nur annimmt, daß ihr spezifischer Auslösungsreiz vorhanden sei.

Die Leistungsfähigkeit der Theorie versagt aber, wenn erklärt werden soll, warum denn in so vielen Fällen trotzdem Regeneration nicht eintritt, warum z. B. bei demselben Triton äußere und innere Teile sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Wenn überhaupt die Verletzung den spezifischen Auslösungsreiz ersetzt, warum löst sie dann bei inneren Teilen die entsprechenden Anlagen nicht aus? Die Antwort kann kaum eine andere sein als die: weil dieselben nicht da sind.

Gewiß weisen die neueren Thatsachen darauf hin, daß mindestens doch bei vielen Tieren im Embryo und jungen Bion noch viele Zellen vorhanden sind, deren Anlagenreichtum unter der bestimmenden Leitung des Ganzen noch nach verschiedenen Richtungen hin zur Regeneration von Teilen führen kann, aber ebenso sicher erscheint es mir, daß mit zunehmender Reife des Bion die Zahl solcher Zellen immer mehr abnimmt, und die Vielseitigkeit ihrer Anlagen eine immer beschränktere wird, bis viele Zellen schließlich nur noch ihres Gleichen wieder erzeugen können. Wie weit aber diese Beschränkung der Anlagen geht, und wie weit inactive Anlagen (Nebendeterminanten) den Zellen belassen werden, das wird offenbar durch das Bedürfnis bestimmt, das beruht auf Anpassung, und insoweit mindestens wird es nicht bestritten werden können, daß die Regenerationskraft der Teile durch Anpassung geregelt wird. Ob man aber nicht noch viel weiter gehen muß und auch die Fähigkeit der Blastomeren, das Ganze aus sich hervorgehen zu lassen, als eine zwar sehr alte, aber dennoch secundäre, auf Anpassung an Verletzung beruhende Einrichtung zu betrachten hat, bleibe hier unerörtert. Wer sich aber erinnert, in welcher Gestalt die erste Differenzierung der Homoplastiden in Heteroplastiden uns

heute noch bei den Volvociden entgegentritt, der wird diese erste Scheidung von Keim- und Körperzellen nicht auf verschiedene Auslösungsreize, sondern auf eine Scheidung der Anlagen beziehen müssen, und dann folgt daraus, daß dies das Primäre, und die Ausrüstung der Blastomeren mit dem Gesamtkeimplasma eine spätere Erwerbung ist. Damit sind wir dann wieder bei meiner und Roux's Ansicht vom „Reservekeimplasma“, überhaupt vom „Ersatzidioplasma“ gelangt, der auch BARFURTH zustimmt.

Ich hoffe, auch auf diesen wichtigen Punkt bei späterer Gelegenheit zurückzukommen, wie ich denn überhaupt denke, den sachlichen Einwüfen meiner Gegner zu antworten. Dieser kleine Aufsatz verdankt rein äußeren Gründen seine Entstehung, und ich habe ihn mehr für die Freunde, als für die Feinde meiner Ansichten geschrieben, mehr um zu zeigen, daß auch die neu gefundenen Thatsachen sich mit den Grundlagen der Theorie sehr wohl vereinigen lassen, als um die Einwüfe meiner Gegner im Einzelnen zu bekämpfen. Auf die vielen Invectiven, auf Spott und Hohn zu erwidern, wie sie in so reichlichem Maße seit dem Erscheinen meines „Keimplasmas“ auf mich herabgeregnet sind, erscheint mir überflüssig, ich nehme diese Aeüßerungen als zwar gewiß nicht erwünschte, aber doch auch als für mich nicht ganz unbefriedigende Zeichen, daß die minder edlen Regungen der menschlichen Natur, Neid, Mißgunst und Reclamebedürfnis Ursache zu haben glauben, sich gegen die Erfolge meiner Arbeit zu wenden.

Auf einen Vorwurf allgemeinerer und unpersönlicherer Art möchte ich aber doch hier antworten, wie er zuerst von einem jetzt Verstorbener erhoben, später wieder und wieder von solchen vorgebracht wurde, welche meine Ansichten discreditiren möchten — der Vorwurf, diese Ansichten hätten keinen Bestand und änderten sich unaufhörlich, so daß man nicht wissen könne, was eigentlich meine Meinung sei. In der That haben sich meine Vorstellungen im Laufe der fast zwei Jahrzehnte, seitdem ich zuerst mit ihnen hervortrat, in manchen Punkten geändert; ich habe eben im Anfang noch nicht alles gewußt, was ich heute weiß, und es sei mir gestattet, dies an einem Beispiel zu erläutern.

Als ich 1885 die Aufmerksamkeit der Biologen auf die vererbungstheoretische Bedeutung der „Richtungskörperchen“ lenkte, hatte ich aus der Beharrlichkeit, mit welcher diese an und für sich bedeutungslosen Körperchen durch das ganze Tierreich hindurch auftreten, auf eine wichtige physiologische Rolle geschlossen, welche mit ihrer Ablösung vom Ei verbunden sein müßte, und ich stellte — im

Zusammenhang mit der damals im ersten Entwurf entwickelten Theorie von der Continuität des Keimplasmas — die Vermutung auf, daß sie die Ausstoßung des „ovogenen“ Idioplasmas bedeuten möchte, d. h. die Entfernung der den histologischen Bau der Eizelle bestimmenden Kernsubstanzen.

Diese meine erste Hypothese über die vererbungstheoretische Bedeutung der Richtungskörper trat zugleich der dynamischen Befruchtungstheorie MINOT's und E. VAN BENEDEN's entgegen, welche die unreife Eizelle als ein Zwitterwesen betrachteten, das erst durch die Ausstoßung seines männlichen Elementes, eben des Richtungskörpers, weiblich werde. Die Beobachtung lehrte mich, daß auch parthenogenetische Eier Richtungskörper bilden, und damit fiel die MINOT'sche Hypothese, während die meinige dadurch zunächst gestützt wurde. Weitere Untersuchungen aber führten BLOCHMANN und mich selbst auf die Thatsache, daß parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden, die befruchtungsbedürftigen aber stets zwei, und nun änderte ich, gestützt auf E. VAN BENEDEN's grundlegende Entdeckung der Zahlgleichheit der väterlichen und mütterlichen Chromosomen im befruchteten Ei, meine erste Hypothese dahin ab, daß nur in dem einen Richtungskörper das „ovogene“ Idioplasma entfernt werde, daß der andere aber eine Reduction der Ahnenkeimplasmen (meiner heutigen Idee) bedeute, eines Vorgangs, dessen Notwendigkeit für Tiere und Pflanzen ich nachzuweisen suchte und für dessen Ausführung ich einen besonderen, von dem gewöhnlichen verschiedenen Kernteilungsmodus postulierte, die Reduktionsteilung, bei welcher die gewöhnliche Längsspaltung der Chromosomen unterbleibt, und nur die halbe Zahl derselben jedem Tochterkern zuwandert. Was ich von rein theoretischer Basis aus erschlossen hatte und in die damaligen Beobachtungen nur hineindeuten, noch nicht aber aus ihnen herauslesen oder gar beweisen konnte, zeigte sich durch alle späteren Untersuchungen hindurch als richtig: es giebt eine Reductionsteilung.

Dennoch steckte auch in meiner zweiten Hypothese noch ein Fehler, denn BOVERI's<sup>1)</sup> Beobachtungen am *Ascarisei* ergaben, daß die im ersten Richtungskörper aus dem Ei entfernten Chromosomen ihrem Wesen nach nicht von den im Ei bleibenden verschieden sind, weil sie unter Umständen mit einander vertauscht werden können. So

1) BOVERI, Zellenstudien. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena. Zeitschr., Bd. 24, 1890, p. 314.

änderte ich denn die zweite in eine dritte Hypothese, nach welcher beide Teilungen des Eies zusammen die Reduction der Ideziffer bedeuteten, und auf diesem Standpunkt stehe ich heute noch. Schon vorher aber hatte ich, auf der Theorie der Reductionsteilung fußend, den Schluß gezogen, daß auch bei den männlichen Keimzellen ein entsprechender Reduktionsvorgang stattfinden müsste und einige Zeit darauf wies OSCAR HERTWIG denselben wirklich nach. Es ist bekannt, wie viele ausgezeichnete Beobachter während des folgenden Jahrzehnts an diesen schwierigen Forschungen über die Reduktionsvorgänge bei weiblichen und männlichen Keimzellen teilnahmen; ich nenne hier nur die Namen BOVERI, HENKING, VOM RATH, RÜCKERT, HÄCKER, KORSCHULT, ISHIKAWA und VAN DER STRICHT und auf botanischem Gebiet STRASBURGER, ISHIKAWA, CALKINS, BELAJEFF und GUIGNARD. So wurde denn nach und nach die Ueberzeugung immer mehr befestigt, daß in der That bei den Geschlechtszellen von Tieren wie Pflanzen eine Reduction der Chromosomen stattfindet und daß dieser Vorgang bei der Mehrzahl der genau untersuchten Fälle auf die gleiche Weise, nämlich durch eine nur dabei vorkommende, eigentümliche Form der Kernteilung erfolgt. Ja, die neueste Zeit hat sogar immer sicherere Anzeichen dafür gebracht, daß auch bei den Einzelligen, pflanzlichen wie tierischen, der Conjugation eine ebensolche reduzierende Kernteilung vorhergeht (MAUPAS, R. HERTWIG, SCHAUDINN)<sup>1)</sup>. Wohl tauchen immer wieder einzelne Beobachtungen auf, die zu abweichender Deutung zu nötigen scheinen, aber man darf wohl erwarten, daß diese scheinbaren Widersprüche, wie so manche frühere, sich durch noch tiefer eindringende Untersuchungen mit den übrigen Beobachtungen auf irgend eine Weise in Einklang setzen lassen werden. Wer die Thatsachen, wie sie heute liegen, überblickt, wird nicht umhin können, die Reductionshypothese auf großen Lebensgebieten bereits für erwiesen zu halten.

Wir stehen also hier einem Fortschritt in der Erkenntnis gegenüber, der nur auf Grund der aus einander hervorchwachsenden, wechselnden Hypothesen möglich war, und es wäre wohl wenig einsichtsvoll, solche Wandlungen verwerflich zu finden. Ich glaube im Gegenteil, der hohe Wert der Hypothese und Theorie liegt eben gerade darin, daß sie die Nötigung zur Wandlung hervorrufen. Sie bilden

1) Man vergleiche dazu die vortreffliche Uebersicht und kritische Verarbeitung der betreffenden Thatsachen, welche HÄCKER in den Verh. d. Deutsch. zool. Gesellsch. kürzlich gegeben hat unter dem Titel: Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen, Jena 1898, p. 95.

die unentbehrliche Leiter, auf welcher die Forschung Stufe für Stufe so weit hinabsteigt in die Tiefe des biologischen Schachtes, bis sie wieder auf eine neue Erzschiicht stößt — neue orientirende Thatsachen — auf der sie eine Weile ruhen, sie durchwühlen und nach allen Seiten ausbeuten — d. h. sicherstellen — kann, um dann von dem gewonnenen Boden aus eine neue Leiter in die Tiefe zu legen.

Man hat von Seiten meiner Gegner meine „Theorien“ mit den „Städten des fernen Westens“ verglichen, deren Häuser, kaum errichtet, schon wieder abgebrochen werden, um noch weiter draußen im Unbekannten wieder aufgebaut zu werden. Ich acceptire das Bild, wenn man dabei nicht vergißt, daß das erste Haus des vordringenden Ansiedlers erst eine Zeit lang stehen und wirken mußte, ehe die Gegend noch weiter hinaus zugänglich wurde für die fernere Besiedelung.

Ich gebe übrigens zu, daß ich nicht nur notwendige Irrtümer begangen habe, sondern mitunter auch solche, die vielleicht vermeidbar waren, daß ich gelegentlich die Tragweite einer neuen Erkenntnis in der Freude über ihre Entdeckung überschätzt, d. h. zu einseitig im Auge behalten habe. Das war der Fall in meiner Schrift über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung, in welcher ich diesen Factor als die eigentliche Wurzel der individuellen Variation bei den Metabionten hinstellte, während sie, wie ich jetzt glaube, nur das immerhin unentbehrliche Mittel zur Mischung dieser Variationen, also zu ihrer fortdauernden Erneuerung ist. Es ist gleichgültig, ob ich selbst oder einer meiner scharfsichtigen Kritiker diesen Fehler zuerst bemerkte, jedenfalls war er für mich der Anlaß, wieder eine neue Leiter in den Forschungsschacht zu senken und nach dem tieferen Erzlager der eigentlichen Variationsquelle zu forschen und dieselbe in den minimalen, örtlichen Ernährungsschwankungen zu finden, welche die Gleichgewichtslage des Determinantensystems im Keimplasma zu verschieben trachten. Auf diesem Wege gelangte ich zur Germinalselection, die zwar heute noch von Wenigen nur — meines Wissens hat ihr öffentlich bisher nur EMERY unbedingt zugestimmt — als berechtigte Hypothese anerkannt wird, von der ich aber glauben möchte, daß die Zukunft ihr größeren Erfolg bringen wird.

Man hat auch gesagt, daß ich viel zu weit in meinen Theorien gegangen sei und mich in Einzelheiten und Phantasien verloren habe; man hat ironisch den Mut bewundert, der mich befähigte, meine Theorie bis in die Einzelfragen hinein auszuführen, der nicht zurückschreckte vor den vielen Hilfsannahmen, die zur Durchführung der Grundanschauungen auf Einzelgebieten notwendig waren. Man hat dabei nur übersehen, daß allein die rücksichtslose Durchführung einer

leitenden Hypothese zur Erkenntnis ihrer Fehler und Schwächen führt, also weiteren Fortschritt anbahnt. Es ist leicht, irgend welche theoretische Principien aufzustellen, eine „Vererbungstheorie“ oder eine Theorie der Ontogenese, wenn man sich darauf beschränkt, nur die allgemeinsten Erscheinungen mit ihnen zu beleuchten. Der Prüfstein für ihre Brauchbarkeit liegt in ihrer Anwendung auf die Einzelerscheinungen; da zeigt es sich, ob und wo man mit ihnen auf Unwahrscheinlichkeiten stößt, und wo neue Thatsachen erforderlich sind, um sie zu verbessern oder durch andere zu ersetzen. Nicht aus Freude am „Alles-Erklären“, sondern um meine Erklärungsprincipien möglichst vielseitig zu erproben und sie der Kritik unverhüllt preiszugeben, habe ich sie so weit als möglich auf die Einzelprobleme angewandt und durchzuführen versucht. Das hat auch der bei weitem objectivste meiner gegnerischen Kritiker, YVES DELAGE, sehr wohl verstanden, wenn er sagt<sup>1)</sup>: „Enfin il faut savoir gré à WEISMANN d'avoir été jusqu'au bout des conséquences logiques de son système. Il a tenu à tout expliquer et il n'a pas reculé devant la nécessité de compliquer sa conception fondamentale, si simple et cependant déjà si féconde pour rendre compte des faits de Bourgeonnement, de Régénération, de Polymorphisme etc. Il aurait, en évitant d'en parler, comme tant d'autres, échappé à de graves objections; il a préféré les subir que de reculer devant les difficultés.“

Wenn aber gefragt wird, warum ich denn nicht überhaupt geschwiegen habe, wenn mir selbst manche meiner Erklärungen nicht ganz befriedigend waren, so hat das seinen einfachen Grund darin, weil mir die Grundlagen der Theorie brauchbar, ja weil mir eine durchgearbeitete Theorie überhaupt notwendig schien für weitere Fragenstellung und weiteren Fortschritt. Auf dem so verwickelten Gebiete der Biologie und ganz besonders auf dem der Vererbung ist die Theorie das einzige Mittel, um neue Fragen zu stellen, und damit zugleich, um neue leitende Thatsachen zu finden.

Die Annahme von Biophoren und Determinanten erscheint mir hier ganz ebenso unentbehrlich, wie auf dem Gebiete der Chemie die Annahme von Atomen und Molekülen und auch genau ebenso berechtigt. Wohl wird die moderne Philosophie im Recht sein, wenn sie den Begriff der philosophischen Atome als unteilbarer kleinster Teilchen verwirft, das chemische Atom aber ist insoweit etwas

<sup>1)</sup> La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité etc., Paris 1895, p. 708.

Reales, als es der Ausdruck für die Gewichtsbeziehungen ist, in dem die sog. Elemente sich mit einander verbinden zu Molekülen. Ohne das Symbol des chemischen Atoms und Moleküls hätte die ganze erstaunliche Vertiefung der Chemie, wie sie dieses zu Ende gehende Jahrhundert gebracht hat, nicht eintreten können. Ganz ebenso glaube ich, wird ein tieferes Eindringen in die Probleme der Biologie, mindestens in das der Vererbung, nur möglich sein durch die Annahme der Symbole des Biophors, des Ids, vor allem aber der Determinanten, und auch hier werden wir, wenn wir unsere Fragen an die Natur mit ihrer Hilfe formuliren, nicht mit Phantasiegebilden, sondern mit Realitäten operiren, ganz in demselben Sinne, in welchem auch die chemischen Atome und Moleküle Realitäten sind.

Es ist meiner Meinung nach ein großer und weitverbreiteter Irrtum, man bedürfe in der Biologie nicht der Führung durch die Theorie. Gewiß kann der Einzelforscher auf eng umgrenztem Gebiet vielfach auch ohne bewußte leitende Theorien, gewissermaßen mit latenten Hypothesen vorwärts arbeiten, in Wahrheit aber wird sein ganzes Forschen, wenn es nur einigermaßen ausgreifend ist, doch immer durch Hypothesen geleitet, deren Bestätigung oder Widerlegung er sucht. Sobald es sich aber um das Vordringen auf einem weiten, viele Erscheinungen umfassenden Gebiete handelt, da bedürfen wir nicht bloß unbewußter, sondern klar ausgesprochener, möglichst durchgeführter Hypothesen und eines theoretischen Systems. Das ist es, was ich mit meiner Vererbungstheorie habe geben wollen, nicht einen auf die Ewigkeit berechneten Bau, wohl aber einen, der der weiteren Forschung zum festen Kern dienen könne, zum Krystallisationspunkt, an den sich eine Zeit lang die neu anschließenden Erkenntnisse ansetzen könnten. Ich glaube nicht, daß Einer der heute Lebenden im Stande wäre, eine Vererbungstheorie auszudenken und durchzuarbeiten, welche dem Laufe der Zeiten unverändert zu widerstehen vermöchte. Der wissenschaftliche Generalstab der Menschheit ist heute so groß, daß keine Hypothese lange ungeprüft bleibt, daß vielmehr jeder neue Gedanke sofort von einer ganzen Schar von Forschern aufs Korn genommen wird, die ihn womöglich zu widerlegen oder doch wenigstens ihn zu erweisen suchen. Ich verstehe nicht, wie man es in solcher Zeit einer Theorie auf dem complicirtesten Gebiet der Natur, auf dem des Lebens, ernstlich zum Vorwurf machen könnte, sich entsprechend den — zum Teil durch sie selbst hervorgerufenen — neuen Erkenntnissen zu modificiren. Wenn sie es kann, ohne ihre Grundprincipien aufzugeben, so scheint mir das eher ein

Vorzug zu sein; jedenfalls hoffe ich, daß die Keimplasmatheorie in Zukunft noch mehr als bisher der Wissenschaft von der Vererbung als eine brauchbare Dienerin befunden werden wird.

Freiburg i. Br., den 27. Januar 1899.

(Eingegangen den 4. März 1899.)

Nachdruck verboten.

### Further Note on the Post-Embryonal History of Striped Muscles in Mammals.

By ALEXANDER MEEK, M. Sc.,

Durham College of Science, Newcastle upon Tyne.

(In reply to Dr. B. MORPURGO.)

In July last year I published a preliminary report on the researches I had made on the above subject<sup>1)</sup>. The December number of the same Journal contains an article with almost the same title<sup>2)</sup>; and as the author's conclusions in one particular are diametrically opposed to my own, I propose to shortly criticise his paper and to present some further results which I have been enabled to arrive at since my first communication was written.

It is quite possible that exceptions to the conditions I demonstrated before do occur, but while MORPURGO refers to a single example in the white rat, I have examined several muscles in the same animal and in addition in the cat, the sheep and the field vole and I have not yet met with the exception.

It will be remembered by those who looked through my previous paper that a reduction in the number of fibres accompanied by a considerable hypertrophy of the survivors was demonstrated. MORPURGO's example gives a slight increase which he says begins with karyokinesis and ends with amitosis. I do not want to deny that his results may be perfectly correct, for when we consider the unequal stages which different mammals present at birth it may be found that some of the muscles especially in the case of the lower mammals continue to grow by hyperplasia in early post-embryonal life. But I wish to submit

1) Anatomischer Anzeiger, Bd. 14, 1898, p. 619.

2) Anatomischer Anzeiger, Bd. 15, 1898, p. 200.

that I have examined muscles in both fore and hind extremities of the white rat and got a decrease. In the field vole the percentage of fibres in the triceps of young from nest and of adult was 100:46, in the case of the sterno-mastoid it was 100:81. I may take this opportunity of correcting a mistake I fell into in my previous paper — a mistake in the naming of the species. The field vole (*Arvicola agrestis*) is usually called in the country here the field mouse and when the specimens were brought in they were labelled accordingly. In removing the muscles, I did not notice the mistake and hence I described the muscles as belonging to the field mouse.

The biceps of the cat, at 9 days, 20 days, 240 days, and over 3 years gave the following percentages 100:77:45:27. One of the heads of the perforans of the sheep gave in the late embryo 42%, in a 2—3 weeks old example 100% and in a 3 months old stage 46%.

Other calculations made on other individuals show conclusively the reduction which occurs in the number of fibres. They illustrate moreover that females have a less number of fibres than males, at the same stage and that while the two sides of the body are fairly equal in the young condition variation becomes more marked with age.

I have in several cases counted every fibre and in others made elaborate calculations. These I have repeated on several sections belonging to the same series and with different powers and I am therefore confident of my results.

It may not then be out of place to briefly contrast MORPURGO's method with the one I have adopted. Like MORPURGO I began my attempts at enumeration by making a drawing, but my drawing differed from his in that I used an eye-piece micrometer ruled in squares and filled in the drawing on paper similarly ruled in squares. But I soon abandoned this laborious method, and adopted the plan I described in my preliminary communication. This was, simply to fill into the squares the number of fibres actually counted and to add up the totals. This direct method seems less liable to error than drawing the section with a camera lucida, and then counting.

The muscle spindles are not to be looked upon as the result of the process of reduction. Indeed they appear to share in the degeneration, for the intrafusal fibres are more numerous in the foetus than in the adult (FELIX)<sup>1)</sup>. Besides they are not numerous enough to

1) FELIX, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48, 1889, p. 224.