Grundriss der wissenschaftlichen Anatomie zum Gebrauch neben jedem Lehrbuch der Anatomie : für Studierende und Ärzte / von Wilhelm Lubosch.

Contributors

Lubosch, Wilhelm, 1875-1938.

Publication/Creation

Leipzig : Georg Thieme, 1925.

Persistent URL

https://wellcomecollection.org/works/az8qgn7a

License and attribution

Conditions of use: it is possible this item is protected by copyright and/or related rights. You are free to use this item in any way that is permitted by the copyright and related rights legislation that applies to your use. For other uses you need to obtain permission from the rights-holder(s).

wellcome collection

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
https://wellcomecollection.org

Prof. Dr. WILHELM LUBOSCH

GRUNDRISS DER WISSENSCHAFTLICHEN ANATOMIE

GEORG THIEME LEIPZIG

22500465635

Med
K7897

GRUNDRISS DER WISSENSCHAFTLICHEN ANATOMIE

ZUM GEBRAUCH NEBEN JEDEM LEHRBUCH DER ANATOMIE, FÜR STUDIERENDE UND ÄRZTE

VON

DR. WILHELM LUBOSCH
PROFESSOR DER ANATOMIE IN WÜRZBURG

MIT 66 ABBILDUNGEN

UNIVERSITY COLLEGE LONDON

LEIPZIG 1925

VERLAG VON GEORG THIEME

ALLE RECHTE
AUCH DAS RECHT DER ÜBERSETZUNG
IN DIE RUSSISCHE SPRACHE
VORBEHALTEN

*

COPYRIGHT 1925 BY GEORG THIEME
LEIPZIG

14738307

WELLCOME INSTITUTE
LIBRARY

Coll.	WelMOmec
Coll.	
No.	QS

32276

MEINEN

LIEBEN FREUNDEN

DR. PHIL. MAX RAUTHER

PROF. D. ZOOLOGIE, VORSTEHER D. NATURALIENKABINETTS IN STUTTGART

UND

DR. PHIL. CLEMENS THAER

PROFESSOR DER MATHEMATIK AN DER UNIVERSITÄT GREIFSWALD

IN DANKBARER ERINNERUNG AN
DEN FREUNDSCHAFTLICHEN UND
WISSENSCHAFTLICHEN VERKEHR
WÄHREND DER JENAER JAHRE, IN
DENEN DIESE ARBEIT IHREN
URSPRUNG GENOMMEN
HAT

Vor Benutzung zu verbessern.

Seite 12: Zeile 21 v. u. lies Grützmacher anstatt Griesebach.

Seite 74 und 81: In den Literaturverzeichnissen ist einzufügen der Hinweis auf das wichtige Buch von *Naef, Idealistische Morphologie und Phylogenetik. (Zur Methodik der systematischen Morphologie). Gustav Fischer, Jena, 1919.

Seite 154: Die Bezeichnungen „Rumpfcoelom“ und „Höhle des 2. Visceralbogens“ sind miteinander zu vertauschen.

Seite 215: Bei Fig. 55 ist am Hinweisstrich Ektoderm statt Eitoderm zu lesen.

Seite 224: Zeile 19 v. o. lies § 103 anstatt § 102.

Seite 274: Zeile 17 v. u. lies tension und cell.

Digitized by the Internet Archive
in 2017 with funding from
Wellcome Library

https://archive.org/details/b29821538

Vorwort.

Aufgabe der deutschen Universitäten ist es, nicht nur die Kenntnis des nackten Stoffes zu vermitteln, sondern auch die wissenschaftlichen Zusammenhänge, in denen er sich befindet, darzustellen. Das gilt für alle Fakultäten; die medizinische macht davon keine Ausnahme: der einzelne Fall dient dem klinischen Lehrer als Ausgang für die Erörterung von Fragen der Heilkunde; auch der Vortrag in Physiologie, Pathologie und Pharmakologie ist nicht denkbar, ohne daß ständig theoretische Grundfragen erörtert werden. Nur die menschliche Anatomie macht hier eine Ausnahme, denn der ungeheure Stoff beherrscht den Unterricht; die wissenschaftlichen Fragen, zu denen er anregen kann, bleiben meist unbehandelt, das wissenschaftliche Bedürfnis der besten unserer Studenten bleibt gerade durch die Anatomie, die so recht dazu geschaffen wäre, dies zu leisten, ungeweckt oder, wenn es vorhanden ist, unbefriedigt.

Wer mit innerer Anteilnahme an seinen Hörern, auch im Präpariersaal, unterrichtet, weiß es, daß, ohne den rechten Ausdruck zu finden, der Wunsch nach vergeistigter anatomischer Ausbildung in dem Studenten sehr stark ist; er hat, wenn ich mehr als zwanzigjähriger Lehrerfahrung auf allen Gebieten der Anatomie trauen darf, stets darin gelebt. Im Jahre 1921 habe ich eine kleine Schrift veröffentlicht (Über das Problem der Form und die Reform des anatomischen Unterrichts, Jena, Fischer), in der ich die Ansicht vertrat, daß wir gut daran täten, der „Vorlesung“ auch in unserer Wissenschaft einen anderen Inhalt zu geben und alles rein Stoffliche in Übungen, Kursen, Besprechungen und Vorweisungen zu lehren. Den Inhalt einer solchen Vorlesung hatte ich damals nur schlagwortartig angedeutet; ihre Ausarbeitung, die mir seit vielen Jahren vorschwebte, blieb ich mir schuldig. Sie gibt zum Teil das hier vorgelegte Buch.

Das Buch ist indes nur eine Skizze, weil auch auf diesem mehr abstrakten Gebiet die Anatomie doch niemals abstrakt ist, sondern an konkreten Objekten gelehrt werden muß. Vorweisungen würden auch zu einer Vorlesung wie der vorliegenden gehören, vielleicht zu keiner so sehr wie zu ihr, und sicher in einem Umfang und einer Mannigfaltigkeit der vorgezeigten Präparate, wie zu keiner anderen. Das weiß ich wohl und habe es nur zu beklagen, daß mir die Möglichkeit, sie von dem Papier in die lebendige Tat umzusetzen, von unseren Fakultäten nicht geboten worden ist; so muß ich es bei dem gedruckten Wort belassen und abwarten, ob, wie und wo es Leben gewinnt.

Skizzenhaft muß die Darstellung auch deswegen sein, weil ein einigermaßen ausführliches Eingehen auf die vielerlei hier zu behandelnden Fragen ein Buch von einem Vielfachen des Umfanges erfordert hätte. Dabei erhebt sich natürlich die Frage, ob man eine kürzere Darstellung wissenschaftlich überhaupt verantworten kann? Man kann das natürlich nur dann, wenn man mit sich selbst im reinen ist und ganz klar sieht, wo wissenschaftliche Grundanschauungen in Frage kommen und wo wir in Erwartung neuen Tatsachenmaterials mit unserem Urteil vorsichtig sein müssen. Wenn dies überall ins Licht tritt und die Literatur sachlich vorgeführt wird, so scheint mir eine kurze Fassung möglich und berechtigt.

Das Buch ist aber nicht nur eine Skizze, sondern auch in einem wichtigen Punkte unvollständig. Der Leser würde diese Lücke empfinden, auch wenn nicht ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht würde. Die Darstellung der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Systeme und Organe erfordert natürlich im Rahmen jener Vorlesung einen großen Raum. Diese Darstellung müßte nach den §§ 71 und 83 folgen. Es ist aber klar, daß eine gleichsam deduktive Darstellung der Formprinzipien der systematischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte entweder ein Buch für sich beansprucht, oder mit dem vorliegenden verbunden, sein Erscheinen auf längere Zeit hätte hinausschieben müssen. Geplant ist diese Ergänzung, zu deren Herausgabe ich dem Verlage verpflichtet bin. Die Aussonderung dieser Gebiete ließ sich aber vornehmen, ohne daß die Einheitlichkeit des hier Gebotenen in Frage gestellt wurde. Vielleicht hat die Darstellung dadurch sogar an Nachdruck gewonnen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das Buch menschliche Anatomie als solche nicht lehren kann und will. Seine Benutzung setzt das Studium und leidliche Kenntnis der Tatsachen voraus, wie sie durch den Unterricht vor allem auf dem Präpariersaal und durch ein gutes Lehrbuch übermittelt zu werden hat. Diese Bestimmung des Buches gelangt in seinem Titel zum Ausdruck. Aus diesem Grunde bin ich auch mit der Beigabe von Abbildungen sparsam gewesen. Soweit sie nicht mit und ohne Abänderungen aus anderen Arbeiten entlehnt worden sind, habe ich sie sämtlich selbst hergestellt, und zwar in dem Stil, den ich mir für meine Vorlesungszeichnungen gebildet habe; sie sind schematisiert und vieles ist in sie hineingelegt worden; es sind auf Grundlagen natürlicher Präparate entwickelte Begriffsbilder. Für den Druck mußten meine Originale natürlich technisch exakt ausgeführt werden. Diese Arbeit ist in dankenswerter Weise durch Herrn Faber, den wissenschaftlichen Zeichner der Firma Stürz, (bis § 71) und Herrn Universitätszeichner W. Freytag (bis § 83) erfolgt. Fig. 57—64 sind unveränderte eigene Zeichnungen.

Die Literatur mußte in weitem Umfange berücksichtigt und nachgewiesen werden. Ihr Nachweis dient einem doppelten Zweck. Wer selbständig weiter forschen will, findet auf jedem Gebiete alle nötigen Zitate. Wer sich aber nur über eine einzelne Frage weiter unterrichten möchte, als es der Text tun kann, findet die für ihn wichtigste Literatur durch ein Sternchen vor dem Autornamen hervorgehoben. Ich habe die Literatur bis Ende 1924 benutzt und mich bemüht, sie soweit vollständig nachzuweisen, wie es mir erforderlich erschien. Buchstäbliche Vollständigkeit zu erstreben, wäre sinnlos gewesen. Ich habe schließlich Herrn Privatdozenten Dr. Brandt in Freiburg zu danken für die Hilfe bei der Korrektur, vor allem aber dem Verlage, der trotz seinem Rechte auf frühere Fertigstellung, der Ausreifung des Buches nicht hinderlich gewesen ist und in Drucklegung und Ausstattung alle meine Wünsche befriedigt hat.

Möge meine Arbeit dem Leser die gleiche Freude an der menschlichen Anatomie erwecken, die mir die stete Befassung mit ihren Problemen bereitet hat.

Würzburg, 14. Juli 1925.

W. Lubosch.

Inhalt.

Seite

Vorwort V

Einleitung. Umfang und Inhalt des Begriffes Wissenschaft, Stellung der Anatomie im System der Wissenschaften 1

1. Umfang und Inhalt des Begriffes Wissenschaft §§ 1, 2 1
2. Stellung der Anatomie im System der Wissenschaften 5

a) Anatomie und Philosophie §§ 3—6 5
b) Anatomie und Medizin §§ 7, 8 14
c) Anatomie und Physiologie §§ 9—11 18
d) Anatomie als Sonderwissenschaft § 12 24

Allgemeiner Abschnitt.

Das Lebendige, sein Wesen, seine Beurteilung. Allgemeine Morphologie und Ätiologie.

I. Das Lebendige, sein Begriff und seine Objektivationen . . . 28

A. Begriff des Lebens §§ 13, 14 29
B. Objektivationen des Lebens. (Organisation, Individualität, Zweckmäßigkeit) 35

1. Organisation §§ 15 16 35
2. Individualität § 17 39
3. Zweckmäßigkeit §§ 18, 19 42

II. Allgemeine Morphologie und Ätiologie 49

A. Die Grundlagen dieser Unterscheidung § 20 49

1. Die Gesetzmäßigkeit der Veränderungen 50

a) Kausale Gesetzmäßigkeit §§ 21—23 50
b) Statistische Gesetzmäßigkeit § 24 56

2. Die Gesetzmäßigkeit im Beharren § 25 62

B. Morphologische und ätiologische Betrachtung der Organisation . . 65

1. Morphologische Betrachtung 65

a) Form und Formen §§ 26, 27 65
b) Formvergleichung § 28 70

aa) Die begriffliche Vergleichung (Systematik) § 28 70
bb) Die formale Vergleichung (Typus und Metamorphose, Homologie) §§ 29, 30 74

2. Ätiologische Betrachtung § 31 81

a) Der Transformismus. Einleitendes über seine Erscheinung und seine Probleme § 31 83
b) Kausale Grundlagen des Transformismus § 32 84

aa) Das Konstitutionelle und seine Veränderungen als Ursache der Transformation § 32 84
bb) Die Partialauslese und die Personalauslese § 33 88

c) Die Transformationstheorien § 34 90

3. Verhältnis der Betrachtungen zueinander § 35 91

Spezieller Abschnitt.

Einleitung 94

1. Aufgaben und Methoden. Anschauung und Gedächtnis §§ 36, 37 . . 94
2. Anatomie als Gegenstand der bildenden Kunst § 38 96
3. Stufenfolge der Objekte für die anatomische Betrachtung § 39 . . . 101
4. Einteilung des Stoffes § 40 103

I. Morphologie des Menschen 104

A. Spezielle Morphologie des Menschen als eines Individuums. Individual- und Konstitutionsanatomie. Fragen der Norm §§ 41—44 104
B. Morphologie des Menschen als eines Gliedes der Rasse. Rassenanatomie, Anthropogenese §§ 45, 46 115

Seite

C. Morphologie des Menschen als eines Gliedes höherer Kategorien § 47 121
1. Promorphologie des Menschen § 48 121
a) Antimerenlehre (Symmetrie und Asymmetrie) §§ 48—50 . . 121
b) Metamerenlehre (Segmentalanatomie) §§ 51—54 131
2. Gliederung des menschlichen Körpers § 55 142
a) Morphologie des Rumpfes und Schwanzes §§ 56—59 143
b) Morphologie des Kopfes §§ 60—65 153
c) Morphologie des Halses § 66 171
d) Morphologie der Extremitäten §§ 67—70 174
e) Morphologie der Höhlen des Körpers § 71 186

II. Morphogenese des Menschen 191
A. Formbildungsvorgänge § 72 191
1. Grundlegende Vorgänge der Primitiventwicklung bei Nichtsäugern und die sich daran knüpfenden theoretischen Fragen 191
a) Bildung der Primitivorgane §§ 72—75 191
b) Bildung der Anhangsorgane §§ 76, 77 200
2. Primitiventwicklung der Säugetiere §§ 78—81 204
3. Primitiventwicklung des menschlichen Eies und ihre formale Bedeutung §§ 82, 83 213
B. Entwicklungsmechanische Analyse der Formbildungsvorgänge § 84 . 220
1. Einleitendes und Aufgabe § 84 220
2. Einführung in die Begriffswelt der Entwicklungsmechanik (Determination, Differenzierung, Potenz, Regulation) §§ 85, 86 222
3. Entwicklungsmechanische Methodik. Darstellung und Kritik . . 226
a) Darstellung §§ 87—89 226
b) Zusammenfassendes und Kritik §§ 90—92 232
C. Das Historische in der Ontogenese § 93 237

III. Histomorphologie 240
1. Begriff des Gewebes § 94 240
2. Spezifität und Einteilung der Gewebe §§ 95, 96 242
3. Promorphologie der Gewebezellen § 97 247
4. Verbindungen der Gewebezellen §§ 98—99 252
5. Das Mikroskop, die mikroskopische Technik; Möglichkeit und Grenzen objektiver Erfahrungen in der Gewebelehre § 100 257

IV. Cytomorphologie und Leptonomorphologie § 101 260
A. Cytomorphologie 261
1. Die Zelle als Bestandteil der Gewebe § 102 261
a) Die Zellentheorie § 102 261
b) Die Lehre vom „Zellenstaat“ § 103 265
c) Entstehung des vielzelligen Körpers § 104 266
d) Wachstum, Zellgröße, Zellvermehrung §§ 105, 106 267
e) Zellteilung und ihre Probleme §§ 107, 108 269
f) Chromosomentheorie der Vererbung § 109 270
g) Altern, Tod der Zellen § 110 272
2. Die Zelle als Elementarorganismus 275
a) „Zelle“ und „Zellen“ § 111 275
b) Der Zellenleib §§ 112, 113 276
c) Der Zellkern § 114 280
aa) Ruhende Kerne § 114 280
bb) Kerne in Bewegung. Konstanz, Persistenz der Chromosomen, Feinbau der Chromosomen § 115 281
cc) Chromosomen (Genom) und Artbildung § 116 283
B. Leptonomorphologie 284
1. Der kolloidale Bau des Protoplasmas und seine Bedeutung für die Morphologie der Zelle §§ 117, 118 284
2. Das (Hofmeistersche) Zellmodell § 119 288
3. Abschluß: Feinbau und Morphologie § 120 290

Einleitung.

Umfang und Inhalt des Begriffs „Wissenschaft". — Stellung der Anatomie im System der Wissenschaften.

1. Umfang und Inhalt des Begriffs Wissenschaft.

§ 1. Dem Wortsinn nach, wie er von dem Laien verstanden wird, ist „Wissenschaft" die Gesamtheit alles Wissens, das wir zu bestimmter Zeit auf einem bestimmten Gebiet besitzen. Das ist nur insofern richtig, als zur Wissenschaft Kenntnisse gehören, und zwar im positiven wie negativen Sinn; im negativen, weil auch da, wo wir Tatsachen ohne Beziehung zueinander sehen oder einen Vorgang nicht auf einen anderen zurückführen können, dieser Mangel, wofern er als solcher festgestellt wird, als „Kenntnis" zu bezeichnen ist. Wissenschaft im logischen Sinne ist aber mehr als eine Summe von Kenntnissen. Erst wenn wir auf Grund von Kenntnissen durch unsere Denktätigkeit zur Verknüpfung von Tatsachen und Vorgängen gelangen, entsteht etwas Wissenschaftliches. Durch unsere Denktätigkeit werden wir zu allgemeingültigen, denknotwendigen Urteilen über Tatsachen und Vorgänge geführt. Diese Urteile sind Erkenntnisse; Erkenntnisse allein bilden den Inhalt der Wissenschaft (*Jahn*).

Jede Wissenschaft umfaßt zunächst einen bestimmten Kreis von Erkenntnissen; die Wissenschaft muß daher in erster Linie vollständig sein, d. h. alle Erkenntnisse je nach dem Umfang ihrer Sphäre einschließen. Die Erkenntnisse müssen ferner klar, d. h. unmißverständlich auch durch die Sprache feststellbar sein. Jede Wissenschaft muß weiterhin einheitlich sein, d. h. der Standpunkt, von dem aus wir Tatsachen und Vorgänge beurteilen, der Grundsatz, nach dem wir die Erkenntnisse ordnen, darf nicht wechseln.

So kann ein und dasselbe Objekt, z. B. das Gehirn, von verschiedenen Seiten her erforscht werden, also Gegenstand mehrerer Wissenschaften (Anatomie, Physiologie, Psychologie) sein; kommt es aber darauf an, eine Wissenschaft zu umgrenzen, so darf die Anatomie nicht die Aufgaben der Physiologie und Psychologie in sich einschließen.

Endlich aber müssen die Erkenntnisse logisch und methodisch zu einem Ganzen geordnet werden (*Jahn*). Eine solche Ordnung bildet ein System. Diese Ordnung ist für die verschiedenen Wissenschaften verschieden, kann auch für jede Wissenschaft nach verschiedenen Grundsätzen durchgeführt werden; der einmal gewählte Grundsatz (principium systematis) muß indessen festgehalten werden, wenn eine logisch aufgebaute Wissenschaft entstehen soll. Wir dürfen somit eine Wissenschaft definieren als ein „vollständiges Ganzes gleichartiger, klarer Erkenntnisse, die nach einem Prinzip geordnet sind".

Aus dem Gesagten ergeben sich wichtige Folgerungen, zunächst hinsichtlich des Verhältnisses der Wissenschaft zu den Gegenständen, mit denen sie sich befaßt, sodann hinsichtlich der Weiterbildung („Fortschritt") der Wissenschaften überhaupt. Hinsichtlich des ersten Punktes ist zu bedenken, daß der Gegenstand aller Wissenschaften letzten Endes das in der Anschauung Gegebene ist; Begriffe, Urteile und Schlüsse, das System, die Ordnung also, liegen nicht in dem Gegebenen, werden vielmehr erst durch unser Denken in die Dinge hineingebracht. Ob überhaupt unabhängig von unserem Denken eine „Ordnung" besteht, ist durchaus fraglich. Mithin ist das Wesentlichste der Wissenschaft etwas Subjektives, das aber, weil es logisch gewonnen wird, unverbrüchliche Allgemeingültigkeit erhält. Unsere Erkenntnisse werden dadurch zu den Tatsachen der Erfahrung in ein festes Verhältnis gebracht und diese Übereinstimmung von Erkenntnissen mit den Tatsachen der Erfahrung ist „Wahrheit" im wissenschaftlichen Sinne (*Jahn*).

Wissenschaftliche Wahrheit ist daher zwar, weil neue Erfahrungen und vertiefstes Denken zu anderen Erkenntnissen führen können, nichts durchaus Absolutes, aber doch ist wissenschaftliche Methode die einzige, die Wahrheit beweisen kann. Keineswegs wird Wahrheit nur durch Wissenschaft übermittelt, denn neben dem Denken hat die menschliche Seele ihr ästhetisches und ethisches Vermögen. Auch durch sie vermag Wahrheit erfaßt zu werden; die Kunst stellt die Wahrheit durch das Schöne im Abbild (§ 38), die Religion durch das Gleichnis als Wirklichkeit dar. Wahrheitsbeweise kennt aber nur die Wissenschaft.

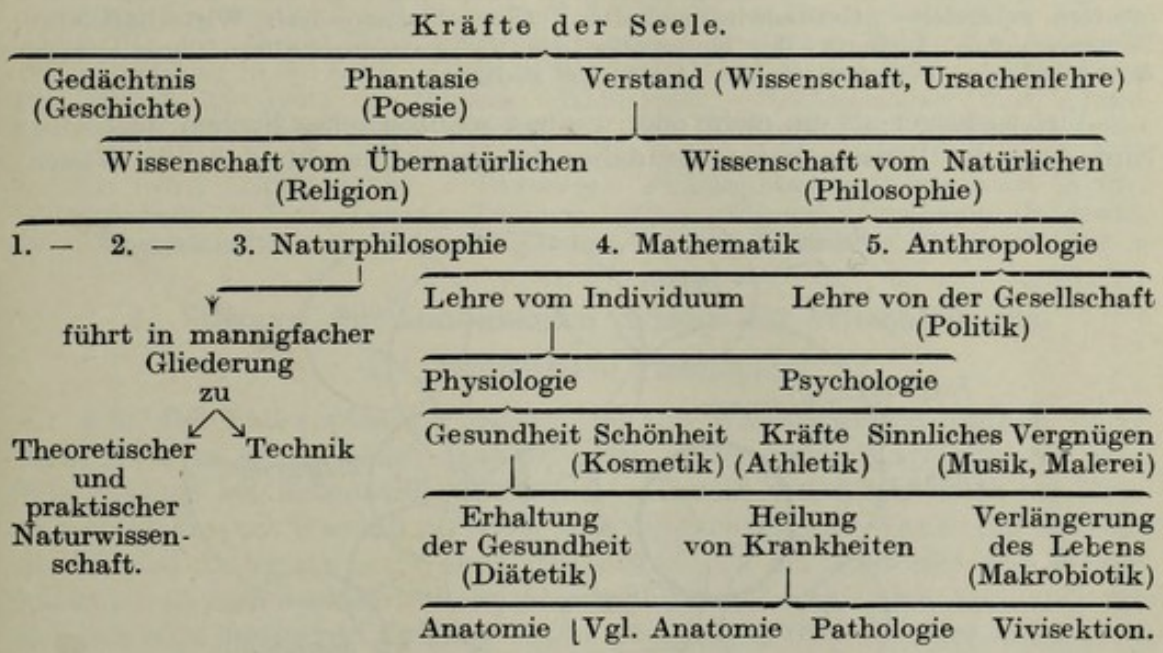
Aus der Definition der Wissenschaft ergibt sich sodann als unmittelbare Folge die Notwendigkeit ihrer Weiterbildung. Vor allem ist Vollständigkeit nie zu erreichen. Das Gegebene wird durch neue Entdeckungen dauernd vermehrt, mithin auch der Schatz der Erkenntnisse. Die Klarheit der Erkenntnisse wird dadurch ebenfalls von den Umständen abhängig; denn was heute klar ist, kann durch neue Entdeckungen unklar werden und erneut auf Aufklärung drängen. Insbesondere ist das Streben nach Einheitlichkeit ein dauernder Anlaß zur Fortbildung der Wissenschaft, ja vielfach der Ausgang einer neuen Wissenschaft. So ist die Anatomie eine Wissenschaft erst geworden, nachdem sie sich von der physiologischen Betrachtung der Organisation befreit hatte, um den Bau des Körpers einheitlich vom rein formalen Standpunkt aus zu beurteilen. Schließlich eröffnet die Möglichkeit verbesserter Ordnung der Erkenntnisse einen Weg zur Vervollkommnung einer Wissenschaft, so wie man z. B. jetzt zahlreiche Organe des Körpers, deren Zuordnung früher zweifelhaft war, als innersekretorische Organe, sei es funktionell, sei es genetisch, zusammenfassen kann. Der Fortschritt der Wissenschaft folgt also aus ihrer Definition; er ist nur selten mit Revolutionen gleich denen der Menschengeschichte verbunden, ist vielmehr ein steter Umbildungsprozeß, der nicht nur hinzufügt, sondern auch ausmerzt und neu kombiniert; oft kehrt auch die Wissenschaft zu alten, längst vergessenen Beobachtungen zurück, die sie erst dann zu Erkenntnissen verwertet, wenn sie die rechten Beziehungen für sie gefunden hat.

Zwar erscheint der Fortschritt der Wissenschaft vielfach als Ergebnis einer Arbeitsteilung; doch ist diese Teilung der wissenschaftlichen Arbeit die Folge, nicht der Grund des Fortschrittes. Dieser liegt meist in der Wirksamkeit eines großen Forschers, der durch Beobachtung oder Reflexion oder durch beides neue Wege erschließt, denn Arbeitsteilung an sich ist das Kennzeichen handwerksmäßigen Betriebes. In der Wissenschaft zumal ist sie statthaft nur als bewußte Beschränkung bei voller Beherrschung des Gesamtgebietes. In der Abschätzung dessen, was dem Menschengeist möglich ist, sollen wir uns an die großen Meister der Wissenschaft, nicht an die Unzulänglichkeit der Kleinen halten, was für Forschung und Studium in gleicher Weise gilt.

Ein Fortschritt der Wissenschaft wird oft vorgetäuscht durch die Mode. Die Mode ist auf den Herdentrieb der Menschheit begründet und setzt den Schein für das Sein. Als Nachahmung des französischen Wesens hat sie in Kunst und

Wissenschaft des 18. Jahrhunderts bekanntlich eine verhängnisvolle Rolle gespielt. Heute reizt in ähnlicher Weise das Amerikanische zur Nachahmung an (Wendung auf das unmittelbar Nützliche, organisierte Arbeit). Die Geschichte der Wissenschaft lehrt, daß der Widerstand gegen Moderichtungen oft schon nach kurzer Zeit als berechtigt anerkannt worden ist. Ist es oft auch nicht leicht, Echtes von Modischem zu unterscheiden, so fürchte sich der Jünger der Wissenschaft nicht vor dem Vorwurf, „unmodern" zu sein; er folge vielmehr redlich seiner inneren Stimme und schaffe aus Notwendigkeit.

§ 2. Eine Einteilung der Wissenschaften (Enzyklopädie) wird vielfach als wichtige Aufgabe angesehen, doch kommt einer solchen Einteilung wohl nur ein untergeordneter Wert zu, selbst wenn sie überhaupt durchführbar wäre. Künstliche Einteilungen sind solche, die die Wissenschaften nur nach einem oder nach einigen wenigen äußerlichen Merkmalen zusammenstellen oder überhaupt auch nur eine Gruppierung herbeiführen. Sie leisten oft gerade deshalb sehr viel. Als Beispiel sei, stark gekürzt, die Einteilung der Wissenschaften wiedergegeben, wie sie als vollständigste und in ihrer Art schönste *Franz Bacon* zu geben versucht hat.



Natürliche Einteilungen wären demgegenüber alle, die mit einer natürlichen Gliederung der Objekte der Wissenschaft selbst zusammenfielen (adäquate Einteilungen). Nach dem oben Ausgeführten ist das nur in ganz beschränktem Maße zu erwarten. Eine solche Einteilung ist die in Realwissenschaften (Wissenschaften a posteriori) und Idealwissenschaften (Wissenschaften a priori), denn diese Entscheidung läßt sich sowohl nach den Objekten, wie auch nach den Erkenntnisquellen, wie auch nach den Methoden rechtfertigen (*Schopenhauer, Becher*).

Wissenschaften a prior sind Philosophie und Mathematik. Ihre Objekte sind im Denken gegeben, auch die Quelle ihrer Erkenntnis liegt allein im Denken, ihre Methode ist vorzugsweise die der Deduktion (§ 5). Wissenschaften a posteriori finden demgegenüber ihre Objekte in der Außenwelt als real gegeben; die Erkenntnisquelle ist die Erfahrung, ihre Methode vorzugsweise die Induktion (§ 5). Da letzten Endes aber alle Erfahrung nur durch das Denken und in a priorischen Denkformen möglich ist, so geht auch diese Einteilung nicht bis auf die letzten Wurzeln der Wissenschaft.

Die Wissenschaften a posteriori, also die meisten Gebiete wissenschaftlicher Tätigkeit, haben mannigfache Einteilungen erfahren (konkrete und abstrakte, nomothetische (solche, die zur Erkenntnis von Gesetzen führen) und idiographische (solche, die nur Sachverhalte feststellen), Natur- und Kulturwissenschaften, Wertwissenschaften und solche, die keine Werturteile fordern). Annähernd können alle gelten, aber keine ist wirklich zwingend; die Weltgeschichte braucht nicht rein beschreibend zu sein, die vergleichende Anatomie kennt keine Gesetze (höchstens Regeln); die Abstammungslehre braucht nicht Werturteile einzuschließen, kann es aber tun (Stellung des Menschen, Wert der Rassen; sogar unsere Anatomie kann „Werturteile" fällen, z. B. über Wichtiges und Unwichtiges, Lebensnotwendiges und sein Gegenteil, Wert von Organen, Apparaten [§ 15]). Am gebräuchlichsten ist die Einteilung in Naturwissenschaften und Geisteswissenschaften, die mit der Sonderung eines physischen Gebietes (der Körperwelt) und eines psychischen (dem Gebiet der seelischen Äußerungen des Menschen) zusammenfallen soll.

Auch dies scheint nicht zwingend, insofern Anatomie, Physiologie und Zoologie auch die Psychologie, zu mindest berücksichtigen müssen — bei monistischer Grundauffassung ist die Unterscheidung überhaupt unzulässig (vgl. auch *Becher*) — und insofern zahlreiche „Geisteswissenschaften" (Sprachwissenschaft, Wirtschaftslehre, Weltgeschichte, Ästhetik) der Kenntnisse der Naturwissenschaften, vor allem der Anthropologie, Vererbungslehre, Anatomie bedürfen.

Viel wichtiger als ein mehr oder weniger scholastisches Suchen nach einer Einteilung der Wissenschaften ist daher die klare Einsicht, daß alle Wissen-

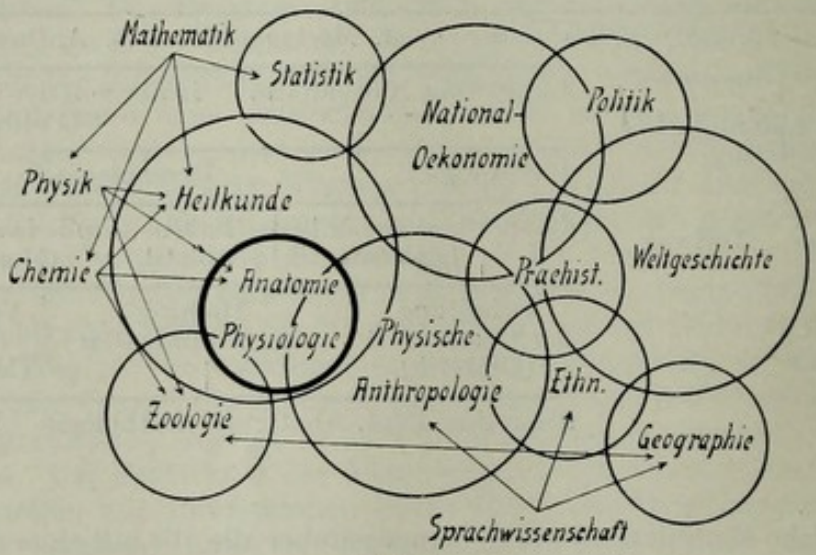


Fig. 1.

schaften irgendwie miteinander verknüpft sind. Dies muß so sein, da alle einzelnen Wissenschaften auf dem Begriff als erster, oberhalb der Anschauungen ruhender, logischer Grundform aufgebaut sind (§ 5), die Begriffe aber sich ihren Inhalten nach zum Teil decken; daher wird jede Wissenschaft weitere oder schmälere Grenzen haben, die ihr mit einer oder mehreren Wissenschaften gemeinsam sind, sei es hinsichtlich der Objekte, sei es hinsichtlich der Methoden, sei es auch nur hinsichtlich der Verwertung der Forschungsergebnisse anderer Wissenschaften. Die Philosophie kann als umfassende Sphäre aller Wissenschaften angesehen werden, die Mathematik als Linie, die die nebeneinander angeordneten Sphären der einzelnen Wissenschaften schneidet oder berührt. Das beistehende Schema, Abb. 1, gibt ein Beispiel für die verwickelten Beziehungen der Anatomie und Physiologie zu Grenzgebieten.

Aus diesem notwendigen Zusammenhang alles Wissens ergibt sich die Notwendigkeit der Berücksichtigung gerade der Grenzgebiete einer Wissenschaft für den, der sie vollständig zu beherrschen strebt. Sichtbaren Ausdruck geben dem Zusammenhang die deutschen Universitäten: obwohl diese Institute ursprünglich dem Studium generale" dienten und der Ausdruck „Universität" damals nur die „Universitas magistrorum et scholarium" bezeichnete, hat sich der Ausdruck „Universitas litterarum" als Ausdruck jener inneren, notwendigen Einheit aller Wissenschaften eingebürgert.

d'Alembert: Einleitung in die französische „Enzyklopädie" von 1751 („Discours preliminaire"). Hrsg. von *Hirschberg.* Philosoph. Bibliothek, Bd. 140a. Leipzig: *Meiner* 1912 (Genetische Einteilung der Wissenschaften). — *Bacon, Fr.:* Tractatus de Dignitate et augmentatione litterarum. London 1638. — *Becher:* Geisteswissenschaften und Naturwissenschaften. Untersuchungen zur Theorie u. Einteilung der Realwissenschaften. München u. Leipzig: *Dunker & Humblot* 1921. — *Böhmer:* Geschichte der Entwicklung der naturwissenschaftlichen Weltanschauung in Deutschland. Gotha 1872. — **Humboldt, W. v.:* Über die innere und äußere Organisation der höheren wissenschaftlichen Anstalten in Berlin (unvollendete Denkschrift). Hrsg. v. d. Kgl. Preuß. Akad. *Humboldts* Schriften, Bd. X, 2. Abtlg., S. 250ff., 1903 (Wesen der Universitäten). — **Jahn:* Logik, Methodenlehre und Erkenntnislehre. Für Studierende u. Lehrer. II. Hauptteil B, § 33 u. 34 (System der Wissenschaften, Ziel der Wissenschaften, Enzyklopädie). Leipzig: *Dürrsche* Buchhdlg. 1920. — **Paulsen:* Überblick über die geschichtliche Entwicklung der deutschen Universitäten mit besonderer Rücksicht auf ihr Verhältnis zur Wissenschaft. In dem Werk: Das Unterrichtswesen im Deutschen Reich, aus Anlaß der Weltausstellung in St. Louis. Hrsg. v. *W. Lexis,* Bd. I. Berlin 1904. — *Rokitansky:* Der selbständige Wert des Wissens. Wien 1869. — **Schopenhauer:* Zur Wissenschaftslehre (Welt als Wille u. Vorstellung, Bd. II, Kapitel 12). Leipzig: *Reclam* 1889. — *Sulzer:* Kurzer Begriff aller Wissenschaften und anderer Teile der Gelehrsamkeit usw. Leipzig 1759. — *Thormeyer:* Philosophisches Wörterbuch (Artikel Wissenschaft), 3. Aufl., Leipzig: Teubner 1922. — *Whewell:* Geschichte der induktiven Wissenschaften. Nach dem Englischen von *Littrow.* 3 Bde. Stuttgart 1840. —

2. Stellung der Anatomie im System der Wissenschaften.

a) Anatomie und Philosophie.

§ 3. Die Philosophie als Sphäre, die alle Wissenschaften umfaßt, untersucht zwar in erster Linie: Was kann ich wissen? (Erkenntnistheorie) und: Wie gewinne ich Erkenntnisse? (Logik). Aber sie untersucht auch als Metaphysik die Fragen: Was soll ich tun? Was kann ich hoffen? Was ist der Mensch? Sie ist also mehr als nur Wissenschaftslehre. Da die Anatomie eine Wissenschaft ist, so muß auch sie von der Philosophie Licht empfangen, muß auch von sich aus eine bestimmte Stellung zu ihr einnehmen. Das leuchtet hinsichtlich der beiden ersten jener Fragen ohne weiteres ein, da die Grenzen unserer Erkenntnis beachtet, die Methoden ihrer Gewinnung und Verknüpfung geklärt sein müssen. Eine große Zahl brennender Fragen kann, wenigstens grundsätzlich, nur auf diese Weise entschieden werden. (Erkenntnistheoretisch: Leben, Organisation, Individualität, Form, Veränderung, Kausalität, Systembildung; logisch: Methoden z. B. der Vergleichung, des Experiments, der Beschreibung.) Hinsichtlich der Metaphysik ist so viel sicher, daß Abstammungs- und Vererbungslehre, Anatomie, Anthropologie und Rassenlehre vielfach zur Grundlage von Urteilen über die Stellung des Menschen im Naturganzen gemacht worden sind, und zwar von Urteilen, die tief in metaphysische Fragen eingreifen. So ist es berechtigt, die Stellung der Anatomie zur Philosophie in jener dreifachen Hinsicht zu würdigen.

Anatomie und Erkenntnistheorie.

Es besteht zwar kein Zweifel darüber, daß uns die Objekte, die wir präparieren und mikroskopisch untersuchen, als Gegenstände der Forschung und damit zur Erforschung gegeben sind; mit dieser Auffassung, die man mit einem

modernen Ausdruck auch „vorwissenschaftliche" nennt, könnte man sich zufriedengeben. Die anorganischen Wissenschaften tun dies auch und schreiten nur insofern fort, als sie durch Reduktion aller „vorwissenschaftlichen" Vorstellungen (Substanz, Kraft, Raum, Zeit) auf meßbare Energiemengen ein wissenschaftliches Weltbild an Stelle des vorwissenschaftlichen setzen (*Häring*). Die Wissenschaften vom Lebendigen können dies nicht ohne weiteres. Sie stoßen sehr bald auf Fragen ganz anderer Art, von denen hier nur die nach der Individualität und der Norm, nach dem Anfang des Lebens, nach dem Verhältnis des Organismus zu seinen Teilen, nach der Ursache der Umbildungen, ja nach der Möglichkeit einer Umbildung überhaupt, genannt seien, Fragen, über die bei uns heute im allgemeinen nur im „vorwissenschaftlichen" Sinne gehandelt zu werden pflegt. Verfolgt man aber die Anatomie bis dahin, wo die Antworten auf jene Fragen im wissenschaftlichen Sinne versucht werden können, so treten uns überall die Grundprobleme der Erkenntnistheorie entgegen: ist unsere Erkenntnis von den Dingen gleich den Dingen selbst? Liegt das Wesen an sich der Dinge im Sein oder im Werden, in Einheit oder in Mannigfaltigkeit?

Für die antike Philosophie hatten diese Fragen nur undeutlich Gestalt gewonnen. Die Welt außer uns und die Welt in unserem Kopf war ihr noch nicht so scharf geschieden, wie uns heute. Immerhin war auch sie schon zu der Unterscheidung von Wesen und Erscheinung (Eleaten) gelangt und in ihrer höchsten Blüte bei *Plato* zu der doppelten Unterscheidung erstens eines ewig Seienden (Ideen) von seiner Erscheinung und zweitens der Einheit des Seienden für die ästhetische Anschauung von seiner Vielheit für unsere Sinnenwelt.

Auf diesem „Urgestein" des eleatischen Idealismus (*Deußen*) erhebt sich das Gebäude des Kantischen Kritizismus, bei dessen Errichtung aber auch die Vorarbeiten anderer Philosophen zur Verwendung gelangt sind. Denn die bis ins 17. Jahrhundert gar nicht ins Bewußtsein gelangte Frage, ob die Außenwelt wirklich ganz ohne unser subjektives Hinzutun existiere, erhob zuerst *Locke* (1632—1704) und klärte sie bis zu der Einsicht auf, daß das, was wir durch unsere Sinnesorgane wahrnehmen, nicht den Dingen an sich zukomme („sekundäre" Qualitäten wie Farben, Tastempfindungen). Weiter war *Berkeley* (1685—1753) gegangen, der, annähernd etwa wie heute manche psychologische Richtungen (Sensualismus, z. B. *Mach*), überhaupt alle Wahrnehmungen für subjektive Vorstellungen, die Außenwelt als Schein (empirischer Idealismus) erklärte. Ihm gegenüber bezweifelte *Hume* (1711—1776) zwar keineswegs die Realität der Außenwelt, lehrte aber, daß sie sich nicht beweisen lasse. Seine Untersuchungen über unser Erkenntnisvermögen waren bis auf *Kant* die eindringlichsten und bedeutsamsten.

Der Kern der Kantschen Erkenntnislehre ist der, daß in aller Erfahrung, also auch in aller Erkenntnis ein subjektives Element enthalten ist, das sich auf keine Weise daraus entfernen, ja auch nur wegdenken läßt, und zwar deswegen, weil in der Tätigkeit des menschlichen Denkens notwendige, nicht aufzuhebende Regeln wirken, durch deren Anwendung das außerhalb des Denkens irgendwie Gegebene erst Inhalt unseres Bewußtseins werden kann. In ihrem eigentlichen Wesen uns völlig unzugängliche Elemente der Außenwelt wirken auf unsere Sinnesorgane und erzeugen Empfindungen und Wahrnehmungen, zugleich aber die Vorstellung des unbegrenzten (mathematischen) Raumes. Auch die Vorstellung der Zeitfolge bringen wir subjektiv in die Außenwelt hinein. Raum und Zeit sind daher Anschauungen a priori, durch die uns ein dreidimensionales in der Zeit veränderliches Bild der Außenwelt „gegeben" wird. Aber diese Anschauungen (receptiv) wären — nach *Kant* — „blind", wenn sich nicht der Verstand (aktiv) ihrer gleichsam bemächtigte, und von der bloßen Wahrnehmung eines Gegebenen dazu überleitete, daß wir wirklich Gegenstände neben- und nacheinander bewußt erkennen. Wie es Anschauungen a priori gibt, so hat auch der Verstand gewisse Vermögen a priori, subjektive Bedingungen des Denkens; alles was wir über Zahl, Ausdehnung, Form, räumliche und zeitliche Beziehungen der Gegenstände zueinander erkennen, wird

Inhalt der Erkenntnisse nur durch diese aktiven, a priorischen Tätigkeiten des Verstandes (die sog. „Kategorien" = Aussagen = Stammbegriffe des Verstandes). Die Verbindung der rezeptiven Anschauungen mit diesen aktiven Denktätigkeiten wird durch die übergeordnete Urteilskraft vollzogen; erst durch sie gelangen wir zu den Urteilen über Ausdehnung, Kontinuität, Teilbarkeit, Beharrlichkeit der Substanz, Ganzes, Teil, Kausalität, Wirklichkeit, Notwendigkeit.

Wenn man sich dies alles zunächst als psychologischen Ablauf vorstellen mag, so ist zu berücksichtigen, daß *Kant* es nicht psychologisch, sondern rein logisch auffaßte, als einen nur künstlich zergliederbaren, mit Notwendigkeit erfolgenden Ablauf innerhalb unseres Sinnes- und Denkapparates, dessen einzelne Phasen durch einen Verknüpfungsapparat verbunden werden; dieser Verknüpfungsapparat ist unser Ich. Heben wir unser Ich oder auch nur seine sinnliche und verstandesmäßige Beschaffenheit auf, so verschwinden alle Objekte und Eigenschaften; da wir das aber nicht können, sondern als erkennende Objekte da sind, so ist auch die Außenwelt da und wirklich. Es ist dies die Lehre vom empirischen Realismus, die sich mit dem Bekenntnis zum transzendentalen Idealismus notwendig verbindet, mit dem nämlich, daß es ein An-Sich der Dinge gibt, das der Erfahrung nie, sondern nur dem Denken zugänglich ist.

Zwei gerade für die Naturwissenschaft wichtige Folgerungen haben sich hieraus ergeben:

1. Die empirische Realität begrenzt das Gebiet unseres Forschens und gibt ihm unendlichen Spielraum bis zu den Grenzen des Wahrnehmbaren, ja vermittels unserer Phantasie darüber hinaus. In diesem Gebiet herrscht volle Sicherheit des Forschens, es herrscht der strenge Mechanismus, die Kausalität gilt unverbrüchlich. Es gibt lediglich physikalische Vorgänge, alles ist erklärbar, was erkennbar ist: „Die Grenzen des Intellektes sind zugleich diejenigen der Welt" (*Schopenhauer*). Damit sind aber

2. die Grenzen der Erfahrungswissenschaft gegeben. Alles was nur im Denken existiert, fällt außerhalb dieser Grenzen. Ein Ganzes als Inhalt der Erfahrung ist nur ein Aggregat von Teilen, die zueinander in den allerverwickeltsten Beziehungen stehen. Als Inhalt des Denkens ist das Ganze ein den Teilen übergeordnetes, sie beeinflussendes Wesen. Innerhalb der Erfahrung kann nie eine Wirkung ohne Ursache gewesen sein. Im Denken kann eine „erste Ursache" auftreten.

Bestimmte Schlüsse sind vom Standpunkte des Denkens geradezu notwendig: Existenz einer Seele als Substanz, Einheitlichkeit meines Ichs als Individualität, erster Anfang der Welt, „letzte" Einheiten der Organismen; vor allem aber notwendig als Urteile über die Dinge, um sie zu einer Gesamtvorstellung vereinigen zu können (z. B. das Urteil, eine Einrichtung des Organismus sei zweckmäßig); so zwingend sie in Hinsicht unseres Denkens sind, so falsch sind sie, wenn wir sie, die eben nur gedacht werden können, auf Erfahrungstatsachen anwenden. Daraus ergeben sich unlösbare Widersprüche (Antinomien; jede derartige Aussage ist richtig [vom Denken aus] und falsch [von der Erfahrung aus] zugleich). Gerade diese Antinomien spielen bei einigen der obenerwähnten Fragen eine Rolle (§ 14).

Mag auch *Kants* „Kritizismus" in der Folgezeit vielfach umgedeutet, zum Teil angegriffen, sogar widerlegt worden sein, so scheint es, daß wir — ganz abgesehen von der ethischen Seite seiner Lehre — als Naturforscher gerade mit Rücksicht auf die Abgrenzung zwischen Erfahrung und den im Denken gegebenen Voraussetzungen aller Erfahrung an ihrem Kern durchaus festhalten dürfen. Dem „kritischen" Betrachten der Außenwelt, das nur ein „bedingtes" Erklären gestattet, steht alles gegenüber, was von vornherein auf volles „Erklären" aus-

geht, also leugnet, daß unser Denkvermögen als solches etwas Unerklärliches in die Natur hineinbringt. Die Philosophie der neueren Zeit und der Gegenwart hat durch psychologische, logische, phänomenologische, gegenstandstheoretische Forschungen u. a. m. die Fragen nach der Grundlage unserer Erkenntnis weiter gefördert, ohne die Grenzen der Erfahrung selbst verrücken zu können, es sei denn, daß sie als Positivismus von der Frage der Erkenntnisgrenzen überhaupt absieht, oder durch Nichtbeachtung jener Antinomien zu falscher Anwendung des Kausalitätsgesetzes gelangt (Neovitalismus), auch wohl schließlich durch Anrufung des „gesunden Menschenverstandes" (*Becher*) alle Erkenntnistheorie für überflüssig erklärt. Verschieden vom „Erklärenwollen" ist das Verstehenwollen, wenn innerhalb unserer Erkenntnisgrenzen vorwissenschaftliche Begriffe auf mathematische Größen zurückgeführt werden, die nur symbolische Bedeutung besitzen, wie es in der theoretischen Physik der Gegenwart der Fall ist (*Häring*).

§ 4. Nur an zwei Fortbildungen des Kantischen Kritizismus haben wir hier zu erinnern, in Kürze zunächst an die von der Entdeckung *Johannes Müllers* ausgegangene; seine Entdeckung der spezifischen Energie der Sinnesorgane hat tatsächlich ganz das, was *Locke* gelehrt und einen Teil dessen bestätigt, was der Kritizismus gefordert hatte: daß wir nämlich keine objektiven Sinnesqualitäten, sondern nur Erregungen der Neuroepithelien unserer Sinnesorgane wahrnehmen. Sodann ist *Schopenhauers* zu gedenken, der *Kants* Philosophie von vielem Störenden befreit, sie zugleich vereinfacht und tiefer begründet hat.

Schopenhauer behält Raum und Zeit als Anschauungen a priori bei. In sie gehen die Sinnesempfindungen ein. Von allen Kategorien läßt *Schopenhauer* lediglich die der Kausalität gelten und bezeichnet ihre Anwendung als Sache des Verstandes. Durch die Anwendung des Kausalgesetzes beziehen wir unsere Empfindungen als Wirkungen auf eine Ursache außer uns und gelangen zur Anschauung der räumlich-zeitlichen Objektwelt. So wird die Welt meine Vorstellung. Daß nur das meine Vorstellung werden kann, für das ich Anschauungsformen in mir selbst trage, ist somit eine alte philosophische Wahrheit, die neuerdings in *Uexkülls* Naturlehre wiederkehrt, und zwar in der Fassung, daß Mensch und Tier ihre Merkwelt" (Schemata der Anschauung) mitbringen und daß sich erst hiernach die „Gegenwelt" erschließe, aber nur insoweit, als Schemata der Merkwelt für die Gegenwelt vorhanden sind (vgl. *Tirala*). Als Vernunft bezeichnet *Schopenhauer* die Fähigkeit des begrifflichen Denkens. Sache der Vernunft ist es, von den Anschauungen zu Begriffen und deren Verknüpfungen vorzuschreiten. Die Antinomien bleiben bei *Schopenhauer* bestehen; er erklärt ihr Zustandekommen aber einfacher durch unberechtigtigte Abstraktionen oder logische Fehler (Kritik der Kantschen Philosophie, S. 625, 626, 631, 651). *Kant* hatte das „Ding an sich" beurteilt als dasjenige, was der Erkenntnis verbleibt nach Abzug alles Erkennbaren, immerhin als ein außer uns wirkendes Etwas, wenn wir es uns auch nur denken und negativ charakterisieren können. *Schopenhauer* gibt diesen Dualismus auf, indem er das Ding an sich nicht als etwas außer uns Wirkendes auffaßt, sondern es im Willen sieht; nicht in einer Willenshandlung, sondern in dem, was wir in uns als Gefühl des Lebendigseins und Lebendigseinwollens empfinden; eine andere Art, dies Ding an sich, den Willen, zu „erkennen", gibt es nicht, da unser Intellekt (Verstand und Vernunft) alles durch das Willenseiende, auch den eignen Körper und seine Formen, bereits unmittelbar als Objekt erkennen muß.

Schopenhauers Philosophie bringt der Naturwissenschaft und auch der Anatomie drei wichtige Gedanken: 1. den des in allem Seienden wirkenden Willens, weniger eine Allbeseeltheit der Materie, sondern ihr Allwollen, d. h. Wirken, so nahe sie auch der Allbeseelungslehre z. B. *Spinozas* oder *Goethes* steht; 2. die neue Bedeutung, die er den platonischen Ideen geben kann. Sie sind nicht mehr nur die ewigen Vorbilder der Erscheinungen, sondern in einem Sinne, den sie bei *Plato* auch, aber nicht allein haben: Sichtbarkeiten, Anschaulichkeiten; und zwar solche, die nur der ästhetischen (z. B. künstlerischen)

Anschauung zugänglich sind. Sie sind also zwar in die Objektwelt eingereiht, aber nicht jeder Anschauung ohne weiteres offenbar. Damit begründet *Schopenhauer* den wichtigen Unterschied zwischen Wirklichem (was überhaupt Objekt ist, also auch die Ideen) und dem Realen (was wirklich ist, aber zugleich auch unmittelbar gegenständlich angeschaut werden kann), ein Unterschied, der auch vielfach anderes erklärt wird (vgl. bei *Becher*). 3. Endlich aber führt *Schopenhauer* (W. a. W. u. V. Bd. I, § 17) in die Naturwissenschaft die grundlegende Unterscheidung von Morphologie und Ätiologie ein, zweier Betrachtungsweisen der Objekte, die sich daraus ergeben, daß unser Verstand den Satz vom Grunde in verschiedener Form anwendet, je nachdem es sich um ein Urteil über die Notwendigkeit einer Form oder die Notwendigkeit einer Veränderung handelt. (Genaueres § 20.) Diese Zweiteilung ist der Unterordnung der Wissenschaften vom Lebendigen unter den Begriff der „Biologie" vorzuziehen, gehört jedenfalls ganz in *Schopenhauers* Gedankenwelt. Denn im Lichte seiner Philosophie ist das „Leben" ja nur dem Grade, nicht dem Wesen nach von anderen Objektivationen des Lebens verschieden; die Abgrenzung einer „Biologie" ist also etwas viel weniger Bezeichnendes, als diejenige Sonderung, die durch das Ganze der Natur hindurchgeht. Denn der Morphologie entspricht ganz allgemein das Formale, Architektonische (als architektonisches Prinzip von *Rauber* und *Rauther* bezeichnet), während der Ätiologie das Dynamische entspricht (technisches Prinzip *Rauther*). Wir nehmen diese Unterscheidung auf und halten sie fest, da wir vornehmlich die Anatomie als Wissenschaft von der Form anzusehen haben. Als „Morphologie" ist sie bereits von *Goethe*, später von *E. Haeckel* und *Gegenbaur* bezeichnet worden.

Anatomie und Logik.

§ 5. Nicht nur Ursprung und Grenzen unserer Erkenntnisse bedürfen der wissenschaftlichen Prüfung; auch der Vorgang, durch den es aus den Elementen des Gegebenen und des Denkens zur Ordnung der Erkenntnisse kommt, muß wissenschaftlich erforscht werden. Dies ist Sache der Logik.

Insoweit sie die Grundformen, in denen wir denken, überhaupt feststellt, heißt sie Elementarlehre; Methodenlehre aber, insoweit sie die Bedeutung dieser Grundformen für das wissenschaftliche Denken darstellt („Methode = jedes geregelte Verfahren, das dazu dient, einen bestimmten Zweck zu erreichen." *Jahn*). Die allgemeine Methodenlehre umfaßt Denkgesetze, die der Erkenntnisgewinnung in allen Wissenschaften überhaupt, also auch in der unsrigen zugrunde liegen; daneben besitzt jede Sonderwissenschaft auch ihre besonderen Methodenlehren. Die Sondermethoden der anatomischen Wissenschaft werden an späteren Stellen unserer Darstellung z. T. berücksichtigt werden.

Der Ausgang aller Erfahrung liegt in den anschaulichen Einzelvorstellungen (wobei wir von den psychologischen Unterschieden zwischen „Wahrnehmung", „Anschauung", „Vorstellung" absehen wollen, die zum Teil sehr gekünstelt und zum Teil unklar sind, vgl. *Jahn*, § 6ff.). Wer zahlreiche einander ähnliche Einzelvorstellungen kennt, wird durch den elementaren Denkvorgang des Vergleichens Ähnliches und Unähnliches erkennen und dadurch zu Allgemeinvorstellungen (z. B. Neger) gelangen, in denen das allen in Einzelvorstellungen Gemeinsame, das, worin sie einander ähnlich sind, zu einem Bilde vereinigt wird (Körperfarbe, krauses Haar und wulstige Lippen). Solche Allgemeinvorstellungen sind auch „Herz", „Leber", „Wirbel", „Rippe", „Gehirn", „Schädel". Sie unterscheiden sich von den Einzelvorstellungen dadurch, daß sie keine Einzelmerkmale mehr enthalten (wie sie z. B. der 7. Halswirbel, das vorliegende Herz dieser einen Leiche besitzen). Sie haben also Merkmale, die wir den Begriffen (§ 28) zuschreiben.

Die Begriffe sind den Allgemeinvorstellungen nahe verwandt, sie unterscheiden sich von ihnen aber dadurch, daß durch einen Urteilsakt die Abgrenzung der Allgemeinvorstellung gegen andere gleichgeordnete Allgemeinvorstellungen und gegen eine noch weiter übergeordnete Allgemeinvorstellung vorgenommen wird. So entsteht der Inhalt und der Umfang eines Begriffes, wie also z. B. der Begriff Neger gegen die übergeordnete Allgemeinvorstellung Homo (Umfang) und gegen die Nachbarbegriffe Weißer, Mongole (Inhalt), abgegrenzt wird. Alle Begriffsbildung geht daher mit Abstraktion Hand in Hand. Durch weiteres Hinweglassen von nicht Gemeinsamem kann der Begriff Mensch (Ähnliches bei allen Menschen), Primate, Säugetier, Wirbeltier, Gastraeade, Metazoon, Lebewesen abstrahiert werden. Bei dieser Abstraktion wächst der Umfang, aber der Inhalt verarmt. Gleichwohl ist der Ausgang jedes Begriffes, auch des allerumfassendsten, doch stets einmal die Anschauung gewesen. Begriffe, die ohne Anschauung gebildet werden, gehören demnach der Erfahrungswissenschaft nicht an (z. B. „Entelechie").

Die wissenschaftliche Begriffsbildung wird oft unmöglich, wo die Anschauung keine klare Abgrenzung gibt (z. B. „Drüse"). Von Einzelvorstellungen, die keine Unterordnung gestatten, lassen sich auch niemals Begriffe und Definitionen geben („Individuum", welches eben immer ein einzelnes ist). Begriffe bilden den Kern aller Wissenschaft; sie sind gleichsam Rechenpfennige des Denkens. Ohne den Begriff „Leber" wäre eine wissenschaftliche Beschreibung und Vergleichung des Organs unmöglich, da durch eine Beschreibung von zahllosen Einzellebern jede Übersicht verloren ginge, jede Verwertung durch die Schwerfälligkeit der Arbeit unmöglich würde. Der „Begriff ist eine Verdichtung des Denkens, wodurch der Überblick über tausend Dinge erleichtert und überhaupt möglich gemacht wird" (*Jahn*).

Das schon bei der Begriffsbildung mitwirkende Urteilen führt zu einer höheren Instanz der Denktätigkeit. Dies wird deutlich schon beim Begriff selbst, dessen Wesen man stets auch in der Form eines Urteiles wiedergeben kann: „der Neger ist ein schwarzer Mensch," „das Herz ist das Zentralorgan des Gefäßsystems." Solche Urteile, die nur den Weg zeigen, auf dem Umfang und Inhalt eines Begriffes gewonnen worden sind (den Begriff auflösen, analytische Urteile), führen in der Erkenntnis nicht weiter. Dies geschieht erst, wenn durch ein Urteil zwei Begriffe miteinander verbunden werden (z. B. Neger und Kopfform: der Neger ist langköpfig; rechter Vorhof und Herzsinus: der rechte Vorhof entspricht zum Teil einem selbständigen Herzsinus der Selachier). Diese Urteile fügen zusammen, sind synthetisch; sie führen auf höhere Stufen wissenschaftlicher Erkenntnisse, sind daher für den Fortschritt der Wissenschaft bezeichnend und sind die Form, in der neue Erkenntnisse ausgesprochen werden müssen. Die Beschreibung des menschlichen Körpers ist eine fortlaufende Reihe solcher Urteile.

Einen weiteren Schritt in der Erkenntnis legen wir durch die Verknüpfung zweier Urteile zurück. Diese Verknüpfung wird als Folgerung bezeichnet. Das erste Urteil begründet (Grund, ratio) hier die Gültigkeit des zweiten (Folge, consecutio).

Z. B.: Wenn der Turner einen Klimmzug macht, so kontrahiert sich sein M. biceps; — oder: wenn der N. musculocutaneus gereizt wird, so kontrahiert sich der M. biceps. Beide Arten der Folgerung unterscheiden sich voneinander. Bei der ersten wird das Verhältnis zwischen Grund und Folge nur logisch festgesetzt; gefragt wird: aus welchem Grunde, bei welchem Anlaß tritt die Kontraktion ein? Der Grund ist hier nur Erkenntnisgrund. Denn der Muskel kontrahiert sich zwar stets bei jener Bewegung, aber noch bei vielen anderen, während im zweiten Falle nach der Ursache gefragt wird. (Warum?) Hier ist der Grund Realgrund (causa efficiens), denn nie kontrahiert sich der Muskel ohne Nervenreiz.

Noch weiter führt der Schluß (conclusio), durch den aus zwei Urteilen (Prämissen) ein drittes mit Notwendigkeit folgt. In den beiden Prämissen kommt stets ein Begriff zweimal vor, der im Schlußsatz nicht mehr erscheint, eliminiert wird; von den beiden anderen Begriffen ist der eine von engerem, der andere von weiterem Umfang; im Schlußsatz erscheint der engere Begriff als Subjekt, der weitere als Prädikat, so daß durch den Schluß weitgehende neue Beziehungen der Unterordnung, oft ganz ungeahnter Art, ja in überraschender Weise zutage treten, wie sie vielfach zu den größten Entdeckungen der Wissenschaft geführt haben. Z. B.

1. Überall, wo sich Chorda dorsalis befindet, bilden sich Wirbelanlagen.
2. In einem Teile des Schädelgrundes befindet sich Chorda dorsalis.
3. Folglich bilden sich in einem Teil des Schädelgrundes Wirbelanlagen (Wirbeltheorie des Schädels in der Fassung von *Huxley*).

Aus den Folgerungen und Schlüssen bilden sich logische Gedankenketten, die weiterhin zu den wichtigen Verfahrungsweisen der Induktion und Deduktion führen. Die eine von ihnen (Induktion) beginnt mit der Anschauung und führt über Begriffe, Urteile und Schlüsse zu immer abstrakteren Erkenntnissen, schließlich zu allgemeingültigen Regeln oder Gesetzen, während die Deduktion von abstrakten Erkenntnissen (Regeln oder Gesetzen) ausgehend, den Einzelfall beurteilen will.

Zwar ist die induktive Methode vornehmlich die der Naturwissenschaften, die deduktive die der Philosophie, Mathematik und vieler sog. Geisteswissenschaften; dennoch spielt die Deduktion auch dort eine Rolle, wie z. B. in der vergleichenden Anatomie, wo aus allgemeinen Sätzen eine Einzelheit erschlossen, „Verstecktes gefunden" (Goethe) werden kann. (Entdeckung des Zwischenkiefers aus der allgemeinen Lehre der Homologien heraus, vergleichbar der Forderung des Vorhandenseins eines unbekannten Planeten und seiner möglichen Entdeckung); andererseits kann die Deduktionsmethode, wenigstens in allen Wissenschaften a posteriori (§ 2) nie der Anschauung entraten, da ja allgemeine Sätze ihrerseits stets durch Induktion gefunden worden sind.

Schließlich krönen Theorien und Hypothesen den Aufbau einer Wissenschaft. Beide werden durch ganz weitgehende Induktion erreicht und zeichnen sich dadurch aus, daß in ihnen etwas erfunden wird. Theorie und Hypothese werden häufig nur als verschiedene Bezeichnungen der gleichen Sache angesehen; es besteht aber zwischen ihnen der wesentliche Unterschied, daß bei der Theorie ein Prinzip erfunden wird, nach dem zahlreiche verwandte Erscheinungen erklärt werden können, während bei der Hypothese eine Tatsache, ein Vorgang erfunden und ein hypothetisches Urteil ausgesprochen wird (wenn A ist, so ist B). Von der Gültigkeit dieses hypothetischen Urteils hängt dann die Gültigkeit anderer Urteile ab. Darum ist eine Theorie falsch, wenn irgendeine Erscheinung dem Erklärungsprinzip widerspricht. (Die Chromosomentheorie der Vererbung ist hinfällig, wenn sich z. B. zeigt, daß die Parallelkonjugation der Chromosomen (§ 109), oder der Aufbau der Chromosomen aus räumlich bestimmt gelagerten Chromiolengruppen sicher nicht vorhanden ist; vgl. auch Waben-Faden-Gerüst-Granulatheorie des Protoplasmas §112/113.) Eine Hypothese aber ist falsch, wenn sich zeigt, daß das hypothetische Urteil nicht haltbar ist. Die Abstammungslehre ist daher eine Hypothese, keine Theorie, denn sie geht von dem hypothetischen Urteil aus, daß eine Form sich in eine andere umbilden könne. Ließe sich mit Sicherheit zeigen, daß das nicht der Fall sein kann, so wäre die Hypothese gefallen. Das läßt sich aber mit Sicherheit nicht zeigen, daher die große Bedeutung der Abstammungshypothese. Die Zuchtwahllehre ist dagegen eine Theorie, denn die Auslesevorgänge sind in der Natur mit Sicherheit nachzuweisen.

Anatomie und Metaphysik.

§ 6. Zur Begründung dieser Zusammenstellung genügt es, darauf hinzuweisen, daß die Ableitung des Menschen von tierischen Ahnen, oder die Rassengliederung der Menschheit zu Erörterungen geführt hat, die tief in metaphysische Fragen eingreifen. Es sind besonders zwei Gedankensysteme, die Naturerkenntnisse in unmittelbaren Zusammenhang mit der Metaphysik (deren Aufgaben siehe § 3) bringen, das System des Monismus und das des Vitalismus. Der Monismus hat seinen Namen daher, daß er das Wesen des Körperlichen und des Geistigen aus einem Prinzip (μόνος) heraus erklärt. Im Gegensatz zum Psychomonismus, der alles Körperliche auf psychische Faktoren zurückführen will (auch Sensualismus) — er ist zu allgemeiner Bedeutung nicht gelangt —, will der substantielle (materialistische) Monismus das Geistige aus dem Körperlichen, die Empfindung aus Bewegung ableiten (*Fr. A. Lange*). In krassester Form ist dies in *Vogts* Auffassung geschehen, daß das Gehirn das Denken sezerniere, wie die Niere den Harn. Der heutige Monismus lehrt die Allbeseelung der Substanz (wie *Giordono Bruno*, *Spinoza*, *Goethe*), aber doch mit dem besonderen Einschlag, daß nun alles Göttliche geleugnet, die Unsterblichkeit allein als Unzerstörbarkeit des Stoffes, die Freiheit als Wahn aufgefaßt wird. Hier liegt ein Beispiel der oben § 3 erwähnten Grenzüberschreitung vor. Denn diese geleugneten Wahrheiten sind Wahrheiten vom Standpunkte des Denkens; vom Standpunkte der Erfahrung aus sind sie nicht erst zu leugnen, weil sie für die Erfahrung nicht existieren. Aus der als gesichert angenommenen Abstammungshypothese wird der Entwicklungsgedanke auf die Menschheit übertragen, deren schrankenloser „Fortschritt" verbürgt erscheint, obwohl es sich bei der Deszendenz nur um körperliche Transformation handelt, von der innerhalb der historischen Menschheit nichts festzustellen ist. Völliger Nihilismus braucht nicht, aber kann, vor allem bei Ungebildeten, die Folge dieser zu Ungebühr verbreiteten Lehren werden, die vor allem außer acht lassen, daß, wenn die Organismen sich entwickeln, auch die höhere Stufe des menschlichen Denkens mit dem ihm eigentümlichen, metaphysischen Bedürfnis, samt Kunst und Religion, ein notwendiges Ergebnis dieser Entwicklung darstellt und damit alle logischen Postulate des menschlichen Denkens zu Recht bestehen. Eine Kritik im einzelnen, namentlich der falschen Anwendung des Entwicklungsbegriffes auf die Menschheit, würde hier zu weit führen (vgl. *Griesebach* und *O. Hertwig*).

Dualistische Welterklärungen haben heute für die Naturwissenschaft nur noch in der Form des Vitalismus (Neovitalismus) Bedeutung. Er führt auf *Aristoteles* zurück und hat in der mittelalterlichen Philosophie als „physikotheologischer Beweis vom Dasein Gottes" eine Rolle gespielt. (Die zweckmäßige Einrichtung der Welt setzt einen zwecktätigen Schöpfer voraus.) In der heutigen Fassung besagt der Neovitalismus im Grunde das gleiche: die Zweckmäßigkeit der Organismen, besonders die zweckmäßigen Vorgänge bei der Regeneration, setzen eine im Lebendigen wirkende besondere Kraft voraus (Entelechie).

Der Organismus wird in Gegensatz zur „Maschine" gesetzt, wobei nie bedacht wird, daß eine „Maschine an sich" ein Unding ist, daß Maschinen vielmehr, sichtbar gewordener Intellekt des Menschen, zwischen Hand des Menschen und Intellekt eingeschaltete riesige Werkzeuge sind, die also ohne Beziehung auf einen menschlichen Intellekt und eine menschliche, durch den Willen bewegte Hand sinnlos sind. Man könnte höchstens Maschinenbildner (Menschen) und Nichtmaschinenbildner (Nichtmenschen) unterscheiden. Wer also Organismen als Maschinen auffaßt, stellt sie sich eigentlich als Schöpfung höchster Intelligenz vor; wer Organismen als nicht Maschinenmäßiges mit besonderen Kräften begabt vorstellt, überschreitet die Grenzen der Wissenschaft (Seite 7), Wissenschaftlich ist es nur, das Maschinenmäßige *am* Organismus zu untersuchen.

Beide Richtungen, der materialistische Monismus und der vitalistische Dualismus besitzen Ausgänge, von denen aus wissenschaftliche Erkenntnis nicht zu gewinnen ist. Dort wird vergessen, daß wissenschaftliche Erkenntnis nur innerhalb der empirisch erkennbaren Welt möglich ist, und daß Aussagen über metaphysische Gegenstände nur Meinungen, keine Wahrheiten sind (§ 1). Der Monismus überschreitet also die Grenzen der Wissenschaft und fällt Urteile auf einem Gebiete, auf dem er nicht zuständig ist. Hier, beim Vitalismus, wird übersehen (§ 15), daß Zweckmäßigkeit, Organismus, Ganzes usw. ebensowenig wissenschaftliche Erkenntnis zulassen, da sie reine Vernunftbegriffe (regulative Begriffe § 15), Gegenstände eines Urteils, nicht aber der Erfahrung sind.

Beiden Richtungen ist noch ein weiterer Fehler gemeinsam. Der Monismus will Bewegung zu Empfindung werden lassen (Grundprinzip alles Materialismus; *Fr. A. Lange*), der Vitalismus Willen zu Bewegung. Jede Erklärung von Phänomenen, die nicht rein mechanisch bleibt, hebt sich für die Wissenschaft selbst auf. Jene Erklärungen könnten befriedigend sein, wenn Bewegung zu Empfindung und Wille zu Bewegung im Verhältnis von Ursache und Wirkung stünden und das Kausalverhältnis zwischen beiden empirisch exakt festgelegt werden könnte. Sie stehen aber zueinander nicht im Verhältnis von Ursache und Wirkung. Vielmehr ist Bewegung und Empfindung identisch und auch der Wille ist Bewegung (*Schopenhauer*); es ist dieselbe Sache, die einmal psychologisch im Bewußtsein (Empfindung, Wille), das andere Mal anschaulich in unserer Vorstellung (Bewegung) gegeben ist. Daher ist vor allem die Heranziehung des Willensaktes zur Erklärung der Finalität (*Driesch*) abzulehnen.

Apel: Wie studiert man Philosophie. Eine Anleitung zum Studium usw., zugleich eine Einführung in die philosophischen Probleme. Stuttgart: *Violet* 1911. — *Aristoteles*: Metaphysik in 14 Büchern. Übersetzt von *Rieckherr*. Stuttgart: 1860. — *Berkeley*: Abhandlungen über die Prinzipien der menschlichen Erkenntnis. Ins Deutsche übersetzt von *Überweg*. Berlin 1869. — *Büchner, Louis:* Kraft und Stoff. Empirisch-naturphilosophische Studien. Frankfurt 1855. — *Descartes, René:* Meditationen über die Grundlagen der Philosophie. Übersetzt usw. von *Buchenau*. 3. Aufl. Philos. Bibliothek, Bd. 27. Leipzig 1904. — **Deussen:* Die neuere Philosophie von *Descartes* bis *Schopenhauer*. Leipzig 1917. — **Driesch:* Geschichte des Vitalismus. — *Du Bois Reymond:* Über Neo-Vitalismus (1894). Reden, Bd. II. Leipzig 1912. — **Fleischmann* u. *Grützmacher:* Der Entwicklungsgedanke in der gegenwärtigen Natur- u. Geisteswissenschaft. (Zur Kritik des Darwinismus u. seiner Anwendung auf die Entwicklung der Menschheit.) Erlangen u. Leipzig 1922. — *Gronau:* Die Philosophie der Gegenwart. Eine Einführung in die philosophischen Hauptströmungen unserer Zeit. Langensalza 1919. — *Haeckel, E.:* Die Welträtsel. Gemeinverständliche Studien über monistische Philosophie. Volksausgabe. Bonn: *Emil Strauß*. — Derselbe: Kristallseelen. Studien über das anorganische Leben. Berlin: *Kröner*. — Derselbe: Zellseelen u. Seelenzellen. 2. Aufl. Leipzig 1923. — *Häring:* Philosophie der Naturwissenschaft. München 1923. — **Hertwig, O.:* Zur Abwehr des sozialen, ethischen, des politischen Darwinismus. Jena 1918. — *Hume:* Eine Untersuchung über den menschlichen Verstand. 5. Aufl. Philos. Bibliothek. Leipzig: *Dürrsche* Buchhdlg. 1902. — **Jahn:* Logik. Methodenlehre u. Erkenntnistheorie. Für Studierende u. Lehrer. Leipzig. 1920. — *Kramer*: Repetitorium der Philosophie der Gegenwart. Berlin u. Leipzig 1922. — **Lange, Fr. Alb.:* Geschichte des Materialismus u. Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart. Hrsg. von *Ellissen*. Leipzig: *Reclam* 1905. — *Locke, John:* Versuch über den menschlichen Verstand in 4 Büchern. Übersetzt u. erläutert von *Kirchmann*. 2. Aufl. Philos. Bibliothek. Leipzig 1894. — **Menzel*: *Kants* Kritik der reinen Vernunft. Ein Leitfaden zum Studium (nebst Orientierung über die Vorgänger *Kants* und die einzelnen Ausgaben des Originalwerkes). Berlin 1922. — *La Mettrie:* L'homme machine. Hrsg. von *Assézat*. Paris 1865. — *Monismus, Der:* Dargestellt in Beiträgen seiner Vertreter. 2 Bde. Jena: *Diederichs* 1908. — *Müller Joh.:* Handbuch der Physiologie. Berlin 1838. — *Schaxel*: Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Jena 1919. — **Schopenhauer:* Die Welt als Wille u. Vorstellung. Bd. 1 (darin: Kritik der Kantschen Philosophie). Bd. 2. — *Simmel:* Hauptprobleme der Philosophie (Kapitel 2: Vom Sein und vom Werden). Leipzig: Sammlung Göschen 1913. — *Thormeyer*: Philosophisches Wörterbuch. Leipzig 1922. — *Tirdla:* Die Form als Reiz usw. nebst

einer Betrachtung über das Verhältnis von Mechanismus, Biologie u. Tierpsychologie (über „Merkwelt“ und „Gegenwart“). Zool. Jahrbücher, Physiol. Abtlg., Bd. 39. 1923. — *Überweg-Heinze:* Grundriß der Geschichte der Philosophie. 9. Aufl. Berlin: *Mittler* 1903. — *Uexküll*: Wie sehen wir die Natur und wie sieht sie sich selber Naturwissenschaften, Bd. 10. 1922. — *Vogt:* Köhlerglaube und Wissenschaft. 4. Aufl. Gießen: *Rickersche* Buchhdlg.

b) Anatomie und Medizin.

§ 7. Haben wir bisher wichtige Beziehungen zwischen Fragen der allgemeinen Wissenschaftslehre und der anatomischen Wissenschaft festgestellt, so erhebt sich nunmehr die Frage, aus welchen Gründen sie überhaupt zur Medizin in engere Beziehungen gesetzt wird. Herkommensgemäß wird sie mit großem Nachdruck als „Grundlage“ der Medizin bezeichnet; der Chirurg, Gynäkologe, Internist u. a. müßten wissen, wie es im Körper aussieht, um ihre Eingriffe kunstgerecht vornehmen, ihre Diagnose stellen zu können. Offenbar würde es zu diesem Zweck genügen, die Anatomie so zu lehren, wie die vier Spezies in der Rechenkunst gelehrt werden, d. h. als eine Summe von Erkenntnissen, mit denen der Praktiker arbeiten könnte, wie wir im täglichen Leben mit den vier Spezies arbeiten, ohne uns um die Anatomie dort, oder die Algebra hier als Wissenschaft zu bekümmern. Daraus würde folgen, daß die Medizin der wissenschaftlichen Anatomie überhaupt nicht bedürfe. Auf Grund gleich zu erwähnender Beobachtungen könnte man sogar zu dem weiteren Schlusse gelangen, daß selbst die rein praktische Kenntnis der Anatomie für eine erfolgreiche Ausübung des ärztlichen Berufes nicht grundsätzlich erforderlich sei. Hier liegt ein nicht allgemein gewürdigtes Problem vor, dessen Erörterung uns erst klarmachen wird, daß nicht nur elementare Kenntnisse, sondern gerade Vertrautheit mit der Anatomie als Wissenschaft von jedem Arzt zu fordern ist; daß die Anatomie also mit Recht nicht nur als Grundlage, sondern als Hauptwissenschaft der Medizin anzusehen ist.

Aus der Bedeutung des ärztlichen Berufes allein geht das nicht hervor. Diese Bedeutung ist in erster Linie eine ethische. Der Arzt erscheint uns „als der bürgerliche Lebensheiland, dessen Berufsausübung in Betracht ihrer unmittelbar wahrnehmbaren Wohltätigkeit mit keiner andern sich vergleichen läßt“. (Richard Wagner). Daneben tritt der soziale Wert des ärztlichen Berufes, der besonders im Altertum anerkannt wurde, wo als Ziel galt, dem Staat gesunde, vor allem kriegstüchtige Bürger zu erhalten. Drittens hat der ärztliche Beruf eine ästhetische Seite; er gewährt das Vollgefühl der Freude am eignen Können (*Kraus*) und erweckt dadurch das interesselose Streben nach der Steigerung dieses Könnens. In diesem Zusammenhange ist zu beachten, daß es sich in der Medizin eben nicht nur um Heilung von Krankheiten, sondern auch um die Erhaltung von Gesundheit (Diätetik) und um die Verlängerung des Lebens (Makrobiotik) handelt, wie es bereits *Bacon* (§ 2) erkannt hatte.

An sich ist durch keine jener drei großen Aufgaben des ärztlichen Berufes etwas über seine Methoden ausgesagt. Die Gegenwart gibt jedenfalls der Ansicht Raum, daß man wissenschaftlich-anatomische Erkenntnisse zu diesen Methoden nicht allgemein rechnet. Es ließen sich aus der Praxis Beispiele dafür anführen, daß Mediziner mit dürftigen anatomischen Kenntnissen gute, ja erfolgreiche Ärzte geworden sind. Damit scheint es übereinzustimmen, daß heute in der Ärzteschaft bis weit hinein in die Kreise der an Universitäten wirkenden Mediziner gegen die vermeintliche Vorherrschaft der Anatomie im Unterricht angekämpft wird. Selbst das Wenige was heute Anatomen für den Unterricht als nötig befinden, wird von zahlreichen Ärzten und Physiologen als „zu viel“ erachtet.

Sehr lehrreich ist es nun, daß auch die Geschichte der Medizin dieser Ansicht scheinbar eine Begründung verleiht. Sie lehrt einwandsfrei, daß es zu allen Zeiten große Ärzte gegeben hat, die entweder gar keine Anatomie kannten, oder eine Anatomie voll grober Irrtümer; ja es lehrt eine einfache Überlegung, daß, wenn wirklich eine „richtige“ Anatomie für erfolgreiche ärztliche Tätigkeit erforderlich wäre, nie ein Arzt zum Praktizieren käme; sind doch heute eine

ganze Reihe anatomischer Einzelheiten bekannt, die der Anatomie und damit den Ärzten vor 30 Jahren völlig verborgen waren (z. B. das Reizleitungsbündel des Herzens, das ganze System des Parasympathikus, der feinere Bau des Gehirns und vieles andere).

Die Geschichte der Medizin gibt uns von unsterblichen Ärzten Kunde, die — sogar zu Zeiten, wo sich die Anatomie bereits auf achtungsgebietendem Zustand befand —, dennoch neben der in erster Linie stehenden Beobachtung und Erfahrung am Krankenbette als wissenschaftliches Rüstzeug ihres Berufes philosophische und naturphilosophische Lehren ihrer Zeit benutzten.

So beruht des *Hippokrates* (460 v. Chr.) Krasenlehre auf der Naturphilosophie des *Aristoteles*, wie übrigens die gesamte antike Physiologie überhaupt auf einer Anwendung alter naturphilosophischer Lehren (*Heidel*). Von Anatomie kannte *Hippokrates* wohl nur die Knochenlehre genauer. *Galen* (131—210 n. Chr.) kannte nur Affenanatomie und stand in den physiologischen und biologischen Theorien, die seine ärztliche Tätigkeit leiteten, in Abhängigkeit ebenfalls von *Aristoteles* genau wie auch die hochberühmten arabischen und jüdischen Ärzteschulen des Mittelalters. Anatomie des Menschen war auch ihnen unbekannt; in Salerno fanden die Sektionen an Schweinen statt. *Paracelsus* (1491—1534), obwohl Zeitgenosse *Vesals*, lehnte alle Befassung mit Anatomie ab, begründete dagegen seine Heilverfahren auf ein für die Geschichte der Naturphilosophie gewiß wertvolles System, das die „Lebenseinheit des Universums" (*Erdmann*) lehrte; (der Mensch als Welt im kleinen [Mikrokosmos] sei durch tausend Fäden mit der Welt im großen [Makrokosmos] verbunden). Der Lebensgeist (*Archäus*) und die aus den vier Grundsäften gewonnene fünfte Essenz (Quintessenz) spielte für seine Diagnostik und Therapie die maßgebende Rolle; seinen Bahnen folgte hundert Jahre später noch *van Helmont* (1578—1644). *Sylvius* (1640—1672), selbst Entdecker anatomischer Tatsachen (Aquaeductus Sylvii, Fossa Sylvii) hält sich als Arzt doch mehr an die Chemie des Lebens (Jatrochemie), und dies zur Zeit der Anatomen *Malpighi*, *Leuwenhock*, *Swammerdam* und *Harvey*. Zur Zeit *Linnés* und *Newtons*, *Morgagnis*, *Valsalvas*, *Scarpas*, *Thebesius*, *Vaters* und *Albinus* gab sich der große *Stahl* (1660 bis 1734) völlig den herrschenden dualistischen Lehren der Philosophie hin. *Sydenham* (1624—1689) vor allem betonte, daß anatomische Spezialkenntnisse dem Arzte zwar nützten, ihn aber nicht zur Erfassung des Krankheitsbildes und der Ausbildung der Heilmethoden befähigten. Ähnliche Ansichten lassen sich auch im 19. Jahrhundert nachweisen, so z. B. bei *Schönlein*, der in starker Abhängigkeit von *Schellings* Naturphilosophie stand; ferner in merkwürdiger Weise zur Zeit der Herrschaft der Bakteriologie, wo anatomische Kenntnisse gewiß für nützlich galten, entscheidenden Wert für die Beurteilung der Krankheit indes der Kampf des Organismus mit den Bakterien besaß, wiederum ganz im Einklang mit den naturphilosophischen Strömungen des Zeitalters (Darwinismus, Kampf ums Dasein).

Wesentlich für alle diese Richtungen der Medizin ist es, daß der Arzt den Kranken hinsichtlich seiner Krankheit nicht als Objekt der Naturforschung betrachtet, sondern das Krankheitsbild intuitiv erfaßt, es durch Vergleichung gegen andere Krankheitsbilder abgrenzt und aus der Erfahrung Regeln für Prognose und Therapie gewinnt. Daher kommt es — wenigstens bis in den Beginn des 19. Jahrhunderts — nicht zu einer wissenschaftlichen Erkenntnis des Krankheitsvorganges. Die Krankheit erscheint vielmehr als ein feindliches Wesen (ὄν Ontologie), das den Körper überfällt.

Neben dieser Reihe läuft indes durch die ganze Geschichte der Medizin eine zweite Reihe; sie zeigt uns Ärzte, die gerade das pflegen, was jene durch naturphilosophische Spekulationen nur scheinbar ersetzten: eine wissenschaftliche Erkenntnis des Krankheitsvorganges. Der kranke Mensch wurde hier Objekt der Naturwissenschaft; für diese Aufgabe war die Anatomie der Quell immer neuer Erkenntnisse in der Ätiologie, Diagnostik, Prognose und Therapie. Bezeichnend ist für sie, daß sie weniger theoretisiert, als nach unmittelbarer, kausaler Abhängigkeit der krankhaften Veränderungen von körperlichen Vorgängen forscht. Daher knüpft sie seit jeher an das stofflich Gegebene an, ist vorzugsweise Solidarpathologie.

Schon bei den alten Alexandrinern (200 v. Chr.) tritt das zutage. Ihre Forschungen beruhten sogar auf Untersuchungen menschlicher Leichen, bezeichnenderweise standen sie wissenschaftlich in Abhängigkeit von der Atomlehre des *Leukippos* und *Demokrit*. Nicht anders im Mittelalter: wo der Zeitgenosse des *Sylvius, Borelli*, die jatrophysikalische Schule begründete; neben *Stahl* wirkte *Hoffmann* als Jatrophysiker; zur Zeit *Sydenhams* forschte *Boerhave* nach Sitz und Ursache der Krankheiten. In *Rudolf Virchow* (1821—1902) hat diese Forschungsrichtung dann einen Abschluß gefunden. Die Krankheit war erkannt als eine Störung, die auf krankhaften Veränderungen der Elementarteile des Körpers beruhte. (Cellularpathologie), wobei es für das Grundsätzliche gleichgültig ist, ob man sich die Veränderung an einer bestimmten Stelle und auf Zellen lokalisiert vorstellt (sedes morbi), oder sie auf eine allgemeine Störung zurückführt (§ 103).

Es lehrt diese Übersicht, daß der von uns bisher allein gebrauchte Ausdruck „Medizin" einen doppelten Sinn hat. Medizin ist Heilkunst und Heilkunde. Die Heilkunst kann niemandem gelehrt werden, nur das Handwerksmäßige ist erlernbar. Zu diesem gehören zwar auch anatomische Kenntnisse; aber ärztlicher Blick, Beobachtungs- und Unterscheidungsgabe, Menschenkenntnis und ein angeborenes Etwas machen allein den Meister der Heilkunst. Ein Stück von ihm soll wohl jeder Arzt besitzen; doch macht die Heilkunst nicht das ganze Wesen der Medizin aus; unentbehrlich ist die Heilkunde als Naturwissenschaft vom Kranken. Die Fortschritte der wissenschaftlichen Anatomie sind, wie die Fortschritte aller anderen Naturwissenschaften stets zugleich Fortschritte der Heilkunde gewesen.

Hieraus ergibt sich das Urteil über die Frage, ob wissenschaftliche Anatomie eine notwendige Grundlage der Medizin ist oder nicht. Der geborene Meister der Heilkunst kann ihrer vielleicht entraten; ihm mag eine leidliche Kenntnis vom Bau des Körpers genügen; nur müßte dann gefordert werden, daß auch nur diese wenigen Auserwählten zur Behandlung Kranker zugelassen würden — eine nach Theorie und Praxis gleich unerfüllbare Forderung. Ist jenen geborenen Ärzten die Anatomie ein minderes Hilfsmittel, so ist sie für die überwiegende Mehrzahl der Ärzte eine Wissenschaft vom Menschen, die sie wirklich erlernen können. Verstehen sie sich auch nicht auf Kunst, so müssen sie wenigstens das Kunsthandwerk erlernen, um vor groben Irrtümern und Fehlern zum Nachteil der Kranken bewahrt zu werden. Für alle Ärzte aber giebt die wissenschaftliche Anatomie diejenigen Aufschlüsse, durch die allein der Mensch als Glied der Natur erkannt wird. Vererbung, Abstammung, Genealogie, Konstitution, Rasse, Anpassung, Umbildung, Entwicklung sind Grundbegriffe auch für ein wissenschaftliches Verständnis der Heilkunde, die schon *Virchow* als „einige Lehre vom Menschen", „die Summe alles Wissens vom Menschen überhaupt" bezeichnet hat. Zu all jenen Problemen steht alles, was als „nackte anatomische Tatsache" erscheint, in enger Beziehung, als sichtbarer Ausdruck von Zusammenhängen, Regeln, Gesetzen, was die zu beachten hätten, die von einem „zu Viel" an Anatomie sprechen. Diese Zusammenhänge verknüpfen alle anatomischen Tatsachen; jede einzelne läßt sich einem Allgemeinen unterordnen. Im Kleinsten erscheint das Gesetz, wie das Licht jedes Stäubchens leuchtend macht. Es geht also nicht an, jene Tatsachen selbst in „wichtige" und „unwichtige" zu unterscheiden.

Es wäre endlich zu bedenken, daß, wenn der geborene Empiriker mit wenig Wissenschaft auskommen kann, der geborene Forscher, der einmal später der Heilkunde neue Bahnen eröffnen soll, auf wissenschaftliche Ausbildung an der Universität angewiesen ist. Wir wissen nicht, wer von dem jungen Geschlecht die Fackel der Wissenschaft ergreifen und weiter reichen wird. Erlöschen dürfen wir die Fackel nicht lassen; jene heute vielfach geforderte Einschränkung des Betriebes der Anatomie wäre, wenigstens was die Erkenntnisquellen dieser Wissenschaft anbelangt, einem Ersticken der Flamme gleich.

§ 8. Daß die Anatomie stets als vorzügliches Bildungsmittel der Ärzte, die Medizin als eine Wissenschaft unter Wissenschaften gegolten hat, lehrt die Geschichte der medizinischen Fakultäten und die Geschichte der Anatomie innerhalb der Fakultäten. Die älteren Fachschulen für Medizin wurden schon früh mit den Fachschulen anderer Wissenschaften (juristischer, theologischer) verschmolzen; die Medizin bildet damit einen Teil des „Studium generale". Schon auf den ältesten Universitäten, die wir kennen, dem Museum und Serapeum in Alexandria (300 v. Chr.) war es so.

Was die medizinischen Fakultäten anbelangt, so hatten sie auf den Universitäten des Mittelalters seit dem 15. Jahrhundert durchweg mindestens zwei Professuren, eine für Medizin und eine für Chirurgie. Später trat zu ihnen eine dritte Professur für Therapie und Pathologie und eine vierte für Physiologie. Erst im 18. und 19. Jahrhundert lösten sich Geburtshilfe, Augenheilkunde und andere Sonderfächer von jenen Grundfächern los. Die Anatomie war nur an wenigen Universitäten (z. B. Leipzig) mit der Chirurgie verbunden, an den meisten anderen dagegen bezeichnenderweise mit der Physiologie.

Der Unterricht in all diesen Fächern bestand anfänglich in wirklichen „Vorlesungen" aus mittelalterlichen Werken. Unsere heutigen „Vorlesungen" haben von daher Bedeutung und Namen. Der erste, der Klinik hielt und am Krankenbett unterrichtete, war *Boerhave* um die Mitte des 18. Jahrhunderts. Auch der Unterricht in der Anatomie bestand ursprünglich aus solchen „Vorlesungen", die sich also wie eine Art Versteinerung bis in die Gegenwart hinein erhalten haben. Doch war im Gegensatz zu anderen medizinischen Fächern die Vorlesung schon seit *Vesals* Zeiten mit der Praxis der Demonstration (den öffentlichen Sektionen) verbunden (in Wien und Prag um 1400, Leipzig, Tübingen 1482). Die ersten Sezierübungen für Studenten fanden 1785 in Leipzig statt. Im 19. Jahrhundert wurden diese allgemein, und es traten Vorlesungen und Übungen in mikroskopischer Anatomie und Entwicklungsgeschichte hinzu.

Die heutigen Verhältnisse der medizinischen Fakultäten mit ihrer fortschreitenden Spezialisierung der Fächer sind demnach aus der Vergangenheit wohl zu begreifen. Unsere heutige Anatomie bringt ihren Wissensstoff in Gemäßheit ihrer Geschichte in doppelter Weise an die Hörer heran: einmal in Vorlesungen, ein zweites Mal in Übungen; das Wenige, was sie an allgemeinwissenschaftlichem Inhalt nicht an Zoologie, Botanik und Physiologie abgegeben hat, findet im anatomischen Unterricht aus Mangel an Zeit kaum noch eine Stätte. Selbst die volle Übermittlung der Tatsachen wird durch die Anforderungen des ärztlichen Berufes eingeschränkt, der gern die ganze Summe praktischer Fertigkeiten bereits auf der Universität gelehrt haben möchte.

Ähnlich unbefriedigende Zustände herrschen zur Zeit im gesamten Bildungswesen; die Ursache ist eine gemeinsame: der Wunsch, Kenntnisse zu übermitteln anstatt der Aufgabe, dazu anzuleiten, wie Erkenntnisse erworben werden (vgl. *Paulsen, Humboldt*). Daß Zersplitterung in Sonderfächer nicht unbedingt mit der Entwicklung der Heilkunde verbunden ist, lehrt schlagend der Vergleich mit der Veterinärheilkunde. In der Humanmedizin ist es der unermeßliche Wert des Individuums, der zur Abgliederung immer weiterer Sondergebiete führt. Ob diese Sonderung der Forschungsgebiete auch notwendig zur Absonderung im Unterricht führen mußte, ist hier nicht zu erörtern. Sicher scheint aber, daß praktische Fertigkeiten nur in der Praxis von jedem einzelnen unter voller Einsetzung seiner Person erworben und nur mit Opfern erkauft werden können, wohingegen die Zeit des Studiums das darbieten sollte, dessen Erwerb im späteren Leben schwer möglich ist: Erkenntnisse und Wissen.

Baas: Grundriß der Geschichte der Medizin und des heilenden Standes. Stuttgart: *Enke* 1876. — *Erdmann:* Über die Stellung deutscher Philosophen zum Leben *(Paracelsus!)* in: „Ernste Spiele, Vorträge". Berlin 1875. — *Heidel:* Antecedents of Greek Corpuscular Theories. Harward Studies in classical philology, Bl. XXII. — *Hirsch:* Geschichte der medizinischen Wissenschaften in Deutschland. München u. Leipzig: Verlag *Oldenbourg* 1893. — **Kraus*: Über den Hippokratismus. Mittlg.

des Vereins der Ärzte Steiermarks. 1894. — *Lubosch: Das Prinzip der Form und Die Reform des anatomischen Unterrichts. Jena 1922. — *Meyer-Steinegg* u. *Sudhoff:* Geschichte der Medizin im Überblick. 2. Aufl. Jena 1922. — *Pagel:* Biographisches Lexikon hervorragender Ärzte des 19. Jahrhunderts. Mit einer historischen Einleitung. Berlin u. Wien: *Urban & Schwarzenberg* 1901. — **Derselbe:* Einführung in das Studium der Medizin. Berlin u. Wien: *Urban & Schwarzenberg* 1889. — **Derselbe:* Einführung in die Geschichte der Medizin in 25 akadem. Vorlesungen. 2. Aufl. Hrsg. von *Sudhoff.* Berlin: *Karger* 1915. — *Puschmann*: Geschichte des medizinischen Unterrichts von den ältesten Zeiten bis zur Gegenwart. Leipzig: *Veit & Co.* 1889. — *Rabl*: Geschichte der Anatomie an der Universität Leipzig. In: Studien zur Geschichte der Medizin. Hrsg. von der *Puschmann*-Stiftung. Leipzig: *Joh. Ambr. Barth* 1909. — *Rindfleisch*: Ärztliche Philosophie Festrede. Würzburg 1888. — *Schönlein*: Allgemeine und spezielle Pathologie und Therapie. Nach dessen Vorlesungen niedergeschrieben u. herausgegeben. 4. Aufl. St. Gallen 1839. — *Sydenham*: Opera universa medica Ed. *Kühn.* Lipsii 1827. — **Virchow*: Die Einheitsbestr. in der wissenschaftlichen Medizin. Berlin 1849. — *Weressajeff*: Irrtümer u. Fehlschlüsse. Beichten eines Arztes. Aus dem Russischen. Ohne Ort und Jahr.

c) Anatomie und Physiologie.

§ 9. Handelte es sich bei den bisherigen Betrachtungen um eine begriffliche Abgrenzung des Gebietes der Anatomie gegen eine umfassendere und gegen gleichgeordnete Sphären, so kann eine solche Abgrenzung bei der Bestimmung des Verhältnisses, in dem Anatomie und Physiologie zueinander stehen, nicht mehr in Betracht kommen. Beide Wissenschaften haben eben nicht nur ein bestimmtes Gebiet gemeinsam, sondern das ganze Reich des Lebendigen; sie übermitteln durchweg zwei verschiedene Ansichten von diesem Lebendigen, könnten also unter dem Schema zweier Flächen einer Scheibe vorgestellt werden, die von zwei Seiten her Licht empfängt.

Wenn im allgemeinen auch der Gegenstand die Methode bestimmt, so liegt hier das wichtige Beispiel für die Unabhängigkeit der Methode vom Gegenstand vor. Jede der beiden Wissenschaften hat es mit jedem Teil des Lebendigen zu tun, aber sie tritt an ihn mit besonderer Fragestellung, demzufolge mit besonderen Aufgaben heran, nach denen sich die Methoden richten.

Fragestellung und Methodik begründen daher die Selbständigkeit der beiden Grundwissenschaften vom Lebendigen. Die Anatomie ist die Lehre von den Gestalten (Morphologie); sie fragt nach dem Wie? Die Physiologie ist die Lehre von den Vorgängen an den Gestalten und ihren Leistungen (Ätiologie); sie fragt nach dem Warum?

Selbst diese Einteilung läßt sich in der Praxis nicht streng durchführen, da die Veränderungen der Gestalten, die auch in das ätiologische Gebiet gehören, mit der Gestaltenlehre innig zusammenhängen; die Frage nach dem Wie? einer Gestalt ruft unmittelbar die nach dem Warum? hervor. Offenbar steht dieser Teil der Physiologie zur Morphologie in einem ganz besonders engen Verhältnis; man unterscheidet daher in der Physiologie eine Beziehungsphysiologie von einer Betriebsphysiologie, indem jene die die Formbildung beherrschenden, ätiologischen Verhältnisse, diese die Vorgänge an den Formen selbst untersucht. Zur Physiologie gehört demnach auch die Embryologie, indem sie Vorgänge an der unentwickelten Form, d. h. die Leistungen der Eltern beim Zeugungsakt, die Leistungen der befruchteten Eizelle und aller Phasen des sich entwickelten Keimes untersucht. In diesem Zusammenhang wird die Embryologie tatsächlich in lehrbuchmäßiger Darstellung der Physiologie zugeordnet (*Rosemann*). Da die Embryologie aber in der Praxis ganz allgemein der Anatomie zugeteilt wird, so folgt, daß sich Anatomie und Physiologie heute keineswegs vollständig von einander gelöst haben, vielmehr an der Aufgabe der Erforschung der Formbildung zu gemeinsamer Arbeit verbunden sind. An Stelle der üblichen Zweiteilung der Lehre vom Lebendigen (sog. „Biologie") haben wir daher in Anlehnung an *Rosemann* eine Dreiteilung etwa folgender Art durchzuführen:

Wissenschaft vom Lebendigen.

1. Morphologisches Gebiet. (Lehre von den Gestalten, *Rosemann.*)	2. Gemeinsames Gebiet. (Lehre von der Entwicklung und Formbildung, Embryologie und Gestaltungs- (Beziehungsphysiologie.)	3. Physiologisches Gebiet. (Lehre von den Vorgängen, *Rosemann*), Betriebsphysiologie.

Von dem „gemeinsamen Gebiet", das später ausführlich behandelt werden wird (§ 84 ff.), ist in den Darlegungen dieses Kapitels abgesehen; es handelt sich hier ausschließlich um die scharf gegeneinander abgegrenzten Sondergebiete 1 und 3. Diese Sonderung der Wissenschaften vom Lebendigen in Anatomie und Physiologie ist letzten Endes der Ausdruck einer Entwicklung, die der menschliche Geist in der Erkenntnis der Möglichkeiten der Erforschung des Lebendigen überhaupt zurückgelegt hat. Die Berechtigung, das zu behaupten, wird durch die Geschichte beider Wissenschaften dargetan. Diese Geschichte verläuft, was die Anatomie angeht, unter dem Bilde einer allmählichen Emanzipation von der Physiologie; denn die Anatomie ist es, die in jahrhundertelangem Ringen mit dem Stoff nach und nach dazu gelangt ist, ihre Aufgaben und Methoden zu erkennen und sich damit zur selbständigen Wissenschaft zu gestalten.

Die Naturwissenschaft zur Zeit *Bacons* kannte keine Anatomie als selbständige Wissenschaft. Die Stelle, die ihr in der Gesamtgliederung der Wissenschaften damals angewiesen war und die ihr zugeteilten Aufgaben sind aus dem Schema, S. 3, zu ersehen. Selbst die zu jener Zeit schon vorhandene Anatomie des Menschen von *Vesal* war nicht imstande gewesen, die Ahnung zu erwecken, daß in den hier zum ersten Male enthüllten Wundern des menschlichen Körpers Aufgaben ganz neuer Art für die Wissenschaft vorlagen.

Vesals Anatomie ist ein Lehrbuch und als solches gedacht und geschrieben. Nach heutigem Maße gemessen hat es einen Umfang von etwa 500 Druckseiten Lehrbuchformats; auch besitzt es Textabbildungen, ein wertvolles Geschenk deutscher Pädagogik. Das Werk faßt seine Aufgabe als Lehrbuch im weitesten überhaupt denkbaren Sinne: den Bau des lebendigen menschlichen Körpers darzustellen. Alle Hilfsmittel, die die damalige Zeit bot, werden in den Dienst dieser Aufgabe gestellt. (Zergliederung, embryologische Untersuchungen, Studium des lebenden Menschen- und Tierkörpers, Vivisektion). So erscheint der physiologische Gesichtspunkt festgehalten, aber mehr dem Ziele, nicht dem Vortrag der Einzelheiten nach. Dieser erfolgt vielmehr im großen und ganzen bereits so, wie wir es heute kennen, nämlich systematisch (Knochen, Bänder, Muskeln, Gefäße usw.). Hierin ist *Vesal* teils strenger als wir, indem er z. B. die Knorpel zusammen vorträgt (Gelenk-, Nasen-, Kehlkopfknorpel usw.), teils aber läßt er das funktionelle Prinzip herrschen; so trägt er die Muskeln, Gefäße und Nerven der Verdauungsorgane bei diesen vor; endlich ist ihm der Gang der Sektion ein wichtiges Prinzip der Darstellung (Schichten der Muskulatur). Auch hier aber dringt wieder ein systematisches Prinzip durch, indem z. B. die Plexus an gehöriger Stelle beim Nervensystem, nicht bei den Extremitäten abgehandelt werden. Das Ganze ist das Werk eines zwar im Geiste seiner Zeit denkenden, aber durch keine graue Theorie in der Darstellung gehemmten, durchaus ursprünglichen Genius!

In seiner Zeit steht er, insofern ihm alle anatomischen Gebilde nur „Werkzeuge" der Leistungen sind; in die Zukunft weist er aber, insofern er bereits allgemeine Merkmale der einzelnen Systeme (Knochen, Knorpel, Bänder, Muskeln, Gefäße, Häute) zusammenstellt und als erster eine „allgemeine Anatomie", die später zur Gewebelehre wurde, kennt, wenn auch noch nicht dem Namen, so doch der Sache nach (§ 12).

Der Standpunkt *Vesals* blieb zunächst unangefochten; noch *Albinus* lieferte schöne systematische Monographien der Muskeln, Knochen, Gefäße und zahlreiche Abhandlungen über anatomische Einzelgegenstände. *Boerhave* erst muß als derjenige bezeichnet werden, der die Anatomie bewußt in eine niedrigere

Stelle verwies, indem er sie der Physiologie unterordnete; jede Sonderbedeutung sei ihr durchaus abzusprechen. Das Prinzip, nach dem die Anatomie vorgetragen werden müsse, sei ausschließlich das physiologische. Die Funktionen haben nunmehr das Einteilungsprinzip zu bilden, nach dem der anatomische Stoff zu ordnen sei. *Boerhave* verfährt demgemäß.

Er beginnt seine Darstellung mit der Ernährung. Den Ausgang bildet die Beschaffenheit der Nahrung; daran schließt sich die Nahrungsaufnahme, das Kauen, die Kaumuskeln, Zähne und Zunge. Es folgt: Öffnungsbewegungen des Mundes, Platysma; Speichel, Speicheldrüsen; Magen, Magenverdauung, Blutgefäße des Magens usw.

Sein Buch, nach heutigen Vorstellungen ein kleines Kompendium, fand dann im großen seine Fortsetzung in *Hallers* Physiologie. Hier wird ausdrücklich ausgesprochen, daß die Zergliederungskunst — eine Zergliederungskunde kennt *Haller* noch nicht — ausschließlich dazu da sei, Physiologie kennenzulernen. Nichts könne man in der Physiologie wissen, als was man aus jener gelernt habe; die Anatomie habe nichts anderes zu tun, als uns ein Hilfsmittel für das Verständnis der Leistungen des Körpers abzugeben, das mit Mathematik, Physik und anderen Hilfswissenschaften der Physiologie auf gleicher Stufe stehe. Physiologie selbst aber ist ihm eine „Erzählung von den Bewegungen, die eine beseelte Maschine beleben", weswegen die Anatomie des Menschen keine erschöpfende Kenntnis gebe, sondern die „vergleichende" Anatomie, an lebenden Tieren getrieben, hinzutreten müsse (d. h. also vergleichende Physiologie, z. B. die der Atemmuskeln).

Die acht Bücher seiner Physiologie umfassen: Blut und Säfte — Atemholen, Reden — Gehirn, Nerven, Muskeln — Sinne — Werkzeuge der Verdauung — Werkzeuge der Erneuerung. Die allgemeine Anatomie der Gefäßwand, des Blutes, der Muskeln, der Nerven usw. nimmt einen großen Raum ein. Zusammenhängende Darstellungen des Skelettes, der Muskeln, Nerven und Gefäße fehlen dagegen bereits ganz. Diese Organe werden, ähnlich wie bei *Boerhave* im Kleinen, so hier im Großen, immer da abgehandelt, wo sie physiologisch untergebracht werden können, dabei auch vieles, was nur topographische Beziehungen zu den abgehandelten Organen besitzt, z. B. alle Muskeln, Nerven und Gefäße des Thorax (auch Vena azygos und hemiazygos!) einschließlich Thymus und Lunge beim Kapitel „Atemholen".

Man begreift, daß Zahlreiches, was wir heute zur Anatomie rechnen, fehlte und fehlen mußte, weil es nicht unterzubringen war. Von *Hallers* Standpunkt wäre die Berücksichtigung dieser Dinge ja ein Abschweifen vom Thema gewesen. Hierüber sagt er dann auch selbst ganz sinngemäß, daß die weitläufige Beschreibung aller Kleinigkeiten „gemeinhin einen unvermeidlichen Ekel verursache, zumal sie außerdem mehrenteils keinen sonderlichen Nutzen haben". Man sieht aber auch, daß diese Anatomie, die gar keine mehr war, den Leser und Hörer in hohem Maße befriedigen mußte. Denn alles, was vorgetragen wurde, stand in klarem Zusammenhange. Nichts war ohne Verbindung, war in dem Rahmen, der einmal ausgespannt war, echte Wissenschaft, da (§ 1) nicht die Tatsachen, sondern das Prinzip ihrer Verbindung die Wissenschaft ausmachen. So blieb der „Anatomie" jener Zeit der Vorwurf erspart, daß sie zuviel „Unwichtiges" lehre. Nur den Vorwurf könnte man ihr machen, daß sie kein Prinzip kannte, das auch das scheinbar Unwichtige als wissenschaftlich Wichtiges hervortreten ließ.

§ 10. Zwei unabhängig voneinander ablaufende Entwicklungsvorgänge führten dann ausgangs des 18. Jahrhunderts wieder zu einem der Anatomie würdigeren Zustande. Zunächst wehrte sich der Trieb nach rein anatomischer Erkenntnis, der *Vesal* beseelt hatte, gegen die Beschränkung, sich nur im Sinne einer „Funktionsanatomie" betätigen zu sollen. Die Frage, wie es eigentlich im

Körper aussehe, begann die Forscher jener Zeit wieder zu immer mehr in den Bau des Körpers eindringenden Studien anzutreiben, mit immer verfeinerten Methoden der Präparation, Injektion, Mazeration, Korrosion. Auch die allgemeinen (histologischen) Merkmale der Organe wurden mehr und mehr bekannt. Zweitens aber, und das war das Entscheidende, wurde der Begriff der tierischen Form zum wissenschaftlichen Prinzip erhoben. Das Problem der Form ist ursprünglich ein solches der Naturphilosophie gewesen und erst auf dem Umweg über die vergleichende Anatomie zur Anatomie selbst gekommen (§ 26).

Dadurch, daß man nicht wie die Physiologen (und unter den vergleichenden Anatomen noch *Buffon*), die Organe gemäß ihrer Funktion zusammenstellte und als deren „Werkzeuge" nach ihrem Nutzen verglich, vielmehr ihre gegenseitige Lage und Form zum Gegenstand der Forschung machte, gelangte man zur Unterscheidung zwischen funktionell (analogen) und anatomisch gleichwertigen (homologen) Organen (§ 29).

Die Wendung zur formalen Betrachtung vollzog sich in der Anatomie nicht plötzlich, sondern allmählich. *Sömmering*, der als Fortsetzer und Erneuerer *Vesals* auftritt, durch wissenschaftliche Neigungen und Forschungen, wie auch durch seine Freundschaft mit *Goethe* und *Kamper* ganz der vergleichenden Anatomie zugeneigt, schuf zwar in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen ein Werk, das in scharfem Gegensatz zu *Hallers* Physiologie stand; aber ganz rein tritt bei ihm das Neue nicht zutage. Er bezeichnet es als Aufgabe seines Lehrbuches, festzustellen, „wieweit man in der Kenntnis unseres Körpers gelangt sei"; er nennt dies eine „Wissenschaft", die aus sinnlichen, leicht zu prüfenden „Wahrheiten" bestehe. Er fühlt dabei zwar, wie sich der Zusammenhang mit der Physiologie lockert, vermag aber doch noch nicht, beide Wissensgebiete voneinander abzugrenzen. Dabei wehrt er mit Schärfe die Ansicht ab, daß man den toten Körper der Anatomie, den lebendigen der Physiologie zurechne und nimmt beides für die Anatomie in Anspruch, trägt seinen Stoff auch in dieser Weise vor. Hier sowenig wie bei einem Anatomen vorher (*Vesal*) oder nachher fällt die Grenze zwischen Anatomie und Physiologie mit der Grenze zwischen Totem und Lebendigem zusammen. Eine Wissenschaft der „Leichenanatomie" hat es nie gegeben. Als Ziel der Physiologie schwebte *Sömmering*, ähnlich wie *Haller*, die Erkenntnis der „mechanischen Lehre" vor, d. h. die Möglichkeit, Bau und Verrichtung in ihrem gesetzmäßigen Zusammenhang ursächlich zu erforschen, was aber erst *Joh. Müller* später klar ausgesprochen hat. Der Anatomie vermochte *Sömmering* ein eigenes wissenschaftliches Ziel noch nicht zu zeigen.

Dies tat dann sein großer Nachfolger *J. F. Meckel*. Dieses Anatomen vierbändige Anatomie ist nicht nur ein „modernes" Werk im besten Sinne, sondern auch dasjenige, das die wissenschaftliche Anatomie in einem Umfange umfaßt, wie kein Werk vorher und je nachher. Der Einfluß der Morphologie ist bereits in allen Teilen der Darstellung zu spüren. Indem er die Anatomie als „die Lehre von der organischen Bildung" definiert, zieht er zum ersten Male die scharfe Grenze zwischen ihr und der Physiologie. Die Anatomie führe ihren Namen zwar von der Zergliederung, ist Zergliederungskunde, wie er sagt, aber nicht, weil sie nur Zergliederung ist, wie Unkundige auch heute noch immer wieder behaupten, sondern weil es eines, und zwar das wichtigste Mittel ist, durch das man zur Erkenntnis der organischen Bildung gelangt. Den Inbegriff der praktischen Regeln dieses Hilfsmittels stellt er als Zergliederungskunst der Zergliederungskunde, d. h. der wissenschaftlichen Verwertung der gewonnenen Befunde, gegenüber. Die Morphologie, d. h. im Sinne jener Zeit die Lehre vom Typus und seiner Metamorphose (§ 26), ist der Leitfaden der

Darstellung, die im ersten Bande einen Abriß der allgemeinen Gestaltenlehre des menschlichen Körpers gibt (etwa entsprechend der späteren Promorphologie *E. Haeckels* [§ 48]).

Daneben tritt die allgemeine Anatomie (die spätere Gewebelehre) beherrschend auf; unter Bezug auf die Entwicklungsgeschichte wird auch die abnorme Bildung des Körpers vorgetragen und so neben der normalen die pathologische Anatomie als Teil der Anatomie dargestellt.

Die Entwicklung, die die Physiologie inzwischen genommen hat, läßt sich in ihrem Ende erkennen, wenn wir *Johannes Müllers* Lehrbuch dieser Wissenschaft, ihr grundlegendes Werk, ins Auge fassen. Sie wird da bezeichnet als „Wissenschaft von den Eigenschaften und Erscheinungen der organischen Körper und den Gesetzen, nach welchen ihre Wirkung erfolgt". Man erkennt, daß die Übermittlung der Kenntnis des anatomischen Substrates zwar noch mit unter ihre Aufgaben fallen soll, daß aber der Nachdruck der Definition jetzt bereits ganz auf ihrem zweiten Teile liegt. Aus seinem Lehrbuch kann Anatomie nicht mehr vollständig studiert werden. Das Thema ist stets das Gesetzmäßige der Vorgänge, dessen Erkenntnis sich durch zahlreiche experimentelle Einzelforschungen in gleicher Weise vermehrt hatte, wie es durch die Zergliederungen und Beobachtungen am Lebenden für das Morphologische geschehen war. Nicht die Homologien sondern die Analogien beherrschen die Darstellung, wie es z. B. bei der Schilderung der Bewegung sehr klar wird.

Gehen und Stehen könnte z. B. auch in einem anatomischen Lehrbuch im Sinne der alten „Funktionsanatomie" noch geschildert werden; hier aber wird es (Vollständigkeit, Einheit des Wissens § 1) mit der Lokomotion ganz allgemein zusammengestellt (Schwimmen, Fliegen usw.), tritt ferner in den größeren Verband der Bewegungsgesetze überhaupt (Wimper-Muskelbewegungen, automatische, reflektorische, Mitbewegungen, assoziierte, koordiierte Bewegungen). Man sieht, daß die Anatomie in der Folge doch gute Gründe gehabt hat, wenn sie auch die Lehre vom Gehen und Stehen der Physiologie überwies, da sie entweder nur ein Stückwerk als Erklärung eines Apparates im Sinne der Alten geben konnte, oder aber, wenn sie wissenschaftliche Einheit (§ 1) erstrebte, die gesamte Bewegungslehre hätte vortragen müssen, was weit über das Gebiet der Anatomie hinausgegangen wäre.

Die Physiologie hatte in dem Maße, wie sie wirklich Mechanismus der Natur wurde, aufgehört, nur angewandte Zergliederungskunde zu sein. Mit der Durchführung der exakten Methode war sie kausale Wissenschaft, Ätiologie der Natur geworden.

§ 11. Mit der weiteren Entwicklung der Wissenschaften hat sich dann das Material der Anatomie gemehrt. Die Beschreibung eines Organes endete nicht mehr bei dem dem bloßen Auge Sichtbaren. Unter berechtigter Abwendung von der Naturphilosophie, besonders derjenigen *Schellings*, die den Wahrheitsgehalt der Morphologie in Phantasmen aufgelöst hatte, baute die Anatomie in fruchtbarer Weise, rein praktisch tätig, die Einzelerkenntnisse aus. In der Pflege von Histologie, Cytologie und Embryologie, fand sie unabsehbare Aufgaben.

Für die Anatomie als Wissenschaft war das nicht ohne Folgen. Sie blieb gerade mit zunehmender Fülle der Erfahrungen auf reine Beschreibung angewiesen (*Henles* Lehrbuch der Anatomie). Die reine Tatsachenbeschreibung ist aber nicht, wie das Ätiologische in der Physiologie, bereits ein vollgültiges wissenschaftliches Prinzip, so daß nun die eine der beiden großen, didaktischen Schwierigkeiten eintrat: Worin liegt der Wert der Tatsache, wenn er nicht mehr allein in seiner Bedeutung für eine Leistung gefunden wird? Eine zweite didaktische Schwierigkeit ergab sich aus der zeitlichen Beziehung beider selbständig gewordener Wissenschaften zu einander. Die Physiologie mußte und konnte die Kenntnis in der Anatomie voraussetzen, das Umgekehrte war und ist so lange

unmöglich, wie nicht etwa die Anatomie zweimal durchgenommen wird. Das zeitliche Nacheinander des Unterrichts (selbst wo er, bis in die sechziger Jahre, in einer Hand lag), konnte nie wieder ein Neben- und Durcheinander, wie zu *Hallers* Zeiten, werden.

Während die zweite „Aporie" in der Tat unlösbar ist, hing die Lösung der ersten davon ab, ob, wie es die ältere in Naturphilosophie untergegangene Morphologie verstanden hatte, das Anatomische unter allgemeine, nicht funktionelle Gesichtspunkte gebracht werden konnte. Dies leistete der Darwinismus. Seine große Bedeutung für die Geschichte der Morphologie besteht eben darin, daß er den Wahrheitsgehalt der älteren Morphologie *Vicq d'Azyrs*, *Goethes*, *Geoffroy St.-Hilaires* und *Owens* vor dem Untergang bewahrte und ihn in einer neuen, keineswegs unanfechtbaren Form der Wissenschaft darbot. Wieder waren es deutsche Anatomen, die das Allgemeine in Darwins Lehre zum wissenschaftlichen Ausbau der menschlichen Anatomie (*Gegenbaur*) und Entwicklungsgeschichte (*E. Haeckel*, *O. Hertwig*, *Rauber*) verwerteten. Die wissenschaftliche Darstellung der Gewebelehre blieb bis zum Erscheinen des Werkes von *Fr. Maurer* noch jahrzehntelang von diesem Einfluß unberührt.

Gegenbaur definiert, wie all seine großen Vorgänger, die Anatomie als „Lehre vom Bau und der Struktur des lebenden Körpers" wobei „Bau" die gröbere Zusammensetzung aus Systemen und Organen, „Struktur" die Zusammensetzung der Organe selbst aus feineren Elementen (Geweben) bezeichnet. Bau und Struktur sind aber für den Menschen grundsätzlich keine anderen, als für die lebenden Organismen überhaupt, wenn auch die formalen Übereinstimmungen, je weiter wir uns in der Organismenwelt vom Menschen entfernen, desto schwerer zu erkennen sind. Gerade in der Feststellung dieser Übereinstimmungen liegt die wissenschaftliche Aufgabe; die Schönheit ihrer Lösung liegt in der Darstellung der Übereinstimmungen und in der Schilderung der Umbildungen, die zur Entstehung der menschlichen Organisation hingeführt haben.

Dies ist didaktisch wichtig, denn kein Teil des Körpers, der gröbste wie der feinste, ist dieser Darstellung entzogen; praktisch Wichtiges und Unwichtiges gewinnen jetzt gleichen Erkenntniswert, selbst das, was uns funktionell unklar oder unbekannt ist, kann seiner formalen Bedeutung nach gewürdigt werden. Anatomie ist Morphologie des Menschen geworden. Für das Verständnis der menschlichen Form aber ist die Morphologie, was die Grammatik und Syntax für die Sprache ist. Morphologie ist die Sprache, in der, wie die Formenwelt überhaupt, so auch der menschliche Körper zu uns redet (*Rauber*).

Damit ist, soweit die Emanzipation der Anatomie von der Physiologie in Betracht kommt, das Ende eines geschichtlich genau verfolgbaren Weges erreicht.

Aber die Entwicklung der Wissenschaft steht nicht still. Die Frage nach der Ursache der Gestaltung wurde erhoben (§ 9). Sie wurde zum Ausgang des Versuches, das bei der Bildung des Organismus Formgebende (d. h. vorwissenschaftlich gesprochen: die formbildenden Kräfte) qualitativ und quantitativ zu bestimmen. Der Vater dieses Gedankens ist *A. Rauber* gewesen; seine wissenschaftliche systematische und methodische Ausgestaltung ist das Lebenswerk *W. Rouxs*. Hiermit griff die Kausalforschung in einem entscheidenden Punkt in die Morphologie ein (§ 35). Neben die „Betriebsphysiologie", die man bis dahin als einzige kannte, trat, wie schon oben kurz erwähnt, die „Beziehungsphysiologie", für die man, da sie vorzugsweise nur am werdenden Organismus mit Hilfe des Experimentes betrieben werden kann, auch den älteren aber unscharfen Ausdruck „Entwicklungsphysiologie" verwendet, während *Roux* selbst seiner Wissenschaft den Namen Entwicklungsmechanik beigelegt hat (vgl. die Bezeichnungen in *Rouxs* Terminologie). Dadurch entstand der Antrieb zu Versuchen, auch für die gesamte Anatomie des ausgebildeten Körpers eine neue Form der Darstellung zu finden, wobei die Form durch die Funktion erklärt werden sollte (*Braus*). Obwohl sich die ursprüngliche Stellung von Anatomie und Physiologie zueinander hier genau in ihr Gegenteil verwandelt hat, kehrt die Darstellung doch im Prinzip zu derjenigen

Hallers zurück; und doch kann letzten Endes nur festgestellt werden, daß eine gegebene Form bestimmter Leistungen fähig ist, während die eigentlichen „Ursachen" der Formen viel weiter zurückliegen (§ 35).

Größere Bedeutung für die Morphologie hat die Vererbungswissenschaft gewonnen (§ 32). Im Verein mit der Erkenntnis, daß die Ursache der Entfaltung einer gegebenen Form in ihrem historisch gewordenen Keimplasma liegt (§ 32 35), ist sie die Grundlage der jungen Wissenschaft von der Konstitution des Menschen geworden (S. 109). Zwischen der Konstitutionsforschung, die die Entfaltung des Erbgutes des Einzelwesens untersucht und der vergleichenden Anatomie, die den Menschen als Vertreter seiner Spezies im Lichte der Anatomie der Tierwelt überhaupt betrachtet, steht die Anthropologie, die das Formale in der rassenmäßigen Gliederung der Menschheit zum Gegenstande ihrer Untersuchungen hat. Wie die Anatomie des Europäers nur ein besonderes Kapitel der Anthropologie ist, so ist die Anthropologie als „vergleichende Anatomie des Menschen" nur ein Sondergebiet der vergleichenden Anatomie überhaupt. Erst durch die Begründung auf die vergleichende Anatomie ist die Anthropologie eine einheitliche Wissenschaft geworden (*Klaatsch*).

Albinus: De ossibus etc. Leiden 1726; Hist. musc. ibd. 1734 de arteriis et venis 1736. Academic. annotationum libri 8. Leiden 1754—68. — **Vicq d'Azyr*, Oevres etc. Tome IV. Première section. Discours sur l'anatomie. Paris 1805. — *Boerhave*: Opera omnia medica. Venetiis 1742. — *Derselbe:* Physiologie. Übersetzt von *Eberhard.* (Dem des Lateinischen Kundigen muß das Original empfohlen werden, da der Übersetzer vieles falsch wiedergibt und durch seine Zusätze das Ganze entstellt). Halle 1754. — *Braus:* Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. I 1920; Bd. II 1924. — **Gegenbaur:* Lehrbuch der Anatomie, 1. Aufl. 1883. — **Sömmering, S. Th.:* Vom Bau des menschlichen Körpers. 5 Bde. 2. Aufl. Frankfurt 1800 (nur wenig gegen die erste verändert). — *Haller:* Anfangsgründe der Physiologie des menschlichen Körpers. Aus dem Lateinischen übersetzt. Berlin 1759. — *Haeckel, E.:* a) Generelle Morphologie 1866; b) Systematische Phylogenie; c) Anthropogenie 6. Aufl. 1910. — *Hertwig, O.:* Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. — *Klaatsch:* Die Entwicklung der Menschenmerkmale usw. „Vorträge". 1912. — *Landois-Rosemann:* Lehrbuch der Physiologie. 16. Aufl. Berlin: *Urban & Schwarzenberg* 1919. — *Lubosch:* Das Problem der Form als Gegenstand der anatomischen Wissenschaft und die Aufgaben einer Reform des anatomischen Unterrichts. Jena: *Fischer* 1920. — *Derselbe:* Was verdankt die vergleichende anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes. Jahrbuch der Goethegesellschaft 1919. — **Maurer, Fr.:* Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. 1915. — **Meckel, J. Fr.:* Handbuch der menschlichen Anatomie. 4 Bde. Halle u. Berlin 1815—20. — *Müller, Joh.*: Handbuch der Physiologie des Menschen. 2 Bde. Koblenz 1838. — *Owen*: On the archetype and Homologies of the vertebrate skeleton. 1848. — *Rauber, A.:* a) Über die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan, Leipzig 1876; b) Primitivrinne u. Urmund, Morphol. Jahrb., Bd. II, 1876; c) Primitivstreif u. Neurula der Wirbeltiere, 1876. — *Roux, W.*: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. 2 Bde. Leipzig 1895. — *Derselbe:* Terminologie der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1912. — *St.-Hilaire, Geoffroy:* Principes de philosophie Zoologique. Paris 1818. — *Vesalius, Andreas*: De Corporis humani fabrica. libri VII. — **Waldeyer*: Wie soll man Anatomie lehren und lernen? Berlin 1884.

d) Anatomie als Sonderwissenschaft.

§ 12. Nach den bisherigen Ausführungen dürfen wir den alten Namen der Zergliederungskunde (*Meckel*) auch heute noch als zu Recht bestehend ansehen, indem Anatomie diejenige Wissenschaft ist, die das durch Zergliederungskunst Dargestellte zum Ausgang von Erkenntnissen macht. So betrachtet, ist der Name unserer Wissenschaft vor der uns häufig selbst bei Anatomen entgegentretenden Mißdeutung geschützt, als ob sie sich lediglich auf die Tätigkeit des Schneidens beziehe.

Diese Tätigkeit soll damit keineswegs als etwas Minderwertiges bezeichnet werden. Wenn auch die Anatomie sich zahlreicher Methoden bedient und stets bedient hat, um den Zustand des lebendigen Körper kennenzulernen (besondere Konservierung und Gefrierschnitte, Perkussion, Untersuchung am Lebenden, besonders Akt- und Bewegungsstudien, Augen-, Kehlkopf-, Nasen-, Ohren- u. a. Spiegel, Einblick bei Operationen, Serien von Momentaufnahmen, neuerdings kinematographische Wiedergabe solcher, vor allem Untersuchung mit Röntgen-

strahlen), so darf doch nie vergessen werden, daß die Präparation an der Leiche die vornehmste und grundlegende Methode ist und bleibt. Das zeigt sich darin, daß zweifelhafte Ergebnisse anderer Methoden nur durch die Präparation geklärt werden können (*Hasselwander, Fr. W. Müller*) und daß Forschungen auf neuen Wissensgebieten, wie z. B. der Konstitutionsforschung und Rassenanatomie, solange sie nicht auf Leichenuntersuchungen begründet werden, unsichere, ja irreführende Ergebnisse zeitigen (*Lubosch*).

Als das Ziel der Zergliederungskunde haben wir die Einsicht in die Morphologie des Menschen bezeichnet. Ausführlicher läßt sich der Inbegriff dessen, um was es sich bei der Anatomie handelt, dahin zusammenfassen: Die Anatomie als Wissenschaft hat es zu tun mit der Gestalt des Menschen und ihrer äußeren und inneren Gliederung; mit der Form, Größe, Lage, Richtung und Verbindung seiner Organe, mit ihrem geweblichen Aufbau und dem Grob- und Feinbau der Elementarteile. Gestalt, Gliederung, Organform und Aufbau der Elementarteile betrachtet die Anatomie morphologisch, d. h. sie erforscht die Regeln, nach denen diese Teile im Raum erscheinen (I). Sie löst die menschliche Gestalt als ein Einzelnes aus der Gesamtheit der Natur, entrückt sie aber auch dieser Sonderung und verknüpft sie aufs neue mit den Gestalten des Lebendigen überhaupt (II). Sie gelangt zu Urteilen (§ 5) über das Beharrende und Wechselnde der Organisation, zu Schlüssen (§ 5) über die Ursachen und Bedingungen der Formbildung und Formumbildung (III) und zu Theorien und Hypothesen (§ 5) über die Stellung den Menschen im Naturganzen (IV). Sie lehrt zugleich die Methoden, nach denen diese Erkenntnisse gewonnen werden (V).

Unser Grundriß befaßt sich mit dem größten Teil dieser Aufgaben, wenngleich die Anordnung der Darstellung sich mit der eben gegebenen Gliederung nicht deckt. Die Punkte I und V finden sich vorzugsweise im speziellen Teil, die Punkte II und III im allgemeinen Teil abgehandelt. Der Punkt IV scheidet (vgl. das Vorwort) für unsere Betrachtung aus, weil hier Erkenntnisse nötig sind, die nur die spezielle vergleichende Anatomie des Menschen geben kann. Daher fehlt in dem Grundrisse die Berücksichtigung der Organe und Systeme, d. h. also das, was den eigentlichen Gegenstand der Lehrbücher der Anatomie bildet. Um so wichtiger ist es, der Bedeutung des Systems und damit dem Begriffe der „systematischen Anatomie" noch eine kurze Betrachtung zu widmen, die zugleich für spätere Teile des Grundrisses (§ 94) Bedeutung besitzt.

Die Anatomie kann analytisch und synthetisch behandelt werden. Die analytische Behandlung löst den Körper in seine Teile auf und beschreibt sie ohne Rücksicht auf ihre Zusammengehörigkeit. Die synthetische Behandlung vereinigt als topographische Anatomie das Getrennte zur ursprünglichen, räumlichen Einheit. Bei jener ersten Art der Darstellung vereinigt die Anatomie die Teile zu besonderen höheren Einheiten, die der Betrachtung zunächst als funktionelle Einheiten erscheinen. Diese Einheiten werden heute als Systeme bezeichnet. Die Systeme werden weiterhin als Verbände von Organen aufgefaßt.

In dieser Einteilung des Körpers in Systeme und Organe liegen manche Zweideutigkeiten und Abgrenzungsschwierigkeiten, die sich nur aus der Geschichte der Anatomie und aus der hineinspielenden funktionellen Betrachtung erklären. Die wissenschaftliche Anatomie darf an diesen Schwierigkeiten nicht vorbeigehen, da es gerade zu weiterer Klärung des Wesens unserer Wissenschaft beiträgt, wenn man über den Ursprung dieser Schwierigkeiten nachdenkt.

Die ältere Anatomie kannte zwar den Begriff der Organe, aber nicht den der Gewebe und Systeme im heutigen Sinne. Sie unterschied elementare Bestandteile (Bläschen, Kügelchen, Fasern) und höhere Einheiten, die aus diesen Elementsbestandteilen aufgebaut waren. Diese höheren Einheiten nannte sie „Systeme" und unterschied „allgemeine" Systeme (die überall verbreitet sind: Schleimsystem, Gefäßsystem, Nervensystem; wir würden heute Schleim-,

Blut- und Nervengewebe sagen) und „besondere" Systeme (Knochen, Knorpel, Fasern, Muskeln, seröses-, Haut-, Drüsensystem). Die Befassung mit diesen Systemen war „allgemeine" oder „systematische" Anatomie. (Vgl. z. B. die einschlägigen Kapitel bei *J. F. Meckel.*) Was die Älteren so benannten, ist heute zum Begriff des „Gewebes" geworden; so erklärt es sich, daß vielfach die Gewebe- und Zellenlehre noch „allgemeine Anatomie" heißt — ein Ausdruck, den *Gegenbaur* tadelt, da der Inhalt dieser „allgemeinen" Anatomie das Allerspeziellste des Körpers bilde. Der Tadel trifft den ursprünglichen Begriff nicht, der wirklich etwas ganz Allgemeines umfaßte, während er gegenüber einer Übertragung auf die heutige Gewebelehre zu Recht besteht. Damals schon schrieb man den Systemen, wie wir heute den Geweben, eine Textur zu. Man hatte damals allerdings in den Systemen etwas wirklich Konkretes vor sich und es ist ein Mangel aller heutigen Darstellungen, daß wir mit der Einführung des Gewebes, das uns zwar einen exakten Begriff gegeben hat, jenes Konkrete verloren haben (§ 94), denn konkret bestehen Gewebe für uns ja nur im Organverband. Es fehlt uns etwas, was es früher gab, wenn man z. B. unter dem Oberbegriff Fasersystem das Periost, die Dura mater, die Organkapseln, Sehnen, Faszien und Aponeurosen beschrieb, oder unter dem Oberbegriff des serösen Systems die Gelenkhäute, die serösen Überzüge der Organe, das Netz und das Bauchfell. Dies in einer Hinsicht sehr instruktive Auseinandernehmen der Organe und die Synthese des in ihnen allen gleichartigen Konkreten ist uns ganz verloren gegangen und durch die Gewebelehre nur unvollkommen ersetzt worden.

Auch die „topographische Anatomie" war damals etwas ganz anderes als heute. Sie rekonstruierte damals aus den getrennten (histologischen) Systemen das Organ in seiner natürlichen Lage (vgl. bei *Meckel*). Die Organe unterschied man in „einfache Organe" und „Apparate" (zusammengesetzte Teile, die durch Zusammentreten einfacher Organe entstehen, komplizierte Verrichtungen besitzen und sich nicht teilen lassen: „Fleisch gibt immer Fleisch, aber eine Hand keine Hände"). Organe waren also das Homoiomere (homoios gleich, meros Teil), Apparate das Anhomoiomere. Zu den Apparaten rechnete man die „Eingeweide", wie man es damals zusammenfassend nannte, und die Sinnesorgane. Während man einen Knochen oder Muskel als (einfaches) Organ ansah, galt die Hand dagegen als Apparat.

Das war natürlich so lange richtig, als man vom Aufbau des „Knochens" und „Fleisches" noch nichts Näheres wußte. Heute wissen wir aber, daß bei der Teilung ein Humerus so wenig Humeri oder ein Erbsenbein so wenig Erbsenbeine ergibt, wie ein Gehirn Gehirne. Denn das Wesen des Organes besteht in seiner Form und Struktur (Zusammensetzung aus differenten Geweben). Was heute die Unterscheidung von Organen und Apparaten rechtfertigen könnte, wäre nur der Wert (S. 4), den ein Teil für den Körper besitzt; funktionell ist freilich die Hand mehr wert, als das Erbsenbein, aber morphologisch schließt dies sehr allgemeine und wichtige Fragen ein. Morphologisch fehlen uns alle Möglichkeiten, Apparate gegen Organe scharf abzugrenzen, es sei denn, daß man Apparate in dem Sinne des heutigen „Systemes" gebraucht. Als Apparat ist die Hand nicht gegen den Arm, dieser nicht gegen den Körper abgegrenzt; eine funktionell unabhängige „Hand" als Apparat gibt es deshalb nicht. Freilich ist der Magen funktionell unendlich viel wertvoller als eine Phalanx; aber der Magen als Apparat ist von anderen Apparaten nicht minder abhängig wie eine Phalanx vom Handskelett und den Muskeln, Nerven, Gefäßen der Hand.

Was die heutige Anatomie als System bezeichnet, ist also hervorgegangen einmal aus den älteren „histologischen Systemen", sodann aus den funktionell höher geschätzten „Apparaten" der älteren Anatomie. Letzteres wird dadurch klar, daß auch heute noch zu Unrecht vom Bewegungs-, Verdauungs-, dem innersekretorischen Apparat usw. gesprochen wird. Indem dabei die Leistung zum Einteilungsprinzip gemacht wird, wird eine scharfe anatomische Abgren-

zung natürlich ganz unmöglich und zugleich willkürlich, denn zum Bewegungsapparat rechnet man zwei in ihrem Wesen verschiedenartige Systeme, wie das Skelett- und Muskelsystem (passiver und aktiver Bewegungsapparat), aber diese Grenze ist ganz und gar willkürlich. Denn gehört nun nicht das Bewegungsreize spendende Nervensystem nebst Gehirn und Leitungsbahnen ebenfalls dazu? Sind die ernährenden Gefäße davon ausgeschlossen? Ist der „Respirationsapparat" nur auf die dem Gaswechsel unmittelbar dienenden „Werkzeuge" beschränkt, oder gehören die sie umschließenden und bewegenden Teile des Skeletts und der Muskulatur mit dazu? Man sieht, daß mit der Erhaltung des Begriffes „Apparat" Wege beschritten werden, die sich unmittelbar zu *Hallers* Physiologie zurückwenden.

Im anatomischen Sinne hat man daher besser von Systemen, nicht von Apparaten zu sprechen. Anatomische, genetische und vergleichend-anatomische Merkmale sind es, die den Umfang eines Systems bestimmen; anatomische, insofern alle Teile eines Systems im feineren Bau gemeinsame Grundzüge besitzen (z. B. im Skelettsystem das Überwiegen des Knochengewebes; im Verdauungssystem der Bestand einer inneren Oberfläche), genetische, weil entwicklungsgeschichtlich alle Teile eines Systems aus einer umfassenderen, weniger gegliederten Uranlage durch fortschreitende Gliederung hervorgehen und vergleichend-anatomisch, weil ein stark gegliedertes System des Menschen bei primitiven Formen einem weniger gegliederten System, oft auch nur einem einzigen Organ, entspricht (z. B. das gesamte Achsenskelett lediglich der Chorda dorsalis). Das alles gibt bestimmte Grenzen; aber auch die Zuordnung von Organen zu einem gewissen System wird dadurch geregelt. Die Brustdrüse gehört aus genetischen und vergleichend-anatomischen Gründen ins System der äußeren Haut, so stark auch funktionelle Beziehungen für ihre Angliederung an den Apparat der Geschlechtsorgane sprechen mögen. Es gibt zwar einen Harnapparat und Geschlechtsapparat, aber nur ein „Urogenitalsystem", weil die Anlage für beide Bestandteile von vornherein gemeinsam ist. Schilddrüse, Epithelkörperchen und Thymus gehören nicht zum Verdauungsapparat und nicht zum innersekretorischen „Apparat", sondern zum Darmsystem, da sie aus dessen Anlage entstehen. Falsch ist es, ein Knochensystem von einem System der Gelenke und Bänder zu scheiden (wie es in vielen Lehrbüchern und Atlanten geschieht), da Knorpel, Knochen, Gelenke und Bänder aus einer Anlage hervorgehen und es somit nur ein einheitliches Skelettsystem gibt.

So ist uns heute durch die ausschließliche Begründung auf anatomische Unterscheidungsmerkmale die Gliederung des Körpers weitaus durchsichtiger als den Anatomen vor hundert Jahren geworden; trotz manchem damals vorhandenem Wertvollem ist doch das Schwankende aller Abgrenzungen in den anatomischen Werken jener Zeit nicht zu verkennen.

Besondere Aufmerksamkeit richte der Anfänger auf die Anwendung dieser Abgrenzungen bei denjenigen Systemen, in denen ein gewebliches Element vorherrscht. Skelettsystem und Muskelsystem bestehen aus Organen, den Knochen und Muskeln. Jeder Knochen und jeder Muskel ist als Organ zu beurteilen; gemäß obiger Definition besteht wohl hinsichtlich der funktionellen Selbständigkeit ein Gradunterschied zwischen einem Knochen und einer Niere, aber nicht hinsichtlich des Formwertes. Denn zahlreiche Gewebe sind es, die den Knochen, wie die Niere aufbauen. Wenn auch beim Knochen das „Knochengewebe" vorherrscht, so ist doch der Knochen mehr, als Knochengewebe; sein Wachstum, seine Ernährung, seine Reaktionen verdankt er dieser Vielheit der Gewebe. Darum haben wir uns vor jeder irreführenden Verwischung der Grenzen zwischen Gewebe und Organen zu hüten.

Man halte diese Darlegungen nicht für philologische Kleinlichkeiten. Von Großem wird im folgenden genugsam die Rede sein. Dies scheinbar Kleine zielt auch aufs Große, schon allein wenn wir an den Grundsatz alles Unterrichts erinnern: „qui bene distinguit, bene docet". (— et discit!)

Aßmann: Klinische Röntgendiagnostik der inneren Erkrankung. 3. Aufl. Leipzig: *Vogel* 1924. — *Bruns:* Die Zeichenkunst im Dienste der beschreibenden Naturwissenschaften. Jena 1922. — *Duval-Gaupp:* Grundriß der Anatomie für Künstler. 4. Aufl. 1917. — *Gerhardt:* Lehrbuch der Auskultation und Perkussion mit besonderer Berücksichtigung der Inspektion, Betastung und Messung usw. Tübingen 1866. — *Grashey:* Atlas typischer Röntgenbilder vom normalen Menschen. Lehmanns mediz. Atlanten. Bd. 5. 4. Aufl. 1923. — *Hasselwander:* Röntgenstrahlen i. d. Anat. in Lehrb. d. Rntgkde. Lpz. 1918. Bd. II. — *Derselbe:* in Fortschr. a. d. Geb. d. Rntgstr. Bd. 19. — *Hausmann:* Die methodische Gastrointestinalpalpation. 2. Aufl. Berlin 1918. — *Henle:* Handbuch der Anatomie. Bd. 1—6. 1871/73. — *Hyrtl:* Handbuch der praktischen Zergliederungskunst. Wien 1860. — *Kollmann:* Plastische Anatomie des menschlichen Körpers. 2. Aufl. Leipzig 1901. — *Mollier:* Plastische Anatomie. Die konstruktive Form des menschlichen Körpers. München 1924. — *Müller, F. W.:* Untersuchungen über die Topographie der Rumpfeingeweide. Zeitschr. f. Anat. Bd. 67. 1923. — *Ruge:* Präparierübungen. 3. Aufl. 1903. (Später inhaltlich vermehrte Auflagen von *W. Felix*).

Allgemeiner Abschnitt.

Das Lebendige, sein Wesen, seine Beurteilung, allgemeine Morphologie und Ätiologie.

§ 13. Der folgende allgemeine Abschnitt soll sich nun mit einer Würdigung jener beiden Betrachtungsweisen beschäftigen, die wir als grundlegende bezeichnet hatten: der morphologischen und ätiologischen. Hier gilt es nachzuweisen, daß sie wirklich grundlegend sind. Beide Arten der Betrachtung lassen sich auf die ganze Natur anwenden. Wäre die Anatomie nicht Wissenschaft von etwas Lebendigem, so würde sich alle Morphologie in Stereometrie, alle Ätiologie in Mechanik auflösen lassen. In den anorganischen Wissenschaften ist das möglich; weil die Reduktion der sog. Kräfte und Substanzen auf Wirkungsquantitäten letzter Einheiten möglich ist, kann dort sogar das räumliche und zeitliche Element ausgeschaltet und alles auf meßbare Wirkungen zurückgeführt werden. Als nicht reduzierbares Letztes bliebe dort nur die Zuordnung von materiellen Einheiten zu ihren elektrischen Ladungen übrig (*Häring*). Im Lebendigen ist das anders. Hier bleibt ein großer, nicht reduzierbarer Rest, eben das Leben selbst. Deshalb ist Morphologie und Ätiologie nur Stereometrie und Mechanik a m Lebendigen. Auch Stereometrie ist hier nur im weitesten Sinne zu verstehen; denn wenn sich auch die Möglichkeit denken ließe, die Gestalt der Organismen und ihrer Organe in Formeln zu fassen und dadurch exakt zu vergleichen, so ist zur Zeit noch nicht einmal der Weg sichtbar, der zu solcher Möglichkeit führen könnte. An ihrer Stelle steht heute die Promorphologie der Organismen (§ 48). Das Lebendige ist nun aber nicht wie bei einem Rechenexempel als „Rest" schlechthin da, von dem man absehen könnte, um an dem Verbleibenden Wissenschaft zu treiben, a l s o b sie unbelebt wäre. Dieser Rest, eben das Lebendige, d r ä n g t sich vielmehr in jede wissenschaftliche Untersuchung am Lebenden e i n, weil die organischen Gebilde drei Merkmale besitzen, die unmittelbarer Ausdruck des Lebens sind: ihre innerlich gegliederte Gestalt (Organisation), ihre individuelle Gestalt (Individualität) und den zweckmäßigen Ablauf des Geschehens an ihnen. Da alle drei Merkmale des Lebendigen in alle Betrachtungen, morphologische und ätiologische, eingreifen, so ist es nötig, zunächst zu klaren Vorstellungen über diese O b j e k t i v a t i o n e n des Lebens zu kommen. Dies setzt wiederum Einsicht in das Wesen des Lebendigen überhaupt voraus. Somit ist, ehe wir uns der Betrachtung der allgemeinen Morpho-

logie und Ätiologie zuwenden, eine Untersuchung über das Lebendige selbst erforderlich, die sich nach dem soeben Gesagten in zwei Abschnitte gliedern muß: über den Begriff des Lebens überhaupt und über seine Objektivationen.

I. Das Lebendige, sein Begriff und seine Objektivationen.

A. Begriff des Lebens.

Was lebendig ist, wissen wir mit Sicherheit nur aus unserem Selbstgefühl heraus, ja nur, weil wir uns selbst lebendig fühlen, ist uns der Begriff des Lebendigen überhaupt gegeben. Wenn wir sonst Begriffe bilden, so geschicht dies durch Abstraktion und Determination (§ 5). Der Begriff vom Leben aber unterscheidet sich sehr wesentlich von den uns bekannten Begriffen des logischen Denkens. Denn hier gibt es keinen Oberbegriff, unter den man „Leben" unterordnen, noch gibt es gleichgeordnete Begriffe, gegen die man es abgrenzen könnte. Es gibt nur die eine Definition: Lebendig ist das, was so ist, wie wir uns fühlen oder: Leben ist das, was wir in uns wirkend erkennen, oder ganz kurz: Leben ist Leben. Der Begriff des Lebens ist also kein objektiv gültiger (kein „konstitutiver" [*Kant*]), sondern nur ein zu einer richtigen Beurteilung des Tatbestandes anleitender („regulativer" [*Kant*]) Begriff. Nur daher kommt die Unmöglichkeit, in der Natur scharfe Grenzen des Lebendigen zu ziehen. Dies könnten wir ja nur, wenn das Leben etwas objektiv Gegebenes wäre. So aber gibt es für uns keine sichere Grenze des Lebendigen gegen Unbelebtes und Totes (zwei fälschlich miteinander als gleichbedeutend angesehene Begriffe), denn in beiden Fällen können wir unter Umständen dem Irrtum verfallen, etwas, was in Wirklichkeit lebt, für unbelebt oder tot zu halten, weil es nicht die Symptome zeigt, die wir mit dem Begriff Leben verbinden (ein ruhendes Samenkorn, ein kältestarres Tier, ein Scheintoter); anderseits könnten wir dem, was sichtlich nicht lebt, z. B. einer Flamme (*Roux*) oder einem sich gestaltlich immer gleichbleibenden Wirbel eines Baches, Leben zuzuschreiben geneigt sein, weil wir ihm unser eigenes Lebensgefühl beilegen.

In diesen Sätzen wird man nun aber scheinbar jenen Denkfehler feststellen können, der, als Petitio principii bezeichnet, darin besteht, daß man etwas Unbewiesenes als Beweismittel verwendet. Denn wie können wir objektiv feststellen, daß etwas lebt, wenn das Leben nur subjektiv erfaßt werden kann? Dieser scheinbare Fehler stellt indessen einen tatsächlichen Fortschritt in der Erkenntnis des Lebendigen dar, den einzigen, der überhaupt möglich ist; denn nur wenn wir den Begriff des Lebens, mag er an sich sein, wie er will, mit anderen Begriffen zu einem Urteil verbinden (synthetische Urteile § 5), gelangen wir zu objektiven, wissenschaftlichen Erkenntnissen vom Lebenden. Wir sammeln also, was sich überhaupt an Symptomen des Lebens feststellen läßt und setzen nun fest: dies soll als lebendig gelten; alles, was diese Symptome aber niemals zeigt und gezeigt hat, ist unbelebt; das, was sie gezeigt hat, aber nicht mehr zeigt, ist tot.

Solche objektive Merkmale des Lebens hat man manche gesammelt. Komplizierte Gestalt, Mangel der Fortpflanzung, des Wachstums und des Stoffwechsels wurden als grundlegende Unterschiede zwischen Unbelebtem und Lebendigem aufgefaßt; aber dennoch läßt sich zeigen, daß viele einzellige Lebewesen (Radiolarien) sehr einfache stereometrische Formen besitzen, daß Wachstum und Regeneration (*Rauber*, Kristalle) auch dem Unbelebten zukommt; dem Stoffwechsel Ver-

gleichbares, ja zum Teil mit ihm Übereinstimmendes kennt man im Anorganischen z. B. bei der Flamme (*Roux*) oder dem Prozeß der Schwefelsäurebereitung in Bleikammern. Dazu kommt, daß man Bewegungen, Wachstum und Teilung an anorganischem Material nachahmen kann (*Roux*). Ebensowenig scharf sind die Grenzen zwischen Lebendigem und Totem, wenn man etwa Stoffwechsel oder Bewegung oder Reaktion auf Reize als Kriterien des Lebens bezeichnen will; denn Scheintod, Eintrocknung, Winterschlaf, Kältestarre heben zwar das aktuelle Leben völlig auf, lassen aber doch das potentielle Leben, die „vita minima" bestehen. Diese aber ermangelt jener Merkmale, ohne dabei in Tod überzugehen. Sie bildet einen eigentümlichen Zustand zwischen Leben und Tod. Auch kann Tod und Leben in einem Organismus gleichzeitig vorhanden sein, da ein Wesen nicht schlagartig in allen seinen Teilen zugleich stirbt (Genaueres hierüber bei *Verworn*).

Es sind eben nicht Einzelsymptome, die das Leben objektiv charakterisieren, sondern es ist eine Summe von Symptomen, unter ihnen auch solche, die noch dem Scheintoten zukommen, dem Toten und Unbelebten aber stets fehlen.

Nach dem Vorgange von *Roux* ist man zu der Feststellung gelangt, daß das Lebendige durch neun Funktionen und zwei Prinzipien eindeutig bestimmbar ist. Diese neun Funktionen sind: Dissimilation, Aufnahme, Assimilation, Ausscheidung, Wachstum, Bewegung, Fortpflanzung, Vererbung, Entwicklung, die alle da sein müssen, wenn wir von „Leben" sprechen wollen. Diese Aufzählung ist nur für jetzt endgültig, da es denkbar wäre, daß sich für den Fortschritt unserer Erkenntnisse einzelne dieser Funktionen als zusammengesetzt erweisen und neue durch Beobachtung hinzukommen könnten. Diesen neun Funktionen sind zwei Prinzipien übergeordnet: erstens nämlich dies, daß das Lebendige jene Funktionen von sich selbst aus leisten kann (also Selbstdissimilation, Selbstaufnahme usw.), daß wir also dem Lebendigen Autoergie zuzuschreiben haben; ferner daß das Lebendige imstande ist, diese verschiedenen Funktionen so zu beeinflussen, daß sich daraus die ungestörte Erhaltung des Ganzen unter normalen, und innerhalb weiter Grenzen auch abnormen Lebensbedingungen ergibt; das Lebendige besitzt demnach auch die Fähigkeit der Selbstregulation.

„Selbst" in dieser Zusammensetzung bedeutet, daß der Faktor für die Selbsttätigkeit im Lebendigen liegt und sich auf äußere Einflüsse hin betätigt. Daß „Autoergie" und „Selbstregulation" nur Namen sind, in denen auch wieder der Begriff des Lebens, und zwar eines zwecktätigen Lebens, steckt, bedarf kaum der Erwähnung.

Alle neun Grundfunktionen und beide Prinzipien müssen vereinigt sein, wenn wir einem Ding Leben zuschreiben sollen. Damit ist der vorwissenschaftliche Begriff des Lebens zu einem wissenschaftlichen Urteil über das Lebendige geworden. Während nun alle neun Funktionen auf Veränderungen abzielen und das Prinzip der Autoergie den Ursprung dieser Veränderungen in das „Selbst" des lebenden Objekts verlegt, tritt mit der Selbstregulation etwas Neues vor uns. Jene Funktionen beherrschen den Wechsel (Stoff-, Form-, Energiewechsel), während die Selbstregulation ein Beharren in allem Wechsel verbürgt. Schon hier also taucht jener Grundunterschied im Verhalten des Lebendigen auf. Denn der Wechsel besteht in der gesetzmäßigen Folge von Veränderungen; er steht unter der Herrschaft der Kausalität. Das Beharren besteht darin, daß aller Wechsel die Form unbeeinträchtigt läßt. Nur dann hat organisches Wachstum einen Sinn, wenn es die Form nicht zerstört; Fortpflanzung, Entwicklung, Vererbung sind gleichbedeutend mit der Aussage: die Formen sind auf lange Zeit hin unveränderlich.

Beharren und Wechsel decken sich mit den uralten Problemen des Seins und Werdens, die nicht nur in der Philosophie stets eine große Bedeutung besessen haben (*Simmel*), sondern auch das gemeine Urteil der Menschheit über sich selbst stark beeinflussen. (Gibt es eine aufsteigende Entwicklung des Menschengeschlechts ?

Wird die Welt besser? Gibt es einen Fortschritt? u. a. m. *Grützmacher*). In der Philosophie sind Seinssysteme (z. B. *Eleaten, Plato, Schopenhauer*) und Werdenssysteme (z. B. *Heraklit, Hegel*) bekannt. Vielfach wurden Sein und Werden als Gegensätze, von denen nur einer denkbar sei, beurteilt. In Wahrheit sind es aber zwei Anschauungen vom Lebenden, die uns stets gleichzeitig gegeben sind; nur ihr Wert für das An Sich der Dinge ist ein besonderes Problem, das aber für die Forschung natürlich nicht in Betracht kommt.

Über das Werden ist sich jeder schon im vorwissenschaftlichen Sinne klar. Was die Wissenschaft noch dazu geben kann, sind nur die Erkenntnisse vom gesetzmäßigen Ablauf dieses Werdens. Die Einsicht in das Sein aber fehlt dem gemeinen und vielfach auch dem gereiften wissenschaftlichen Urteil so gut wie ganz; diese Einsicht hat zu allen Zeiten als etwas Besonderes gegolten. Was wollen wir darunter verstehen? Rein empirisch erleben wir ein Sein im Selbstbewußtsein; wir erkennen es in der Ähnlichkeit verschiedener Wesen, in der Wirkung der Vererbung, in der Übereinstimmung, die in vielen Merkmalen unter den Artgenossen herrscht. Über das Empirische hinaus weist aber auch das einander Unähnliche etwas Beharrendes auf, so der Schädel des Menschen und der Schädel der Selachier, die Zahl, der Verlauf und die Lage der Gehirnnerven bei einander sehr unähnlichen Köpfen, der gleiche Grundbau der Extremitäten bei höchst ungleichen Wesen. Selbst da, wo keine Extremitäten da sind, finden wir ihnen grundsätzlich ähnliche Teile vor (§ 67 ff.); ein Darmrohr entsteht nicht aus dem Nichts; es findet sich in der Gastraea; und ehe diese da ist, auf einem Teil der Oberfläche der Blastula. Auch embryologisch kann die sichtbare Mannigfaltigkeit des entwickelten Keimes ganz sicher auf eine unsichtbare des unentwickelten zurückgeführt werden. (Neopräformation *Roux* § 84.) Letzten Endes führt das Seinsproblem auf die Präformationslehre und die Ablehnung aller Neubildung überhaupt zurück. Alles Werden wird dann nur als Umbildung des Seienden aufgefaßt („Nichts entsteht, als was schon dagewesen ist; was nicht ist, können wir uns als entstehend auch nicht vorstellen." *Goethe*).

Unsere Sonderung der Beurteilung des Lebendigen nach diesen beiden Richtungen besteht also schon hiernach zu Recht. Die weitere Begründung, Fragestellungen, Methoden und Ergebnisse dieser Beurteilungsweise werden wir uns dann später vorführen.

§ 14. Über die Beziehungen des lebendigen Ganzen zu seinen Teilen, über die Herkunft des Lebens und über die Verhältnisse von Form und Funktion zueinander werden durchaus widerspruchsvolle Ansichten vertreten. Im Kampfe dieser Meinungen miteinander sollte man sich darauf besinnen, daß all diese Fragen nur widerspruchsvoll beantwortet werden können, weil entgegengesetzte Standpunkte im Urteil eingenommen werden, die notwendig in Widerstreit geraten müssen. Die Widersprüche haben entfernte Ähnlichkeit mit den Antinomien *Kants* (S. 7), wurzeln vielleicht auch in denselben Gegensätzen, die sich in jenen geltend machen. Wir wollen sie indes nicht als solche bezeichnen, zumal die kritische Grundlage, die *Kant* ihnen gegeben hat, nicht unbestritten geblieben ist. Besser ist es, sie als „Aporien" (Probleme, aus denen es keinen Ausweg gibt) des Lebendigen zu bezeichnen. Zwei solche grundlegende Aporien gibt es in der Wissenschaft vom Lebendigen. Die erste ist die von den kausalen Beziehungen zwischen Ganzem und Teil, die zweite die vom Anfang des Lebendigen.

In der ersten Aporie wird zweierlei behauptet: Die Gestalt und die Veränderung des Organismus sind allein aus der Mechanik der Teile zu erklären; dagegen: ohne einen Einfluß des Ganzen auf die Teile sind weder die Form noch die Veränderung des Organismus zu erklären. Die Auflösung dieses Zwiespaltes liegt darin, daß das Ganze und die Teile räumlich zugleich gegebene Vorstellungen sind; da der Raum eine bis ins Unendliche teilbare Kontinuität ist, so gelangt unsere Anschauung bis zu „letzten", ja in unserer Phantasie zu darüber hinaus zu postulierenden Teilen. Im gemeinen Verstand wird dieser Tatbestand nun meist so aufgefaßt, als ob das Ganze aus Teilen zusammengesetzt sei. Darin liegt die Aporie begründet. Denn wenn etwas aus Teilen besteht, so haben die Vertreter der ersten Ansicht Recht; unrecht haben sie aber doch deswegen, weil eben der Organismus kein Compositum ist, sondern ein Continuum und Totum. Geht man von diesem Totum aus, so könnte man mit einem Schein von Recht zur zweiten

Ansicht gelangen, aber doch nur scheinbar, weil man das Continuum vernachlässigt, d. h. die Tatsache, daß das Ganze eben nicht als Summen aus den Teilen folgt, nicht neben und über ihnen abzusondern ist, sondern in der Gleichzeitigkeit aller Teile da ist; mithin gibt es keine „Kraft" die dem Ganzen beigelegt werden könnte, sondern nur Wirkungen, die in den Teilen zum Ausdruck gelangen, also auch nur in und an ihnen beobachtet werden können, was die erste Ansicht behauptet. Man dreht sich also im Kreise, wenn man nicht den erwähnten Grundfehler vermeidet, sich das Ganze aus Teilen zusammengesetzt vorzustellen. Vermeidet man das, so wird man, das emperisch Gegebene allein ins Auge fassend, von Fall zu Fall Veränderungen eines, weniger, vieler, aller Teile und Wirkung solcher Veränderungen auf einen, wenige, viele, alle Teile studieren können.

Für die ätiologische Betrachtung ist also „das Ganze" ausgeschaltet. Als neben den Teilen zugleich gegebene Vorstellung ist es aber der Gegenstand der morphologischen Betrachtung. Nur als Seiendes ist es der Wissenschaft faßbar. Naturwissenschaftlich drücken wir die Vereinigung beider Betrachtungsweisen so aus, daß wir sagen: Form-, Stoff- und Energiewechsel sind an eine typische, vom Wechsel unberührte Struktur gebunden.

Die physiologische Forschung findet in der Untersuchung der Phänomene des Stoff-, Form- und Energiewechsels ein unermeßliches Feld (§ 9). Alles, was sie hier feststellt, vermag sie in streng kausale Beziehungen zu setzen, indem sie die Abläufe experimentell verfolgt. Sie muß aber die Tatsache selbst hinnehmen, daß ohne die gegebene Zelle, ohne ihre gegebene Konstitution aus zelleigenen (spezifischen) Stoffen, ohne eine spezifische sichtbare und darüber hinaus nicht mehr sichtbare Ordnung dieser Stoffe im Raum (Struktur, Metastruktur) und ohne die Wirkung der Selbstregulation ihre Forschung bodenlos wird. Die Tatsache, daß an dem kolloidalen Material des Protoplasmas und Zellkerns typische Gestaltungen vorhanden sind, die, gestört, immer wieder hergestellt werden (Malacomorphosis typica et regulatoria, *Roux*), führt uns vielleicht die allermerkwürdigste und zugleich die vollends geheimnisvolle Erscheinungsweise des Lebendigen vor Augen. Und wie der Stoffwechsel, so ist auch der Formwechsel zwar mit biophysisch und biochemisch an den Teilen ablaufenden und an ihnen erfaßbaren Vorgängen verbunden; aber auch der Formwechsel ist nur Wechsel einer gegebenen (gewordenen) Form und umfaßt keinen unbegrenzten, sondern einen sehr eng begrenzten Kreis von Änderungen dieser einen gegebenen Form. Der Strom der Energie, der alle Wesen durchflutet, ist der gleiche; aber trotzdem sind diese Wesen jedes vom anderen verschieden, jedes typisch, jedes die Energie spezifisch verarbeitend und spezifischer Selbstregulation fähig. Diese typische Struktur würde vom kausalen Standpunkte nur dann erklärbar sein, wenn wir sie auf eine andere historisch ältere, dann aber ebenfalls typische Struktur zurückführen könnten.

In der zweiten Aporie wird behauptet, einmal, daß das Leben einen ersten Ursprung gehabt habe (Lehre von der Urzeugung), sodann daß es keine Urzeugung gebe, daß vielmehr nur Leben von Leben abstamme. Die Erklärung dieses Widerspruches liegt in der Anwendung des Kausalitätsgesetzes auf die irrationale Vorstellung des Lebens und seiner Objektivation. Das Kausalitätsgesetz verlangt für jeden Zustand einen früheren, auf dessen Veränderung der spätere folgt. Das Lebendige ist aber kein objektiv allein feststellbarer Zustand, sondern zugleich Aussage über etwas Subjektives; mithin führt die Anwendung der Causalität auf das Wesen des Lebendigen zu unauflösbaren Schwierigkeiten und unausgleichbaren Gegensätzen.

Nur dann, wenn wir das Subjektive aus dem Begriff des Lebendigen und dem seiner Objektivationen ausschalten könnten, nur dann könnte man einen unbelebten Zustand annehmen, der zum belebten wird. Wiederum ist es die ätiologische Betrachtung der Physiologie, die jene Ausschaltung unbedenk-

lich vornimmt. Für sie gibt es keine lebendigen Organismen (Zellen), sondern nur lebendige Substanz. Das ist an sich ein Unding, da das „Leben" nur im Gefühl des Lebens begriffen wird, dies aber ein „Selbst" voraussetzt, keine „Substanz". Da aber die Frage nach der Entstehung des Lebens eine wissenschaftlich berechtigte ist, so muß die ätiologische Forschung, um überhaupt einen Angriffspunkt zu haben, zur lebendigen Substanz greifen. Es genügt ihr, ein stabilisiertes System von bestimmter Entwicklungsfähigkeit (*Jensen*) als Ausgang für die spätere Organisation anzunehmen. Die dem Begriffsgebäude des Darwinismus entnommene Hilfstheorie von der Auslese des Passenden wird herangezogen, um die allmähliche Steigerung der Komplikation des Systems begreiflich zu machen.

Schalten wir dagegen jenes subjektive Selbstbewußtsein des Lebens aus dem Begriff des Lebendigen nicht aus, so steht und fällt der Begriff des Lebens mit dem belebten, bestimmt geformten, individuellen Organismus: wir haben wiederum die ätiologische Betrachtung koordiniert der morphologischen. Für diese kann daher auch nur der Satz gelten, daß Belebtes nur von Belebtem (omne vivum ex ovo) stammt. Hier würde „Entstehung der Organisation und Individualität aus nicht Organisiertem und Individualisiertem" bedeuten, daß jenes Subjektive in uns spontan entstehen könnte. Von diesem Standpunkt ist daher die Annahme der Urzeugung abzulehnen. Ihren klassischen Ausdruck hat diese Überzeugung in *R. Virchows* Satz Omnis cellula e cellula und ihrer Erweiterung Omnis nucleus e nucleo gefunden. Die Lehre führt weiterhin zu der Annahme der Kontinuität der spezifischen Gewebe (Knorpel von Knorpel usw.), letzten Endes zur Mosaiktheorie des Protoplasmas, zur Lehre von den organbildenden Keimbezirken und der Keimbahn (§ 90ff.).

Die offenbare Schwierigkeit, vor die sich die Lehre Omnis cellula e cellula gestellt sieht, ist die, daß kolloidale Massen, organisiert wie unsere heutigen Zellen, zur Zeit des feurig-flüssigen Urzustandes der Erde schwerlich existenzfähig gewesen sind. Hier hilft dann nur entweder die Ausdehnung der Organisations- und Individualitätsvorstellung auf den Kosmos (Kosmoorganismus *Fechner*) oder die Ausdehnung des Lebensbegriffes überhaupt auf alles Anorganische (*Preyer*).

Fechner hat mit seiner Lehre vom Kosmoorganismus den Begriff des Lebens auf den ganzen Kosmos ausgedehnt und das gesamte Weltsystem als einen Urorganismus aufgefaßt, dessen Wesen in den unlösbaren gegenseitigen Beziehungen aller Einzelerscheinungen zueinander bestehen soll. Der heutige Zustand würde daher das Leben zwar auch noch in solchen, aber nicht mehr in den ursprünglichen Beziehungen zeigen. Etwas durchaus Richtiges liegt darin; denn die harmonischen Anpassungen der Einzelindividuen aneinander (männlicher und weiblicher Organismus, Tier und Pflanze, Fleisch- und Insektenfresser) und die in der Aufrechterhaltung dieser Beziehungen offensichtlich herrschende Selbstregulation des ganzen Kosmos weist auf das Bestehen einer überindividuellen Einheit und Organisation hin, von deren Wesen wir uns freilich keinerlei Vorstellung machen können, so daß sie für die wissenschaftliche Betrachtung ausscheidet. Sie ist aber vom philosophischen Standpunkt widerspruchsfrei, weil sie von einem gegebenen Urteil über das Lebendige ausgeht, das zwar von dem der Naturwissenschaft abweicht, aber durchaus statthaft ist.

Ähnlich will *Preyer* das Organisierte als das Primäre ansehen, das bei der Abkühlung des Erdballes das Nicht-mehr-Organisierte aus sich habe entstehen lassen. Wenngleich wir uns von dem Wie? eines solchen Urzustandes keine Vorstellung machen können, so verlangt sie nichts Denkunmögliches von uns und würde die „Probionten" als abgesunkene Formen des Lebendigen innerhalb des Anorganischen überhaupt verständlich machen können. Doch bliebe hier die Entstehung der Organisation und Individualität ungeklärt, wie es auch bei der Urzeugungslehre des Monismus (*E. Haeckel*) und allen Urzeugungslehren überhaupt der Fall ist. Bemerkenswert ist die neuerdings von *W. Roux* entworfene, die unter Anwendung des Selektionsprinzips von der Tatsache ausgeht, daß außerhalb des Lebendigen Systeme vorkommen, die zum Teil Merkmale des Lebendigen aufweisen (vor allem das der Assimilation [*Flamme*], daher ihre Bezeichnung als „Gleichesbildner" Isoplassonten *Roux*). Wenn daran (*Roux*) die Entwicklung weiterer Formen („Selbstbeweger",

Autokineonten — „Selbstteiler", Automerizonten — „Vererber", Heridonten) als Stufen der Entstehung des Lebendigen unter Einwirkung der Zuchtwahl theoretisch angeschlossen und ihre künstliche Erzeugung im Prinzip — ohne Rücksicht auf die Möglichkeit der Verwirklichung — für denkbar gehalten wird, so schließt der Schritt vom „Probionten" zum „Bionten" (Automerizonten) den „Erwerb" der Organisation und Individualität ein, gegen den sich eben die geltend gemachten grundsätzlichen Bedenken richten. Die kausale und morphologische Beurteilung von der Entstehung des Lebendigen sind zur Zeit miteinander nicht vereinbar.

Wir schließen die Erörterung noch einer dritten widersprechend beantworteten Frage an, die aber nicht auf eine Aporie zurückführt, sondern schlechthin unberechtigt ist. Es ist die, ob die Form die Funktion oder die Funktion die Form beherrsche? Der logische Fehler der Frage ist, daß hier nicht zwei Zustände miteinander in kausale Verknüpfung gesetzt werden, wie es allein statthaft ist, sondern zwei Anschauungen, die wir von demselben Organismus haben. Man kann Form und Funktion so wenig durcheinander erklären, wie etwa die Tonart durch den Rhythmus eines Musikstückes. Hierbei handelt es sich natürlich nicht um das Verhältnis zwischen Form und Funktion innerhalb eines gegebenen Organismus. Denn hier, wo für die Forschung nur kausale Abhängigkeiten bestehen, trifft man denn auch sehr mannigfache Verhältnisse an. Es gibt da funktionslose Formen (afunktionale Periode der Entwicklung, *Roux*, hervorgerufen allein durch Vererbung); es gibt Formenwechsel (Formen, abhängig von Funktionen, funktionelle Anpassung) und Funktionen, ermöglicht durch das Auftreten neuer Formen (Funktionswechsel, z. B. der Placoidorgane der Selachier zu Zähnen, sobald diese Organe in der Mundschleimhaut entstehen). Aber alle diese im einzelnen sehr verwickelten Beziehungen kausaler Art sind nur möglich, insofern überhaupt eine Form gestaltet und gleichzeitig eine Funktion vorhanden ist. Es hat niemals eine Form ohne Funktion oder eine Funktion ohne Form gegeben. In der Praxis kann man also zwar Formen durch Funktionen verständlich machen (Gestalt des Herzens durch den Blutstrom, Gestalt der Zähne durch die Nahrungsaufnahme), aber nur insoweit, als das Gegebene vorausgesetzt wird, das selbst wieder ein anderes Gegebenes voraussetzt. Die Existenz an sich dieses Gegebenen, z. B. der Kehlkopfknorpel, des gekrümmten Herzschlauches, der Placoidorgane ist funktionell nicht weiter erklärbar. Ebenso kann man die Funktionen aus der Form herleiten (Gelenkbewegungen aus der Gestalt der Gelenkkörper, Strömung des Blutes aus der Gestalt des Herzens); Diese wie die obigen Ableitungen sind letzten Endes aber Umschreibungen eines teleologisch beurteilten Tatbestandes.

Abderhalden: Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier. 2. Aufl. Berlin: *Springer.* 1924. — *Fechner:* Einige Ideen zur Schöpfungs- und Entwicklungsgeschichte der Organismen. Leipzig 1873. — *Häring:* 1923. S. o. S. 13. — **Jensen:* Artikel „Leben", in Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. VI. Jena 1912. — *Preyer:* Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens. Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme. Berlin 1880. — *Derselbe:* Über die Erforschung des Lebens. Jena 1873. — *Rauber:* Regeneration der Kristalle. I. u. II. Teil. Leipzig 1895—96. — *Roux:* Artikel „Kausale Perioden", in Terminologie. 1912. — *Derselbe:* Artikel Leben, Lebewesen, Elementarfunktionen in Terminologie der Entwicklungsmechanik. 1912. — *Derselbe:* Das Wesen des Lebens. Kultur der Gegenwart. Allgemeine Biologie. 3. Teil Abt. IV. Bd. 1. Leipzig: *Teubner.* 1915. — *Derselbe:* Über die Flamme, Probionten und das Wesen des Lebens (nebst Literatur vor allem der eigenen Veröffentlichungen *Rouxs* über dies Thema). Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 51. 1922. — **Simmel:* Vom Sein und vom Werden, in Hauptprobleme der Philosophie. 3. Aufl. Sammlung Göschen. 1913. — *Verworn:* Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Kap. 2—4. Jena: *Fischer.* 1901.

B. Objektivationen des Lebens (Organisation, Individualität, Zweckmäßigkeit).

1. Organisation.

§ 15. Die drei hier zusammengefaßten Begriffe sind oben als objektive Merkmale alles Lebendigen bezeichnet worden. In dem systematischen Aufbau unserer Darstellung muß daher ihre Erörterung hier als Voraussetzung für Späteres ihre Stelle finden. Die beiden ersten Begriffe haben das eigentümlich Gemeinsame, daß sie sich jeder logischen Definition entziehen. Es sind so wenig wie Leben überhaupt, objektive (konstitutive S. 29) Begriffe; sie haben weder Oberbegriff noch Grenzbegriffe; sie sind also irrational, d. h. durch begriffliches Denken nicht restlos zu erfassen. Von der Zweckmäßigkeit können wir wohl eine klare Definition geben, da wir zweckmäßige Apparate der Technik kennen („Übereinstimmung zwischen Form und Bestimmung"); das Irrationale macht sich hier erst bei der Übertragung dieser Definition auf das Lebendige geltend.

Wenden wir uns einer Untersuchung der Probleme der Organisation zu. Jede hier versuchte Definition muß in dem Obersatz schon eine Umschreibung der Organisation bringen, z. B. diese: „Ein Organismus ist ein einheitliches Gefüge von Teilen, die in Wechselwirkung zueinander stehen, sich wechselseitig wie Zweck und Mittel verhalten"; ganz abgesehen davon, daß der Organismus eben nicht ein „Gefüge" ist, läßt sich das im Organismus bestehende Verhältnis zwischen Ganzem und Teil sprachlich überhaupt nicht erfassen. Gerade in diesem Verhältnis liegt das Irrationale des Begriffes der Organisation. Die Irrationalität ist eine dreifache (genetische, formale und kausale Irrationalität).

Die genetische Irrationalität besteht in folgendem: Wir sehen einen Organismus aus Teilen bestehen und lassen daher den Organismus „zusammengesetzt" sein. Dennoch ist ein Vorgang, wie der einer „Zusammensetzung" nirgends nachweisbar, namentlich nicht während der Entwicklung. Hier kommt nicht wie bei einem Aggregat oder bei der Bildung eines Kristalles ein Teil zum anderen hinzu, sondern Ganzes und Teile sind auf jeder Stufe gleichzeitig da; „das Ganze bildet die Teile" legt sich in sie auseinander. Die formale Irrationalität besteht in folgendem: Denkmöglich sind die Organe eines Körpers nur in Beziehung auf einen Organismus; darstellbar und präparierbar sind sie aber immer nur als Einzelteile. Infolgedessen entsteht zwischen dem, was die anatomischen Präparate für unser Studium sind und dem, was sie für unser Denken sein müssen, ein Widerspruch. Ein Objekt „Gehirn" kann nicht beurteilt werden wie ein Objekt „Schwungrad" einer Maschine; dieses hat auch an sich einen Sinn, jenes nicht. Schon die überall durchgeschnittenen Gefäße und Nerven eines isolierten Gehirnes weisen auf Kontinuität des ganzen Körpers hin. Könnten wir uns einmal denken, daß uns überhaupt kein tierisches Wesen bekannt wäre, so würde ein „Gehirn" nur ein unverständlicher Klumpen breiiger Masse sein. Auch aus diesen Überlegungen ergibt sich die Sinnlosigkeit der Annahme einer irgendwie für möglich gehaltenen „Leichenanatomie" (§ 10). Die kausale Irrationalität besteht in folgendem: Die Lebenserscheinungen des Organismus lassen sich nur auf die Lebenserscheinungen seiner Teile zurückführen. Jeder Teil ist von Einfluß auf die Tätigkeit des Ganzen. Trotzdem erscheinen die Lebensvorgänge der Einzelorgane wiederum durch einen leitenden Einfluß des Ganzen geregelt zu werden. (Harmonie aller Wachstums- Stoffwechsel- und Formbildungsvorgänge z. B. Erhaltung der Proportionen aller Teile, Zeitpunkt der Ossifikationen [S. 106]. Endlich aber ist noch jeder Teil die vermeintliche Ursache der Tätigkeit aller anderen Teile (z. B. die Kette: Tätigkeit des Sehorgans — geordnete Muskeltätigkeit — Körperbewegung — normaler Kreislauf — Ernährung des Sehorgans).

Die Frage ist nun die, was wir wissenschaftlich, also aus der Erfahrung am Gegebenen heraus, vom Organismus aussagen können. Entwicklungsgeschichtlich läßt sich nur feststellen, daß ursprünglich Ganzes und Teil zusammenfallen (die befruchtete Eizelle), und daß dann das Ganze in zunächst wenigen, dann vielen Teilen fortbesteht. Ein Ganzes, losgelöst von seinen Teilen, existiert nicht. Formal läßt sich nur feststellen, daß eine gegliederte Gestalt da ist, eine durch Bindegewebe, Nerven und Blutgefäße, glatte und quergestreifte Muskulatur zu einem Kontinuum verbundene Einheit, die wir künstlich in Teile (Organe, Zellen) zerlegen können. Ein kausales Verhältnis zwischen zwei Teilen des Körpers besteht nicht, weil keine eindeutige Beziehung zwischen zwei Veränderungen in der Zeit besteht, vielmehr die Veränderung in einem Organ, die wir als Folge der vorhergehenden Veränderung eines anderen Organes ansehen könnten, zugleich wieder die Ursache der Veränderung in dem ersten Organ sein müßte (z. B. Herztätigkeit, die Ernährung der Medulla oblongata besorgend, aber auch von der Tätigkeit der Medulla oblongata abhängig). Die Tatsache, daß ein exstirpiertes Herz automatisch schlägt, widerstreitet dem nicht, da die automatischen Zentren im Herzen im normalen Leben für die Herztätigkeit nicht ausreichen. Ähnlich liegen die kausalen Beziehungen zwischen einem Teil und allen übrigen, und zwischen dem Ganzen und den Teilen, auf die schon oben hingewiesen worden ist. Die heute vielfach gern angewendeten Worte „Ganzheit, Ganzheitsbezogenheit" sind modische Schlagworte; man muß sich vor ihrer Anwendung hüten, wo es sich um ätiologische Fragen handelt.

Vielfach hat man geglaubt, einer Ganzheitswirkung auf der Spur zu sein, z. B. in der Wirkung der Anwesenheit von Stoffwechselprodukten endokriner Drüsen. Man weiß z. B., daß der Ausfall der Schilddrüsenfunktion bei Froschlarven die Korrelation der Entwicklung stört (*W. Schulze*); die Proportionen des Körpers werden als unter dem Einfluß der Hypophyse stehend beurteilt. Gleichwohl kann hier natürlich nicht von einer wirkenden „Ganzheit" gesprochen werden, da es sich eben nur um die Wirkung der Hypophyse oder der Schilddrüse handelt, die ihrerseits wieder (immer im normalen Körper) unter der Wirkung der Nerven, der Gefäße, der Atmung, der Ernährung, der Geschlechtstätigkeit usw. steht. Es wäre auch sehr wohl möglich, daß alle Organe innere Sekrete ins Blut abgeben. Die Beziehungen der Teile zueinander wären dadurch nur verwickelter, aber es wäre ein Denkfehler, die Wirkungen allgemein verbreiteter Stoffwechselprodukte eines Organes für Wirkungen „des Ganzen" zu halten. Man könnte nun — und das geschieht vielfach (§ 6) — einen psychischen Faktor nach Art des Willens als vom Ganzen ausgehende Ursache annehmen. Entweder wäre dies ein immaterieller Faktor (Entelechie, Dominante), dann wäre er für die Forschung nicht vorhanden, (S. 7 Nr. 1) oder er wäre materiell als Wirkung energetisch faßbar, dann würde das oben Gesagte auch für ihn gelten. Denn entweder wäre er an einem Punkte, z. B. dem Gehirn, lokalisiert, stünde dann also in Abhängigkeit von Ernährung u. a. oder er wäre in jedem Organ wirksam und die Wechselwirkung fände auch hier statt.

Dynamische Wirkungen, die von einem Zentrum ausgehen und die Bildung des Organismus weitgehend beeinflussen, scheint es tatsächlich zu geben. Vielleicht ist bereits jede Zellteilung als ein dynamischer in die Umgebung ausstrahlender und sie durch Fernwirkung aktiv beeinflussender, andere Zellteilungen hervorrufender Vorgang anzusehen (*Gurwitsch* § 107 ff.). Noch wunderbarer erscheint die Tatsache, daß es zur Zeit der Gastrulation bei Amphibienlarven einen Zellkomplex gibt, der nicht nur auf die Umgebung entwicklungserregend wirkt, sondern auch qualitativ diese Umgebung formbildend beeinflußt, während er selbst in hohem Maße von seiner Umgebung unabhängig zu sein scheint. Versenkt man einen solchen, dem Mutterboden entnommen Organisator einer Froschlarve in eine Tritongastrula, so wird unter seinem formbildenden Einfluß das Tritonzellmaterial zu Froschgewebe und Froschorganen umgestaltet (*Spemann* und *Mangold*). Wie leicht ersichtlich wird die obige Darstellung dadurch nicht aufgehoben, da die auslösende Zellteilung selbst irgendwie ausgelöst werden muß, und es z. B. im Falle des „Organisators" festzustehen scheint, daß er seinerseits vom Organismus beeinflußt werden kann, ja daß Bezirke, die anfänglich vom „Organisator" abhängig waren, später selbst zum

Organisator werden können (*Spemann* 1924). Die als typisch für die Organisation anzusehenden, irrationalen Wechselwirkungen werden also auch dadurch nicht aus der Welt geschafft.

Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß morphologisch unmittelbarer Gegenstand der Erkenntnis nur die Gestalt des Ganzen, seine Gliederung, die Formen seiner künstlich aus dem Zusammenhang gelösten Teile und die Art ihrer scheinbaren Zusammenfügung werden können, und daß unsere Erkenntnisse hier desto sicherer werden, je weniger wir den Zusammenhang zu zerstören genötigt sind, im Ideal also durch die Untersuchung am Lebenden; und daß ätiologisch aus dem Studium des Organismus nur Bruchstücke von Kausalketten herausgelöst und als relativ selbständig erkannt werden können. Die Fesstellung der wahren Ursachen der Gestaltung muß andere Wege gehen (§ 32—35).

Mit diesen Überlegungen hängt die Frage nach dem Wert der Organe zusammen. Wert setzt ja einen Maßstab voraus, und auch hier kann der Maßstab physiologisch oder morphologisch gewählt werden. Wertmesser überhaupt kann nur die Notwendigkeit sein. So könnte man zunächst von den lebensnotwendigen Organen sprechen. Lebensnotwendig könnte ein Organ heißen, wenn sein Mangel den Tod herbeiführt. Die Zahl solcher Organe ist nicht groß, da primitive Tiere sogar ohne Gehirn, Rückenmark usw. leben können; hinsichtlich des Menschen liegen die Dinge natürlich darin anders. Lebensnotwendigkeit könnte aber auch heißen: zum Optimum der Lebensführung befähigend. Hier könnte es schon fraglich sein, ob selbst unscheinbare Organe, wie Nägel, Wollhaare, ja selbst rudimentäre Organe (Wurmfortsatz) oder in ihrer Bedeutung dunkle Organe (Tonsillen) nicht einen „Wert" besitzen. Notwendigkeit könnte aber drittens bedeuten, daß es, wenn die Organisation eines Wirbeltieres überhaupt gegeben ist, keinen überflüssigen Teil gibt, weil alle Bildung notwendig aus der schon vor undenklichen Zeiträumen gegebenen Anlage hervorgeht. Diese morphologische Notwendigkeit haben wir als Maßstab bei der Beurteilung auch der Organe unseres Körpers anzulegen. Nicht was die Organe etwa für den Organismus leisten, steht hier in Frage, sondern in welchen Beziehungen sie zur Anlage überhaupt stehen. Fragen wir von diesem Standpunkte aus nach dem „Wert" der Haare oder Nägel, so stehen die Aufgaben der vergleichenden Anatomie des Menschen in voller Größe vor uns.

§ 16. Von einer solchen Bewertung der Organisation machen wir weitgehende Anwendung, wenn wir von niederen und höheren Organisationen sprechen.

Vergleichen wir ausgebildete Organismen miteinander, so erfahren wir z. B., daß es Wesen gibt, bei denen der Magendarmkanal nur eine ungegliederte Höhlung darstellt, oder solche, bei denen das Herz ein ungeteilter Schlauch ist, oder solche, bei denen der Schädel nur eine aus einem Guß gefügte Knorpelkapsel bildet. Wir kennen Geruchsorgane, die zeitlebens ohne Drüsen bleiben, Gehörorgane, deren Schneckengang durch einen kurzen Blindsack dargestellt wird usw. Durch diesen Vergleich verschiedener Organisationsstufen miteinander und aus dem Studium der embryonalen Entwicklung ist man zu der Vorstellung gelangt, daß die innere Entfaltung der Organisation auf einer Teilung der dem Organismus obliegenden Arbeit beruhe („Arbeitsteilung"), und daß die sich hiermit einstellende reichere Gliederung eines einfacheren Urorganes zugleich dazu führe, daß die koordinierten neuen, dem Urorgan subordinierten und an seine Stelle getretenen sekundären Organe in ihrem Bau voneinander verschieden werden (Differenzierung). So kann man die Entstehung der Organisationen auch bezeichnen als Entstehung von Differenten aus Indifferentem, wobei zunächst zwischen dem scheinbar Indifferenten aber mit unsichtbarer Mannigfaltigkeit Begabten und einem tatsächlich in beiderlei Hinsicht Indifferenten nicht unterschieden werden soll (§ 84).

Das Verhältnis von Arbeitsteilung zu Differenzierung ist ähnlich zu beurteilen wie das zwischen Form und Funktion; wir wissen nicht, ob die Arbeitsteilung der Differenzierung oder diese jener vorhergeht. Differenzierung kann z. B. schon in

größerer Mannigfaltigkeit des gegebenen Keimes (§ 84) vorgebildet sein; die „Arbeit" wäre nur das auslösende Moment, die Arbeitsteilung die Folge. Beim Vergleich der ausgebildeten Formen scheint es im Gegensatz dazu so, als ob der „Gebrauch" der Differenzierung vorhergehe. Auch hier wird also am Besten nur von einem Parallelismus zwischen Arbeitsteilung und Differenzierung gesprochen.

Diese Begriffe nun verwenden wir zur Bestimmung der Organisationshöhe. Wir nennen eine niedrige Organisation diejenige, bei der die Arbeitsteilung und Differenzierung fehlt, höhere Organisation die, bei der die Arbeitsteilung und Differenzierung in Vergleich zu jener vorgeschritten ist. Ein Organismus, dessen Magendarmkanal aus einem geradegestreckten Rohre besteht, ist in diesem Merkmal primitiver als einer, der an dessen Stelle ein in Magen, Mittel- und Enddarm gegliedertes, vielfach gewundenes Rohr mit differenzierten Epithelbezirken und typischen Unterschieden in der Gestalt der Drüsen und des Schleimhautreliefs besitzt. Niedere Organismen haben eine segmentale Niere in Verbindung mit der Leibeshöhle; höhere eine aus dem Verband mit der Leibeshöhle gelöste, innerlich reich gegliederte Niere, Harnleiter, Harnblase. Primitiv ist der Zusammenhang zwischen Harn- und männlichen Geschlechtsorganen, zwischen Enddarm und Urogenitalsystem. Höher ist die Sonderung der männlichen Keimdrüse von dem Nierensystem, die Aufteilung der Kloake in Rectum und Urogenitalsinus.

Hier handelt es sich um durchaus einsinnige, streng festgelegte Begriffe und demnach Termini der Morphologie, nach denen wir die Selachier für primitiver als die Reptilien, die Monotremen für primitiver als die Marsupialier bezeichnen. Der Gesamtvergleich der Organisation gestattet eine Anordnung der Wirbeltiere in einer aufsteigenden Reihe. Dies wird oft von Physiologen, Zoologen und sogar Anatomen verkannt; denn es bedeutet keinen Widerspruch dazu die Behauptung, daß ein Fisch genau so „vollkommen" organisiert sei wie ein Mensch, daß es also gar keine niedrigen und hochstehenden Formen gebe. Das ist ganz richtig. Doch wird hier die Leistung, entgegen der Festsetzung der Morphologie, an Stelle des Differenzierungsgrades zum Maßstab gemacht; nur aus letzterem aber folgt das Urteil „hoch" und „niedrig", das mit dem Wert der Leistung gar nichts zu tun hat. Im Gegenteil folgt schon aus dem Begriff der Arbeitsteilung, daß doch der Wert der Gesamtleistung stets gleich bleiben muß, da er eben nur in Selbsterhaltung und Fortpflanzung besteht. Die Aussage, daß alle Organisationen, wenn man sie als Gesamtheit in bezug auf ihre Lebens- und Leistungsfähigkeit und mit Rücksicht auf die Lebensnotwendigkeiten der Tiere würdigt, gleich vollkommen sind, ist ohne wissenschaftlichen Wert, da sie nur eine Tatsache umschreibt.

Wenn wir vom funktionellen Standpunkte aus den verschiedenen Organisationen einen bestimmten Wert beimessen, so müssen wir den Begriff der Komplikation (*Gegenbaur*) und Explikation einführen, indem wir feststellen, daß der Leistung nach diejenigen Organismen am höchsten stehen, die mit wenigen Organen die kompliziertesten Leistungen vollziehen; die morphologisch am tiefsten stehenden hätten demnach physiologisch die allerkompliziertesten Leistungen zu vollführen, wie es ja aus dem Begriff der Arbeitsteilung unmittelbar folgt. Die höchste Komplikation besitzt der Körper einer Amöbe, die an dem gleichen Plasma die heterogensten Vorgänge, wie Stoffaufnahme, Reizaufnahme, Reizleitung, Bewegung usw. ablaufen läßt. Das Wesen der anatomischen Differenzierung besteht eben darin, daß diese verschiedenen Leistungen auch verschiedenen Organen zugeteilt sind. Auch bei hochstehenden Formen hat selten ein Organ nur eine einzige Funktion; schreitet auch die Explikation mit steigender Differenzierung fort, so ist auch bei höheren Formen des Komplizierten noch genug vorhanden.

Innerhalb gleich hochstehender Formen vermag dann der absolute Wert der Leistung eine Rangordnung zu bilden. Man kann dann von spezialisierten und universellen Systemen, Organen usw. sprechen. Das Auge der Vögel, das Geruchsorgan der Fische oder Raubtiere, der Magen der Wiederkäuer, sie alle stellen sehr spezialisierte Organe dar, einer ganz besonderen Höchstleistung angepaßt. Die Organisation des Menschen ist vor der aller übrigen Tiere dadurch ausgezeichnet, daß sie in allen Organen mit Ausnahme des Gehirns und der Extremitäten eine mittlere Höhe der Leistung ohne einseitige Spezialisierung aufweist, so daß sie zu universeller Höchstleistung befähigt sind.

**Gegenbaur:* Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. 1. § 3, § 6. Leipzig 1898. — *Kant:* Kritik der Urteilskraft. II. Teil. § 64ff. — *Schulze:* Weitere Untersuchungen über die Wirkungen sekretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie (Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung). Archiv f. Entwicklungsmechanik u. Mikroskop. Anat. Bd. 101. 1924. — *Spemann:* Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwissensch. 17. 1919. — **Derselbe:* Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwissensch. 12. Jahrg. 1924. — *Spemann* u. *Mangold:* Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Archiv *Roux-Schultze.* 1922.

2. Individualität.

§ 17. Auch dieser Begriff spielt in der Anatomie eine wichtige Rolle. Dabei ist trotz allem, was darüber geschrieben worden ist, das Urteil über diesen Kernbegriff der Wissenschaft vom Lebendigen recht unsicher. Die ganze Frage nach dem Wesen und der Bedeutung des Individuellen befindet sich für die Naturwissenschaft noch ganz auf dem „vorwissenschaftlichen" Standpunkte, von dem aus geurteilt wird, daß es Individuen (Unteilbarkeiten) gäbe, die sich aber trotzdem zerteilen lassen, daß eine Erfassung des Wesens der Individualität demnach nicht möglich sei. Definitorisch ist in den *Haekel*schen Unterscheidungen zwischen anatomischen und physiologischen und zwischen aktuellen und virtuellen Individuen das Treffendste enthalten, was rein empirisch gesagt werden kann. Aktuell sind die tatsächlich gegebenen Individuen, virtuell Teilstücke von ihnen, die ein neues Individuum bilden können.

Indes hat sich nicht nur das Tatsachenmaterial seitdem bedeutend vermehrt, es hat sich auch die Frage, was denn das Individuelle sei, als wesentlich erwiesen, nicht zum mindesten gerade mit Rücksicht auf die Aufgaben der Klinik (*Kraus*) und der Anatomie (*Lubosch*). Es ist auch noch keineswegs ausgemacht, wie weit wir den Begriff Individualität ausdehnen dürfen (ob auch auf Tiere? ob auf alle? auf Pflanzen? auf Zellen?). Ob er demnach überhaupt ein für die Naturwissenschaft notwendiger Begriff ist?

Was zunächst die Erscheinungen des Individuellen anbelangt, so sind es die der absoluten Einmaligkeit. Aus diesem Grunde schon ist jede begriffliche Erfassung des Individuums (nicht der Individualität) unmöglich, weil es als unmittelbarer Gegenstand der Anschauung bei jeder Unterordnung sofort seine Einmaligkeit aufgibt. Es ist aus diesem Grunde auch nicht mit „Organismus" und „Ganzem" identisch, denn beide werden, wenngleich sich auch von ihnen keine objektiven Begriffe bilden lassen (§ 15), doch als Gattungsmäßiges vorgestellt. Es ist mithin zwar sicher jedes Individuum ein Organismus, ein Ganzes; aber es ist die Frage, ob jeder Organismus und jedes Ganze auch ein Individuum ist. Es muß für das Urteil Individuum stets noch etwas Besonderes hinzukommen; objektiv ist dies das Einmalige, subjektiv das Ichbewußtsein. Individualität ist demnach die objektive Erscheinung eines sich als Ich empfindenden Wesens. Den objektiven Erscheinungen der Individualität werden wir später nähertreten; sie können hier übergangen werden. Die subjektiven sind psychologischer Art und können nur von jedem an sich selbst unmittelbar festgestellt werden. Der Mensch empfindet sich als ein „Ich"; er besitzt das Gefühl der Freiheit und Verantwortlichkeit; er fühlt sich als moralisches Wesen. Dazu kommt, daß er das Gefühl des Zusammenhanges seines eigenen Lebens, die Vorstellung seines unteilbaren Leibes hat; er verfügt über einen Schatz eigener Vorstellungen, macht

sich von sich selbst ein „Innenbild" und ruft ein „Außenbild" von sich bei anderen hervor. Aus diesen Merkmalen und einigen anderen gewinnen wir die Überzeugung, daß wir ein Individuum sind, und nehmen von daher das Recht, den Individualbegriff wenigstens für den Menschen als einen festbegründeten anzusehen (*Müller-Freienfels*). Freilich sind auch diese psychologischen Selbstbeobachtungen eben nur Beobachtungen eines Sachverhaltes („Individualitas individuata" *derselbe*), der zwar Individualität verbürgt, aber selbst nicht das Wesen der Individualität ausmacht. Das eigentlich beobachtende und urteilende Ich (die „Individualitas individuans") ist nicht immanent, sondern transzendent. Wir sehen in ihr mit *Schopenhauer* den Willen, das „Ding an sich", das nur in der Objektivation eines Einzelwesens zum Bnwußtsein seiner selbst gelangt. Individualität ist hiernach (*Schopenhauer*) die uemittelbare Vorstellung, die ich von mir selbst gewinne, indem ich mich als vorgestelltes Objekt und vorstellendes Subjekt gleichzeitig wahrnehme. Dies ist unmittelbar mit dem weiteren Schluß verbunden, daß Individualität wenigstens allen Menschen zukommen müsse, da anderenfalls der einzelne sich als einzig, die anderen Menschen als wesenlose Schemen betrachten müßte (*Schopenhauer*).

Ob und inwieweit wir den Tieren ein solches Ichgefühl zuschreiben dürfen, kann hier dahingestellt bleiben. Daß wir hierzu weitgehend berechtigt sind, lehrt die Beobachtung namentlich der höheren Tiere; die spezifisch menschliche Steigerung dieses Ichgefühls bis zu dem Grade eines sich selbst als moralisch verantwortlich und frei fühlenden Wesens können wir durch den Begriff der Person (*Kraus*) bezeichnen. Wir vermeiden auf diese Weise die Grenzverwischung zwischen menschlicher und außermenschlicher Individualität und könnten dann so weit gehen, gestützt auf die objektiven Merkmale der Individualität, auch den Tieren, ja auch den Zellen, eine solche zuzuschreiben, vor allem insoweit, wie sie etwas dem Nervensystem und den Sinnesorganen Vergleichbares besitzen, da an diese Organe unsere eigene Beobachtung und Selbstbeobachtung vornehmlich gebunden ist. Unsicher bleibt jenes Urteil natürlich auf jeden Fall. Wir müssen bei der Individualität eben stets im Auge behalten, daß ihr wesentlichstes Merkmal ein subjektives ist. Sie haftet an dem an sich Seienden, demjenigen Unteilbaren, das in allen Objektivationen des Willens zur Vorstellung seiner selbst gelangt, aber hinwiederum auch nur zur Vorstellung seiner selbst gelangen kann, wenn es sich im Stofflichen objektiviert. Damit ist dann ein Weg zum Verständnis des Irrationalen eröffnet, das der Vorstellung und dem Worte Individuum anhaftet. Irrational ist zunächst schon die subjektive Erscheinung des Individuellen für unsere Selbstbeobachtung. Denn so einleuchtend es ist, daß wir uns als dieselben während unseres ganzen Lebens empfinden, so klar ist es, daß wir uns doch auch selbst, und auch andere uns, zu verschiedenen Zeiten als andere fühlen und beurteilen; daß wir anders handeln, als es unserer Individualität entspricht, ja auch überhaupt nicht als die handeln oder erkannt werden, die wir wirklich sind. Auch unser Körper ist dauernd ein anderer, nicht zu gedenken der Verwandlung oder Zerstörung des individuellen Bewußtseins bei Geisteskrankheiten (*Müller-Freienfels*).

Viel auffälliger ist die objektive Irrationalität des Individuellen, die man stets in den Vordergrund gestellt hat. Alle Schwierigkeiten der Bestimmung, was ein Individuum sei, liegen hier. Lange bekannt ist die Tatsache, daß Organismen tatsächlich doch teilbar sind, daß also eigentlich hier der Name Individuum, auf das Objektive angewendet, unstatthaft ist. Paramäzien, Hydren, Würmer, Aszidien sind in Stücke zerteilbar, die immer wieder ganze Tiere bilden. Wir brauchen aber nicht einmal die künstliche Teilung heranzuziehen: jede Zellteilung, jede Sprossung und Knospung, die parthenogenetische Fortpflanzung zeigt uns die Zerlegung eines Individuums in zwei. Das gilt sogar für die — bislang als morphologische Individuen (*E. Haeckel*) beurteilten — Organe; für viele von ihnen (Drüsen, Geschmacksknospen, Darmzotten), hat *M. Heidenhain* gezeigt, daß sie Teilkörper sind, d. h. durch Sprossung ihresgleichen entstehen lassen können; für Hautsinnesorgane und Haare war ähnliches schon bekannt. Sehr wesentlich für die Individualitätsfrage ist dann das Verhalten sich furchender Keime, indem aus der für ein Individuum bestimmten, befruchteten Eizelle 2,4 auch 8 Embryonen hervorgehen können, wenn die zwei bis acht ersten Furchungszellen voneinander isoliert zur Entwicklung gebracht werden (§ 87). Physiologisch scheint sich dasselbe bei der Spontanbildung eineiiger Zwillinge abzuspielen, die sich bei Säugetieren er-

eignet (*Sobotta*, § 82, 83). Schon *A. Rauber* hatte sie auf Verdoppelung der Anlage zurückgeführt. Ganz rätselhaft ist in ihrer Ursache die Tatsache, daß bei den Gürteltieren normalerweise aus einem einzigen befruchteten Ei stets vier oder auch acht Embryonen hervorgehen (Polyembryonie, *Fernandez*). Schon *Rauber* hat daher darauf aufmerksam gemacht, daß Doppelmißbildungen und eineiige Mehrlinge dazu berechtigen, auch das Wirbeltier als eine Art „Stock" (Cormus) zu betrachten. Jedenfalls sind die acht Wirbeltierembryonen, die aus einer Anlage entstehen, eine echte Stockbildung, wie sie sonst nur bei Wirbellosen (Polypenstöcke) beobachtet worden ist.

Eine ganz andere Beleuchtung erfährt die Individualitätsfrage durch den entgegengesetzten Vorgang, daß nämlich aus den für zwei Individuen bestimmten Anlagen ein Individuum entstehen kann, wenn entweder zwei Eier (Amphioxus *zur Strassen*) oder die zwei ersten Furchungszellen zu einem einzigen Vierzellenstadium vereinigt werden (Tritonen, *Spemann*). Hier wird ganz klar, daß die Individualität nicht an den Stoff gebunden ist. Jene alten von *E. Haeckel* eingeführten Begriffe virtueller und aktueller Individuen (siehe oben S. 39) können sinngemäß auch auf diese Fälle angewendet werden; denn es leuchtet ein, daß wir auch hier von virtuellen und aktuellen Individuen sprechen müssen, auch dann, wenn kein künstlicher Eingriff die aktuellen Individuen erst zu virtuellen macht. Wir müssen dann tatsächlich jeden Keim als virtuell pluriindividuell bezeichnen, vor allem z. B. dem des Menschen (fakultativ virtuell pluriindividuell) und den der Gürteltiere (typisch virtuell pluriindividuell) und müßten die Tatsache der Aktualität darauf zurückführen, daß sich in der Regel die Anlage nicht teilt.

Nächst der rein morphologischen Irrationalität der Individuen wäre dann an die genetische zu erinnern. Auch der Entwicklungsbegriff löst das Individuelle auf, indem er, auf das Keimplasma der befruchteten Eizelle zurückgehend, dessen Konstituenten, die Gene, als in hohem Maße selbständige Elemente erkennt, die bei der Entstehung jedes neuen Individuums auseinander- und zu mannigfachen Kombinationen neu zusammentreten. Hiernach sind die Individuen sogar nur zeitlich begrenzte und räumlich beschränkte Neukombinationen stofflicher Elemente. Zu ähnlichen Ergebnissen führt auch die rein dynamische Betrachtung, die zeigt, daß auch die im Individuellen wirkenden Energien nichts spezifisch Individuelles, sondern ebenfalls nur zeitlich und räumlich zu einem sich im Zustande der „Arbeitsbereitschaft" befindenden System vereinigte Energiereihen sind (*Kraus*). Freilich ist auch hier der gerade aus diesem Zusammenwirken entstehenden „Individualstoffe" zu gedenken (*Pfeffer, Löhner*) die für die Amphimixis von Bedeutung sind, indem sie die Vereinigung individuell einander sehr nahestehender Organismen erschweren.

All dies zeigt, daß das Individuum, solange es rein empirisch und stofflich betrachtet wird, durchaus irrational bleibt. Gerade für die menschliche Anatomie ist die Frage brennend, was nun eigentlich das Individuum ist, in dessen Bau wir auf den Präpariersaal einzudringen versuchen? Nichts anderes als eine Kombination von Merkmalen, die um ein Mittelwert schwankend, in anderer Kombination ein anderes, ähnliches Individuum ergeben würden? Dieselbe Frage tritt uns in der Gewebelehre und Entwicklungsgeschichte entgegen. Was sind diese elementaren Individuen, die Zellen, was die befruchtete Eizelle, die wir unter dem Mikroskop studieren? Aggregate qualitativ verschiedener, mannigfach kombinierter Elementarbestandteile? Wir antworten, daß es erstens Organismen (§ 15) und zweitens — wenigstens was den Menschen anlangt — ein Ich sind, d. h. Objektivationen des Lebendigen, worüber hinaus die Erfahrung nichts auszusagen vermag. Individualität ist so wenig wie Organisation ein rein objektiver (konstitutiver) Begriff; auch er ist durchaus regulativ. Es ist wesentlich, daß sich das Hineinragen des Transzendenten in die Welt der Erscheinungen gerade an dem Objekt so bemerkbar macht, wo man eigentlich das Sinnliche so mit Händen greifen zu können glaubt, an dem eigentlichen Gegenstande der Anatomie, den

menschlichen Individuen. Der Fragen erheben sich hier viele. Stammt das Ichgefühl aus dem Objekt, wie es der Monismus will? Stammt es aus dem Denken, wie es der dualistischen Auffassung entspricht? Ist es ein Parallelismus zwischen Körperlichem und Geistigem? Müßte demnach nicht bei der Zeugung, bei der Bildung von Zwillingen aus einem Ei, bei der Regeneration usw. eine Neubildung von Ichen stattfinden? (Vgl. die alten patristischen und scholastischen Vorstellungen eines Traduzianismus (Übergang der Seelen) oder Kreatinismus (Neuschöpfung der Seelen). *Schopenhauer* lehrt, daß der Wille in Allem gleichzeitig und ungeteilt da ist, sich selbst im Lichte des Intellektes erkennend. Dies erscheint uns als einzige Antwort auf jene abwegigen Fragen nach der Herkunft der Iche. Die Forschung hat es aber damit nicht zu tun, sondern im Sinne der früher gezogenen Grenzen nur mit dem Gegebenen. Nicht die Erforschung des Lebens ist unsere Aufgabe, — sie wäre schon als Aufgabe unmöglich —, sondern die Erforschung seiner Erscheinungen. Zu diesen gehört als eine der allerwichtigsten die, daß es Individuen gibt.

Correns: Individualstoffe. Festschrift der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft München. 1912. — **Eimer:* Über den Begriff des tierischen Individuums. Rede auf der 56. Vers. d. Naturf. u. Ärzte. 1883. — *Fernandez:* Die Entstehung der Einzelembryonen usw. 9. Internationalen Zoolog. Kongr. Monaco 1913. Rennes 1914. — *Haeckel, E.:* Generelle Morphologie. 1866. — **Kraus:* Die allgemeine und spezielle Pathologie der Person. Leipzig 1919. — *Löhner:* Bericht über Individualstoffe und biochemische Individualspezifität. Pflügers Archiv 198. 1923. — **Lubosch:* Durchschnittsanatomie und Individualanatomie. Jena: *Fischer.* 1922. — **Derselbe:* Individualanatomie. In *Brugsch-Levy,* Handbuch der Konstitutionsforschung. *Urban & Schwarzenberg.* 1925. — **Müller-Freienfels:* Philosophie der Individualität. Leipzig 1921. — *Rauber:* Gibt es Stockbildungen bei den Vertebraten? Archiv f. mikr. Anat. 1878. — *Sobotta:* Beiträge zur Furchung des Eies der Säugetiere mit Berücksichtigung der Frage der Determination der Furchung. Zeitschr. f. Anat. Bd. 72. 1924. — *Spemann:* Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwissensch. 1919.

3. Zweckmäßigkeit.

§ 18. Organisation und Individualität als räumlich-zeitliches Verhalten der lebendigen Objekte sind uns unmittelbar in unserer Anschauung, die Kausalität (§ 4, 21) als das Urteil a priori über die Notwendigkeit der Verknüpfung zweier Veränderungen an den Objekten ist uns unmittelbar im Verstande gegeben. Aus der Betrachtung des Lebendigen können wir sie nicht wegdenken; ungeachtet des subjektiven Elementes, das in ihnen steckt; weil wir die sie vorstellenden und erkennenden Subjekte sind, darum sind Organisation, Individualität und Notwendigkeit jedes Geschehens objektive Realitäten. Dem gemeinen Denken ist nun auch die Zweckmäßigkeit etwas objektiv Reales, scheint ebenso wie jene zu dem Gegebenen zu gehören. Daß dies keineswegs der Fall ist, lehrt allein schon das Gedankenexperiment, daß wir sie uns wegdenken können; ja wir brauchen sie gar nicht erst wegzudenken, da es Unzweckmäßigkeiten gibt. Ein grundlegendes objektives Prinzip für die Möglichkeit, Erkenntnis am Lebendigen zu sammeln, ist also die Zweckmäßigkeit keinesfalls; wir können keine Wissenschaft am Lebendigen treiben, ohne auf Organismen, Individuen und die Notwendigkeit einer Ursache für eine Wirkung zu stoßen. Aber wir können leidlich erschöpfende Erkenntnisse an Organismen erwerben, ohne die Tatsache, daß die Organismen einen zweckmäßigen Bau besitzen, wissenschaftlich zu berücksichtigen. Freilich würde uns etwas Wichtiges und Abschließendes fehlen, wenn wir diese Tatsache überhaupt aus den Augen ließen. Denn die Erkenntnisse, die wir an Organismen gesammelt hätten, wären leer, wenn wir nicht zeigen könnten, wozu die Organe der Wesen da sind; wir könnten weder uns noch anderen den Zusammenhang aller über den Bau eines Lebewesens gemachten Beobachtungen irgendwie begreiflich machen, ohne zu beschreiben, welchen Wert das eine Organ für ein anderes und für den ganzen Organismus und dieser wiederum für jedes

Einzelorgan besitzt. Im Anorganischen ist das im allgemeinen nicht nötig, obwohl auch hier (z. B. der Bleikammerprozeß bei der Schwefelsäuregewinnung) zweckmäßige Veränderungen ablaufen; im Organischen dagegen ist ohne Berücksichtigung der Zweckmäßigkeit ein Verständnis irgendeiner Organisation unmöglich. Hier bieten sich nun der Erörterung eine große Reihe von Fragen dar, deren Untersuchung wir nicht umgehen können. Die Aufgabe zerfällt in einen darstellenden Teil (Wortbedeutung, Grenzen, Erscheinungen des Zweckmäßigen) und einen kritischen Teil, der sich vor allem mit der Möglichkeit, die Zweckmäßigkeit zu erklären, befassen muß.

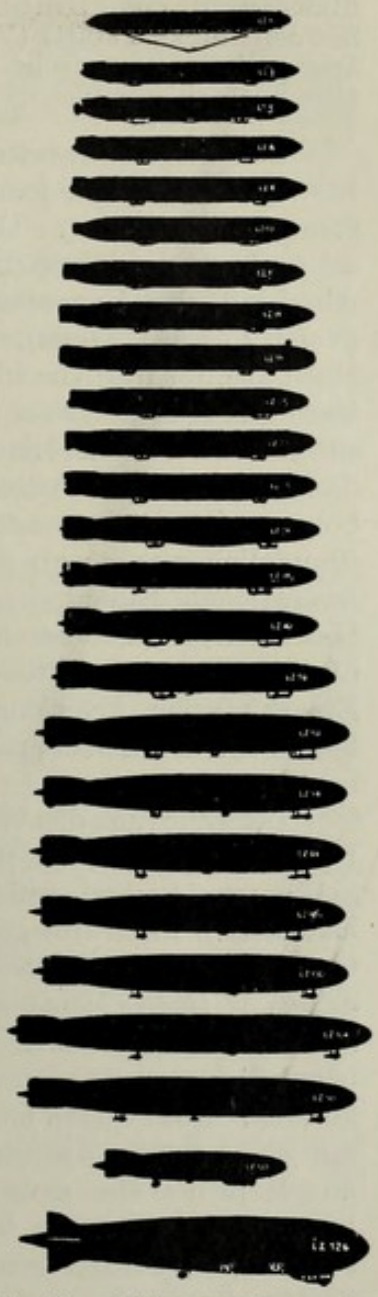


Fig. 2. Metamorphose des Zeppelinluftschiffes vom ältesten bis zum vorab letzten. Technische Vervollkommnung der Gestalt, Steigerung der Zweckmäßigkeit.
(Aus dem Frk. Kurier.)

Hinsichtlich der erstgenannten Aufgaben ist es gut, sich den Sinn der Worte klarzumachen, die man gebraucht (*E. Becher*). „Zweckmäßigkeit" kann in einem engeren und weiteren Sinne verstanden werden; im weiteren Sinne bedeutet es: Angemessensein des Körpers den Erfordernissen des Lebens, Angemessensein der Organe den von ihnen zu vollziehenden Leistungen gegenüber (des Darmes an die Verdauung, der Gefäßwände an die Fortbewegung des Blutes usw.). Zweckmäßigkeit ist hier gleich Lebensfähigkeit, Erhaltungsfähigkeit; sie gilt auch als „primäre" Zweckmäßigkeit. Im engeren Sinne bedeutet Zweckmäßigkeit ein Verhalten komplizierter Art, das den Eindruck macht, als ob ein ordnender Verstand die Teile zueinander in Beziehung gesetzt habe. Dieses Verhalten finden wir — mit den obigen Einschränkungen — in der Natur objektiv vor. Wir stellen nur Tatsachen fest, wenn wir dieses Verhalten beschreiben („Statische" Teleologie von *Driesch*). Verschieden von dem Ausdruck „Zweckmäßigkeit" ist der Ausdruck „Zweck"; Zwecke finden wir nur bei uns selbst als Motive unseres Handelns vor. Wir sind berechtigt, sie bei allen Menschen vorauszusetzen, auch bei Tieren, soweit wir sie motivierte Handlungen vollziehen sehen. Zweckmäßigkeitsbegriff und Zweckbegriff sind Abstraktionen, die bei wissenschaftlichen Untersuchungen über Zweckmäßigkeit und Zweck den Wert der Begriffe überhaupt (§ 5) besitzen.

Auf die Übereinstimmung des Lebendigen mit Kunstwerken und Werken der Technik hinsichtlich ihrer Zweckmäßigkeit wird gerne hingewiesen. Das ist ganz berechtigt, wofern man dabei die obwaltenden Unterschiede nicht übersieht. Beim Kunstwerk nennen wir die Zweckmäßigkeit objektiv seinen Stil; subjektiv wird ein zweckmäßiges Kunstwerk als schön empfunden. Diese Übereinstimmung unseres ästhetischen Urteils mit den Formen eines Werkes der Kunst oder Technik nennen wir ästhetische Wahrheit (§ 38). Je mehr wir empfinden, daß in einem Kunstwerk zum Ausdruck gelangt, was der Künstler durch sein Werk ausdrücken wollte, desto schöner und wahrer ist es. Zweckmäßige Maschinen nennen wir passend. Ein Werkzeug der Technik entspricht seinem Zwecke desto besser, je mehr seine Bestandteile ausgesprochenermaßen einseitig und einzig zur Leistung des Ganzen beitragen. Die Idee einer Maschine wird in ihrer Verwirklichung durch die Arbeit aufeinanderfolgender Verbesserer nach und nach von allem Überflüssigen also Unzweckmäßigen gereinigt (vgl. Abb. 2) und dadurch auf eine höhere Stufe der Zweckmäßigkeit gehoben. Die wichtigen Unterschiede zwischen der Zweckmäßigkeit der Organismen und der von Kunstwerken und Maschine sind hiernach nicht zu verkennen. Der Künstler und Erbauer fehlt hier, wofern wir nicht einen Schöpfer als unmittelbare Ursache der Entstehung der Organismen

annehmen. In der Natur fehlt ferner die bei den Maschinen feststellbare historische Steigerung von unvollkommenen zu vollkommenen Einrichtungen, ebenso die Unterschiede im Grade der Vollkommenheit von Kunstwerken; denn schon die primitivsten Wesen treten uns in unübertrefflicher Zweckmäßigkeit entgegen; historisch findet wohl eine Umbildung des Zweckmäßigen aber keine Steigerung der Zweckmäßigkeit statt. (Vgl. das über primitive und höhere Formen Gesagte § 16.) Dazu ist die organische Zweckmäßigkeit ungemein viel komplizierter als irgendeine noch so komplizierte Maschine.

Beispiele für zweckmäßige Einrichtungen im Körper zu geben erübrigt sich fast; jedes System, jedes Organ zeigt sie einer auch nur einigermaßen sorgsamen Betrachtung. Um nur einige der allerwunderbarsten herauszugreifen, sei z. B. an den Mechanismus der Erektion erinnert (Streckung der Arterien, Abschluß der Venenbahnen durch die Dammuskulatur, aber nicht völlig (Vena dorsalis penis), so daß die Urethra wegsam bleibt. Ferner an den Mechanismus des Abschlusses des Luftweges beim Schluckakt; an die typischen Verbindungen der Faszien und Muskel mit den Venen; an die Existenz großer subkutaner Venenstämme, die dem Druck der Muskulatur entzogen sind; an den Durchtritt der Augenmuskeln durch die Fascia bulbi; an die schiefe Durchbohrung der Blasenwand durch die Ureteren, die die Rückstauung des Harnes unmöglich macht; an die straffe Befestigung der Leber im Gegensatz zu der beweglichen Einlagerung des Uterus in den Beckenboden und das Beckenbauchfell. Von feineren Verhältnissen sei an die Zweckmäßigkeit der Organe für die Wärmeregulation in der Haut (Knäueldrüsen, Blutgefäßnetze), an den Ersatz starker Arterienstämme durch Arteriennetze in der Umgebung der Gelenke, an die Knochenarchitektur, an die Anordnung der Lederhautfibrillen erinnert.

Der Eindruck des Wunderbaren wird gesteigert, wenn man an diejenigen Einrichtungen denkt, die nicht dem Individuum dienen („selbstdienliche" Zweckmäßigkeit, *Becher*), sondern der Erhaltung der Art („artdienliche" Zweckmäßigkeit, *ders.*), wozu die gesamten, der Fortpflanzung und Brutpflege dienenden Organe und ihre Funktion gehört (beschränkte Zahl von Eiern im Ovarium, dagegen stete Neuproduktion von Spermien; Selbstregulation der Ovulation und Menstruation; Entwicklung und Tätigkeit der Milchdrüsen). Unbegreiflich vollends ist die interpersonale Zweckmäßigkeit, wie wir sie nennen können. Eine solche ist es, wenn der Drüsenreichtum der Haut der Säugetiere mit einer hohen Ausbildung ihres Geruchsorganes einhergeht, während Vögel und Reptilien eine drüsenlose Haut mit gering entwickeltem Riechapparat verbinden. Man könnte hier ebensogut sagen, daß die Säugetiere gut riechen müssen, um den Herdenduft wahrnehmen zu können, wie daß sie stark riechende Stoffe absondern, weil ein guter Riechapparat vorhanden ist. Ein ähnliches Verhältnis besteht zwischen Milchdrüsen und Saugapparat (Kiefergelenk, Zunge, Wangen), ja es gibt Einrichtungen, die dem eigenen Organismus schädlich zu sein scheinen, während sie anderen Organismen nützen, wie die Pflanzengallen („fremddienliche" Zweckmäßigkeit", *Becher*). Viele dysteologische Einrichtungen des Menschen könnten so als „fremddienlich" bezeichnet werden, wie z. B. die Tonsillen, die für Mikroorganismen einen zweckmäßigen Ansiedelungsplatz darbieten, den Menschen aber gerade dadurch zum Schaden gereichen. Umgekehrt kann etwas dem Menschen nützlich sein, aber unzweckmäßig für Mikroorganismen, z. B. die saure Reaktion mancher Sekrete (Vagina). Hieraus besonders erhellt die rein subjektive Quelle des Urteils „zweckmäßig", da ein und dieselbe Einrichtung vom Standpunkte zweier Wesen entgegengesetzt beurteilt werden muß (*Petersen*).

Diesen Zweckmäßigkeiten gegenüber muß man gerade der, vom Standpunkte des Menschen aus gesehen unzweckmäßigen Einrichtungen gedenken,

wenn man zu einem richtigen Urteil über die ganze Sachlage gelangen will. Daß die Kreuzung von Luft- und Speiseweg in hohem Maße unzweckmäßig ist, lehren oft beklagte Unglücksfälle. Die Tonsillen und die *Peyer*schen Haufen des Dünndarmes stellen bedrohliche Pforten für das Eindringen von Krankheitserregern dar. Die Befestigung des Uterus erleichtert die Entstehung von Verlagerungen und Senkungen des Organes. Die Bauchhöhlenöffnung der Tube ist für das Weib eine ständige Bedrohung des Bauchfelles; die Richtung der apikalen Bronchen und die Verknöcherung der ersten Rippenbrustbeinverbindung gehört zu den, die Spitzenerkrankungen der Lunge vorbereitenden Ereignissen. Der Nervus opticus verläuft in bedrohlicher Nähe der von der Nasenhöhle aus leicht infizierbaren Siebbein- und Keilbeinhöhlenschleimhaut. Dazu vergegenwärtige man sich, daß scheinbar so vollkommene Einrichtungen, wie das Sehorgan, vom rein technischen Standpunkte aus recht unvollkommen sind (*Helmholtz*).

§ 19. Es würde ohne Wert sein, das Kasuistische hier noch weiter auszuspinnen; wir wenden uns daher der kritischen Betrachtung zu. Die eigentlichen Probleme, vor die uns die Erscheinungen des Zweckmäßigen stellen, liegen in den beiden Fragen, wozu? und warum?

Die Frage: Wozu? ist eine für die Darstellung des Organischen wohl berechtigte; nur ihre Berücksichtigung und Beantwortung gibt das Gefühl der Sicherheit und des Verständnisses. Wenn wir hervorheben, daß das Geruchsorgan und der Mund vorn am Körperende liegen müssen, weil jenes die Einatmungsluft zu prüfen hat, dieser bei der Fortbewegung des Körpers die Nahrung erfassen muß, daß andererseits der After hinten liegen muß, weil er sich erst öffnen kann, nachdem der Verdauungskanal die ganze Leibeshöhle durchzogen hat, so sind das scheinbar Gemeinplätze; sie geben aber doch einem tatsächlich vorhandenen, die Organisation beherrschenden Verhältnisse Ausdruck, das wohl anders sein könnte (bei manchem Wirbellosen liegt der After tatsächlich vorn neben der Mundöffnung), aber anders mit dem Bauplan und der Ökonomie gerade der Wirbeltiere nicht vereinigt gedacht werden kann. Es wäre keine sachgemäße Beschreibung des Herzens und anderer Organe möglich ohne die Frage, wozu die Klappen dienen, wozu die Durchbrechungen der Wand der kapillaren Milzvenen, wozu die Labia glenoidalia der Gelenkpfannen da sind. Sehr wichtig ist es auch, sich die Bedeutung dieser Frage nach dem Wozu für die Entwicklungsgeschichte des Körpers klarzumachen. Ihre einzelnen Stadien haben, abgesehen von der kausalen Beziehung, die zu ihrer Entstehung führt, zugleich eine finale Bedeutung; die Schlundtaschen der Säugetiere sind wirklich „dazu da" (*Peter*), die epitelialen Organe der Pharynxwand (Thymus, Epithelkörperchen) hervorzubringen; die Verkalkung des Knorpels dient zur Vorbereitung weiterer Verknöcherungsstadien, die Epithelscheide des Schmelzorganes dient zur Modellierung der Zahngestalt.

Anders aber liegen die Dinge, wenn wir nach dem Warum dieser Erscheinungen fragen. Was täten wir, wenn wir den Zweck, dem die Einrichtungen dienen, zugleich als ihre Ursache auffaßten? Dies tut ja z. B. der Lamarckismus und neuere Lehren, die sich in gleichen Bahnen bewegen; wollten doch *Lamarck* und neuere Forscher (z. B. *Driesch*, *Boveri*) das Zweckmäßige entstehen lassen, wie ein Kunstwerk oder ein Werkzeug entsteht, wobei das Bedürfnis nach einem Organ zugleich als schöpferische Kraft, die es auch wirklich produziert, angesehen wurde —, eine Betrachtung, die auf Aristoteles zurückführt.

Neuerdings tritt diese Auffassung vielfach in der verschleiernden Fassung auf, daß man sagt, die Natur löse „konstruktive Aufgaben" (d. h. solche, die wir ihr stellen); es wird z. B. die Entwicklung der Knochenarchitektur als solch ein „technisches Problem" angesehen.

Wäre dies richtig, so müßte das Ziel der Entwicklung zugleich das Mittel der Entstehung sein (die Ursache). Wir müßten folglich eine irgendwie spontane, bewußte Leitung des Geschehens im Organischen annehmen, damit aber

eine doppelte Naturwissenschaft, weil es zweierlei Arten von Kausalität gäbe, eine für die anorganische Welt (Kausalität nach Mitteln, *Kant*) und eine für die organische Welt (Kausalität nach Zwecken, *Kant*). *Driesch* nimmt z. B. eine solche doppelte Naturwissenschaft ausdrücklich an.

Selbst wenn das gälte, wäre zu fragen, in welchen Beziehungen denn nun im Organischen Kausalität und Finalität zueinander stehen? Gibt es da nun gar keine Kausalität im ursprünglichen Sinne mehr? Wird sie von der Finalität beeinflußt? aufgehoben? Gehen beide Arten von Kausalität nebeneinander her?

Ehe wir uns zu so weitgehenden Folgerungen entschließen, empfiehlt es sich doch zunächst, zu untersuchen, ob die Zweckmäßigkeit durch Kausalität überhaupt nicht erklärbar sei.

In der Tat bietet sich hier ein wichtiges, rein kausales Prinzip dar, das als das der „funktionellen Anpassung" oder besser der „funktionellen Selbstgestaltung" (*Roux*) bekannt ist. Es besagt, daß die Tätigkeit jedes Organs zugleich den Reiz für seine Erhaltung liefert; gesteigerte Tätigkeit führt zu verstärkter Ausbildung; die Richtung eines Reizes führt zu formativer Tätigkeit der Zellen in dieser Richtung (Bildung parallelfaserigen Sehnengewebes); gesteigerte Absonderung vermag die Drüse zur Flächenvergrößerung und zur Vermehrung der sezernierenden Elemente zu veranlassen. Ein Dünndarmstück des Menschen unter Tätigkeitsbedingungen des Dickdarmes versetzt, vermag dessen Struktur anzunehmen. Hier werden tatsächlich ursächliche Zusammenhänge geprüft, unter die es auch fällt, wenn nach Verlust einer Niere die andere größer wird, oder zwei Knochenfragmente mit einem Callus heilen, dessen Spongiosaarchitektur den neuen Verhältnissen unmittelbar angepaßt ist. Dazu gehört die feinere Ausgestaltung der vererbt angelegten Gelenkformen durch die Gelenkbewegung, der Form und Verästelung eines gegebenen Arterienrohres durch den Blutstrom, die Entstehung der parallelen Richtung der Sehnenfibrillen durch den Reiz des Zuges, der Spongiosaarchitektur durch den Reiz der Belastung; es sind, kurz gesagt, die gesamten Strukturen des Körpers Ausdruck seiner mechanischen Leistungsfähigkeit. Das Prinzip hat aber ein noch viel allgemeineres Anwendungsgebiet. Denn auch die Reparationen und Regulationen am Körper gehören hierher, so z. B., daß ein Klumpfuß zu einem zweckmäßigen Geh- und Standorgan umgebildet werden (*Pfrang*), ein Mensch ohne Arme mit dem Kopfe schreiben oder seine Füße zu Greiforganen umgestalten kann. Der Gedanke lag durchaus nahe, daß es unter dieselben Regeln fallen müsse, wenn eine amphibische Organisation, die gezwungen war, ganz abgeschlossen vom Wasser zu leben, durch unmittelbare Reaktion auf die neuen Lebensbedingungen zur terrestrischen Fortbewegung geschickt, in ihrer Haut den austrocknenden Einflüssen der Luft gegenüber widerstandsfähig werden, überhaupt gleichsam schlagartig eine amphibische Organisation annehmen (*Roux*), oder daß die aufrechte Haltung des Menschen mit einem Schlage zahlreiche Anpassungen hervorrufen konnte (*Lubosch*). Das alte *Lamarck*sche Prinzip gewinnt hier in veränderter Form und auf anderer echt kausaler Grundlage Geltung. (Prinzip der direkten Bewirkung, Neolamarckismus.)

Eine zweite ebenfalls echt kausale Erklärung steht jener zur Seite, nämlich die von der Auslese des Passenden, wie sie durch *Darwin* ausgesprochen worden ist. Das Selektionsprinzip besagt, daß — wenn einmal zweckmäßig reagierende Systeme da sind (§ 33) — die leistungsfähigeren erhalten bleiben. Es kann so durchaus vorgestellt werden, daß diejenigen Wesen, die unter den terrestrischen Bedingungen nicht sofort die lebenserhaltenden, funktionalen Selbstgestaltungen vollziehen konnten, ausstarben, sodaß wir nur jene überhaupt als Objekte gegeben sehen. So sind wir in der Lage, das Organische zum

großen Teil auch in dieser Hinsicht rein kausal zu behandeln, und stehen ihm in diesem Umfange grundsätzlich so gegenüber, wie dem Anorganischen.

Freilich bleiben die Grenzen dieser Erklärung ebenso deutlich. Zunächst ist auch hier die Voraussetzung immer, daß etwas gegeben ist und eine ihm anhaftende zweckmäßige Reaktionsmöglichkeit besitzt (primäre Zweckmäßigkeit siehe oben). Wollten wir annehmen, daß „Jedes Alles könne", so wäre nicht zu begreifen, warum nicht dauernd oder wenigstens häufiger, als geschehen, neue Amphibien aus Wasserbewohnern, neue Menschen aus Nichtmenschen entstünden; die funktionelle Selbstgestaltung des Herzens setzt irgendeine Gestalt des Herzens und die Existenz bestimmt reagierender Herzmuskulatur, die funktionelle Selbstgestaltung des Knochens die Form des ganzen Knochens, die reaktionsfähigen Osteoblasten, die zeitlich vorhergehende Struktur des Knorpels und eine an zweckmäßigen Stellen liegende Verkalkung voraus. Diese gesamte gegebene Organisation aber, bis zu der Höhe, auf der dann die Funktionen richtend und formbildend eingreifen, entsteht aus dem Keimplasma ohne Mitwirkung der Funktionen (§ 32 ff.). Denken wir uns diese unfunktionale Entwicklung als vererbt, aber bei den Ahnenformen selbst irgend einmal funktionell entstanden, so müßte auch bei diesen die primäre Erhaltungsgemäßheit des Organischen und die hier bereits zueinander zweckmäßig abgestufte Gliederung seiner Organe doch immer schon wieder vorausgesetzt werden. Letzten Endes ist also die Zweckmäßigkeit kausal unerklärbar. Nur die Umbildungen des Zweckmäßigen lassen sich durch funktionelle Anpassung und Auslese erklären.

Die Zurückführung auf ein historisch Gegebenes erklärt auch das Bestehen der Dysteologien des Körpers, wie man leicht inne wird, sobald man versucht, sie so zu verbessern, wie es etwa einem Konstrukteur einfallen würde, dem nur das unzweckmäßige Endergebnis bekannt wäre. Man könnte z. B. daran denken, etwa den Luftweg unmittelbar von der Nasenhöhle nach abwärts als geschlossenes Rohr hinter den Speiseweg hinabzuführen. Dem steht aber entgegen, daß sich historisch Nasenhöhle und Lunge unabhängig voneinander, entwickelt haben, und zwar die Lungen ventral vom Vorderdarm bereits bei Amphibien, ehe noch eine Nasenhöhle bestand; diese aber entsteht dadurch, daß sie von der Mundhöhle durch eine Dachbildung abgeschlossen wird. Es könnte ein Techniker meinen, man könne doch die Tube mit der Keimdrüse unmittelbar verbinden; aber das Ostium abdominale ist ein primitives Vornierenostium, das als historisch gegeben hinzunehmen ist. So stellen sich die Unzweckmäßigkeiten als notwendig dar, da sie auf Vorgänge zurückzuführen sind die sich mit Notwendigkeit aus der Architektonik der Bildung einer gegebenen Form herleiten lassen.

Der Finalismus behauptet nun, daß dies Gegebene in seiner Entwicklung von einer Vitalkraft geleitet werde. Diese vermöge es, wie der Wille des Menschen seinen Körper zu einer Handlung, so das formale Entwicklungsgeschehen zu einem harmonischen Endziel zu führen (Dynamische Teleologie im Gegensatz zur statischen Teleologie, *Driesch*). Daß auch eine solche zielbewußte Gestaltungsseele natürlich das Ostium abdominale, die Kreuzung des Luft- und Speisewegs und den Processus vermiformis nicht aus der Welt schaffen könnte, nimmt ihr von vornherein das Vertrauen auf ihre Allmacht. Es wird zur Begründung der dynamischen Teleologie besonders auf die Fähigkeit des sich entwickelnden Organismus hingewiesen, bestimmte Reaktionen spontan auszuführen, die er zu erwerben nie Gelegenheit gehabt habe; so die Bildung eines harmonisch gestalteten Ganztieres aus einer der zwei oder vier ersten Furchungszellen, die bei normaler Entwicklung nur Teile des Ganzen zu liefern haben (§ 87 ff.); oder die Regulationen, die darin liegen, daß Bezirke des Embryo experimentell veranlaßt werden können, andere Organe zu bilden, als die, für die sie im normalen Geschehen bestimmt sind. Auch die wunderbaren Tatsachen der Regeneration gehören hierher. Die organischen Systeme seien „harmonisch-äquipotentielle" Systeme, die mechanisch nicht, sondern nur durch die Annahme einer Vitalenergie überhaupt zu erklären seien. Für die Erklärung auch mancher normaler Vorgänge wäre eine solche Vorstellung sehr verführerisch, so des Verknöcherungsprozesses und des Knochenwachstums, wo die Osteoklasten immer gerade die Teile zerstören, die zur Erhaltung der Form des ganzen Knochens weggeschafft werden müssen oder beim proportionalen Wachstum des Körpers überhaupt.

Unsere Stellung gegenüber dieser, wie gesagt, sicher sehr verführerischen Hypothese, ergibt sich einmal aus der Beurteilung der Tatsachen selbst, sodann aus Erwägungen erkenntnistheoretischer Art heraus. Die Ohnmacht der Zweckseele gegenüber den Dysteologien ist bereits erwähnt worden. Auf die

Tatsachen der Entwicklungsmechanik werden wir später eingehen (§ 90 ff.) und zeigen, daß sie keineswegs in dieser Weise beurteilt zu werden brauchen.

Die Erklärung der Tatsachen durch die Wirksamkeit eines Vitalfaktors stößt ferner auf die Grundschwierigkeit einer doppelten Kausalität (s. o.). Diese muß die Wissenschaft durchaus ablehnen. Auch die vitale Kraft dürfte nur nach Art einer Ursache wirkend gedacht werden, z. B. so, daß sie eine bestimmte Konstellation innerhalb eines sich entwickelnden Organismus herbeiführt, aus der die weiteren Konstellationen folgen; die Forschung hätte dann eben eine solche Reihe von Konstellationen aufzudecken, die in ursächlichen Beziehungen zueinander zu setzen wären. Als Willensakt aber gedacht, wäre es nur ein der Forschung nicht zugängliches Psychisches, das den Tatsachen parallel liefe und als „Ursache" einer Gestalt nicht unmittelbar in Frage käme.

Dies führt auf die entscheidenden Erwägungen erkenntnistheoretischer Art, womit wir zugleich zu Anfang dieser Betrachtung (§ 17) zurückkehren. Die Zweckmäßigkeit ist eben keine unabhängige, von unserem Urteil vorhandene objektive Tatsache. Denn sie ist nicht wie das Kausalprinzip ein unmittelbar mit den anschaulichen Objekten gegebenes objektiv reales Prinzip, ist vielmehr durchaus subjektiver Natur, in dem Sinne, daß es nicht, wie das kausale Prinzip, Erfahrung überhaupt ermöglicht, sondern nur ein Urteil über gewonnene Erfahrung gestattet. In diesem Sinne ist die Zweckmäßigkeit zwar an sich kein „Scheinproblem" (*Becher*), denn daß wir die Organismen als zweckmäßig beurteilen, ist kein Schein. Es wird aber ein Scheinproblem, sobald wir das, was wir durch unser Urteil erst in die Natur hineinlegen, zu einem objektiv gegebenen Sachverhalt machen und nun, uns im Zirkel drehend, wiederum versuchen, diesen Sachverhalt ursächlich aufzuklären. Dann sehen wir eben einen Schein als Problem an, während der Schein, als solcher festgehalten, uns zwar keine Erklärung, aber ein Verständnis der Zusammenhänge gestattet. Im gemeinen Verstande wird der Sachverhalt vielfach so dargestellt, daß „die Zweckmäßigkeit aus unserem Kopfe" stamme und daß wir den Organismen zwecktätiges Wirken nach Art unseres motivierten Handelns beilegen. Diese Darstellung hat gegenüber der von Kant gegebenen grundlegenden den Nachteil, daß sie nicht zu sagen weiß, warum der Mensch so verfährt. *Kant* erklärt dies so, daß er uns nur die Wahl läßt, zwischen zwei Möglichkeiten. Entweder lassen wir nur Kausalität (Mechanismus) gelten; dann wäre nicht einzusehen, warum von Tausenden von Möglichkeiten der blinde Mechanismus nur gerade diesen einen Weg gefunden habe, auf dem es zur Bildung des so überaus Zweckmäßigen gekommen sei. Oder wir legen, um diesen unerhörten Zufall auszuschalten, der Natur eine Kausalität nach Zwecken bei nach Analogie unseres eigenen zwecktätigen Wirkens. „Wir denken die Natur durch eigenes Vermögen technisch." Die Aufstellung dieser Alternative, in der sich bisher die Wissenschaft stets zur Wahl des zweiten Weges entschlossen hat, ist auch heute noch zwingend. Sie ist besser als die oberflächliche Andeutung, daß die Zweckmäßigkeit „aus unserem Kopfe" stamme. Denn an sich ist dieser Ursprung ja nichts Geringes; da außerdem die gesamte Außenwelt unsere Vorstellung ist, so könnte man, wie es wirklich geschehen ist (*Petersen*), unser gesamtes Erkenntnisvermögen, weil „aus unserem Kopfe" stammend, als Schein um alle Glaubwürdigkeit bringen. Man hat hier indes zwischen denjenigen Grundlagen unseres Erkenntnisvermögens zu unterscheiden, ohne die überhaupt die Vorstellung realer vollständiger empirischer Objekte und ihre Veränderungen unmöglich ist, und denen, die erst ein Urteil über die wissenschaftlich bereits erkannten Objekte ermöglichen.

Wir werden alsbald sehen, daß jene Alternative *Kants* aus bisher nicht bedachten Gründen auch in ganz anderer Weise entschieden werden kann, sobald man nämlich fragt, ob die Natur wirklich Tausende von Wegen bei der Hervorbringung ihrer Geschöpfe gehabt habe? Daraus wird dann auf das Problem der Zweckmäßigkeit Licht von einer ganz anderen Seite her fallen (§ 24).

Becher, E.: Über Ausnutzungsprinzip, Zweckmäßigkeit und fremddienliche Zweckmäßigkeit. Naturwissensch. 1918, S. 185. — *Bier:* Über medizinische Betrachtungsweisen, insbesondere über die mechanistische und über die teleologische. Münch. Med. Wochenschr. Bd. 69. 1922. — *Boveri:* Die Organismen als historische Wesen. Rektoratsrede. 1906. — **Driesch:* Geschichte des Vitalismus. 2. Aufl. 1922.

— **Kant:* Kritik der Urteilskraft, § 61. (Werke, hrsg. v. d. Kgl. Preuß. Akademie. Bd. V. 1908.) — *Lubosch:* Was heißt Monogenie des Menschen? Morphol. Jahrb. Bd. 53. 1924. — **Peter:* Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1920. — *Petersen:* Über den Begriff des Lebens u. die Stufen der biologischen Begriffsbildung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 45. 1919. — **Pfrang:* Anatomische Beschreibung des Skeletts und der Weichteile eines angeborenen Klumpfußes. Archiv f. orthopäd. u. Unfallchirurgie. Bd. 18. 1920. — *Prell:* Über fremddienliche Zweckmäßigkeit bei Insekten und ihre kausale Analyse. Biolog. Zentralbl. Bd. 43. 1923. — **Roux:* Kampf der Teile. Ges. Abhandlungen. Bd. 1, Nr. 4. 1895. S. 121. — *Schaxel:* Über die Natur der mech. Formvorgänge in der tierischen Entwicklung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 50. 1922.

II. Allgemeine Morphologie und Ätiologie.

A. Die Grundlagen dieser Unterscheidung.

§ 20. Mit den so gewonnenen Grundvorstellungen vom Lebendigen können wir uns nunmehr einer Untersuchung derjenigen Fragen zuwenden, die sich an jede Erscheinung des Lebendigen knüpfen: welches sind die Gesetze der Formbildung und -umbildung (Ätiologie), und nach welchen Regeln beurteilen wir die Formen überhaupt (Morphologie). Für die Anatomie des Menschen besitzt die Morphologie zwar vorzugsweise, aber nicht ausschließliche Bedeutung. Der erste Schritt, den zu tun uns obliegt, ist dabei der, zu zeigen, inwieweit diese unserer ganzen Darstellung zugrunde gelegte methodische Unterscheidung einer formalen (architektonischen) und ätiologischen (technischen) Betrachtungsweise logisch berechtigt ist. Wenn wir von der „Betrachtungsweise" sprechen, so ist damit wiederholt festgestellt, daß es sich um unseren Standpunkt den Dingen gegenüber handelt, nicht aber um einen in den Dingen selbst liegenden Unterschied (§ 1). Den Objekten selbst stehen wir eben zwiefach urteilend gegenüber, je nachdem wir mehr ihr Beharren oder mehr ihren Wechsel zum Gegenstand unserer Betrachtung nehmen.

Wären die Gegenstände nur im Raum, so gäbe es Dreidimensionales ohne Wechsel; wären sie nur in der Zeit, so gäbe es eindimensionalen Wechsel ohne Körper. Da sie aber in Raum und Zeit zugleich sind, so haben wir eine sich verändernde Körperwelt, deren Objekte Beharren und Wechsel zugleich zeigen und deswegen für unsere Vorstellung miteinander in Verbindung treten. „Reale Objekte für uns sein" und „Miteinander in Verbindung stehen" ist demnach das Gleiche. Die Vorstellung dieser Verbindung stammt also nicht aus der Erfahrung, sondern jede Erfahrung, schon die, die das Kind macht, setzt die Vorstellung miteinander verbundener Objekte voraus. Die a priori gegebene Notwendigkeit der Vorstellung der Verbindung all unserer Vorstellungen läßt sich mit einem Namen nicht bezeichnen, da sie je nach der Art der Vorstellungen in verschiedener Form auftritt; sie kann als logische Notwendigkeit auftreten und erscheint dann als Grundfolgeverhältnis; sie kann psychologische Notwendigkeit sein und gilt dann als Prinzip der Motivation unserer Handlungen. Sie kann als Notwendigkeit der Verbindung von Veränderungen in der Zeit auftreten und gilt dann als Kausalität; sie kann endlich die Verbindung (Beziehung) gleichzeitig (nebeneinander) vorhandener Objekte ins Auge fassen, wie z. B. die Ähnlichkeit zweier Gestalten; sie gilt dann als Prinzip des Maßes in weitestem Sinne. All diese Formen eines a priori gegebenen Verbindungsverhältnisses bezeichnet *Schopenhauer* als den „Satz vom Grunde": „Alle unsere Vorstellungen stehen untereinander in einer gesetzmäßigen und der Form nach a priori bestimmbaren Verbindung, vermöge welcher nichts für sich Bestehendes oder Unabhängiges, auch nichts Einzelnes und Abgerissenes, Objekt für uns werden kann" (Satz vom Grunde § 16).

Es leuchtet nun ein, daß für die Vorstellung der Natur nur zwei dieser Formen des Satzes vom Grunde in Betracht kommen können. Die eine, die die gesetzmäßige Verbindung zweier Zustände in der Zeit beherrscht, ist der Satz vom zureichenden Grunde des Geschehens (Principium rationis sufficientis Fiendi); die andere, die die gesetzmäßige Verbindung der Form zweier Gestalten beherrscht, ist der Satz vom zureichenden Grunde des Seins (Principium rationis sufficientis Essendi). Jener erste umfaßt die Lehre von der Kausalität; Kausalität, wenngleich nicht immer in dem hier vertretenen Sinne beurteilt, wird jedenfalls allgemein als ein grundlegendes Prinzip der Naturforschung angesehen; der zweite Satz, der die Lehre vom Messen und Vergleichen umfaßt, ist bisher nur für die Geometrie als konstitutives Prinzip anerkannt worden; es wird sich aber zeigen, daß er weit allgemeinere Anwendung im Reiche der Gestalten überhaupt zuläßt, worauf hier zum ersten Male hingewiesen werden soll. Wir werden im folgenden zunächst die Gesetzmäßigkeit der Veränderungen und dann die Gesetzmäßigkeit im Beharren besprechen.

1. Die Gesetzmäßigkeit der Veränderungen.

§ 21. Diese Gesetzmäßigkeit, obwohl sie dem Wesen nach nur eine ist, tritt dennoch in zweierlei Gestalt auf, deren eine als kausale Gesetzmäßigkeit, bisher als einzige in der organischen Natur geltende angesehen wird, während sich die andere, die statistische Gesetzmäßigkeit bereits seit langem in der Physik Geltung errungen hat. Hier wird ihre Bedeutung auch für die Veränderung der Organismenwelt ins rechte Licht zu stellen sein.

a) Kausale Gesetzmäßigkeit.

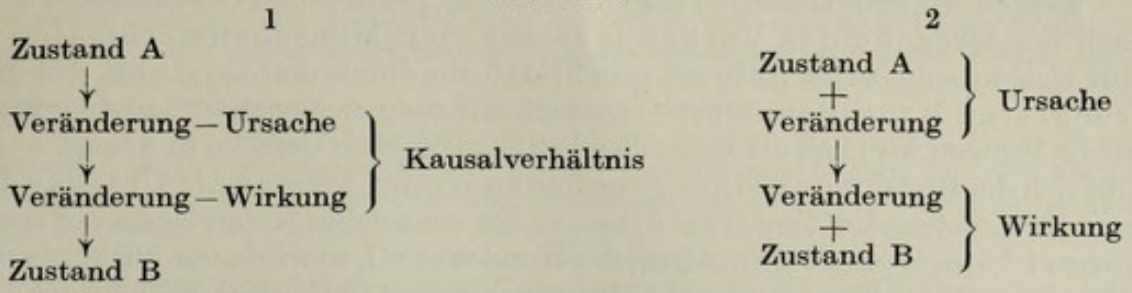
Gäbe es zwischen Tod und Leben nur eine rein zeitliche Beziehung; wenn wir nur wüßten, daß alle Menschen sterben müssen, so gäbe es vielleicht eine Philosophie, aber es gäbe keine Heilkunde, keine Diätetik und Makrobiotik. Nur weil wir wissen, daß zwischen Tod und Leben nicht ein zeitliches Verhältnis allein besteht, vielmehr eine bestimmte Verbindung zwischen dem Ereignis des Todes und einem noch in das Leben fallenden beliebigen anderen Ereignis, das den Tod notwendig herbeiführt, nur deswegen kennen wir eine Ursache des Todes. Nur die Wahrheit a priori, daß es eine Ursache des Todes gibt, macht es möglich, diese Ursachen zu erforschen, sie zu vermeiden und aufzuheben.

Damit ist die ältere oft widerlegte, trotzdem auch neuerdings wieder vertretene Lehre durch ein einwandsfreies Beispiel zurückgewiesen: daß alles Erfolgen nur ein Folgen in der Zeit sei; es ist mehr: Es ist die gesetzmäßige Verbindung zweier in der Zeit aufeinanderfolgender Zustände durch eine Veränderung.

„Jede Wirkung ist bei ihrem Eintritt eine Veränderung und gibt . . . . . unfehlbare Anweisung auf eine andere ihr vorhergegangene Veränderung, welche in bezug auf sie Ursache heißt“ (Satz vom Grunde, § 20, vgl. Schema Reihe 1). Das Kausalverhältnis bezieht sich also nur auf Veränderungen und stellt, eigentlich betrachtet, die gesetzmäßige Verbindung zweier Veränderungen dar, deren eine einen bestehenden Zustand verändert, deren andere einen neuen Zustand eintreten läßt (vgl. Schema 1). Da sich indes diese Veränderungen von den Zuständen nicht einwandfrei abgrenzen lassen, so genügt es, das Kausalgesetz auf zwei durch eine Veränderung miteinander verbundene Zustände zu beziehen und „den ganzen, den Eintritt des Folgenden herbeiführenden Zustand als Ursache“ zu bezeichnen (Schema Reihe 2),

wobei als grundlegend festzuhalten ist, daß „das Kausalitätsgesetz sich nur auf Veränderungen materieller Zustände bezieht und schlechterdings auf nichts anderes; folglich nicht herbeigezogen werden darf, wo nicht davon die Rede ist."

Schema



Nach dieser Voranstellung des wichtigen Kausalitätsgesetzes wenden wir uns seiner eingehenden Würdigung zu, bei der es sich zunächst darum handelt, die besondere Gestalt, die das Gesetz im Organischen annimmt, abzuleiten.

So leicht es nämlich für viele — nicht für alle — Verhältnisse im Anorganischen ist, die beiden aufeinanderfolgenden Zustände gegeneinander abzugrenzen, so schwierig ist es meist für das Organische. Schon im Anorganischen treten oft Schwierigkeiten auf. Bei einer Explosion ist es nicht nötig, daß das Licht in einen von Gas erfüllten Raum getragen wird; es kann bereits darin stehen und das Gas kann später erst in den Raum einströmen. Es kann auch Licht und Gas nebeneinander bei offenem Fenster gefahrlos sein und erst der Schluß des Fensters den kritischen Zustand herstellen. Der Fall eines Apfels vom Baume folgt aus einem Zustande, an dessen Herbeiführung die Wirkung der Schwerkraft, der Zustand des Stengels, die Wirkung der Sonnenwärme und vieles andere beteiligt ist. Bekannt ist ein sehr kompliziertes Beispiel (*Marbe*), nach welchem ein Greis aus einem am Ende des Zuges weit außerhalb des Bahnsteiges haltenden Abteil auf gefrorenen Boden tief hinabsteigend ausgleitet und das Bein bricht. Stirbt er an den Folgen der Fraktur: Welches ist die Ursache des tödlichen Unfalles? Das ungewöhnliche Halten des Zuges? Das Glatteis? Die Tiefe des Bodens? Das Lebensalter? Zu ähnlichen Schwierigkeiten führt die Frage nach der Ursache des Eintrittes einer Lungenentzündung, an der nur einer von zwei gleichgefährdeten Menschen erkrankt. Ist diese Ursache der *Fränkelsche* Diplokokkus? Die Witterung? Der Zustand der Bronchialschleimhaut? Die Anlagen des Erkrankten? Diese und ähnliche Überlegungen haben von selbst dazu geführt, ganz im Sinne *Schopenhauers*, den gesamten einem anderen vorhergehenden Zustand als Ursache („Gesamtursache") zu bezeichnen. In Übereinstimmung mit *Schopenhauers* Darlegungen und in Anlehnung an eine neuere treffende Darstellung (*Jensen*) nennen wir die mehr oder weniger zahlreichen Komponenten des Zustandes seine Systembedingungen; dasjenige Ereignis, das den Zustand endgültig verändert, nennt *Schopenhauer* die „Ursache kat' exochen". Wir nennen es mit *Jensen* die Komplementärursache.

Auch im Organischen ist es demnach unumgänglich nötig, zu vermeiden, als Ursache ein Einzelnes zu bezeichnen. Ganz weit, aber sachlich einwandfrei, faßt daher *Roux* als Ursache die Gesamtheit aller inneren und äußeren Faktoren auf, die einen bestimmten Zustand herbeiführen; die Komplementärursache ist nach ihm die sogenannte „auslösende Ursache", die in vielen Fällen mit dem sogenannten „Realisationsfaktor" (oder mehreren von ihnen) zusammenfällt. So ist bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen das befruchtete Ei die Ursache, die Befruchtung selbst die Komplementärursache der gesamten Entwicklung.

Zur Vereinfachung des Zusammenhanges erscheint es aber für die Analyse normaler Vorgänge nicht nur erlaubt, sondern geboten, die in der Regel hier gleichbleibenden äußeren Systembedingungen aus der Definition der Ursache wegzulassen und diejenigen, die als auslösend besonders in Betracht kommen, als „Reize" herauszuheben. Als Ursache bleibt dann stets der Gesamtkomplex innerer Systembedingungen, der je nach dem zu beurteilenden Ereignis weiteren oder engeren Umfang besitzt. Wenn wir z. B. die Reizung eines Nerven als Ursache

eine Muskelzusammenziehung bezeichnen, so ist sie in Wahrheit nur eine Komplementärursache, während wir als Ursache in strengem Sinne die gesamten, innerhalb des Systems: Zentralorgan-Nerv-Muskel-Skelett vorhandenen Systembedingungen zu bezeichnen hätten, die aber auch wiederum nur künstlich aus weiteren Systembedingungen herausgelöst werden können.

Fragen wir demnach nach der Ursache einer bestimmten Organisation, z. B. nach der Ursache des Vorhandenseins der Menschenmerkmale, so läßt sich nur die eine Antwort geben, daß sie durch den Zustand des befruchteten Menscheneies (die Systembedingungen, Konstitution) dargestellt wird. Bringen wir noch die Befruchtung als auslösende Ursache in Abzug, so ergibt sich die Bedeutung eines gegebenen Keimplasmas als Ursache der aus ihm entwickelten Gestaltung. Da ein solches Keimplasma ein spezifisches ist (des Menschen, des Affen, des Hundes usw.), so wird man auch, wie von einer spezifischen Energie der Sinneszellen, von einer solchen der Geschlechtszellen und anderer, eine Gruppe von Systembedingungen verwirklichender Formen sprechen können. Dadurch würde man die Qualität der Wirkung in den Zustand des Ursachensystems verlegen und damit aus dem Ablauf selbst ausschalten können. Indem so zwischen auslösende Ursache und Wirkung das spezifisch reagierende lebendige System tritt, würde ganz allgemein das Ursache-Wirkungsverhältnis auf ein quantitatives zurückführbar und dem Satze der Erhaltung der Energie unterzuordnen sein, wie es zuerst *Robert Mayer*, nach ihm in einer denkwürdigen Abhandlung *Hueppe* getan hat.

Für die weitere Erörterung erweist sich nach dem Gesagten daher zunächst ein Eingehen auf den Begriff der Ursache, sodann auf den der Systembedingungen als erforderlich.

Was die Ursache anlangt, so ist es auf Grund der neueren Literatur nicht ganz leicht, zu einem eindeutigen Urteil zu gelangen. Wir dürfen jene oben gegebene als die klarste und soweit wir sehen unwiderlegliche, unseren eigenen weiteren Ausführungen mit Recht zugrunde legen. Es seien aber Einwände dagegen (vor allem in Anschluß an *Becher*) hier doch kurz erwähnt. Daß das Erfolgen nur ein Folgen in der Zeit sei, das durch Gewohnheit und Assoziation uns zur Vorstellung: Ursache—Wirkung werde, ist die alte Ansicht *Humes*, die neuerdings auch in der Form auftritt, daß sich „so leicht keine Sukzession aufweisen lasse, die nicht gleichzeitig kausal sei" (*Becher*). Selbst das berühmte Beispiel von Tag und Nacht, die einander folgen, ohne im Verhältnis von Ursache und Wirkung zu stehen, hat sich für die erwähnte Behauptung dadurch retten lassen (*Becher*), daß man die Nacht nicht dem Tage, sondern dem Sonnenuntergang folgen läßt; sogar unser Beispiel vom Tode ließe sich ähnlich umdeuten, wenn man die Todesursache als ein Ereignis auffaßt, das dem Tode vorhergeht. Der Trugschluß liegt indes offensichtlich darin, daß wir natürlich jedes ursächliche Verhältnis, nachdem wir es einmal als solches erkannt haben, einem anderen (dem bewirkten) auch zeitlich zuordnen müssen. Es handelt sich aber eben nicht um diese Folge allein, sondern um die z. B. im Falle Sonnenuntergang Nacht, Todesursache Tod, von uns erst ermittelte unmittelbar vorhergehende Veränderung grade dieses einen Zustandes. Nur soweit wir eine Kette solcher Veränderungen feststellen können, und da wir sie sehr weitgehend feststellen können, ist Sukzession in vielen Fällen zugleich Kausalität. Daß dies aber keine Verallgemeinerung zuläßt, zugleich den zwischen Sukzession und Erfolgen bestehenden Unterschied, lehre ein Beispiel, wenn wir nämlich etwa mehrere Menschen in Abständen von fünf Minuten ein Gebäude verlassen sehen. Falls dieser Abstand veranlaßt wird durch gleich lange Dauer von Geschäften im Gebäude, so wird der Sachverhalt anders zu beurteilen sein, als wenn jeder Folgende erst durch eine bestimmte Aufforderung des Vorhergehenden zum Heraustreten veranlaßt wird. Nur in diesem Falle ist das Heraustreten des Zweiten eine Folge des Heraustretens des Ersten; während im ersten Falle das Herauskommen eine reine Sukzession ist, die allerdings auf eine weiter zurückliegende Ursache (die Dauer der Geschäfte) zurückgeführt werden kann. Ursachlos geschieht eben nichts und auch dieses Heraustreten nicht; aber das Heraustreten des Ersten ist hier nicht die unmittelbar vorhergehende Veränderung, die zum Heraustreten des Zweiten führt — und nur darauf kommt es an.

Man hat weiter gemeint, daß das Verhältnis: Ursache—Wirkung nichts anderes sei, als ein Sonderfall des Verhältnisses Grund—Folge, d. h. daß Kausalität nur logisch zu erfassen sei, weil es sich um die Verbindung zweier Urteile handele, z. B. brenne der Baum, weil der Blitz eingeschlagen habe (zwei Urteile: der Baum brennt — der Blitz hat eingeschlagen). Auch diese Ansicht, die den Gegensatz zwischen logischem (Erkenntnis-) und empirischem (Realgrund) aufhebt, ist sicherlich falsch, denn auch hier ist die Zurückführung auf einen sich verändernden Zustand, die das Kausalverhältnis begründende. Kausal betrachtet brennt der Baum nicht, weil der Blitz eingeschlagen hat, sondern weil das Holz des Baumes bis zu dem Grade erwärmt worden ist, daß Entzündung eintritt.

Auch der Einwand, Kausalität sei nicht mit realer Notwendigkeit gleichbedeutend, trifft nicht das Richtige. An sich sagt Kausalität nur über eine einzige Veränderung und ihre Folge etwas aus. Diese aber ist stets notwendig, sowie auch jeder Wirkung eine bestimmte Veränderung notwendig vorhergegangen sein muß. Freilich wußte der Erfinder des Schießpulvers nichts von der Notwendigkeit der Entzündung bei eintretender Komplementärursache. Das beweist aber nicht, daß die nun eintretende Veränderung nicht eine notwendige Folge gehabt habe (vgl. weiter unten).

Ganz besonders wesentlich ist es, sich davor zu hüten, die Ursache mit einem Gegenstand zu identifizieren und nun von der Wirkung eines Gegenstandes auf einen anderen zu sprechen, wovor *Schopenhauer* besonders warnt. Dieser „substantielle Kausalbegriff" ist durchaus falsch abstrahiert. Wenn ein Geschoß den Schädel sprengt, spricht man zwar von einer „Geschoßwirkung". Wissenschaftlich ist indes auch hier die Veränderung des intrakraniellen Druckes die Ursache des Platzens. Das eindringende Geschoß wird durch die Hemmung seiner lebendigen Kraft die Komplementärursache in dem Zustande des intrakraniellen Druckes, die zur Sprengung des Schädels führt. Diese Überlegung muß sinngemäß z. B. auf die organische Entwicklung übertragen werden. Es ist ganz falsch zu sagen, daß der „Baum die Ursache der Früchte" sei. Ursache der Früchte ist vielmehr zunächst diejenige Veränderung der Blüten, die zur Ausbildung des Fruchtstandes geführt hat. Weiter zurück liegen andere Veränderungen; deren zunächst letzte ist die Veränderung des Samens, aus dem der Baum einstens erwuchs. Die gesamte Formbildung läßt sich in eine Reihe nach dem Schema: Zustand—Veränderung—Zustand usw. auflösen; jede Phase der embryonalen Entwicklung ist Folge der vorhergehenden und Ursache der folgenden unter Berücksichtigung aller inneren und äußeren Systembedingungen und der realisierenden Faktoren. Die nächste Ursache der Gastrula ist der gesamte Zustand der Blastula nebst den sich an ihr abspielenden Veränderungen; die Ursache der Neurulabildung ist die vollendete Gastrula in all ihren Teilen nebst den Veränderungen, die z. B. in der dorsalen Urmundlippe vor sich gehen. Bei so komplizierten Vorgängen laufen viele einzelne Ursachenketten nebeneinander her, so daß scheinbar Gleichzeitigkeit vieler Veränderungen besteht. Reduziert aber auf die kleinsten Zeitintervalle gibt es tatsächlich auch hier nur ein Nacheinander (*Marbe*).

Noch einer anderen Umdeutung des Kausalbegriffes ist hier endlich zu gedenken, die, vielfach berechtigt, doch manches Bedenken gegen sich hat; die nämlich, daß man den Kausalbegriff als Funktion im mathematischen Sinne bezeichnet. Berechtigt ist diese Umdeutung, weil es sich bei der Kausalität wirklich um die Abhängigkeit zweier Zustände voneinander handelt. Rein mathematisch darf man aber diese Art „Funktion" nicht betrachten, denn (*Becher*) eine solche findet auch statt ohne Ursachenverhältnis, z. B. bei den mathematischen Funktionen selbst. Im übertragenen Sinne ist der Funktionsbegriff oft ein brauchbares Symbol für die Erscheinung, daß zwischen verschiedenen Ursachen und verschiedenen Wirkungen ein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht; so wenn man sagt, Entwicklungsgeschwindigkeit = f (Keimplasma + Temperatur). Hier will man sagen, daß bei verschiedenen Temperaturen die Geschwindigkeit der Entwicklung zweier völlig gleicher (Frosch-)eier verschieden wird, und zwar mit steigender Temperatur beschleunigt, mit sinkender verlangsamt wird. Dennoch trifft das nicht das eigentliche Kausalverhältnis; denn dies besteht darin, daß bei zwei spezifisch verschiedenen Keimplasmen die gleiche Temperatur verschieden wirkt, daß also die Temperatur nicht die Ursache des Entwicklungstempos ist, sondern nur zu den auslösenden Reizen gehört. Besonders wichtig ist der Funktionsbegriff für die statistische Gesetzmäßigkeit (§ 24), wo er indes gleichfalls den Kausalbegriff nicht aufhebt. Der Ersatz des Kausalbegriffes durch den der (mathematischen) Funktion ist daher zu widerraten, weil er leicht dazu führen kann, das Wichtigste, nämlich die unmittelbare Beziehung, in der der Ausgangszustand zu dem folgenden steht, zu verschleiern. Vor allem ist der moderne Mißbrauch des Wortes „ab-

hängig" zu verwerfen, da er in den meisten Fällen aus einer Bequemlichkeit des Denkens entspringt und das eindringliche Forschen nach der Ursache verhindern kann. Der Tod ist nicht von der Krankheit „abhängig", sondern ihre Folge.

Die Bezeichnung der Kausalität als „Gesetzmäßigkeit" schlechthin ist wohl für die Physik statthaft (*Häring*), nicht aber für die Veränderung am Organischen, da hier die Vieldeutigkeit der Erscheinungen nicht leicht eine Veränderung als „Gesetzmäßigkeit" bezeichnen läßt. Gesetzmäßig ist es freilich, daß auf jede (normale) Befruchtung (normalerweise) eine Entwicklung erfolgt. Die Gesetze der Gastrulation sind aber bis heute nicht entdeckt, weil der Komplex der Systembedingungen zur Zeit noch unübersehbar und in seinem Wesen ganz dunkel ist.

§ 22. Nachdem wir durch diese kritische Übersicht den so einfachen Sachverhalt, daß es sich bei der Kausalität um die Verbindung anschaulicher, empirischer, vollkommener Vorstellungen handele, erneut bestätigt gefunden haben, bleibt, besonders wenn wir an das am Anfang des § 4 und in § 20 Gesagte erinnern, wenig mehr über den Ursprung des Kausalitätsgesetzes hinzuzufügen. Kausalität stammt sicherlich nicht aus dem Denken, ist kein Urteil über die Dinge (wie es noch *Kant* geglaubt hatte); denn da alle Urteile ihr Material letzten Endes aus der Anschauung nehmen (§ 5), anschauliche Vorstellungen aber ohne Kausalität überhaupt nicht zu gewinnen sind, so muß Kausalität allem Denken, ja aller Anschauung vorausgehen. Da für uns die Verbindung von Objekten aus der raumzeitlichen Anschauung entsteht, so ist Kausalität nur ein anderer Ausdruck für reine raumzeitliche Anschauung a priori; sie ist die Anschauungsform, unter der allein wir eine reale Außenwelt und in ihr die Vorstellung der Veränderung von Objekten haben. Erfahrungen sammeln, wie wir es von Kindheit an tun, und zu Erkenntnissen gelangen können wir also nur auf Grund der nicht aus der Erfahrung stammenden a priorischen Kategorie der Kausalität. Aller Inhalt freilich, den wir dem Kausalitätsgesetz geben, stammt aus der Erfahrung. Wenn wir einen Gegenstand als „hart" bezeichnen, so haben wir dies durch Betastung gelernt. A priori ist nur gegeben, daß zwischen der Berührung und Empfindung gleichzeitig eine Verbindung von uns vorgestellt wird, vermittels welcher wir durch die Einrichtung unserer Psyche die Empfindung als Folge auf die Berührung als Ursache beziehen müssen.

Alle Begriffe, Urteile und Schlüsse über das Kausalitätsverhältnis, der Inhalt, den wir der Kausalvorstellung geben, entstammen demgemäß aus der Anschauung und Erfahrung, so vor allem die Begriffe des Wirkens und der Notwendigkeit. Als Notwendigkeit dürfen wir eine objektive und eine subjektive unterscheiden. Objektiv notwendig nennen wir es nach unserer Erfahrung, daß nichts, was geschieht, ohne Ursache geschieht. Alles Geschehen in der Welt ist notwendig, heißt, es ist Folge einer vorausgehenden Veränderung eines Systems von Bedingungen. Dieses selbst wieder ist als Wirkung die Folge einer früheren Veränderung, so daß rückblickend das Kausalband unzerreißlich und anfangslos ist (S. 32, Leben). Auch prospektiv besteht objektive Notwendigkeit insofern, als nie eine Veränderung ohne Folge bleiben wird. Hier hinein mischt sich indes ein subjektives Urteil über das Notwendige, eine Erwartung, die nämlich, die zu dem Schlusse führt, nicht daß eine Veränderung überhaupt eine Wirkung haben solle, sondern die gleiche Ursache werde stets auch die gleiche Wirkung haben. Zum Unterschied vom logischen Schluß, der immer denknotwendig ist, ist dieser Schluß von einem Ereignis auf bestimmte zukünftige Ereignisse nicht denknotwendig, nur weniger oder mehr wahrscheinlich, allerdings oft bis zu so hohem Grade der Wahrscheinlichkeit, daß wir ihn als sicher ansehen dürfen.

Es ist so gut wie sicher, daß nach der Enthauptung ein Mensch sofort tot ist; aber ganz und gar als absolutes Gesetz läßt sich das nicht aussprechen, angesichts

der Tatsache, daß Vögel in solchem Zustande noch kopflos umherlaufen können; als sehr seltene Ausnahme könnte, wenn man einigen Berichten glauben dürfte, auch beim Menschen möglicherweise so etwas vorkommen.

Wir bringen in die Natur eine „Regelmäßigkeits"- und „Gesetzmäßigkeits"voraussetzung hinein (*Becher*), auf Grund welcher wir Regeln (das Häufige) und Gesetze (das Ausnahmslose) für das Naturgeschehen aussprechen. Über den Ursprung dieser Regelmäßigkeits- und Gesetzmäßigkeitsvoraussetzungen ist es nicht leicht, Sicheres zu sagen. Sie ohne weiteres als Forderungen des gesunden Menschenverstandes zu bezeichnen (*Becher*), geht freilich nicht an; wie wir sehen werden, hängen sie mit dem Begriff des Wahrscheinlichen zusammen, von dem aus wir sie in ihrem Ursprung verständlicher machen können (§ 24).

§ 23. Wenden wir uns (S. 51) der Erörterung der Bedingungsverhältnisse zu. Bei der ungemeinen Komplikation der Systembedingungen und angesichts der schwierigen philosophischen Überlegungen, die notwendig sind, um den Begriff der Ursache scharf herauszuarbeiten, haben Praktiker die Befassung mit der Ursache, als der Naturwissenschaft nicht zukommend, abgelehnt und gemeint, daß es allein Aufgabe der Naturforschung sei, die gesamten Bedingungen eines Ereignisses festzustellen. Man hat dieses Verfahren im Gegensatz zum Kausalismus auch als Konditionalismus (*Verworn*, *Hansemann*) bezeichnet und sagt nun wohl, ein Vorgang hänge von den und den Bedingungen ab. Schon oben ist auf die Farblosigkeit, ja Nichtigkeit des Wortes „abhängen" hingewiesen worden; das gleiche gilt für das Wort „bedingt" sein durch etwas. „Abhängig" oder „bedingt" sein von Etwas verwischt das Kausalverhältnis, das in Veränderungen besteht. Das Ziel der Kausalforschung, nämlich denjenigen Gesamtzustand festzustellen, der als unmittelbare Ursache den Eintritt eines anderen Zustandes bewirkt, kann durch die Konditionalforschung höchstens mittelbar erreicht werden. Von einem Ersatz der kausalen durch die konditionale Forschung kann demnach keine Rede sein.

Gleichwohl fallen auch der konditionalen Forschung wichtige Aufgaben zu. Wichtig ist es vor allem, die als Komplementärursache auftretende, dadurch ausgezeichnete Bedingungen zu ermitteln; ferner aber die Analyse aller Bedingungen zu versuchen, die auf ein Geschehen wirklich von Einfluß sind. Beide Aufgaben fallen im wesentlichen (§ 84) der Entwicklungsmechanik zu.

In der Terminologie der Entwicklungsmechanik (vgl. auch später § 85, 86) werden die Teilursachen des Geschehens (z. B. Schwerkraft, Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Sauerstoff usw.) als „Faktoren" bezeichnet, die nicht wie in der Algebra mit dem Multiplikationszeichen verbunden gedacht werden, sondern als positive und negative einander verstärkende und abschwächende Kräfte. Dabei kann jeder Faktor wieder aus Teilfaktoren zusammengesetzt sein, die „Komponenten" heißen (z. B. die veränderte Konzentration des Salzgehaltes einer Flüssigkeit als Faktor für die Entwicklung eines Eies kann aus Komponenten bestehen, die teils die Schnelligkeit der Entwicklung erhöhen, teils die osmotischen Verhältnisse ändern usw.). Als „Koeffizienten" der Entwicklung gelten invariable, für eine bestimmte Entwicklung eines bestimmten Eies konstante Faktoren, wie z. B. spezifisches Gewicht, Permeabilität der Zellmembranen. Die Gesamtheit aller Faktoren kann nach mannigfachen Gesichtspunkten gruppiert werden. (Einfache und zusammengesetzte, die letzteren, meist im Organischen wirksam, auch komplexe Faktoren genannt; Auslösungsfaktoren und Reizfaktoren, Zeitfaktoren, die einen bestimmten Vorgang von einer nur zu einer bestimmten Zeit vorhandenen Konstellation abhängig machen). Die für uns hier wesentliche Gruppierung der Faktoren ist indes die in Determinations- und Realisationsfaktoren (§ 85, 86).

Es wäre gut, wenn diese Forschung nicht als „kausale" bezeichnet würde, was sich indes so stark eingebürgert hat, daß es schwer sein wird, die Bezeichnung aufzugeben. So spricht man z. B. ohne Weiteres von der „Ursache" der Entstehung der Knochenarchitektur, von der Ursache der Gestalt des Herzens usw. Jede Entwicklung eines Einzelorgans ist aber nur ein Teilgeschehen, das erst in

Hinsicht auf das Gesamtgeschehen Bedeutung erhält. Wir können aber weder die Form der Teile des Organismus ohne Rücksicht auf das Ganze erschöpfend begreifen, noch das Teilgeschehen, ohne es auf die Gesamtursache zurückzuführen. Denn erst die Entwicklung des Ganzen liefert die Systembedingungen auch für die Entwicklung des Einzelnen. So dürfen wir hier bereits (§ 33) die Ziele der kausalen und konditionalen Forschung so unterscheiden, daß wir jener die Frage nach der Entstehung des ganzen Organismus, d. h. seiner Systembedingungen zur Beantwortung zuweisen, dieser die Frage nach Art und Wirksamkeit der Systembedingungen selbst. Jene ist also die umfassendere; sie fragt nach dem Warum der Organismenbildung (Phylogenese); diese ist die engere; sie fragt nach dem Wie bei der Entstehung des Einzelorganismus (Ontogenese). Das Warum der Ontogenese wäre beantwortet, wenn wir zu sagen wüßten, wie es zur Entstehung einer Artzelle gekommen ist. Mit *Rauber* könnten wir die beiden Entwicklungsreihen auch als die Protogenesis (Entstehung des ersten Hühnereies) und die Deuterogenesis (aus jedem heutigen Hühnerei entsteht unverbrüchlich immer wieder ein Hühnchen) bezeichnen.

Becher: Naturphilosophie (Kausalbegriff, S. 128). Kultur der Gegenwart. Teil III. Abt. 7. Bd. 1. 1914. — *Häring:* 1923 (s. o.). — *Hansemann:* Das konditionale Denken in der Medizin und seine Bedeutung für die Praxis. Berlin: *Hirschwald.* 1912. — **Hueppe:* Über die Ursachen der Gärungen und Infektionskrankheiten und deren Beziehungen zum Kausalproblem und zur Energetik. Verhandl. der Naturforscherversammlung in Nürnberg. 1893. — **Jensen:* Über Reiz und Ursache. Abhandl. zur theoret. Biologie. Hrsg. v. *Schaxel.* 1922. — *Marbe:* Die Gleichförmigkeit in der Welt. München. Bd. 1. 1916; Bd. 2. 1919. — *Rauber:* Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876. — *Roux:* Artikel Ursache, Realisationsfaktoren in Terminologie. 1912. — **Schopenhauer:* Über die vierfache Wurzel des Satzes vom Grunde. Werke *Reclam,* Bd. 3. — *Verworn:* Über kausale und konditionale Weltanschauung. Jena 1918. — *Wentscher, E.:* Geschichte des Kausalitätsproblems in der neueren Philosophie. Leipzig 1921.

b) Statistische Gesetzmäßigkeit.

§ 24. Bei der ungeheuren Zahl der Teilursachen alles Geschehens ist eine Wiederkehr identischer Konstellationen und damit identischer Ereignisse mit Sicherheit auszuschließen. Wenn dennoch bestimmte Ereignisse, Formen, Vorgänge häufiger sind als andere; wenn wir sogar, ungeachtet dieser Bedenken, bestimmte Veränderungen nicht nur erwarten, sondern als notwendig in Rechnung setzen, so muß dieser Erwartung und Vorausberechnung eine Berechtigung innewohnen. Allein mit einer durch unseren „gesunden Menschenverstand" in die Welt hineinprojizierten „Regelmäßigkeits- oder Gesetzmäßigkeitsvoraussetzungen" (*Becher*) ist die Berechtigung nicht nachgewiesen. Mit erheblich größerer Sicherheit ist die „Gleichförmigkeit in der Welt" durch die statistische Wissenschaft bereits nachgewiesen worden (*Marbe*), so daß jene Regelmäßigkeitsvoraussetzung an sich nichts anderes ist, als die Berufung auf statistische Gesetzmäßigkeit schlechthin. Diese besagt, daß unter allen denkbaren Möglichkeiten doch immer nur eine kleine Zahl wirklich realisiert wird, und daß die realisierten Fälle von den mathematisch möglichen Grenzfällen meist gleich weit entfernt, sich um einen Durchschnitt häufen. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung lehrt Ähnliches, unterscheidet sich aber von der Statistik dadurch, daß sie alle Möglichkeiten darstellt, während die Statistik alle wirklich vorkommenden Fälle aufweist (vgl. auch *Thaer*). Das Wesen der Statistik ist eben dies, zu zeigen, daß die mathematisch weniger wahrscheinlichen und natürlich erst recht die unwahrscheinlichen Fälle auch wenig oder gar nicht vorkommen (*Marbe*).

Eine dritte Stellung diesen merkwürdigen Phänomenen gegenüber ist nun dem Naturforscher zugewiesen. So wenig ihn die Feststellung einer Erscheinung befriedigt, wenn er nicht auf ihre Ursache zurückgehen kann, so wenig befriedigt ihn die „Erwartung" eines Wahrscheinlichen, eine „Regelmäßigkeitsvoraus-

setzung", wenn er nicht einen Grund für diese Erwartung anzugeben vermag. Seine Aufgabe ist daher die Feststellung einer objektiv wissenschaftlichen Wahrscheinlichkeit.

Gemeinhin weist man in den Bereich des nur Wahrscheinlichen alle die Fälle, deren Ursachen und Bedingungen so unübersehbar zahlreich sind, daß wir sie nicht kennen. Die objektive Wahrscheinlichkeit indes wird dadurch gerechtfertigt, daß wir trotz unserer Unkenntnis des Gesamtsachverhaltes aller Bedingungen doch immerhin einige Kenntnis von ihnen besitzen, auf der wir Schlüsse aufbauen können (*v. Kries, Smoluchowsky*). Die objektive Wahrscheinlichkeit geht also nicht von unseren Unkenntnissen aus, sondern von unseren Kenntnissen. Das, was wir wissen, ist — auch bei jedem noch so komplizierten Bedingungskomplex — die Tatsache, daß innerhalb des Gesamtspielraumes, den alle Systembedingungen hinsichtlich ihres Daseins oder Fehlenkönnens, wie hinsichtlich ihrer Gruppierungen haben, einzelne Gruppierungen größere oder geringere Wahrscheinlichkeit besitzen (bei wiederholtem Würfeln z. B. wird die Form des Bechers und die Schüttelbewegung nahezu konstant, jedenfalls werden ungewöhnliche Exkursionen der Hand seltener sein, die Würfel werden demnach voraussichtlich im Durchschnitt sehr ähnlich fallen und sich ähnlich lagern, cf. auch *Marbe*, Bd. II, Kap. 7: „Über Geschicklichkeitsspiele und Arbeit". Hat man beim Fangbecherspiel durch zufällig richtige Handhabung einen Treffer erzielt, so schließen sich andere Treffer leicht an). Die Bedingungen, die dazu gehören, um beim Roulettespiel zehnmal hintereinander den Erfolg Rot zu haben, werden in dem Gesamtspielraum aller Bedingungen nur einen kleinen Spielraum bilden; auf dieses Wissen von den objektiven Spielraumgrößen gründet sich unsere Annahme vom objektiv Wahrscheinlichen und Unwahrscheinlichen (*v. Kries*).

Auch hinsichtlich der eigentlich variablen Faktoren bei der Entstehung des Wahrscheinlichen ist die Zurückführung auf objektive Merkmale möglich (z. B. zur Einstellung unseres Armes führen die zufällig richtig abgemessenen Gelenkbewegungen beim Fangbecherspiel). Der „Zufall" dieser Betrachtungsart ist dann der „objektive" (*v. Kries*) oder „geregelte" (*Smoluchowsky*) Zufall. Er gewinnt dadurch die Bedeutung eines in die Kausalreihe eingehenden geregelten Faktors, einer berechenbaren Spielraumgröße. Ist solch ein objektiver Zufall herausanalysiert, so besteht sein Wesen darin, daß kleine Anlässe große Ausschläge herbeiführen und daß der ausschlaggebende Faktor den Charakter eines oszillierenden Elementarereignisses besitzt mit annähernd gleichen Aussichten für den Eintritt sämtlicher Phasen dieses Oszillierens. Erwähnt und mit Berechnungen, die auch dem Laien verständlich sind, durchgeführt wird als Beispiel dieser Oszillation (*Smoluchowsky*) der Fall des Würfels auf eine Ecke. Die geringste Neigung nach einer Seite führt mit Notwendigkeit den Fall auf eine bestimmte Fläche herbei, ein Ergebnis, das stets von der Lage des Schwerpunktes überhaupt und seiner Entfernung von der Tischfläche abhängt. Der geregelte Zufall ist demnach eine variable Ursache, deren Auftreten durch einen regelmäßigen (stetigen) Verteilungsfaktor (*Smoluchowsky*) bestimmt wird. Die Verteilung bildet auch hier einen Spielraum; und da dieser als gleich groß berechenbar ist, ist auch die Aussicht, mit einem Würfel allein alle Zahlen zu werfen, gleich groß.

Da man nun nicht sämtliche Verteilungsmöglichkeiten, sondern immer nur eine bestimmte Verteilung in einem einzigen Fall nachweisen kann, so müssen sie durch Wiederholung in vielen Fällen verifiziert werden. Hierauf beruht nach dieser Anschauung, der wir uns anschließen, die Bedeutung der großen Zahlen für die Statistik und nicht darauf, daß wir aus ihnen das Wahrscheinliche erst kennenlernen (*v. Kries*). Geht man so von den zu gewissen Erfolgen führenden Spielräumen aus, deren Größenverhältnisse berechnet werden können, so hat man es mit einer objektiven, vom Menschen völlig unabhängigen Wahrscheinlichkeit zu tun.

Gerade wegen der ungemeinen Kompliziertheit aller Bedingungen auf der einen Seite und der Gleichförmigkeit so vieler Vorgänge und Gestaltungen liegt in der „objektiven Wahrscheinlichkeit" die Möglichkeit für die Naturwissenschaft, Vieles als gesetzmäßig zu erfassen, was als kausalgesetzmäßig im strengen Sinne nicht erfaßbar ist. Vor allem liegt hier und nicht in einer beliebigen „Gesetzmäßigkeitsvoraussetzung" (*Becher*) der Grund für die Ableitung von Gesetzen überhaupt aus immer wiederkehrenden Einzelbeobachtungen. Denn wir schließen mit Recht, daß innerhalb des Gesamtspielraumes aller möglichen Bedingungen diejenigen, die nach tausendfacher Wiederholung eines Ereignisses niemals zusammengetreten sind, auch in Zukunft so gut wie nie zusammentreten werden. Wenn es also richtig ist, daß eine Notwendigkeitsvoraussetzung (z. B., daß nach

der Enthauptung der Tod eintritt § 22) auf Grund der Kausalität nicht mit derjenigen Sicherheit möglich ist, wie die logische Notwendigkeit (z. B. eines Schlusses, S. 53) sicher ist (*Becher*) — so folgt daraus, daß alle Gesetzmäßigkeit letzten Endes überhaupt statistische Gesetzmäßigkeit ist. Auch die Unterscheidung (*Roux*) von Gesetz (was stets geschieht) und von Regel (was meist geschieht) würde auf statistischer Grundlage an Klarheit gewinnen. Besonders bedeutsam wird diese Betrachtung da, wo wir uns grundsätzlich nicht mehr auf „Ursachen" berufen können, sondern lediglich feststellen können, „daß die Dinge sich tatsächlich so oder so verhalten" (*v. Kries*), also bei dem, was wir „in der mathematischen Behandlung als die Anfangsbedingungen zu bezeichnen pflegen . . ., die wohl durch eine allgemeine Ordnung gar nicht festgelegt, sondern nur als etwas tatsächlich Verwirklichtes zu betrachten" sind. Genau in dieser Lage befinden wir uns der organischen Schöpfung gegenüber, deren Anfangsbedingungen wir eben nicht kennen, sondern als etwas tatsächlich Verwirklichtes hinzunehmen haben. Diese Anfangsbedingungen sind hier die Keimplasmen der Artzellen.

Die Berufung auf die Gleichförmigkeit der Spielraumgrößen, d. h. auf die Gleichförmigkeit der Bedingungen, wird somit zum Erklärungsprinzip der Gleichförmigkeit der Erscheinungen. Wie berechtigt diese bisher versäumte Einführung der statistischen Gesetzmäßigkeit auch in die organische Naturwissenschaft, vor allem gerade in die wissenschaftliche Anatomie, ist, lehrt die Tatsache, daß die Gleichförmigkeit hier eine überragende, ja geradezu beherrschende Rolle spielt. Abgesehen davon, daß wir auch hier „kosmische Anfangsbedingungen", die ältesten Formen des Lebendigen und Anfangsbedingungen überhaupt, die Artzellen voraussetzen müssen, ohne irgendeine Möglichkeit, ihre kausale Herleitung jetzt noch nachträglich zu bewerkstelligen, zeigt sich die Gleichförmigkeit des Organischen in drei wichtigen Erscheinungen:

1. In der Ähnlichkeit der Tierstämme untereinander.
2. In der Ähnlichkeit der Nachkommen.
3. In der Ähnlichkeit der Individuen einer Art.

Das Band, das ähnliche Formen miteinander verbindet, kann ganz allgemein als Vererbung bezeichnet werden — ein Name für eine Tatsache und einen in seinem Wesen vollständig dunklen Vorgang, der aber jedenfalls der Erhaltung der Gleichförmigkeit dient. Selbst diejenigen Veränderungen des Keimplasmas, die — heute als Mutation bezeichnet — durch Produktion neuer Gestaltung die Formenfülle gesteigert haben, haben nicht phylogenetische Monstra hervorgebracht, sondern Wesen, die die zwischen ihnen und anderen bestehende Gleichförmigkeit nie verkennen lassen.

Wir wollen nun all diese Gleichförmigkeiten als das Ergebnis höchstwahrscheinlicher Kombinationsvorgänge auffassen, die auf ähnlich gestaltete Spielräume der inneren Entwicklungsmöglichkeiten zurückzuführen sind. Ganz sicher ist dies der Fall bei der Gleichförmigkeit innerhalb des gegebenen Formenkreises der Art, d. h. bei der Bildung des Individuellen. Die *Mendel*schen Regeln in ihrer strengen Form sind der sichtbare Ausdruck dieser Wirkung gleicher Spielraumgrößen. Wo sie nicht streng zur Erscheinung kommen, ist mit Sicherheit auf Ausgangsspielräume zu schließen, die die Gleichförmigkeit der Verteilung des oszillierenden Faktors stören, wie das ohne Rücksicht auf diese Ableitung bereits empirisch von *V. Häcker* festgestellt worden ist (S. 120). Aber auch die Gleichförmigkeit innerhalb der größeren Gruppen des Tierreiches läßt Amphimixis (Kreuzungen) bei ihrer Entstehung als wirksam vermuten, was auch aus anderen Überlegungen wahrscheinlich gemacht wird (§ 109). Ist doch Amphimixis, seit man sie überhaupt kennt, als das vorzüglichste Mittel der Natur erkannt worden, die Gleichförmigkeit neben der Neukombination zu erhalten. Am schwierigsten ist die Vorstellung für die phylogenetische Entstehung des Neuen (Mutationen). Zwar

sind Monstra, wie sie z. B. ahnungsvoll und folgerichtig Empedokles aus den blinden Mischungen der Elemente entstehen ließ, nie zu beobachten; aber Andeutungen derartig „unwahrscheinlicher" Gestaltungen sind doch vorhanden. Sie sind als „fehlgeschlagene" Anpassungen bezeichnet worden (*Abel*), z. B. Tiere mit unzweckmäßig gegliederten Handwurzelknochen, überhaupt viele Exzeß- und Riesenformbildungen, die zu erlöschenden Stammeslinien führen (sogen. Seitenzweige der Entwicklung), Knochenfische mit riesigen Oberkiefern, die abbrechen müssen, um brauchbar zu sein, Huftiere mit Hauern, die die Oberlippe durchbohren und vieles andere. Sehr merkwürdig ist es bei der Betrachtung der Gesamtheit aller tierischen Gestaltung, daß die Formenfülle an der Wurzel der Stämme und der großen Klassen reicher ist, als später, und daß sich aus der anfänglichen Fülle nur wenige Reihen in jüngere Epochen der Erdgeschichte fortsetzen. Die Reste der Urfischorganisationen deuten auf eine Mannigfaltigkeit hin, von der die rezenten Fische nur Spuren zeigen. Aus dem riesigen Formenbecken der jurassischen Stegozephalen haben sich allein die wenigen bekannten Formen der Amphibien und Reptilien bis zur Gegenwart erhalten. Die Schöpfung ist also nicht nur gleichförmiger, sondern auch einförmiger geworden.

Dürfte man sich die Struktur des Keimplasmas einfach als eine Molekularstruktur vorstellen, so würde man zur Erklärung der Gleichförmigkeit der Gestaltung die statistische Gesetzmäßigkeit in der Weise heranziehen können, die man zur Zeit (*Boltzmann*, *Planck*, vgl. *Loria*) für die Erklärung der *Brown*schen Molekularbewegung oder des Gesetzes von der gleichförmigen Lagerung der Moleküle eines Gases heranzieht. (Würden alle möglichen Bewegungen der Moleküle verwirklicht, so würde es keine oszillierende *Brown*sche Molekularbewegung geben; vielmehr wird die anfängliche Unordnung durch die gegenseitige Beeinflussung der sich ungeordnet bewegenden Moleküle in eine Ordnung übergeleitet). Hinsichtlich der *Brown*schen Molekularbewegung ist diese Annahme experimentell dadurch bewiesen worden, daß auch bei völlig geordneter Bewegung des ganzen Systems ungeordnete Zickzackbewegungen des Einzelmoleküles ultramikroskopisch sichtbar gemacht worden sind (*Ehrenhaft*). Dieser Zustand der Ordnung ist gegenüber dem Ausgangszustand der Unordnung der wahrscheinlichere. Vor allem ist es wichtig, daß auch der irreversible Vorgang der Umwandlung von Energie in Wärme nach dieser Auffassung nur als Übergang unwahrscheinlicher in wahrscheinliche Zustände gilt und daß hier der wahrscheinlichere Zustand das Vorzeichen der späteren Zeit erhält (*Planck*), während bei den reversiblen Vorgängen das Vorzeichen der Zeit keine Rolle spielt. Mit Recht hat man (*v. Kries*) die Ausdrücke „wahrscheinlich" und „unwahrscheinlich" hier deshalb beanstandet, weil ja jeder realisierte Vorgang an sich wahrscheinlich ist, und man eigentlich von weniger und mehr geordneten Zuständen sprechen sollte. Richtig ist aber doch, daß der sog. wahrscheinlichere Zustand es deswegen ist, weil Störungen der einmal erreichten Gleichgewichtsordnung hier nicht mehr zu erwarten sind.

Wie wunderbar ist nun nicht die Tatsache, daß das Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der phylogenetischen Entwicklung (*Dollo*sches Gesetz, vgl. bei *Abel*) schon lange empirisch festgestellt worden ist. Zweifellos ist etwas Irreversibles im Sinne einer fortschreitenden, nicht mehr störbaren Ordnung auch für die Formbildung vorhanden (vgl. *Häcker* 22, *Just* 22, *Kranichfeld* 22, *Nopcsa* 23, *Lubosch* 24, 25). Fest vererbbar gewordene Merkmale sind nach allgemeinem Urteil irreversibel, namentlich solche, die „komplex verursacht" (*Häcker*) sind.

Der Anschein der Umkehrbarkeit kann freilich entstehen, aber es ist zu beachten, daß in solchen Fällen, wo höhere Geschöpfe wieder zu Organisationsmerkmalen primitiverer Art zurückzukehren scheinen, der geneologische Zusammenhang (Ahnentafel, geneologisches Netz, § 46) erst aufgeklärt werden müßte. Daß die scheinbar reversierten Merkmale nicht auf besonderen Linien vererbt worden sind, ist nicht auszuschließen. Solche Beispiele sind indes an und für sich so selten, daß man sie zusammensuchen muß (*Nopcsa*). Dabei

scheiden die nicht erblichen Merkmale natürlich aus; denn diese können reversibel sein, sobald die äußeren Reize wieder die ursprünglichen werden. So kehren die bekannten Steinheimer Schnecken (*Planorbis*) in ihren obersten Lagen wieder zur Ausgangsform zurück, vermutlich, weil die in den mittleren Schichten vorhandenen Veränderungen durch die Wirkung heißer Quellen entstanden waren.

Ist die organische Irreversibilität aber mehr als ein bloßes Gleichnis? Das Eine ist schon wahrscheinlich, daß die Mutation als eine „Störung" eintritt, daß diese Störung überwunden wird, und daß die Bedingungen hier sehr bald einen Ausgleich, einen geordneten Zustand herbeiführen. Sicher ist ferner, daß die Natur über uns bekannte Mittel verfügt, um die Mannigfaltigkeit der Systembedingungen (Spielräume) einzuschränken. Wir denken an die Koppelung der Faktoren (§ 109), an die Homozygotie, die die Spaltung verhindert, an die Bildung von „Sammelchromosomen", an die Verminderung der Chromosomenzahlen innerhalb phylogenetisch jüngerer Arten einer Gattung (§ 116). Dies alles kann im Sinne solcher, die Spielräume der Bedingungen einschränkender Mittel beurteilt werden. Hierbei entstehen natürlich weitere Fragen, so die, in welchem Verhältnis die Zunahme der Gleichförmigkeit zur Entfaltung der inneren Differenzierung (§ 84) steht, vor allem aber die nach dem molekularen Bau des Organischen selbst, der sicherlich nicht ohne weiteres auf den Molekularaufbau der Gase zurückgeführt werden kann. Ist auch diese als eine Dispersion (in gasförmigem Medium) anzusehen, ist auch die *Brown*sche Molekularbewegung die Bewegung in einer kolloidalen Lösung, zeigen überhaupt auch kolloidale Metallösungen ein jener Bewegung ähnliches Phänomen, so ist doch der Feinbau des lebendigen Plasmas noch durch zahlreiche uns unbekannte Merkmale struktureller Art (Chromosomen) vor selbst hochkomplizierten Kolloiden ausgezeichnet. Hier herrscht also tiefes Dunkel, obwohl sicherlich in den entwickelten Vorstellungen der Schlüssel zum Verständnis der Formbildung liegen muß. (Vgl. auch S. 239.)

Die Herrschaft dieser Gesetzmäßigkeit in der anorganischen Natur darf allgemein gesprochen heute als gesichert angesehen werden. Hinsichtlich ihrer Bedeutung auch für die Bildung der lebendigen Formen darf man sie indes z. Zt. nur als Hypothese ansehen. Diese würde kurz gesagt lauten, daß die Entwicklung der Organismen beherrscht worden ist und beherrscht wird von dem „geregelten" Zufall, der die Erhaltung und stete Verminderung der Mannigfaltigkeit zur Folge hat.

Wir sind in dieser wichtigen Darstellung auf alle erkenntnistheoretischen Probleme des Wahrscheinlichkeits- und Zufallsbegriffes nicht eingegangen (vgl. bei *Smoluchowsky*, *v. Kries*, *Marbe*, *Thaer*; mit den tiefen Ableitungen des letzteren über die Beziehungen zwischen Wahrscheinlichkeit und Artbildung berühren sich unsere Darlegungen sehr innig), was um so eher gestattet war, als wir gerade darzustellen versucht haben, daß zwischen Kausalität und Wahrscheinlichkeitserwartung, somit auch zwischen Kausalität und statistischer Gesetzmäßigkeit keinerlei grundsätzliche Widersprüche bestehen, wie es sich insbesondere aus der Definition des objektiven geregelten Zufalles ergibt. Die Unverbrüchlichkeit des Kausalgesetzes wird durch ihn nie in Frage gezogen.

Da also auch in der Hypothese vom geregelten Zufall in der Formbildung für Organismen das Kausalgesetz als unverbrüchlich anzusehen ist, so eröffnet sich hier ein Ausblick ganz besonderer Art auf das Zweckmäßigkeitsproblem. Jene Frage, mit der wir den § 19 geschlossen hatten, ob die Natur wirklich, wie *Kant* gemeint hatte, Tausende von Wegen gehabt habe, ihre Organismen hervorzubringen, wird durch die Hypothese vom geregelten Zufall eben verneint. Solange man den blinden Zufall walten läßt, steht man der Natur tatsächlich gegenüber, wie jener das Weltall ausfüllenden Riesenbibliothek (*Ka-*

thariner bei *Braus*), die durch die Kombination der Buchstaben des Alphabets entsteht und alle Dichtwerke umfassen muß, vorhandene und künftige, ohne daß es möglich wäre, ein einziges dieser Bücher zu finden, da die Bibliothek das Weltall erfüllt. Hier muß man dann die Teleologie in irgendeiner Form zu Hilfe nehmen. In Wirklichkeit aber werden — um in diesem Gleichnis zu bleiben — in der Natur eben gerade jene Bücher und nur sie hervorgebracht. Ist jene Hypothese vom geregelten Zufall richtig, so gab es keinen blinden Mechanismus und es gab nicht Tausende von Wegen, sondern nur wenige; und alle, die beschritten wurden, waren die Einzig-möglichen. Dann fällt aber nach den logischen Gesetzen des hypothetischen Schlusses auch in obigem Entweder-Oder *Kants* der Grund weg, Finalität anzunehmen. Denn das, was als einzig-möglich realisiert wurde, war lebensfähig, d. h. selbsterhaltungs-, anpassungsfähig, war das Primär-Zweckmäßige; so daß es an den Organismen nur Formal-Notwendiges (vgl. dysteleologische Einrichtungen, § 19) und funktionell Angepaßtes geben kann. Wenn die Wissenschaft bisher von zweckmäßiger Entwicklung im Sinne einer zielstrebigen Entwicklung sprach, so tat sie nichts anderes, als den geregelten Zufall, der am Anfang der Entwicklungsbahnen steht, in ein Wollen der einzelnen auf diesen Bahnen entstandenen Organismen umzudeuten. Es wäre das gleiche, als wenn wir annähmen, daß der Mensch das Resultat, bei 100 Würfen mit 3 Würfeln 50mal die Kombination 3, 4, 5, zu erzielen durch die Gabe herbeiführen könnte, den Spielraum für die Entstehung dieses Ergebnisses absichtlich herzustellen.

Petersen leitet die Zweckmäßigkeit in ähnlicher Weise ab, weil er — durch Ausprobieren — zeigt, daß eine zweckmäßige Organisation das Maximum einer bestimmten Leistung ermöglicht. Ein Maximum kann nur etwas Eindeutiges, Gesetzmäßiges sein; so sei das Zweckmäßige zugleich das Wirkliche, weil es das einzigartig Gesetzmäßige sei. Diese Ableitung schwebt indes in der Luft, weil wir ja nicht wissen, wie die Natur es anfängt, immer gerade Maxima und Minima zu schaffen; sie probiert nicht aus. Sie tut es ja auch nicht in allen Fällen, da unsere Organe nicht sämtlich Optima (*Auge*, *Helmholz*) sind, sondern nur eine allgemeine Annäherung an solche. Die Lösung ergibt sich erst auf Grund unserer eigenen Ableitung.

Abel: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912. — *Becher, E.:* Naturphilosophie (§ 84ff.), In Kultur der Gegenwart. 3. Teil. 7. Abt. 1. Bd. 1914. — **Boltzmann:* Vgl. **Loria*, Der Kampf zweier Weltanschauungen in der Physik. Naturwissensch. 1918, S. 171. — *Braus:* Über die Gesetzlichkeit der Körperform. Verhandl. des nat.-hist. Vereins. Heidelberg, N. F., XIV 2. 1920. — **Ehrenhaft:* Submikroskopische Experimentalphysik (Bericht über die *Ehrenhaft*schen Arbeiten aus der Physik des Millionstel Zentimeters). Naturwissensch. 1918, S. 429. — *Häcker:* Über Regelmäßigkeiten im Auftreten erblicher Normaleigenschaften usw. Medizinische Klinik 1918. (Auch in Phänogenetischer Eigenschaftsanalyse. Jena 1918.) — **Derselbe:* Über umkehrbare Prozesse in der organischen Welt. Abhandl. zur theoretischen Biologie. Heft 15. 1922. — *Just:* Wahrscheinlichkeit und Empirie in der Erblichkeitsstatistik. Biol. Zentralbl. Bd. 42. 1922. — *Kranichfeld:* Die Geltung der usw. nachgewiesenen Gesetzmäßigkeiten auf dem Gebiete der Phylogenetischen Entwicklung. *Rouxs* Vorträge, Heft 31. *Springer* 1922. — **Kries, v.:* Über Wahrscheinlichkeitsrechnung und ihre Anwendung in der Physik. Naturwissenschaften, Bd. 7. 1919. — *Lubosch:* Individualanatomie. Handb. d. Konstitutionslehre. Hrsg. von *Brugsch* u. *Lewy*. Berlin 1925. — *Derselbe:* Was heißt „Monogenie" des Menschen? Morphol. Jahrbuch, Bd. 53. 1924. — *Marbe:* 1916, 1919 (s. o.). — *Nopcsa:* Reversible and irreversible Evolution. Proc. Zool. Soc. London. Part 4. 1923. — *Petersen:* Skelettprobleme. Die Naturwissenschaften. 1922. — **Planck:* „Verhältnis der Theorien zueinander. Beitrag 36 in „Physik". (Kultur der Gegenwart. Teil III. Abt. IIIr. 1915.) — **Derselbe:* Rektoratsrede. Berlin. 3. Aug. 1914. — *Roux:* Artikel Naturgesetz, in Terminologie. 1912. — *Smoluchowsky:* Über den Begriff des Zufalls und den Ursprung der Wahrscheinlichkeitsgesetze in der Physik. Naturwissensch., Bd. 6. 1918. — **Thaer:* Wahrscheinlichkeitsgrad und Wahrscheinlichkeitszahl. Naturwissenschaften, 12. Jahrg., Heft. 48. 1924.

2. Die Gesetzmäßigkeit im Beharren.

§ 25. Wer nun aber die Gesamtheit aller Erscheinungen würdigt, die durch kausale Forschung erfaßbar sind, wird inne werden, daß ein großer Teil dessen, was uns in der Natur entgegentritt, nicht dazu gehört, wenigstens nicht unmittelbar. Es ist das ganze Reich der Gestalten selbst, die uns ganz allgemein als punktuelle, lineäre, flächenhafte und körperliche Gestalten entgegentreten. All diese Gestalten (*Häring*) sind ausgezeichnet durch „Bestimmungen" der Form und der Größe, sowie der Lage und der Richtung im Raume, weiterhin durch die Beziehungen dieser Bestimmungen zueinander (Form-, Größen-, Lage-, Richtungsbeziehungen, die geometrischen); durch diese Beziehungen allein wird hier jene „Verbindung" (§ 20) der anschaulichen Vorstellungen dargestellt, da die Gestalten, wenigstens die, die wir zunächst im Auge haben, in der Zeit unveränderlich sind, mithin nur ihre Verbindung im Raume in Betracht kommt. Hinsichtlich der Form, die uns als ein Raumerfüllen innerhalb fester Grenzen entgegentritt, wird die Beziehung durch ein Urteil über gleich, ähnlich ungleich, verschieden usw. ausgedrückt. Die Größenbestimmung richtet sich auf die Feststellung des Größer, Gleichgroß, Kleiner; die Verbindung der Lagebestimmungen drückt sich in den Beziehungen: Abstand, zwischen, innerhalb, außerhalb, durch, oben, unten, hinten, vorne, links, rechts, Mitte, aus. Die Richtungsbeziehung endlich führt zu dem Urteil über Entgegensetzung und Symmetrie (*Häring*). Es ist ohne weiteres klar, daß all diese Urteile nicht auf der Erkenntnis von Ursachen beruhen, vielmehr ausschließlich aus der Anschauung gewonnen werden. Es ist durchaus unsinnig zu fragen, warum eine Linie länger ist als eine andere, oder warum bei einem Würfel alle Kanten gleich sind. Schon *Kant* hat festgestellt, daß ein linker Handschuh nur durch den Augenschein als solcher erkannt, daß aber, warum es ein linker sei, nicht erklärt werden kann. Am reinsten zeigen diese Anwendung des Satzes vom zureichenden Grunde des Seins die geometrischen und stereometrischen Gestalten. Daß die Winkel eines Dreieckes zusammen zwei Rechte betragen, oder zwei parallele Linien sich nicht schneiden, läßt sich nur einsehen, aber nicht auf Ursachen zurückführen. Die geometrischen (Euklidischen) Beweise solcher Lehrsätze beruhen nur auf planmäßigem Vergleichen und auf dem Nachweis von der Unmöglichkeit des Gegenteils (*Schopenhauer*).

Planmäßige Vergleichung ist das Mittel zur Feststellung aller rein räumlicher Beziehungen zwischen Gestalten; die Messung ist das wichtigste Hilfsmittel dieser Vergleichung, weil es sich dabei stets um ein indirektes Aufeinanderlegen oder Ineinanderlegen handelt. Der Maßstab erleichtert dies Auf- und Ineinanderlegen; das Koordinatensystem ermöglicht es, die Lage- und Richtungsbestimmungen objektiv festzuhalten und zahlenmäßig auszudrücken.

Es ist nun ganz klar, daß dies formale Prinzip seine Geltung nicht nur auf die Geometrie, für die es zuerst aufgestellt worden ist, sondern auf ein weites Gebiet von Gestaltungen erstreckt, bei denen ebenfalls die Frage nach der Ursache sinnlos ist.

Das sind vor allem die Gebilde der Architektur, überhaupt alle die, deren Wesen sich durch Zahl und Maß (auch Rhythmus) ausdrücken läßt, z. B. Werke der Musik. Das Wesen einer korinthischen, dorischen oder jonischen Säule ist nur durch Anschauung zu erfassen; ihre Teile lassen sich nur durch Messung zueinander in Beziehung setzen; nur durch Vergleichung lassen sich ihre Unterschiede feststellen. Das Ornament, eine Giebelgestaltung, eine Säulenordnung, läßt eine Frage nach dem Warum nicht zu (abgesehen davon, daß sie ihre Ursache im Willen des Künstlers hat). Die Gestaltung eines ganzen Bauwerkes, z. B. eines gotischen Domes, aber auch die einer Brückenkonstruktion, läßt die Frage nach dem Warum insoweit zu, als Wirkungen der Schwerkraft in Betracht kommen.

Aber wenn einmal das konstruktive Prinzip, die Belastung auf Pfeiler und Strebepfeiler abzuleiten, gegeben ist, so ist es nicht mehr möglich zu fragen, warum der Spitzbogen in dem einen Dom steiler, in dem anderen flacher, warum die Durchbrechungen der nichtbelasteten Wände in dem einen Fall weiter als in dem anderen geführt sind. Man kann wohl eine Ursache dafür angeben, daß in Ansehung der Schwerkraft eine bestimmte Konstruktion und ein bestimmtes Material gewählt worden ist, aber nicht, warum bei einmal gewählten Proportionen der Grundfläche Höhe, Wölbung usw. nun alle Teile in unverbrüchlicher räumlicher Beziehung zueinander stehen müssen.

Auch den organischen Körpern kommt eine solche Gestaltung zu. Auch bei ihnen handelt es sich um Form, Größe, Lage und Richtung der Teile. Ohne weiteres ist also klar, daß, sowie wir von der Entstehung der Gestalten absehen, d. h. sobald wir eine Gestalt als gegeben nehmen — und das müssen wir bei allen heute lebenden Formen, da, von wenigen Ausnahmen abgesehen, die nicht schwer schwiegen, alle heutigen Formen konstant sind —, auch bei ihnen die Frage nach der Ursache gegenstandslos ist (S. 56). Was die Form anbelangt, so zeigt sie sich zunächst im Umriß, in der Gestaltung der Oberfläche. Diese als „Ort" aller Punkte, die die Form umgrenzen, ist bei einfacheren Gestalten (Kugel, kugelähnliche u. a.) rechnerisch, aber nicht ursächlich zu bestimmen (analytische Messung).

Im einzelnen haben wir solche Messungen z. B. bei der Analyse der Gelenkkörper durchgeführt. Aber selbst wenn eine Gelenkform bis ins letzte rechnerisch analysiert worden ist, haben wir damit nur die Frage Wie ?, nicht die des Warum ? beantwortet. Einer Analyse der Organe — geschweige denn der ganzen Körperform durch eine spezifische Strukturformel, wie sie theoretisch gewiß möglich ist (*Häring*), ist vielleicht erst einer fernen Zukunft möglich.

Aus der Vergleichung der Formen folgt die Feststellung ihrer Gleichheit, Ähnlichkeit, Verschiedenheit, Merkmalen, die ursächlich nicht zu erfassen sind.

Von weitgehender Bedeutung für die organischen Gestalten ist zunächst die Größe. Wir wissen heute, daß sie für die Ausbildung der Organ- und Gewebegestaltung, für die Proportionen des Körpers, ja sogar für viele Vorgänge im Körper (Verknöcherung, § 41) und für den histologischen Aufbau der Organe schlechthin maßgebend ist. Selbst wenn wir die Körpergröße auf die Größe der Eizelle und die für jede Tierart spezifische und typische Größe der Körperzellen zurückführen, ist diese letztere nicht mehr Gegenstand der Ursachenforschung, so wenig wie wir fragen können, warum ein Würfel 8 cbm Inhalt hat; im einzelnen ist z. B. die Größe eines knorpeligen Skelettstückes, überhaupt jedes Organes zwangsläufig mit der Art der Gefäßverteilung in ihm verbunden (*Spalteholz*); auch die innere Struktur eines Knochens oder Knorpels hängt bis zu einem bestimmten nachweisbaren Grade (*v. Eggeling*) von der Größe des Gesamtkörpers und der Größe des Skelettstückes selbst ab. Von der Gesamtgröße des Körpers hängt auch das Material ab, das zur Verwendung gelangt. Große und kleine Skelettelemente lassen sich nicht aus gleichem Material aufgebaut vorstellen, so wenig wie das bei Objekten der Technik möglich ist (Modellähnlichkeit). Es ist dies z. B. für das Material nachgewiesen worden, aus dem die Sternalrippen bei Säugetieren bestehen (*Richter*). Auch hinsichtlich der Lage und Richtung der Teile eines Organismus treffen wir auf die gleichen Bestimmungen und Beziehungen, wie bei einfachen geometrischen Körpern. Wenn wir ein Koordinatensystem in den Körper legen und nun oben, unten, vorn, hinten, rechts und links, innen, außen, festlegen, so liegt uns jede Möglichkeit fern, zu sagen, warum hinten hinten und vorne vorne, links nicht rechts und umgekehrt ist. Keine ursächliche Bestimmung dieser Merkmale, ja auch keine Definition des Linken, der Dicke, der Tiefe usw. (*Häring*) läßt sich geben. Von besonderer Bedeutung werden hier die Vor-

stellungen der Polarität (Richtung von kranial nach kaudal) und Symmetrie (Richtung von der Achse nach rechts und links). Auf Bestimmungen der Lage und Richtung und ihre Beziehungen zur Größe sind dann vor allem die Proportionen des Körpers zurückzuführen. Diese Proportionen, die innerhalb bestimmter Fehlergrenzen sogar gestatten, aus einem gegebenen Maß den Körper, aus einem Oberschenkelknochen das Skelett zu rekonstruieren — von Bedeutung für die Funde fossiler Knochen! — sind nicht nur im Groben vorhanden; auch innerhalb der Zellen besteht eine solche Proportion zwischen Zelleib und Zellkern (Kernplasmarelation, § 105, 106), die für die Wachstums- und Teilungsgröße der Zellen und damit für die Gesamtgröße des Körpers ausschlaggebend ist. Man nennt diese festen Proportionen auch den Kanon der Form; auch die Kernplasmarelation ist ein solcher Kanon (*Heidenhain*); das sich aus ihm ergebende dynamische Verhältnis zwischen allen Bestandteilen einer Zelle ist dadurch fest geregelt (Tonus, Syntonie, *ders.*).

Es treten uns an den Gestalten aber noch bestimmte Zahlenverhältnisse entgegen, die von den Zahlen der Chromosomen im Kleinsten beginnen und sich bis zu den äußeren Formmerkmalen des Körpers hin erstrecken. Die Zahl der Zellen, die das Tier oder seine Organe zusammensetzen, ist in vielen Fällen normiert und konstant (§ 105, 106). Die Zahl der Wirbel, Rippen, Schuppen, Schilder, Zähne gehört hierher. Daß die Tiere zwei Augen, vier Extremitäten haben, und daß die Fünfzahl der Finger und Zehen nie überschritten wird, läßt sich vielleicht aus irgendwelchen Gründen als zweckmäßig nachweisen, aber niemals ursächlich erklären. Alle diese Beispiele lehren, daß es an den Organismen Merkmale in weiter Verbreitung gibt, die an sich der Ursachenforschung völlig entzogen sind. Sie sind der Gegenstand der morphologischen Betrachtung, die sich darauf richtet, das im Wechsel der Gestalten Beharrende zu ermitteln und es hinsichtlich seiner Übereinstimmung und Ähnlichkeit mit und Verschiedenheit von anderen zu bestimmen. Das Mittel hierzu ist die Vergleichung, die ein Messen im weitesten Sinne ist. Die Vergleichung findet ihre Grenzen nicht bei irgendeiner Größenstufe; sie schließt die Gestaltung im Ganzen, die ihrer Teile und die ihrer gröberen, feineren und feinsten Elemente in ihr Bereich mit ein, und steht gleichberechtigt neben der kausalen Betrachtung.

Denjenigen Teil der Morphologie, der sich mit den stereometrischen Grundformen der Organismen befaßt, hat man als Promorphologie schon seit langem (*E. Haeckel*) besonders abgegrenzt. Diese Abgrenzung ist bedeutsam, weil sie auf einen Gegensatz zwischen organischer und geometrischer Gestaltung hinweist, an dem wir gerade mit Rücksicht auf das Gesagte nicht vorübergehen dürfen. Denn das Morphologische der Organismen dürfen wir als „ursachlos“ ausdrücklich nur insoweit bezeichnen, als wir von der phylogenetischen (historischen) Entwicklung der Gestalten absehen; es gibt ferner, wie schon an früherer Stelle hervorgehoben (§ 9), ein Grenzgebiet zwischen morphologischer und ätiologischer Betrachtung, dasjenige nämlich, in dem es sich um die Bedingungen zur Realisation der Formbildung handelt. Von dem Einflusse dieser Ursachen und Bedingungen ist nun das Promorphologische, so weit wir sehen, in viel höherem Maße frei, als das Morphologische in engerem Sinne. Ganz frei, insbesondere von der Analyse der Systembedingungen, ist aber auch das Promorphologische nicht, da der Raumerfüllung letzten Endes doch etwas Dynamisches zugrunde liegt. Die lebendige Gestalt ist nichts rein Geometrisches, da der Zusammenhalt der Formelemente im Raume, ihre Lage und Richtung, Polarität und Symmetrie, etwas Aktives ist und auf Wirkungen der Elemente aufeinander beruhen muß. Es ist endlich

zu beachten, daß, da die lebendigen Formen dem Werden und Vergehen unterworfen sind, auch die Frage nach der „Ursache" einer Form in anderer Weise doch wieder auftritt, sobald man nicht die gegebenen Formen, wie sie uns im Tierreiche verwirklicht und unveränderlich entgegentreten, zum Gegenstand der Forschung macht, sondern sich die Frage vorlegt, wie es zu diesen Gestalten gekommen sein mag.

Es genügt also nicht, morphologische und ätiologische Betrachtungen gegeneinander abzugrenzen, und ihre Aufgaben darzustellen; es wird auch nötig sein, den gemeinsamen Anteil, den beide an der Erforschung des Lebendigen haben, nachzuweisen. Hieraus ergibt sich die Gliederung unserer weiteren Darstellung.

Eggeling, v.: Der Aufbau der Skeletteile (Urodelen). Jena 1911. — **Haeckel, E.:* Promorphologie in Generelle Morphologie. Bd. I. 1866. — *Häring:* 1923 (s. o.). — **Heidenhain, M.:* Formen der Kräfte in der lebendigen Natur. Berlin: *Springer.* 1923. — *Richter:* Bau der Sternalrippen bei Säugetieren. Morphol. Jahrb. Bd. 51. 1922. — **Schopenhauer:* Satz vom Grunde des Seins (in vierfache Wurzel usw., s. o.), § 35 usw. — *Spalteholz:* Gefäßbaum und Organbildung. Naturwissensch., 11. Jahrg. 1923.

B. Morphologische und ätiologische Betrachtung der Organisationen.

§ 26. Es soll nunmehr dargestellt werden, welcher Methoden sich jede der beiden Betrachtungen bedient, zu welchen Ergebnissen sie führt und in welchen Grenzen sie gemäß der Natur der Objekte möglich ist. Wir wenden uns zunächst der

1. Morphologischen Betrachtung

zu und haben hier zwei Aufgaben zu behandeln. Die erste ist die, sich über die bis jetzt noch nicht klare Bedeutung des Begriffes einer organischen Form klar zu werden. Die zweite hat das Wesen der Formvergleichung zu untersuchen.

a) Form und Formen.

Die auf innerem Zusammenhalt der Teile beruhende von der Umgebung unabhängige, fest umgrenzte Erscheinung eines Objektes im Raume nennen wir seine Form (Gestalt, Morphé).

Für die organische Natur kommt eine solche Form nur den festen, zum Teil auch den kolloidalen Körpern (flüssige Kristalle) zu, während flüssige und gasförmige Körper eine Eigenform nicht besitzen, sondern die Form ihrer Umgebung annehmen. Unter bestimmten Bedingungen nehmen indes ja auch Flüssigkeiten die Form des Tropfens als Wirkung ihrer Oberflächenkräfte an. In der organischen Welt wird eine bestimmte Form scheinbar deshalb bei vielen Einzelligen vermißt, weil ihre Gestalt in dauerndem Wechsel begriffen ist (*Amöben*). Doch ist gewiß in jedem kleinsten Zeitintervall auch hier eine Form vorhanden (Malakomorphosis, *Roux* § 14), und es ist das Leben einer Amöbe mit dem dauernden Übergang einer Form in die andere verbunden; auch kann im toten oder gelähmten Zustande die Kugelform als spezifisch für sie angesehen werden. Bei den vielzelligen Tieren ist die Oberfläche durch den Umriß gegeben; diese nennen wir „Form", im Gegensatz zur „Struktur" (der inneren Form, inneren Gliederung, *Roux*). Die Form, der Umriß ist nur durch seine stereometrisch unfaßbare Eigenart von der Oberfläche der anorganischen Körper verschieden, ohne daß wir hierin einen grundsätzlichen Unterschied sehen dürfen. Daß die Form bei den Organismen so gut, wie bei den anorganischen Formen nicht, wie bei geometrischen Körpern und Figuren, nur Umriß ist, sondern zugleich Ausdruck eines irgendwie gearteten dynamischen Gleichgewichtes unübersehbar vieler Faktoren, ist bereits (S. 64) bemerkt worden. Es würde diese Vorstellung nicht ganz treffen, wenn man sich den Zu-

sammenhang lediglich als eine „Kraft" dächte, die die Zellen zusammenhält. Denn es ist schon (§ 14) festgestellt worden, daß der Körper der Vielzelligen nicht aus Teilen zusammengesetzt ist; dem einzelligen Wesen ist nie eine Zelle des Metazoenkörpers formal gleichwertig, sondern stets der ganze Körper. Nur die befruchtete Eizelle wiederholt in formaler Hinsicht das Einzelligenstadium. Über diese Fragen ist auch das (§ 103) Gesagte heranzuziehen.

Trotz aller grundsätzlichen Ähnlichkeit zwischen den Formen in der Natur überhaupt, läßt sich indes nun eine wichtige Besonderheit der organischen Formen nicht übersehen, daß sie nämlich, abgesehen von dem Formwechsel der Amöben, in hohem Maße in der Zeit veränderlich sind, so daß ein Organismus während seines Lebens verschiedene Formzustände durchläuft. Zwischen der befruchteten Eizelle, dem Embryo in verschiedenen Monaten, dem Neugeborenen, Jüngling, Mann und Greis, bestehen so tiefe Formunterschiede, daß man sie für verschiedene Wesen halten könnte, wie man das tatsächlich bei Larvenstadien einiger Tiere getan hat, deren Metamorphose zu Geschlechtstieren man nicht kannte. Trotzdem spricht man von „der Form" „des" Menschen, ungeachtet aller Verschiedenheiten dieser Form auch bei einzelnen Menschen und Menschenrassen. Es beweist dieses, daß „Form" im Organischen doch mehr sein muß, als die Anschauung einer einzelnen gegebenen Oberfläche. Der subjektive (psychologische) Faktor, der überhaupt in jede Formvorstellung eingeht, ist auch insofern nie auszuschalten, als wir ihm die Formen des Formwechsels unterordnen. Es ist so, als ob wir uns der unmittelbaren Anschauung der Veränderungen, d. h. des Kausalitätsurteils, entledigten und die Vielheit der Formen als ein räumliches Objekt anschauen könnten. Diese, dem Menschen eigentümliche Anschauungskraft ist es, die der Anschauung der Ideen *Schopenhauers* zugrunde liegt. Es sind diese ja, wie eingangs bemerkt, nicht Ideen im alten Sinne Platos, d. h. nicht schöpferische Urbilder, sondern ebenfalls wirkliche, wenn auch nicht reale Objekte; wirklich, weil sie anschaulich da sind, unreal, weil ihnen zur vollen Bestimmung der Realität die eindeutige Bestimmung der zeitlichen Beziehung zu anderen Objekten fehlt. (*Schopenhauer.*)

Mag die philosophische Begründung der Ideen übrigens sein, welche sie wolle, mag die Philosophie überhaupt die Berechtigung, sie anzunehmen, leugnen: die Natur lehrt ihre Existenz zweifelsfrei. Schon wenn wir uns vorstellen, daß wir etwa einzelne Entwicklungsstadien von hypothetischen Wesen fremder Planeten zur Beobachtung erhielten, ohne in der Lage zu sein, die Entwicklungsreihe bis zum En dezu verfolgen, und ohne jene Wesen je kennenzulernen, so würden wir jenen Stadien, da sie nicht funktionierten, keine Beziehungen zur Außenwelt besäßen und völlig zwecklos erschienen, als uns unbegreifliche, sinnlose Naturobjekte, wenn wir sie überhaupt als solche auffassen könnten, gegenüberstehen. Umgekehrt leben denn auch für die Kenner der Entwicklungsgeschichte in der endgültigen Form alle einzelnen Entwicklungsstadien weiter; wir sehen bei dem erwachsenen Menschen gleichzeitig die Embryonalformen mit: die embryonale Gehirnkrümmung, die Viszeralbögen, den Herzschlauch u. a. Diese psychische Leistung, die wir hier vollziehen müssen, wenn wir angesichts der Einzelformen von einer Form sprechen, ist nicht etwa eine begriffliche Abstraktion, die Unwesentliches ausscheidet und das Wesentliche festhält, denn dadurch würde die einzelne Form nicht erfaßbar sein, von der wir uns eben nicht wie beim Begriff etwas wegdenken, die wir vielmehr in allen individuellen Einzelheiten bestehen lassen müssen. Auch eine begriffliche Abstraktion führt zwar zu allgemeineren Formvorstellungen (§ 5); die Leistung aber, von der hier die Rede ist, ist eine andere; sie läßt sich am ehesten als ein Nebeneinanderbestehen von Erinnerungsbildern bezeichnen, die zu einem ganz eigentümlichen Ganzen zusammentreten, zu einer durch uns vollbrachten Neuschöpfung.

Die gleiche Neuschöpfung vollziehen wir nun nicht nur angesichts der einzelnen Formstadien einer Endform, sondern auch bei der Anschauung zahlreicher Einzelformen, die wir zur Vorstellung eines vielgestaltigen Organismus

vereinigen, so wenn wir z. B. ein Gesamtbild der Menschheit in unserer Phantasie vorstellen, das in sich die Züge aller Menschenrassen vereinigt. Eine solche Neuschöpfung hat das Besondere, daß sie zwar nur in Einzelfällen realisiert ist, aber doch in keinem Einzelfall diejenige Wirklichkeit besitzt, in welcher sie uns als Gesamtbild lebendig wird. Dies Gesamtbild nannten wir bisher die Idee, wollen sie aber von nun an mit dem klassischen Ausdruck des Typus bezeichnen. Wir gelangen dadurch zur Unterscheidung von Form und Einzelform, womit wir den Typus der Form von ihren Einzelfällen sondern. Wir erkennen somit, daß wir bei aller Formenlehre nicht rein anschauend im niederen Sinne verfahren, daß wir vielmehr notwendig und meist, ohne daß es zum Bewußtsein gelangt, der Natur mit einer umfassenderen Anschauung gegenüberstehen, die von der begrifflichen Abstraktion durchaus verschieden ist. Wir werden sehen, daß die tatsächliche Erscheinung des Typus (= Einheit aller denkbaren Fälle) auch vom Standpunkte der Kombination des Wahrscheinlichsten abgeleitet, ja vielleicht von daher allein verstanden werden kann. Anschauung des Typus und Abstraktion des Begrifflichen der Form sind, wie wir alsbald sehen werden, die beiden wichtigen Grundlagen der subjektiven Formvergleichung.

§ 27. Ehe wir uns dieser zuwenden, ist es indes erforderlich, auf die innere Gliederung der Organismen im Gegensatz zu ihrer äußeren Gestalt einzugehen. Wenn diese unter die Bestimmungen der Form und Größe (§ 25) fällt, so jene unter die Bestimmungen der Lage und Richtung. Aus beiden Bestimmungen und aus ihren Beziehungen (Lage-, Richtungsbeziehungen) ergeben sich ganz eigentümliche, in ihrem Wert für die morphologische Betrachtung nicht hoch genug anzuschlagende Verhältnisse, die zu der Aufstellung des Gesetzes der Konstanz der Topographie führen.

Die Lage der Muskeln zu den Knochen, diejenige der Knochen zueinander, die Lage der Gefäße und Nerven zueinander und zu den Muskeln und Knochen, ist eine so unverbrüchlich feste, daß die Möglichkeit eines chirurgischen Eingriffes, einer klinischen Diagnose allein auf ihr beruht. Die Feststellung von Sensibilitätsstörungen in einem kleinen Gebiete der Haut macht es möglich, mit Sicherheit bei jedem Menschen und Tiere vorauszusagen, daß an einer bestimmten Stelle des Rückenmarks oder des Gehirns eine Störung eingetreten ist. Es ist unter anderem der Zweck unserer Präparierübungen, diese konstante Lage der Organe kennenzulernen.

Die Topographie der Organe beruht auf zwei Regeln, die so unverbrüchlich sind, daß sie den Wert von Gesetzen besitzen, mögen wir diese als kausale oder statistische Gesetzmäßigkeit auffassen. Das Erste dieser Gesetze besagt, daß die Verbindungen eines Organes mit der Nachbarschaft konstant und immer wiederkehrend sind. Es liegt also der Oberkiefer bei allen Tieren, wo er überhaupt da ist, zum Zwischenkiefer, zum Jochbein, zum Stirnbein usw. in gleicher Beziehung. Es befinden sich die Lungen stets in ventraler Lage zum Vorderdarm, es umgreift die Aorta mit ihren Kiemenbogenästen stets und überall den Pharynx. Der große Vagusstamm liegt mit derselben Konstanz stets hinter der A. carotis interna, wie die winzige A. sternocleidomastoidea stets über den Stamm des N. hypoglossus hinwegtritt. Das zweite Gesetz besagt, daß ein einzelner Teil bei verschiedenen Tieren zwar an Größe verschieden sein, ja ganz fehlen kann, daß er aber, so lange er da ist, nie jene typische Verbindung aufgibt. Es kann z. B. das, Schulterblatt und Brustbein verbindende, Os coracoides bei höheren Säugetieren nahezu ganz schwinden und zu einem kleinen Fortsatz des Schulterblattes werden. (Processus coracoides); er hat demnach zwar keine Verbindung mehr mit dem Brustbein, behält aber seine Lage neben der Gelenkfläche des Schulterblattes unter allen Umständen bei. Diese beiden Gesetze schon vor hundert Jahren von *Geoffroy St. Hilaire* als ein „Loi des connections" erkannt, führen zur Aufstellung des Begriffes der Homologie (Owen 1848). Homolog sind Organe in gleichen Lagebeziehungen. Die unverbrüchliche Gültigkeit dieses Gesetzes erweist sich dadurch, daß wir, wie nach einem fehlenden Planeten, nach einem fehlenden Organ suchen und es finden können. Auch für diese Formenkonstanz gilt aber, wie schon eingangs dieses Paragraphen gesagt, die Tatsache der gleichwohl bestehenden

individuellen Variationen, auf deren Beurteilung wir in einem späteren Paragraphen zusammenfassend eingehen werden.

Ein weiteres Gesetz von gleicher Bedeutung ist das „Loi de balancement" von *Geoffroy St. Hilaire*, das von *Goethe* in dichterischer Form in seiner „Metamorphose der Tiere" ausgesprochen worden ist. Es besagt, daß im Grade der Ausbildung das einzelne Organ nicht unabhängig von dem Ausbildungsgrade anderer Organe ist; in der Tat beruhen alle Proportionen und damit die Stabilität der Körper darauf, daß kein Organ durch sein Übergewicht die Ordnung der Gesamtheit beeinträchtigen kann. Ein bekanntes Beispiel ist es, daß die Länge des Halses bei Vierfüßern stets in Beziehung zur Länge der Vorderbeine steht, so daß jedes Tier mit den Lippen den Boden berühren kann. Man beachte , welche Fülle von Organen (Halswirbelsäule, Kehlkopf, Pharynx, Muskeln, Gefäße, Nerven) hierdurch gleichsinnig verändert werden muß. Das gleiche stelle man sich vor, wenn

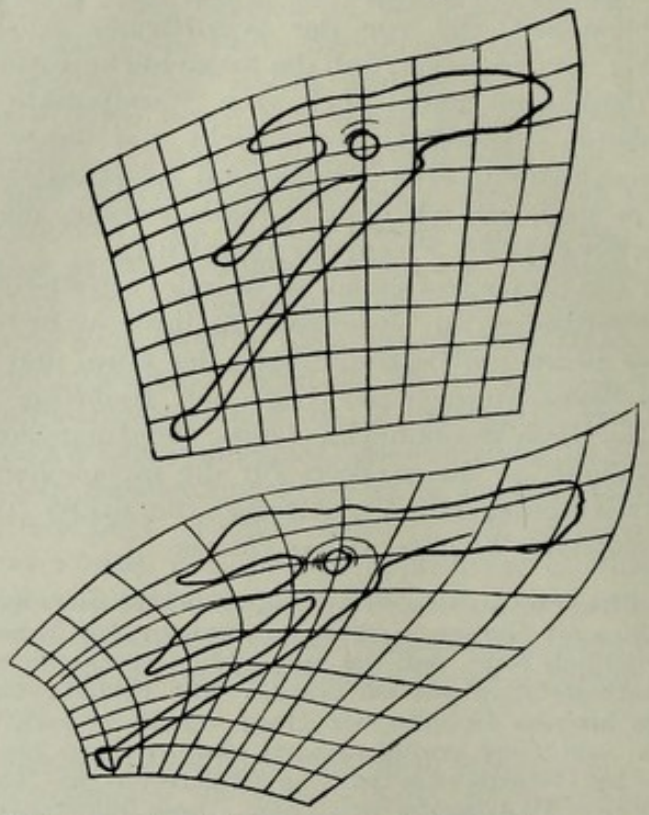


Fig. 3a u. b. Überführung des Beckens von Archaeopteryx in das von Apatornis durch Verschiebung des Rasters. Erklärung im Text. Die hier wiedergegebenen Bilder (Fig. 52 und 53 von *Thompson* l. c.) sind das erste und dritte Zwischenstadium. Letzteres gleicht schon fast völlig dem Becken von Apatornis.

bei verändertem Gebiß die Kiefer, der Schädel, die Muskeln sich verändern; ein Affenkopf ist auf einer Menschenwirbelsäule, ein Menschenkopf auf einer Affenwirbelsäule ebenso undenkbar. Die Bipedie bei fossilen Riesenreptilien, bei Vögeln, bei Beuteltieren, bei Affen und Menschen verbindet sich mit Organisationsmerkmalen der unteren Extremität selbst (*Weidenreich*), der Proportionen von Wirbelsäule, Rippen, oberer Extremität und Kopf, wie auch der Stellung und Lage der Skeletteile (Becken, *Nauck*). Alle Arten von Bipedie verhalten sich hierin verschieden, aber für jede Art von Bipedie ist der Gesamtkanon gegeben. Wir können ex posteriori verfolgen, warum das so sein mußte, indem wir gleichsam ausprobieren (*Petersen* S. 61), bis zu welchem Grade ein Teil verlängert werden kann, um unter Einbeziehung seines Gewichtes und des Querschnittes der wirkenden Muskulatur das Optimum einer Leistung zu ergeben.

Daß in der Natur ein solches Ausprobieren nicht vorkommt, ist an sich klar. Näher dem eigentümlichen Vorgang kommt die rein geometrische Ableitung der korrelativen Transformation, die die gleiche Form durch Einzeichnen in verschiebliche Raster umgestaltet. Wir stellen hier eine bemerkenswerte Figur hin (Fig. 3a u. b), die diese Transformation erläutern soll.

Gegeben waren die Becken von Apatornis und Archaeopteryx. Das Becken des letzteren wurde in ein quadratisches Raster eingezeichnet. Die homologen

Punkte des Apatornisbeckens wurden verbunden, so daß ein höchst absonderliches verschobenes Raster entstand. Gleichwohl gelang es, durch bestimmte Verschiebungen des quadratischen Rasters über drei Zwischenformen hin das Becken von Archaeopteryx in das von Apatornis überzuführen. Das Überraschende dabei ist, daß die seltsame Gestalt des Apatornisbeckens mit den (links in der Figur 3) zusammengeschobenen und verlängerten Knochen Ileum, Ischium, Pubis und der sich kranial ausziehende Fortsatz des Ileum nicht auf funktionellen Einflüssen, sondern auf der Enge oder Weite der Rastermaschen beruhen. Die Überraschung wandelt sich aber in Einsicht, wenn man sich einmal klarmacht, was die Raster für eine Organisation bedeuten. Ein längerer Knochen bedeutet eben tatsächlich innerhalb eines dreidimensionalen Koordinatensystems andere „Orte" seiner gesamten Oberfläche, die ohne einen Ausgleich ganz allgemeiner Art zur Störung und durchgehenden Unordnung des gesamten Systems führen müßte. Eine solche Unordnung muß aber nach unserer Hypothese des „geregelten Zufalles" schon im Keimplasma ausgeglichen werden, so daß wir das Gesetz des „Gleichgewichtes" (balancement) nicht auf ein Ausprobieren hinterher, sondern auf die Entstehung einer primär wahrscheinlichen Kombination zurückzuführen haben (§ 24).

Das Gleichgewicht kommt aber nicht nur in den Proportionen (quantitativ) zur Erscheinung; es hat auch eine qualitative Seite. Die Natur vermag z. B. die gleiche Leistung durch verkalkte, wie durch verknöcherte Skelettstücke zu erreichen; ist es Zufall, daß Knorpelfische nur verkalkte Skelettstücke, dagegen eine reich verknöcherte Haut besitzen; daß zahnlose Schildkröten einen mächtigen Hautpanzer besitzen, gleich, als ob dem Tiere ein bestimmtes Maß von „Knochen" zugemessen sei, mit dem es hauszuhalten habe? Ganz allgemein findet man, daß Tiere mit schlechtem Sehvermögen ein starkes Riechvermögen besitzen und umgekehrt; ist bei letzteren nun die Haut zugleich drüsenreich und behaart, bei jenen ersteren drüsenarm und gefiedert, so stehen wir hier vor ganz tiefen Kombinationsproblemen, die an sich gewiß einer rein mechanischen Erklärung nicht zugänglich sind. Auf solche Zusammenhänge hat *Goethe* in seinem erwähnten Gedicht hingewiesen, in dem er sagt, daß kein Tier mit Hörnern Zähne im Oberkiefer habe und daß es der Natur vollkommen unmöglich sei, „den Löwen gehörnt zu erschaffen".

Diese Gesetze der Konnexionen und des Balancements sind echte Formgesetze, die zwar nur durch konditionale Erforschung der Systembedingungen ex post zu verifizieren, indes ex ante nur durch reine Anschauung festzustellen und auf Grund statistischer Gesetzmäßigkeit begreiflich zu machen sind. Nur eine Anwendung dieser statistischen Gesetzmäßigkeit ist es auch, wenn (*Gurwitsch*) mit Recht darauf aufmerksam gemacht wird, daß auch das geregelte Wachstum nur unter der Annahme höchstwahrscheinlicher Vorgänge verständlich wird. Denn da zu einem geregelten Wachstum ein geregelter Ablauf der Zellteilungen gehört, und da diese je nach der Einstellung der Spindelebenen (vgl. das Beispiel vom Würfel, der auf eine Ecke fällt) zu ganz verschiedener Lagerung der Tochterzellen führen, so würde z. B. das Wachstum des Nervenrohres im Rahmen einer bestimmten Umfangskurve undenkbar sein, wenn nicht bestimmte Zelleinstellungen häufiger als andere wären. Nun ist aber das geregelte Wachstum die Voraussetzung jeder typischen Formbildung gerade auf dem Stadium der afunktionalen Entwicklung (§ 85ff., 93). Wir müssen so die Anordnung der Haare in Haarströmen und -gruppen und die Entstehung der ersten geregelten Strukturen im Knorpel auf sie zurückführen. Auch hier scheint es nur so, als ob die Gestaltung durch Ausprobieren dessen, was das Zweckmäßigste sei, entstehe. In der Anordnung der Haare in Längsreihen, der Schuppen und Federn, der Hautzähne in Diagonalen, der bestimmten Muster der Streifung, Scheckung, der Anordnung der Platten im Schildkrötenpanzer, kann aber auch von einem Ausprobieren nicht die Rede sein.

So erwächst uns durch die Analyse des geregelten Wachstums ein weiteres Hilfsmittel zum Verständnis der inneren Form (Struktur) der Gestalten. Der

letzte analytische Schritt liegt dann in der Untersuchung der Zellformen selbst; auch sie haben eine promorphologisch definierbare „Gestalt", die auf die Ausbildung der Strukturen von ganz weitgehendem Einfluß ist (§ 97). Die Analyse der Feinbaustruktur würde, wenn sie möglich wäre, hier unsere Einsicht noch weiter vertiefen.

Goethe: Die Metamorphore der Tiere. — *Gurwitsch:* Der Vererbungsmechanismus der Form. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 51. (Vgl. auch ebda Bd. 30, 32, 39 u. 101.) *Lubosch:* Was heißt Monogenie des Menschen? Morphol. Jahrb. 1924. — *Nauck:* Die Beziehung zwischen Beckenstellung und Gliedmaßenstellung bei tetrapoden Vertebraten. Morphol. Jahrb. Bd. 53. 1924. — *Owen:* On the archetype and Homologies of vertebrate skeleton. 1848. — *Petersen:* Skelettprobleme. Naturwissensch. 10. Jahrg. 1922. — *Roux:* Artikel Gestaltung, in Terminologie. 1912. — *Schopenhauer:* Welt als Wille und Vorstellung. Bd. I. Buch 13. — *Geoffroy St. Hilaire:*, Philosophie anatomique. Paris 1818. — **Thompson:* Morphology and Mathematics. Royal Soc. Edinburgh 1915. — *Weidenreich:* Der Menschenfuß. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 22. 1921.

b) Formvergleichung.

§ 28. Erst durch die Vergleichung empfängt nun, wie wir gesehen hatten, die Einzelform ihr volles Leben, weil sie ja überhaupt nur ist in Beziehung auf andere Formen. Jede Vergleichung setzt aber ein Prinzip der Vergleichung voraus, so wie jede Messung, die ja auch nur ein planmäßiges Vergleichen ist, einen Maßstab. In dieser Hinsicht lassen sich zunächst zwei Prinzipien der Vergleichung als das subjektive und als das objektive Prinzip unterscheiden. Das subjektive Prinzip geht darauf aus, jene Verbindung, in der die Einzelwesen kraft unserer Anschauung und unseres Denkens zueinander stehen (§ 20), planmäßig zu untersuchen und dadurch das ihnen Gemeinsame wissenschaftlich festzustellen. Das objektive Prinzip dagegen nimmt die Verbindung der Formen als eine real auch unabhängig von uns vorhandene und sucht festzustellen, in welchen genetischen Zusammenhängen sie zueinander stehen. Die durch die Vergleichung als mehr oder weniger innig festgestellte Verbindung der Formen untereinander wird als Verwandtschaft bezeichnet, und zwar stecken in dieser deutschen Bezeichnung zwei durchaus voneinander verschiedene Begriffe, deren wissenschaftliche Bedeutung wir uns durch die Ausdrücke Affinität und Konsanguinität (*Rauther*) klarzumachen haben; denn diese beiden Bezeichnungen decken sich genau mit den Ergebnissen der beiden Vergleichungsmethoden, insofern die Affinität die Verwandtschaft allein der Form nach feststellt, ohne die genetischen Beziehungen der formal verwandten Objekte ins Auge zu fassen. So sprechen wir auch von verwandten Baustilen in der Architektur, von verwandten Problemen in der Wissenschaft, verwandten Gedankengängen zweier Menschen; Konsanguinität dagegen erfaßt die Verwandtschaft im Sinne der Familienverwandtschaft und schließt das Urteil ein, daß die Wesen, die Träger der Formen sind, voneinander abstammen. Daß Affinität und Konsanguinität voneinander ganz unabhängig seien, ist kaum anzunehmen; gewöhnlich wird der Zusammenhang so aufgefaßt, daß die begrifflichen und architektonischen Ähnlichkeiten die Folge der Abstammung von einem gemeinsamen Ausgang seien. Wir werden diese Frage später erörtern (§ 32). Hier soll zunächst nur über die Formvergleichung nach subjektiven Prinzipien gehandelt werden.

α) Die begriffliche Vergleichung. (Systematik.)

Das Wesen der begrifflichen Vergleichung besteht darin, daß die Verschiedenheiten der Formen in der Begriffsbildung hinweggedacht, die Übereinstimmungen als systematisches Merkmal festgehalten wer-

den. Die in einer bestimmten Zahl von Merkmalen übereinstimmenden Formen werden in einem Fache, einer systematischen Kategorie vereinigt. Solcher Kategorien unterscheiden wir in aufsteigender Reihe: die Kleinarten, Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen, Stämme. Für den Menschen scheinen die vier ersten Kategorien zusammenzufallen, während er zur Ordnung Primaten, Klasse Säugetiere, Stamm Wirbeltiere gehört.

Zwei Fragen, die gewöhnlich bei den Prinzipien der Systematik erörtert werden, sind hier zu erwähnen, zumal sie auch für die Beurteilung der systematischen Stellung des Menschen in Betracht kommen. Die eine ist die nach dem systematischen Element (der systematischen Einheit, wie man z. B. von der Einheit eines Währungs-, Maß-, Gewichtssystems spricht), die andere, die nach der Realität der systematischen Kategorien. Hinsichtlich der systematischen Einheit schwankt die Wahl zwischen der Art und dem Individuum. Nach *Darwin* und *Haeckel* ist das Individuum die systematische Einheit; da die gesamte Formenwelt durch kontinuierliche Entwicklung auseinander hervorgegangen sei, so seien die Arten nur künstliche, durch die Lücken der zugrunde gegangenen Formen abgegrenzte Gruppen. Sprunghafte Artbildung und natürliche Lücken im System, wie sie durch die Paläontologie doch wahrscheinlich gemacht werden (*Jaekel*), haben anderen Autoren Veranlassung gegeben, die Art als das natürliche Element der Systematik zu betrachten (*Rauther, Jaekel*). Die Art wäre hiernach der Zeugungskreis sich im wesentlichen sehr ähnlicher, blutsverwandter Individuen. Auch diese Ansicht ist nicht gegen Bedenken sicher, insofern ja Annahme einer Unabhängigkeit aller Arten voneinander und der Herleitung einer jeden von ursprünglich gegebener Mannigfaltigkeit ihre notwendige Folge wäre. Denn wäre es anders, wären die Arten auseinander hervorgegangen, so würde doch wieder die ältere Ansicht *Haeckels* zu Recht bestehen. Solange man die Systematik mit der Abstammungsfrage verbindet, wird es schwer sein, zwischen beiden Ansichten eine Entscheidung zu treffen. Wahrscheinlich trifft dann keine von ihnen zu, weil das letzte Element der natürlichen Verwandtschaft wohl das Gen ist (*Alverdes*). Hinsichtlich der rein begrifflichen Klassifikation dürfte indes die Bedeutung der Art als letztes begriffliches Element unbestreitbar sein, da sie die erste über dem Individuum stehende grundlegende allgemeinere Abstraktion und zugleich eine geschlossene Einheit umfaßt, deren Glieder sich untereinander, aber nicht mit denen anderer Arten fruchtbar kreuzen.

Die Frage nach der Realität der Kategorien des Systems und des von ihm umschlossenen Forminhaltes braucht uns keineswegs auf die alte scholastische Streitfrage nach der Realität entweder der Begriffe oder der Einzelformen zu führen. Denn es handelt sich für uns ja nur darum, in diesem Zusammenhange die Besonderheiten des Begrifflichen hervorzuheben. Daß die begriffliche Abstraktion gerade hier notwendig ist, wird klar, wenn man beachtet, daß ohne sie eine Verständigung — es braucht nicht einmal eine wissenschaftliche Verständigung zu sein — überhaupt undenkbar ist. Nur dadurch, daß wir vom „Raubtier" „Menschen" sprechen, bleibt uns die unmögliche Aufgabe erspart, jede Aussage, in Betreff der Form über alle lebenden und ausgestorbenen Einzelmenschen zu machen; wir können unsere Aussage also so gestalten, daß sie auf alle Menschen paßt. Das begriffliche Umbilden der Form ist also die Voraussetzung eines bestimmten — nicht des einzigen (§ 44) — Normbegriffes, ohne den keine Naturbeschreibung denkbar ist. Dem Begriff als solchem entspricht daher auch unbedingt etwas Empirisch-Reales. Die Kategorien sind der begriffliche Ausdruck eines bestimmten Grades von Formübereinstimmung zwischen einer engeren und weiteren Formengruppe, sind also für das Denken dasselbe, was Maßstäbe für den Raum und Zeitmaße für die Zeit sind. Unmittelbare Bedeutung gewinnt das ja bei der Frage, ob alle Menschen einer Spezies oder einem Genus angehören, d. h. wie man die Übereinstimmung in der Form aller Menschen, demnach auch ihre Verschiedenheiten, beurteilen soll. Auch in anderer Hinsicht noch darf man wohl daran denken, dem Inhalt einer Kategorie mehr als nur begriffliche Realität beizulegen. Mit Recht ist schon von Botanikern (*Nägeli Sachs* vgl. bei *Sachs*), hervorgehoben worden, daß sich den Systembildnern historisch gerade die höheren Einheiten zuerst dargeboten haben, und daß die ältere Systematik keineswegs von den Spezies sondern den Gattungen und Ordnungen ausging und demgemäß mit dem Fortschritt der Kenntnisse Höheres zerlegt werden, nicht aber aus niederen Einheiten das Höhere abstrahiert werden mußte. Dies alles spricht dafür, daß die Begriffsbildung in der Morphologie von einem irgendwie gearteten, natürlich gegebenen Zustande ausgeht.

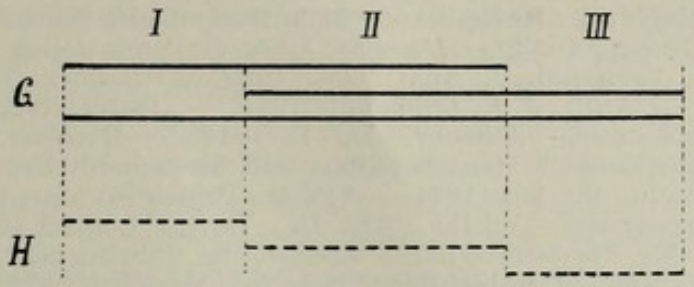
Es ist nun wohl zu beachten, daß der abstrahierte systematische Begriff nicht etwa wieder mit einem konkreten Objekt vertauscht werden darf! Denn existierend sind uns nur konkrete Individuen gegeben, die außer den zur Systemdiagnose benutzten Merkmalen noch sämtliche Individualmerkmale besitzen. Wahrscheinlich ist es ja so, daß die Artmerkmale das ganze Individuum durchdringen und jedes Individualmerkmal spezifisch beeinflussen, so daß jedes Einzelmerkmal auch spezifisch ist. Die Diagnostik der Art benutzt aber nur wenige Merkmale, meist das Minimum, das hinreichend ist, eine Art begrifflich abzugrenzen. Die Lehre von den „Stammformen" war auf den Trugschluß aufgebaut, daß die systematischen Merkmale hinreichend seien, ein konkretes Tier zu charakterisieren. Man vergaß dabei, daß ein solches fiktives Wesen, z. B. der „Stammvater" der Säugetiere oder der „Ahnherr" der Menschen (z. B. Lemuravus, Proanthropus alalus) auch seine sämtlichen Individualmerkmale besessen haben muß und daß wir über diese naturgemäß gar nichts wissen. Es ist dies ein wichtiges Argument gegen die Verwendung der Stammformen als genealogischer Begriffe (§ 46).

Allerdings ist die heutige Systematik keine künstliche (d. h. keine solche, die sich nur auf ein oder wenige Merkmale stützt); sie will dadurch, daß sie möglichst viel Merkmale heranzieht, zum Ausdruck einer natürlichen Verwandtschaft werden, d. h. das unmittelbare Abbild der natürlichen Entwicklung der Tierwelt geben. Inwieweit sie dazu berechtigt ist, werden wir später (§ 46) noch erörtern.

Die heute lebende Menschheit wird zu einer Art (Species Homo sapiens s. recens) gerechnet, deren Glieder sich alle miteinander fruchtbar kreuzen. Zeitlich erstreckt sich diese Art bis in das jüngere Paläolithikum, wo sie zuerst als Homo Aurignacensis auftritt. Gleichzeitig lebte damals in Europa eine andere Menschenform, die als Homo primigenius (Neandertalensis) noch ins ältere Paläolithikum hineinreichte; den zur Zeit ältesten Menschenrest, den Heidelberger Unterkiefer, schreibt man einer dritten Form, dem Homo Heidelbergensis (*Schwalbe*, *Mollison*) zu. Ob alle drei Menschenformen den Wert von Rassen oder von Arten haben, ob es also nur eine Spezies oder auch eine Gattung Homo gibt, wäre nur zu entscheiden, wenn man feststellen könnte, ob Kreuzungen zwischen den erwähnten Formen stattgefunden haben, was nach manchen Anzeichen nicht unwahrscheinlich ist (*Bonnet*). Eine entscheidende Bedeutung kommt ja der Frage nicht gerade zu. Innerhalb der rezenten Menschheit besitzen die systematischen Gruppen den Wert von Rassen, die man in Urrassen oder Hauptrassen (Schwarze, Gelbe, Helle oder auch nach ihrem Hauptverbreitungsgebiet Europäische) und erbliche Mischrassen sondern kann, letztere dann wieder in primäre, sekundäre und noch jüngere Mischrassen.

Für alle diese Abgrenzungen ist auch hier maßgebend, daß die Kategorie zunächst nur Maßstab und Vergleichungsergebnis ist. Die Menschen, die in solcher Kategorie zusammengefaßt werden, haben außer den der begrifflichen Zusammenfassung dienenden und nur ihnen allein zukommenden Unterscheidungsmerkmalen natürlich auch zahlreiche andere, die sie mit den Angehörigen anderer Kategorien teilen. Zwischen schwarzen und gelben Menschen bestehen nicht nur die rassendiagnostischen Unterschiede, sondern auch sicherlich z. B. der Gestalt des Gehirns, des Auges, Leber, Femur usw. Übereinstimmungen. Es liegt das daran, daß wir eigentlich nicht von einzelnen „Merkmalen" reden dürfen; das Rassenmäßige ist vielmehr eine bestimmte Schwankungsbreite, in der ein Merkmal auftreten kann. Diese Schwankungsbreite kann gering sein (z. B. Haarfarbe, Haarform, Hautfarbe, Mongolenoberkiefer) oder größer (Gehirnrelief, Kopfform) oder so groß, daß sie durch alle Rassen hindurchgehen (Leistenrelief der Fingerbeeren). Es können endlich auch Merkmale überhaupt von der Umwelt induziert sein (Kopfform? Haarfarbe? Größe? *Fischer*). In all diesen Fällen kommen Überlagerungen der

Merkmale vor. Statistisch und demnach begrifflich lassen sich daher nur diejenigen Merkmale zur Abgrenzung einer Rasse verwerten, die ausschließlich bei ihr vorkommen, wie es folgende Tabelle zeigen mag:



G = Gehirnmerkmale, H = Hautmerkmale, I, II, III Rassen.

Differentialdiagnostisch können in den hier gewählten einfachen Beispielen nur die Hautmerkmale in Betracht gezogen werden. Die Gehirnmerkmale wären in dem Beispiel klassifikatorisch bedeutungslos, da sie kein Merkmal zeigen, das ihnen allein zukommt. Das gilt zugleich auch für größere Formenkreise, z. B. die Art. Ein Schimpansengehirn zeigt alle Varianten (*E. Fischer*), die am Oranggehirn vorkommen. Man kann also auf das Gehirn keinen Unterschied zwischen den beiden Anthropoidenarten begründen. Trotzdem könnte sich bei weiterer Untersuchung einer hinreichend großen Zahl von Orangs oder Schimpansen herausstellen, daß der Gesamtumfang der Variationen beim Orang größer ist, als der beim Schimpansen, und daß, statistisch betrachtet, bei einer Form die häufigsten Kombinationen von Merkmalen des Gehirnes andere sind, als bei der anderen, oder daß bei einer Art Kombinationen von Gehirnmerkmalen auftreten, die der anderen fehlen. Auf diese Weise haftet allen systematischen Abgrenzungen namentlich der niederen Kategorien stets etwas Provisorisches an. Die schwankenden Artgrenzen („schlechte Arten" der Systematik) sind bekannt. Nur eine statistisch sehr ausgedehnte Untersuchung von Merkmalskombinationen bringt hier die Entscheidung, wie überhaupt, besonders für die Rassengliederung, nie Einzelmerkmale, sondern stets Merkmalskombinationen in Betracht zu kommen haben (§ 45).

Die Zahl der unterschiedenen Rassen des Menschen hat daher beständig zugenommen, weil man innerhalb der groben Abstufungen auf Merkmalskombinationen aufmerksam wurde, die für einzelne Gruppen innerhalb der Hauptrassen systematisch bedeutsam waren. Anfangs genügten (*Linné, Cuvier*) drei oder vier Rassen; *Blumenbach* unterschied die bekannten fünf Hauptrassen (Weiße, Schwarze, Gelbe, Rote und Braune, Malaiische), diese lassen aber selbst wieder Gruppen mit konstanten Merkmalskombinationen ausscheiden; nimmt man die kleinste Zahl von Merkmalskombinationen, durch die sich eine Gruppe durchgreifend gegen andere abgrenzen läßt, so kommt man zur Zeit auf etwa 26 Rassen. Damit ist nicht gesagt, daß weitere Gliederungen unterbleiben werden.

Die für uns besonders wichtige Rassengliederung Europas ist die in vier Haupt- und sechs Nebenrassen (*Deniker, Ripley, Günther*). Sie spielt für die anatomischen Studien auf Präpariersälen schon eine Rolle. Denn wenn auch die in die Anatomien gelangenden Körper Ergebnisse komplizierter Mischungen zwischen diesen Rassen sind, so werden diese Mischungen an einzelnen Anatomien doch ein sehr verschiedenes Bild ergeben, weil z. B. eine Mischung a x b x c, wie sie vielleicht im Osten herrscht, von der Mischung b x c x d, wie sie im Westen obwalten möge, verschiedene Endprodukte erhielte. Diese Endprodukte nennen wir Populationen. Es ist z. B. bekannt, daß der Brustkorb der norddeutschen Bevölkerung sich hinsichtlich des Zustandes der Rippen von dem der Schweizer Bevölkerung so hochgradig unterscheidet, daß der Anatom, von der einen zur anderen Population gelangend, in seinen Kenntnissen vom Brustkorb geradezu umlernen muß.

*Alverdes: Probleme der Artbildung. Abhandl. zur theoret. Biologie. 1922. — *Blumenbach: De generis humani varietate nativa. Göttingen 1781. — Deniker: The races of man. London 1900. — Fischer, E.: Betrachtungen über die Schädelform des Menschen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 24. 1924. — Derselbe: Spezielle Anthropologie oder Rassenkunde in Anthropologie. Kultur der Gegenwart. Teil III. Abt. 5. Leipzig 1923. — Derselbe: Über die Variationen der Hirnfurchen des Schimpansen. Verhandl. d. Anat. Ges. 1922. — *Günther: Rassenkunde des deutschen Volkes. 3. Aufl. J. F. Lehmann. 1924. — Jaekel: Wege und Ziele der Paläontologie. Paläontolog. Zeitschr. Bd. 1. 1913. — Mollison: Neuere Funde und Untersuchungen fossiler Menschenaffen und Menschen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25. 1924. — *Plate: Prinzipien der Systematik usw. in Kultur der Gegenwart. Teil III. Abt. IV. Bd. 4. Leipzig 1914. — *Rauther: Über den Begriff der Verwandtschaft. Zoologische Jahrbücher 1912. — Ripley: Races of Europe. — Sachs: Geschichte der Botanik. München 1875. — Schwalbe, G.: Die Abstammung des Menschen und die ältesten Menschenformen (1916) in Anthropologie. Kultur der Gegenwart. 3. Teil. 5. Abt. 1923. — Verworn, Bonnet, Steinmann: Der diluviale Menschenfund von Oberkassel. Wiesbaden 1919.

β) Die formale Vergleichung.

§ 29. Von der begrifflichen Vergleichung, die durch Hinwegdenken der Verschiedenheiten der Organisation auf begrifflichem Wege zur Aufstellung von Kategorien gelangt, unterscheidet sich die durch synthetische Vereinigung der anschaulichen Vorstellungen ausgezeichnete dadurch, daß sie nichts hinwegdenkt, sondern zu geistigen Gesamtanschauungen, d. h. also zur Aufstellung des Typus gelangt. Dieser ist niemals ein Einzelnes, so nahe ein Einzelnes vielleicht dem Typus auch stehen mag, sondern stets ein Wirkliches, das nur in der Fülle zahlreicher Einzelrealitäten gegeben ist. Man könnte sich — und darin liegt mehr als eine bloße Umschreibung (§ 42) — die Sache auch so vorstellen, daß ein riesiges Kombinationsspiel gespielt und erst die Gesamtheit aller Wurfkombinationen die Möglichkeit der Formen erschöpfte. Diese Möglichkeit ist nach dem oben über die Genese des wahrscheinlichsten Dargelegten wohl keine unbegrenzte, sondern eine in nicht allzu weiten Grenzen schwankende, daher es seit *Goethes* und *Gegenbaurs* Zeiten als vornehmste Aufgabe der vergleichenden Anatomie betrachtet wurde, nichts Einzelnes zu untersuchen, sondern planmäßig alle möglichen Abwandlungen einer Gestalt zusammenzustellen.

Goethe hat hierfür ein Schema gegeben (*Lubosch*), nach dem die Arbeit hier praktisch zu verfahren habe. Er schrieb in einer Reihe die Skeletteile untereinander in einer anderen die Tiere nebeneinander, und wünschte nun, alle Felder der Tabellen durch planmäßige Untersuchung ausgefüllt. Naturgemäß ist das nicht bis aufs Letzte durchzuführen, indes hat gerade *Gegenbaur*, der Begründer der heutigen vergleichenden Anatomie — und seine Schüler sind ihm darin gefolgt —, dies Prinzip niemals außer Acht gelassen, wie schon aus dem Studium seines Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie hervorgeht.

Bei all diesen Betrachtungen spielen nun die gerade bei der systematischen Vergleichung in den Hintergrund tretenden Abweichungen der Organisation die Hauptrolle. Die Art der Abweichung in den Organisationen ist eine solche der Zahl (Rippen, Wirbel, Hand- und Fußwurzelknochen, Maße und Gewichte), ferner solche der Formen und der Lage (Herz weit kranial unter den Kiemen bei Fischen, kaudal im Thorax bei höheren Tieren, Gehirn über der Nasenkapsel bei Säugetieren, hinter ihr beim Menschen, Lage der Flossen und Extremitäten zur Wirbelsäule u. v. a.). All diese Verschiedenheiten vereinigen wir zu einem Gesamtbild, so daß nicht nur jeder einzelne Organismus in der Fülle seiner Einzelmerkmale vorgestellt, sondern auch die Gesamtheit aller Einzelorganismen in unserer Phantasie zu einer überindividuellen Einheit gestaltet wird. Empirisch ausgedrückt würde „das Säugetier" hier

nicht das Abstraktum der Systematik mit seinen fünf Merkmalen sein (Haarkleid, lebendige Junge, Milchdrüsen, temporales Kiefergelenk, Gehirnbalken), sondern das überindividuelle Dasein aller lebenden und fossilen Säugetiere, die mit ihren sämtlichen Merkmalen der Zahl, Form und Lage gleichzeitig vor das geistige Auge zu treten hätten. In ähnlicher Weise lassen sich weitere und engere Formenkreise formgesetzlich auffassen. Die solchergestalt gewonnenen Gesamtbilder bezeichnen wir, wie schon bemerkt, als einen Typus. Ein solcher zeigt also nicht nur die Mindestzahl der dieser Gruppe gemeinsamen Unterscheidungsmerkmale, sondern umfaßt auch alles, was sonst in der Gruppe vorkommt. So zeigt also der ideelle Typus des Säugetiers als Gemeinsames den Grundplan des Schädelbaues, die übereinstimmenden Merkmale an Skelett und Muskulatur usw., daneben aber gleichwohl in seinen einzelnen Gliedern auch alle Abweichungen der Zahl (z. B. 12, 13 usw. 18 Rippen), der Form (z. B. einfaches und gekammertes Herz, Lungenlappung, einfache und mit starker Oberflächenvergrößerung ausgestattete Lunge) und der Lage (Lage des Herzens, der Pleurahöhlen, des Zwerchfells, der Keimdrüsen usw.) immer an einzelnen Formen realisiert, und zwar so, daß ein Organ gleichzeitig Übereinstimmendes und Verschiedenes zeigen kann, z. B. Fuß und Hand, Arm und Flügel. Bei einem Vergleich aller Einzelformen eines Typus stellt sich also dem über sie hingleitenden geistigen Blick neben dem Beharrenden des Typus zugleich auch der Anschein einer Veränderung, einer Bewegung dar. Die ältere vergleichend anatomische Schule bezeichnete diese scheinbare Bewegung innerhalb des Typus als Metamorphose. Wir können ohne Bedenken diese Bezeichnung in die heutige Wissenschaft übernehmen, vor allem als Gegensatz zu der realen Umbildung einer Form in die andere, die wir als Transformation (§ 31) bezeichnen. Typus und Metamorphose sind die beiden Ausgangspunkte der wissenschaftlichen Vergleichung organischer Formen geworden, besitzen daher auch für die menschliche Anatomie eine kaum zu überschätzende Bedeutung. Darum erfolgt hier die Besprechung des Grundsätzlichen, während die praktische Anwendung dieser Prinzipien den Hauptteil der später folgenden speziellen Morphologie des Menschen bilden wird. Nach dem Gesagten läßt sich schon jetzt einsehen, wie groß der Wert dieser Betrachtung für die menschliche Anatomie sein wird. Denn wenn es wirklich gelingt, die menschliche Organisation hinsichtlich Zahl, Form und Lage ihrer Organe einem Typus unterzuordnen, und innerhalb dieses Typus die Metamorphosen, die zur menschlichen Gestalt geführt haben, zu verfolgen, daß wir dann Einsicht in das gewinnen, was mit einem nur allzuleicht mißzuverstehenden und auch oft mißverstandenen Ausdruck als „*Plan*“ des Körpers bezeichnet wird. Wenden wir uns den Prinzipien der formalen Vergleichung zu, so ist zunächst vom Typus, sodann von der Metamorphose zu handeln.

Die Aufgabe bei der Untersuchung des Typus beruht eigentlich darauf, seine Grenzen festzustellen. Diese liegen da, wo sich das Vorkommen eines formal gleichwertigen Organes nicht mehr feststellen läßt.

Es ist z. B. eine Chorda dorsalis und ein Gehirnauge, außer bei den Wirbeltieren, nur noch bei den Tunikaten festzustellen. In einen ganz weiten Typus wären also Tunikaten und Wirbeltiere einzubeziehen. Bei jedem Organismus ist also danach zu fragen, inwieweit eines seiner Elemente einem formal Gleichwertigen bei anderen Organismen entspricht. Die Antwort darauf erscheint dem oberflächlich Urteilenden sehr leicht, weil er meinen könnte, es ohne weiteres den Organen ansehen zu können, ob sie einander gleichwertig sind oder nicht. In Wirklichkeit ist das aber oft sehr schwer und erfordert eingehende anatomische Studien. Es wurde schon früher bereits an einer wichtigen Stelle unserer Darlegungen (S. 21) dargetan, daß das ähnlich Funktionierendes (z. B. Enddarm der Amphibien und Enddarm der Säugetiere) von dem gestaltlich Ähnlichen zu unterscheiden ist, ob also z. B. dem, was bei den Säugetieren Enddarm ist, überhaupt ein gleichwertiges

Darmstück der Nichtsäuger entspricht, oder ob bei ihnen etwa das, was bei den Säugetieren Dünndarmgebiet ist, als Enddarm funktioniert. Man hat (*Owen* 1848) die formal einander gleichwertigen Stücke homolog genannt, eine Bezeichnung, die sich seitdem eingebürgert hat (vgl. *Gadow*, *Spemann*, *Peter*, *Lubosch*). Die Schwierigkeit der Feststellung von Homologien beruht darauf, daß die homologen Organe in ihrer Gestalt vielfach einander außerordentlich unähnlich sind und oft ganz verschiedenen Leistungen dienen können, wie z. B. die Scheiden der Haare der Säugetiere formal den Epidermishüllen um Hautsinnesorgane der Amphibien gleichwertig sind (*Maurer*). An sich möchte man nicht glauben, daß der Processus styloides, der Steigbügel und die Knorpel des äußeren Ohres Teilen des zweiten Viszeralbogens der Fische homolog sind, oder die Muskelelemente des Zwerchfells Muskeln homolog sind, die bei Amphibien und Reptilien in der Halsgegend liegen. Die Homologienerforschung ist also diejenige Methode, die ohne Rücksicht auf die Funktion formale Ordnung in einen Organismus bringt, und zwar nicht künstlich von außen hineinträgt, sondern eine in ihm verborgene Ordnung durch den Vergleich ans Licht bringt.

Es ist nun eine wichtige und außerordentlich schwierige Frage, auf welche Weise wir die Homologie zweier Teile feststellen können. Die alte Morphologie gab hierzu als einziges Hilfsmittel die Prüfung der Lage an die Hand. Die Feststellung der Homologie folgte unmittelbar aus der Anwendung des „loi des connections" (§ 27). Es ist dies auch heute noch das erste und für viele Fälle ausreichende Mittel. Homolog sind also z. B. alle Nervi vagi; homolog sind das Spritzloch und die Paukenhöhle, homolog auch jener Ast des N. facialis der von der hinteren zur vorderen Wand des Spritzloches oder der Paukenhöhle an der inneren Fläche des Artikulare des Unterkiefers der Nichtsäuger (des Hammers der Säugetiere) zum 3. Ast des N. trigeminus zieht (Chorda tympani). Homolog ist der N. lateralis vagi der Fische und der Ramus auricularis vagi des Menschen, der Sinus cordis der Fische mit einem Teil des rechten Atriums des Menschen. Nicht homolog dagegen ist die Art. brachialis („anterior") mancher Säugetiere, die vor dem N. medianus liegt, mit der Art. brachialis des Menschen, die hinter diesem Nerv liegt und vieles andere.

In anderen Fällen dagegen reicht diese Lagebestimmung heute nicht mehr aus, weil schon die Entwicklung des Körpers mit weitgehenden Lageverschiebungen einhergeht, so vor allem Lageverschiebungen der Muskulatur, bei denen dann der Zusammenhang mit den hinzutretenden Nerven das einzige, die homologe Lage bestimmende Merkmal bleibt; so auch die des ersten Vornierenostiums zum Ostium abdominale der Tube, deren Homologie damit festgelegt ist, so daß viele Homologien in alter Zeit entweder falsch aufgestellt oder gar nicht erkannt wurden.

So lehrte *St. Geoffroy Hilaire* z. B., daß die Gehörknöchelchen der Säugetiere mit dem Kiemendeckel der Fische vergleichbar wären, während die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat, daß diese Knöchelchen den Bestandteilen des Kiefergelenkes der Nichtsäuger selbst gleichwertig sind.

Die Harnblase aller Amnioten scheint, lediglich auf ihre Lage bezogen, überall ein homologes Organ zu sein, während die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß sie in den einzelnen Klassen und Ordnungen nicht ganz gleichwertig ist, weil in einigen Fällen das Mündungsstück des Urnierenganges mit in die Harnblasenbildung eingezogen, in anderen dagegen nur der Sinus urogenitalis zur Harnblase wird (*Felix*). Die Kiemen der Fische entstehen aus dem Entoderm (sind innere Kiemen) im Gegensatz zu den äußeren Kiemen der Amphibien, die aus dem Ektoderm hervorgehen und die verschiedenen Kiemenbildungen sind untereinander nicht homolog. In methodischer Hinsicht kommt es also heute nicht nur auf die Lage im ausgebildeten Zustande, sondern auch auf die Lage im Keim an. Da nun, immer weiter zurück verfolgt, die Lage im Keim schließlich auf die Lage von Zellgruppen innerhalb der Keimblätter

zurückführbar ist, so ist man zu einer genetischen Formulierung der Homologie gelangt, wonach homolog sein soll, was gleichen Ursprunges ist, z. B. aus gleichen Stellen der Keimblätter, der Schlundtaschen (Thymus, Epithelkörperchen, Tonsillen), aus gleichen Bezirken der Darmwand (Lebergang, Pankreasanlagen) entsteht.

Dies kann im allgemeinen als keine glückliche Formulierung angesehen werden, denn die Organe, die man als einander homolog nachweisen will, kennt man ja alle erst aus dem fertigen Zustand, den man dann rückwärts verfolgt, so daß man eigentlich nur schließt: Was einander homolog ist, hat gleichen Ursprung. Es kommt hinzu, daß der gleiche Ursprung sehr oft verhüllt ist durch embryonale Verschiebungen und Verlagerungen des Furchungszellenmaterials, so daß z. B. die Chorda dorsalis, an deren voller Homologie zu zweifeln doch kaum statthaft ist, bei einigen Tieren aus dem Entoderm, bei anderen, wenigstens teilweise, aus dem Mesoderm entsteht. Ähnlich liegen die Dinge für die Blutbahnen, die teils aus dem Entoderm, teils aus dem Mesoderm entstehen und doch wohl in ihrer Gesamtheit als ein formal gleichwertiges System zu beurteilen sind. Solche Verschiebungen von Zellmaterial kommen auch noch auf späteren Stadien der Embryonalentwicklung vor, und machen eine Begründung der Homologie auf gleiche Abstammung geradezu unmöglich. So entsteht z. B. die ventrale Rumpfmuskulatur (gerade und schräge Bauchmuskeln) bei vielen Säugetieren ohne nachweisbare Beziehung zum Myotom, während sie bei Fischen, Amphibien und beim Menschen (*Zechel*) deutlich aus diesem Mutterboden hervorgeht; es wäre aber falsch, die Bauchmuskeln der Säugetiere aus diesem Grunde denen der Nichtsäuger als nicht homolog gegenüberzustellen, denn die Topographie aller erwachsenen Formen zeigt die fraglichen Organe in voller Übereinstimmung (Nervenbezüge, Ursprünge, Ansätze, Beziehungen zu Nachbarorganen). Wir dürfen also wohl sagen, daß die Genese nur dann als Begründung der Homologieverhältnisse angesehen werden könnte, wenn wir die Gesamtverschiebungen des Zellmateriales von der Furchung bis in die Keimblätter in allen Einzelheiten kennen, was heute noch nicht der Fall ist. Dann allerdings wäre die Homologie auf die Lage der letzten Teile zurückführbar, und es ist allerdings als letztes Ziel der Homologieforschung die Zurückführung von Organen auf homologe Bildungsstätten in den frühesten Embryonalstadien (bis zu den Furchungsstadien hin) zu bezeichnen. Es ergibt sich aus dem Gesagten der Beweis für die obige Behauptung, daß es in der Homologienforschung außerordentlich schwierige und vielfach zur Zeit gar nicht entscheidbare Fälle gibt.

Einige besonders schwierige Fälle in theoretischer Hinsicht seien hier noch erwähnt: Unter imitatorischer Homologie (*Fürbringer*) versteht man das Verhältnis zweier Organe, die zweifellos formal einander gleichwertig sind, sich aber doch in anderer Lage befinden. Teile des menschlichen Kopfskelettes oder des Schultergürtels (Clavicula) sind bei ihrem ersten Auftreten bei Fischen Hartsubstanzen des Integumentes (Knochenschuppen). Bildlich stellt man sich die Sache so vor, daß die dermalen Skeletteile im Laufe der Stammesgeschichte in tiefere Lage geraten und Anschluß an das Knorpelskelett gewinnen. Wenn man annimmt, daß es in beiden Fällen verschiedene Zellelemente sind, dort solche der Lederhaut, hier solche des perichondralen Bindegewebes, die formal gleichwertige Organe bilden (ähnlich z. B. die Basalplatten der Zähne der Fische und die Schleimhautknochen, *Palatimum*, *Vomer* usw.), so könnte man sagen, daß die Bildungszellen bei Säugetieren jene Hautorgane nachahmen (daher der Name imitatorische Homologie). Ganz sicher ist das aber nicht, da natürlich der Beweis fehlt, daß die Bildungszellen der Clavicula nicht erst durch weitgehende Verschiebungen in ihre Lage kommen (§ 91). Der Ausdruck „nachahmen" setzt dabei eine bewußte Zelltätigkeit voraus und gibt dadurch nur eine Umschreibung des uns tatsächlich unbekannten embryonalen Vorganges der Zellverschiebung, der uns in einfacheren Fällen, wie denen des Chorda- und des Blutgefäßmateriales zwar auch noch nicht völlig übersehbar, aber doch verständlich ist. Mit anderen Namen hat man solche Organe, die einander völlig homolog sind, auch als homogene, solche, die aus anderem Zellmaterial entstehen, auch als homoplastische bezeichnet (*Gadow* cf. bei *Braus*). Gegenwärtig muß man sagen, daß die meisten Homologien wohl Homoplasien sind. Natürlich sind die Ergebnisse experimenteller Prüfungen für die Entscheidung von Homologien (*Braus*) nicht zu verwerten (*Peter*), da im Experiment in der Tat viele Zellen etwas produzieren können, was sie im normalen Geschehen nicht bilden. Die Feststellung von Homologien hat stets die normale Entwicklung und den Vergleich normal entstandener Wesen zur Grundlage.

Der Ausdruck der allomeren Homologie (ἄλλος μερος) (*Jacobshagen*) ist eine wichtige Bereicherung unserer Begriffswelt und unserer Urteile (§ 5). Denn es

ist nicht ohne weiteres zu sagen, in welchem Homologieverhältnis eine Rippe oder ein Wirbel des Menschen zu Rippen und Wirbeln des Frosches steht, der viel weniger Rippen und Wirbel besitzt, als der Mensch. Ähnlich liegen die Dinge bei vielen anderen Organen. Zu erinnern ist hier an die Eihüllen. Die gesamten Eihüllen der Amnioten entstehen aus dem Hautdottersack der Fische mit meroblastischer Furchung. Sind sie nun diesem ohne weiteres homolog? Der Hautdottersack ist seinerseits der ventralen Bauchwand der Amphibienlarven gleichwertig. Diesem Bezirk wäre also die fötale Plazenta nebst Amnion homolog? Bei Amphibien und Säugetieren liegt über dem Ektoderm eine besondere Schicht (Deckschicht, Trophoblast § 78ff). Die Sinnesorgane und das Nervensystem, die bei Fischen und Reptilien aus dem ganzen Ektoderm entstehen, gehen bei den Amphibien und Säugetieren nur aus der Grundschicht des Ektodermes hervor. Sind nun die Sinnesorgane aller Tiere einander völlig homolog? Bei Amphibien bildet jede der beiden ersten Furchungszellen die Hälfte des Embryo, bei den Säugetieren liefert eine Furchungszelle nur einen kleinen Anteil des Entoderms, die andere den ganzen Körper nebst den Eihüllen. Das ganze Säugetier (ohne Eihüllen) würde also, streng genommen, nur einem Teil des fertigen Frosches entsprechen (*Peter*). In all diesen Fällen müssen wir das Wachstum und die Entstehung von Mannigfaltigkeit aus primitiv Einfachem (§ 16) in Rechnung setzen und können die vielen Teile, die wenigen ursprünglichen entsprechen, nicht einfach als homolog setzen. Die Bezeichnung allomere Homologie bedeutet hier eben einen wesentlichen Fortschritt.

Schon die ältere Morphologie unterschied nun zwei Arten der Homologie bei den Organismen, je nachdem die Frage gleichwertigen Elementen innerhalb desselben Organismus oder ein- und demselben Element in verschiedenen Organismen galt. Jenes war die allgemeine, dieses die spezielle Homologie.

Nur die letztere hat heute noch diesen alten Namen behalten, während für die allgemeine Homologie als treffenderer Ausdruck später der der Homodynamie eingeführt worden ist (vgl. *Gegenbaur*, Lehrb. d. Vgl. Anat. Einleitung). Es ist das auch ganz richtig, weil die Lage, die hier in Betracht kommt, etwas anderes ist, als die, von der wir bisher gesprochen haben, eine Lage nämlich, die sich mehrmals im Körper wiederholt, so daß man nicht verschiedene Organismen auf dieses Merkmal hin vergleicht, sondern verschiedene Gegenden desselben Körpers.

Die Homologie (= spezielle Homologie der Älteren) umfaßt diejenigen Organe und Organteile, die bei verschiedenen Organismen einander formal gleichwertig sind. Den oben gegebenen Beispielen sollen hier keine weiteren angefügt werden. Schwierigkeiten entstehen, wenn die Organe nicht vollständig (komplett), sondern nur teilweise (inkomplett) homolog sind; so sind z. B. die Harnblasen der Säugetiere der Vögel, Amphibien und Reptilien einander nicht völlig homolog, die einen schließen mehr Teile in sich, als die anderen. Auch die Paukenhöhle umfaßt mehr als nur das Gebiet des Spritzloches. Die Tatsache, daß jeder Teil einer Form bei anderen wiederkehren muß oder kann — das ist ja der Sinn der Homologie —, konnte oft die Quelle neuer Entdeckungen werden, so wie der Astronom die Existenz von Planeten postulieren kann. Durch Ausfüllung der obigen Goetheschen Tabelle, die man ja für jedes Merkmal und jeden Formenkreis durchführen kann, läßt sich feststellen, ob, wo und in welchen Formen und Verbindungen die einzelnen Organe bei den einzelnen Organismen vorhanden sind. Nach Fehlenden läßt sich daher suchen; oft ist es gefunden worden, z. B. der mit Notwendigkeit zu erwartende Nerv des fünften Viszeralbogens beim Menschen. Bekannt ist, daß *Goethe* auf diese Weise den Zwischenkiefer zwar nicht entdeckt — die ihn begrenzenden Nahtspuren waren schon bekannt —, aber als typischen Bestandteil des menschlichen Kieferskeletts festgestellt hat.

Die Homodynamie umfaßt eine andere nicht minder wichtige formale Beziehung. Wenn die spezielle Homologie das gleiche Element bei verschiedenen Organisationen ins Auge faßt, so würdigt die Homodynamie das gleiche Element innerhalb desselben Organismus. Sie trifft es hier reihenweise

hintereinander geschlossen an, weswegen die Homodynamie auch als „seriale" Homologie bezeichnet wird. Augenfällig wird diese Erscheinung sofort jedem, der die Wirbelsäule betrachtet, aber auch an vielen anderen Teilen fällt sie oft leicht ins Auge. Die wissenschaftliche Frage geht dahin, festzustellen, an welchen Organen sich eine solche seriale Beziehung überhaupt feststellen läßt und inwieweit sich das gleiche Element in verschiedenen Gegenden des Körpers unter abweichender Gestalt verbirgt. Man erkennt so den Typus des Wirbels in den Halswirbeln, Brustwirbeln, Lenden-, Kreuz- und Steißbeinwirbeln wieder; man trifft auch in all diesen Regionen auf Rippen oder ihre Rudimente. Das gleiche findet man in der Rumpfmuskulatur des Körpers wieder, in den Rumpfnerven, in den Ästen der Aorta und bei manchen inneren Organen, z. B. denen des Urogenitalsystems. Am Kopfe zeigen uns die Viszeralbögen, die Schlundtaschenorgane, Kopfnerven, Kopfarterien ähnliche Homodynamien. Besonders wichtig wird da die Erforschung solcher Gegenden, die scheinbar gar keine Beziehung zu homodynamen Elementen besitzen und gerade deswegen die Frage hervorrufen, ob in ihnen nicht doch etwa Elemente nachweisbar sind, die an allen anderen Stellen deutlich werden. So entsteht die Frage nach dem Aufbau des Schädels aus Wirbelelementen, oder der Zurückführung der Extremitäten auf andere bekannte Teile (§ 67 ff.). Die Skelett-, Muskel-, Nerven-, Gefäßelemente und manche anderen Bestandteile des Rumpfes finden sich in gleicher gegenseitiger Lage reihenweise von vorne nach hinten so angeordnet, daß ganze Abschnitte (Segmente, Metameren) entstehen, deren jedes einen Abschnitt all jener Elemente in fester Lage zueinander enthält. So spricht sich die Homodynamie unseres Körpers vor allem in seiner Metamerie aus, deren Erforschung für das formale Verständnis des Körpers lichtbringend geworden ist (§ 51).

§ 30. Überblicken wir nun eine größere Anzahl von Organisationen, bei denen wir Homologien festgestellt haben, so erscheint uns das gleiche Organ in allerverschiedenster Gestalt; und versenken wir uns in den Aufbau eines und desselben Organismus, so zeigt uns eine geringe Zahl von Elementen durch den ganzen Körper hin eine überwältigende Fülle von Formabweichungen, die die Grundform variieren. Dem über die Organisationen hinblickenden geistigen Auge scheinen sie sich „im Fluß zu befinden" (*Gegenbaur*); es macht den Eindruck, als ob die Mannigfaltigkeit der Formen, unter denen uns die Wirbeltiere entgegentreten, weniger auf einer Neubildung beruhe, als auf einer schier unerschöpflichen Umbildung der gleichen Elemente. Diese scheinbare Veränderung der Organismen bezeichnen wir mit dem klassischen Ausdruck der Metamorphose; und wie man Homologien von Homodynamien unterscheidet, so auch die spezielle von der allgemeinen Metamorphose.

Als simultane spezielle Metamorphose bezeichnet man die Umbildung desselben Organes bei verschiedenen Tieren (vgl. S. 58 und Fig. 3). Diese Umbildung kann eine solche der Gestalt oder der Lage sein oder sich aus beiden Komponenten zusammensetzen. Nehmen wir das System der vorderen Extremität, so finden wir ihre Urelemente bereits in der Brustflosse der Fische vor. Die Brustflosse metamorphosiert sich durch die Verschiebung ihrer Glieder, durch Verlust einzelner, etwa den Phalangen, Mittelhand- und Handwurzelknochen entsprechender Stücke, sowie durch Hinzutritt von Knochen die ursprünglich als Hautskelettstücke vorhanden sind, in die terestrische Extremität. Es läßt sich dann genau verfolgen, welche Schicksale die einzelnen Knochen, Scapula, Coracoid, Clavicula, Humerus, Ulna, Radius, die zehn Handwurzelknochen usw. haben. Wenn die Extremität zum Schwimmen (Meeresreptilien, Wassersäugetiere), Fliegen (Vögel, Flugsäugetiere), Graben (Maulwurf), Klettern (Beuteltiere, Halbaffen, Affen,

Greifen, Mensch) benutzt wird: immer sind es dieselben Urelemente, mit denen, wie mit einem plastischen Material, die Natur mannigfache Apparate, zu mannigfachem Gebrauche tauglich, bilden kann, ohne daß sie gleichsam in der Lage ist, irgendeine neue Komponente dem System hinzuzubringen. So liegen die Dinge auch für alle übrigen Organe. Der Schädel zeigt Angliederungen von Elementen, die anfänglich dem Rumpfe angehören, die Harnorgane verbinden sich mit Teilen der Geschlechtsorgane, lassen auch aus eigenen Bestandteilen Anteile anderer Organe hervorgehen (z. B. die Vorniere, das Ostium abdominale der Tube). Die einzelnen Organe scheinen sich aber nicht nur umzubilden, sondern auch ihre Lage zu verändern, sie scheinen sich zu verschieben, zu wandern. Das Herz liegt bei primitiven Formen dicht hinter dem Kopf; es scheint sich dann kaudalwärts zu verschieben; die Beckenflossen scheinen nach vorn, die obere Extremität nach hinten, die hintere nach vorn zu „wandern".

In anderer Hinsicht macht sich die simultane spezielle Metamorphose geltend. In *Goethes* Metamorphose der Pflanze haben ihre Erscheinungen ihre erste und grundlegende Darstellung erfahren. Die Auffassung war die, daß ein und dasselbe Element, das Blatt, sich in alle Bestandteile der Pflanze: Kelch- und Blütenblätter, Staubgefäße umwandle; daß die Pflanze nur „Blatt" sei. Man hat das oft dahin mißverstanden (und *Goethe* selbst gab durch seine Ausdrucksweise Anlaß dazu), daß die Pflanze anfangs nur Blatt im tatsächlichen Sinne sein und daß dann auf dem Umwege über das Blatt ein Blütenblatt oder ein Staubgefäß werden solle. Hiervon kann nach der ganzen Sachlage auch bei *Goethe* nicht die Rede sein (*Lubosch*). Will man sie entwicklungsgeschichtlich vortragen, so muß man sagen, daß dort, wo ein Staubfaden entsteht, die Anlage des Blattes nicht erst zum Blatt, sondern sogleich zum Staubgefäß wird. So etwas kommt tatsächlich vor, denn die, gleichen Überlegungen entsprungene „Wirbeltheorie des Schädels" hat ihre Erledigung in diesem Sinne gefunden. Nicht fertige Wirbel wandeln sich in Schädelknochen um, sondern die gleiche Anlage, die am Rumpfe Wirbel entstehen läßt, bildet im Bereich des Kopfes sofort beim ersten Entstehen Teile der Schädelbasis (Parachordalia *Huxley*). Die gleiche Frage erwuchs dann aus dem Studium der vergleichenden Anatomie der Extremitäten. Man war schon früh (*K. E. von Bär*) auf die Homodynamie des Schultergürtels mit dem Gürtel der Kieferknochen aufmerksam geworden. Die vergleichende Anatomie hat dann später die Homodynamie der Flossen und Extremitäten mit den Viszeralbogen erkannt und die Metamorphose der Viszeralbögen in das Gliedmaßenskelett ausgesprochen (Archipterygiumtheorie § 67). Sie glaubte auch hier eine „Wanderung" der Extremitäten vom Kopfgebiet ins Rumpfgebiet festellen zu können.

Die Vorstellung als solche ist außerordentlich fruchtbar, denn sie gestattet, die so unbegreiflich wunderbare Tatsache geistig zu erfassen, daß vordere und hintere Extremität aus nahezu den gleichen Urbestandteilen bestehen. Denn offenbar entspricht der Humerus dem Femur, Radius und Ulna der Tibia und Fibula, die zehn Carpalia den zehn Tarsalia usf.; die Nn. medianus und ulnaris entsprechen dem Nervus tibialis, der N. radialis dem N. peroneus; auch die Muskeln von Hand und Fuß bieten viel Gemeinsames. Gerade diese Beurteilung erklärt es auch, warum alle Versuche vergeblich sind, die vordere Extremität auf die hintere, oder umgekehrt, zurückzuführen. Die spezielle Anatomie der Muskeln, Nerven, Gefäße und selbst der Knochen, setzt einer solchen Zurückführung unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen (§ 70). Die sieben bleibenden Handwurzelknochen entsprechen keineswegs den sieben endgültigen Fußwurzelknochen; es gibt keine Adduktoren- und Pereonalmuskulatur am Arm, keinen M. opponens pollicis am Fuße, die Arterien verhalten sich ganz abweichend. Es ist eben genau so wie bei den Wirbeln; es hat sich kein Lendenwirbel in Brust- und Halswirbel oder Schädelknochen, keine hintere Extremität jemals in eine vordere „real umgebildet"; wohl aber sind es die gleichen serial homologen, homodynamen Elemente, die in verschie-

denen Gegenden des Körpers verschiedene Ausbildung gewonnen haben. Daraus entsteht der Anschein der Metamorphose.

Das Gesagte gilt nun auch für die Form des Körpers in seiner Gesamtheit. *Petrus Camper* war es, der wie *Goethe* berichtet, an der Tafel durch Kreidestriche ein Wesen in ein anderes und schließlich in den Menschen umbildete. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich hierbei zunächst um eine Anwendung der Prinzipien der speziellen und allgemeinen Metamorphose handelt, aber für den ganzen Körper kommt doch noch etwas Anderes, Realeres hinzu. Hier treten die Erfahrungen über die Homologien, die konstante Topographie (§ 27) in Erscheinung, wonach allen Verschiebungen der Teile gegeneinander und ihren Umgestaltungen bestimmte Grenzen gezogen sind, gegeben in den Proportionen des Gesamtorganismus. Wir haben auf diese Verhältnisse bereits oben (S. 68) hingewiesen. Die dort gegebene Abbildung und ihre Erklärung kann unmittelbar das erläutern, was *Camper* bereits vor 100 Jahren vorgeführt hat. Es ist dadurch der Beweis dafür geliefert, daß die Umbildungen der Organismen in der Natur tatsächlich solchen Gesetzen folgen, die durch die inneren topographisch festen Beziehungen der metamorphisierten Elemente zueinander gegeben sind.

Wir haben hier nur die allgemeinen Prinzipien der formalen Vergleichung dargelegt. Die Ergebnisse einer Anwendung dieser Prinzipien auf die menschliche Anatomie, die dadurch eben vorzugsweise zur „wissenschaftlichen" wird, werden einen Hauptabschnitt unserer späteren Darlegungen bilden.

Gab uns die begrifflich-systematische Vergleichung die Möglichkeit, die Stellung des Einzelmenschen zur Menschheit überhaupt und zur Tierwelt klar zu übersehen, so gewährte die formale, typisierende Vergleichnung nun die Möglichkeit, jenes starre, begriffliche System in die Erscheinung des vielgestaltigen Lebendigen zu verwandeln. Sein Merkmal ist die unbeschreiblich große Fülle der Formen und dabei doch die nirgends im Maschinellen wiederkehrende Einfachheit und Beschränktheit des Gegebenen. Der Laie wird in den Organismen nur Verschiedenheiten erblicken; der Morphologe wird gewahr, wie es in Wirklichkeit nur Ähnlichkeiten gibt und wie sich die ganze Mannigfaltigkeit der tierischen Formen aus einer verhältnismäßig sehr geringen Anzahl von Elementen aufbaut. Das gilt nun gerade für den Menschen, und Aufgabe der wissenschaftlichen Anatomie ist es, das zu zeigen.

Braus: Über die Entstehung der Kiemen, ein Beitrag zur Homologiefrage. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 18. 1914. — **Felix:* Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane des Menschen. *Keibel-Malls* Handb. d. Entwicklungsgeschichte 1910. — *Gadow:* Alte und neue Methoden der Morphologie mit besonderer Rücksicht auf Funktions- und Formähnlichkeit der Organe und Organismen im Tierreich. Address to the zoological section. British Association for the advancement of science, Birmingham Section D. — **Gegenbaur:* Archipterygiumtheorie 1872. In Gesammelte Abhdlg. 1912. — *Derselbe:* Lehrbuch der vergl. Anatomie, Bd. 1. Einleitung. 1898. — *Goethe:* Die Metamorphose der Pflanze. — *Huxley:* Lectures on the elements of composing anatomy. — *Jacobshagen:* Homologie. Verhdlg. Anat. Ges. Halle 1924. — *Lubosch:* Der Akademiestreit zwischen *Cuvier* u. *Geoffroy, St. Hilaire.* Biolog. Zentralbl. 1918. — *Derselbe:* Was verdankt die vergl.-anatom. Forschung den Arbeiten *Goethes.* Jahrb. d. Goethegesellsch. 1919. — *Maurer:* Hautsinnesorgane, Feder-Haaranlagen. Morphol. Jahrb., Bd. 18. 1892. — *Owen:* On the archetype and Homologies of vertebrate skeleton. 1848. — *Peter:* Über den Begriff Homologie und seine Anwendungen in der Embryologie. Biolog. Zentralbl., Bd. 42. 1922. —

2. Ätiologische Betrachtung.

§ 31. Unsere bisherige Betrachtung hat sich mit den Formen ohne Rücksicht darauf befaßt, ob sie veränderliche oder unveränderliche Größen darstellen. Sobald wir diese Rücksicht außer acht lassen und nach der Umbidungsfähigkeit, ihrem Grade und ihren Grenzen fragen, ist die Morphologie allein nicht mehr zuständig. Jede Umbildung (Transformation) bedarf einer nachgewiesenen Ursache und bedarf bestimmter auslösender Reize (§ 21). Der

Gang unserer Betrachtungen wird der sein, daß wir zunächst allgemein einen Überblick über den heutigen Stand der Lehre vom Transformismus zu gewinnen suchen, um daraus die Probleme zu entnehmen, vor die er uns stellt; wir werden sodann die kausalen Grundlagen des Transformismus erörtern und schließlich die Transformationstheorien und Hypothesen einer kurzen Würdigung unterziehen.

a) Der Transformismus. Einleitendes über seine Erscheinungen und seine Probleme.

Eine Umbildung der Formen an sich ist Tatsache. Wir sehen, wie sie sich in der Entwicklung jedes einzelnen lebenden Wesens abspielen. Auch die Folge von Formen, aus der sich der individuelle Lebenslauf von der befruchteten Eizelle bis zum absterbenden Organismus zusammensetzt, ist durch ursächliche Beziehungen verknüpft, untereinander, wie mit den Lebensläufen der Eltern. Reine Beschreibung der einander ablösenden Formen hat ihren großen Wert für die Kenntnis der Individualentwicklung, vermag aber über die Kräfte, die sie beherrschen, nichts auszusagen. Auch Umbildungsvorgänge an ausgebildeten Organismen sind nicht unbekannt. Die Akklimatisation zeigt uns bei Menschen, Tieren und Pflanzen weitgehende Änderungen eines Wesens unter neuen Umweltbedingungen (Menschen in den Tropen, Alpenpflanzen in der Ebene usw.), auch über eine Generation hinaus erstrecken sich diese Einwirkungen der Umwelt, da wir wissen, daß z. B. die Kinder der in Amerika eingewanderten Europäer Abweichungen von dem somatischen Typus der Eltern aufweisen (*Boas*). Auch durch das Experiment konnte man dauernde Änderungen der Nachkommen hervorrufen (Schmetterlinge, Käfer), wenn man bestimmte Einwirkungen (Hitze, Kälte, Hunger usw.) zu einer bestimmten Zeit der Geschlechtszellenbildung auf die Eltern stattfinden ließ. Man weiß auch, daß Artbildung heute tatsächlich vorkommt, wie z. B. eine seenbewohnende Süßwasserfischart in einen neuen Aufenthaltsort versetzt, ihn mit einer derartig abgeänderten Nachkommenschaft bevölkerte, daß sie nach ihren Formmerkmalen als neue Art bezeichnet werden mußte (*Thienemann*).

Diese wenigen sichergestellten Beobachtungen genügen indes keineswegs, um diejenige Lehre zu erhärten, die schon zu Anfang des 19. Jahrhunderts *Lamarck* vertreten, die dann aber als Darwinismus den gesamten Bestand an lebendigen Organismen als Glieder einer kontinuierlichen, gewaltigen Transformation aufgefaßt hat, um daraus die Vorstellung einer Deszendenz der höheren (§ 16) von den niederen Formen zu entwickeln. Diese Hypothese ist, wie sich von selbst versteht, für die Anatomie von nicht geringer Bedeutung, denn wenn es Tatsache ist, daß die Organismen unter Formenänderungen voneinander abstammen, dann ist auch der Mensch davon nicht ausgeschlossen.

Stellen wir die Aufgabe so, daß nachgewiesen werden soll, durch welche Ursachen sich vor Jahrmillionen die Tiere umgebildet haben, so ist sie unsinnig und unlösbar. Denn nur für ein Gegenwärtiges kann ich Ursache und Wirkung feststellen. Die Aufgabe ist vielmehr: Für ein Gegenwärtiges, wenn auch nur ein einziges Mal wirklich eine erbliche Transformation in dem Umfange wie sie die Deszendenztheorie fordert (z. B. ein erstes Hühnchen), zu beobachten oder künstlich zu erzeugen. Dann würden wir in der Lage sein, wenigstens grundsätzlich einen ähnlichen Vorgang für die Vergangenheit vorauszusetzen. Bis dahin ist dieser Vorgang hypothetisch, da wir uns den Zusammenhang der Formen, zwar auch anders (siehe unten), aber auf keine andere Weise besser verständlich machen können. Der Schwerpunkt dieser Einschränkung liegt nicht in dem Historischen; denn wir halten historische Vorgänge für vollkommen beglaubigt, obwohl niemand von den heute Lebenden als Augenzeuge dabei gewesen ist. Wie wir aus Ausgrabungen den babylonischen Turm, die sieben trojanischen Siedelungen, Städtebilder der Steinzeit, Schnur- und Bandkeramikkulturen erschließen, so dürfen wir an sich ohne logischen Fehler aus den vorliegenden Dokumenten der Paläontologie den Transformationsvorgang als solchen erschließen, ohne dabei gewesen zu sein. Der Unterschied zwischen historischer Morphologie und der Menschenhistorie besteht — abgesehen von anderen dabei eine Rolle spielenden Fragen — darin, daß wir aus der gegenwärtigen Menschengeschichte die Motive und Erscheinungen mit Fug und Recht auf die Vergangenheit übertragen dürfen, während wir für die historische Morpho-

logie zur Zeit nicht wissen, ob nicht das, was wir nur durch Transformismus erklären zu können glauben, auf ganz anderen Wegen wirklich zustande gekommen ist. Es wäre ja auch denkbar, daß wirklich alle existierenden Arten ihre eigene Entwicklung auf selbständigen Bahnen genommen hätten, ausgehend von primitiven Lebewesen (Einzelligen oder Plasmodien), die einander ähnlich, aber doch konstitutionell so verschieden waren, wie die späteren Arten. Dies war etwa die Ansicht *Bonnets* und ist auch die heute noch von manchen Theoretikern vertretene. Eine solche Stufenleiter infinitesimal voneinander verschiedener Wesen müßte dasselbe Bild der historischen Formen darbieten, wie wir es jetzt vor uns sehen.

Die Aufgabe der historischen Morphologie hinsichtlich des Transformismus kann also nur sein: 1. auf irgendeine Weise erbliche Transformation zu erzeugen oder nachzuweisen; 2. solange das noch nicht möglich ist, sich theoretisch über das klar zu werden, was mit den Organismen vor sich gehen müßte, wenn ihre Transformation möglich sein soll. Der erste Punkt enthält eine methodologisch unerläßliche Forderung, die auch das ersehnte, wenn auch nicht ausgesprochene Ziel aller experimentellen Genetik ist. Die Forderung wird dadurch nicht abgeschwächt, daß man etwa auf die Kürze des menschlichen Lebens hinweist und die Länge der zu einer Transformation nötigen Zeiträume (*Plate* 25), denn irgendein seit langen Zeiten im Gange befindlicher Transformationsvorgang sollte doch, wie man meinen müßte, während unseres Lebens einmal zu Ende geführt werden. Nichts derart ist aber je beobachtet worden.

Die Hypothese *Darwins* hat daher in den letzten Jahrzehnten das eigentümliche Schicksal gehabt, daß es sich als immer schwieriger herausgestellt hat, ihre grundlegenden Behauptungen durch Beobachtungen an Gegenwärtigem wirklich wissenschaftlich zu sichern. Sie hat in für sie wesentlichen Punkten Einschränkungen oder gar Widerlegungen erfahren. Nicht häufig hat sich die Forschung in einer ähnlichen Lage befunden, wie heute dem Darwinismus gegenüber. Aller Anschein spricht zwar überzeugend für die Umbildung der Formen und ihre Deszendenz voneinander, aber wir kennen keine Einwirkung irgendwelcher Art, die eine solche Umbildung mit Notwendigkeit herbeiführen mußte (*Alverdes*); wir kennen zwar Wirkungsweisen, die die Organismen erblich verändern, aber sie tun dies „blind", nicht so, daß daraus etwas der Umgebung „Angepaßtes" entstünde. Vor allem tun sie dies nicht in dem Umfange, wie es der Darwinismus fordert, der hier, indem er lehrt, daß Nachkommen durch Variationen gerade solche Verschiedenheiten aufweisen, daß sie zur Züchtung geeignet sind, eben den „geregelten Zufall" (s. o. S. 60) in irgendeiner Weise voraussetzt. Es kann auch nicht die Rede davon sein, daß die unendlich komplizierten Einrichtungen z. B. eines Säugetieres durch allmähliche Züchtung entstanden wären, denn kein noch so langer Zeitraum und keine noch so komplizierte Lage der Umstände läßt sich denken, die auf diesem Wege auch nur einen Organismus in einen anderen umwandeln könnte. Wir wissen heute ferner, daß die Organismen im wesentlichen überhaupt nicht spontan erblich veränderlich, sondern an sich konstant sind und daß die Veränderungen, die wir künstlich bewirken, oder als spontane beobachten können, wenigstens heute nicht zur Artbildung führen. Das alles gestattet nur den einen Schluß, daß — wenn überhaupt Artbildung und Artumbildung stattgefunden hat — uns entweder die Kräfte, die sie bewirkt haben, noch ganz unbekannt sind (*Alverdes*) oder die Einwirkung der uns bekannten Kräfte unter Umweltbedingungen stattgefunden hat, die heute nicht mehr gegeben sind.

Letzteres ist aber nicht sehr wahrscheinlich; rechnen wir doch z. B. für die Zwischeneiszeiten in Europa, in die wir wichtige Umbildungen des Menschengeschlechtes verlegen, mit klimatischen Zuständen, die noch heute in subtropischen Gegenden realisiert sind, ohne doch zur Abänderung der Menschen, geschweige denn zu ihrer erblichen Umbildung zu führen.

Die Dinge liegen also heute hinsichtlich des Darwinismus so, daß wir zwar jetzt Methoden besitzen, um zu untersuchen, ob und unter welchen Umständen überhaupt bleibende Veränderungen an Organismen vorkommen können, daß diese Methoden aber auf die Objekte, deren historische Umbildungen der Darwinismus

behauptet, nicht anwendbar sind (§ 35); daß ferner durch keine exakte Methode die Bildung einer neuen Art hervorgerufen werden konnte, daß wir aber dennoch an einer Veränderlichkeit der Arten nicht zweifeln können. Dazu zwingt uns die Paläontologie, die uns die Säugetiere erdgeschichtlich später als die Amphibien, den Menschen später als die Säugetiere auftretend zeigt, so daß schlechterdings der Zwang besteht, die Vorläufer höherer Formen unter niederen zu suchen. Der Fortschritt der Abstammungslehre besteht darin, daß wir heute in der Lage sind, die Frage der Veränderlichkeit der Organismen kausal überhaupt zu behandeln. Dies ist die Aufgabe der experimentellen Erblichkeitsforschung; denn wenn wir wissen, welche Ursache zur Veränderung einer Form führt, so haben wir damit zugleich auch die Möglichkeit, zu schließen, daß solche Ursachen höchstwahrscheinlich auch bei der Umbildung der Arten beteiligt gewesen sein werden. Was wir nicht wissen und auch nie erfahren können, ist, ob diese Ursachen, die wir heute künstlich herbeiführen können, allein gewirkt haben, unter welchen Umständen sie aufgetreten und wirksam geworden sind. Der Darwinismus hat anfänglich nicht bedacht, daß er ein kausales Problem, wie es die Umbildung der Arten darstellt, behandelte, ohne es von der kausalen Seite her wissenschaftlich in Angriff nehmen zu können.

b) Kausale Grundlagen des Transformismus.

§ 32. Alles, was wir heute sicher über die Ursachen und Bedingungen der Transformationen organischer Wesen sagen können, läßt sich drei Hauptprinzipien unterordnen. Es ist 1. das konstitutionelle Prinzip als grundsätzlich allen anderen übergeordnetes. Es lehrt, daß das gegebene Keimplasma entscheidend für alles ist, was aus ihm wird. Das Keimplasma ist die eigentliche „Ursache" (§ 21 ff.), deren Wirkung die Bildung typischer Formen und Proportionen, spezifische Struktur, Textur und typischer zellulärer Feinbau des Organismus sind. Nur eine bleibende Veränderung dieser gegebenen keimplasmatischen Konstitution kann auch die Entstehung einer anderen Organisation zur Folge haben. Transformation eines Organismus in einen anderen ist also erbliche Transformation der keimplasmatischen Konstitution. 2. Zu diesem beherrschenden Prinzip kommt das Prinzip der Partialauslese (funktionelle Anpassung), das auf Grund einer keimplasmatisch gegebenen anpassungsfähigen Konstitution unmittelbar Angepaßtes in denjenigen Grenzen entstehen läßt, in denen die Reaktionsfähigkeit des Keimplasmas liegt, und 3. das Prinzip der Personalauslese (*Darwins* Selektion), die die anpassungsfähigen Keimplasmen erhält. Wir wollen dem ersten Prinzip eine etwas ausführlichere, den beiden anderen nur eine kurze Betrachtung widmen.

aa) Das Konstitutionelle und seine Änderungen als Ursache der Transformation.

Als Keimplasma bezeichnen wir die getrennt im reifen Spermium und reifen Ei vorhandenen lebendigen Substanzen, die der Erhaltung der elterlichen Merkmale dienen, hier zunächst (§ 109) ohne Rücksicht darauf, welche Strukturen sie haben, und wo sie in den Zellen lokalisiert sein mögen, d. h. wir betrachten die Anlagesubstanz hier im Sinne der Genetik, nicht der Zellforschung. Durch die Befruchtung treten die elterlichen Keimplasmen in bestimmten Mengenverhältnissen zusammen und bilden dadurch das Keimplasma des neuen Wesens, die „Artzelle" (*O. Hertwig*), das „originäre Ganze" (*Kraus*). Es enthält implicite das, was weiterhin die Konstitution des Wesens ausmacht (*Tandler*). Wir haben somit nach unseren obigen (§ 21) Ableitungen das Recht, dieses Keimplasma wirklich als die Ursache der individuellen Entwicklung und Gestaltung zu betrachten, weil es denjenigen Zustand darstellt, durch dessen Veränderung ein neuer Zustand, das Zweizellenstadium, und diesem folgend die ganze Keimesgeschichte eintritt. Aus denselben Gründen müssen wir auch, wenn aus einem Keimplasma eine andere Keimesgeschichte und eine neue

Form entstehen sollen, eine andere Konstitution dieses Keimplasmas notwendig voraussetzen, d. h. eine vorhergehende Veränderung seines inneren Gefüges. Eine solche muß demnach als weiter zurückliegende, zur Zeit letzterschließbare Ursache einer Transformation angesehen werden.

Die exakte Erblichkeitslehre hat für die im Keimplasma gegebenen an sich unveränderlichen Anlagen den Terminus Genotypus festgesetzt; das entwickelte Wesen bringt diesen Genotypus aber nicht anschaulich zur Erscheinung, weil die Umwelt das Keimplasma und seine Produkte, die Zellen, Gewebe, Organe und den ganzen Organismus so beeinflußt, daß trotz ähnlichem und weitgehend übereinstimmendem Genotypus doch verschiedene Gestalten entstehen, oder dieselbe Gestalt unter verschiedenen äußeren Bedingungen andere Merkmale annimmt. So sind Wasser und Eis Erscheinungsformen desselben chemischen Körpers; so kann man auch an sich einer rot, bei anderer Temperatur aber weißblühenden Blume den Genotypus nicht ansehen; man kann nur sagen, der Genotypus enthalte Anlagen (Gene) mit der Fähigkeit, Blüten zu entwickeln, die je nach der Temperatur verschiedene Farben annehmen.

Da die Organismen in allerweitestem Maße unter der Wirkung der Umwelt stehen, so ist also auf ihre Erscheinung nicht ohne weiteres aus ihrer Anlage zu erschließen, ebensowenig aus ihrer Erscheinung auf ihre Anlage. Die Erscheinung eines Wesens wird daher als der Phänotypus bezeichnet. Der Genotypus H_2O hätte die Phänotypen Eis, Wasser, Schneekristall usw.

Wir können hiernach, wenn wir *Ph* den Phänotypus, *G* den Genotypus und *R* die Reize der Umwelt (Umweltfaktoren im weitesten Sinne) nennen, eine Gestaltungsformel folgender Art

$$Ph = f\ (G\ .\ R)$$

aufstellen, welche besagt: Der Phänotypus ist eine (gleichsam mathematische) Funktion (S. 53) des Zusammenwirkens von Genotypus und Umweltsbedingungen. Um jedem Mißverständnis vorzubeugen, sei ausdrücklich davor gewarnt, die Gestaltungsformel als eine Erklärung zu betrachten. Sie stellt nur ein grundlegendes kausales und konditionales Verhältnis symbolisch fest; das Symbol bietet aber den Vorteil, daß wir es wie eine Formel bequem nach allen Richtungen hin diskutieren und dadurch den mannigfaltigen Anteil der Ursachen und Bedingungen an der Erscheinung der Organismen übersichtlich vor das geistige Auge bringen können.

Betrachten wir zunächst den Einfluß verschiedener Umweltbedingungen auf einen gegebenen Organismus. In die Formel würden sie durch die Einführung eines neuen *R* einzuführen sein. (*Ra*, *Rb* . . . *Rn*). Wir würden dadurch ebensoviel abweichende Phänotypen erhalten können, unter der Voraussetzung, daß das Keimplasma die Reaktion auf all die verschiedenen *R* gestattet.

So ergeben sich die Formen

$$Pha = f\ (G \cdot Ra)$$
$$PHb = f\ (G \cdot Rb)$$
$$Phn = f\ (G \cdot Rn).$$

Diese verschiedenen *Ph* werden als Akklimatisationen „Standortvariationen, Somationen" bezeichnet (weil sie nur das Soma, nicht die Gene der Geschlechtszellen treffen, die Gene nur aktivierend nicht sie verändernd). Die Ursache all dieser *Ph* ist stets *G*, welches unter Einwirkung der verschiedenen *R* nicht unbegrenzt zwar, aber in recht weiten Grenzen verschiedener Reaktionen fähig ist. Das wesentliche dieser Reaktionen, die als eine Umbildung der Organismen erscheint, ist aber dies, daß sie sich nur auf das Individuum beziehen, niemals auf die Nachkommenschaft. Wenn *Pha* in *R* zurückversetzt wird, wird er wieder zu *Ph*; und wenn *Pha* Nachkommen erzeugt, so werden sie stets wieder als *Ph* auf die Welt kommen. Entwickeln sich die Nachkommen unter *Ra*, so behalten sie *Pha* möglicherweise bei. Niemals kann aus *Ra Rb* usw. . . . *Rn*, eine neue erbbeständige Art werden.

Anders liegen die Dinge, wenn *G* zu G_1 wird. Denn dann entsteht

$$Ph^1 = f(G^1R)$$

Dies ist eine neue, erbbeständige Art. Das gleiche Spiel im einzelnen kann sich hier wiederholen, indem (bei $G^1 = G^1_{a\ldots n}$)

$$Ph^1_{a\ldots n} = fG^1R_{a\ldots n}$$

wird. Denken wir uns innerhalb des *G* einen Komplex von Genen, die bei Einwirkung des feuchten Elementes (R_w) die Fähigkeit besitzen, sich dem Leben im Wasser anzupassen und schreiben wir dies in der Formel $G\ (+\ G_w)$ so erhalten wir

$$Ph_w = fG\ (+\ G_w) \cdot R_w. \quad \text{(z. B. Meeresreptilien).}$$

Dasselbe G_w könnte nun durch Erbgang zahlreichen anderen Formen keimplasmatisch mitgegeben gedacht werden.

Dann würden auch Säugetiere

$$Ph_w^1 = fG^1 (+ G_w) \cdot R_w$$

die Möglichkeit gehabt haben, Wassertiere werden zu können, z. B. Robben (Karnivoren), Biber (Rodentier), Cetaceen (Ungulaten), während andere nach der Formel

$$Ph^1 = f(G^1 R_w)$$

von Überschwemmungen überrascht ohne Umbildungsfähigkeit zugrunde gehen müßten. Zwischen Ph_w (Meeresreptilien) Ph_w^1 (Meeressäugetieren) und Ph_w^2 (etwa Knochenfischen) würde dann in der Körpergestalt erhebliche Ähnlichkeiten bestehen können ($Ph_w \sim Ph_w^1 \sim Ph_w^2$; sogenannte „Konvergenz"), während auf der Verschiedenheit von G, G^1, G^2 dennoch die außerordentlich verschiedene Organisationen dieser Wasserbewohner beruhen würde. Die ähnlichen Organe könnten analog sein, ohne daß sie homolog zu sein brauchten, z. B. die Schwanzflossen der Fische und der Ruderschwanz eines Delphins.

Die Ursache der Entstehung einer dem Wasserleben angepaßten Organisation liegt also nicht in den äußeren Umständen, wenngleich auch sie zur Ausbildung dieser Organisation nötig sind, sondern in der eigentümlichen Konstitution des Keimplasmas. Demzufolge wird auch die Ursache der Menschwerdung aus vormenschlichen Formen ebenfalls nur in dem Vorhandensein eines eigentümlichen „Menschen-G" liegen. Für die Umbildung der Organismen und die Neubildung der Arten besteht also die Aufgabe der kausalen Forschung einzig darin, zu untersuchen, wie aus G ein G^1, G^2, G^n wird.

Die älteren Transformisten konnten bis auf *Johannsens* entscheidendes Werk diese Frage zielbewußt gar nicht stellen; denn erst der exakten Erblichkeitslehre ist es gelungen, Grundsätzliches darin festzustellen. Daher ist die exakte Erblichkeitsforschung die einzige kausale Methode, die für die Untersuchung einer phylogenetischen Umbildung der Organismen in Betracht kommt. Wir wissen nun heute mit hinreichender Sicherheit, daß G außerordentlich konstant ist, daß es aber äußeren Einwirkungen unter Umständen gelingt, G in G^1 umzuwandeln; daß auch unter Umständen selbst in ganz reinen Zuchten solche Umwandlungen von selbst auftreten. Diese Umwandlungen sind nun allerdings niemals solche, wie man sie etwa voraussetzen müßte, wenn man an die Umwandlung z. B. eines Amphibiums in ein Säugetier denkt. Denn unsere künstlich erzielten oder spontan auftretenden erblichen Wandlungen des Genotypus sind nur solche untergeordneter Merkmale (Färbung, Behaarung, Verminderung oder Vermehrung an Fingern und Zehen, veränderte Proportionen z. B. der Ohrlänge), sie sind also wirklich ganz „blind", stehen in keinem Zusammenhang mit erfolgenden „Anpassungen". Nur einem Teil dieser Mutationen, den sogenannten „Verlustmutationen" kommt möglicherweise auch phylogenetische Bedeutung zu. Man beobachtet in Tierzuchten spontane Entstehung erblichen Haarmangels, erblichen Verlustes des Pigmentes. Es wäre immerhin denkbar, daß z. B. die Haararmut des Menschen, die Weißheit und Blondheit der europäischen Rasse, die Minderzahl der Finger und Zehen (Huftiere), die Rückbildung der Zähne und die Verminderung der Zahnzahlen in dieser Weise ursächlich zu erklären wären.

Die erblichen Variationen des Keimplasmas werden eingeteilt in Idiovariationen und Mixovariationen (beide zusammen auch als Blastationen zusammengefaßt, *Prell*). Die Idiovariation ist der früher „Mutation" im engeren Sinne genannte Vorgang; es handelt sich bei ihm um eine unter Einwirkung unbekannter Vorgänge (äußere ? innere ?) entstehende Umbildung im konstitutionellen Gefüge des Keimplasmas. Es ist wahrscheinlich, daß die Keimzellen während bestimmter Phasen ihres Reifungsprozesses (*Lubosch*) für Alterationen besonders empfänglich sind und mit einer Umbildung von G darauf reagieren. Solche Umbildungen äußern sich dann phänotypisch eben unter Auftreten erblich haarloser oder albinotischer

Tiere in experimentellen Zuchten. Die Mixovariation entsteht dadurch, daß bei Bastardkreuzungen unter zahlreichen lockeren auch feste, durch Konstanz in der Erbfolge ausgezeichnete Neukombinationen von Merkmalen auftreten. Darüber herrscht die bekannte *Mendel*sche Zahlenregel. Bei Kreuzungen von Eltern, die sich in n-Merkmalen voneinander unterscheiden, können in der Enkelgeneration 2^{2n} verschiedene Merkmalskombinationen entstehen; unter diesen sind 2^n sogenannte „homozygotische" Neukombinationen, d. h. solche, die rein gezüchtet nicht mehr auseinanderstreben. Beide Arten, Idio- und Mixovariationen, können vereinigt auftreten, wenn die Geschlechtszellen des einen Elters bereits durch eine Mutation verändert sind und dadurch ihre Kopulation mit denen des anderen Elters den Charakter einer Bastardierung annimmt (*Klebs*). Wesentlich ist für die gesamte Frage, daß all die aus der Veränderung des G entstehenden neuen Merkmale sich vererben.

Von den heutigen Vorstellungen, die wir uns von den feineren Vorgängen bei solchen Umbildungen des Keimplasmas machen dürfen, wird an anderer Stelle die Rede sein. Bemerkt sei nur, daß nach allem, was wir heute wissen, die Änderungen stets nur singulär, an einem einzigen Individuum vorzukommen scheinen. Eine Übertragung auf die Stammesgeschichte bedarf daher mancher Hilfshypothesen (vgl. bei *Plate*), weil es an sich schwer vorstellbar ist, daß ein einzelnes, gestaltlich verändertes Individuum vor Vernichtung gesichert gewesen wäre und den Ausgang für eine neue Art hätte bilden können.

Übertragen wir die Vererbung der experimentellen Erfahrungen sinngemäß auf die hypothetischen Vorgänge bei der Artbildung so wird man grundsätzlich zu der Ansicht gelangen müssen, daß die Transformation eine Evolution der Keimplasmen gewesen ist. Die hypothetische erste Entstehung einer neuen Art würde also im Keimplasma der Eltertiere vor sich gegangen sein (Generatio spontanea in utero heterogeneo der älteren Naturforschung); wir nennen sie mit *Rauber* die Protogenesis. Durch sie entstand (hypothetisch) das erste Hühnchen; seitdem entsteht Hühnchen nur vom Huhn (Deuterogenesis).

Diese Ansicht tritt jener älteren gegenüber, die das Keimplasma eines Organismus während seines Lebens selbst veränderlich glaubte, so daß Eigenschaften, die von dem Organismus erst erworben wurden, als vererbt bei den Nachkommen wiedererscheinen sollten.

Bestünde diese Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften zu recht, so müßte im Sinne der exakten Erblichkeitslehre nachgewiesen werden können, daß durch geeignete Umweltveränderungen G in G^1 verwandelt worden sei. Gegen diese Annahmen sind gewichtige Gründe vorgebracht worden. Zunächst wäre hiernach doch zu folgern, daß es den Organismen möglich sein müsse, schlechterdings alles zu erwerben — denn es ist alles irgend Denkbare ja realisiert — und den Keim danach umzugestalten. Wäre es andres, würde vorausgesetzt, daß der Erwerbung Grenzen gesetzt sind — und das sind sie auf der anderen Seite doch tatsächlich —, so käme man doch wieder zum Primat des Keimplasmas, das maßgebend für das überhaupt Erwerbbare wäre. So faßt auch die experimentelle Genetik heute die Sachlage auf. Für sie gibt es keine Vererbung erworbener Eigenschaften, sondern nur eine Erwerbung vererbbarer Eigenschaften.

Von Einwänden gegen die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften seien hier die zwei wichtigsten angeführt. Der erste behandelt (*Roux*) die ungemein komplizierten Voraussetzungen dieser Vorstellungen. Man hätte hier anzunehmen: 1. daß die neue Eigenschaft zum Keim hingeführt werde (Translatio hereditaria); 2. daß sie aus ihrem manifesten (expliziten) Zustande gleichsam in die Sprache des Keimes übersetzt (impliziert) werde; 3. daß sie hier in den Verband der Elemente des Keimes fest eingeordnet werde (blastogene „Insertionen") wobei wiederum Verschiedenes anzunehmen wäre, je nachdem man sich den Keim einfach oder bereits differenziert organisiert vorstellen will. Im ersteren Falle, wo der Keim erst nach und nach in verschiedene Zustände gerät, würde die „Insertion" einfach wie eine Änderung eines Grundstockes wirken, die sich allmählich durch einen anderen Verlauf der Ontogenese geltend machen würde; im anderen Falle, wo jedem Teilchen des Keimes eine oder mehrere Eigenschaften des ausgebildeten Tieres entsprächen, wo also alle spätere manifeste Mannigfaltigkeit bereits im

Keime impliziert da ist („Neoevolution", § 84), müßte die Insertion nach einem ganz bestimmten Typus ablaufen, um das abgeänderte oder neu entstandene Teilchen an den Ort oder in den Verband zu bringen, wo es später seine Eigenschaften so entfalten könnte, daß die Merkmale der Elterorganismen wieder zutage treten.

Auf ein zweites der exakten Erblichkeitsforschung entnommenes, wohl ganz entscheidendes Argument gegen die Übertragungstheorie sei weiter hingewiesen. Wir wissen jetzt, daß vielfach, vielleicht sogar stets, ein „Merkmal" des Organismus von mehreren Faktoren des Keimplasmas abhängig ist, so daß sich erst bei ihrem Zusammenwirken eine bestimmte „Eigenschaft" (z. B. Haarfarbe) entwickelt. Daß hier nun umgekehrt ein sich neubildendes Merkmal dem Keimplasma so inseriert werde, daß es an die mannigfachen entscheidenden Stellen innerhalb der Konstellation des Keimes gelange, ist eine sehr viel kompliziertere Vorstellung, als die oben entwickelte, die alle hierher gehörigen Tatsachen vollkommen erklärt.

Die Übertragung der aus der Erblichkeitsforschung erwachsenen Vorstellung auf die kausale Beurteilung des Werdens der Organismen, wie sie oben als zur Zeit einzig mögliches methodisches Verfahren hingestellt worden ist, stößt freilich in der Praxis auf nicht geringe Schwierigkeiten, so daß wir zu Überlegungen hypothetischer Art veranlaßt werden über die besonderen Umstände, unter denen historisch ein G in G^1 verwandelt worden sein mag. Zunächst müßte angenommen werden, daß die phylogenetischen Änderungen des G viel tiefgreifender und demnach folgenschwerer gewesen seien, als sie heute durch das Experiment nachgeahmt werden können. Die Annahme ist zulässig, denn es liegen auch für die experimentelle Genetik Gründe vor, anzunehmen, daß komplizierte phänotypische Änderungen nur auf Änderungen einiger weniger Faktoren innerhalb G zurückzuführen sind. Es ist also denkbar, daß z. B. die gesamte Säugetierorganisation ihre Ursache in verhältnismäßig wenigen und einfachen chemischen Umänderungen des Keimplasmas gehabt habe. Solche „allgemeinen Konstitutionserschütterungen" (*Haecker*), die danach anzunehmen wären, würden mit der oben abgeleiteten Hypothese vom geregelten Zufall wohl vereinbar sein.

Aber selbst wenn die Forschung hier einmal zu größerer Sicherheit ihrer Grundlagen kommen sollte, so würde einer kausalen Erforschung der Phylogenese noch eine Schwierigkeit ganz besonderer Art erwachsen. Die heutige Voraussetzung aller phylogenetischen Forschung ist ja eben grade die, daß das System zugleich die genealogische Zusammengehörigkeit ausdrücke. Sie stellt also nach äußerlichen Ähnlichkeiten auch genealogisch zusammen und scheidet nach Verschiedenheiten. Die Walfische und Meeresreptilien weist sie ganz verschiedenen genealogischen Linien zu, bestimmte zahnlose Säugetiere vereinigt sie zu einer Ordnung der Zahnarmen. Das ist in der Hauptsache wohl richtig, aber doch nicht über jeden Zweifel erhaben. Denn da wir nur Phänotypen kennen, und auch den Genotypus stets nur als Phänotypus kennenlernen, so könnten sehr wohl verschiedene Genotypen durch gleiche Umwelteinflüsse ähnliche, gleiche Genotypen durch verschiedene Umwelteinflüsse verschiedene Phänotypen entstehen lassen. Die Transformation ist aber nur solche der Genotypen. Es würde also darauf ankommen, die genealogischen Beziehungen auf solche Merkmale zu gründen, die weitgehend unabhängig von funktionellen und Umwelteinflüssen sind („Organisationsmerkmale"). Näher darauf einzugehen, würde indes hier zu weit führen.

bb) Die Partialauslese und die Personalauslese.

§ 33. Als Partialauslese wird derjenige Vorgang bezeichnet, durch den es innerhalb des Organismus zu der Ausbildung der bewährtesten unter ähnlichen Elementen kommt, d. h. derjenigen, die sich funktionell als am Anpassungsfähigsten erweisen, wobei wir annehmen, daß unter den Teilen des Organismus ein Wettbewerb stattfindet. Ist diese Vorstellung vom „Kampf der Teile"

(*Roux*) im Organismus vielleicht auch nur ein Bild, so ist es doch wohl sicher, daß auf funktionelle Reize hin die Knochen-, Knorpel-, Sehnen-, Muskel- usw. zellen aufs allerfeinste mit der Erzeugung eines Optimums von funktionell-zweckmäßiger Gestaltung reagieren. So wie die Partialauslese heute der wichtigste auslösende Reiz für alle Umgestaltung ist, so muß sie auch als solcher bei jeder historischen Formbildung angesehen werden (§ 46). Als Folge dieser Annahme dürfte man sich vorstellen, daß die großen entscheidenden Wendepunkte der historischen Entwicklung der Formen wirklich „Zeitpunkte" waren, an denen neue Lebensgestaltungen auf einmal, etwa schlagartig entstanden, nicht aber langsame Formenwandelungen, in welchen sich einzelne Organisationen, z. B. der Mensch, allmählich vervollkommnet hätten. Das durch den Besitz eines Hominidengenes ausgezeichnete Keimplasma ließ nach dieser Annahme Wesen entstehen, die unter Einfluß der Umwelt unmittelbar zu Menschen wurden.

Im Gegensatz zu der landläufigen Meinung, daß die Aufrichtung eines Menschenaffen nach und nach den Körper in den Besitz der Menschenmerkmale gebracht habe, stellen wir uns mit *Klaatsch* vor (*Lubosch*), daß im Gegenteil eine bestimmte Organisation schon dagewesen sein mußte, die die Aufrichtung ermöglichte. Das gilt vor allem von Fuß und Hand, die als Standfuß und Greifhand schon in der anpassungsfähigen, spezifischen Anlage gegeben sein mußten, wenn sie durch den Reiz der Funktion zu Menschenmerkmalen entwickelt werden sollten.

Die praktische Anwendbarkeit des Prinzips der funktionellen Anpassung ist ungemein groß. Außer der oben (§ 19) schon erwähnten wichtigen Rolle, die es bei Regulationen und Reparationen im individuellen Leben spielt, wäre hier bei der Behandlung des Transformismus an die Umbildung zu erinnern, die zweifellos unter dem Einfluß der Umwelt stattfindet. Die Akklimatisation, die Umwandlung der Kopfform von europäischen Juden und ihrer Kinder in Amerika (*Boas*), die Entstehung sozialer Typen, unter einer einheitlichen Bevölkerung, die Angleichung einzelner Individuen an Rassen, unter denen sie leben, würden hierher gehören. Auch die Folge von Wanderungen kann man hierher rechnen, wenn es richtig ist, daß bei fortschreitender Ausbreitung unter dem Einfluß wechselnder Umwelt eine reiche geographische Formenfülle aus wenigen einfachen Ausgangsformen entstanden ist. Daß es sich in den einen Fällen um nichterbliche, in den anderen um erbliche Veränderungen handelt, mag hierbei außer Betracht bleiben. Die funktionelle Anpassung würde als R unserer Gestaltungsformel natürlich auch bei der historischen Transformation stets in Ansatz zu bringen sein, wenngleich der Nachweis dieser „Systembedingungen" nicht mehr nachgeprüft werden kann; denn historisch gewordene Organismen können wir nur zum kleinsten Teil noch mit Erfolg experimentell unter abweichende Bedingungen versetzen. Die Frage, ob ein Merkmal allein „Anpassungsmerkmal" sei, und sich unter anderem Milieu umbilden werde, läßt sich daher meist gar nicht mehr entscheiden. So ist auch die Sonderung der Merkmale eines Organismus in „Organisations-" und „Anpassungsmerkmale" kaum durchzuführen und wohl besser aufzugeben, da alle Merkmale, als aus dem G des Keimplasma entstanden, Organisationsmerkmale sind, und selbst zweifellos durch die Umweltseinwirkung entstandene Transformationen nicht erblicher Art (z. B. eine rundschädelige Rasse) nur auf Grund eines Spielraumes des Keimplasmas entstehen können, das eben fähig ist, auf bestimmte Milieubedingungen mit der Reaktion: Verkürzung des Schädels zu antworten. Besser wäre es, architektonische (konstitutionelle) von funktionellen (transitorischen) Merkmalen zu unterscheiden. Jene wären solche, die sich unter allen Umständen durchsetzen (z. B. Gliederung der Viszeralbögen, der Rippen, Zahl der Schädelknochen, die kanonischen Elemente der Extremitäten, die Proportionen, Gebißformeln, Lungenlappung u. v. a.); diese ändern sich mit irgendwelchen Systembedingungen (Kopfform, Haarfarbe? Gehirnwindungen?).

Deuten wir die Gestaltungsformel so, daß mit G^1 eine neue Situation entsteht, die vermittels der Partialauslese manifest wird unter den schon vorhandenen Umweltsbedingungen, so ist für das Verständnis der historischen Transformation die Annahme einer Erhaltung dieser neuen Reaktionsmöglichkeit (d. h. des G^1) erforderlich. Dieser Annahme leistet als drittes ätiologisches Prinzip das der Selektion *Darwins*, d. h. die Personalauslese Genüge.

c) Die Transformationstheorien.

§ 34. Diese Darlegung zeigt, daß die älteren Theorien und Hypothesen der Artbildung, so förderlich sie für den Fortschritt der Wissenschaft gewesen sind, nur in sehr beschränktem Maße einen wirklich ätiologischen Kern enthalten. Wenn wir die Ursache der Artbildung in einer Umbildung des G in G^1 zu erkennen haben, so kann weder der *Lamarck*ismus noch der *Darwin*ismus als Ursachenforschung bezeichnet werden, denn in den Formeln $Pha = f(G \,.\, Ra)$ und $Ph^1a = f(G^1 \,.\, Ra)$ erfassen sie entweder nur die erste Formel, die keine solche der Artbildung ist, oder setzen bei der zweiten das Vorhandensein eines neu entstandenen G^1 voraus. *Lamarck* setzt für das G die zweckmäßig reagierende Psyche des Tieres und läßt die so entwickelten neuen Merkmale erblich werden. *Darwin* geht bereits von dem neugebildeten G^1 aus, und zeigt uns nur, wie die Natur nun verfährt, um die dadurch entstandenen $Ph^1_{abc\,\ldots\,n}$ und $Ph^2_{abc\,\ldots\,n}$ zu erhalten, zu verteilen und weiter umzubilden (§ 32).

Demgegenüber liegt *Weismanns* Theorie die echte kausale Anschauung zugrunde, daß nur eine Änderung des G zur Artbildung führen könne, wenngleich er durch die Annahme einer Züchtung der Keimplasmen durch Züchtung der sie besitzenden Personen die Heranbildung kleinster erhaltungsgemäßer Erbteilchen (Determinanten) zu vollkommeneren Erbmassen wahrscheinlich machen möchte und dadurch mit den Ergebnissen der neueren Erblichkeitsforschungen in Widerspruch tritt, die solche Determinanten für jedes Merkmal nicht anerkennt. Ähnlich ist *de Vries* Mutationstheorie zu den kausalen Theorien zu rechnen, obwohl die von ihm vermuteten sprungartigen Umbildungen des Keimplasmas nicht über allen Zweifel sichergestellt sind. Endlich würde hierher die Vorstellung der Orthogenesis (*Nägeli*, *Eimer*) und ihre Fortbildung (Genepistase, *Jaekel*) gehören, deren Wesen den zu vermutenden phylogenetischen Vorgängen zweifellos am besten entspricht. Es wird unter Orthogenesis eine nach Art des Wachstums fortschreitende Umbildung des Keimplasmas verstanden, die zur fortlaufenden Bildung neuer Formen hinführen soll.

Versuchen wir, uns eine kausale Vorstellung vom Gange der phylogenetischen Umbildungen zu machen, wie sie sich nach dem Gesagten gestalten müßte, so würde eine fortschreitende Veränderung der Keimplasmen anzunehmen sein, die sich zu bestimmten Zeiten besonders intensiv gestaltet hätte; sie würde nur in verhältnismäßig geringen Änderungen der Konstitutionsformel (etwa im Bilde der Strukturformeln chemischer Körper: Radikale, Seitenketten, mehrfache Bindungen) zu bestehen brauchen, um durch eine solche Änderung die Erscheinung des Wesens dennoch weitgehend beeinflussen können. Eine solche Auffassung läßt wohl die Frage berechtigt erscheinen, ob diese wirklich auf Neubildung oder etwa auf Umbildung des Vorhandenen beruhe. Ganz entgegen dem offenbaren Augenschein hatte die alte Morphologie (*Plato*, *Geoffroy*, *Goethe*) die Ansicht, daß alle Mannigfaltigkeit nur durch Umbildung vorhandener Mannigfaltigkeit entstehe, daß etwas wirklich Neues, bisher nicht Vorhandenes als entstehend nicht einmal gedacht werden könne *(Goethe)*.

Für die Phylogenese liegen die Dinge nun offenbar so, daß das Primat von G und die Notwendigkeit, alle ursächlichen Änderungen in solche von G zu verlegen, zugleich dazu zwingt, der Phylopräformation eine große Bedeutung zuzuschreiben. Es sind offenbar die scheinbaren Neuerwerbungen der Tiere Umbildungen des Vorhandenen in sehr viel höherem Maße, als der naive Betrachter meint; die vergleichende Anatomie zwingt uns ja durch die Feststellung der Homologien geradezu, überall ein Gegebenes auf ein anderes, bereits Vorhandenes zu beziehen. Es ist daher sehr die Frage, ob wir überhaupt irgendein Merkmal nachweisen können, das ohne Vermittlung eines schon vorhandenen völlig „neu" entstanden sei. Die Erblichkeitsforschung ist in der Tat, ohne sich über die grundsätzliche Bedeutung dieser ihrer Frage

ganz klar zu sein, in ähnlichen Erwägungen, wenn sie nach der Entstehung der Merkmalspaare fragt, deren Vorhandensein die Voraussetzung für die Anwendbarkeit der *Mendel*schen Regeln bildet. Nach diesen besteht ja das Wesen der Bastardkreuzung darin, daß die Geschlechtszellen zweier Wesen zusammentreten, die in einem oder vielen Merkmalen paarweise und gleichsinnig unterschieden sind, so daß das eine Wesen ein Merkmal besitzt, das dem anderen fehlt. ($A \times a$, z. B. A = schwarzes Haar, a = nicht schwarzes Haar).

Auch über die Entstehung dieser Merkmalspaare gibt es epigenetische und präformistische Vorstellungen. Nach der einen Vorstellung (*Bateson*) ist das eine Merkmal (eigentlich: der Faktor von dem es abhängt; wir sagen kurz: das Merkmal) neu entstanden, ist in dem einen Rassengenossen präsent, während das andere in einem anderen Rassegenossen wirklich fehlt, = Null, ein Nichts, absent ist, oder man läßt beide in verschiedenen Rassegenossen neu entstehen, aber so, daß das absente, durch die Konstitution des Keimes an der Entfaltung gehindert wird, zwar da ist, aber latent bleibt (*de Vries*). Beide Vorstellungen sind epigenetisch; eine auf sie begründete kausale Phylogenese müßte demnach auch als Phyloepigenese beurteilt werden. Demgegenüber ist sehr viel tiefer gefaßt die Theorie *Plates* (Grundfaktorsupplementtheorie). Nach dieser ist der Ausgang einer Neubildung des Keimplasmas ein Zustand, in dem durch bestimmte Konstellationen ein das Manifestwerden eines Faktors hemmender Spannungszustand vorhanden ist. Entwickelt sich dies Keimplasma, so entsteht gleichsam „kein" Merkmal. Dieser Zustand des Keimplasmas, der also dem Fehlen eines Merkmales entspräche, enthält hinsichtlich dieses Merkmales den „Grundfaktor". Sobald aber in einigen Rassegenossen durch Stoffwechselvorgänge dieser Zustand des Keimplasmas verändert wird, wird der Faktor gleichsam „entbunden" und erscheint nun als Supplement des Grundfaktors.

Dies ist nun eine durchaus präformistisch gedachte Theorie, die uns gestattet, die kausalen Vorgänge in den Keimplasmen auf innere Umwälzungen in ihm zurückzuführen und sie als eine steigende Entfaltung von Mannigfaltigkeit aus vorhandener scheinbarer Indifferenz aufzufassen. Die Phylogenese ist nach dieser Auffassung der sichtbare Ausdruck eines fortschreitenden Wegfalles von Hemmungsmechanismen in den Keimplasmen.

3. Verhältnis der Betrachtungen zueinander.

§ 35. An vielen Stellen unserer Darstellung war schon davon die Rede, wie innig sich oft die morphologische und ätiologische Betrachtung durchdringen. Es empfiehlt sich zum Schluß, beider Grenzen und Aufgaben nochmals kurz zu bezeichnen. Alle Gestalten sind an sich morphologisch zu beurteilen, aber doch ist schon allein das Raumerfüllen des Gestalteten etwas Dynamisches, Aktives. Dazu ist die Gestalt unter Einwirkungen von Reizen wandelbar, vor allem entsteht sie durch einen Entwicklungsprozeß unter einem unübersehbaren Komplex von Bedingungen.

Bei der großen Neigung, die kausale Betrachtung als die vorzugsweise wissenschaftliche anzusehen, empfiehlt es sich, zunächst zu fragen, wo deren Grenzen liegen. Nun ist es ganz sicher, daß wir kausale Forschung nur da treiben können, wo wir Veränderungen feststellen können. Daher werden insbesondere die Veränderungen einer Form unter den Einwirkungen der Umwelt und die ontogenetischen Veränderungen, die die Formbildung beherrschen, Gegenstände ätiologischer Forschung sein. Auch die Frage nach dem Zustandekommen der Oberflächenbegrenzung einer Gestalt, ihrer Symmetrie und Polarität, können, wenn sie als ein Bewirktes angesehen werden, wohl einer ätiologischen Betrachtung zugänglich sein. Wir werden bei der Übersicht über die Aufgaben der Entwicklungsmechanik diesen Fragen und ihrer Behandlung wieder begegnen; es genügt hier, darauf hinzuweisen, daß es sich in all diesen ätiologischen Untersuchungen eigentlich um Aufgaben konditioneller Forschung (§ 23) handelt. Stets kommt in Betracht die Analyse eines riesigen Komplexes von Systembedingungen, die als Ganzes, nämlich als Konstitution

des Keimplasmas gegeben ist. Dies letztere, die eigentliche Ursache bleibt als unbekannte Größe bei all diesen Untersuchungen bestehen. Die Entwicklungsmechanik, von einem nicht geklärten Ursachenbegriff ausgehend, war sehr überrascht, als sich herausstellte, daß Experimente, die an einer Tritonlarve ein bestimmtes Ergebnis gehabt hatten, an einer Froschlarve ein ganz anderes hatten: kein Wunder, da ja die Ursache alles Geschehens, die Konstitution der Artzelle, in beiden Fällen sehr verschieden war.

Die Methode des Experimentes muß es natürlich sein, die bei konditionellen Untersuchungen in Betracht kommt. Nur wenn die Bedingungen künstlich variiert werden, ist ein Einblick in ihr normales Ineinandergreifen möglich. Die Experimente an ganzen Organismen (Verpflanzungen unter anderes Milieu) und die Experimente an Keimen verhalten sich in ihrem Werte verschieden. Bei jenen wird tatsächlich die Reaktionsbreite eines Phänotypus und damit eben mittelbar auch der Genotypus festgestellt; solche Experimente, wie z. B. die Verfolgung der somatischen Änderungen bei Akklimatisationen, Änderungen der Kopfform, der Körpergröße unter dem Einfluß der Ernährung, dienen demnach auch unmittelbar der kausalen Erkenntnis, weil sie lehren, in welchen Grenzen die Konstitution des Einzelwesens liegt. Auch die analytischen Experimente der Entwicklungsmechanik können diesem Zwecke dienen, sobald der Ablauf identischer Experimente an verschiedenen Eiern geprüft wird. Die hierbei auftretenden Verschiedenheiten sind dann ein guter Index zur Beurteilung der konstitutionellen Verschiedenheiten. Gerade diese Ausnützung der entwicklungsmechanischen Ergebnisse ist indes bisher ganz im Hintergrund geblieben; man hielt die Ausgangsbedingungen für im wesentlichen gleich und verwechselte Bedingungs- und Ursachenerforschung. Es leuchtet ein, daß wir durch das analytische Experiment wohl innerhalb einer einzelnen Entwicklung Einblick in das Gefüge der Bedingungen erhalten können, daß wir aber durch das analytische Experiment die gerade in der Gleichzeitigkeit der Wirksamkeit aller natürlichen Bedingungen bestehende Ursache stören müssen.

So werden die phänotypischen Experimente an ganzen Organismen und die analytischen Experimente an Organismenkeimen für die eigentliche Ursachenforschung nur mittelbar von Wert. Unmittelbar dagegen wird das Kausale nur durch die Erblichkeitsforschung getroffen. Sie ist heute in die rein experimentelle Kreuzungs- und Bastardierungsanalyse und in die Zellforschung gesondert, die beide auf verschiedenen Wegen feststellen wollen, nach welchem Plane und unter welchen Formen die Erbsubstanz in den Zellen enthalten und aufgebaut ist (§ 109). Aber auch die Verfolgung der Auswirkung dieses Aufbaues in der Erscheinung des Individuellen und Rassenmäßigen gehört dazu, so daß die Genetik, die Zellforschung und die Individual-(Konstitutions-)Anatomie eng zusammengehörig der unmittelbaren Ursachenerkenntnis dienen.

Nun kann indes an den Arten der Tierwelt, an den Gattungen und größeren Formenkreisen, die uns umgeben, nicht mehr experimentiert werden. Auch der Mensch als solcher ist da; alles was wir (§ 32, 33) über seine etwaige Entstehung aussagen können, sind günstigstenfalls Hypothesen von einiger Wahrscheinlichkeit. Die Ursachen und Bedingungen, unter denen es zur Entstehung eines Vogels, eines Säugetiers, eines Affen und unseren eigenen Geschlechts gekommen ist, lassen sich nicht wiederherstellen. Wir kennen jetzt nur die Ursachen ihrer Erhaltung (= Mangel einer Veränderung der Zustände ihrer Keimplasmen). Die Ursachen ihrer Entstehung sind abgelaufen; keine Möglichkeit besteht also, über das vorher abgegrenzte Gebiet hinaus wirklich Ursachenforschung zu treiben. Die morphologische Betrachtung tritt hier in

ihre Rechte; sie beginnt hier, wo die kausale Forschung durch die ganze Sachlage unmöglich wird.

Das Verhältnis beider Betrachtungsweisen zueinander ist also dahin zu bestimmen, daß innerhalb des zugänglichen Materials lebender, gegebener, also ursächlich festbetimmter Organismen, die Beantwortung der beiden Fragen angestrebt werden kann: 1. Unter welchen Erscheinungen und nach welchen Regeln und Gesetzen wirken die im Keimplasma gegebenen Bedingungen zusammen, um eine Form auf embryonalen Wege wieder entstehen zu lassen und 2. wie kommt es zu erblichen Änderungen im Bau des Keimplasmas von solchem Umfange, daß darauf die Transformation eines Wesens in ein anderes mit Notwendigkeit folgt. Die sicheren Ergebnisse dieser Forschungen, auch wenn sie zunächst nur gering an Umfang sind, werden wir dazu verwenden können, für jenes der Ursachenforschung nicht mehr zugängliche Gebiet vorauszusetzen: es möge dort vielleicht ähnlich gewesen sein. Möglicherweise wird einmal das Gesetz der Transformation in solcher Klarheit ausgesprochen werden, daß wir die Formenwelt wenigstens generell ursächlich begreifen können; das dürfte das Äußerste sein, da die speziellen Ursachen uns wie gesagt nicht mehr zugänglich sind.

Zunächst aber hat diese Formenwelt das Recht mit eigenem Maße gemessen zu werden, und zwar alle Organismen einschließlich unserer eigenen, der bei voller Unkenntnis, in der wir uns über die Ursachen seiner Entstehung befinden, sich uns gleichfalls auch von der architektonischen Seite her darbietet. Der Astronom hat es mit geregelten Verhältnissen der Gestirne, ihrer Größe, Entfernung, Helligkeit, der Gestalt ihrer Bahnen und deren Beziehungen zueinander zu tun; nirgends findet er eine Störung, sondern nur volle Harmonie; deren Darstellung allein ist seine Aufgabe; eine Grundursache für das Ganze ist wohl anzunehmen, aber es gibt keine Ursachenforschung für die Astronomie. So liegen die Dinge zur Zeit auch für die Formenwelt der Organismen. Sind die Beziehungen zwischen ätiologischer und morphologischer Betrachtung auch verwickelt; es gelingt doch, die Sonderaufgaben der Morphologie mit voller Schärfe wissenschaftlich herauszuarbeiten und demgemäß in Angriff zu nehmen und zu verfolgen.

**Alverdes:* Rassen- und Artbildung. Abhdlg. zur theoret. Biol. Berlin 1921. — **Bateson:* Evolutionary Faith and Modern Doubts. Science, Bd. 55. 1922. — *Boas:* Changes in bodily form of Descendents of emigrants. Washington 1911. — **Darwin:* Entstehung der Arten. — *Eimer:* Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena: *Fischer* 1888. — *Goldschmidt:* Das Mutationsproblem. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgsl. Bd. 30. 1923. — *Haecker:* Über Regelmäßigkeiten im Auftreten erblicher Normaleigenschaften. Mediz. Klinik 1918. — *Hertwig, O:* Allgemeine Biologie. 6. u. 7. Aufl. Jena 1923. — **Derselbe:* Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung der Darwinistischen Zufallstheorie. 3. Aufl. Jena 1922. — *Jaekel:* Verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena 1902. — **Johannsen:* Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913. — *Jollos:* Selektionslehre und Artbildung. Jena: *Fischer* 1922. — *Klebs:* Über erbliche Blütenanomalien beim Tabak. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgsl. Bd. 17. 1916. — **Kraus:* Allgemeine und spezielle Pathologie der Person. 1919 (s. o.). — *Lamarck:* Philosophie zoologique. Nouvelle édition par *Charles Martius.* 2 Bde. Paris 1873. — *Lubosch:* Eireifung der Metazoen. Referat. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 11. 1902. — **Derselbe:* Was heißt Monogenie des Menschen? 1924 (s. o.). — *Plate, L.:* Die Abstammungslehre. Jena 1925. — **Derselbe:* Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Leipzig 1913. — *Prell:* Die Biotypenbildung durch Anlagenumordnung und der Begriff der Mutation. Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. 51. 1922. — *Rauber:* Die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan usw. (s. o.). — *Roux:* Artikel Auslese, in Terminol. 1912. — **Derselbe:* Kampf der Teile. Geh. Abhdlg. 1895. Bd. 1. Nr. 4. S. 195 u. 121. — *Derselbe:* Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge usw. 2. Aufl. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklgsmechanik. Hrsg. v. *Roux.* Heft 19. 1913. — *Tandler:*

Konstitution und Rassenhygiene. Zeitschr. f. angew. Anat. Bd. 1. 1914. — *Thienemann:* Die Silberfelchen des Laacher Sees. Die Ausbildung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von 40 Jahren. Zool. Jahrb., Abt. System. Bd. 32. 1912. — *Tschulock:* Deszendenzlehre. Jena: *Fischer* 1922. — *Uhlmann:* Entwicklungsgedanke und Artbegriff. Jenaische Zeitschr. Bd. 59. 1923. Vgl. auch die Lehrbücher der Vererbungslehre von *Baur, Goldschmidt, Morgan, Haecker, Lang, Bateson, Plate* (cit. bei *Plate*, Abstammungslehre, 1925). — *Weismann:* Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl. 1912.

Spezieller Abschnitt.

Spezielle Morphologie und Morphogenese des Menschen.

Einleitung.

1. Aufgaben und Methoden. Anschauung und Gedächtnis.

§ 36. Die Kenntnis der anatomischen Einrichtungen, die Träger der Leistungen unseres Körpers sind, wird durch die Präparation des menschlichen Leichnams und die sie vorbereitende und begleitende Belehrung in den anatomischen Vorlesungen erworben. Die anatomischen Lehrbücher und Atlanten unterstützen darin. Die tiefen und schweren Probleme, vor die uns die Grundwissenschaft der Heilkunde stellt, haben wir in der bisherigen Übersicht kennengelernt. Sie treten uns bereits beim ersten Schritt auf den Präpariersaal in ihrer vollen Größe entgegen. Dies Buch will in jene Probleme einführen und damit das Verständnis dafür erwecken, was die stumme Leiche vernehmlich spricht.

Es will aber keineswegs dem Jünger der Anatomie die Unbefangenheit der ersten tiefen Eindrücke nehmen, die die Befassung mit den Objekten des Präpariersaals auf ihn ausüben wird. Es soll im Gegenteil hier kurz auf den Wert hingewiesen werden, die gerade diese unbefangene Betrachtung für das Studium der Formen besitzt; ihr Verständnis soll dies Buch erwecken. Zwar ist die Leiche nicht der lebendige Mensch und vieler Sorgfalt hat es bedurft und bedarf es fortwährend, um das, was die Leiche zeigt, in seiner lebendigen Form zu zeigen; aber doch wäre all unsere Kenntnis vom Lebenden unvollständig, ja sie schwebte gänzlich in der Luft, wenn nicht die Untersuchung der Leiche den sicheren Grund unserer Erkenntnis lieferte. Das gilt auch für die mikroskopische Anatomie und die Anatomie der Gewebe und der Zellen; denn auch diese Teile der anatomischen Wissenschaft, wie sie mit jenen ohne Grenzen zusammenhängen, werden an abgetöteten Objekten untersucht und nur zum kleinen Teil vermag die Untersuchung lebendiger Teile hier ergänzend einzutreten.

Das Material der Präpariersäle bedarf einer besonderen Erläuterung; es ist klar, daß die Vorstellungen, die sich die Anatomen seit Jahrhunderten von dem Bau des menschlichen Körpers gebildet haben, ganz auf der Beschaffenheit dieses Materials beruhen. Dies wird von Gefangenen, Alten, Kranken und Verkommenen geliefert, der Auslese derer also, die im Leben unter das Rad des Schicksals gelangt sind. Kinder, junge Körper, völlig gesunde Menschen, die es im Leben zu etwas gebracht haben, Angehörige der führenden Stände des Volkes kommen so gut wie niemals, oder nur durch seltene Zufälle zur Zergliederung. Es ist also die Anatomie, wie sie in unseren Lehrbüchern kodifiziert ist, vorzugsweise eine Anatomie jener Auslese; die Anatomie jener uns unbekannten Körper würde in gröberen Verhältnissen gewiß auch die Anatomie des Europäers überhaupt sein, wie vor allem

die pathologisch-anatomischen Sektionen dartun; daß aber in vielen feineren Einzelheiten Abweichungen bestehen werden, deren Kenntnis uns noch fehlt, ist wohl anzunehmen.

§ 37. Da die Anatomie die Lehre von den Formen des menschlichen Körpers ist, so ist die Erfassung der Formen die erste und grundlegende Aufgabe, der sich der junge Mediziner zuzuwenden hat. „Form" im engeren Sinne ist nach unseren obigen Ausführungen (§ 26) nicht nur die Form jedes einzelnen Organes, sondern auch ihre gegenseitige Lage (Topographie, Syntopie, d. h. Lage zueinander, Skeletotopie, d. h. Lage zum Skelett) und schließlich die Form des ganzen Körpers.

Zum Studium der äußeren Form des Körpers ist die Leiche allerdings wenig geeignet. Die Veränderungen, die durch den Tod und die Aufbewahrung des Leichnams herbeigeführt werden, entstellen jedes Organ und den ganzen Körper. Trotzdem ist der Präpariersaal auch für das Studium der äußeren Formen des Körpers wie seiner Organe eine wichtige Schule, indem hier erkannt werden kann, wie die Gesamtform auf den Einzelheiten der Organformen beruht und andererseits die äußere Form wieder den Plan abgibt, in den sich die innere Gliederung einfügt. So wird man die Bedeutung der Größe und der Proportionen, des männlichen und weiblichen Habitus, der Jugend und des Alters, der groben und feinen, gedrungenen und schlaffen Konstitution für den Körperbau bei sachgemäßer Anleitung schon hier studieren können und dadurch den Blick für den Lebenden schärfen. Der Blick für die Form ist zwar in hohem Maße angeborene Begabung, kann aber durch Übung erworben werden und muß erworben werden, da er dem Arzte unentbehrlich ist.

Das Studium der Form beginne also bereits angesichts der ersten Leiche, vor die der werdende Arzt tritt. Es kann nur mit einer Methodik erfolgreich betrieben werden: der Anschauung, dem sich hingebungsvoll in das Gegebene versenkenden Blick. So wie wir uns vor ein Kunstwerk stellen, so möge auch der menschliche Körper betrachtet werden, im Ganzen und auf jedem Stadium der fortschreitenden Zergliederung. Hier begegnet uns zum ersten Male jener Gegensatz zwischen Anschauung und Abstraktion (§ 5), der für das Studium der Anatomie von so entscheidendem Einfluß ist. Er spricht sich auch in dem anderen Gegensatz aus zwischen überliefertem und selbst erworbenem Anschauungsmaterial oder zwischen Atlas und selbst gewonnener Einsicht. Die in den Atlanten niedergelegten Bilder sind ebenfalls Ergebnisse von Einsichten, die in jahrhundertelangen Forschungen gewonnen worden sind. Wir wollen den Wert dieser Hilfsmittel nicht geringschätzen, denn es wäre dem Einzelnen nur mit großem Aufwand an Zeit und Mühe möglich, die schwierigen Formverhältnisse des Körpers völlig von neuem festzustellen; die Zeit des Studiums, ja ein Menschenleben würde dazu nicht ausreichen. Es handelt sich hier also um ein Kompromiß, das zu schließen ist, in dem Sinne, daß der Versuch, selbständiger Feststellung zu machen und durch die literarischen Hilfsmittel in seinem Ergebnis zu bestätigen ist, oder auch, daß die fortdauernde Verifizierung des in Lehrbüchern und Atlanten Niedergelegten stattzufinden hat. Oft wird man es nicht verifizieren können, überall da nämlich, wo Varianten oder individuelle Abweichungen von der Norm (§ 41) vorliegen. Das Lehrbuch gehört zu den unerläßlichen literarischen Hilfsmitteln, während ein Atlas sehr wohl zu entbehren ist. Auf jeden Fall sollte wenigstens im Anfange einige Male, zum mindesten einmal der Versuch gemacht werden, ein Objekt ohne jedes Hilfsmittel in seiner Form zu erfassen.

Nächst der Leiche im ganzen bietet das Skelettsystem und der einzelne Knochen hierzu die beste Gelegenheit.

Prüfen wir ein menschliches Oberarmbein (Humerus), so verfahren wir forschend so, daß wir uns etwa folgende Fragen stellen: Wie lang ist der Knochen? (Messen.) Wie dick? (Faden, Messen.) Ist er überall rund oder zeigt sein Umfang auch andere Gestalt? (Tasten.) Welche Abschnitte fallen an ihm auf? Wie sehen diese aus?

Was läßt sich aus der Gestalt dieser Abschnitte auf die Gestalt der oben und unten angrenzenden Skeletteile (Schulterblatt, Unterarmknochen) schließen? Wie ist die Oberfläche beschaffen? (Sanft abfühlen, Tasten mit den empfindlicheren Fingern, bei Rechtshändern links; Tasten mit den Fingerbeeren; Tasten, nicht drücken.) Wo ist die Oberfläche glatt, wo ist sie rauh? Welche Rauhigkeiten fallen besonders auf? Wo liegen sie? (proximal? distal? innen? außen?) Welche von ihnen sind stärker? Wie läuft die Achse des Kopfes? Wie die des Schaftes? Wie die des unteren Gelenkendes? Sind Gruben, sind Löcher vorhanden? Es ist ein großer Irrtum, der sich bitter rächen muß, wenn man das treuliche Studium der Einzelform übergehen zu können meint, die Einprägung der zahlreichen Namen als etwas Geringeres verachtet und sogleich mit „Höherem" wie funktionellem Verständnis, Anpassungen, Beziehungen zum Ganzen usw. beginnen will (§ 15). Dies vermeintlich „Höhere" ist nur die reife Frucht, die nach entsagungsvoller Mühe geerntet werden kann. Namen sind nicht nur „Fachausdrücke", sondern Bezeichnungen für Begriffe. Diese wurzeln in der Anschauung (§ 5). Es versteht sich von selbst, daß die Namen durch die Anschauung der Objekte zunächst Leben erhalten müssen.

So geht die Form erst durch das Medium der Anschauung in den Besitz unseres Gedächtnisses ein; die Phantasie ist die Reproduktion gewonnener Anschauungen aus dem Gedächtnis heraus. Der umgekehrte Weg, eine Form mit den anatomischen Namen nach Bildern zu lernen, benutzt bereits die Abstraktion, wird also auch nur zur Reproduktion von abstrakten Begriffen führen.

Bekannt ist der große Wert des Zeichnens (*Bruns*) für die Erwerbung von Formvorstellungen, weil das Zeichnen unausweichlich zum Sehen zwingt. Man kann getrost behaupten, daß nur der eine Form in sich aufgenommen hat, der sie, wenn auch noch so schlecht, zeichnen kann. Jedenfalls beherzige man, daß man in der Anatomie weder Grobes noch Feines sicher kennt, was man nicht selbst gesehen hat.

Es ist ein langer, mühseliger Weg, der durchschritten werden muß, bis sich der werdende Arzt die Körper- und Organformen, wie auch die Strukturen der Organe bis zur Feinstruktur der Gewebe und Zellen hin einverleibt hat. Es wird aber der Weg dadurch mühseliger, daß mannigfache Fragen den Studenten auf Seitenwege locken und dadurch den Blick von dem nächsten Ziel ablenken. Wir unterschätzen den Wert dieser Fragen und der darauf möglichen Antworten keineswegs, haben aber schon erwähnt, daß erst der sie beantworten kann, dem die Formen bereits geistiger Besitz geworden sind. Von diesen Fragen sind zu nennen:

1. Die nach der Entstehung der Formen (Morphogenesis). Sie ist außerordentlich wichtig, aber sekundär, da wir erst wissen müssen, wie etwas aussieht und welche Beziehungen es hat, ehe wir studieren können, wie es geworden ist.

2. Die Frage nach dem Zweck der Formen. Hierüber ist § 18ff. gehandelt worden. Sie wird zwar stets gestellt werden müssen, eben da wir der Natur als urteilende Wesen gegenübertreten. Aber auch hier darf nie aus dem Auge verloren werden, daß nur genaue Kenntnis eben der gegebenen Formen die Frage nach ihrem Zweck erst wertvoll macht.

3. Die Frage nach der Funktion der Teile. Sie ist unerläßlich, doch gilt für sie das gleiche wie für die beiden anderen Fragen, d. h. nur genaue Kenntnis der Form berechtigt zur Frage nach ihrer Beziehung zu einer Leistung. So anziehend es ist, eine Form ganz aus der Funktion heraus entstehen zu lassen und, so ausgedehnte Anwendung diese Behandlung der Anatomie im Unterricht findet, soll doch bedacht werden, daß, wie eingangs gezeigt, in der Form Eigengesetzlichkeit gegeben ist (§ 26).

2. Anatomie als Gegenstand der bildenden Kunst.

§ 38. An dieser Stelle kann nicht wohl von der Tatsache abgesehen werden, daß die menschliche Anatomie auch für die Kunst eine große Bedeutung hat. Die „plastische Anatomie" ist nicht nur eine Anatomie der äußeren Körper-

formen. Denn jeder, der ohne Kenntnis der inneren Anatomie nur die äußeren Formen des Körpers betrachtet, wird hier zweifellos verwirrt (*Goethe*) werden und sich in der Nachbildung verhalten wie jemand, der die Züge einer ihm unbekannten Schrift nachzieht. Grundlegend ist auch hier das Knochengerüst und die Gelenke, durch die die Gliederung des Körpers gegeben wird. Die Lage und Gruppierung der Muskeln und ihre Spannung bei den verschiedenen Stellungen des Körpers muß wohl bekannt sein, wenn ein der Natur ähnliches Kunstwerk geschaffen werden soll. Die Haut ist wie durchsichtig und läßt die Tiefe nach außen treten. Die Flächen der Muskeln, ihre Grenzen, die nicht kontrahierten sehnigen Bestandteile, die Blutgefäße, einzelne Knochenpunkte beleben das Relief. Der Fettreichtum regelt den Grad dieses Hervortretens und scheidet männlichen und weiblichen Habitus. Auch die Organe, die im Brustkorb und in der Bauchhöhle liegen, sind für die Wölbung dieser Gegenden in ihrer plastischen Durchbildung im einzelnen nicht ohne Wert. Die Proportionen des Körpers müssen bekannt sein, vor allem die Mittel, durch die die Seele im Körperlichen zum Ausdruck gelangt. Diese liegen nicht allein im „Gesichtsausdruck" (mimische Muskeln, Blick), sondern in der Haltung des ganzen Körpers, in der Atmung, Muskelspannung, Bewegung, ja der Umriß allein schon (Silhouetten) kann einen bestimmten Ausdruck vermitteln, weil der Umriß notwendiges Gesamtergebnis der Augenblickshaltung des Gesamtkörpers ist. So ist die Kenntnis der Anatomie für den schaffenden Künstler unerläßlich; aber auch für den Betrachter des Kunstwerkes steigert sie den Genuß. „Was man weiß, sieht man erst, und in der Kenntnis liegt die Vollendung des Anschauens" (*Goethe*).

Bei dieser Gelegenheit erheben sich meist zwei Fragen, die wir nicht übergehen wollen. Die erste Frage ist die nach der Freiheit des Künstlers in der Nachbildung des Objektes; die zweite Frage die nach dem objektiven Maßstab für die Schönheit der menschlichen Gestalt. Hinsichtlich der ersten Frage verdient es unsere Beachtung, daß trotz des soeben Ausgeführten dennoch das plastische Kunstwerk etwas anderes ist als die objektive Wiedergabe des Modells. Gegenstand der Kunst ist nicht das Objekt, sondern das Kunstwerk. Dies aber folgt besonderen ästhetischen Gesetzen, die neben und zum Teil über den Gesetzen anatomischer Richtigkeit stehen (vgl. für das Folgende *Hildebrandt*). Das Kunstwerk wird als Schein der Wirklichkeit geschaffen; während sich das Vorbild in wechselnden Stellungen dem Beschauer darbietet und ihm dadurch die Möglichkeit gibt, es dreidimensional zu erfassen, ist das Kunstwerk in einer einzelnen Stellung festgehalten und wirkt erst durch das Auge auf die Vorstellung und Phantasie des Beschauers, der es dann durch einen psychischen Vorgang belebt. Die menschliche Gestalt in Malerei und Plastik wirkt zunächst nur als Flächenbild; zur Vorstellung der Tiefe muß der Beschauer durch die Technik des Künstlers gezwungen werden. Das Abbild muß in allen Teilen deutlich erscheinen, während wir in der Natur nur das deutlich sehen, auf das wir die Stelle des schärfsten Sehens der Netzhaut einstellen, einen Körper in seiner Gesamtheit also nur dann, wenn er weit entfernt ist. So entsteht schon eine Unrichtigkeit dadurch, daß wir ein „Fernbild" aus der Nähe („Nahbild") betrachten müssen (*Hildebrandt*). Was der Künstler also darstellt, ist nicht das Objekt, sondern die Vorstellung des Objektes; was der Beschauer sieht, ist eine Vorstellung des Künstlers, die er, durch die Technik des Künstlers geleitet, wieder in ein Objekt zurückverwandelt. Der physiologisch- und psychologisch-optische Vorgang in der Seele des Künstlers gestaltet also das Objekt um; es ist irrig anzunehmen, daß die gegebene Proportion eines Körpers („Daseinsbild") auch in der Darstellung des Kunstwerkes („Wirkungsbild") vorhanden sein müsse, und daß die gleiche

Proportion wiederkehren müsse, wenn dasselbe Objekt anders gestellt oder gelagert abgebildet wird. Trotz der Identität der Person gibt es bei solchen räumlichen Veränderungen keine Identität der Wirkung. Zum Zwecke richtiger Wirkung also kann und wird oft objektiv Unrichtiges abgebildet werden müssen. Ein Thorax wird des Kontrastes halber stärker als im Objekt gewölbt werden müssen, wenn er durch kräftigere Schulter- und Armmuskeln zu flach erscheint. Manches, was idealisiert oder stilisiert erscheint, ist vielleicht da, weil es dem Wirkungsbild angehört.

Daß das Kunstwerk einen vom Willen beseelten Körper darstellt, und daß die Wirkung des Kunstwerkes auf den Beschauer auch darauf beruht, daß der Ausdruck eines bestimmten Charakters in einer bestimmten Lage recht getroffen wird, ist auf das Verhältnis von Modell und Nachbildung von großem Einfluß. So wird das Kunstwerk zur Verkörperung einer Idee, zum Ausdruck einer inneren Wahrheit (§ 1). Man wird vielleicht am leichtesten bei Betrachtung eines Kunstwerkes wie des *Klinger*schen *Beethoven* begreifen können, wie das gemeint ist. Hier wird der Beschauer zur Empfindung geistiger Größe, zur Wahrnehmung der Beherrschung des Fleisches durch einen gewaltigen Willen dadurch gezwungen, daß er auf den schwächlichen, ja in manchen anatomischen Merkmalen geradezu phthisischen Körper einen mächtigen Kopf mit hoher Stirn gesetzt sieht, während zugleich noch durch die lediglich über dem Schwerpunkt ruhende Gestalt jede überflüssige Muskelbewegung ausgeschaltet ist, so daß sich der Wille, nicht durch Muskelanstrengung gehemmt, rein geistig auswirken kann bis in das Zusammenballen der Finger zur Faust. Im Gegensatz dazu sehen wir z. B. in *Michelangelos* gefesseltem Sklaven die völlige Ohnmacht, die sich nicht nur durch den leidenden Ausdruck des Gesichts, sondern auch in der Schlaffheit jedes Körpergliedes ausdrückt. Im weiteren Verfolg führt das zu der Forderung: den vom Willen beherrschten Leib zum Ausdruck jeder besonderen geistigen Leistung zu machen. Der olympische Zeus, der durch die Bewegung seiner Augenbrauen und das Wallen seiner Locken Erhörung gewährt, daß die Berge erbeben, zeigt dies in jedem Zuge seines Hauptes. Der visionär entrückte Musiker und Virtuos (*Liszts* Standbild im Weimarer Park) zeigt diese Spannung bis in die deswegen unnatürlich verlängerten Finger hinein. Das Individuelle der anatomischen „Richtigkeit" steht also unter dem höheren Gesetz der ästhetischen Wahrheit (§ 1), die als Idee des dargestellten Einzelwesens wirkt. Der Expressionismus baut auf dieser Regel auf, wenn er schließlich dazu gelangt, z. B. die Idee des „Langen" durch unnatürlich verlängerte Leiber zu verkörpern; er kann sich grundsätzlich darauf berufen, daß das anatomisch Richtige nicht höchstes Gesetz des Bildners ist. Die Gefahren liegen zutage, da die Grenze zwischen Willkür und Unvermögen einerseits und dem neugeschaffenen Ausdruck eines ästhetisch allgemein als gesetzmäßig Empfundenen sehr flüssig ist.

Aber die Einsicht in die Grenzen, die der unmittelbar „richtigen" anatomischen Abbildung gezogen sind, erschöpft nur einen Teil unserer Fragen. Es bleibt noch die zweite Frage, ob uns allein aus der anatomischen Betrachtung der Objekte ein objektives Maß der Schönheit entnehmbar ist?

E. Brücke hat in einem grundlegenden Werkchen den Versuch gemacht, die Schönheit der menschlichen Gestalt in objektiver Weise darzulegen. Der junge Mediziner findet hier (vgl. auch die weitere Literatur) reiche Belehrung über die Anatomie am Lebenden in ihrem Werte für die Kunst. *Brücke* nennt „schön diejenige Gestalt, welche sich in allen Stellungen und allen Ansichten vorteilhaft verwenden läßt".

Es ist durchaus berechtigt, in dieser Weise den Sinn des Beschauers für das Harmonische und das Gefällige des lebendigen Körpers zu schärfen und nachzuweisen, wie die bildende Kunst davon Gebrauch gemacht hat. Aber es wird oft übersehen, daß *Brücke* nur von der Schönheit des Modells handelt, nicht von der Schönheit des Kunstwerks und daß er selbst an verschiedenen Stellen nachweist, wie verschieden die Auffassung von Modellschönheit sei, wie häufig Modellunschönheit mit ästhetischer Schönheit vereinigt angetroffen werden könne (*Rubens, Boticelli*).

Der Geschmack und unser Schönheitsideal wechselt; zu verschiedenen Zeiten haben die Menschen Verschiedenes für schön gehalten; nur wenige Meisterwerke

sind es, die uns zu allen Zeiten durch ihre Schönheit bezwingen. Der Philosoph lehrt uns, daß Schönheit nichts Objektives sein könne, daß sie nicht in den Dingen, sondern nur in unserem Urteil über die Dinge enthalten sei; Schönheit des Kunstwerkes wird dadurch mit der Zweckmäßigkeit der Natur gleichgestellt („Schönheit ist ein Zustand unseres Subjektes, weil das Gefühl die Bedingung ist, unter der wir eine Vorstellung von ihr haben. Sie ist also zwar Form, weil wir sie betrachten; zugleich aber ist sie Leben, weil wir sie fühlen. Mit einem Wort: sie ist zugleich unser Zustand und unsere Tat. *Schiller* l. c. S. 89). Diese Idee des Schönen ist mithin nicht lediglich Ergebnis der Erfahrung; jeder trägt einen Keim von ihr in sich, im Künstler ist sie zu voller Entwicklung gelangt. Wohlgefallen oder Mißfallen (Lust und Unlust) bei interesseloser Betrachtung und Allgemeingültigkeit dieser Gefühle gelten als Merkmale desjenigen Beurteilungsvermögens, das uns zum Urteil: schön oder nicht schön führt. Die Quelle dieses Vermögens ist wohl das Gefühl für den Grad der Übereinstimmung eines Objektes mit der Idee des Menschen, nicht nur des Menschen als Gattungs-, sondern auch als sittlichen Wesens. Schön ist hiernach ein Kunstwerk das den menschlichen Körper mit den Merkmalen seiner Gattung am reinsten zeigt und uns durch die Ausdrucksmittel der Darstellung in den Zustand versetzt, in dem wir diese Übereinstimmung wahrnehmen. Jeder Mensch, in hochgesteigertem Maße aber der Künstler, vergleicht mit einem solchen Ideal die Objekte seiner Umwelt. Bestimmte anatomische Verhältnisse und Proportionen und die Art, Geistiges in bestimmter Weise anatomisch zu formen, einmal als objektive Verkörperung eines Schönen gewonnen, können traditionell werden und dadurch die Meinung vom objektiv vorhandenen Schönen hervorrufen (*Bulle*).

Besonders die tiefe Wirkung der griechischen Plastik auf uns scheint darauf zu beruhen, daß hier in der Tat ein objektiv Schönes in der Darstellung des menschlichen Körpers erreicht sei, so daß wir vorzugsweise die griechischen Plastiken als Kanon der Schönheit für alle Zeiten anzusehen geneigt sind. Soweit sie das wirklich sind (s. u.), liegt es gewiß nicht daran, daß die Griechen so viel schönere Menschen hatten als wir — wenngleich die griechische Sitte Häßlichem das Auftreten in der Öffentlichkeit mehr erschwerte als später —, sondern wohl eher daran, daß die griechischen Künstler in der Blütezeit der Plastik einheitlichere Menschen waren (*Schiller*) und den Zusammenhang des Erhabenen, Kühnen, Lieblichen, Begeisterten, Frommen mit dem Gesamtausdruck des Körpers unmittelbarer gegenwärtig hatten, als spätere und heutige Künstler, die, wie die gesamte nachgriechische Menschheit, doch mehr in Denken und Fühlen auseinandertritt. Auf diese Einheit des ganzen Menschen, auf den griechischen Humanismus, also auf etwas Subjektives, führen wir auch die Schönheit der griechischen Plastik zurück. Darum sind ihre Götterbilder herrliche Menschen geworden, während es leiblich gleichfalls wohlgebildete Völker gewesen sind, die zu Göttern grauenerregende Götzen gebildet haben. Nicht dadurch also, daß er die schönsten Teile, die er um sich sah, zusammenlas und zu einem Normbild zusammenfließen ließ, fand der griechische Meister den schönen Menschen erst, sondern dadurch, daß er in der unvergleichlichen Auslese, die ihm seine Umwelt vor Augen stellte, das Ideal wieder zu erkennen verstand. Wie *Plato* in dem zahllosen Einzelschönen das in der Erscheinung tausendfältig gebrochene Idealschöne erkannt hatte, so erschaute der griechische Künstler diese ihm gegenwärtige Idee des Schönen in zahllosen Einzelerscheinungen auseinandergetreten; dem Urbilde ähnlich schuf er seine Werke. So konnte er sogar zu Formen gelangen, die nie wirklich realisiert waren und uns doch als edelste Verkörperung des rein Menschlichen anregen. Ihre Götter- und Heroengestalten sind „Urformen" in Goethes Sinne; als Beispiel dafür denke man an die Pferdeköpfe des Parthenon; sie stellen ein Pferd dar, wie es nie und nirgends lebt und doch zeigt es alle Schönheit jedes möglichen Pferdes, ist ein wahres Götterpferd (*Goethe* XII, 147).

Auch das anatomisch Falsche wird hierdurch in neues Licht gerückt. Man kennt mehrere solcher als falsch zu bezeichnender Besonderheiten, so die fünf-

teilige antike Beckenlinie, das Verhältnis der Gesichtsbreite in der Höhe der Augen zur Gesichtshöhe, das übersteile Stirnnasenprofil, die längere zweite Zehe. Letzteres ist nicht absolut falsch, aber nicht die Norm, kommt jedenfalls auch heute an der Mittelmeerküste vor. Die anderen Merkmale kommen anthropologisch nur annähernd so zur Beobachtung, wie sie die Griechen dargestellt haben; die in den antiken Plastiken auftretenden Indizes dieser Merkmale fallen weit außerhalb aller Rassennormen (*Gaupp*, *Braus*). Sie werden auffälligerweise so verwendet, daß der jeweilige Grad der Abweichung vom Normalen wie eine Art Mode für bestimmte Zeiten und Schulen festliegt. Daß sie zum Modischen werden, nachdem ihre Wirkung erprobt war, ist begreiflich; aber warum wirkten die Künstler durch sie? Ihrer möglichen Bedeutung für den Eindruck des „Wirkungsbildes" ist schon gedacht worden. Es könnte aber auch so sein, daß es Ausdrucksmittel waren, die zur Erzielung eines Gesamteindruckes dienten, wie etwa der Eindruck des Heroischen und Göttlichen durch die Steigerung der arischen Orthognathie gewonnen wurde, oder der Eindruck einer kraftstrotzenden Bauchmuskulatur durch Übertreibung des Weichenwulstes (seitliche Teile der Beckenlinie) gefördert wurde. Für viele dieser Dinge, die Gesichtsform, die Zehenproportionen, die Beinlänge, die m. W. nie erwähnten aber oft sehr auffälligen und ungewöhnlichen seitlichen Durchbiegungen im oberen Sprunggelenk fehlen uns noch alle Handhaben zur Beurteilung.

In höchster Steigerung führt eine solche Abkehr vom anatomisch Richtigen zur geometrischen Stilisierung. Sie ist stets das Zeichen reiferer Ausdruckskunst, während am Anfang der Kunstentwicklung die reine Eindruckskunst stand, das vom Nachdenken über die Kunstwirkung ganz freie Nachschaffen des unmittelbar Gegebenen. So treten uns die ältesten Kunstdenkmäler des Menschengeschlechts entgegen, jene farbigen Höhlenbilder des paläolithischen Menschen in den nordspanischen und südfranzösischen Grotten (cf. bei *Kallius*).

In der späteren, namentlich der heutigen Kunst ist der Gegensatz zwischen objektiv Wahrem und ideell Schönem oft viel größer geworden als bei den Griechen, denn das gesteigerte und viel verwickeltere Seelenleben drängte auch zu anderen Ausdrucksmitteln. Das Wesen des ästhetisch Schönen ist daher hier auch viel schwerer zu erfassen. Gerade darum wenden wir uns doch stets wieder der Kunst der Griechen zu, bei denen unzweifelhaft schon dieser Gegensatz vorhanden ist. Sie aber zeigt uns, daß es beim ästhetisch Schönen nicht auf die objektive Wahrheit, die stets eine relative Wahrheit ist, sondern auf die ideelle Wahrheit ankommt, die eben als Idee eine einzige ist. Wie die Dichtkunst darstellt, „was sich nie und nirgends hat begeben" und doch nie veraltet —, so stellt das künstlerisch Schöne das gestaltlich Wahre dar, das in den objektiven Erscheinungen nur annähernd verkörpert ist (§ 1).

Hierin beruht der hohe erziehliche Wert der Betrachtung plastischer Kunstwerke auch für den Anatomen. Steigt er aus der Sphäre des uninteressiert-ästhetischen Genusses in die der interessierten Prüfung der Anatomie eines Kunstwerkes hinab, so wird er reichen Gewinn finden, indem er erkennt, wie das Ganze, die Leistung, der Ausdruck, das innere Leben die Anatomie jedes Teiles beherrscht, und wie das objektiv Richtige aber auch das davon Abweichende zum Gesamteindruck eines unwiderleglich Wahren zusammenwirkt.

Braus: Kontur und Fläche der menschlichen Körperform, in Neujahrsgabe d. Univ. Heidelberg. Heidelberg 1916. — *Brücke:* Schönheiten und Fehler der menschlichen Gestalt. Wien 1891. — *Bruns:* Zeichenkunst. Jena: *Fischer.* — *Bulle:* Der schöne Mensch. — *Gaupp:* Berichte der naturf. Gesellsch. Freiburg. Bd. 12. 1902. — *Gaupp-Duval:* Grundriß der Anatomie für Künstler. 4. Aufl. 1917. — **Goethe:* Die Propyläen. Bd. 1. 1. Stück, Einleitung. —**Derselbe:* Naturwissenschaftliche Schriften. Weimarer Ausgabe. Abt. II. Bd. 7, S. 87. Bd. 12, S. 147. —**Hildebrandt:* Das Problem der Form in der bildenden Kunst. 1913. — *Kallius:* Anatomie und bildende Kunst. Rektoratsrede Heidelberg 1923. — *Kant:* Kritik der ästhetischen Urteilskraft. Hrsg. v. d. Kgl. Preuß. Akad. Bd. 5. 1908. — *Lubosch:* Die Bedeutung der humanistischen Bildung für die Naturwissenschaften. Jena: *Fischer* 1920. — *Plato:* Dialog Timaeus in Opera etc. Instr. *Burnet.* Oxoni 1905/10. — *Schiller:* Über die ästhetische Erziehung des Menschen. Hrsg. v. *Goedeke.* Werke in 12 Bde. Bd. 12, S. 16/17 u. S. 89/90. Cotta 1881.

3. Stufenfolge der Objekte für die anatomische Betrachtung.

§ 39. Nachdem wir erkannt haben, daß es Aufgabe der Anatomie ist, die Formen des Körpers und seiner Organe kennenzulernen und zu -lehren, daß ihr Gegenstand die Gestalt „des" Menschen sei, gelangen wir sogleich zu einer weiteren Einsicht. Denn dieser grundlegende, scheinbar so einfache Satz enthält den Keim zu großen und im Grunde unauflösbaren Schwierigkeiten. Sie liegen in dem Worte: der Mensch. Studium des menschlichen Körpers ist nur möglich an einzelnen Körpern, d. h. an Individuen (§ 41).

Jede Leiche ist ein Individuelles und trägt daher ihre besonderen, sonst nie mehr wiederkehrenden Züge. Bei genauerer Betrachtung und Vergleichung würde sich ergeben, daß jedes Organ, ja im mikroskopischen Bau jedes Element des Organes sein individuelles Gepräge besitzt. Dazu kommt, daß der Bau des Körpers nicht an gleichaltrigen Individuen und Individuen eines Geschlechts studiert wird. Hier ergibt sich im einzelnen eine Fülle von Abweichungen in den Präparierbefunden, die den Anfänger verwirrt und ihn oft zu der Frage drängt, warum ein Befund seines Präparates mit den Schilderungen seines Lehrbuches nicht übereinstimmt? (*Lubosch*). Die Darstellung sämtlicher Einzelanatomien aller möglichen Individuen ist natürlich eine ebenso unmögliche wie sinnlose Aufgabe, denn trotz durchgehender individueller Züge zeigen die Menschen im wesentlichen doch wieder so viel Übereinstimmendes, daß es eine notwendige Vereinfachung wird, zunächst dies Übereinstimmende zur Grundlage der Darstellung zu machen, d. h. eine „Norm" zu schildern. („Normale Anatomie.") Über beides, die Individual- und Normalanatomie, wird weiterhin systematisch gehandelt werden (§ 41 ff.). Hier sei nur kurz ihrer Beziehungen zueinander gedacht, die sich der Anfänger nicht klar genug machen kann.

Die Norm ist notwendig, da sie allein der Begriffsbildung zugängig ist, also allein unsere Vorstellungen von den Objekten tragen kann; wie ohne Begriffe, allein in Einzelvorstellungen, kein Denken (S. 10), so auch keine Wissenschaft ohne Abstraktion vom Individuellen. Anatomie als Wissenschaft ist also nur möglich unter bewußtem Verzicht auf das Individuelle; gleichwohl ist alles Individuelle innerhalb der Norm enthalten, die dadurch im Lehrbuch etwas Schwankendes erhält (z. B. Zahl der Nierenpyramiden „10 bis 14"). Das was außerhalb der Norm fällt, wird als „Varietät" bezeichnet, wobei es wieder sehr schwankend ist, was als Varietät, was noch als normal bezeichnet werden soll. Die Schwierigkeit entsteht nun dadurch, daß zwar dem Arzte das Individuum als Objekt gegeben ist, nicht aber die „Norm" eines Menschen, daß ferner auch alle kausalen Vorgänge stets nur an einem gegebenen, also individuellen System ablaufen; Prophylaxe, Therapie und Prognose, alles ärztliche Handeln und Denken gipfelt in der Beurteilung des Individuellen. Daher ist im ärztlichen System der Gegenwart das Konstitutionelle zu so ungemeiner Bedeutung gelangt, während die Anatomie ihrem ganzen Wesen nach gerade dieses vernachlässigen und die Norm in den Vordergrund stellen muß. In diesem Zwiespalt der Aufgaben bleibt nur der Weg, auch die Individualanatomie als Wissenschaft auszubauen, und zwar mit dem Ziel, daß schon aus der äußeren Betrachtung des Menschen innerhalb der Grenzen, die der ärztlichen Untersuchung gesteckt sind, sichere Schlüsse auf die individuelle Ausgestaltung der Norm möglich werden. Zur Zeit ist hiermit noch kaum begonnen worden. Der Mediziner muß es darum desto mehr als seine Aufgabe ansehen, jedes sich ihm bietende individuelle Verhältnis an Leichen- und Sammlungspräparaten vorurteilsfrei aufzufassen, ja er wird gut daran tun, geradezu nach individuellen Abweichungen von der Lehrbuch- und Atlasdarstellung eifrig zu suchen; auch die äußeren Körperformen, die Bewegungen und Hantierungen der Menschen unserer Umgebung sind Hilfsmittel zur Übung in der Betrachtung des Individuellen.

Aber auch das Normale als Objekt der „normalen Anatomie" hat seine bestimmten Grenzen. Denn nur Gruppen einander möglichst ähnlicher Menschen ergeben eine einheitliche Norm. Die größte Ähnlichkeit untereinander besitzen Menschen gleicher Abstammung; daher schließen sich Familien- und im weiteren Sinne Stammes- und Rassenangehörige näher aneinander. Normale Anatomie, wie sie bei uns gelehrt wird, ist also die Durchschnittsanatomie der europäischen Rasse. Diese Rasse ist aber nichts Einheitliches, gliedert sich vielmehr in zahlreiche Unterrassen, die ihrerseits durch Mischungen äußerst komplizierten Formengemengen (Populationen) die Entstehung gegeben haben (§ 28, 45). Die europäischen Populationen sind solche Gemenge, in denen alle europäischen Rassenbestandteile, oder einige von ihnen, in verschiedenen Anteilen vertreten sind. Daraus ergibt sich, daß auch die Normen für die einzelnen Populationen verschieden sein werden, und die Präpariersäle der einzelnen deutschen und außerdeutschen Universitäten werden darin, welche Norm sie uns erkennen lassen, sehr voneinander abweichen. Varietäten und individuelle Abweichungen, die man auf einer Stelle häufig trifft, werden anderenorts seltener sein oder vermißt werden. (S. 109.)

Die Untersuchung dieser Fragen steht noch ganz im Anfange; bemerkenswert für den Umfang solcher Abweichungen ist die Tatsache, daß die 10. Rippe in der Schweiz in 75 % der Fälle eine „freie" Rippe ist, während sie in Norddeutschland in der Regel dem Rippenbogen angeschlossen ist. Hier muß also der Anatom, der von Norden nach Süden reist, vollständig umlernen (*Frey*).

Gehen wir über die Grenze der europäischen Rasse hinaus, so wird unsere Anatomie schon etwas zu eng, da die Normen für die gelbe und schwarze Rasse andere sind, als für uns. Daher sind auch die Abweichungen von der Norm bei der gelben und schwarzen Rasse zahlenmäßig ganz anders, als bei uns. Was bei uns Varietäten sind, kann dort normal sein, was besonders von dem Muskelsystem bekanntgeworden ist (Zitate bei *Fischer*). Für Gefäße, Nerven und innere Organe ist davon zur Zeit leider kaum etwas bekannt. Will man trotzdem zu einer für alle Menschen gültigen Norm gelangen, so muß weiter bis zu der Art als Grundlage der Beschreibung vorgegangen werden. Sie in der Tat ist das Thema unserer anatomischen Lehrbücher. Mit aller systematischen Darstellung (§ 28) teilt sie demnach dem gegebenenen Objekt gegenüber die Farblosigkeit und wird trotz aller Bestimmtheit im Begrifflichen in keinem Falle das gegebene Objekt restlos umfassen können.

Dafür gewinnt sie nun etwas anderes: indem sie den Gegensatz zwischen individueller und normaler Anatomie aufs äußerste verschärft, löst sie ihn zugleich auf. Denn indem die normale Anatomie die Species Homo zu ihrem Thema macht, indem sie alles Individuelle und Rassenmäßige von der Darstellung abstreift und es der Sonderarbeit überläßt, Rassen- und Individualanatomie zu sichten, schlägt sie die Brücke zwischen der menschlichen Anatomie und der Anatomie der Säugetiere und Wirbeltiere überhaupt. Die Anatomie des Menschen kann nunmehr als die eines Gliedes höherer Kategorien behandelt werden. Wenn das leicht bewegliche Bild des Individuellen bei begrifflicher Behandlung immer starrer wird, so beleben sich die starren Züge, wenn wir in ihnen das Gattungs-, Ordnungs- und Klassenmäßige erkennen, und wenn uns schließlich ein bestimmtes Formmerkmal als allgemein die Wirbeltierorganisation, ja die tierische Organisation überhaupt Beherrschendes, entgegentritt. Für die kausale Beurteilung der Organisation leistet die Individualanatomie dem Arzte unschätzbare Dienste; für die morphologisch-formale Beurteilung der Organisation tritt sie zunächst mehr hinter der normativen Anatomie zurück. Gerade sie ist es demnach, ohne die eine vergleichend-anatomische Würdigung der menschlichen Organisation un-

möglich ist. So treten uns unsere beiden großen Beurteilungsprinzipien bereits am Eingang in den Präpariersaal an einem und demselben Leichnam entgegen, uns der Erwägung des tiefen Rätsels überlassend, wie, wo und nach welchen Prinzipien das „Normale" und das „Individuelle" im Einzelwesen miteinander verbunden sind (§ 109).

Fischer, E.: Spezielle Anthropologie. Kultur der Gegenwart. 3. Teil. Abt. 5. 1923. — *Frey, H.:* Konstitution und Morphologie. Basel: *Schwabe & Co.* 1924. — *Dieselbe:* Über die Bedeutung der Costa decima fluctuans. Korr. f. Schw. Ärzte. Bd. 48, S. 1463. 1918. — *Lubosch:* Durchschnitts- und Individualanatomie (s. o.).

4. Einteilung des Stoffes.

§ 40. Die Anatomie als Morphologie bedarf nach zweierlei Richtung hin der Ergänzung; wir wollen die Entstehung der menschlichen Form kennenlernen und einen Einblick in ihre innere Struktur gewinnen. Jenes lehrt die Entwicklungsgeschichte, dieses die mikroskopische Anatomie. So wie diese Gebiete der anatomischen Wissenschaft vorgetragen werden, ist ihr inniger Zusammenhang mit der anatomischen Vorlesung außer Zweifel: dort wird das Werden des Endzustandes vorgeführt, hier wird eine große Reihe von Einzelbildern vom feineren Bau der Organe vorgelegt, nachdem zunächst die Zelle und die Zusammenfügung der Zellen zu Geweben geschildert und an Präparaten demonstriert worden ist. Wie uns indes bei der ausgebildeten Form die Frage vor allem angeht, was das Allgemein-Gesetzliche an ihr ist, und wie die Antwort darauf lediglich aus der vergleichenden Anatomie zu gewinnen ist, so tritt die gleiche Frage auch in der Entwicklungsgeschichte auf. Es genügt nicht (§ 72), die einzelnen Phasen der Entwicklung des Menschen zu kennen, es muß auch die Einsicht errungen werden, warum die Entwicklung des Menschen so und nicht anders abläuft. Wiederum ist es die Vergleichung, die uns die Notwendigkeit des völlig Zwangsläufigen in diesem wunderbaren Prozeß begreifen läßt und zugleich zeigt, wie der Typus der Wirbeltierontogenese, in der menschlichen Ontogenese nahezu bis zur Unkenntlichkeit metamorphosiert, sie dennoch beherrscht. Die Ontogenese wird Morphogenese.

Nicht anders liegen die Dinge hinsichtlich der Struktur der Organe. Es ist dabei im Grunde einerlei, ob wir den feineren Bau eines menschlichen oder tierischen Organes untersuchen, da die Gewebe, aus denen sie zusammengefügt sind, allemal die gleichen sind. Der Unterschied beruht auf der spezifischen Ausbildung der einzelnen Komponenten. Das Typische im Bau der Gehirnrinde ließe sich z. B. leichter und übersichtlicher am Gehirn der Maus, das Typische am Bau der Magenschleimhaut besser am Magen einer Katze zeigen, als an den menschlichen Organen; an letzteren muß es geschehen, da später die Physiologie und Pathologie des Menschen die Kenntnis der Struktur gerade der menschlichen Organe voraussetzt. Morphologische Probleme treten also, so wichtig sie sind, gerade bei der mikroskopischen Anatomie der Organe mehr in den Hintergrund. Um so mehr bedeuten sie für die Histologie, denn hier ist Gemeinsames für den geweblichen Aufbau nicht nur aller Wirbeltiere, sondern aller Tiere überhaupt vorhanden, und eben dieses Gemeinsame muß aus der Vielheit zerstreuender Einzelerscheinungen herausgehoben, ins klare Licht der Erkenntnis gestellt werden. Von dieser Histomorphologie führt der letzte Schritt zur Cytomorphologie, denn das Gesetzmäßige der Gewebebildung beruht auf dem Gesetzmäßigen im Bau und Leben der Zelle, das zuletzt zu untersuchen ist. Ein Abschluß ist hier nicht zu erreichen, da das Sichtbare der Zelle nur ein Phänomen des Nichtsichtbaren ist; die Morphologie des Menschen mündet

in die Feinbaulehre, die Morphologie der Molekularverbände, der Moleküle und Atome (Leptonomorphologie, λεπτός fein) ein.

Hiermit ist unserer weiteren Darstellung der Weg gewiesen: Sie wird sich zunächst den Prinzipien der Morphologie zuwenden, sodann denen der Morphogenese des Menschen und schließlich denen der Histo-, Cyto- und Leptonomorphologie. Innerhalb des ersten, umfänglicheren Abschnittes wird im Sinne der Stufenfolge mit der Individual- und Durchschnittsanatomie begonnen, hierauf folgt die Würdigung der Anatomie vom Standpunkte der Rassenanatomie aus, woran sich die Beurteilung der menschlichen Anatomie vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie anschließen wird.

I. Spezielle Morphologie des Menschen.

A. Morphologie des Menschen als eines Individuums. Individual- und Konstitutional-Anatomie. Fragen der Norm.

§ 41. Nachdem wir über das Wesen der Individualität bereits oben gehandelt haben, kommt hier ein Doppeltes in Frage: Welche anatomischen Erscheinungen bietet das Individuelle und wie entsteht das Individuelle?

Hinsichtlich der ersten Frage ist daran zu erinnern, daß das Individuelle ja nicht nur einen anatomischen Ausdruck empfängt, daß sich vielmehr als letzter Grund dieses anatomisch Individuellen ein Chemisch-Individuelles offenbart. Denn jedes Individuum bringt aus der befruchteten Eizelle das Individualplasma mit, das in all seine Körperzellen und deren Produkte (Interzellularsubstanzen, Gewebsflüssigkeit, Blut, Lymphe, Sekrete, Exkrete) übergeht. Dies Individualplasma ist molekular und „supramolekular" (strukturell) spezifisch (*Großer*). Als Artspezifität ist diese Individualität lange bekannt (*Rabl*, *Huppert*). Durch Mißerfolge bei Transplantationen ist man zuerst auf sie aufmerksam geworden, und die Ergebnisse der serologischen Blutreaktion haben sie bestätigt. Die Verfeinerung dieser Methoden und ebenfalls das Ergebnis von Transplantationen hat aber gelehrt, daß die chemische Spezietät („Eigenart") in weiteren Abstufungen bis zu den Individuen hin bestehen müsse. Nur wenn ein Organ von einer Körperstelle auf eine andere bei demselben Individuum verpflanzt wird (Autotransplantation), bleibt es wirklich erhalten und wird zu einem Teil des Organismus. Alle Versuche, ein Organ auf einem anderen Individuum derselben Art zur Einheilung zu bringen, sind erfolglos gewesen (*Borst* und *Enderlen*). Die biochemischen Differenzen der Gewebe beider Individuen führen zum Untergang des eingepflanzten Organes; dasselbe bildet hier nur die Gußform, in die das Regenerat des Wirtes von körpereigenem Gewebe einwächst. Bei frühembryonalen Transplantationen ist das anders. Hier fügen sich nicht nur Teile verschiedener Arten (*Spemann* und *Mangold*), sondern sogar z. B. Frosch- und Tritongewebe (*Dieselben*), also solche verschiedener Ordnungen aneinander. Es ist bis jetzt nicht zu sagen, wie diese Gewebe im voll erwachsenen Körper zueinander stimmen würden, da die Verwachsungsprodukte zu langem individuellen Leben nicht gelangt sind.

In anatomischer Hinsicht offenbart sich das Individuelle zunächst bereits in den Mikroproportionen der Gewebezellen. Syntonie und Kanon (§ 105 ff.) sind offenbar diejenigen Verhältnisse des histologischen Aufbaues, auf denen die festen Beziehungen zwischen Gesamtgröße des Körpers und Organgröße (vielleicht auch Organgestalt) beruhen. Insofern sind sie auch für die Beurteilung vieler individueller Züge, die mit dem Faktor der Gesamtgröße in Beziehung stehen, bedeutsam (siehe oben § 25).

Hinsichtlich der gröberen Merkmale des Körpers ist zu erwarten, daß sie desto auffälliger verschieden sein werden, je weniger blutsverwandt die Individuen sind. Am ähnlichsten müßten einander eineiige Zwillinge sein, und tatsächlich ist bei solchen auch meist eine sehr große Zahl von Individualmerk-

malen übereinstimmend vorhanden. Trotzdem kann von einer Identität auch hier keine Rede sein.

Man hat besonders solche Merkmale geprüft (*Poll*, *Wilder*, *Ludwig*), die an sich bereits zu den feinsten Ausprägungen des Individuellen gehören (Haarstrich, Leistenrelief an den Fingerspitzen und der Hohlhand), und gefunden, daß auffälligerweise Merkmale bei beiden Zwillingen vorkamen, die an sich zu den allerseltensten gehören (vom selben Individualplasma der Eizelle auf beide übertragen), daß daneben aber deutliche Abweichungen bestanden. Nie bestand bei genauerer Untersuchung die Möglichkeit einer Verwechselung. Diese Untersuchungen, die auch am Körper von einigen Vier- und Achtlingen (Gürteltiere) mit gleichem Ergebnis angestellt worden sind, führen uns die feinsten Schwankungen des Individuellen vor Augen, die wir kennen. Sie zeigen, daß eine Identität zweier Individuen nicht vorhanden und nie zu erwarten ist.

Es ist nun nicht Aufgabe einer Wissenschaft, alle Abweichungen, die sich zwischen zwei Individuen finden, zu ermitteln und zu beschreiben. Dagegen kann es als Aufgabe angesehen werden, die Richtungen, in denen das Individuelle überhaupt zur Erscheinung gelangt, zu bestimmen, und zu untersuchen, nach welchen Regeln die Einzelmerkmale zum individuellen Ganzen zusammentreten.

Der Erscheinung nach zerfallen, wie schon früher bemerkt (§ 25—27), alle anatomischen Merkmale in drei Gruppen: quantitative, formale und topographische; letztere beide können den quantitativen als qualitative Merkmale entgegengesetzt werden. In allen drei Gruppen treten die individuellen Schwankungen auf.

Quantitative Merkmale sind all die, die durch Zahl, Maß und Gewicht unmittelbar zu erfassen sind: (Größe des ganzen Körpers und seiner Teile, ferner die Proportionen, in denen die Teile zueinander stehen, absolute und relative Organgewichte, d. h. Gewichte auf Körpergewicht, Körpergröße und andere Vergleichsmaße bezogen; absolute und relative Darmlänge). Als wichtigste quantitative Merkmale treten uns diejenigen entgegen, die sich an mehrfach vertretene Organe knüpfen (meristische Merkmale, μέρος = Teil). Hier spielen Wirbelsäule, Rippen, Hand- und Fußwurzelknochen, Zahl der Spinalnerven für die gröbere Betrachtung eine Rolle; für die feinere z. B. die Zahl der umwallten Papillen der Zunge, der nervösen Endapparate in der Haut, die Anzahl der Haare auf einem bestimmten Flächenbezirk, Zahl der Drüsenläppchen, Lungenläppchen, Nierenpyramiden, Nierenbeckenkelche; für Allerfeinstes z. B. die Zahl der nervösen Elemente der Netzhaut und ihr gegenseitiges Verhältnis in den einzelnen Schichten, die Zahl der Geschmacksknospen, die Zahl der Ganglienzellen eines Nervenkernes, der Fasern eines Nerven und vieles andere.

In allen diesen Fällen begnügt sich die normale Anatomie mit der Angabe von Grenzwerten, was dem Bedürfnis des Anatomen, nicht aber dem des Arztes genügt; denn für die Beurteilung der individuellen Schärfe von Sinnesorganen oder der Leistung und Widerstandsfähigkeit einer gegebenen Niere oder eines gegebenen Verdauungsapparates ist die Zahl der entscheidenden Elemente sicherlich nicht gleichgültig.

Hinsichtlich der Organformen zeigt der Augenschein die allergrößten Abweichungen schon bei der äußeren Betrachtung des Körpers. Körperform, Nase, Ohren, Mund und Augen sind derart individuell verschieden, daß auf jedes Merkmal hin bereits eine Identifizierung möglich ist, wenn es in allen Einzelheiten genau festgelegt ist (z. B. *Bertillonage*, die in kriminalistischen Untersuchungen die Identität eines Menschen auf 11 Körpermerkmale begründet, cf. bei *Martin*). Untersuchungen haben gelehrt, daß der physiognomische Eindruck, den solch ein Körperteil, z. B. die Nase, macht, auf zahlreiche Einzelmerkmale zurückzuführen ist, deren jedes für sich wie ein auswechselbares Steinchen eines Mosaiks, eigenen Form- und Vererbungsgesetzen folgt. Die Nasenform z. B. hängt vom Skelett, von der Form der Knorpel, von der Dicke der Weichteile, von ihrer Ausbildung und dem Spiel der Muskeln ab. Nasenrücken, Nasenspitze, Breite und Länge der Nase, Stellung der Nasenlöcher sind in ihrer Form selbständig vererbbare und vererbte Merkmale (*Martin*). An Hand und Fuß beachte man die Gesamtheit ihrer Proportionen, Breite, Länge, Schlankheit oder Plumpheit, Wölbung, Abflachung, Muskel- und Sehnenrelief, Hautleistenrelief, Fettreichtum. Für die inneren Organe sind exakte

Formbestimmungen meist noch nicht vorhanden. Am besten bekannt sind Formabweichungen an Gehirn, Lunge, Magen, Leber; doch sind auch hier die Bestimmungen all ihrer einzelnen variierenden Formkomponenten meist unbekannt, jedenfalls nicht im entferntesten so bekannt, wie an Nase, Ohr, Auge und Mund. Dabei haben wir nur gleichaltrige Individuen gleichen Geschlechts im Auge; dehnen wir unsere Betrachtungen auch auf die Alters- und Geschlechtsunterschiede aus, so steigt das Individuelle der Formmerkmale ins Ungeheure. Eine Anatomie der Lebensalter besitzen wir überhaupt noch nicht, abgesehen von einigen Angaben über die Anatomie junger Kinder.

Noch stärker vernachlässigt sind zur Zeit die individuellen Lageverschiedenheiten, deren Bedeutung für die Individualanatomie sehr groß ist. Die Lage der Organe im Körper gehört in ihren Grundzügen zu den allerkonstantesten Verhältnissen des Organismus; auf sie begründeten wir ja die Homologie der Teile (§ 27). Der Hauptsache nach sind individuelle Schwankungen in der gröberen Lage der Teile zueinander deswegen selten, weil sie bereits auf bestimmte topographische Verhältnisse der Primitivorgane (d. h. der Keimblätter) zurückzuführen sind. Es scheint, daß diejenigen Organe am meisten zu individuellen Lageabweichungen neigen, die ihre „normale" Lage erst spät in der Entwicklung erreichen, während die Topographie desto strenger ist, je früher sie in der Ontogenese erreicht wird, d. h. je älter sie phylogenetisch ist. Die geringsten Lagevarianten zeigt daher das Skelett-, Muskel- und Nervensystem. (Verschiebungen der Wirbel, verbunden mit Formumbildungen an der Grenze der einzelnen Abschnitte, z. B. Assimilation des Atlas an das Hinterhaupt, Halsrippen oder fehlende 1. Rippe, 13 oder 11 Brustwirbel, 4 oder 6 Lendenwirbel, 6 oder 4 Kreuzbeinwirbel. — Verschiebungen im Segmentalbezug der Nervenplexus.) Häufiger sind Lagevarianten im Gefäßsystem und hier häufiger bei Venen als bei Arterien. Bei Arterien stellt sich oft die phylogenetisch ältere Lage wieder her. (Varianten im Ursprung des Aortenbogens, im Verlauf und der Lage der Armarterien [A. brachialis anterior] der Äste der A. hypogastrica; [A. obturatoria aus der A. epigastrica; A. ischiadica als Endast der A. glutaea inf.]; der Oberschenkelarterien: abnorme Ursprünge der Artt. circumflexae femoris; der Arterien an Unterschenkel und Fuß: A. dorsalis pedis aus der A. peronea.) Bei den Venen ist wichtig die häufige Persistenz einer linken V. cava superior. Nächstdem häufiger sind Lagevarianten solcher Organe, die ihre endgültige Lage erst spät nach Wanderungen und Verschiebungen erreichen (Niere, Keimdrüsen, Coecum). Die häufigsten Abweichungen von der normalen Lage zeigt der Dickdarm in seinem aufsteigenden und queren Anteil, während vom absteigenden Teil meist nur die Flexura sigmoides in ihrer Lage sehr schwankend ist; dies wird durch die Entwicklungsgeschichte dieser Teile erklärt. Die Brustorgane sind konstanter in ihrer Lage, obwohl auch hier, wohl durch die späte Vollendung der menschlichen Thoraxform, manche interessante Lagevarietät vorkommt. Am bekanntesten ist dabei das Schwanken in dem Verlauf der Pleuragrenzen (*Bluntschli*). Die morphologische Erscheinung der Individualität wird endlich in hohem Maße dadurch beeinflußt, daß der Zeitfaktor der Entwicklung von der Konstitution beherrscht wird, wofür die Verknöcherung ein wichtiges Beispiel liefert. Stärkere Verknöcherung (z. B. der Rippenknorpel, des Brustbeins, des Kehlkopfes) geht keineswegs parallel der Zunahme an Lebensjahren (*Lubosch*). Bei kleinen Individuen ist die Verknöcherung der Epiphysenscheiben verzögert, bei Großen ist sie beschleunigt (*Hasselwander*).

Diese Andeutungen mögen genügen, um den Blick des Präparanten für die Ausbildung individueller Merkmale an den Objekten seines Studiums zunächst überhaupt einmal zu schärfen. Für nähere Einzelheiten muß auf die zitierte Literatur verwiesen werden. Die Beobachtung aller ihm begegnenden Varietäten stellt bereits eine wichtige Stufe im Studium der Individualanatomie dar. Das Wesentlichere ist nun die Frage, nach welchen Regeln sich die Einzelmerkmale zum individuellen Gesamtorganismus vereinigen. Dies geschieht einmal durch die Kombination, sodann durch die Korrelation von Merkmalen. Kombination ist das zufällige, den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung unterworfene Zusammentreten von Merkmalen, Korrelation ist das nicht zufällige, vielmehr auf eine gemeinsame Entstehungsursache zurückzuführende gemeinsame Auftreten zweier oder mehrerer Merkmale.

§ 42. Hinsichtlich der Merkmalskombination sei zunächst auf das hingewiesen, was in der Lehre von der Kausalität über die Beziehung zwischen

statistischer Gesetzmäßigkeit und Formbildung ausgeführt worden ist. Ein Einblick in das Wesen der individuellen Merkmalskombinationen ist durch folgende Betrachtungen zu gewinnen:

Der Vergleich zahlreicher Individuen in einem einzigen Merkmal führt zur Ermittlung der Wahrscheinlichkeitskurve dieses Merkmals. Bei homogenem Material umschließt diese Kurve eine Fläche, die ein mittleres, ausgezeichnetes Feld enthält. Dies wird von zwei Ordinaten begrenzt, zwischen denen die Hälfte aller beobachteten Varianten des Merkmals liegt. Die beiden Ordinaten sind je um die „wahrscheinliche Abweichung" nach der + und − Seite vom „Mittelwert" entfernt. Die andere Hälfte der beobachteten Varianten liegt rechts und links außerhalb von jenen Ordinaten. Vergleicht man 1000 Menschen z. B. auf die Zahl ihrer Brustwirbel, so wird man eine bestimmte Anzahl von Menschen finden, die weit außerhalb der wahrscheinlichen Abweichungen stehen (etwa solche mit 10 Brustwirbeln und solche mit 14 Brustwirbeln). Dehnt man die Vergleichung auf mehrere Merkmale aus, z. B. abnormen Verlauf der Art. obturatoria, Vorhandensein überzähliger Skelettstücke an Hand- und Fußwurzel, offenes Foramen ovale am Herzen, abnorme Lungenlappung, so wird für jedes Einzelmerkmal eine größere Anzahl von Menschen ebenfalls wieder außerhalb der wahrscheinlichen Abweichung stehen. Diejenigen Menschen aber, die in allen Merkmalen zugleich weit abseits stehen, werden desto seltener, je mehr die Zahl der Merkmale steigt. Ein Mensch, der hinsichtlich der Wirbelzahl z. B. weit abseits steht, verliert bei gleichzeitiger Kombination von 20 Merkmalen diese Sonderstellung, wird mehr und mehr ein „normales" Individuum. Steigende Zahl von Merkmalen engt also den Spielraum der wahrscheinlichen Merkmalsvarianten gegen den Mittelwert hin ein. Während nun der sog. „mittlere Mensch" ein fiktives Wesen ist, das in allen Merkmalen die Mittelwerte besäße, ist der „individuelle" Mensch ein Wesen, dessen Einzelmerkmale vom Mittelwert dieses einzelnen Merkmals zwar entfernt, aber innerhalb sehr naher Grenzen von ihm liegen. Man denke sich einmal die Kurve für ein Einzelmerkmal bei vielen Menschen ausgeführt und dann die Kurve für alle Merkmale eines einzigen Menschen entworfen, in der jedes Merkmal einen durch Ordinate und Abszisse bestimmten Platz hätte. Diese Gesamtkurve für alle Merkmale eines Individuums und die Kurve für ein Einzelmerkmal aller Individuen würden annähernd die gleiche Gestalt zeigen (*Heinke*). Wenn die innerhalb der wahrscheinlichen Grenzen vorkommenden Ausbildungsgrade der Einzelmerkmale als Einheiten angenommen werden, so kann man auch sagen, das Individuelle ist eine Permutation aus diesen Einheiten. Man mache sich dies an einem Beispiel klar (*Heinke*). Jedes Merkmal sei eine Urne, in der eine begrenzte Zahl von Abweichungen dieses Merkmals als Kugeln enthalten sei. „Man erhält dann das erste Individuum, wenn man die Urnen in eine feste Reihe ordnet und der Reihe nach blindlings aus jeder Urne eine Kugel herausnimmt." In der Natur wird dieses Herausnehmen und Kombinieren von Kugeln nach einer verbreiteten Ansicht durch die Reduktionsteilungen der Geschlechtszellen und die Amphimixis bei der Befruchtung herbeigeführt (§ 109). Man sieht zugleich, daß sich hier eine Brücke auch zum Verständnis des Typus- und Metamorphosenbegriffes schlägt; denn der Typus ist eben die Gesamtheit aller wahrscheinlichen (nicht aller „möglichen", § 24) Merkmalsausprägungen, während die Metamorphose die tatsächliche Permutation im Einzelfalle darstellt. Könnte man bei einem homogenen Gemenge von Menschen die Gesamtheit aller wahrscheinlichen Abweichungen aller Einzelmerkmale bestimmen (was nicht möglich ist), und wäre die Zahl der Individuen bestimmt (was sie nicht ist), so könnte man in der Tat alle möglichen Individuen berechnen. „Jedes wäre gleich wahrscheinlich, gleich höchstwahrscheinlich und jedes einzelne gleich normal" (*Heinke*).

Diese Darlegungen geben zugleich einen Einblick in das Wesen der Variabilität, die vielfach auch heute noch als ein Vorgang aufgefaßt wird. Sie ist dies nur, wenn wir auf die Quelle von Formneubildungen (keimplasmatische Mutationen, § 32 ff.) zurückgehen. Diese allerdings ist ein Vorgang, der ein ganz neues Permutationssystem schafft (neue Einheiten, die permutiert werden). Innerhalb eines solchen aber, d. h. bei allen heute gegebenen Formenkreisen, ist Variabilität ein Zustand. Die Variabilität ist auch nicht unbegrenzt und regellos, sondern das bestimmte Ergebnis der Merkmalspermutationen bei gleichbleibenden Lebensbedingungen. Irrig ist auch die Ansicht, daß starke Variabilität etwa nur domestizierten Wesen (als solchen also auch den Men-

schen) zukomme. Im Gegenteil hat sich gezeigt, daß die Variabilität bei wildlebenden Tieren (Hering: *Heinke*, Orangutan: *Selenka*) die gleiche ist wie beim Menschen. Beim Hering hat man hinsichtlich der Kopfform, der Schuppenzahl, der Flossenstellung und verschiedener anderer Merkmale ebenso starke Rassenbildung wie beim Menschen nachgewiesen. Daß das notwendig so sein muß, geht aus obigen Darlegungen hervor.

§ 43. Im Gegensatz zu der Merkmalskombination stellt die Merkmalskorrelation ein Verhältnis von Merkmalen zueinander dar, bei den Veränderungen des einen Merkmals in gesetzmäßigem Zusammenhange mit Veränderungen der anderen Merkmale stehen. Das Maß der Korrelation ist der Korrelationskoeffizient $\pm r$, der eine positive oder negative Größe zwischen 0 und 1 ist.

Ist r = 1, so ist die Korrelation vollkommen, die Veränderungen sind identisch; gar kein Zusammenhang besteht, wenn r = 0 ist. Positives Vorzeichen besagt, daß die Merkmale gleichsinnig wachsen oder fallen, negatives Vorzeichen besagt das Gegenteil. Auch graphisch hat man die Korrelation zweier Merkmale dargestellt. (Über dies und das Vorhergehende vgl. bei *Martin*, S. 78.)

Die Bestimmung der Korrelation ist einfach, wenn Merkmale verglichen werden, die ohne weiteres nach Klassenvarianten gruppiert werden können, also zahlenmäßig erfaßbare Merkmale; wenn z. B. gefragt wird, ob innerhalb einer Population mit einer bestimmten Körpergröße eine bestimmte Proportion des Thorax, Breite des Brustbeines, Länge des Oberschenkels korrelativ verbunden ist. Schwierig wird sie, wenn es sich um Form- und Lagemerkmale handelt, die nur nach der Häufigkeit ihres Vorkommens bestimmt werden können, also eine Klasseneinteilung erst künstlich gemacht werden muß. Die *Dunker*sche Korrelationsformel besagt, daß die Häufigkeit, mit der verschiedene Merkmale in einem Individuum vereinigt vorkommen, aus dem Produkt der Zahl der Fälle (n), dividiert durch die (n-1)te Potenz aller Individuen, berechnet werden kann.

Es sei z. B. bei 1000 Leichen festgestellt das Vorkommen einer abnormen Art. obturatoria 450mal, von 6 Lendenwirbeln 180mal und eines Processus supracondyloideus humeri 1mal, so wäre die Zahl der Menschen, bei denen alle drei Merkmale vereinigt wären $= \frac{450 \cdot 180^2 \cdot 1}{1000^2} = 0{,}008$, d. h. erst unter 125000 Menschen wäre ein Mensch Träger aller drei Merkmale (fiktiv!). Die Einzelheiten der schwierigen Korrelationsberechnungen brauchen hier nicht berührt zu werden (vgl. bei *Martin*); vielmehr soll das grundsätzlich Wichtige der ganzen Frage ins Licht gestellt werden. (Über Korrelationen, die auf Berechnungen der dichtesten Werte begründet werden können vgl. S. 113/114.)

Bekannt ist, daß die „korrelative Variabilität" in der vergleichenden Anatomie und in der Frage der Artbildung eine große Rolle spielt (*Darwin*, Entstehung der Arten, Kap. 1). Taubheit bei Katzen mit weißer Farbe und blauen Augen, Giftfestigkeit schwarzer Tiere, größere Empfänglichkeit gebleichter Tiere und Menschen gegen Krankheiten (Tuberkulose); mit dem Leukismus verbundene Mängel ektodermaler Organanlagen (Milchdrüse, Zahnkaries, Kurzsichtigkeit (*Paulsen*), stärkere Empfindlichkeit weißer Mäuse gegen Alkohol (*Stieve*) — sind Beispiele dafür.

Die moderne Klinik hat nun mehr und mehr kennengelernt, daß mit bestimmter Körperbeschaffenheit die Bereitschaft zu bestimmten Erkrankungen verbunden ist. Merkmale, die einem bestimmten Habitus entsprechend für eine solche Krankheitsbereitschaft kennzeichnend sind, hat man als „Stigmata" bezeichnet. Diese können sehr verschiedener Art sein, Hemmungsbildungen, Infantilismen, Theromorphien, progressive Variationen usw. Die Gesamtheit aller Merkmale, die durch Korrelation oder Kombination zusammentreten, gehören zur Konstitution eines Individuums. Auch die in solcher Konstitution begründete Bereitschaft zu bestimmten Erkrankungen muß als korrelative Verbindung bestimmter Merkmale mit anderen Merkmalen angesehen werden.

Darin liegt, bei der großen Unsicherheit und Willkür, die in der Bestimmung von Stigmata heute noch obwaltet, die grundlegende Bedeutung der Individualanatomie als Wissenschaft. Die Frage, um deren Beantwortung es sich hier handelt, ist dann die: Wenn es eine keimplasmatische Konstitution gibt, die genotypisch so abgeändert ist, daß aus ihr ein in irgendeiner Richtung zum Auftreten krankhafter Veränderungen disponiertes Individuum entsteht: gibt es dann anatomische Merkmale, die mit diesem keimplasmatischen Zustande konstant korrelativ verbunden sind? Wenn wir das wüßten, so könnten wir vielleicht aus anatomischen Merkmalen dem Lebenden mit Sicherheit ein Horoskop stellen.

Sehr lehrreich ist in dieser Hinsicht die Frage der 10. freien Rippe als Stigma einer asthenischen Konstitution (*Stiller*). In unseren Gegenden hat man gefunden, daß mit einer solchen Veranlagung (z. B. zu Lungenschwindsucht) häufig die Erscheinung einer, den Rippenbogen nicht erreichenden 10. Rippe verbunden ist. Der oben (§ 39) erwähnte Befund bei der Schweizer Bevölkerung mahnt zwar zur Vorsicht bei der Verwertung anatomischer Merkmale als Stigmata, macht sie aber nicht unmöglich; denn die Frage müßte nun erst entschieden werden: worauf die in Norddeutschland gegenüber der Schweiz tatsächlich bestehende Abweichung in der Norm beruht, und ob nicht Ursachen und Bedingungen, die zu einem Anschluß der 10. Rippe an den Rippenbogen führen, die gleichen sind, die die Widerstandsfähigkeit gegen Lungenschwindsucht erhöhen.

Leider wissen wir von diesen Fragen, insbesondere von dem Zusammenhang anatomischer Merkmale und Krankheitsbereitschaften noch wenig, vor allem deswegen nicht, weil an sich über die Korrelation von anatomischen Merkmalen an Leichen kaum etwas Sicheres bekannt ist. Die gesamte Stigmata- und Konstitutionsforschung bedarf noch durchaus einer sicheren Begründung durch das Studium der menschlichen Leiche (*Hammar*, *Lubosch*). Nur einige wenige, aber aussichtsreiche und zu weiteren Forschungen anregende Befunde liegen bis jetzt vor. Die Lösung der Aufgabe kann erst in Angriff genommen werden, wenn statistisches Material auf zahlreichen Präpariersälen an den Leichen mannigfacher Populationen gesammelt worden ist. Erst wenn man weiß, welche Merkmale im Körper korrelativ verbunden, welche nur frei kombiniert sind, wird es möglich sein zu untersuchen, welche Beziehungen zwischen den korrelativ verbundenen Merkmalen, der Zusammensetzung der Population, der Lebenslage und der Veranlagung zu Krankheiten bestehen. Bereits jetzt aber vermag man wenigstens nach den äußeren Merkmalen des Körpers bestimmte Typen zu unterscheiden (Typus cerebralis, digestorius, respiratorius, motorius *Bauer;* pyknotischer *Kretschmer*), die man mit bestimmten seelischen Veranlagungen (Temperamenten und Geisteskrankheiten) in korrelativen Zusammenhang bringen kann (*Kretschmer*).

Die materielle Grundlage für das Individuelle ist im Keimplasma des Individuums bereits gegeben (§ 32 ff.). Die Reduktionsteilungen und die freie Kombination durch Chromosomen werden vielfach als Grundlage der Merkmalspermutationen angesehen, die Koppelung der Gene innerhalb der Chromosomen oder die Einwirkung eines Genes auf die Ausbildung vieler Merkmale als Grundlage der Merkmalskorrelationen (§ 109). In irgendeiner Weise wird jedenfalls das Keimplasma zur Grundlage der Konstitution. Was unter Konstitution verstanden werden soll, ist heute noch nicht sicher ausgemacht. Eine geläufige Definition nennt Konstitution „die nach Abzug aller Art- und Rassenqualitäten übrigbleibenden morphologischen und funktionellen Eigenschaften des Individuums" (*Tandler*). Die Abgrenzung des Individuellen vom Rassenmäßigen ist aber oft sehr schwer. Konstitution wird daher im weiteren Sinne auch mit „erblicher Verfassung" gleichgesetzt; sie ist das „originäre Ganze" von *Kraus*, ist aber jedenfalls unabänderlich und direkten Reizen nicht mehr zugänglich, das „somatische Fatum" des Individuums. Vielfach wird aber auch zwischen Erbverfassung und Konstitution unterschieden, und unter Konstitution mehr ein Zustand des an sich gesunden Körpers verstanden wird, von dem die mehr oder weniger große Neigung, auf äußerliche Schädlichkeiten hin zu erkranken, abhängt (*Martius*, *M. B. Schmidt*); es wird die Umstimmung

der ganzen Körperverfassung, z. B. durch Alkohol, Syphilis u. a., als Konstitution bezeichnet; sie wäre im Gegensatz zu den erstgenannten Ansichten etwas Erworbenes.

Vom anatomischen Standpunkte aus ist zweifellos die Beurteilung der Konstitution als Inbegriff aller angeborenen Merkmale das Richtige; um so mehr, als (§ 72, 115) nicht Merkmale, sondern die Fähigkeit zur Entwicklung von Merkmalen im Keimplasma gegeben ist, und für die Entwicklung jedes Merkmals eine gewisse Breite besteht, innerhalb welcher die Ausbildung des tatsächlichen „Merkmals" von der Entwicklung der Umwelt abhängt. So kann eine durch Alkohol entstandene Empfänglichkeit für Krankheiten nur da auftreten, wo in der Anlage die Fähigkeit, auf Alkohol zu reagieren, gegeben ist; wo sie fehlt, wird durch Alkohol allein eine Umstimmung niemals stattfinden können.

Die Feststellung der Konstitution erfordert indes, wie jeder Wert, einen Maßstab des Vergleiches. Konstitution und Individuum bilden den einzelnen Fall, der einer Regel untersteht. Diese Regel ist für das naturwissenschaftliche Denken die Norm. Die Normalität hat neben die Individualität als ihre Ergänzung zu treten. Was ist die Norm und wie gewinnen wir sie?

§ 44. „Norm" wurde früher oft und wird heute durchweg in zweifachem Sinne gebraucht; der die ganze Lehre vom Organischen durchziehende tiefe Gegensatz zwischen formaler und funktioneller Beurteilung tritt auch hier wieder zutage, indem Norm einmal im Sinne von „Regel für anatomische Befunde" und ein anderesmal im Sinne von „Regel für das Verhalten eines gesunden Menschen" genommen wird. Beiden Auffassungen wird man nur dadurch gerecht werden können, daß man nicht versucht, eine als die allein gültige zu betrachten und der anderen geringeren Wert beizumessen, sondern, daß man sie wirklich als nebeneinander bestehend nimmt und jeder von ihnen ihre Bedeutung für besondere Aufgaben zuerkennt.

Um diesen Gegensatz nebst den verschiedenen Fassungen des Begriffes der anatomischen Norm klar zum Ausdruck zu bringen, sei folgende tabellarische Übersicht vorangestellt. Wir haben zu unterscheiden:

I. Die Norma anatomica,
   a) die Norma personalis (seu irrealis)
      diese zerfällt in
      1. die Norma statistica (*Quetelet*) und
      2. die Norma intuitiva (*Hildebrandt*) und
   b) die Norma pluralium (seu realis);
      sie ist die
      Norma Typum formans („idealis" *Lubosch*)
      und umfaßt die
      Norma complexa (*Rautmann*). — Sodann

II. Die Norma functionalis (seu physiologica).
   Sie ist lediglich eine
   Norma personalis oder Norma responsibilis (*Grote*).

Das Folgende gibt mit einer Erläuterung dieser Tabelle zugleich eine Darstellung von Wesen und Bedeutung des Normbegriffes.

Die beiden Bedeutungen der Norm werden in ihren Gegensätzen besonders klar: Man kann der Regel das Regelwidrige entgegensetzen, aber auch von einem abnormen Menschen im Sinne von krankem Menschen sprechen. Im ersten Falle haben wir das Begriffspaar Regelmäßig — Regelwidrig, im anderen Falle das Begriffspaar Gesund — Krank. Ein Mensch kann sich völlig regelwidrig im anatomischen Sinne verhalten, ohne krank zu sein. Die Untersuchung des Arztes will eine Norm haben, die es gestattet, zu beurteilen, ob ein Mensch krank ist, der Morphologe aber will eine Norm haben, die es gestattet, zu beurteilen, ob ein Befund der Regel folgt oder außerhalb der Regel fällt (abnormalis, anomalos ἀ-νομος). Die pathologische Anatomie vermittelt zwischen beiden Grenzfällen; sie stellt durch Obduktion keine

„Krankheiten" fest, sondern nur pathologische Befunde. Zahlreiche Sektionen zeigen bei Menschen, die im Leben gesund waren, Befunde krankhafter Veränderungen an ihren Organen. Insofern verfolgt die pathologische Anatomie anatomische (formale) Aufgaben und strebt nach der Erkenntnis einer anatomischen Norm, denn die Feststellung einer krankhaften Veränderung hat nur Sinn, wenn eine Regel für das normale Verhalten vorhanden ist, wobei gilt, daß zwar alles Pathologische abnorm ist, aber nicht alles Abnorme pathologisch (z. B. ein offenes Foramen ovale in der Vorhofscheidewand des Herzens).

Der älteste Versuch, eine anatomische Norm zu gewinnen, ist die Konstruktion des „mittleren Menschen" von *Quetelet*. Er wendete auf die individuellen Abweichungen des Menschen zuerst die Zahl und die Wahrscheinlichkeitsrechnung an und bestimmte den Durchschnittswert für die Merkmale des Menschen. Der mittlere Mensch ist ihm derjenige, der in allen Merkmalen den Mittelwert oder einen ihm sehr nahestehenden zeigt, während das, was jeden Menschen als Besonderheit gegen andere Menschen auszeichnet, zur Abweichung von der Norm wird. *Quetelets* Norm ist eine statistische (mathematische Norm *Rössle*), denn *Quetelet* hat an die Möglichkeit der Existenz eines mittleren Menschen natürlich nicht gedacht; er stellt ihn als fingiertes Wesen hin, mit dem man den Zustand jedes Menschen zu vergleichen habe. Indes bleibt doch soviel sicher, daß hier als Norm eben ein — wenn auch fiktives — Einzelwesen betrachtet wird; es handelt sich also um eine Norma personalis. Abgesehen von der Unmöglichkeit, den mittleren Menschen jemals irgendwo anzutreffen, bestehen gegen diesen Normbegriff andere Bedenken grundsätzlicher Art, die ihn praktisch unbrauchbar machen. Vor allem ist er nur auf Merkmale der Zahl gerichtet; Merkmale der Form und der Lage können durch einen Mittelwert nur indirekt gemessen werden, da man zunächst nur die Häufigkeit bestimmter Formen und Lagebeziehungen feststellen kann, um dann die häufigst vorkommende Form als Mittelwert zu setzen. Hierbei wird also von vornherein bereits eine Auswahl unter den Formen getroffen und die nicht ausgewählten Formen müssen ohne weiteres als abnorm gelten. Die Auswahl des Ausgangsmaterials ist eine unvermeidliche Fehlerquelle dieser Normfeststellung. Denn da die Populationen verschieden sind, wird die Norm für jede verschieden ausfallen müssen; selbst innerhalb einer Population wird man Irrtümern nicht entgehen, sowohl wenn man wahllos vorgeht, als auch wenn man auswählt. Glatze und Kurzsichtigkeit (*Rössle*) wird dann unter Umständen als normal oder der Norm nahestehend erscheinen können oder, wenn man auswählt, gar nicht zum Ausdruck gelangen (*Rössle*).

Die statistische Norm führt unmittelbar zur Konstruktion eines farblosen Begriffes (§ 5). Sie ist in Hinsicht auf die wirklichen Menschen irreal (*Rössle*).

Weitab von ihr führt der Normbegriff, den *Hildebrandt* für die Beurteilung des Individuums vorgeschlagen hat. Wir nennen diese Norm die intuitive, da sie nicht aus der Erfahrung, sondern durch geistige Schau gewonnen werden soll. *Hildebrandt* lehrt, daß eine Norm ohne Werturteil nicht zu gewinnen sei und nimmt als Wertmaßstab dasjenige Individuum, das die höchste Leistungsfähigkeit der Art verkörpert. Bei den „reinen Linien" der Genetik fällt Artleistung und Individualleistung zusammen; bei den Arten, die aus Amphimixis hervorgehen, sind aber höchste Artleistung und Individualleistungen verschieden; die höchste Artleistung wird nach *Hildebrandt* durch die Individuen voller „schöpferischer Kraft", d. h. durch die Heroen, verkörpert. Er greift damit bewußt und ausdrücklich auf *Platos* Ideenlehre zurück, in der die Ideen „die besten Vorbilder" sind. Es ist dies gewiß, wenn wir den Wert einzelner Individuen für die Gesamtheit beurteilen wollen, ein durchaus gangbarer Weg, der aber das Bedürfnis der Anatomie und auch der Krankheitslehre nach einer Norm völlig unbefriedigt läßt. Selbst wenn wir wüßten, wie die schöpferischen Vertreter der Species Homo anatomisch beschaffen waren, dürften wir erwarten, auch solche Merkmale bei ihnen anzutreffen, die sicherlich nicht als „Regel" angesehen werden können (starke Entwicklung des Gehirns, Hydrocephalus, phthisischer Habitus bei Genies). Auch *Hildebrandts* intuitive Norm ist, da sie von einer Person ausgeht, irreal; denn in einer Person kann niemals die Fülle der Individualitäten als Regel enthalten sein.

Eine anatomische Norm, die auch den Einzelfall umfaßt, kann daher nur eine Norm der Vielheiten sein (Norma pluralium), und zwar eine solche, die nicht begriffsmäßig die Mannigfaltigkeit abstreift, sondern sie kombinierend erhält. Insofern ist die Anknüpfung an die Ideenlehre etwas durchaus Berech-

tigtes, nur wird man nicht ein nie erschaubares Urbild selbst als wissenschaftliche Größe einführen, sondern muß die Gesamtheit der gegebenen Mannigfaltigkeit selbst als die Verkörperung des Typischen ansehen (vgl. § 26 u. S. 107). Hier besteht nun offenbar ein innerer Zusammenhang zwischen der Produktion des Individuellen und der Abgrenzung einer Vielheitsnorm. Denn beide lassen sich auf die Entstehung des Wahrscheinlichsten zurückführen. Da, wie wir oben gesehen haben, die Individualkurve aller Einzelmerkmale eines Wesens und die Kurve eines Einzelmerkmals aller Wesen übereinstimmen, da ferner die Wahrscheinlichkeit die möglichen Individualkombinationen enger um einen höchstwahrscheinlichen Wert zusammendrängt, so können wir die Gesamtheit der wahrscheinlichsten Individuen zugleich als eine Norm des Einzelindividuums auffassen (*Lubosch*).

Hieraus allein wird es auch verständlich, wie es überhaupt zur Darstellung einer normalen Anatomie kommen konnte. Es ist nicht so gewesen, daß sie erst nach Untersuchung zahlloser Einzelwesen auf abstraktem Wege gewonnen worden ist. Historisch und praktisch ist der Gang geradezu umgekehrt gewesen. *Vesal* hat trotz seines geringen Leichenmateriales das Typische festgehalten, *Lionardo da Vinci* erschloß die Mechanik und Statik des menschlichen Skeletts wirklichkeitsgetreu aus 37 Leichen (*Sudhoff*). Vielfach sind wir ja auch heute noch bei Menschenrassen und Tieren auf die Untersuchung einiger weniger Exemplare angewiesen, die wir ebensowenig zu Schlüssen verwerten könnten, wie *Vesal* seine wenigen Leichen zur Abfassung einer normalen Anatomie, wenn nicht ein innerer Zusammenhang zwischen einem willkürlich herausgegriffenem Einzelwesen und der Norm bestünde. Dieser Zusammenhang liegt im Spielraum der statistisch realisierten Formen. Die Wahrscheinlichkeit bringt es eben mit sich, daß die Untersucher bei ihrem Material wahrscheinliche Individuen antrafen; freilich kann der Zufall auch anders spielen und dann entstehen Irrtümer, die erst durch spätere Untersuchungen zu berichtigen sind.

Diese Vielheit von Individuen, die die wahrscheinlichsten Kombinationen umfaßt, ist das Einzige, was als Gesamtheit „wirklich" ist, wenn auch nicht „real" in dem Sinne, daß sie in jedem Individuum vorhanden und gegeben ist. Das ist der Natur der Sache nach unmöglich. Eine derartige Norm umfaßt viele, theoretisch alle Merkmale, womit der Anatomie im weitesten Sinne gedient ist. Darin beruht auch die morphologische Methode der älteren Morphologenschule, den Typus durch Aufsuchung aller erreichbarer Formen zu umgrenzen (S. 74).

Für die Praxis liegt die Aufgabe auf etwas engerem Gebiet; denn diese will die Norm nur eines oder nur weniger Merkmale kennen, um danach ein Merkmal eines gegebenen Probanden beurteilen zu können. Es ist aber klar, daß sie auch für diese enger gefaßte Aufgabe nur den gleichen Weg einer Mehrheitsnorm gehen kann, indem sie die Gesamtheit der häufigsten Werte dieses Merkmals als Norm nimmt. Hierfür hat *Rautmann* den Begriff des „dichtesten Wertes" eingeführt. Dieser Wert (D) ist diejenige Ordinate, die den Durchschnitt der häufigsten Fälle eines Merkmals anzeigt. Nur bei völlig homogenem Material und daher völlig symmetrischer Kurve fällt die Ordinate D mit der Ordinate M (Mittelwert) zusammen; die Ordinate D geht aber bei allen, auch den unsymmetrischen Kurven durch den Gipfel der Kurve; in der beigegebenen Kurve geht die Ordinate M statt dessen durch den Wert 13, 29. *Rautmanns* Verfahren gestattet, die Frage zu beantworten, welche Merkmale (z. B. Herzgröße, Brustumfang, Pulsfrequenz) für Menschen einer bestimmten Gruppe die Norm sind, d. h. die Korrelation zwischen diesen Merkmalen und anderen gegebenen Gruppenmerkmalen. Not-

wendig ist genaue Messung zahlreicher Individuen auf diese Merkmale hin, Reduktion der Spielräume (Fig. 4) und Errechnung der Ergebnisse, die tabellarisch niedergelegt werden. Mit diesen Tabellen kann dann ein Probandus aus dieser

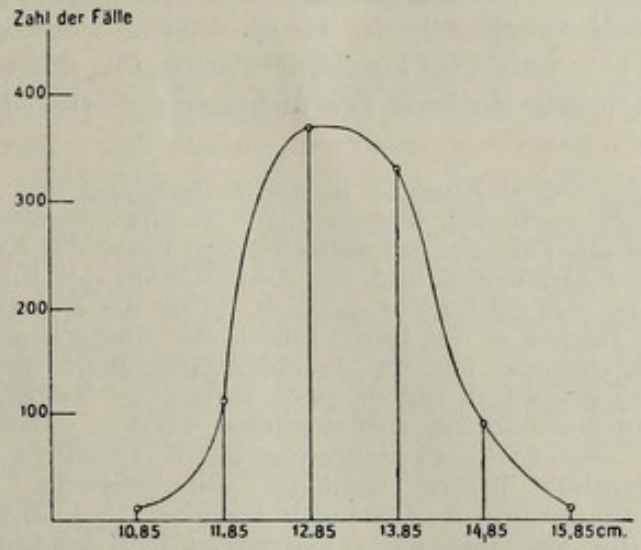


Fig. 4a. Asymmetrische Verteilung des Merkmals auf die Zahl der Fälle. Die Ordinate 12 · 85 ist die des dichtesten Wertes. Die Ordinate des Mittelwertes würde rechts davon durch den Wert 13 · 29 gehen. (Aus Rautmann l. c. S. 6 Fig. 3.)

einen Gruppe verglichen werden. Dieses Verfahren ist sehr exakt, ist aber in Wirklichkeit kein anderes als die Feststellung der wahrscheinlichsten Kombinationen eines oder mehrerer Merkmale bei einem sehr kleinen und äußerst

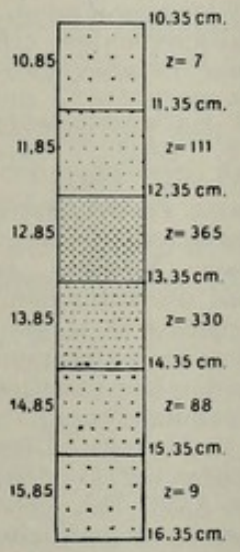


Fig. 4b. Schematische Darstellung der Verteilung eines Merkmals innerhalb bestimmter Spielräume. Die Zahlen rechts geben die untere und obere Grenze des Spielraums, z. B. der Herzgröße, an, die Zahlen links den „reduzierten" Spielraum. — Z = Zahl der beobachteten Fälle. Z 365 bei 12 · 85 heißt nicht, daß die Größe 12 · 85 365 mal beobachtet worden ist, sondern in den Spielraum 12 · 35 — 13 · 35 fallen 365 Fälle.

homogenen Material. Das Entscheidende bei *Rautmann* ist die Zusammenziehung größerer Zahlenspielräume zu einfachen Zahlen und die Häufigkeit der Fälle, die in einem solchen Zahlenspielraum gezählt worden sind (Fig. 4). Hierin ist auch ein besonderer Weg zur Bestimmung von Korrelationen gegeben. Man kann danach feststellen, welche Herzgröße oder welche Atem- oder Pulsfrequenz zu einer bestimmten Körpergröße als dichtester Wert gehört, natürlich nur bei

sehr einheitlicher Population. Dies läßt sich auch auf größere Aufgaben übertragen, z. B. ob zu einer bestimmten Gestalt der Nase eine bestimmte Muskulatur, zu einer bestimmten Brustbeinform eine bestimmte Einfügung der Rippen und ein bestimmter Verknöcherungszustand korrelativ gehört. Hierzu sind aber riesige Zahlenreihen erforderlich. Es ist wichtig, sich das klar zu machen. Vieles, was heute als mosaikartig kombiniert erscheint, dürfte sich bei Massenuntersuchungen nach der Methode des dichtesten Wertes doch als korrelativ verbunden erweisen.

Jede Förderung unserer Einsicht in die Entstehung des Individuellen wird dem Gesagten zufolge auch der Abgrenzung von anatomischen Normen günstig sein. Vielleicht wird auch einmal auf statistischem Wege die Korrelation zwischen einer Disposition zu Krankheiten und der Konstitution des Individuums feststellbar sein. Zur Zeit ist das noch nicht möglich, da für die Beurteilung des Funktionellen jedenfalls die Harmonie des Individuums, die Abstimmung aller Reaktionen aufeinander, die Regulations- und die Anpassungsfähigkeit, den Ausschlag geben. Diese Ganzheit, die empirisch nur in ihren Teilen und Teilwirkungen faßbar ist, kann anatomisch auf Normen nur zurückgeführt werden, indem man die Normen der Teile feststellt. Damit ist aber keineswegs das Zusammenwirken der Teile zur Ganzheit ebenfalls bereits normativ untergebracht. Denn mögen die Teile im einzelnen anatomisch noch so sehr innerhalb bekannter Wahrscheinlichkeitsgrenzen fallen, ihre Verbindung zum Ganzen ist doch das Einmalige und Einzigartige, so daß eine physiologische Norm eigentlich ein Widerspruch in sich selbst ist (*Grote*). Normales Leben ist selbst bei stark abnorm gebautem Körper, ja bei bereits pathologisch veränderten Organen möglich. Für den Arzt wird daher die physiologische Norm auf das Einzelwesen zu beschränken sein. Normalität in diesem Sinne soll bedeuten, „daß die Lebensäußerungen eines Individuums völlig seinen biologischen Notwendigkeiten, die ihm aus dem Zusammentreffen seiner äußeren Lebenslage mit seinen physiologischen Leistungsmöglichkeiten erwachsen, entsprechen". „Der Mensch ist das Maß seiner eigenen Normalität" (*Grote*). So kann man die Individuen als responsive und irresponsive (*Grote*) auffassen, je nachdem sie leisten können, was zum gesunden Leben notwendig ist oder nicht. Die Krankheitslehre erhält damit ihren eigenen Normbegriff, den sie aus den klinischen Erfahrungen herleitet.

Bartel: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Konstitutionsfrage. Wiener med. Wochenschr. Bd. 73. 1923. — *Bauer:* Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. 2. Aufl. 1921. — *Bluntschli:* Beiträge zur Kenntnis der Variationen beim Menschen. I. Aufgabe und Bedeutung einer vergleichenden Variationsforschung. II. Variationsbilder aus dem Gebiet der subkutanen Muskulatur des Kopfes und Halses. Morphol. Jahrb. Bd. 40. 1909. — *Derselbe:* Über die individuelle Variation im menschlichen Körperbau und ihre Beziehungen zur Stammesgeschichte. Leipzig: *Quelle & Meyer* 1910. — **Borst* u. *Enderlen:* Über Transplantation von Gefäßen und ganzen Organen. Dtsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 99. 1909. — **Brugsch:* Ziel und Wege der Konstitutionsforschung. Med. Klinik, Bd. 18. 1922. — **Fick:* Einiges über Vererbungsfragen. Abhdlg. d. Preuß. Akad. d. W. Math.-Phil. Klasse Nr. 3. 1924. — *Derselbe:* Über die Vererbungssubstanz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abt. 1907. — **Großer:* Die Lehre vom spezifischen Eiweiß in der Morphologie. Anat. Anz. Bd. 53. 1920. — **Grote:* Grundlagen ärztlicher Betrachtung. Einführung in begriffliche und konstitutionspathologische Fragen der Klinik. Berlin: *Springer.* 1921. — *Hasselwander:* Untersuchungen über die Ossifikation des menschlichen Fußes. II. Der Abschluß der Verknöcherungsvorgänge. Zeitschr. für Morphologie und Abstammungslehre Bd. 12. 1910. — **Heinke:* Naturgeschichte des Herings. Teil I. u. II. Abhdlg. d. Dtsch. Seefischereivereins Bd. II. Berlin 1898. — *Hering:* Über den funktionellen Begriff Disposition und morphologischen Begriff Konstitution. Münch. med. Wochenschr., Bd. 69. 1922. — *Hildebrandt:* Norm und Entartung des Menschen. Norm und Verfall des Staates. Dresden: Sibyllenverlag 1920. — *Huppert:* Über die Erhaltung der Arteigenschaften Rektoratsrede. Prag 1895. — *Kaup:* Untersuchungen über die Norm. Münch. med. Wochenschr., Bd. 69. 1922. — **Kraus:* Allgemeine und spezielle Pathologie der Person. S. o. — **Kretschmer:* Körperbau und Charakter. Berlin: *Springer* 1921. — *Löhner:* Über Individualstoffe und biochemische Individualspezifität. *Pflügers* Archiv, Bd. 198. 1923. — **Lubosch:* Artikel Individualanatomie. Handb. hrsg. v. *Brugsch* u. *Lewy.* Berlin 1925. — *Derselbe:* Formverschiedenheiten am Körper des menschlichen Brustbeins und ihr morphologischer und konstitu-

tioneller Wert. Morphol. Jahrb., Bd. 51. 1920. — *Derselbe:* Durchschnittsanatomie und Individualanatomie 1922. S. o. — *Ludwig:* Über den Haarstrich einiger Zwillinge. Anat. Anz., Bd. 55. 1922. — *Martin:* Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung. Jena: *Fischer* 1914. — **Martius:* Konstitution und Vererbung usw. Enzyklopädie d. klin. Medizin. 1914. — *Mathes:* Was bedeutet Konstitution? Münch. med. Wochenschr., Bd. 70. 1923. — *Michelson:* Kritische Betrachtungen über Methoden und Aufgaben der Anthropologie. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 23. 1923. — *Derselbe:* Über die Bestimmung der Norm und der Konstitutionstypen durch Messungen und Formeln. Zeitschr. Ges. Anat. 2. Abt., Bd. 9. 1924. — *Newman:* Heredity and organic symmetrie in armadillo quadruplets. Biolog. Bulletins, Vol. 29; 1915. Vol. 30 1916. — *Poll:* Über Zwillingsforschung als Hilfsmittel menschlicher Erbkunde. Zeitschr. f. Ethnologie. (Anthropol. Ethnol. und Urgeschichte, 46. Jahrg. 1914. — **Quetelet:* Über den Menschen und die Entwicklung seiner Fähigkeiten. Deutsch v. *Rieke.* Stuttgart 1838. — *Rabl, K.:* Homologie und Eigenart. Verhdlg. Pathol. Ges. 2. Tagung. 1900. — **Rautmann:* Konstitutionsforschung und Kollektivmaßlehre. Zeitschr. Konstitutionslehre. Bd. 9. 1923. — *Derselbe:* Untersuchungen über die Norm, ihre Bedeutung u. Bestimmung. Jena 1921. — **Rössle:* Hypertrophie und Atrophie, Jahreskurse für ärztliche Fortbildung Jahrg. 1922. — *Rudberg:* Die Papillärzeichnung des Zungenbildes als typisches Merkmal. Diss. med. dent. Königsberg 1922. — *Schmidt, M. B.:* Die Bedeutung der Konstitution usw. Rektoratsrede. Würzburg 1917. — *Selenka:* Menschenaffen. 1. u. 2. Lieferg. Wiesbaden 1898/99. — *Sudhoff: Andreas Vesal* zu Ehren. Verhdlg. der Nat. u. Ärzte. 86. Vers. 1921. — **Tandler:* Konstitution und Rassenhygiene. S. o. — *Vogel:* Die Fachausdrücke der Konstitutionslehre. Münch. med. Wochenschr., Bd. 69. 1922. — *Wilder:* Zur körperlichen Identität bei Zwillingen. Anat. Anz., Bd. 32. 1908.

B. Morphologie des Menschen als eines Gliedes der Rasse.

(Rassenanatomie — Anthropogenese.)

§ 45. Korrelative, d. h. keimplasmatisch gegebene Merkmale, die man allein aus der Betrachtung gegebener Populationen so schwer erschließen kann, treten durch Vererbung wieder zutage, sind also als solche leicht festzustellen, sobald man Gelegenheit hat, den Erbgang zu verfolgen. Das ist bei Familienmerkmalen der Fall, aber vor allem bei den Rassenmerkmalen. Das Wesen der Rasse besteht in dem Vorhandensein mehrerer, korrelativ verbundener, erblicher Merkmale. Durch ihren Besitz zeichnet sich eine Rasse gegen eine andere aus. Wir begegnen bei den Rassen zum erstenmal solchen anatomischen Merkmalen, die den Individualmerkmalen übergeordnet sind.

In der Beurteilung dessen, was als Rassenmerkmal zu gelten hat, ist indes große Vorsicht nötig, da man zu unterscheiden hat zwischen Rassenmerkmalen überhaupt und den zur Rassendiagnose im engeren Sinne erforderlichen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß das Rassische sehr viel mehr umfaßt als diese letzteren. Es sind nicht nur einige wenige, sondern sicherlich ungemein viele, wahrscheinlich die gesamte Organisation durchziehende Merkmale; das Negroide wird in den inneren Organen, im Gehirn, im Bau der Sinnesorgane nicht minder, als in Hautfarbe, Haarform, Proportionen, Nase und Lippen zum Ausdruck kommen. Von diesen Dingen weiß man indes noch sehr wenig. Zur Rassendiagnose dagegen werden nur wenige Merkmale verwendet, ja es genügt ein Minimum von ihnen, sobald sie hinreichen, um eine Rasse systematisch von einer anderen abzugrenzen.

Vorsicht ist bei der Beurteilung der Rassenmerkmale in mehrfacher anderer Hinsicht geboten. Zunächst ist daran zu erinnern, was oben (Seite 72/73) über das den Rassen Gemeinsame ausgeführt worden ist. Es ist an sich wohl möglich, daß ein bestimmtes Negergehirn von einem bestimmten Chinesengehirn nicht zu unterscheiden ist. Man darf daraus indes nicht ohne weiteres schließen, daß es keine Neger- und Chinesengehirne gäbe, weil sich eben in allen Fällen Rassisches und Individuelles übereinander schieben. Es können die die Vielheitsnorm bildenden Individualabweichungen so liegen, daß ihre Gesamtkurven für zwei Rassen gemeinsame Gebiete besitzen. Zur Rassendiagnose würde man in solchen Fällen nur dann gelangen, wenn man die Verhältnisse der dichtesten Werte bestimmte und etwa feststellte, daß für den Neger ein anderer dichtester Wert besteht, als

für den Chinesen oder, daß bestimmte Abweichungen von der Norm bei der einen Rasse häufiger vorkommen, z. B. eine Affenspalte bei den Sudannegern und Ägyptern (*Elliot Smith*). Dazu kommt, daß wir über die für die Ausbildung dieser Normgrenzen maßgebenden Bedingungen noch keineswegs im klaren sind. Immer ist ja daran festzuhalten, daß der Organismus eben keine „Merkmale" vererbt, sondern Anlagen zu solchen, daß also eigentlich der Umfang der Reaktionsfähigkeit das Rassenmerkmal ist. Ist also die Reaktionsbreite so umfangreich, daß sie bei allen Rassen in weiten Grenzen übereinstimmt, so kann das in diese Breite eingehende Merkmal überhaupt kein Rassenmerkmal mehr sein. Noch mehr erschwert wird die Beurteilung dadurch, daß ein erheblicher Teil auch der „Rassenmerkmale" durch Umweltfaktoren hervorgerufen oder wenigstens beeinflußbar ist, was für die Kopfform und Körpergröße ganz sicher gilt. Wenn daher ein einzelner Neger und ein einzelner Chinese Gehirne haben, die in den Grundzügen ihres Baues weitgehend übereinstimmen, so bedeutet das zunächst nur, daß die Anlage zu gleicher Gehirnbildung in beiden Rassen gegeben ist, und daß Ähnliches entwickelt wird, wenn ähnliche Faktoren einwirken. Es bedeutet aber nicht, daß diese Anlage bei beiden Rassen unter allen Umständen nur ähnlicher Reaktionen fähig sei. Die eine Anlage könnte unter Umständen reagieren, wo es die andere nicht mehr kann. Diese spezifische Reaktionsweise wäre dann das Rassenmerkmal. Die Schwierigkeiten liegen hier ähnlich, wie bei den Merkmalsdiagnosen überhaupt. Gegeben sind uns zunächst nur die Phänotypen; die Aufgabe besteht darin, das Genotypische zu erschließen. Wir müssen stets im Auge behalten, daß wir unter Rassenmerkmalen nur das Genotypische verstehen, insoweit es im Phänotypus zur Beobachtung gelangt. Insofern Erblichkeit eines Merkmals im allgemeinen als Zeichen seiner genotypischen Entstehung gelten kann, können wir nur im positiven Sinne ein bestimmtes Merkmal als Rassenmerkmal bezeichnen, nicht aber im negativen Sinne ohne weiteres ein bestimmtes Merkmal als nicht rassenmäßig; denn genotypisch ist schließlich alles, was phänotypisch erscheint. Nur darauf kommt es an, ob sich bei genaueren statistisch-biometrischen Untersuchungen die Reaktionsbreite solcher genotypischer Anlage als identisch erweist. Dann wären sie in der Tat kein Rassenmerkmal (s. o.). Auf alle Fälle sehen wir, daß die Rassendiagnosen keineswegs so einfach sind, wie es die riesige populärfeuilletonistische Literatur, die über diese brennenden Fragen besteht, glauben machen könnte. Wir wissen gar nicht, bis zu welchem Grade Menschen verschiedener Rassen unter gleichem Milieu einander ähnlich werden können, d. h. es kann manches, was wir als rassisch ansehen möchten, doch auf phänotypische, unspezifische Anlagen zurückzuführen sein. Das gilt weniger für die großen Urrassen, als für die zahlreichen sekundären und tertiären Mischrassen (s. u.).

Alle Angehörigen der drei Hauptrassen (§ 28) zeigen feste, ihnen zukommende Merkmale. Aber innerhalb jeder Hauptrasse unterscheiden sich die Rassenangehörigen wieder durch verschieden starke Ausprägung dieser Merkmale und durch gruppenweis besondere, den Rassenmerkmalen untergeordnete, erbliche Züge (grober und feiner Typus bei Japanern und Negern, langköpfige und kurzköpfige Neger usw.). Am auffälligsten sind diese weiteren Gliederungen innerhalb der weißen Rasse, bei der sie die Abgrenzung mehrerer Unterrassen ermöglichen (nordische, mittelländische, orientalische, dinarische, alpine u. a.). Die Menschheit ist also zwar deutlich in drei Hauptrassen gegliedert, diese Rassen aber sind in sich nicht homogen. Dies beruht auf zwei Umständen. Zunächst kommen „reine" Rassen im strengsten Sinne überhaupt nicht vor; auch jede jener drei Urrassen hat ältere Bestandteile in sich aufgenommen und ist das Produkt komplizierter, historisch nicht mehr feststellbarer Rassenbildungsvorgänge; zweitens ist die Rassenbildung nicht stehengeblieben; es sind in prähistorischer, wie in historischer Zeit neue sekundäre Rassen (wie z. B. eben innerhalb der europäischen Bevölkerung) entstanden. Die wichtigsten heutigen Rassengliederungen in Europa sind aber nachweislich schon vor 10000 Jahren (in der jüngeren Steinzeit) vorhanden gewesen, so daß wir von Rassenbildungsvorgängen nur diejenigen wirklich in ihrem Wesen heute noch verfolgen können, die in historischer Zeit durch Rassenmischung und Isolierung der Mischungsprodukte erfolgt sind, wie z. B. die der Juden („erbliche Mischrasse"), ferner Rassenbildungsvorgänge durch Rassenmischungen, die, ohne feste Isolierung,

zur Bildung von Völkern geführt haben (Germanen, Slaven, Kelten, Hamiten, Griechen, Türken usw.). Die Wirkung der biologischen (sozialen und kultischen) Isolierung (Juden), insulare Lage (Engländer) fällt hier weg; statt dessen tritt verbindend Kultur- und Sprachgemeinschaft ein. Für die Ursachen der Bildung der menschlichen Rassen überhaupt sind wir daher nur auf Hypothesen angewiesen. Mischung und Isolierung kann neue Kombinationen hervorrufen; wirklich Neues (Haarfarbe und -form, Hautfarbe usw.) kann voraussichtlich nur auf genotypischen Mutationen beruhen (so vielleicht die helle Hautfarbe der nordischen Rasse? S. 120).

Die Rassenbildung des historischen Menschen, die in der jüngeren Steinzeit bereits vollzogen war (wenigstens für den Homo europaeus), schließt sich älterer, prähistorischer Mannigfaltigkeit an. Wir erschließen dies aus fossilen Resten, die bisher fast ausschließlich in Europa, nur ganz vereinzelt in Asien und Afrika gefunden worden sind. Die ältesten Reste entstammen der Grenze zwischen Tertiär und Quartär (Diluvium). Sie werden durch den Unterkiefer von Mauer (Heidelberg) und den Fund von Trinil (Pithecanthropus) dargestellt. Der Unterkiefer von *Mauer* ist sicher ein menschliches Fossil, das älteste, was wir zur Zeit besitzen. Die Bedeutung des Pithecanthropus ist unsicher (Affe, Affenmensch?). Ausgezeichnet ist dies Fossil durch das außerordentlich niedrige Schädeldach mit mächtigen Supraorbitalwülsten. Die Kapazität seines Schädels wird auf 600 ccm angegeben. Aus den folgenden Schichten des älteren Diluviums (Altpaläolithicum) stammen die Funde aus dem Neandertal, Spy, Krapina, La Chapelle, Le Moustier, Grimaldi, vielleicht auch andere in ihrem Alter umstrittene Funde (Piltdown, Rhodesia).

Über diesen letzteren Schädel, der in den Lehrbüchern noch nicht beschrieben ist, vgl. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft 1924 und *Mollison*.

Jenen zuerst genannten ist gemeinsam eine Schädelkapazität, die unter der niedrigsten des rezenten Menschen liegt, ein niedriges Schädeldach, fliehende Stirn, starke Supraorbitalwülste; auch an den übrigen Skeletteilen zeigen sich Befunde, die außer der Norm des rezenten Menschen liegen. In den folgenden Perioden des Diluviums treten dann Formen zutage (Aurignac), die sich von rezenten Menschenskeletten nicht unterscheiden.

Der Schluß ist wohl sicher, daß schon während des Diluviums, zur Zeit vor dem Seßhaftwerden, vor Einführung von Ackerbau und Viehzucht, vor Erfindung der Töpferkunst und der feineren Steinwerkzeuge, vielleicht auch vor Entdeckung des Feuers, die Menschen rassenmäßig gegliedert gewesen sind, daß mindestens zwei Hauptrassen vorhanden waren (Neandertal und Aurignacrasse), sowie Mischungen zwischen ihnen (Oberkasseler?). Selbst die Neandertalrasse ist gewiß nichts Einheitliches; die Funde von Spy, Krapina, Grimaldi (negroid?) zeigen viele Abweichungen untereinander, von denen wir nicht sicher sagen können, ob sie individueller oder rassischer Natur gewesen sind. Bei weiterer Verfolgung in die Vergangenheit verlassen uns die fossilen Funde. Aus der Tertiärzeit, in der bereits fossile Reste von Menschenaffen vorhanden sind, ist uns bis jetzt (1924) kein menschliches Fossil bekannt. Die Frage des „tertiären Menschen" ist also offen. Nach der einen Ansicht ist aus Gründen der Deszendenztheorie ein tertiärer Mensch undenkbar (*Schwalbe*). Der Mensch soll sich aus einer Linie heraus entwickelt haben, die weiterhin zum Schimpansen führte; er müsse somit erdgeschichtlich jünger sein als die Menschenaffen. Nach anderer Ansicht (*Darwin, Klaatsch*) besitzt der Mensch primitivere Merkmale als die Menschenaffen, und die Menschenaffen solche Sondermerkmale, die ähnlich langer Zeiträume zu ihrer Ausbildung bedurft haben, wie ihrerseits die typischen Menschenmerkmale (*Darwin*), so daß man beide Formen als Endglieder gemeinsamer älterer Ausgänge ansehen muß. Die Existenz eines tertiären Menschen oder Vormenschen ist nach dieser Auffassung möglich; als Anzeichen eines solchen betrachtet man Steine („Eolithen"), an denen man die Spuren von Bearbeitung zu finden geglaubt hat (*Klaatsch*). Doch werden

diese von anderen auch als Naturprodukte, nicht als Kunstprodukte, beurteilt, so daß wir keine sichere Aussage über den tertiären Menschen machen können, ehe nicht positive Funde fossiler Reste aus sicher tertiären Ablagerungen vorliegen.

§ 46. Für die Frage der Anthropogenese sind wir daher auf Konjekturen angewiesen. Sicher ist hinsichtlich der „systematischen Verwandtschaft" (§ 28), daß der Mensch den Anthropoiden und unter ihnen dem Schimpansen am nächsten steht.

Blutreaktionen haben gezeigt, daß auch serologisch das Bluteiweiß des Menschen dem der Anthropoiden, und unter diesen wiederum dem des Schimpansen am nächsten steht. Echte „Blutsverwandtschaft" in diesem experimentellen Sinne ist also tatsächlich vorhanden (*Nuttal*).

Dennoch sagen diese Beobachtungen nichts an sich über die geneologischen Beziehungen zwischen dem Menschen und den übrigen Primaten aus, die sicherlich sehr viel komplizierter sind, als die Stammbaumschemata vermuten lassen. Wollen wir hierin klarer sehen, so müssen wir in der Anthropogenese, wie bei jeder Artbildung (§ 32ff) zwischen zwei Vorgängen schärfer als bisher unterscheiden, nämlich 1. zwischen der Genese desjenigen Keimplasmas, dem die menschlichen Artmerkmale ihre Bildung verdanken (ihrer Ursache § 32); und 2. dem Auftreten derjenigen Individuen, die zuerst als „Menschen" oder „Vormenschen" zu bezeichnen gewesen sein werden. Beide Vorgänge dürfen hier so wenig, wie bei jeder Artbildung als zusammenfallend angesehen werden.

Wie wir gesehen haben, entstehen keimplasmatische Änderungen — soweit wir das heute experimentell wissen und soweit wir nicht für die Artbildung ganz andere Vorgänge voraussetzen wollen — blind („zufällig") bei einem Individuum. Sie können sich von hier aus durch Amphimixis ausbreiten und so in das Keimplasma vieler Nachkommen gelangen. Ob diese Änderung phänotypisch sofort einen „Menschen" lieferte, wissen wir nicht. Wahrscheinlicher ist, daß sie eine „Tendenz zur Menschwerdung" (orthogenetisch) in die Wege leitete, durch Erbgang in zahlreiche Glieder einer Population gelangte, durch Migration der Träger dieser Abänderung sich von seinem geographischen Entstehungspunkt aus verbreitete, durch Amphimixis schließlich von väterlicher und mütterlicher Seite in die Nachkommen gelangte (homozygotisch wurde), und so allmählich eine Vormenschenpopulation entstehen ließ mit der Tendenz zur weiteren Ausbildung des Menschentypus. Durch diese Annahme einer einmaligen und einzigartigen Entstehung einer solchen keimplasmatischen Änderung allein können wir uns die Einheit der Artmerkmale des Menschen begreiflich machen. In Hinsicht auf diese Bildung eines Menschengens ist die Entstehung des Menschengeschlechts sicherlich monogen. Nach der üblichen Darstellung sollen die ersten Vertreter der Species Homo „viele einander gleichende oder einander sehr ähnliche" Individuen gewesen sein, in deren Nachkommenschaft erst stärkeres Verschiedenwerden zur Rassengliederung geführt habe. Dies ist deshalb nicht sehr wahrscheinlich, weil ja Ähnlichkeit nur auf gleicher Abstammung beruhen kann und, wenn sie nicht zufällig sein soll, unbedingt zu der absurden Annahme eines einzigen Ausgangspaares führen muß. Viel wahrscheinlicher und mit unseren geneologischen Vorstellungen übereinstimmend ist die Annahme einer gegebenen Mannigfaltigkeit, die sich an zeitlich ältere Mannigfaltigkeit anschloß. Jedes Individuum als Probandus ist in der Vergangenheit breit verwurzelt. Rassengliederungen der Vormenschen und Urmenschen sind nicht monophyletisch (Ausgang von einem ersten Paar), sondern polyphyletisch (viele Formengruppen von vielen älteren Formengruppen) entstanden zu denken.

Die Monogenie des Keimplasmas läßt sich durch das Stammbaum-(Divergenz-)schema darstellen; die Polyphylie der Phänotypen(Menschen) durch das Ahnentafel-(„Konvergenz-")schema. Beider Kombination führt zum Netzschema. Die durch dies Schema ausgedrückte Annahme einer Ausbreitung des hominiden Keimplasmas innerhalb verschiedener Rassen macht es verständlich, daß der Phänotypus Mensch an mehreren Stellen erscheinen und zugleich rassenmäßig gegliedert sein konnte, zumal wenn man bereits Wanderungen, Isolierung und Rassengliederung des Vormenschen voraussetzt. Manche dunklen Verhältnisse der Rassenanatomie werden hierdurch verständlicher,

so vor allem die Tatsache, daß die drei menschlichen Urrassen nicht aufeinander beziehbar sind, sondern selbständig nebeneinander stehend, die Artmerkmale des Menschen in dreifacher Ausprägung zeigen, — daß es Rassensplitter gibt (Weddahs, Australier, Tasmanier), die in mancher Hinsicht primitiver als jene drei Rassen sind, — endlich, daß es innerhalb des Menschengeschlechts Merkmale gibt, die auf solche verschiedener Anthropoidenformen oder auf eine Affenform beziehbar sind, mit der der Mensch sicherlich nicht in unmittelbarer Stammbaumbeziehung steht. Die folgende Tabelle (Fig. 5) mag das Gesagte erläutern.

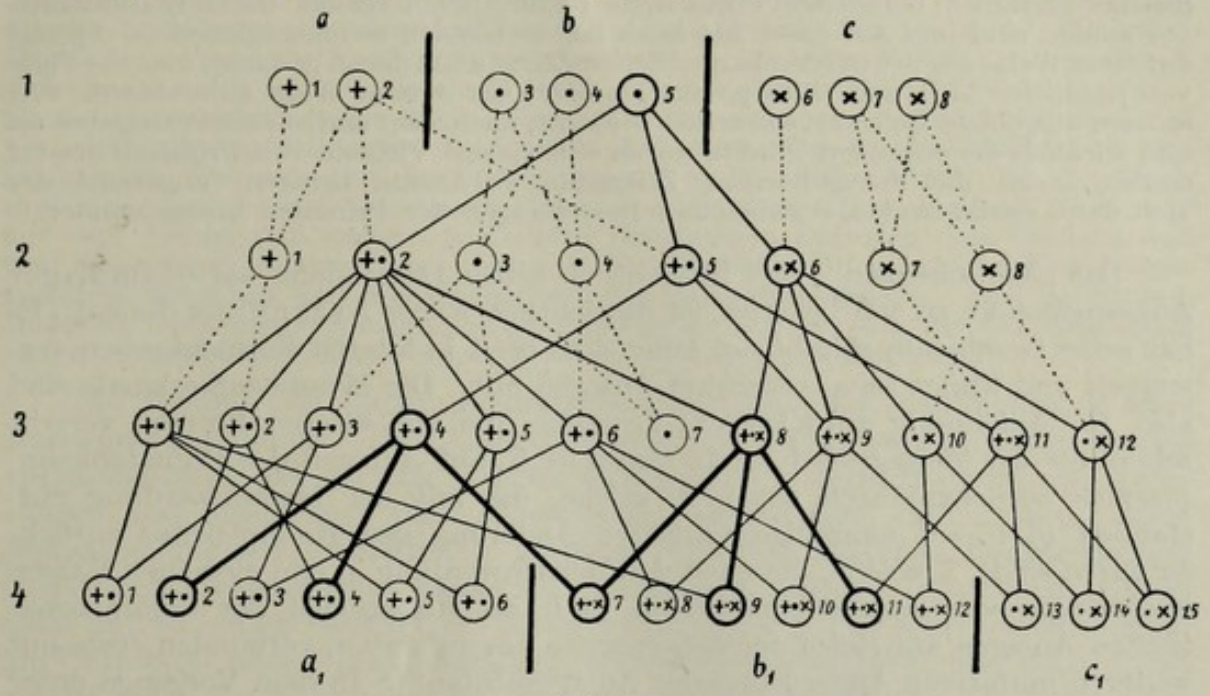


Fig. 5.

Das Schema zeigt in der ersten Linie 3 Rassen des Schimpansen (*a*, *b*, *c*), die nebeneinander auf einem größeren Gebiet leben, etwa wie die Orangrassen auf Borneo (*Selenka*) oder die Laichschwärme des Herings in der Nordsee (*Heinke*). Die Zeichen +, · und × sollen die Gesamtheit der erblichen Rassenmerkmale (nicht Einzelmerkmale) versinnbildlichen. Jede Rasse stellt eine Population von Individuen dar; von diesen sind 1, 2 Individuen der Rasse *a*, 3, 4, 5 Individuen der Rasse *b*, 6, 7, 8 Individuen der Rasse *c*. Das Individuum 5 sei ausgezeichnet durch das Auftreten einer mutativen, blastogenen Änderung der Erbkonstitution, die die „Tendenz zur Herausbildung des Hominiden" verleihen soll. Sie soll dadurch bemerkbar werden, daß sie überall, wo sie hingelangt und wirksam werden kann, die Konstitution des Keimplasmas hominid umgestaltet.

Die Reihen 2 und 3 sollen in sehr vereinfachter und dadurch schematisierter und übertriebener Weise Migration und Rassenkreuzung darstellen. Was sich in Wirklichkeit im Verlaufe vieler Generationen und in weiten Bezirken abspielt, ist hier in 2 Generationen, eine frühere (Reihe 2) und eine spätere (Reihe 3) zusammengedrängt. Die Kreise stellen Individuen („Probandi") dar, äußerst komplizierte, polyhybride Rassenbastarde. Bei solchen treten 2^{2n} Neukombinationen der Merkmale auf, die, reine, spaltende Vererbung vorausgesetzt, die Ahnenmerkmale zwar stets wieder hervortreten lassen, aber doch in einem bestimmten Verhältnis (2^n) auch rein züchtende Kombinationen bilden (bei 3 Merkmalspaaren 8 von 64, bei 4 Merkmalspaaren 16 von 256 möglichen Kombinationen). Werden derartige Kombinationen isoliert, so bleiben sie hinsichtlich der derart kombinierten Merkmale konstant. Kreuzung führt zu konstanten Neukombinationen. Daneben findet (durch starke Linien hervorgehoben) die Ausbreitung des „Hominidengenes" statt. In der Reihe 3 sind dann besonders ausgezeichnet die beiden Individuen 4 und 8, die das veränderte Keimplasma bereits von zwei Seiten enthalten (darin homozygotisch werden) und das Individuum 7, das es gar nicht besitzt, also die Rasse *b* unverändert verkörpern wird (falls nicht in ihm ebenfalls eine, von jener unabhängige Neubildung erfolgt).

In Reihe 4 ist das Ende des Prozesses, der sich über viele Jahrtausende erstrecken mag, dargestellt: Hominidenstadium mit beginnender Isolierung und Rassenbildung. Die Kreise sind Probandi, die sehr verschiedene genotypische Konstitution besitzen werden, je nachdem sie auf die Formen 4 und 8 der Reihe 3

zurückzuführen sind oder nicht. Die Kombination hat die Rassen $+\cdot$, $+\cdot\times$ und $\cdot\times$ hervorgebracht, die durch den Besitz des Hominidengens mehr oder weniger stark auch phänotypisch den Charakter der menschlichen Spezies aufweisen.

Baut man das gesamte Schema von $a_1 b_1 c_1$ oberhalb abc auf und ändert man das Hominidengen sinngemäß ab, z. B. in ein solches für den Schimpansen, führt man das Schema auch seitlich weiter, so ergeben sich Symbole für die Beziehungen der Ausgangsrassen zu älteren Primatenformen.

Hier zeigt sich klar, daß die „Verwandtschaft übers Kreuz", d. h. das Auftreten gleicher Merkmale bei solchen Formen, die nicht „dichotomisch" durch Stammlinien verbunden sind und auf diese Art auch nie verbunden werden können (s. o.), nur auf diese Weise erklärt werden kann. Schon *Darwin* hat daran gedacht, manche Fälle von paralleler Variation (Pluripotenz *Haecker*) auf diesem Wege zu erklären. Wir müssen uns obiges Schema, wie schon bemerkt, nach oben und seitwärts ausgebreitet und wirklich die einzelnen Punkte durch eine riesige Vielzahl von Probandi ersetzt denken, auch die dazugehörigen Zeiträume in Ansatz bringen, angesichts der sich dann darbietenden verwickelten Beziehungen der Primaten untereinander.

Das „Menschengen", das hinsichtlich seiner Deszendenz als einmaliger Ausgangspunkt zu würdigen ist, ist hinsichtlich seiner Aszendenz dunkel. Es hat seine Geschichte gehabt, ist seinerseits breit in älteren Formenkreisen verwurzelt und bringt seine vererbten Anlagen mit. Die Menschenmerkmale sind also (in Anlehnung an *Klaatsch*) 1. solche, die von älteren Formen vererbt schon vor der Menschwerdung da waren (d. h. auf Anlagen des Primatenkeimplasmas zurückzuführen sind), 2. solche, die mit der Menschwerdung entstanden (d. h. auf einmalige mutative Änderung des Keimplasmas zurückzuführen sind), 3. solche, die nach der Menschwerdung in den einzelnen Rassen unabhängig voneinander entstanden (d. h. als Reaktionen der keimplasmatischen Anlagen auf Reize der Lebensweise hin auftraten, verbunden etwa mit weiteren mutativen Änderungen der Anlagesubstanz). In dem Vorgange unter 2. liegt der Schwerpunkt. Er muß als „allgemeine Konstitutionserschütterung" (*Haecker*) begriffen werden, der sich in der gesamten Organisation auswirkte. Es wird demnach auch nicht anzunehmen sein, daß die Menschenmerkmale in einer hierarchischen Folge allmählich entstanden sind, etwa: Aufrichtung, Veränderung der Wirbelsäule, neue Gleichgewichtslage des Schädels, Veränderungen der Muskulatur, Anpassung des Fußes an die Aufrichtung, der Hand und die Befreiung von vierfüßiger Fortbewegung. Vielmehr dürfte das in typischer Weise reaktionsfähige Keimplasma unmittelbar in jeder Hinsicht Angepaßtes entstehen gelassen haben, ähnlich wie auch beim Übergang vom aquatilen zum terrestrischen Leben kein allmählicher Erwerb der Anpassungen nacheinander, sondern nur die gleichsam schlagartige funktionelle Anpassung an die neuen Verhältnisse in Frage kommen kann (S. 46, 88, 89).

Wir wollen nicht verfehlen, hier darauf aufmerksam zu machen, daß diese Auffassung der Anthropogenese nichts mit solchen Systemen von „Polygenie" zu tun hat, die ohne triftige wissenschaftliche Gründe die Menschen aus mehreren Anthropoiden und gar Säugetierstämmen herleiten. Bekannt ist z. B. das System von *Horst*, der die Europäer vom Schuppentier über Makaken und Schimpansen, die Neger vom Gürteltier über Pavian und Gorilla, die Mongolen von Echidna über Schlankaffen, Gibbon und Orang ableitet. Dies sind Phantastereien, von denen sich die Wissenschaft fernhalten muß.

Bean: The two European types. Americ. Journ. anat. 31. 1923. — *Haecker:* Über Regelmäßigkeiten usw. S. o. — **Klaatsch:* Die Stellung des Menschen im Naturganzen. Vortrag 12 der Sammlung: Die Abstammungslehre. Jena: *Fischer* 1911. — **Leche:* Der Mensch. (Anthropogenese.) 2. Aufl. Jena 1922. — **Lubosch:* Was heißt Monogenie des Menschen? Hier weitere Literatur über Anthropogenese s. o. — *Roux:* Kampf der Teile. Ges. Abhdlg. Bd. 1 s. o., l. c. — *Smith, Elliot:* The morphology of Occipital region of the cerebral Hemisphere in Man and Apes. Anat. Anz., Bd. 24. 1903/04. — *Stockard:* Human types and growth Reactions. Americ. Journ. Anat. 31. 1923. — *Werth:* Der fossile Mensch. Grundzüge einer Paläoanthropologie. Berlin: *Bornträger* 1921. — *Mollison,* vgl. S. 74.

C. Morphologie des Menschen als eines Gliedes höherer Kategorien.

§ 47. Da alle Rassen einer Art sich fruchtbar miteinander kreuzen, so kann kein Zweifel darüber bestehen, daß alle Menschen Glieder einer Art sind. Unsicher sind wir darin, ob auch die ältesten fossilen Menschenreste Individuen unserer Spezies gewesen sind. Da wir Kreuzungen zwischen ihnen und jüngeren (Aurignac-)Menschen für wahrscheinlich halten dürfen (*Oberkasseler*), so sind vielleicht auch jene nur als Rassen zu beurteilen. Anderenfalls würden sie als besondere Spezies neben der heute lebenden Menschenart stehen. Wir hätten dann ein Genus Homo mit Spezies heidelbergensis, neandertalensis (= primigenius) und rezens (*G. Schwalbe*). Da wir diese Frage durch die einzig entscheidende Instanz, das Kreuzungsexperiment, nicht entscheiden können, so spielt sie — an sich von untergeordnetem Werte — für die Wissenschaft keine Rolle. Es muß dabei auch hervorgehoben werden, daß wir strenggenommen sogar hinsichtlich der Anthropoiden den Beweis der unfruchtbaren Kreuzung mit den Menschen noch nicht geführt haben. In der Natur sind Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten ausgeführt worden, meist aber mit dem Erfolg, daß weitere fruchtbare Kreuzungen zwischen dem Bastard und den Elternarten nicht möglich waren. Die Möglichkeit fruchtbarer Kreuzungen zwischen Menschen und Menschenaffen mag zugegeben werden. Daß sie in dem Maße zu fruchtbarer Nachkommenschaft führen sollten, wie die der Menschenrassen untereinander, darf bis auf weiteres als ausgeschlossen gelten.

Die Spezies- und Gattungsmerkmale sind solche, die allen Menschen ohne Ausnahme zukommen. Ihre Anlagen müssen im Keimplasma so fest gebunden vorhanden sein, daß sie sich in jeder Ontogenese, unberührt durch alle Kreuzungen und blastogenen oder somatogenen Änderungen, durchsetzen. Eine Anatomie nur auf Artmerkmale gestützt, würde in manchen Punkten schon recht farblos werden (man denke an Haut, Haare, Gehirn, Brustkorb). Noch mehr und in immer verstärktem Maße würde dies der Fall sein, wenn lediglich die Ordnungs- oder Klassenmerkmale berücksichtigt würden; und doch bietet gerade diese Betrachtungsweise eine unbedingt erforderliche Ergänzung der vom individuellen oder Rassenstandpunkt aus getriebenen Anatomie. Denn sie schlägt die Brücke zwischen der menschlichen Anatomie und der Anatomie der Tiere; und dies nicht etwa als „Ergänzung" des aus der menschlichen Anatomie Bekannten, sondern als Vorbedingung jeder tieferen Einsicht in das Wesen des menschlichen Körperbaues. Eine so behandelte Anatomie ist in höchstem, denkbarem Maße normative Anatomie. Sie nimmt nicht die Organe und Systeme in ihrer individualisierten Gestalt, sieht sogar von der menschlichen Norm ab, will vielmehr zeigen, inwieweit allgemein Säugetier- und Wirbeltiermäßiges, ja sogar allen Metazoen Gemäßes die menschliche Organisation durchdringt.

Der folgende Abschnitt wird dieser Betrachtung gewidmet sein. Wir werden die Architektonik des menschlichen Körpers in der durch den Stoff selbst dargebotenen Folge abhandeln und zunächst die architektonischen Merkmale darstellen, die der Mensch mit Metazoen überhaupt gemeinsam hat (promorphologische Merkmale), sodann die allgemeinen Wirbeltiermerkmale, aus deren Darstellung sich ein Verständnis der Gliederung des Körpers in Rumpf, Kopf, Hals und Gliedmaßen und des inneren Aufbaues dieser Abschnitte ergeben wird. Daran müßte sich die Darstellung der Systeme und Organe des Menschen vom Standpunkt der vergleichenden Anatomie anschließen, von der aber hier zugunsten einer besonderen Darstellung abgesehen werden muß (vgl. das Vorwort).

1. Promorphologie des Menschen.

a) Antimerenlehre.

§ 48. Unter den architektonischen Formgesetzen, die den menschlichen Körper beherrschen, sind keine von so grundlegender und zugleich ins Auge fallender Bedeutung als die von der Polarität und Symmetrie. Wenn wir Scheitel und Steiß, rechte und linke Seite des Körpers, Bauch und Rücken

durch Linien verbinden, so erhalten wir die Achsen des Körpers, die Längs- oder Hauptachse und die beiden Nebenachsen. Durch je zwei von diesen Achsen gelegte Ebenen sind die Medianebene (durch Hauptachse und Dorsoventralachse), die Transversal- (durch Haupt- und Transversalachse) und die Horizontalebene (durch beide Nebenachsen).

Die Polarität teilt der menschliche Organismus mit den meisten tierischen und pflanzlichen Organismen. Man versteht darunter die Verschiedenheit in der Ausbildung der Pole, d. h. der Endpunkte der Hauptachse des Körpers. Bei den Pflanzen am reinsten ausgeprägt, deren eines Ende dem Licht entgegen, deren anderes in die Erde hineinwächst, ist beim Tier Pol und Gegenpol nur durch die Konstruktion der Achsen und die Feststellung von Verschiedenheiten an beiden Polen zu erkennen. Bei allen ist ein oraler und ein aboraler Pol zu unterscheiden.

Das Wesen und die Entstehung der Polarität, die wir als Erscheinung so gut kennen, ist uns noch nicht erschlossen. Eine Einwirkung der Massenteilchen aufeinander, die sie zur Anordnung in bestimmter Richtung zwingt, wird als Ursache, die schon während der Entwicklung des Organismus wirkt, angenommen (*Wilhelmi*, *Driesch*). Sie äußert sich nicht nur in der Anordnung der Teile längs der Hauptachse, sondern auch in der Anordnung der Extremitäten, wo die Ausdrücke „proximal" und „distal" der Erscheinung der Polarität Ausdruck geben. Die Polarität des Körpers ist im allgemeinen als unverrückbar anzusehen, kann aber unter künstlichen Bedingungen umgekehrt werden. Von den Pflanzen ist es bekannt, wie leicht der Pol in den Gegenpol verwandelt werden kann. Aber auch bei Tieren ist durch die Vorgänge bei der Regeneration verlorener Körperteile eine Veränderung der Polarität zu erreichen, wenn z. B. dort, wo ein Schwanz entstehen sollte, ein Kopf auswächst, oder wenn bei einer Extremität durch den Regenerationsvorgang da ein Fuß entsteht, wo ein Knie hätte erzeugt werden sollen. Man bezeichnet ein solches Verhalten als Heteromorphose (vgl. *Dürcken*).

Um die Hauptachse ist die Masse des menschlichen Körpers so herumgelagert, daß sie nur durch eine einzige Ebene, die wir die Medianebene nennen, in zwei Hälften zerlegt werden kann; diese Hälften sind nicht kongruent, nicht miteinander vertauschbar, sondern einander spiegelbildlich ähnlich. Die einander entsprechenden Punkte jeder Körperhälfte sind von der Medianebene annähernd gleich weit entfernt, und jeder Punkt innerhalb des Körpers ist hinsichtlich des Koordinatenkreuzes der drei Achsen in seiner Lage fest bestimmt. Auch diese Form, deren Wesen zu mancherlei Überlegungen herausfordert, teilt der menschliche Körper mit einer großen Reihe von Tieren und Pflanzen, die man im allgemeinen Bilateralia nennt, obwohl dieser Name nicht vollständig erschöpfend ist und seine noch möglichen Unterabteilungen nicht erkennen läßt.

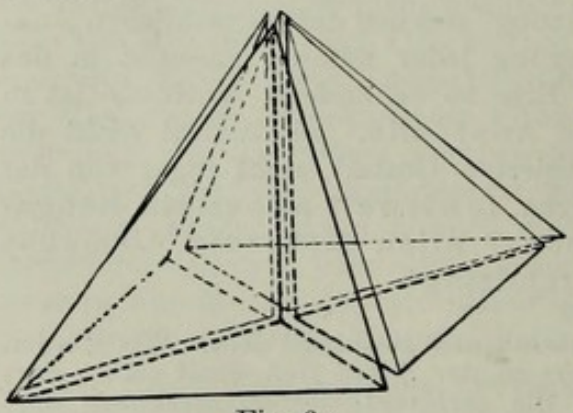


Fig. 6a.

Es ist unter denjenigen Fällen, in denen der Körper nur durch eine Ebene in zwei Hälften geteilt werden kann, noch große Mannigfaltigkeit möglich, je nachdem durch diese Ebene nur zwei oder auf jeder Seite mehrere Gegenstücke („Antimeren") entstehen, und je nachdem die entstehenden Antimeren einander nur ähnlich oder aber kongruent sind. Es hängt dies von der Anordnung des Achsen und ihrem gegenseitigen Verhältnis zueinander ab. Das eine der beiden durch die Skizze wiedergegebenen Verhältnisse Fig. 6a zeigt eine bilateral-symmetrische Anordnung mit vier Antimeren, deren je zwei kongruent sind. Die stereometrische Grundform ist hier ein Rhombus, mit gleichen Seiten und darüber errichteten Pyramiden. Die Nebenachsen sind gleich lang. Die dem menschlischen Körper zugrunde liegende Grundrißfläche ist aber (*Haeckel*) ein gleichschenkliges Dreieck, über dem

eine abgestumpfte Pyramide errichtet ist Fig. 6b. In der Skizze sind die beiden Hälften des Körpers so auseinander geschoben, daß die beiden, das gleichschenklige Dreieck der Grundfläche zusammensetzenden rechtwinkligen Dreiecke zu erkennen sind. An dieser Konstruktion unterscheidet man die Hauptachse mit den beiden polar verschiedenen Endpunkten (Scheitelpol, Afterpol) und die senkrecht zu der Hauptachse stehenden, ungleich langen und die Hauptachse nicht halbierenden Neben- oder Kreuzachsen.

Haeckel hat für Wesen mit dieser Art von bilateraler Symmetrie den Namen der Zeugiten geschaffen, der ausdrücken soll, daß hier zwei miteinander verbundene, einander ähnliche Einzelwesen ein neues Gesamtwesen bilden. In der Tat hat die neuere Erforschung der Zeugiten gezeigt, daß den beiden Hälften auf dem Stadium von zwei Furchungszellen wirklich ein hohes Maß von Selbständigkeit innewohnt (vgl. später § 87). *E. Haeckel* hat bereits vor langer Zeit darauf hingewiesen, daß in allen technischen Einrichtungen zur Fortbewegung das Prinzip der Zeugiten gewahrt sei. Offenbar ist die Massenverteilung und die polare Verschmälerung der Körper (Strömungsflächen), der Überwindung von Widerständen in Wasser und Luft äußerst günstig. All unsere Fortbewegungsmittel zu Lande, zu Wasser und in der Luft sind Zeugiten.

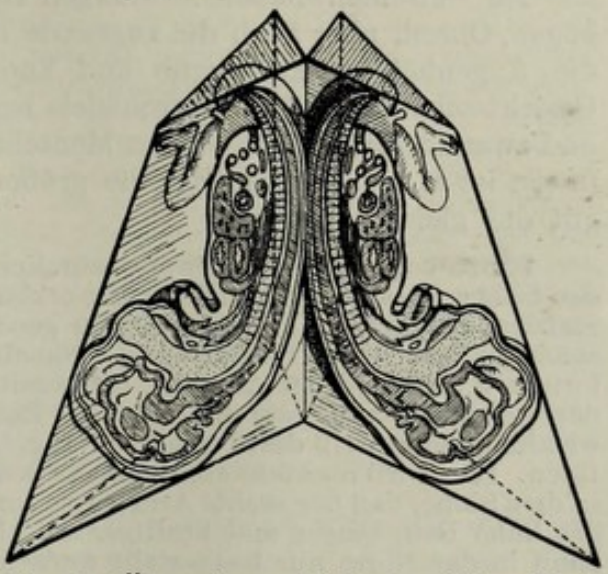


Fig. 6b. Über einem gleichschenkligen Dreieck ist eine abgestumpfte Pyramide errichtet. Der von der Form umschlossene Körper ist eingezeichnet; die Pyramide halbiert, die Hälften auseinander geschoben.

Während vorderes und hinteres Stück und Rücken- und Bauchfläche des Körpers in hohem Maße ungleich sind, sind die durch die Medianebene entstehenden Hälften annähernd Gegenstücke, Antimeren. Diese beiden Antimeren des Körpers werden als rechte und linke bezeichnet, jedes Antimer von so auffälligen, zunächst funktionellen Besonderheiten, daß es sogar an Bezeichnungen, wie „rechter" und „linker" Mensch nicht gefehlt hat. Die in der Rechtshändigkeit am deutlichsten in die Erscheinung tretende größere Geschicklichkeit und Muskelkraft der rechten Seite wird durch die häufig vorhandene feinere Sensibilität der linken Körperseite wettgemacht; es ist die im allgemeinen vorhandene spiegelbildliche Symmetrie nie eine funktionelle (physiologische) Symmetrie. Es ist sogar nachgewiesen worden, daß physiologisch in dem möglichen Kraftaufwand beider Seiten erhebliche Unterschiede vorkommen, so daß die Gesamtbewegung des Körpers, wenn sie unabsichtlich erfolgt, z. B. bei gehetzten Tieren, niemals zu einer gradlinigen Fortbewegung führen kann, sondern entsprechend der größeren Wirkung der einen Körperseite zur Spiral- oder Kreisbewegung werden muß (*Guldberg*).

Nicht zu verwechseln mit der morphologischen Differenzierung von rechts und links ist die psychologische Rechts- und Linksvorstellung, die bei vielen Menschen unvollständig ausgebildet ist oder fehlen kann. Solchen Menschen fehlt mehr oder weniger, die Fähigkeit, rechts und links zu unterscheiden (*Elze*).

Aber auch morphologisch ist die Symmetrie des Körpers nur in den allergröbsten Umrissen vorhanden, denn im einzelnen ist der menschliche Körper, um in der Hauptsache von diesem zu reden, ein stark unsymmetrisches Gebilde. Die Kenntnis dieser Asymmetrien ist für den Arzt und Anatomen gleich wichtig, vor allem, weil sie gesetzmäßig sind und vielfach das Verständnis für die Verhältnisse der topographischen Anatomie eröffnen. Wir können von äußeren und inneren Asymmetrien sprechen.

Äußere Asymmetrie.

§ 49. Von der Mittellinie aus gerechnet ist die eine Körperhälfte stets anders als die andere gestaltet. Gleichwertige Organe, wie die Brustwarzen, Augen und Nasenhälften sind von der Mittellinie stets ungleich weit entfernt oder ungleich hoch. Das geht so weit, daß von einer Symmetrie im strengen Sinne überhaupt nicht gesprochen werden kann, und daß die zwei Hälften des Gesichtes z. B. ganz verschiedene Proportionen aufweisen.

Auffälligerweise haben die Künstler des Altertums dies bereits frühzeitig erkannt, und die schönsten Statuen, z. B. der Kopf der Venus von Milo (*Hasse*), zeigen bereits diese Asymmetrie, die, wie wir sagen müssen, geradezu einen wesentlichen Reiz bei der Betrachtung des Gesichts ausmacht. Es scheint so zu sein, daß das, was uns an einem Antlitz anzieht, gerade dessen Unregelmäßigkeit ist, während — wie *Hasse* sagt — vollkommene Ebenmäßigkeit vielleicht schön ist, aber gleichzeitig „einförmig und uninteressant" erscheinen würde.

Im einzelnen haben Messungen ergeben, daß Augen, Nase, Mund, Jochbögen, Ohren, aber auch die zugrunde liegenden Teile des knöchernen Skeletts, die Augenhöhlen, knöcherne und knorpelige Nase, die einzelnen Teile des Gesichtsschädels und Gehirnschädels beiderseits typisch ungleich geformt sind, und zwar so, daß bei dem einen Menschen die eine, bei dem anderen die andere (meist ist es die linke Hälfte) die größeren Werte ergibt. Für Hals und Rumpf gilt das gleiche (*Hasse*).

Hinzu kommen nun aber eigentümliche Verhältnisse der Gliedmaßen, die durch das bisher Gesagte noch nicht völlig erklärt werden können. Die genannten Asymmetrien verdanken ihre Entstehung gewiß nicht dem Gebrauch, auch nicht besonderen statischen Einflüssen. Vielmehr sind sie wahrscheinlich der Ausdruck formativ verschiedener Anlagen, die bereits im Ei vorhanden waren, vielleicht auch der Ausdruck von raumbeengenden Einflüssen während der intrauterinen Entwicklung. Man weiß darüber noch wenig. Anders stehen die Dinge bei den Extremitäten. Hier wird meistens eine Verschiedenheit zwischen rechts und links beobachtet in dem Sinne, daß der rechte Arm länger und dicker als der linke ist, und umgekehrt, das linke Bein länger und kräftiger ist als das rechte. Ob ein Paar Stiefel paßt, kann in der Norm nur festgestellt werden, wenn wir den linken Stiefel anprobiert haben. In diesem Falle erscheinen auch alle Rumpfabschnitte rechts breiter und von vorn nach hinten tiefer als links. Auch das Gewicht der rechten Körperhälfte ist größer als das der linken. Der Schwerpunkt ist nach rechts verlagert. Es finden sich aber auch gelegentlich gerade die umgekehrten Verhältnisse an den Gliedmaßen. Dies alles hängt nun nicht mehr von Wachstumsverschiedenheiten allein ab, sondern ist auf formale Asymmetrien der Wirbelsäule zurückzuführen (*Hasse*). Fast niemals nämlich steht die Wirbelsäule in der Mittellinie; fast stets weicht sie vielmehr im Sinne einer physiologischen Skoliose nach rechts oder nach links von der Mittellinie ab. Ist sie, was in der Mehrzahl der Fälle zutrifft, in der Brustgegend nach rechts gekrümmt, so biegt sie sich in der Halsgegend ausgleichend nach links, in der Lendengegend ebenfalls ausgleichend nach links. Die Folge ist Tiefstand der rechten Schulter, Hochstand des rechten Darmbeins, so daß der rechte Arm länger als der linke erscheinen muß. Bei Krümmungen der Wirbelsäule im entgegengesetzten Sinne ist das Gegenteil für die Extremitäten der Fall. Über die Ursachen dieser eigentümlichen Wirbelsäulenkrümmungen ist nichts bekannt. Wie wir alsbald sehen werden, kommen zu dieser Erklärung der verschiedenen Extremitätenlänge noch andere Momente hinzu, die ihre verschiedene Dicke erklären.

Innere Asymmetrie.

Wir können hier unterscheiden zwischen den Asymmetrien der paarigen und der unpaarigen Organe des Körpers. Die paarigen Organe, Großhirn, Sehorgane, Gehörorgane, Speicheldrüsen, Lungen, Thymus, Nieren, Nebennieren, Keimdrüsen, aber auch Rippen und der Anlage nach auch das Brustbein, sind bei gleichem Grundplan doch jederseits an Gestalt verschieden, was scheinbar, z. B. bei den Lungen, eine Folge der Entwicklung innerhalb verschieden gestalteter Räumlichkeiten ist. Aber ganz abgesehen davon, daß dann die Frage

erhoben werden muß, warum denn die Räumlichkeiten selbst verschieden sind, ist jedenfalls diese Asymmetrie bereits eine vererbte, da sie sich bereits bei der ersten Anlage der Lungen als kleiner Sprosse an der Vorderwand des Darms zeigt (*Bender, Heidenhain, Heiß*). Die Frage ist hier und in ähnlichen Fällen nicht, wie die Asymmetrie entsteht, sondern wie die so seltene Symmetrie der Lungen überhaupt zustande kommen kann. In anderen Fällen, wie bei den Nebennieren, scheint eine mechanische Erklärung ihrer Gestalt ebenfalls nur zum Teil durch die gebotene Räumlichkeit, z. B. die der rechten unterhalb eines Zipfelchens des rechten Leberlappens, erklärt werden zu können. Die Gestaltverschiedenheiten sind aber schon bei den Anlagen beider Nebennieren angedeutet.

Praktisch die bedeutsamste Symmetrie der paarigen Organe stellt die des Großhirns dar, indem hier rechts und links verschiedene Ausbildungsgrade von im Prinzip gleich angelegten Teilen vorhanden sind. Es offenbart sich das vorzugsweise an dem als Sprachzentrum bezeichneten Oberflächenbezirk im Bereich der dritten Stirnwindung links. Diese Bevorzugung erstreckt sich aber nicht nur auf das Sprachzentrum, sondern auf die gesamte motorische Zone, wodurch bei der Kreuzung der Nervenbahnen die Rechtshändigkeit des Menschen zustande kommt, die aller Wahrscheinlichkeit nach eine Linkshirnigkeit ist. Hierin kommen individuelle Schwankungen vor (Linkser). Diese funktionelle Verschiedenheit führt dazu, daß die rechte vordere Extremität, die funktionell am meisten beansprucht wird, dicker ist als die linke. Zu jener obenerwähnten scheinbaren Verlängerung kommt also eine tatsächliche Dickenasymmetrie hinzu. Bei der hinteren Extremität scheint außerdem die linke, als an sich längere, beim Stehen (Standbein) bevorzugt zu werden und daher dicker zu sein. Obwohl das nicht ganz einhellig beurteilt wird, ist jedenfalls die Tatsache merkwürdig, daß in der Regel der Mensch „Beinlinkser" ist (z. B. Antreten mit dem linken Bein beim Marschieren). In dieser Kombination: rechter Arm, linkes Bein, erscheint die Gangart übers Kreuz, wie sie bei Vierfüßern vorhanden ist, auch beim Menschen wieder; final betrachtet verhilft sie dem Vierfüßler zur dauernden Horizontallage des Körpers auch bei der Fortbewegung, die beim Paßgang gestört würde.

Über die Ursachen der Rechtshändigkeit (*Gaupp*) sind wir noch völlig im Dunkeln, obgleich die Asymmetrie des Aortenbogens mit der besseren Versorgung der linken Gehirnhälfte damit in Zusammenhang gebracht und bis heute als einleuchtendste Erklärung betrachtet wird. Der gewichtigste Einwand dagegen ist wohl der, daß bei Situs inversus keineswegs Linkshändigkeit aufzutreten braucht, wie es ja nach jener Theorie der Fall sein müßte. Hinsichtlich der Säugetiere und Vögel, die man zu beobachten Gelegenheit hatte, wird zwar Verschiedenheit in der Länge der Gliedmaßen zwischen rechts und links angegeben (*Guldberg, Mollison*), aber ob bei den Tieren Rechts- und Linkshändigkeit vorkommt, ist zur Zeit noch unsicher. Vielleicht ist gerade sie ein gezüchtetes Menschenmerkmal.

Eine besondere Stellung nehmen die paarigen Sinnesorgane am Kopfe ein. Sie stellen die spiegelbildliche Ähnlichkeit am reinsten dar. Das eine Auge ist in all seinen Teilen der vollkommene Situs inversus des anderen. Betrachten wir die komplizierte Nervenversorgung, durch die die gleichsinnige Bewegung beider Augen gewährleistet wird, und die Sehnervenkreuzung, so ist es unmöglich, sich vorzustellen, daß diese ganze Einrichtung entstanden sei, etwa aus der Teilung einer einheitlichen (zyklopischen) Anlage. Die zentrale Kompensation der Antimerie der Bulbi und ihrer Muskeln, wie sie in der koordinierten Augenbewegung zutage treten (Kreuzung der Oculomotoriusbahnen, die zum M. rectus internus führen, ungekreuzte Abduzensbahn (Rectus lateralis) ist vom Standpunkt der Anpassungslehre ein so schwieriges Problem, daß ein Verständnis auf diesem Wege ausgeschlossen erscheint.

Ganz ähnlich ist es bei dem Raumsinnesorgan; dessen Teile, z.B. der horizontale Bogengang, empfangen für beide spiegelbildlich gleiche Teile auf beiden Seiten entgegengesetzte Reizzeichen, die vom Gehirn so gedeutet werden können, daß sich die Reize für beide Seiten summieren, während, wenn beide Seiten kongruent wären, sich die gleichen Reizzeichen auf beiden Seiten in ihrer Wirkung aufheben

müßten. (Bei einer Drehung des Kopfes nach rechts fließt im rechten horizontalen Bogengang die Endolymphe zur Ampulle und nimmt die Kupula mit = starkem Nystagmus zur gleichen Seite, d. h. nach rechts; im linken horizontalen Bogengang geht bei derselben Bewegung der Strom der Endolymphe zum glatten Schenkel und nimmt die Kupula mit = schwachem Nystagmus zur entgegengesetzten Seite, d. h. ebenfalls nach rechts. Beide Wirkungen verstärken sich.)

Sehr ausgedehnte Asymmetrien zeigt endlich das Achsenskelett (einseitige Ausbildung von Halsrippen, 13 Rippen, Übergangswirbel, der auf der einen Seite Sakral-, auf der anderen Lumbalwirbel ist usw.). Jede Seite des Achsenskeletts kann hier selbständig variieren, ja es können durch „Schaltwirbel" auf der einen Seite mehr Wirbel als auf der anderen vorhanden sein (vgl. *Fischel* und *Stieve*).

Was die unpaarigen Organe des Körpers anlangt, so sind die meisten von ihnen aus einer ursprünglich paarigen Anlage hervorgegangen. Dies gilt sogar für einige Skeletteile, wie z. B. das Brustbein, das aus einer Verschmelzung der paarigen Rippenbögen hervorgeht. Selbst ein Organ wie das Herz ist anfänglich ganz, ein Organ wie die Aorta wenigstens zum Teil paarig angelegt. Als unpaariges Organ von Anfang an tritt nur das Darmrohr, die Harnblase (auch diese nur mit ihrem entodermalen Anteil; das Trigonum vesicae ist paarig angelegt) und die untere Hohlvene auf. Aber auch Darm und untere Hohlvene liegen anfänglich median, und erst im Laufe der embryonalen Entwicklung, allerdings schon sehr früh, tritt eine Verschiebung auf.

Die erste Verschiebung, die bemerkbar wird, ist die Verlagerung der Leber nach rechts, des Herzschlauches nach links, letzteres beim Hühnchen schon am dritten Tage der Bebrütung. Im einzelnen gestalten sich die Dinge folgendermaßen:

Das Verdauungsrohr, anfangs symmetrisch in der Medianebene des Körpers gelegen, tritt weiterhin mit seinem Anfangsteil (Oesophagus) nach links, so daß es unterhalb des Kehlkopfes links neben der Luftröhre sichtbar und erreichbar wird. Die Speiseröhre kreuzt folglich weiterhin den linken Bronchus und tritt links von der Aorta durch das Zwerchfell. Der Magen tritt in die linke, das Duodenum in die rechte Bauchhälfte; das Jejunum liegt vorzugsweise wieder links, das Ileum rechts. Von den großen Drüsen des Darmkanals tritt die anfangs symmetrisch entfaltete Leber ganz nach rechts, das Pankreas nach links; die Milz wird ganz nach links verschoben. All diese Verschiebungen, die während der ersten Fötalzeit (bis zum 3. Monat) eintreten, haben weitgehende Folgen für die Ausbildung des Situs der Brust und Bauchorgane. Indem z. B. die Leber ihren rechten Lappen stark entfaltet und seine Konvexität an der oberen und hinteren Bauchwand (Zwerchfell) anwachsen läßt, entsteht im Verein mit der Linksverlagerung und Drehung des Magens, die dem Verständnis des Anfängers Schwierigkeiten bereitende Bildung der Bursa omentalis (vgl. Fig. 57).

In den Brustorganen gehen ähnliche, aber nicht so tief eingreifende Veränderungen vor sich. Das Herz tritt in die linke Hälfte des Thorax. Dadurch wird die linke Pleurahöhle in querer Richtung enger, während die rechte zwar breiter wird, aber durch die Entwicklung der Leber an Höhe verliert. Der anfänglich in der Mitte vorn am Halse gelegene aufsteigende Teil der Aorta entsendet arkadenförmig um den Schlund herum nach rückwärts die Kiemenarterien (sechs an Zahl), die sich rückwärts zu einem Längsstamm (Aorta descendens) vereinigen. Dieser Gefäßkorb wird stark asymmetrisch, indem ein einziger Bogen (der vierte) sich links zum Aortenbogen ausbildet, während die uns bekannten großen Äste dieses Bogens aus dem ursprünglichen Bogensystem gleichsam herausgeschmolzen werden. Dies ist wieder von weittragenden Folgen für den Situs (Lage der Aorta links von der Wirbelsäule, Beziehungen zum linken Bronchus, größere Länge der rechten Interkostalarterien, Verlauf der A. anonyma von links nach rechts vorn über die Luftröhre hinweg. Die Lagerung des rechten Vorhofes des Herzens führt wegen des günstigeren Abflusses des Bluts zur stärkeren Ausbildung der rechts gelegenen Teile des Systems der oberen Hohlvene.

Die ursprüngliche Vena cava superior sinistra leitet ihr Blut durch eine „Anastomosis intercava superior" in die rechte obere Hohlvene. Diese Anastomose wird zur Vena anonyma sinistra, die ursprünglich in den Sinus coronarius (Rest des Ductus Cuvieri) einmündete. Dies Endstück geht zugrunde; es kann aber normalerweise persistieren. Durch die Verlagerung des Herzens gewinnt auch

die Vena azygos stärkere Ausbildung; die zu ihr ursprünglich symmetrische linke Vene wird zum Teil in sie aufgenommen und dadurch zur „hemiazygos". Die Verlagerung der Leber nach rechts führt auch die Pfortader in die rechte Seite des Bauches hinein. Die rechts verlaufende untere Hohlvene führt die V. spermatica sinistra zu dem Umweg über die V. renalis.

Nicht nur einfache Verlagerungen finden statt, sondern auch Drehungen dieser unpaarigen Eingeweide. Das Herz dreht sich um seine Längsachse nach links, kehrt also seine rechte Fläche nach vorn. Der Vorderdarm dreht sich umgekehrt nach rechts, kehrt also seine linke Fläche nach vorne. Sehr kompliziert verlaufen die Drehungen im Mitteldarm. Das alles beeinflußt den Verlauf der Nerven. (Linker N. phrenicus tiefer im Mediastinum als rechts, linker Vagus vor der Speiseröhre und an der Vorderfläche des Magens, rechter hinter der Speiseröhre und an der Hinterfläche des Magens.) Erwähnt sei schließlich auch die durch asymmetrische Ausbildung der Endgebiete oder Durchgangsgebiete hervorgerufene Asymmetrie wichtiger Nervenstämme. (Linker Vagus zur Leber, rechter zum Darm; linker N. recurrens am Halse tiefer als rechts, da er um den Aortenbogen in die Tiefe dringen muß, im Gegensatz zum oberflächlich sich um die A. subclavia schlingenden rechten.)

In seltenen Fällen tritt die gesamte Asymmetrie des Körpers umgekehrt auf; was normal rechts liegt, liegt links und umgekehrt, so daß der Situs der eröffneten Leiche so aussieht, als ob eine normale Leiche vor den Spiegel gestellt würde. Es sind nicht nur die gröberen Lageverhältnisse umgekehrt, sondern auch bis ins kleinste die sonst rechts und links vorhandenen Abweichungen im Verlauf der Nerven und Gefäße (Situs solitus und Situs inversus totalis, auch Heteropositio viscerum). Während man den inversen Situs einzelner Organe (z. B. des Herzens) unter die Mißbildungen zu rechnen hat, stellt der total invertierte Situs keine Mißbildung, sondern eine Bildungsvarietät dar, die allerdings sehr viel seltener ist, als andere Varietäten des gewöhnlichen Situs (Literatur bei *E. Schwalbe*). Von Situs inversus sind eine ganze Anzahl von Fällen bekannt; sie sind neuerdings auch häufiger während des Lebens festgestellt worden. (Das Herz schlägt rechts, der linke Hoden steht höher als der rechte [sicheres Zeichen für Situs inversus] Röntgenbilder des Darmkanals.)

§ 50. Die Asymmetrien, die der Mensch und die Säugetiere aufweisen, sind verhältnismäßig gering im Vergleich zu denen der Tierwelt überhaupt (*Brandt, Haecker, Rabl, Theel, Werner*). Asymmetrie erscheint dadurch geradezu als das herrschende Prinzip.

Asymmetrien des ganzen Körpers zeigen im höchsten Grade die Schnecken mit ihren rechts- oder linksgewundenen Spiralen; Verlagerungen und Drehungen des Darmrohres und seiner Anhänge sind ganz allgemein vorhanden. Einseitig stärkere Ausbildung der Lungen und Geschlechtsorgane bei langgestreckten Tieren (Amphibien, Reptilien) sind bekannt, ebenso Verschiebungen, so daß eine Keimdrüse vor der anderen liegt (Schlangen). Einseitige Ausbildung kann bis zum Schwunde des anderen Organes gesteigert sein (Keimdrüsen der Vögel, *Stieve*; vgl. für all das die hübsche Zusammenstellung *Werners*). Lebensweise und Haltung des Körpers führt zu Asymmetrien der Gestalt, wie beim Amphioxus und als bekanntestem Beispiel bei den Pleuronektiden (Flundern).

Über die Entstehung der Asymmetrien sind seit *K. E. v. Baer* zahlreiche Vermutungen geäußert worden, wie Lage des Embryo rechts auf dem Dottersack, veranlaßt durch die linke Lage des Herzens, Krümmungen des Embryo, Raumbeengungen (vgl. *Brandt, Haecker, Werner*). Dies führt folgerichtig auf die Frage nach dem Wesen der Symmetrie und Asymmetrie und in welchem Verhältnis die Antimeren zueinander stehen. Hat es jemals überhaupt Zeugiten von völliger Symmetrie gegeben, und ist die heute als Regel zu betrachtende Asymmetrie etwas Gewordenes oder ist sie etwas Gegebenes? Daß ersteres wenigstens teilweise der Fall ist, lehrt das Beispiel der Pleuronektiden, auch scheint für eine oberflächliche Betrachtung

der Schluß unabweisbar, daß z. B. Raumbeengung und Streckung des Leibes, wie bei Schlangen, die Asymmetrien hergerufen habe. Hierbei ist aber im Auge zu behalten, daß doch nur eine Steigerung der allgemeinen Asymmetrie vorliegt, welche das Gegebene zu sein scheint. Die Phylogenese führt uns hier vor Grenzen, da wir überall zwar eine Steigerung der Asymmetrie, aber nie eine wirklich völlige Symmetrie des Gesamtorganismus feststellen können. Auch die Ontogenese führt uns zwar weit, aber doch nicht bis zur völligen Durchleuchtung des Dunkels, das über der Antimerie der Zeugiten schwebt. Weit führt sie uns insofern, als sich gezeigt hat, daß die Symmetrieverhältnisse des ausgebildeten Organismus oft bereits im reifen Ei vorgebildet sind (*O. Schultze, Rabl*).

Besonders merkwürdig tritt diese Tatsache gerade bei den höchst asymmetrischen Schnecken hervor (*Rabl*), deren reife Eier bereits eine spiralige Polstrahlung und weiterhin eine spiralige Anordnung des Protoplasmas besitzen. Die Richtung dieser Spiralen fällt bereits mit der zusammen, die das Gehäuse des ausgebildeten Tieres besitzt, ist also im Ei schon entweder links oder rechts gewunden, so daß hier mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit auf eine spiralige Struktur der das Eiplasma zusammensetzenden molekularen Bestandteile geschlossen werden kann.

Für das unbefruchtete Froschei hat *O. Schultze* Bilateralität nachgewiesen; so dürfen wir annehmen, daß die Symmetrieebene bereits im unbefruchteten Ei durch die Massenverteilung und die gegeneinander gerichtete Einwirkung der Elementarteile, mögen diese sein, welche sie wollen, vorgebildet ist. Das Eindringen eines Samenfadens scheint zur Herstellung einer bestimmten Massenverteilung des Materials und damit zur Fixierung der Symmetrieebene nicht notwendig zu sein, da ja auch parthenogenetische Fortpflanzung zu bilateral-symmetrischen Formen führt (*Driesch*).

Vielfach ist die Frage damit verknüpft worden, ob die erste Furche des Eies Beziehungen zur späteren Medianebene besitze? Es gibt Fälle, wo sie das tut; sie sondert hier in der Tat das Material für rechts und links, und es liegt diese erste Furche dann gleichzeitig in derjenigen Ebene, in der das eindringende Spermium den Anfang seiner Bahn zurückgelegt hat. In solchen Fällen ist wahrscheinlich entweder bereits am unbefruchteten Ei die Symmetrie stark ausgeprägt oder sie wird es unter dem Reiz der Einwanderung des Spermiums. Bei normalem Ablauf der Befruchtung ist anzunehmen, daß das Spermium nicht erst einen solchen Reiz auszuüben hat, vielmehr in der bereits gegebenen Symmetrieebene eindringt (*O. Schultze*). Daß aber wirklich vom Spermium unter Umständen eine umordnende Wirkung ausgeübt werden kann, geht aus denjenigen Fällen hervor, in denen das Spermium durch künstliche Befruchtung an bestimmter Stelle in das Ei einzutreten veranlaßt wurde, und dann die erste Furche in der Ebene, in der das Spermium eingedrungen war, durchschnitt. Allgemein läßt sich obige Frage schon aus diesem Grunde demnach nicht bejahen; es sind außerdem viele sicher festgestellte Fälle bekannt, in denen die erste Furche überhaupt keine Beziehung zur späteren Symmetrieebene besitzt; hier scheint dann die Symmetrie des unbefruchteten Eies noch nicht stark ausgesprochen zu sein und sich erst später zu entwickeln.

Auch noch auf späteren Entwicklungsstadien ist die Symmetrie oder besser die Eigenheit der Struktur, die zu den dem künftigen Organismus eigentümlichen Symmetrieverhältnissen führen soll, beeinflußbar. Es gelingt nämlich, durch Zerstörung von Eibestandteilen z. B. auf dem Stadium der Medullarplatte, von einem Punkte aus den gesamten Situs zu verändern, z. B. Situs inversus zu erzeugen (*Spemann, Wilhelmi*).

Dies alles zeigt uns, daß die „Bilateralstruktur" der Organismen, die man sich gleichnisweise nach Art der in einem Kristallsystem herrschenden Gesetzmäßigkeiten vorstellen kann, doch nicht, wie bei den Kristallen, etwas Starres, Unabänderliches, vielmehr etwas Labiles, Aktives ist, etwa so, daß sich die Teile in einer Art Gleichgewicht befinden, das nach Verschiebung der Massenteilchen in einen neuen Gleichgewichtszustand übergehen kann.

In welcher Weise man sich aber die Wirksamkeit der hier gebundenen Kräfte vorstellen soll, wie also der Einfluß, den die eine Seite auf die andere ausübt, zu beurteilen ist, darüber fehlt uns zur Zeit jede Klarheit.

Von Wichtigkeit sind die Erfahrungen, die man gemacht hat, wenn man die Natur experimentell veranlaßte, ein Antimer, das man zerstört hatte, neu zu bilden. Das ist bei Amphibieneiern möglich gewesen (§ 87 ff.), wo nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln ein halber Embryo entstand, der dann sein Antimer ergänzte, sei es durch Neubildung aus dem Rest der zerstörten Zelle, sei es bei völliger Isolierung durch völlige Neubildung (Postgeneration *Roux*). Auch ist die Regulierung der Symmetrie in sinnreicher Weise beobachtet worden bei der Ergänzung kleiner, in sich symmetrischer, aber gelegentlich asymmetrisch auftretender Skeletteile in der Haut der Echinodermen (*Wilhelmi*). Aus den bei all diesen Vorgängen beobachteten Erscheinungen hat man geschlossen, daß Polarität und Symmetrie eine Art abhängigen Wachstums darstellen, derart, daß ein gegebenes Massenteilchen einen richtenden Einfluß auf Nachbarteilchen auszuüben imstande sei. Es sollen bei der Polarität Reize vorhanden sein, die von Vorhandenem Verschiedenes, bei der Symmetrie solche, die von Vorhandenem Gleiches entstehen lassen. Hierfür scheint auch die bisher noch nicht erwähnte merkwürdige Erscheinung der „Nebensymmetrie" (*Bateson*) zu sprechen, d. h. der Vorgang, der z. B. eine menschliche Hand in ein in sich symmetrisches Gebilde verwandelt (sechs Finger, je drei gegen eine Symmetrieebene geordnet u. v. a., vgl. bei *Wilhelmi*). Hier scheint solch ein Richtungsreiz von den vorhandenen Fingern auszugehen, der sich durchsetzen kann, wenn durch Variationen der Handanlage die normalerweise dominierende Polarität und Asymmetrie in ihren Wirkungen geschwächt sind. Man könnte sich demnach das normale Geschehen hier als kombinierte Wirkung des Polaritäts- und Symmetriereizes vorstellen, die sich die Wage halten. Doch handelt es sich hier nur um eine, wenn auch gut begründete, Theorie der Asymmetrie, nach welcher sie als Ausdruck verschieden starker Richtungsreize aufgefaßt werden kann. Jedes Antimer hätte danach Anteil an der Bestimmung der künftigen Lage jedes Organes. Völlige Symmetrie würde entstehen, wenn die richtenden Reize beiderseits gleich stark wären; stärkste Asymmetrie, wenn der Reiz einer Seite ganz fehlt.

Damit ist freilich die Frage nach dem formalen Wert der Antimeren nicht beantwortet; denn Symmetrie ist dann eben doch ein Gegeneinanderwirken zweier gegebener autonomer Reizträger, nicht aber wie beim Ergänzungsexperiment die Wirkung von Wachstumsreizen schlechthin. Vielleicht vermag die Frage des Situs inversus hier noch einmal Licht zu verbreiten, über die in jüngster Zeit wichtige Beobachtungen gemacht worden sind. Es hat sich gezeigt, daß bei Doppelbildungen, die am Schwanz zusammenhängen, die vorderen Enden häufig entgegengesetzten Situs zeigen, und zwar der rechte meist, aber nicht stets einen inversen Situs (*Spemann*). *Rauber* hat nun zuerst die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß zwischen einer Doppelbildung und einer vollkommenen Zwillingsbildung nur Unterschiede des Grades und nicht Unterschiede des Wesens bestehen; er vergleicht geradezu einen Wirbeltierkörper mit einem Tierstock. (S. 41.)

Offenbar besitzen die ersten Furchungszellen, auch wenn sie getrennt werden, wie das von Seeigeln bekannt ist, die Fähigkeit, Ganzembryonen von halber oder Viertelgröße zu liefern. Auf einer Trennung der beiden ersten Furchungszellen voneinander scheint die Entstehung eineiiger Zwillinge zurückgeführt werden zu dürfen (über die Verhältnisse bei Säugetieren und bei Menschen vgl. § 78 ff.). Auch die normale Polyembryonie der Gürteltiere sei hier noch erwähnt, bei der eineiige Vier- und Achtlinge die Regel sind. Es ist dies eine echte Stockbildung.

Man könnte also den bilateralen Organismus als einen Stock zweier Wesen auffassen, jede Hälfte als virtuellen Zwilling, deren jeder aber unter Umständen selbständig werden kann. So wäre ein Mensch mit Situs inversus möglicherweise als rechter zweier eineiiger Zwillinge aufzufassen, deren linker sehr früh, vielleicht schon auf einem frühen Furchungsstadium zugrunde gegangen ist. Jeder virtuelle Zwilling müßte als Träger verschieden

stark wirkender Richtungsreize angesehen werden, aus deren Zusammenwirken die Asymmetrie des Körpers entsteht. Warum dann freilich die eine Hälfte, und zwar normaler- und erblicherweise, den Darm nach links, die andere die Leber nach rechts hinüberdrängt, das bleibt dunkel.

Ein Problem von außerordentlicher Dunkelheit schließt sich hier an, wenn wir uns diese weitgehende Autonomie der Antimeren in formaler Hinsicht vergegenwärtigen, und dann an ihren Zusammenhang durch die Nervenversorgung denken. Die Innervation sorgt dafür, daß im allgemeinen die rechte Seite des Körpers von der linken des Gehirns versorgt wird, und umgekehrt. Die Tatsache, daß die meisten Nervenbahnen eine Kreuzung in der Mittellinie erfahren, ist bisher durch keine Theorie und Hypothese erklärt worden; diese Kreuzung der Nervenbahnen ist aber ebenso tief in der Organisation begründet, wie die bilaterale Symmetrie überhaupt (vgl. *Jacobsohn-Lask*).

Brandt, A. v.: Zum Problem der Rechtshändigkeit. Naturw. Wochenschr. N. F., Bd. 12. 1913. (Auch Biolog. Zentralbl., Bd. 33. 1913.) — *Child:* Physiological Polarity and Symmetrie in Relation to Heredity. Genetics 8. 1923. — *Driesch:* Studien zur Entwicklungsphysiologie der Bilateralität. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21. — *Derselbe:* Zur Theorie der organischen Symmetrie. Arch f. Entw.-Mech., Bd. 26. — *Dürcken:* Einführung in die Experimentalzoologie. Kap. 3 u. 4. 1919. — *Elze:* Rechts und Links im „Körperschema". Med. Klinik, Nr. 16. 1924. — *Fischel:* Untersuchungen über die Wirbelsäule und den Brustkorb des Menschen. Anat. Hefte. Bd. 31. 1906. — *Förtig:* Neue Theorie usw. der funktion. Superiorität d. linken Hemisphäre. Dtsche med. Wochenschr. 48. 1922. — **Gaupp:* Die normalen Asymmetrien des menschlichen Körpers. (Mit Literatur.) Jena 1909. — **Derselbe:* Rechtshändigkeit des Menschen. Samml. Anat. Vortr., Nr. 1. Jena 1909. — *Günther:* Biologische Bedeutung der Inversionen. Biol. Zentralbl., Bd. 43. 1923. — *Guldberg, G.:* Über die morphologische und physiologische Asymmetrie der Gliedmaßen beim Menschen und bei den höheren Vertebraten. Biol. Zentralbl., Bd. 16. 1896. — *Guldberg, F. O.:* Über die Zirkularbewegung als tierische Grundbewegung. Biol. Zentralbl., Bd. 16. 1896. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 35. 1897. — **Haeckel, E.:* Promorphologie. Generelle Morphologie, Bd. 1. 1866. — **Hasse:* Die Formen des menschlichen Körpers und die Formänderungen bei der Atmung. Jena 1890. — **Derselbe:* Über Gesichtsasymmetrien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1887. *Heiß:* Zur Frage nach den maßgebenden Faktoren bei der Entstehung der asymmetrischen Lunge des Menschen. Verhdlg. Anat. Ges. 1921. — **Jacobsohn-Lask:* Die Kreuzung der Nervenbahnen und die bilaterale Symmetrie des tierischen Körpers. Berlin: *Karger*, 1924. — *Lewis:* Note on symmetrie etc. Americ. Naturalist., Bd. 57. 1923. — *Lund:* Elektrische Polarität. Journ. experim. Zoology, Bd. 36. 1922. Bd. 37. 1923. — **Mollison:* Rechts und links in der Primatenreihe. Korr.-Bl. D. Ges. Anthropol., Bd. 39. 1908. — *Morgan:* Localisation of the median plane of the embryo. Scientif. Monthly., Bd. 18. 1924. — *Neurath:* Linkshändigkeit im Kindesalter. Wiener klin. Wochenschr., Bd. 35. 1922. — *Oshima:* Occurrence of Situs inversus among artificially-reared Echinoid Larvae. Quarterly Journ. micr. Sc. 66. 1922. — *Pfeiffer:* Die rechte Hemisphäre und das Handeln. Münch. med. Wochenschr., Bd. 69. 1922. — **Rabl, K.:* Homologie und Eigenart. Verhdlg. Pathol. Ges., Bd. 2. 1900. — *Rauber:* Gibt es Stockbildungen bei Wirbeltieren? Arch. f. mikr. Anat. 1878. — *Roux:* Halbembryonen usw. in Ges. Abhdlg., Bd. 2, Nr. 5. 1895. — *Rubino:* Anatomische Anmerkungen zur präkordialen Brustwand. Anat. Anz., Bd. 55. 1922. — *Schleip:* Herkunft der Polarität des Eies von Ascaris megaloc. Arch. f. mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 100. — **Schultze, O.:* Die bilaterale Symmetrie des Amphibieneies. Verhdlg. Anat. Ges. 1899 u. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 55. 1899. — *Schwalbe, E.:* Die Morphologie der Mißbildungen der Menschen und der Tiere. 3. Teil: Die Einzelmißbildungen. Situs inversus. S. 32ff. — **Spemann* u. *Falkenberg:* Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. Arch f. Entw.-Mech., Bd. 45. 1919. — *Stieve:* Bilaterale Asymmetrien im Bau des menschlichen Rumpfskelettes. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 60. — *Derselbe:* Beobachtungen über den rechten Eierstock und den rechten Legdarm usw. Morphol. Jahrb., Bd. 54. 1924. — *Stier:* Untersuchungen über Linkshändigkeit usw. Jena 1911. — *Struthers:* On the relative weight of the Viscera on the two sides of the body; and on the consequent position of the centre of Gravity of the right side. Edinburgh Medical Journ. Vol. 8. 1863. — *Théel:* Über die Symmetrie der Organis-

men. Nat. Wochenschr., Bd. 34. NF., Bd. 18. 1919. — *Wilhelmi, Hedwig:* Ein Beitrag zur Theorie der organischen Symmetrie Arch. f, Entw. - Mech., Bd. 46. 1920. *Dieselbe:* Experimentelle Untersuchungen über d. Situs inversus. Verhdlg. anat. Ges. 1921. — *Dieselbe:* Transplantationen von Extrem. Anlagen mit Rücksicht auf das Symmetrieproblem. Arch. Entw.-Mech., Bd. 52. 1922. — *Zeiger:* Ursachen der Asymmetrie der Sinus transversi usw. Beiträge zur Anat., Physiol., Pathol. u. Ther. von Ohr, Nase, Hals, Bd. 19. 1923.

b) Metamerenlehre.

(Segmentalanatomie des Menschen.)

§ 51. Neben der Antimerie beherrscht den menschlichen, wie den tierischen Organismus ein zweites architektonisches Prinzip, das der Metamerie, das für das wissenschaftliche Verständnis der Anatomie von allergrößtem Werte ist. Wir können nämlich feststellen, daß der Körper aus einer Reihe polar angeordneter Folgestücke besteht, deren jedes ursprünglich an allen Hauptsystemen des Körpers Anteil besitzt. Die aufeinanderfolgenden Gliedstücke (Segmente, Metameren, μετὰ μέρος) enthalten auf frühen Entwicklungsstadien ein abgrenzbares Stück des Skeletts, der Muskulatur, des Gefäß- und Nervensystems, der harnbildenden Organe, ja auch des Integumentes. Allein am Darmsystem ist bei Wirbeltieren eine solche Gliederung, wenigstens am Rumpfe, nicht nachweisbar (für Wirbellose vgl. Abb. 11). Im erwachsenen Körper gibt es Regionen, an denen diese vertikale Gliederung auch dem Anfänger ohne weiteres ins Auge fällt; das ist vor allem die Wirbelsäule, deren einzelne Elemente durchweg einen und denselben, nur nach Regionen verschiedenen Typus wiederkehrend zeigen. Besonders ist es dann die Thoraxregion, in der uns Rippen, Interkostalmuskeln, Interkostalnerven und Interkostalgefäße die Metamerie in reiner Form darbieten. Auch die schöne Regelmäßigkeit, die uns bei der Präparation der langen Rückenmuskeln entgegentritt, mit den sie durchsetzenden Rami posteriores der Spinalnerven, beruht auf der hier in den tieferen (Rotatores) völlig erhaltenen, in den oberflächlichen Schichten durch Ursprünge, Insertionen und Innervation noch gewahrte Metamerie. Aber auch die Gliederung des geraden Bauchmuskels, die oft vorhandenen sehnigen Unterbrechungen der unteren Zungenbeinmuskeln und die Gestalt der tiefen Halsmuskeln (Mm. longi, scaleni) beruhen auf einer solchen Metamerie. Es läßt sich ferner zeigen, daß Metamerie außer an diesen Stellen, wo sie sinnenfällig wird, auch da vorhanden ist, wo sie der naive Betrachter nicht sucht, und gerade die Einsicht hierin ist der Weg, auf dem uns die Anatomie des Menschen viel von ihren Geheimnissen offenbart. Der Nachweis der vorhandenen Metamerie soll vorerst nur am Rumpf geführt werden, während die Verhältnisse am Kopf und den Gliedmaßen weiter unten besonders zur Besprechung gelangen sollen.

§ 52. Die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, die mit der Bildung des mittleren Keimblattes verbunden sind, eröffnen einen Einblick auch in die Entstehung der Metamerie des Körpers. Denn Metamerie ist in erster Linie an das Mesoderm und die von ihm ausgehenden Organbildungen geknüpft: Urwirbel, Harnorgane sowie des Mesenchym und seine Differenzierungen (Skelett, Blutgefäße, Lederhaut). Wir können dies die primäre Metamerie nennen im Gegensatz zu der sekundären Metamerie, die durch jene, vor allem die Myotome beeinflußt, im Nervensystem zum Ausdruck gelangt.

Die Zerlegung des mittleren Keimblattes erfolgt durch quere und longitudinale Spaltung (Abb. 12a u. b), indem zunächst quere Abschnürungen das ganze dorsal gelegene Gebiet in einzelne, aufeinanderfolgende Segmente (Urwirbel) zerlegen. Diese Zerlegung beginnt stets vorn und schreitet nach rückwärts fort, so daß der älteste Urwirbel hinter dem Kopfgebiet liegt. Hinten bleibt ein unzerlegter Bezirk übrig,

von dem gleichsam stets junge Urwirbel abgespalten werden. An diese vertikale Gliederung schließt sich eine horizontale, durch die es auch zur ventralen Abgrenzung der Urwirbel kommt. Aus diesen Urwirbeln bilden sich dann die Elemente der medial neben dem Nervenrohr liegenden Wandung zu den Muskelfasern des Körpers um (*Myotome*), während der Rest Bindegewebe liefert. Die Myotome werden durch Bindegewebe voneinander getrennt, das primäre Sehnen darstellt (Myosepten). Die neben dem Nervenrohr gelegenen Myotomteile bilden den Ausgang für die dorsale Muskulatur des Körpers, während ventral auswachsende Fortsätze die Grundlage der späteren ventralen Rumpfmuskeln bilden. Dementsprechend teilen sich die Spindnerven in einem dorsalen und ventralen Ast.

Dadurch erklärt sich das Verhalten der Nerven, die am Rückenmark unmittelbar zum Myotom hintreten, sich dort mit ihm unter Bildung von motorischen Nervenendplatten verbinden und weiterhin mit ihm untrennbar verbunden bleiben. Die Myotome bedecken (*Langelaan*) bei primitiveren Wirbeltieren die ganze seitliche Rumpfwand und sind hier durch mannigfache Biegungen und Faltungen ausgezeichnet, die insbesondere auf der Bauchseite zu einem zur Längsachse des Körpers schiefen Verlaufe der Myotome führen. Dadurch geraten die dazugehörigen Nerven in ihnen ursprünglich fremde Myotome, und es entsteht daraus ihre mindestens bineurische Innervation im Gegensatz zu den stets mononeurisch versorgten dorsalen Myotomanteilen (*Maurer*).

Die zu jedem Myotom hinziehenden Nervenfasern entstammen der motorischen Wurzel der Spinalnerven. Ihre Zahl (31 beim Menschen, nebst 2 rudimentären Steißnerven = 33) ergibt also die Zahl der Myotome.

Ausfall von Nerven oder Myotomen kommt vor (z. B. im Bereich des M. semispinalis dorsi et cervicis beim Menschen, auch in der Schwanzmuskulatur mancher Säugetiere), so daß dann mehrere Myotome von einem Nerven versorgt werden (sog. „kollaterale Innervation" v. *Schumacher*); aber diese durch Wachstumsvorgänge herbeigeführten Abweichungen stoßen obige Grundregel nicht um.

Hinsichtlich der Nervenwurzeln haben wir also neben der Myomerie die Neuromerie festzustellen. Im Zentralorgan, das die motorischen Zellen jener Wurzeln einschließt, wird eine Neuromerie dadurch verwischt, daß wir es im Körper später nicht mehr mit Myotomen, sondern mit Muskeln zu tun haben, die einer Verschmelzung von Myotomen ihr Dasein verdanken, so daß sich die segmental angeordneten Ganglienzellen zu Nervenkernen für Muskeln zusammenschieben. Jede motorische Nervenwurzel versorgt also zwar ein Segment, aber nur Teile von Muskeln; zahlreiche Wurzeln versorgen denselben Muskel, und es ist nicht möglich, in der Vordersäule des Rückenmarks die, einzelnen Segmenten entsprechenden Ganglienzellengruppen auch segmental abzugrenzen, wenn es auch möglich ist, durch Experimente und klinische Beobachtungen die Ganglienzellen eines Segmentes herauszufinden. Ja es ist sogar nicht möglich, selbst außen am Rückenmark eine Segmentgrenze zu ziehen, da die Wurzelfasern, vor allem die sensiblen, das Mark ununterbrochen verlassen, sogar schon vor Eintritt in das geschlossene Wurzelbündel miteinander Geflechte bilden.

Eine echte Neuromerie besteht dagegen am verlängerten Mark, wo die Ursprünge der echten Gehirnnerven aus je einem Segment entspringen. Ob sich solche Enzephalomerie bis zum Mittel- und Vorderhirn erstreckt, wie mehrfach angegeben, ist nicht sicher, da die Bedeutung der Fältelung, die an diesen Hirnteilen beobachtet wurde, in ihrem Werte unsicher ist (Kunstprodukte ?). Nur die Fältelung in der Medulla oblongata darf demnach als sicherer Ausdruck einer Segmentalgliederung betrachtet werden. (Fig. 7.)

So erscheint uns die Neuromerie, wenigstens im Rückenmark, als etwas Sekundäres, herbeigeführt durch die Myomerie. Dagegen finden wir echte Segmentierung wieder bei dem folgenden, aus dem Mesoderm entstandenen Gebilde: dem Nephrotom. (Fig. 8.)

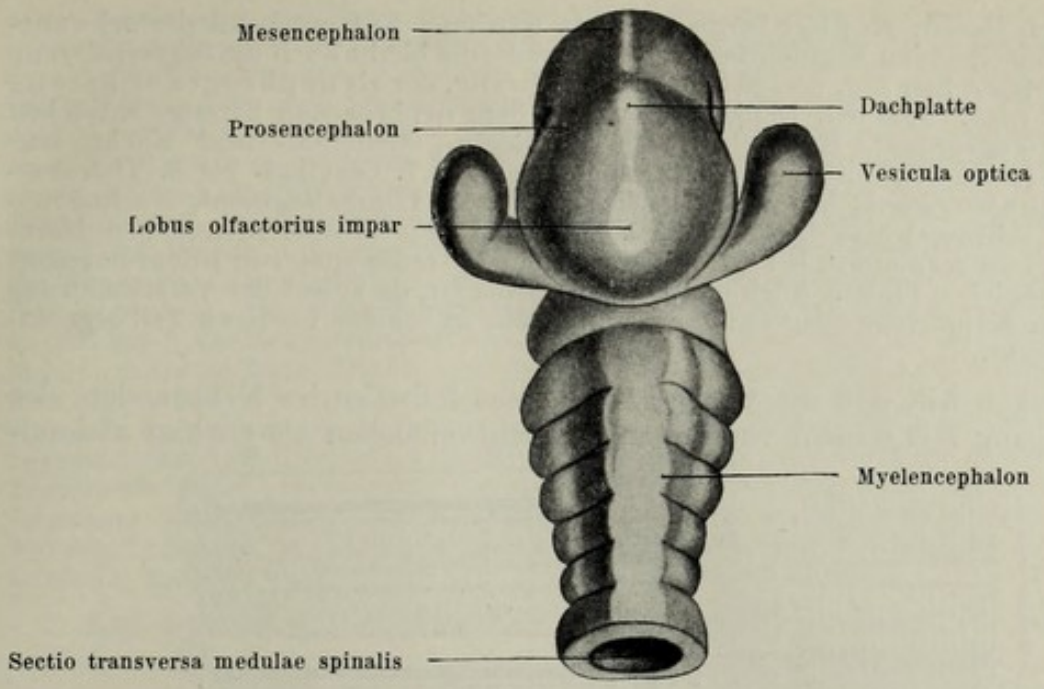


Fig. 7. Neuromeren. Ventralansicht eines Gehirns von einem 4 mm langen Schafembryo. 50fach vergrößerte Wachsrekonstruktion. Nach Neumayer aus *Kollmann*, Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. II, Fig. 634. (Jena, Fischer 1907.) Man sieht von ventral her auf 5 Encephalomeren des Myelencephalon.

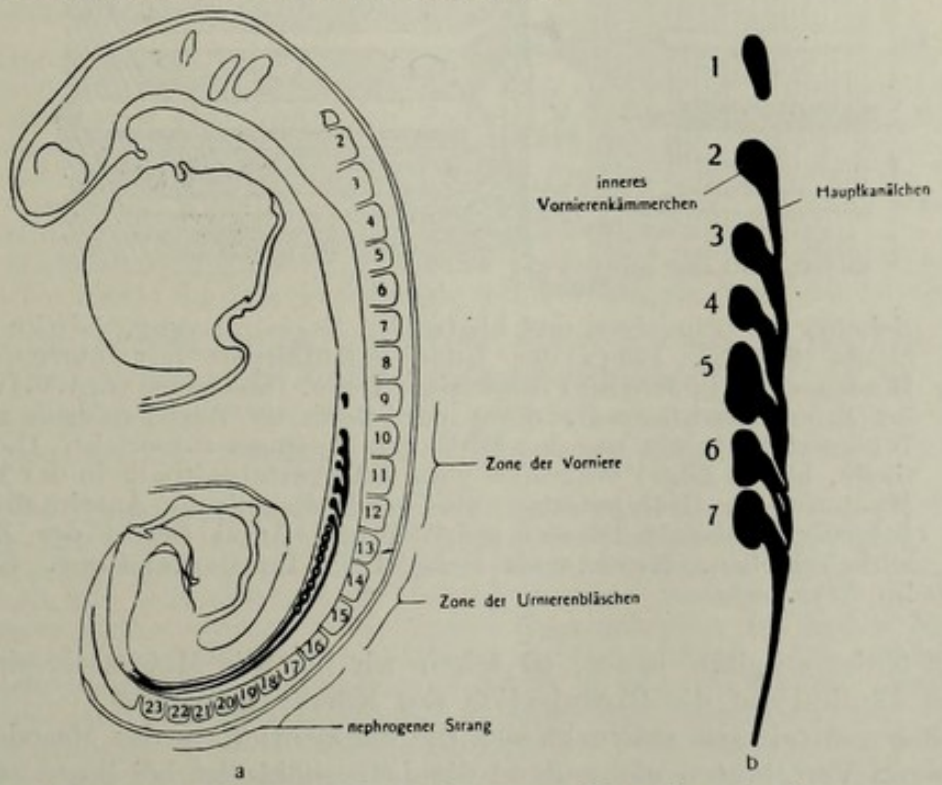


Fig. 8. a) Vorniere, Urniere, Nachniere vom Menschen in ihrer segmentalen Anlage. b) Vornierenanlage der Abb. a bei stärkerer Vergrößerung. Aus *Felix*, Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane des Menschen im Handbuch von *Keibel* und *Mall*, Leipzig 1910.

Die horizontale Gliederung der Urwirbel nämlich führt zur Ausbildung eines zwischen Myotom und Seitenplatten gelegenen Mittelstückes, das also einen dorsalen Rezeß der Leibeshöhle umschließt. Die vertikale Gliederung, die die Urwirbel dorsal voneinander sondert, greift auch noch auf dies Stück über, so daß einzelne Segmente entstehen, die, weil sie Teile des Exkretionsapparates aus sich

hervorgehen lassen, Nephrotome genannt werden. Entsprechend der schwanzwärts unterbleibenden Segmentierung des Mesoderms bleibt auch die Segmentierung der Nephrotome hier aus, und es liegt dort ein Strang, der als nephrogener Strang bezeichnet wird. Aus den Nephrotomen und dem nephrogenen Strange entstehen segmental angeordnete Kanälchen, die Vornieren-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen (beim Menschen Vornierenkanälchen vom 7. Cervikal- bis 6. Thorakalsegment, Urnierenkanälchen vom 7. Cervikal- bis 3. Lumbalsegment, Nachnierenkanälchen schwanzwärts davon, *Felix*). Nur bei den Vornierenkanälchen bleibt die Anlage rein segmental, bei den anderen Anlagen treten später in jedem Segment weitere Kanälchen hinzu. Auch der Vornierengang ist, da er aus der Verschmelzung der blinden Kanälchenenden entsteht, wenigstens in seinem vorderen Teil segmentales Produkt.

Bedenken wir, daß die Urniere wenigstens teilweise im Nebenhoden, der Vornierengang mit seinem vordersten Segmentkanälchen als Ostium abdomi-

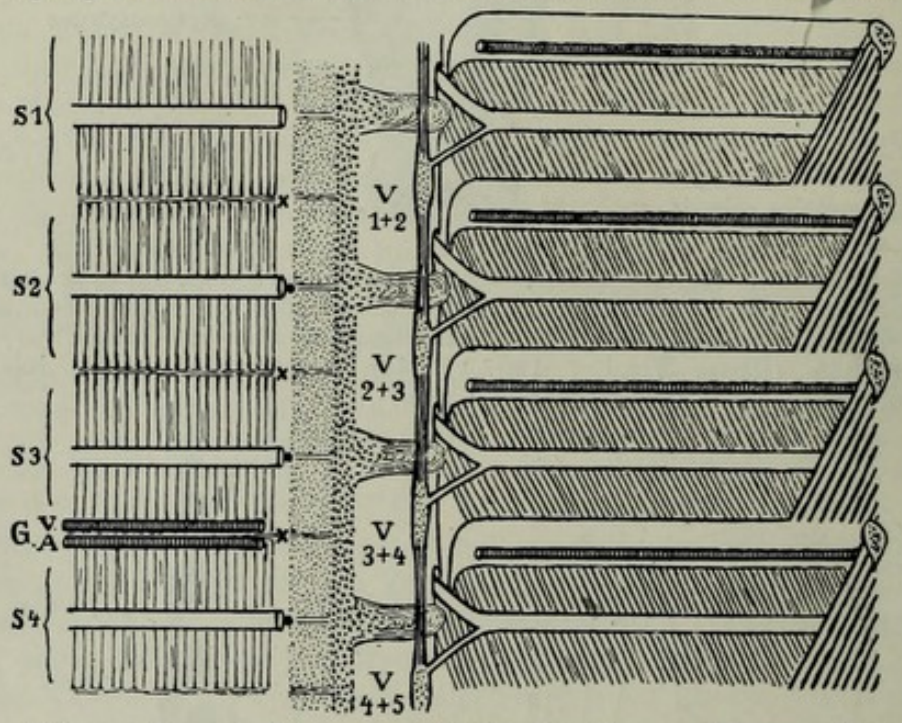


Fig. 9. Schema der primitiven und bleibenden Segmentierung. Links 4 Ursegmente (S_1-S_4). Bei (×) der Intersegmentalspalt mit intermuskulärem Bindegewebe, in dem die Fibrillen inserieren. Die Gefäße G.(A.V.) verlaufen im Intersegmentalspalt. Fein punktiert die Wirbelanlagen mit dem Intervertebralspalt, der der Mitte des Myotoms entspricht. Die Nerven (helle, breite Züge) verlaufen vom Intervertebralspalt in der Mitte des Myotoms (●). Grob punktiert die Chorda dorsalis mit Anschwellungen im Intervertebralspalt (Nuclei pulposi) und Anuli fibrosi der Zwischenwirbelscheiben. Rechts als Beispiel die Interkostalräume. Erklärung im Text.

nale der Tube erhalten bleibt, so sehen wir hier die Metamerie einen tiefgehenden Einfluß auf die Organisation des Körpers gewinnen.

Weiter ventralwärts erstreckt sich die Segmentierung des Mesoderms bei den höheren Vertebraten nicht, denn die Leibeshöhle ist bei ihnen stets eine ungegliederte, einheitliche Räumlichkeit. Aber vom Mesoderm entsteht auch das Mesenchym, und die hieraus hervorgehenden Organe des Skelettsystems und Gefäßsystems. An beiden ist Metamerie ausgeprägt.

Das Achsenskelett legt sich als skelettbildendes Gewebe, das von der medialen ventralen Ecke des Myotoms herauswuchert, um die Chorda dorsalis herum an (Sklerotom). Die Anlagen der Wirbelkörper entsenden die das Rückenmark dorsal umgreifende skelettbildende Membran, aus der die Wirbelbögen nebst Fortsätzen entstehen. Das Ganze verknorpelt, und wir haben es mit einer Serie segmental angeordneter Skeletteile zu tun. Dabei zeigt sich aber die wichtige Tatsache (Fig. 9),

daß Wirbelanlage und Myotom mit ihren Grenzen gegeneinander verschoben sind, so zwar, daß jedem Myoseptum ein Wirbelkörper und die Intervertebralscheibe der Mitte des Myotoms entspricht. Es beruht dies auf der Tatsache, daß jeder Wirbelkörper aus zwei Teilen zusammenwächst, deren jeder bis zur Mitte der benachbarten Myotome reicht. Jeder Wirbel gehört also der Ordnungszahl nach zwei Myotomen an und die ganze Topographie der intervertebralen Gebilde gewinnt dadurch ihre Erklärung. Das Foramen intervertebrale gehört zum vorderen Sklerotomteil, der also der hintere Teil des bleibenden Wirbels wird. An den hinteren Anteil des Foramen intervertebrale (in Abb. 9 nicht gezeichnet) grenzt nach hinten der Intervertebralspalt, in dem sich die Intervertebralscheibe mit dem Chordarest entwickelt. Diese Stelle liegt also genau neben der Mitte des Myotoms, so daß der Spinalnerv demnach unmittelbar nach außen in das zugehörige Myotom treten kann. Die Intervertebralgefäße dagegen liegen anfänglich zwischen zwei Myotomen im Myoseptum, also kopfwärts von den Nerven. Die Rippen liegen ebenfalls im Myoseptum und zwar kranial von den Gefäßen, die bereits dem nächsten Segment angehören, während die Rippe den kaudalen Abschluß des vorhergehenden Segmentes bildet. So entsteht die aus der topographischen Anatomie her bekannte Lagerung der Teile in der Richtung von kranial nach kaudal: Rippe, Gefäße, Nerven. (Rechts in Fig. 9 angedeutet, nebst Verlaufsrichtung der Interkostalmuskeln und der segmentalen Anordnung des Grenzstranges.)

Aus dem erwähnten Verhältnis erklärt sich die Tatsache, das wir 7 Halswirbel, aber 8 Halsmyotome mit 8 Cervikalnerven haben; daß der 1. Cervikalnerv vor dem 8. Wirbel (1. Brustwirbel, d. h. hinter dem 7. Halswirbel), der 1. Thorakalnerv, 1. Lumbal- und 1. Sakralnerv hinter dem 1. Brust-, Lenden- und Sakralwirbel austreten. Der 1. Steißnerv tritt hinter dem 1. Steißwirbel aus; wir haben indes noch weitere 4 Steißwirbel ohne Myotome, aber 2 rudimentäre Steißnerven, so daß Myotom-Nerven- und Wirbelzahl untereinander nicht übereinstimmen.

Verständlich wird dadurch z. B. der Ursprung des M. psoas, der der Hauptsache nach von der Intervertebralscheibe entspringt. Was die Rippen anbelangt, so kommen diese jeder Wirbelanlage zu, sind aber in der Regel nur vom 8.—19. Wirbel als selbständige Knochen ausgebildet, während sie in den übrigen Segmenten mit dem Wirbel vereinigt werden (vgl. § 56). Die erwähnte, für das formale Verständnis des Körpers so wichtige alternierende Anordnung der Myotome und Wirbel ist zweifellos von mechanischem Wert, da, wie leicht einzusehen, eine Wirkung auf die Wirbelsäule dann vorzugsweise in Frage kommt, wenn ein Myotom auf zwei Wirbel wirkt; die Intervertebralgegend ist dann die Stelle der Durchbiegung.

Wie das Skelett, so sind auch die Gefäße Erzeugnisse des Mesenchyms. Eine Gliederung sogar der Aorta in einzelne Segmente ist in der Entwicklung des Wirbeltierkörpers vorübergehend deutlich nachzuweisen. Jedem Segment des Körpers entspricht sodann ein Gefäßsegment mit bestimmter Gliederung.

In jedem Segment (Fig. 10) liegen drei Paare von Segmentalarterien, die als Parietalpaar, Intestinalpaar und Nephrotompaar bezeichnet werden können. Das Parietalpaar gehört zur Körperwand. Es entspringt zwischen zwei Myotomen, liegt im Myoseptum und teilt sich wie die Nerven in einen dorsalen und ventralen Ast. Die dorsalen Äste versorgen in bleibender Segmentierung die dorsale Muskulatur nebst benachbartem Skelett und darüber liegender Haut. Die ventralen Äste der Parietalpaare liegen anfänglich ebenfalls in den Myosepten. Man erkennt sie deutlich und klar in den Interkostalarterien und Lumbalarterien. Im Halsgebiet entspringen sie von dem rudimentär werdenden Längsstamm der dorsalen Aorta und treten durch Anastomosen zu einem längs verlaufenden Gefäß, der Arteria vertebralis, zusammen (Abb. 30, 31), in dessen Bildung sie aufgehen. Im Sakralgebiet spielt die A. sacralis lateralis eine ähnliche Rolle als Längsgefäß. Ventral bilden sich zwischen den Segmentalgefäßen ebenfalls Längsstämme aus, wie die A. mamaria interna, Artt. epigastricae superior und inferior.

Sehr abweichend verhalten sich davon die Intestinalpaare. Diese verschmelzen sehr frühzeitig zu unpaarigen Stämmen, die sich wieder untereinander zu wenigen größeren Sammelgefäßen vereinigen. Im Gebiet des Vorderdarms finden wir sie als unmittelbar von der Aorta thoracica ventralwärts tretende Artt. bronchiales und oesophageae. Der unterste Teil der Speiseröhre nebst dem Rest des Vorderdarms, sowie den ganzen Mittel- und Enddarm versorgen die drei großen Sammelgefäße,

die als „unpaarige Äste" der Bauchaorta in den Lehrbüchern beschrieben werden, und zwar so, daß die A. coeliaca den Rest des Vorderdarms nebst Leber, Pankreas, die vom Vorderdarm entstehen, und Milz, die A. mesenterica superior die Nabelschleife (Dünndarm, aufsteigenden Dickdarm, queren Dickdarm) und die A. mesenterica inferior den absteigenden Dickdarm nebst Rektum versorgt. Die Nephrotomarterien bleiben notwendigerweise paarig. Von ihnen ist anfänglich für jedes Urnierensegment jederseits je eine vorhanden (Fig. 10). Da aber die Urniere verschwindet und nur im Nebenhoden teilweise erhalten bleibt, so sind die definitiven Äste leicht als A. spermatica (A. ovarica), A. renalis und suprarenalis wieder zu erkennen. Sie bilden einen Teil der sogenannten „paarigen Äste", der Bauchaorta der Lehrbücher.

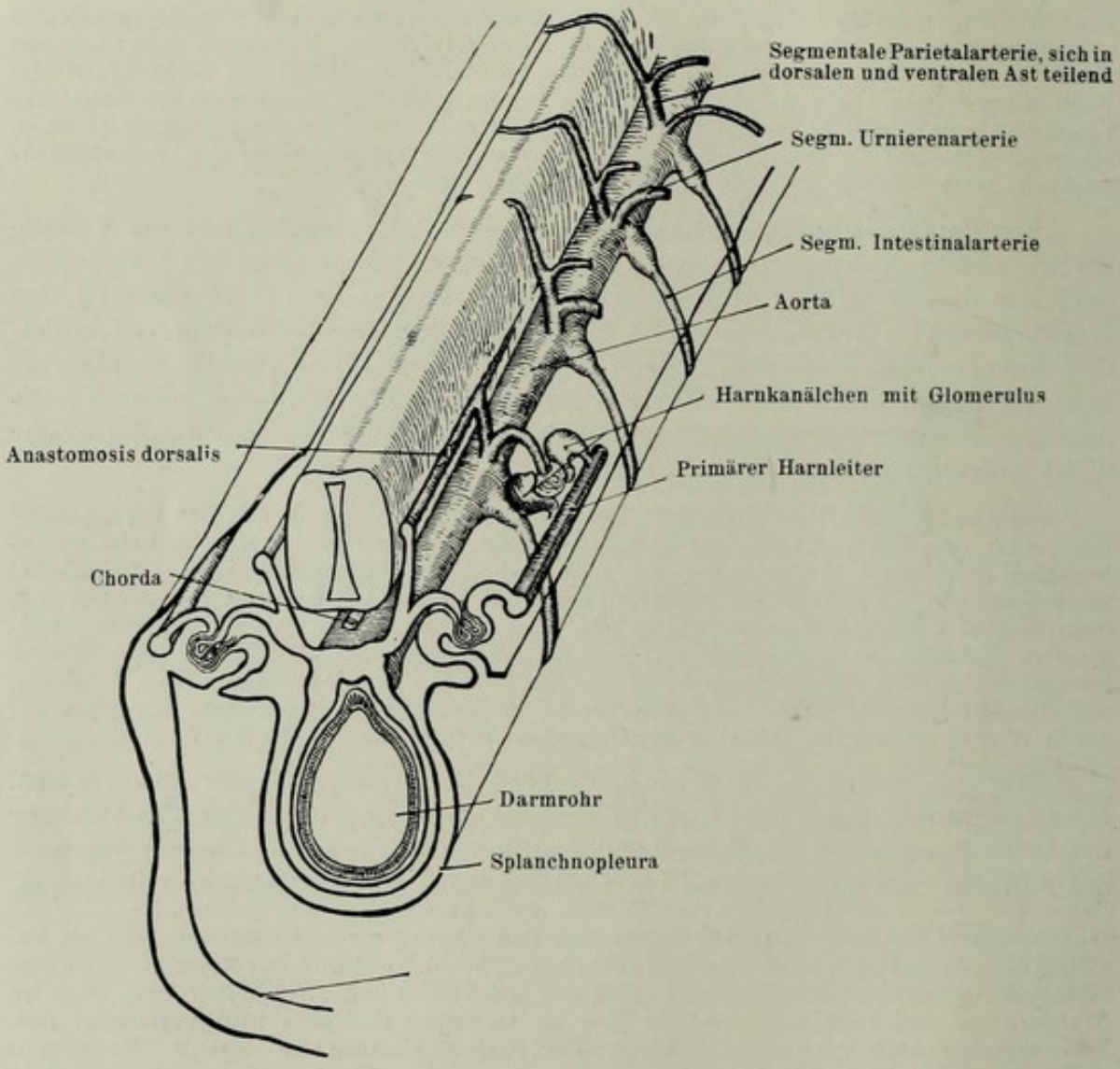


Fig. 10. Schematische Konstruktion der Gefäßsegmente, unter Anlehnung an eine Schnittfigur bei *Keibel-Mall.*

Es bleibt nun der Ausprägung der Metamerie aber noch ein außerordentlich wichtiges und umfangreiches Gebiet vorbehalten, das mit der Ausbreitung der sensiblen Äste der Spinalnerven im Zusammenhang steht. Wir wissen, daß jedem Segment ein Spinalganglien entspricht, das im Foramen intervertebrale liegt, also im Bereiche eines Myotoms. Auch die sensiblen Nerven folgen der Sonderung des Körpers in einen dorsalen und ventralen Bezirk (Fig. 12). Die Richtung der Hautnerven und ihre Lagerung gestattet es, die von ihnen versorgten Gebiete als Hautsegmente, Dermatome zu unterscheiden. Durch

Verfolgung des Verlaufs der Hautnerven wird die Abgrenzung der Dermatome möglich; ihre Verlaufsrichtung hängt von der Lage ihrer Austrittspunkte am Skelett, vom Wachstum der Muskulatur, die sie durchsetzen und von dem Eigenwachstum der Haut ab (*Grosser*), und zwar nicht nur in späteren Embryonalperioden, sondern schon zur Zeit der Entwicklung der plattenförmigen Keimscheibe.

Wenn also aus den Rami posteriores entspringende Hautnerven am Rücken kaudalwärts sehr steil nach abwärts ziehen, oder wenn sich die vorderen lateralen Hautäste der Interkostalnerven durch schädelwärts aufsteigenden, die vorderen medialen Hautäste der Interkostalnerven durch schwanzwärts geneigten Verlauf auszeichnen, so deutet das auf Umstände hin, die die Nerven zu diesem Verlauf veranlassen. Als solch ein Umstand ist z. B. das Wachstum des M. trapezius erkannt worden (*Grosser* und *Frölich*), das die Nerven kaudalwärts mitnimmt. An der Brust- und Bauchwand ist die Folge die, daß sich die Hautinnervationsgebiete nicht mit den Interkostalräumen decken, sondern schwanzwärts von ihnen liegen. Daß wirklich jedem Nerven ein Dermatom, d. h. ein in sich abgegrenztes Endgebiet zukommt, ist durch experimentelle Prüfung festgestellt worden. Diese Dermatome umziehen den Rumpf wie Gürtel; es besteht dabei die wichtige Regel, daß jedes Dermatom das folgende überlagert, und zwar so, daß das Dermatom I über das Dermatom II um ein Drittel seiner Breite hinüberreicht, dies ebenso über ein Drittel des Dermatoms III usf. Es hängt also die Sensibilität jedes Punktes der Haut von mehreren (drei) sensiblen Nerven ab.

Am Rumpf gibt es jederseits eine Grenzlinie (*Voigt*), die die dorsalen Dermatomgebiete von den ventralen sondert. Diese Linie beginnt am Hinterhaupt, zieht etwa bis zum Akromion und von da in auswärts konkavem Bogen nach abwärts bis zur Gesäßregion. Das dadurch begrenzte Rückengebiet setzt sich auf das Hinterhaupt und auf die Streckflächen der Extremitäten fort. Seine Ausdehnung entspricht den Hautästen der Rami posteriores der Spinalnerven, die uns durch ihren aus der Tiefe kranial aufsteigenden und dann distal zum Darmbein nach unten und außen gerichteten Verlauf einen Einblick in die allmähliche Verlagerung der Hautgebiete, besonders unter dem Einfluß des Beckenwachstums geben. Nicht anders liegen die Dinge im vorderen Gebiet, das der Hautverzweigung der Rami anteriores entspricht. Jeder dieser Rami besitzt bekanntlich je einen vorderen und seitlichen, den Interkostalraum durchsetzenden Ast; deren Hautgebiete lassen sich durch eine Linie voneinander abgrenzen, die etwa im Sulcus deltoideo-pectoralis beginnt und dann annähernd längs des seitlichen Rektusrandes nach abwärts zieht. Die seitlichen Äste besitzen je eine Verzweigung nach rückwärts, bis sie der Verzweigung der hinteren Äste begegnen, und eine Verästelung zur Mittellinie hin. Es besteht also eine eigentümliche, wohl nur aus dem Hautwachstum erklärbare Dehiszenzlinie, die unterbrochen durch die Extremitäten, vom äußeren Gehörgang bis zur zweiten Rippe, von da bis zum Darmbeinkamm und von da um den medialen Glutaeusrand zum Damm verläuft. Am Halse beachte man die vom hinteren Rande des M. sternocleidomastoideus strahlig angeordnete Verlaufsrichtung der Hautnerven, in der unteren Gegend ein ähnliches Strahlenzentrum am Rande des M. glutaeus maximus (Nn. perinei nach innen, N. cutan. clunium inferior nach oben, N. cutan. femoris posterior nach unten). Am Rumpf wird diese Divergenzlinie bei guter Präparation der Hautnerven sehr deutlich. Recht auffällig ist es, daß diese Divergenzlinie der Nervengebiete zugleich eine solche der Haarströme ist.

Was die Zahl der einzelnen Dermatome anbelangt, so ist diese auf dem Rücken größer als im Gebiete der vorderen Äste, weil hier die vordere Extremität 5, die untere Extremität 8 Dermatome der Rumpfhaut entzieht und sie für die Haut der Extremitäten in Anspruch nimmt (Fig. 33). Von den dorsalen Dermatombezirken gelangen das 7. und 8. (die beiden letzten Cervikalnerven) und das 24. und 25. (die der beiden letzten Lumbalnerven) nicht zur Ausbildung. Rechnet man die vier, dem Halse zugehörigen Dermatome ab, so gelangt man für den Rumpf zu 12 ven-

tralen und 23 dorsalen Dermatomen. Dabei ist es wichtig zu wissen, daß die letzten beiden Dermatome zur Bildung des Schwanzanteils des Rumpfes von dorsal und ventral zusammentreten, während der Damm zu den ventralen, die Sakralregion zu den dorsalen Dermatomen gehört.

Zu gedenken ist endlich noch des sympathischen Nervensystems, das in seiner Entwicklung deutlich die segmentale Anlage erkennen läßt; es entwickelt sich aus je einem Spinalganglion ein sympathisches Ganglion (nach älteren Angaben; neuere Angaben ziehen diesen Entwicklungsmodus in Zweifel). Die Verbindung der einzelnen sympathischen Ganglien durch Nervenbahnen läßt den Grenzstrang entstehen. Am deutlichsten findet man ihn unterhalb des Halses im Rumpfgebiet, wo auf jedes Segment ein sympathisches Ganglion kommt, während sich am Halse die, 8 Segmenten angehörigen Ganglienmassen auf 2—3 Ganglien verteilen. Meist sind nur 4 Sakralganglien entwickelt, oft auch nur 4 Lumbalganglien, auch kann das erste Thorakal- mit dem untersten Cervikalganglion verschmelzen (Ggl. stellatum), so daß die Gesamtzahl der sympathischen Ganglien 23—25 auf 31 Segmente beträgt.

Peripheriewärts verlaufen die R. communicantes grisei streng segmental mit den Spinalnerven zur Haut, so daß sich auch in der Anordnung der sekretorischen und pilomotorischen Fasern experimentell Dermatomgrenzen feststellen lassen; es treten aber auch für die Eingeweidenerven sympathische Elemente durch die Ganglien hindurch, so zwar, daß Herz und Lungen vom 8. Cervikal- und den oberen Thorakalsegmenten Magen und Darm mit Leber und Pankreas, sowie die Nieren von den unteren Thorakalsegmenten, Rektum, Blase und Genitalien von den drei oberen Lumbalsegmenten abhängig ist. Merkwürdigerweise ist innerhalb des Rückenmarks das sympathische Kerngebiet nur auf die genannten 16 Segmente (8. Cervikal- bis 3. Lumbalsegment) beschränkt.

§ 53. Halten wir alle Daten, die uns über die Metamerie unseres Körpers bekannt sind, zusammen, so ergibt sich die Möglichkeit, den Körper auch vom Standpunkt einer Segmentalanatomie zu würdigen, die neben der systematischen und topographischen Anatomie als dritter Zweig der deskriptiven Anatomie auswächst. Die Segmentalanatomie verfährt auflösend, wie die systematische Anatomie, indem sie die Teile außerhalb ihres systematischen Zusammenhanges beschreibt, aber auch aufbauend, wie die topographische Anatomie, indem sie alle dem gleichen Metamer angehörenden Bildungen zusammenfaßt.

Nehmen wir als Beispiel das 3. Cervikalsegment, so würden ihm angehören: vom Skelett der hintere Teil des 2. und der vordere Teil des 3. Halswirbels, das 2. Foramen intervertebrale mit der Intervertebralscheibe. Von Muskeln ein Teil des Zwerchfells und die von den genannten Wirbeln entspringenden Anteile der tiefen Halsmuskeln (Mm. longi, scaleni) sowie Anteile der Halsabschnitte der hier liegenden langen Rückenmuskeln, ferner aber auch Anteile des M. trapezius und M. sternocleidomastoideus (Anastomose zwischen dem 3. Cervikalnerven und dem N. accessorius), sowie der ganze M. omohyoideus und Teile des M. sterno- und thyreohyoideus (Ansa hypoglossi). Von Gefäßen eine kleine Strecke der A. vertebralis nebst deren spinalen Ästen. Von Nerven der zum Plexus cervicalis tretende Ramus anterior des 3. Cervikalnerven, desselben Nerven Ramus posterior und die innerhalb des Rückenmarks dazugehörigen grauen Massen, ferner ein Anteil des Ganglion cervicale supremum und der von ihm zum 3. Halsnerven tretende Ramus communicans griseus mit entsprechenden Bezirken von Hautdrüsen und Haarbalgmuskeln, ferner ein Anteil des Plexus pharyngeus. Von Hautgebieten ein Teil des Hinterhauptes (N. occipitalis minor), das gesamte Halsgebiet bis zum Schlüsselbein und über der Schulter (Nn. auricularis magnus, cutaneus colli, supraclaviculares) und ein Streifen der Nackenhaut (Rami posteriores), entsprechend etwa dem 6. Halswirbel nebst den Haaren und Drüsen dieser sensiblen Zonen.

In ähnlicher Weise läßt sich der Körper heute bereits Segment für Segment zerlegen; für die inneren Organe, auch die Nieren, gehört hierzu die genaue Kenntnis der sie ursprünglich beim Embryo versorgenden Nerven und Gefäße, worüber die Entwicklungsgeschichte Aufschluß gibt. Auch bildliche oder

plastische Darstellungen aller zu einem Segment gehöriger Teile, wenn auch bisher nur in unvollkommener Weise gegeben (*van Rynbek*), sind möglich und erfolgverheißend. Der wesentlichste Wert solcher Segmentalanatomie besteht. aber darin, daß wir durch sie über die Schicksale des metameren Materials unterrichtet werden. Erst dadurch gewinnen wir einen Einblick in die Verschiebungen, die die anfangs so einfach gegliederten Elemente des Körpers erfahren.

Es betrifft diese Verschiebung vor allem Muskeln und Nerven. So sehen wir in unserem Beispiel Elemente des 3. Myotoms in den tiefen Hals-, den unteren Zungen-, den langen Rückenmuskeln, im Zwerchfell und in den beiden viszeralen Halsmuskeln (M. trapezius und M. sternocleidomastoideus) enthalten; die segmentalen Nerven müssen demzufolge, nachdem sie bereits bei der Differenzierung der Myotome mit diesen in feste Verbindung getreten sind, all diesen Verschiebungen folgen. Sie könnten das nicht, wenn sie den anfänglich isolierten Verlauf beibehielten; so ist der „Plexus cervicalis" die Folge jener Verschiebungen; nur dorsal, wo sich die Myotome zueinander mehr ruhend verhalten, bleiben auch die Nerven (Rami posteriores) isoliert. Ähnliches läßt sich für die Haut, die Gefäße und die inneren Organe durchführen.

Wohnt der Kenntnis der Segmentalanatomie des Menschen, die zur Zeit leider im Unterricht kaum berücksichtigt wird, ein hoher Wert inne, auch für die klinische Medizin (Nervenkrankheiten), so steigert sich der Wert dadurch, daß wir durch sie ein Mittel erhalten, auch die Vergleichung des menschlichen Körpers auf festere Grundlage zu stellen, indem das, was bei den Menschen „3. Segment" ist, bei allen Wirbeltieren in ähnlicher Lage wiederkehrt (vgl. aber S. 77 allomere Homologie). So ist es uns z. B. möglich, festzustellen, daß die dem Zwerchfellmuskel gleichwertigen Muskeln bei Nichtsäugern im Halsgebiet liegen und bei Säugern stets aus ähnlichem Muskelmaterial hervorgehen. Wir wissen von daher, daß das Ostium abdominale tubae der erste Vornierentrichter ist, und daß der als Varietät beobachtete muskulöse Achselbogen kein Teil des M. pectoralis major ist, so eng er auch mit ihm verbunden sein mag. Entwickeln sich indes formal gleichwertige Bildungen aus verschiedenen Segmentgebieten (z. B. die Extremitäten, das Becken usw.), so entsteht dadurch ein wissenschaftliches Problem, das durch die Annahme einer „Wanderung" nur scheinbar gelöst wird. Es ist nämlich die Frage, ob jene „Wanderung" (§ 75) wirklich eine allmähliche, sich in den Abkömmlingen einer Form nach und nach vollziehende Verschiebung ist, oder ob die Formen, die die verschiedene Lagerung z. B. des Beckengürtels an verschiedenen Sakralwirbeln zeigen, Ausläufer von verschiedenen Ausgangspunkten ausgehender Reihen sind, die nahe aneinander parallel verlaufen. In diesem Falle wäre die „Wanderung" wirklich nur scheinbar. Die Frage hängt mit der anderen der streng monophyletischen oder polyphyletischen Abstammung zusammen und ist daher zur Zeit nicht zu entscheiden.

§ 54. Und doch besitzt die Metamerie des menschlichen Körpers keineswegs diejenige hohe Entfaltung, die denkbar und möglich ist. In sehr viel höherem Maße besitzen sie primitivere Tierformen, was zu wissen insofern wichtig ist, als es zu der Frage nach dem Wesen dieser merkwürdigen Gliederung führt.

Allerdings muß man sich davor hüten (*Grosser*), viele Merkmale an Säuge- und Nichtsäugetieren auf „echte Metamerie" zu beziehen. Die Knochengürtel der Gürteltiere, die Schuppen der Reptilien und Fische, die Pigmentstreifen bei Pferden- und Katzenarten sind Erscheinungen, die sicherlich mit echter Metamerie nichts zu tun haben, weil sie zahlenmäßig weder mit der Zahl der Myotome noch der Wirbel übereinstimmen. Teils mögen sie mit den Bewegungen des Körpers (Schuppen) zusammenhängen, teils ist uns ihr Wesen noch dunkel (Pigmentstreifung, *Krieg*).

Dagegen gibt es, je tiefer im System der Tiere wir die Sache prüfen, desto klarere Beweise dafür, daß die Metamerie des Menschen nur schwache Umrisse eines dort viel kräftiger gezeichneten Bildes wiedergibt. So ist die Metamerie der Rumpfwandmuskeln bei Akraniern, Cyklostomen, Fischen, ja auch noch bei Amphibien auch auf die ventrale Rumpfwand ausgedehnt, die bei Höheren und bei Menschen nur noch Spuren davon hinterläßt (Interkostalmuskeln, Inscriptiones tendineae des M. rectus, s. o.). In der Urniere, die allen Anamniern mit Ausnahme des Amphioxus und der Myxinoiden als bleibendes Harnorgan zukommt, liegt die Metamerie viel deutlicher zutage als in der

Nachniere der Amnioten. Vor allem findet sich Metamerie auch bei zwei Organsystemen, die beim Menschen und höheren Wirbeltieren niemals auch nur Spuren davon zeigen: der Leibeshöhle und den Keimdrüsen. Beim Amphioxus ist, wie bei vielen Wirbellosen, auch die Leibeshöhle ursprünglich durch Scheidewände in einzelne Kammern gesondert (Fig. 11), und in jeder Kammer gelangt eine Gonade zur Anlage (*Boveri, Zarnik*), die in dem parietalen Blatt des Coelommesoderms entsteht, dies einfaltet und in die hintere und mediale

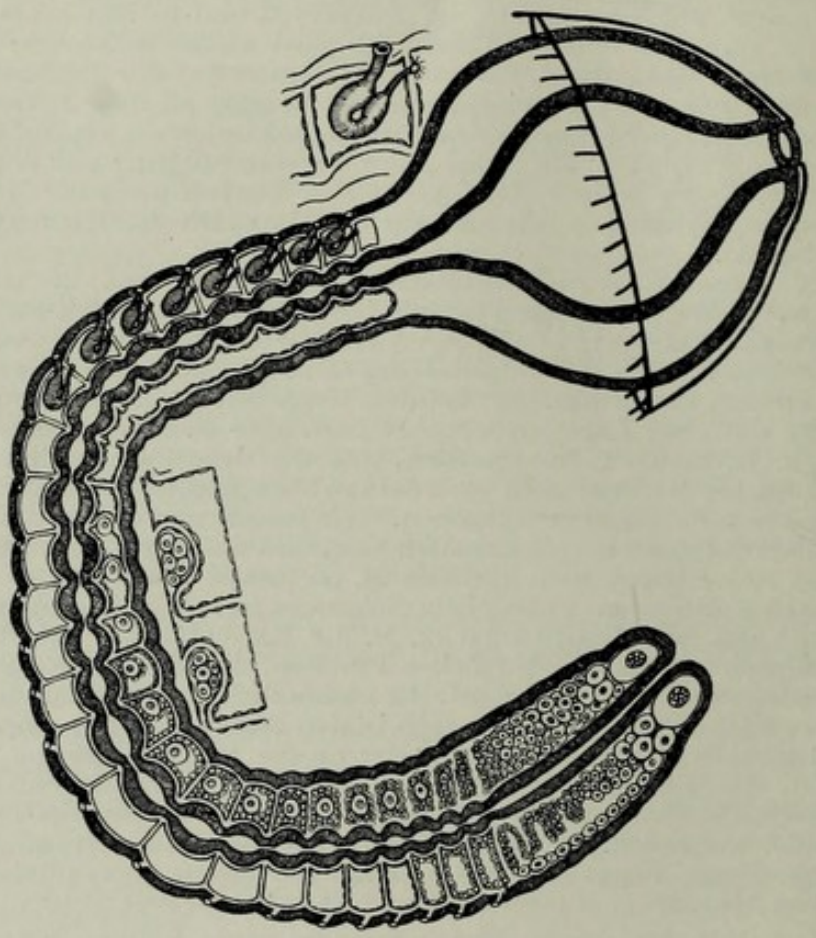


Fig. 11. Optischer Längsschnitt durch einen Anneliden, Nais, nach einem Objekt des Zoologischen Institutes gezeichnet. Die Nephridien gezeichnet nach einem Präparat von Lumbricus des Zoologischen Instituts. In die allgemeine Körperform von Nais ist links die Bildung segmentierter Coelomsäckchen unter Anlehnung an eine Abbildung von *Salenksky* (Polygordius) gezeichnet; die Nephridien sind hineinkonstruiert (vgl. Nebenfigur links). Rechts ist die Bildung der Leibeshöhle im Sinne der Gonocoeltheorie dargestellt. In den mittleren Segmenten (Nebenfigur rechts) ist die Abbildung *Zarniks* von der Entwicklung der Geschlechtsorgane des Amphioxus benutzt.

Wand des nächstvorhergehenden Coelomsegmentes einwuchert, deren parietales Epithel als viszerales Blatt vorschiebend.

Diese Befunde schließen nun aber unmittelbar an die bei Ringelwürmern an, bei deren primitivsten Segmentierung deutlich auf das Mesoderm beschränkt ist und hier vor allem Leibeshöhle, Nieren und Geschlechtsorgane in ihre Abhängigkeit bringt.

Das Schema (Fig. 11) zeigt das Mesoderm, das als solider Zellstrang vom hinteren Körperende aus kopfwärts wuchert und sich derart in einzelne Zellhaufen gliedert, daß das älteste Segment am weitesten vorn liegt, hintere sich distal anschließen. In den Zellhäufchen entsteht eine Höhlung (Gonocyste, Gonocoel), und in der

zelligen Auskleidung der Höhlung erscheinen die Geschlechtszellen. Jedes Leibeshöhlensegment setzt sich ferner mit der Oberfläche des Körpers durch ein Segmentalkanälchen (Nierenkanälchen) in Verbindung.

Die Frage nach dem Wesen der Segmentierung wird hier unmittelbar nahe gerückt. Worauf beruht diese den Tierkörper beherrschende, quere Gliederung wichtiger Organsysteme und die Wiederholung der zu einem Segment zusammengeschlossenen Organsystemstücke in polarer Anordnung? Nicht nur die „Wirbeltiere", sondern auch die „Gliedertiere" und „Ringelwürmer" verdanken ihren Namen den an ihnen bemerkbaren Spuren der Segmentierung.

Der Aneinanderschluß aufeinanderfolgender, einander völlig gleichwertiger Teilstücke hatte von mehr als 100 Jahren den Gedanken aufkommen lassen, daß es sich bei ihrer Entstehung um einen der Sprossung ähnlichen Vorgang handele. Man faßte die segmentierten Tiere geradezu als Tierstöcke auf, die einzelnen Segmente als Zooniten (*Dugès* bei *van Rynbek*). Der Kopf wäre dabei der Ausgangsboden. In der Tat gibt es eine Art der Segmentierung, die sich einigermaßen dieser Vorstellung fügt, das ist die der Bandwürmer; aber auch hier kann von einer echten Sprossung nicht die Rede sein, da ja dann jedes Segment Kopf- und Schwanzende besitzen müßte. Auf keinen Fall besitzen diese Segmente deshalb den Wert von Individuen, sondern nur den von Körperteilen, die sich durch Knospung wiederholen. Die Segmentierung der Cestoden steht aber ganz vereinzelt da und ist mit der der übrigen Formen deshalb nicht zu vergleichen, weil bei Ringelwürmern, Gliedertieren und Wirbeltieren die Sprossung von hinten ausgeht, bei jenen von vorn; bei den Cestoden liegt das älteste Segment hinten, das jüngste vorn, bei den anderen Formen umgekehrt.

Man hat auch versucht, die Metamerie auf mechanische Einwirkungen zurückzuführen, indem man meinte, daß die schlängelnden Bewegungen der Tiere ihre Gliederung herbeigeführt hätten. Wie alle lamarkistischen Erklärungen kommt auch diese in Verlegenheit, weil das Ziel der Umbildung nicht als Ursache angesehen werden kann (§ 19). Daß eine einmal im Werden begriffene Metamerie durch die Bewegungen des Körpers in ihrer Ausbildung gefördert werden kann, ist denkbar.

Aber das Werden selbst? Die Tatsache, daß die Metamerie bei den ältesten Tierformen, die sie zeigen, allein auf das Mesoderm beschränkt ist und hier zunächst die Leibeshöhle und die Geschlechtsorgane ergreift, hat auf den Gedanken geführt, die Metamerie auf die Knospung der Geschlechtszellen zurückzuführen und sich vorzustellen, daß es sich zunächst um deren Vervielfältigung, um Bildung von Geschlechtsindividuen im Gegensatz zu dem unfruchtbaren Kopf gehandelt habe, eine Vervielfältigung, die von hinten nach vorn erfolgt sei. Hohlräume, die um jedes „Gonomer" auftreten, sollen zur Bildung von Follikeln geführt haben, die bei weiterer Ausbildung zu Coelomsegmenten werden. (Fig. 11 rechts.) Durch Annahme eines Untergangs der Scheidewände ließe sich die Bildung des einheitlichen Coeloms verstehen, während das Verhalten beim Amphioxus dazwischen vermittelte.

Nach dieser zuerst durch *Meyer* begründeten, später durch *Rabl* gestützten Theorie ist die Metamerie zunächst eine auf das Mesoderm beschränkte Gliederung des Tierkörpers, die frühzeitig alle Derivate dieses Keimblattes ergreift (Muskulatur, Harnorgane, Leibeshöhle, Geschlechtsdrüsen, áxiales Bindegewebe), um erst sekundär, vielleicht unter der Wirkung der Lokomotion, nach innen und nach außen auf die Abkömmlinge des Entoderms und Ektoderms überzugreifen.

Solche sekundäre Gliederung liegt bei den Gliedertieren vor, bei denen aber die innere Metamerie, vor allem die der Geschlechtsorgane, nicht mehr erhalten ist.

Auch bei der Gliederung der Wirbeltiere einschließlich des Menschen ist zu der primären Segmentierung die sekundäre des Ektoderms (Neurotome, Dermatome) hinzugekommen, während sich eine solche des Entoderms nur durch

den Verlauf der segmentalen Nerven und Gefäße einigermaßen andeutet, und innerhalb des Mesoderms die Gliederung der Leibeshöhle und der Geschlechtsorgane nicht mehr auftritt.

Ahlborn: Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. wiss. Zool. 1884. — *Bender:* Entwickl. d. Lunge. Verhdlg. anat. Ges. 1924. — *Chiarugi:* I nevromeri del mesencefalo. Monit. zool. ital. 33. 1922. — *Dugès:* Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale. Montpellier 1832. — *Ebner, v.:* Über Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. S. B. Math.-Nat. Klasse Wien, Bd. 101, Abt. 3. — *Felix:* Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane des Menschen in *Keibel-Mall*, Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. 2. 1910. — *Fraipont:* Le Genre Polygordius. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel. 14. Monographie. 1887. — **Grosser:* Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 80. — *Grosser* u. *Fröhlich:* Beiträge zur Kenntnis der Dermatome der menschlichen Rumpfhaut. Morphol. Jahrb., Bd. 30, S. 508. — **Hatscheck:* Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten d. Zool. Instituts Wien, Bd. 1. — **Derselbe:* Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten d. Zool. Instituts Wien, Bd. 2. 1882. — *Derselbe:* Zeitschr. wiss. Zoologie, Bd. 5. 1877. — *Langelaan:* Over den vorm van het Rompmyotom. Verslagen der K. Akad. von Wetenschapen. S. 50. Amsterdam 1904. — *Maurer:* Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfaser. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 9. 1899. (Mit Liter. der übrigen einschlägigen Arbeiten d. Autors.) — **Meyer, E.:* Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biolog. Zentralbl., Bd. 10. — **Rabl, K.:* Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb., Bd. 5. 1892. — **Rynbeck, van:* Versuch einer Segmentalanatomie. *Merkel* u. *Bonnets* Ergebnisse. Bd. 18. 1908. — *Schumacher, v.:* Die segmentale Innervation des Säugetierschwanzes als Beispiel für das Vorkommen einer „kollateralen Innervation". Anat. Hefte, Heft 120. — **Schultze, O.:* Über die embryonale und bleibende Segmentierung. Verhdlg. Anat. Ges. Erg. Heft 3, Bd. 12. — *Söderbergh:* Untersuchungen über die Neurologie der Bauchwand. Hygiea, Bd. 85. 1923. — *Stunkard:* Primary neuromeres and head segmentation. Journ. of Morphol., Bd. 36. 1922. — *Voigt:* Über ein System neu entdeckter Linien an der Oberfläche des menschlichen Körpers und über die Hautverästelungsgebiete der Hautnerven usw. S. B. Math.-Nat. Klasse, Akad. Wissensch., Bd. 22. — *Zander, Richard:* Über Metamerie am Rumpfe der Wirbeltiere. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 18. (Festschrift f. *Schwalbe.*) — *Zarnik:* Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 21. 1904.

2. Gliederung des menschlichen Körpers.

§ 55. Zu den auffälligsten Beobachtungen, die der Anatom nun weiter an der Gliederung des menschlichen Körpers machen kann, gehört die, daß die äußere Gliederung in Kopf, Hals, Rumpf und Gliedmaßen keine innere Gliederung ist, daß den äußeren Grenzen dieser Hauptabschnitte keine inneren Grenzen entsprechen.

Im Bereiche der Kopf-Halsgrenze dehnen sich der Pharynx, der Zungengrund, die Speicheldrüsen von einem Gebiet ins andere aus; an der Halsrumpfgrenze treten die Lungen in den Bereich des Halses empor. Die Grenze zwischen Brust und Bauch ist exakt überhaupt nicht zu ziehen (Leber, Milz, Speiseröhre, Magen, im Bereich des Thorax, Pleurasäcke im Bereich der Nieren). Die Extremitäten dehnen ihre Muskulatur weit über den Rumpf hin aus. Dazu kommt, daß die Gehirnnerven weit am Halse, ja bis in das Rumpfgebiet (Vagus) hinabziehen und daß umgekehrt die großen Schlagadern des Kopfes und Halses vom Rumpfgebiet aufsteigen, der Hals also — zum Teil allerdings nur scheinbar — keine eigenen Gefäße, vergleichbar den segmentalen Rumpfarterien, besitzt. Dieser sehr differenten Gliederung der ventralen Gegend des Körpers steht ein auffällig ungegliederter, höchst einförmig gebauter Abschnitt als Rücken und Nacken gegenüber, während ein Schwanzabschnitt beim Menschen in der Regel äußerlich nicht erscheint, aber doch in deutlichen Resten seiner Organisation nachweisbar ist.

Die erwähnten Erscheinungen finden ihre Aufklärung darin, daß unser Körper überhaupt seine Gliederung nicht durch Komposition von Teilen empfängt (§ 14), daß er nicht aus aneinandergefügten Stücken besteht, sondern durch Sonderungsvorgänge gegliedert wird, die innerhalb einer Einheit ab-

laufen. Man könnte sagen, daß das Wirbeltier in seiner einfachsten Form zunächst nur Rumpf-Schwanztier (Akranier) ist; auf höherer Stufe ist es Kopf-Rumpf-Schwanztier (Cyklostomen); es wird weiterhin (Fische) Kopf-, Rumpf, Schwanz- und Extremitätentier und in höchster Vollendung ist es Kopf-, Hals-, Rumpf-, Schwanz-Extremitätentier. Alle diese Teile gehen aus dem Rumpf durch Umbildungen einzelner seiner Abschnitte hervor, Umbildungen, die nicht neue Teile und neue Organe schaffen, sondern die vorhandenen umgestalten, verlagern und dadurch in neue Beziehungen bringen. Wenn wir einen Bauplan des Rumpfes anerkennen und einen solchen feststellen können, so läßt sich das Gesagte auch so ausdrücken: Kopf-, Hals-, Schwanz- und Extremitäten enthalten keinen Bestandteil, der nicht auch im Bauplan des Rumpfes gegeben ist. Es entsteht also die Aufgabe, diesen darzutun und seine Umbildungen zu entwickeln.

a) Morphologie des Rumpfes und Schwanzes.

§ 56. Hinsichtlich des Rumpfes haben wir Polarität und Segmentation bereits besprochen. Die Gliederung im einzelnen zeigt nun einen durchaus gesetzmäßigen Aufbau des Rumpfsegmentes. Seine Achse wird von der Chorda dorsalis durchzogen (Fig. 12a, 12b); um diese herum legt sich der knorpelige Wirbelkörper an, der einen Bogen zur Umfassung des Rückenmarks nach aufwärts entsendet. An der Vereinigungsstelle beider Bögen entsteht der Dornfortsatz, von dem Bogen oberhalb seines Abganges vom Körper entsteht der Querfortsatz. (Hintere Spange der Halswirbelquerfortsätze, akzessorische Fortsätze der Lendenwirbel.)

Die Rippen (in den Fig. 12a u. b nicht gezeichnet), ursprünglich mit dem Wirbel in ununterbrochener Verbindung, gliedern sich davon ab und treten mit dem Wirbel in zwiefache Verbindung, ventral mit dem Körper (capitulum costae), dorsal mit dem Bogen (tuberculum costae), was im allgemeinen für alle terrestrischen Tiere gilt. Die Rippen erhalten sich nur in einem Teile des Rumpfes, der sich dadurch zum Thoraxabschnitt umbildet. Oberhalb wie unterhalb werden die Rippen zurückgebildet, wodurch Hals- und Lendenabschnitt entstehen. Im Halsgebiet bildet die Rippe die vordere Spange der Querfortsätze, im Lendenteil den Processus costarius (lateralis). Meist wird dieser Fortsatz fälschlich Querfortsatz genannt; daß er das nicht ist, zeigen die Fälle, in denen er tatsächlich zu einer Rippe ausgestaltet ist (am ersten Lendenwirbel) oder wo die 12. Rippe zu einem Lateralfortsatz verkümmert und der 12. Wirbel die Gestalt eines Lendenwirbels annimmt.

Die Ausdehnung des Thorax und demgemäß die Länge von Hals- und Lendenwirbelsäule schwankt bei terestrischen Wirbeltieren innerhalb sehr weiter Grenzen. Auch beim Menschen finden wir oft weniger und mehr als 12 Rippen (Halsrippen, Lendenrippen). Im Sakralabschnitt treten die Wirbelkörper nebst Bögen und Rippenrudimenten (Massae laterales des Kreuzbeines) zu einem festen Knochen (Os sacrum) zusammen. Die Erhaltung der Rippen im Thoraxgebiet beruht außer auf inneren Formbildungsvorgängen, die uns noch wenig bekannt sind, vor allem (*Gegenbaur*) auf dem Vorhandensein der vorderen Extremitäten, die sich mit ihrem Gürtel und der ihn bewegenden Muskulatur an den Rippen befestigt; ähnlich steht die feste Verwachsung der sakralen Wirbel und Rippen mit der Anlagerung der hinteren Extremität, wenigstens zum Teil im Zusammenhang; deren Gürtel verbindet sich auch hier mit den Rippen (Massae laterales).

Ein „Kreuzbein" ist bereits bei Amphibien in Gestalt eines einzigen, mit dem Beckengürtel verbundenen Wirbels vorhanden; obwohl ein so auffälliger Gegensatz zwischen freier oberer und tragender unterer Extremität bei den kriechenden Tieren noch fehlt, muß doch beachtet werden, daß von Anfang an ein Gegensatz in dem Anteil besteht, den vordere und hintere Extremität an der Fortbewegung haben. Die hintere Extremität schiebt den Körper vorwärts („Stemmkriechen"), die vordere zieht den Körper nach; Beteiligung des Schwanzes und Rumpfes an der Fortbewegung läßt die Leistung der Extremitäten noch nicht zur vollen alleinigen Wirkung gelangen (§ 67 ff.).

Soweit Rippen vorhanden sind, liegen sie in Septum intermusculare, d. h. intersegmental (§ 52); durch die Rippen wird das Rumpfsegment in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt gesondert, was vor allem in der Anordnung der quergestreiften Muskulatur zum Ausdruck gelangt. Ein Teil der

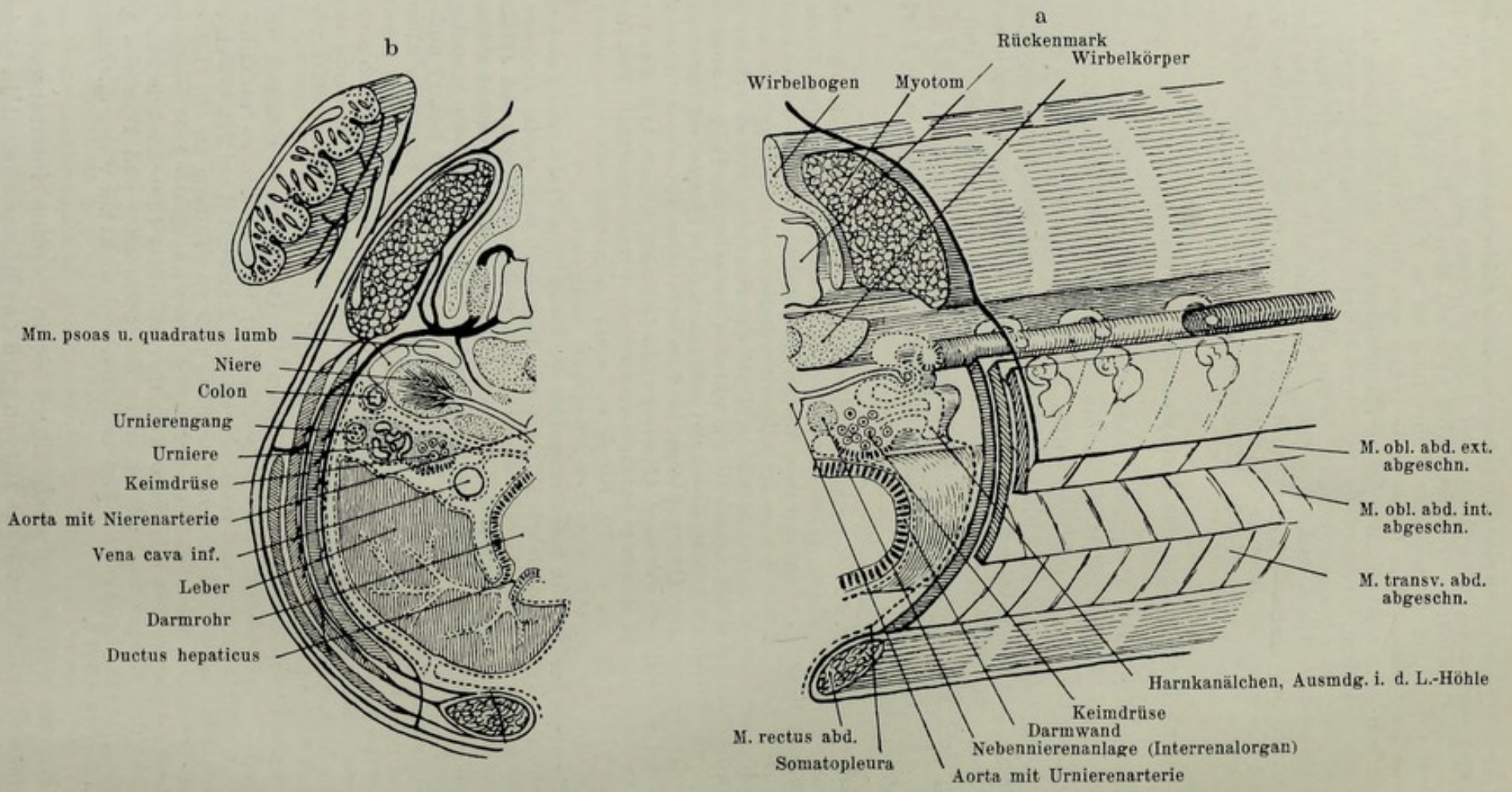


Fig. 12. Schematisierte Rumpfquerschnitte. Erklärung im Text. Der Querschnitt *a* ist insofern unnatürlich, als bei derartig weit vorgeschrittener Entwicklung der Urwirbel keine solche Form mehr zeigt.
Links neben Fig. 12b eine Nebenskizze. Erklärung S. 250.

willkürlichen Muskulatur liegt dorsal von den Rippen, ein anderer ventral. Jener ist (Fig. 12a) aus dem ursprünglichen Myotom (Fig. 12b) hervorgegangen. Deren mediale Wand läßt zunächst Muskelfasern entstehen, die sich anfangs nur über ein Segment erstrecken (Fig. 12a). Durch Verwachsungen aus diesen segmentalen Muskeln entstehen später oberflächlicher gelegene, längere Muskelzüge, die sich über mehrere Segmente erstrecken. Die sogenannte „lange" oder „tiefe" Rückenmuskulatur des Menschen ist das Ergebnis dieser Umbildungen. Die ventrale Muskulatur entsteht bei primitiven Wirbeltieren im Zusammenhang mit der dorsalen Anlage, indem Muskelknospen aus dem Myotommaterial in die ventrale Rumpfwand hinabwachsen (*Maurer*).

Bei den Sauropsiden und Säugetieren ist dieser Zusammenhang meist dadurch verwischt, daß die muskelbildenden Elemente schon in früher Embryonalzeit aus dem Myotommaterial ausscheiden, ohne als solche erkennbar zu sein. Gerade beim Menschen aber sind echte Muskelknospen nachgewiesen worden (*Zechel*), so daß unser eigener Körper hierin, wie in manchen anderen Dingen, sehr primitive Merkmale aufweist.

In der seitlichen Rumpfwand entwickelt sich die aus dem Myotom herabgewachsene Anlage zur ventralen Muskulatur, und zwar in zwei Systemen: einem vorderen medialen (Rektussystem) und einem seitlichen (Obliquussystem, Fig. 12a und b). Auch diese Systeme sind anfänglich segmental angeordnet; die Inscriptiones tendineae des M. rectus abdominis und der unteren Zungenbeinmuskeln, wie auch diejenige, die häufig von der Spitze der 11. Rippe in die Substanz des M. obliquus internus eindringt, sind Spuren dieser Anordnung. Am vollständigsten und klarsten ist die Anordnung der ventralen Rumpfmuskulatur im Bauchgebiet.

Der M. rectus liegt ventral, die schrägen Muskeln seitwärts, sie sind bei den terrestrischen Tieren anfangs, solange der Rumpf noch bei der Lokomotion mithilft, sehr schichtenreich (*Maurer*), lassen aber doch drei, sich in ihrem Faserverlauf kreuzende Systeme erkennen. Bei den Säugetieren und dem Menschen sind sie in drei Schichten angeordnet, die sich mit ihren Faserrichtungen in Winkeln zu einheitlicher, die Bauchwand gleichmäßig verengernder Wirkung überkreuzen. Der äußere Muskel zieht von hinten oben nach vorn und unten (oblique descendens = M. obl. abd. ext.), der mittlere von hinten unten nach vorn oben (oblique ascendens = M. obl. abd. int.), der innerste verläuft genau quer (M. transversus abd.). Im Thoraxgebiet erscheinen die gleichen Muskeln, wenn wir von Einzelheiten, die die Homologisierung komplizieren, hier absehen, als Mm. intercostales externi, interni und transversus thoracis (dieser stark rückgebildet und nur hinter und neben dem Brustbein erhalten); das Rektussystem reicht bei Säugetieren, auch manchen Affen, ebenfalls weiter nach aufwärts, so daß es unter den M. pectoralis major zu liegen kommt; beim Menschen liegt nur ein kleines Stück des Rektus unter dem M. pectoralis major (Pars abdominalis letzteren Muskels), während weiter nach aufwärts sehnige Züge der Lage des Rektus zwischen den Rippenknorpeln entsprechen. Am Halse stellen die unteren Zungenbeinmuskeln das Rektussystem, die Mm. scaleni das Obliquussystem dar.

§ 57. Durch die Anordnung des Skelettes, zum Teil aber auch durch die ventrale Muskulatur entstehen in jedem Segment zwei Höhlungen, die durch die polare Aneinanderreihung der Segmente zu zwei Rohren werden. Das dorsale Rohr umschließt das Rückenmark, das ventrale das Darmrohr und seine Abkömmlinge. Das Rückenmarksrohr (Canalis vertebralis) öffnet sich durch die Foramina intervertebralia nach außen. Aus jedem Foramen intervertebrale tritt ein gemischter Spinalnerv unmittelbar in das zugehörige Myotom (Fig. 12b) ein. Der gemischte Spinalnerv entsteht aus einer dorsalen sensiblen und einer ventralen motorischen Wurzel. Erstere entspringt in dem Spinalganglion, letztere aus den motorischen Ganglienzellen des Vorderhorns; außerdem führt jede vordere Wurzel präganglionäre, markhaltige, sympathische Fasern. Jenseits des Foramen intervertebrale zerfällt der Spinalnerv in einen

gemischten dorsalen Ast, der die dorsale Muskulatur und die dorsalen Dermatome (§ 56), und einen ventralen Ast, der die ventrale Muskulatur und die ventralen Dermatome versorgt. Die sympathischen präganglionären Fasern ziehen zu den segmental angeordneten Grenzstrangganglien, von denen aus postganglionäre marklose Nervenfasern zu den Rückenmarksnerven zurückkehren, um mit ihnen segmental zur Peripherie zu verlaufen (Gefäßnerven, Haarbalgmuskelnerven, Schweißdrüsennerven. Die ganze Verästelung eines Segmentalnerven ist schematisch in Fig. 12b zu übersehen).

Das ventrale Rohr umschließt die Leibeshöhle, die innerhalb des mittleren Keimblattes zwischen Darmfaserblatt und Hautfaserblatt entsteht. Letztere beide Blätter liefern nur das Epithel der Serosa, nicht aber wie im dorsalen Bezirk epithelogene, willkürliche Muskulatur (§ 62). Das Darmrohr, anfänglich nur von Entoderm gebildet, hängt dorsal durch das Darmfaserblatt mit der Gegend vor der Wirbelsäule zusammen. Dies dorsale Mesenterium

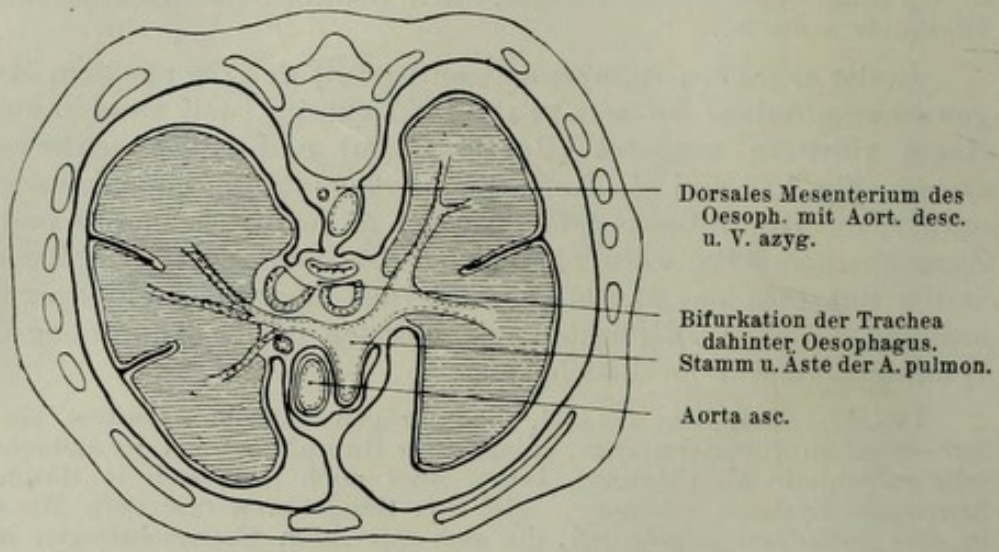


Fig. 13. Schnitt durch den Thorax eines Erwachsenen, unterhalb der Bifurkation der Trachea. Leicht verändert nach *Pratje*, Anatomischer Anzeiger, Erg.-Heft 58, S. 96, Fig. 6.

ist das einzige, das der Darm in seinem ganzen Verlaufe besitzt (Fig. 13 bis 16). Auch im Bereich des Ösophagus (Fig. 13) ist ein solches dorsales Mesenterium zu unterscheiden; nur werden seine Blätter hier durch die Einlagerung der absteigenden Aorta und der Vena azygos weiter auseinandergedrängt und stellen das dar, was gewöhnlich als hintere Abteilungen der Pleura mediastinalis bezeichnet wird.

Das ventrale Mesenterium bleibt im ganzen Bereich des Vorderdarms erhalten (Fig. 13, 14, 15). Im Bereich des Ösophagus zieht es in Gestalt der vorderen Anteile der Pleura mediastinalis bis zum Brustbein (Fig. 13). Hinter dem Brustbein treten sie zu einer dünnen, durchsichtigen Doppellamelle zusammen. Zwischen Ösophagus und Brustbein werden sie weiter kaudal, als Fig. 13 zeigt und wie es Fig. 14 schematisch andeutet (als Pleura pericardiaca), durch den Herzbeutel auseinandergedrängt, so daß nach Wegnahme des Herzbeutels der Ösophagus dann ohne Serosaüberkleidung bleibt. Unterhalb des Zwerchfelles erstreckt sich das ventrale Mesenterium bis zum Ende des Vorderdarms, d. h. bis zu der Stelle, an welcher der Ductus choledochus und pankreaticus ausmünden (Pars superior duodeni). Durch Einlagerung der Leber (Fig. 15) wird es in einen Lebermagenbezirk (Omentum minus plus Ligamentum hepato-duodenale) und in einen Leberbauchwandbezirk (Lig. suspensorium) zerlegt. Indem die Leber und die hinter ihr fließende V. cava inferior

am Zwerchfell und der hinteren Bauchwand ohne serösen Überzug bleibt (Fig. 15, V. cava inferior), und da sich der Magen nach links und mit seiner linken Fläche nach vorn wendet, entsteht zwischen Leber, Magen, ventralem

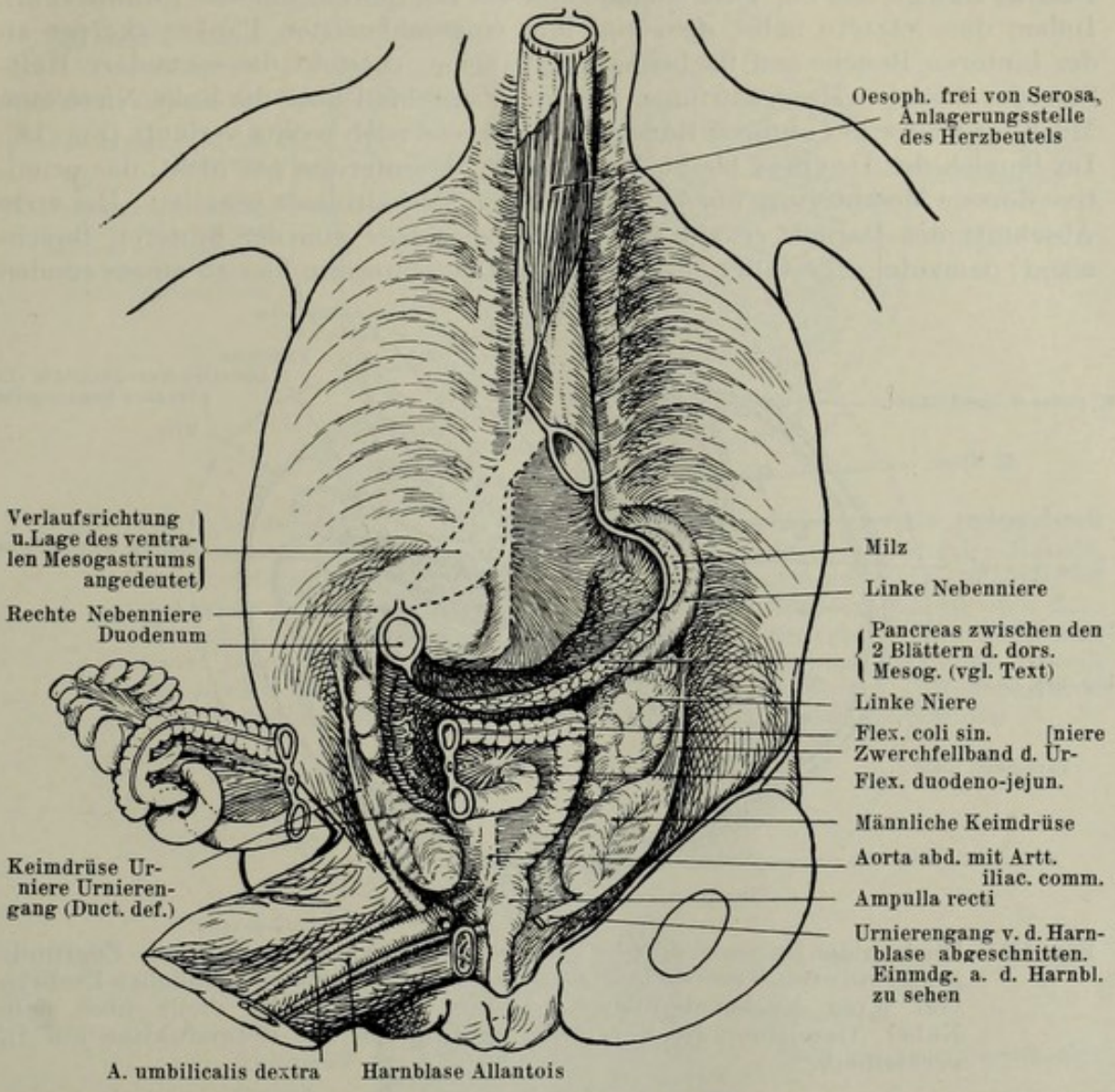


Fig. 14. Schema des Verhältnisses des dorsalen Mesogastriums. Der Magen ist unterhalb der Cardia und jenseits des Pylorus abgeschnitten. Das dorsale Mesogastrium geht von der Mittellinie (gestrichelte Linie) zum Pankreas und zur Milz, umfaßt diese beiden Organe und geht zur großen Kurvatur. Ehe es diese erreicht, ist es abgeschnitten, so daß das Pankreas zwischen beiden Lamellen frei sichtbar ist. Das ventrale Gekröse angedeutet (Lig. hepatogastricum und hepatoduodenale). Blick in die Bursa omenti majoris. In der Konkavität des Duodenums das Pankreas. Das dorsale Mesenterium hier bereits zurückgebildet. Es erhebt sich erst wieder in Form des Gekröses der Nabelschleife. In ihm die A. mesent. sup. Die Nabelschlinge mit dem Konvolut der Darmschlingen lag in dem physiologischen Nabelstrangbruch. Sie ist nahe dem Ursprung der Nabelschleife abgetragen. Zugrunde gelegt ein Präparat eines menschlichen Embryo von 2 cm N. St. l. Gezeichnet bei einer Vergrößerung 1:15. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

Mesenterium (Omentum minus) einerseits und hinterer Bauchwand andererseits ein Rezeß, die sogenannte Bursa omentalis, der natürlich die Mittellinie nach rechts hin nicht überschreiten kann, da ja das dorsale Mesogastrium von der Mittellinie ausgeht (Fig. 14). Nach rechts von der Mittellinie liegt der

Lobus caudatus der Leber (Fig. 15), um den herum sich das Vestibulum Bursae omentalis (auch Bursa omenti minoris genannt) mit dem Recessus hepaticus ausdehnt. Das dorsale Mesogastrium wird durch die Milz ebenfalls in zwei Bezirke zerlegt, das Lig. gastrolienale und das Lig. phrenicolienale (primitivum). Indem dies letztere nebst dem von ihm eingeschlossenen Pankreaskörper an der hinteren Bauchwand flächenhaft festwächst, entsteht die sekundäre Haftlinie des dorsalen Mesogastriums, die vom Zwerchfell über die linke Niere zum Milzhilus weiter am unteren Rande des Pankreas nach rechts verläuft (Fig. 14). Im Bereich des Darmes bleibt das ventrale Mesenterium gar nicht, das primitive dorsale Mesenterium nur in abgeänderten Verhältnissen erhalten. Der erste Abschnitt des Darmes erhebt sich als Nabelschleife von der hinteren Bauchwand; demzufolge gestaltet sich das dorsale Mesenterium hier zu einem runden

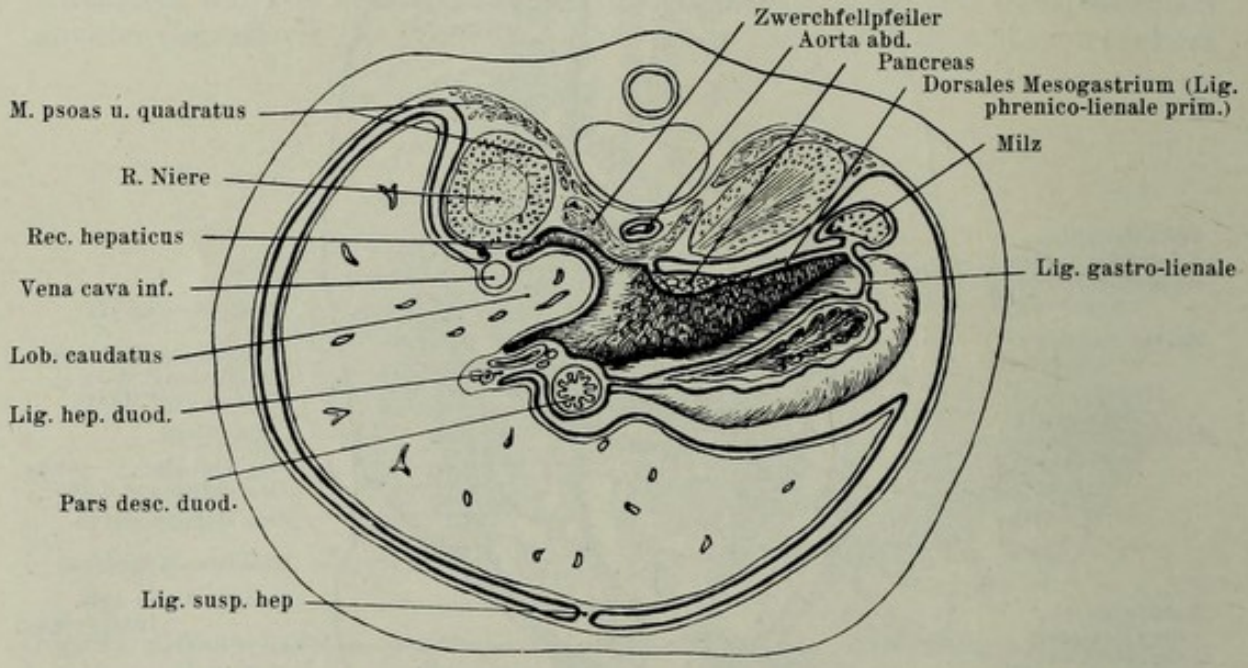


Fig. 15. Blick in die Bursa omentalis von oben her. Erklärung im Text. Zugrunde gelegt ein etwa 3 mm dicker Querschnitt durch einen menschlichen Embryo von 9 cm Nackensteißlänge. Untere Schnittfläche dicht über dem Nabel. Gezeichnet bei Vergrößerung 1:5. Bei der Reproduktion auf $^3/_4$ verkleinert.

Anheftungsbezirk, an dem diese Schleife hängt (Fig. 14). Aus der Schleife entwickelt sich der ganze Dünndarm, der aufsteigende und quere Dickdarm. Diese Mesenterialplatte, die von der runden Anheftungsstelle zur Nabelschleife des Darmes tritt, heißt Mesenterium commune. Dieses wächst später an der hinteren Bauchwand und längs des dorsalen Mesogastriums fest. Dadurch entsteht (Fig. 16) die Radix mesenterii, die sekundäre Befestigung des Colon ascendens rechts, und des Colon transversum an der Unterfläche des Omentum majus. Kaudal setzt sich das primitive dorsale Mesenterium zum Colon descendens fort; nach dessen Verlagerung nach links verwächst auch dies mit dem parietalen Bauchfell.

§ 58. Entsprechend der sekretorischen Funktion, die das Coelom auf primitiven Stufen der Entwicklung besitzt (§ 71), besitzt auch der Wirbeltierkörper in den dorsalen Verbindungen der Leibeshöhle mit den Urwirbelhöhlen ein Exkretionssystem (Figg. 10 u. 12), das den ursprünglichen Nephridien (Fig. 11) der Wirbellosen funktionell, wenn auch nicht streng formal entspricht. Es wird durch die Segmentkanälchen der Vorniere und Urniere dargestellt. In der Figur 12a ist die primitive Verbindung eines Urnierenkanälchens mit

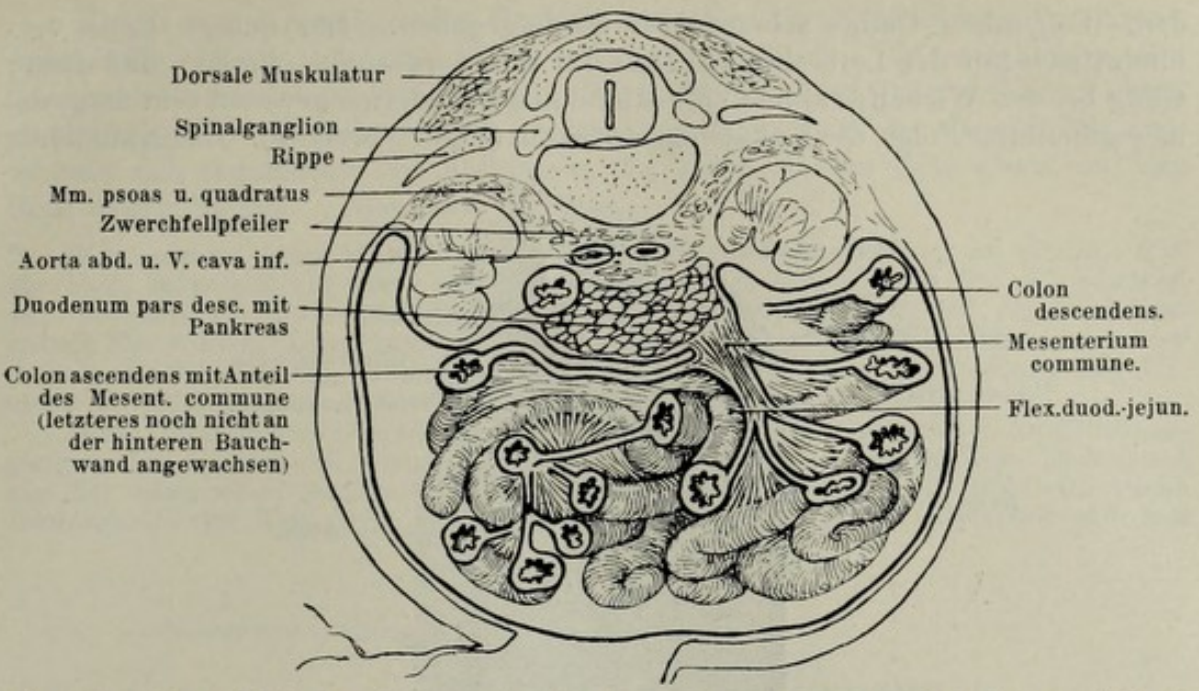


Fig. 16. Der gleiche Embryo wie Fig. 15. Nächstfolgender Schnitt gezeichnet bei Vergrößerung 1:5, untere Schnittfläche dicht unterhalb des Nabels. Bei der Reproduktion auf $^3/_4$ verkleinert. Links ist das Colon descendens mit seinem Mesocolon schematisch und ohne Zusammenhang mit dem Mesenterium commune gezeichnet. Das Mesenterium commune hat einen Dünndarmteil und einen zum Colon ascendens ziehenden Anteil, der noch nicht mit der hinteren Bauchwand verlötet ist. Denkt man sich dies geschehen, so ist die bleibende Radix mesenterii entstanden.

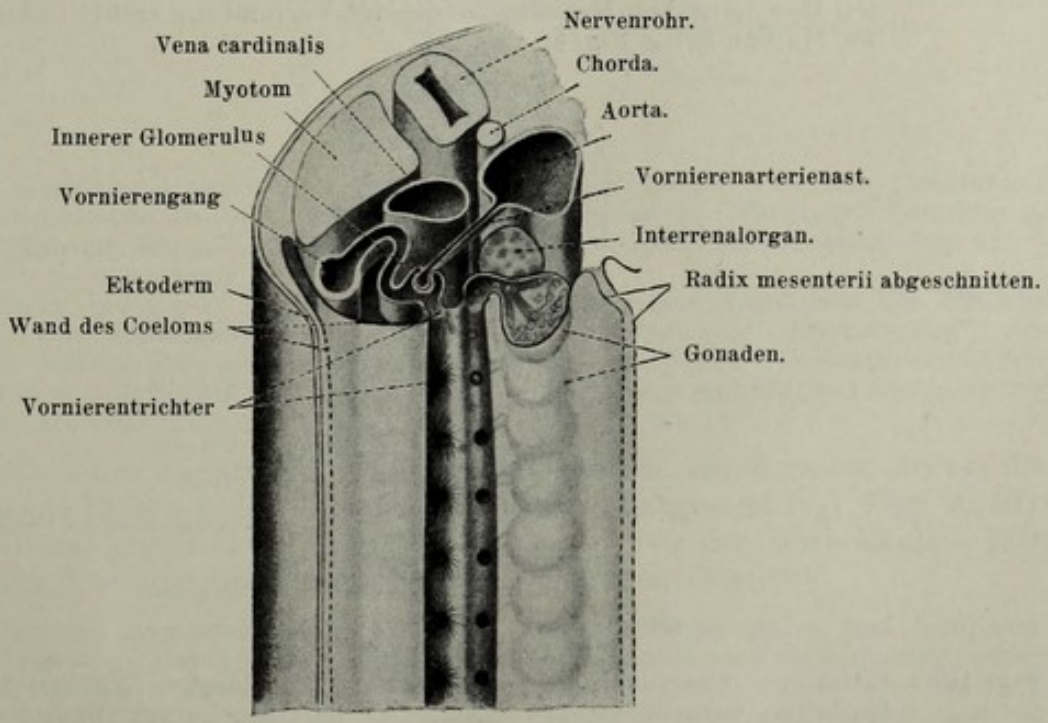


Fig. 17. Versuch einer schematischen Versinnbildlichung des formalen Wertes der Urogenitalverbindung. Keimdrüse und Exkretionsapparat mit eigenen Öffnungen in die Nierenrandrinne ausmündend. Die Geschlechtsprodukte geraten in die Rinne und werden durch die Exkretionswege abgeleitet. Exkretionsapparat auf dem Stadium der Vorniere. (Aus Lubosch, Entwicklungsgesch. der weibl. Geschlechtsorgane im Handbuch von Halban-Seitz Fig. 48.)

dem *Wolff*schen Gange schematisch wiedergegeben. Das andere Ende verbindet sich mit der Leibeshöhle. Man hat sich vorgestellt (*Boveri*), daß dieser Gang bei den Wirbeltierahnen eine Rinne des Ektoderms gewesen sein mag, die in segmentaler Folge die Kanälchen aufnahm (Figur 12 rechts). Das Kanälchen

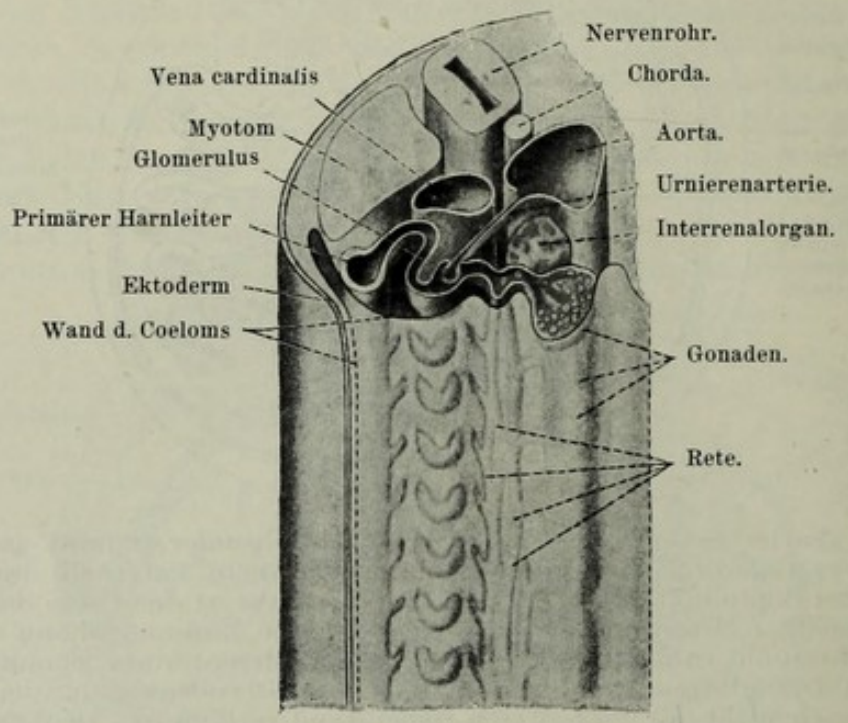


Fig. 18. Exkretionsapparat auf dem Stadium der Urniere. Die Nierenrandrinne hat sich zum Nierenrandkanal abgeschlossen. An diesem Spaltung und Anastomosenbildung (Urbild eines Rete, das mit der Keimdrüse und den Bowmanschen Kapseln in offener Verbindung steht). (Aus Lubosch bei Halban-Seitz Fig. 49.)

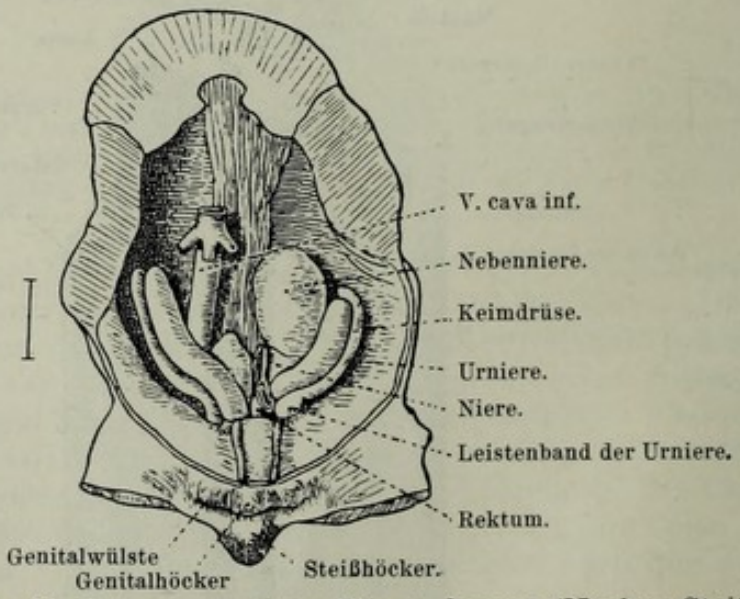


Fig. 19. Situs der Geschlechtsorgane eines 13 mm langen (Nacken-Steißlänge) Embryo, vergrößert 1: 7. Material der Marburger Sammlung. Aus Halban-Seitz, Fig. 51.

selbst setzt sich mit einem Gefäßknäuel (Fig. 10, 12a, Glomerulus), einer aus der Aorta stammenden segmentalen Urnierenarterie, in Verbindung Bei weiterer Entwicklung löst sich die Verbindung des Kanälchens mit der Leibeshöhle, es bildet sich die Urniere, eine langgestreckte Drüse, die demnach retroperitoneal gelegen ist (vergl. auch Fig. 8).

Medial von der Anlage der Urniere kommt es zur Entwicklung der Keimdrüse (Fig. 12a u. b) und des Interrenalorganes (= Rindensubstanz der Nebenniere); auch diese beiden Organe liegen demnach bei weiterer Entwicklung retroperitoneal. Zwischen dem Urnierenkanälchen und der Keimdrüse entwickeln sich segmentale Verbindungen, die weiterhin das Rete testis und das Rete ovarii bilden.

Man nimmt zum Verständnis dieser merkwürdigen Bildung an (*Felix*), daß das Rete in primitiver Form ein dorsaler Rezeß der Leibeshöhle (Fig. 17) gewesen sei, der sich zu einem Längskanälchen (Nierenrandkanal Fig. 18) abgeschlossen habe. Ein solcher Längskanal kommt als eine Art Harnleiter im Harnorgan der Selachier vor. Bei den höheren Formen wird er nach der Rückbildung der Urniere als Rete dem Ausführungssystem der Keimdrüse einverleibt.

Beim männlichen Geschlecht werden diese Kanälchen zu echten Ausführungsgängen der Keimdrüse, beim weiblichen werden sie auch ohne diese Bedeutung aus der bisexuellen Anlage des Organismus heraus als lediglich architektonische Bestandteile der Keimdrüse entwickelt. Die bleibende Niere entwickelt sich aus

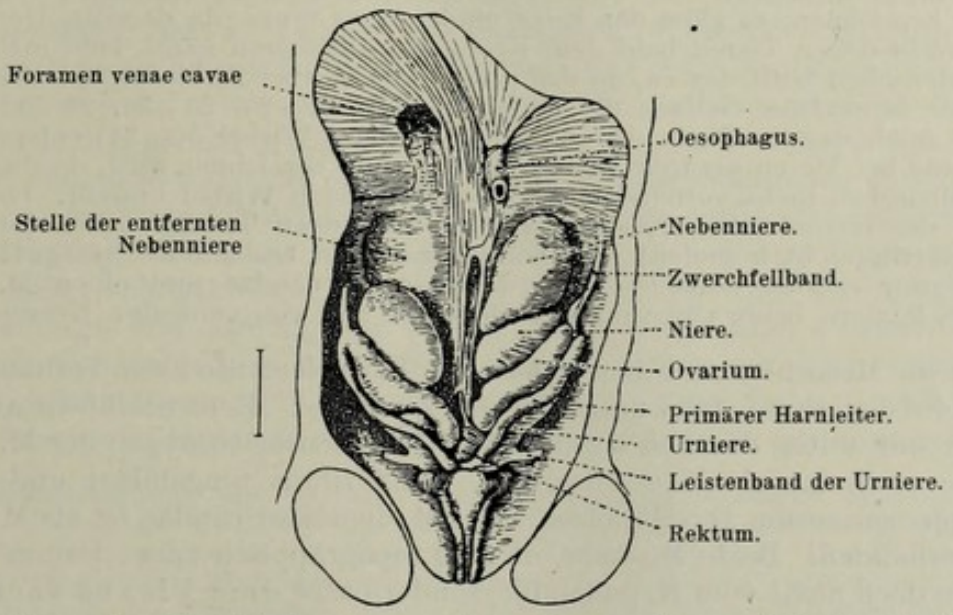


Fig. 20. Situs der Geschlechtsorgane eines 20 mm langen (Nacken-Steißlänge) weiblichen Embryo, vergrößert 1: 7. Material der Marburger Sammlung. Mei der Reproduktion auf $^5/_7$ verkleinert. Aus Halban-Seitz, Fig. 52.

einer kaudaler gelegenen Anlage, die den exkretorischen Kanälchen der Urniere entspricht. Die Niere ist anfänglich sehr klein und liegt (als „Beckenniere") zunächst von Nebenniere und Keimdrüse bedeckt, um durch Wachstumsverschiebung der Organanlagen und der dorsalen Rumpfwand ihre endgültige Lage in bezug auf Nebenniere und Keimdrüse zu erlangen (Figg. 19, 20, 14).

Die arteriellen Gefäße des Rumpfes entstammen der dorsalen Aorta, die als unpaariges Rohr aus den Aortenbögen hervorgegangen ist (vgl. Figg. 30, 31). Sie liegt demzufolge hinter dem Darmrohr und vor der Wirbelsäule. Ihre segmentalen Äste sind oben (§ 52) dargestellt worden (Fig. 10).

Die dorsalen Segmentarterien sind die Arteriae intercostales und lumbales. Auch die Arteria subclavia und die Arteria iliaca communis sind als Segmentarterien aufzufassen (§ 52), während der Stamm der Aorta als Aorta caudalis weiterläuft. Nur scheinbar ist beim Menschen durch die Stärke der Arteriae iliacae und die Schwäche der Arteria sacralis media eine Aufteilung der Aorta in zwei Endäste (Arteriae iliacae) vorhanden.

§ 59. Durch diese Darlegungen ist klar geworden, ein wie großer Unterschied zwischen dem dorsalen und ventralen Bezirk des Körpers besteht. Die große Mannigfaltigkeit hier steht im Gegensatz zu der großen Einförmigkeit dort. Die ventral durch die Anlagerung der Extremitäten, die Entfaltung

des Darmkanals und der retroperitonealen Organe eingetretenen Differenzierungen fehlen dem dorsalen Rumpfgebiet. Dieses gleichförmige Gebiet tritt als Rücken besonders in Erscheinung. In unveränderter Form und aus den gleichen Formbestandteilen aufgebaut, setzt sich der Rücken kopfwärts als Nacken, in entgegengesetzter Richtung als Schwanz fort.

Für das formale Verständnis des letzteren ist die Tatsache, daß er nur eine Fortsetzung der dorsalen Körperregion bildet, von Bedeutung. Es fehlen dem Schwanz daher alle ventralen Formbestandteile (Darm, Leibeshöhle und Nieren). In der Hauptsache ventrale, von ventralen Ästen der Spinalnerven versorgte Anteile der Muskulatur sind in ihm enthalten. Zu den typischen Schwanzbestandteilen gehören demnach: Die Chorda dorsalis, Kaudalwirbel, Kaudalteil des Rückenmarks, Kaudalnerven, Kaudalmuskeln und die Aorta caudalis mit dorsalen Segmentarterien.

Eine feste Marke für die vordere Abgrenzung der Kaudalregion ist nicht leicht zu bestimmen. Wollte man alles, was hinter dem Kreuzbein liegt, als Schwanzwirbel bezeichnen, so gäbe das keine eindeutige Grenze, da derselbe Gesamtwirbel bei verschiedenen Tieren bald dem Kreuzbein angehören kann, bald nicht. Selbst beim Menschen trifft das zu, da das normal die Wirbel 25 bis einschließlich 29 enthaltende Kreuzbein vielfach die Wirbel 25—28, 24—28, 25—30, 26—30 umfassen kann. Auch das Steißbein des Menschen (normal Wirbel 30—34) entspricht nicht dem, was bei Tieren als freie Schwanzwirbelsäule bezeichnet wird, da diese nur die beim Menschen nicht vorhandenen 35. und folgenden Wirbel umfaßt. Die Kaudalregion des menschlichen Körpers ist also den freien Tierschwänzen formal nicht gleichwertig (nicht homolog). Als Schwanzmuskeln besitzen die Säugetiere einen M. extensor caudae dorsalis, einen M. abductor caudae und einen M. depressor caudae, letztere beide von ventraler Herkunft und von ventralen Nerven versorgt

Beim Menschen sind diese typischen Formelemente zwar vorhanden, aber in teils reduziertem, teils umgebildeten Zustande. Dem Steißbein aufgelagert ist ein nur selten deutlich darstellbarer M. extensor coccygis; der M. abductor caudae erscheint als M. coccygeus, meist fibrös umgebildet und mit dem Lig. spinoso-sacrum verschmolzen. Der M. depressor caudae ist als M. levator ani vorhanden. Beide Muskeln, obwohl topographisch zum „Damm" gehörig, werden doch nicht vom N. pudendus, sondern aus dem Plexus sacralis versorgt und erweisen sich dadurch eben als den Muskeln des Beckenausganges ursprünglich fremde Gebilde. Für die eigentlichen segmentalen Kaudalnerven, die beim Menschen auf zwei äußerst feine Nerven reduziert (Nn. coccygei 1 u. 2) sind, bleibt als Versorgungsgebiet dann nur der rudimentäre M. extensor coccygis und die Haut übrig, so daß sie nur dorsale Ästchen (Rami ano-coccygei) entwickeln mit im wesentlichen sensiblen Fasern und motorischen, für den erwähnten Muskel.

Diese gesamte Kaudalregion bildet beim Menschen die sogenannte Cauda interna (occulta). Eine cauda externa (libera) ist beim Menschen nicht allzu selten beobachtet worden.

Der äußere Menschenschwanz, wie er als Mißbildung bei Kindern vorkommt, ist ein unechter, falls es sich nur um einen Hautanhang ohne innere Differenzierung handelt; er ist ein echter, falls in ihm segmentale Gebilde (Chorda, Myotome, Nervenrohr, Wirbel) nachweisbar sind. Das Interessanteste wäre natürlich eine Überzahl von Kaudalwirbeln, die dann den tierischen Schwanzknochen entsprächen. Das aber kommt beim Menschen nicht vor. Sechs Steißwirbel könnten vorkommen, dann aber durch Verschiebung der Kreuzbeinanlage nach vorn, wobei sich die Gesamtzahl der Wirbel nicht erhöht. Wo in Schwanzanhängen Wirbel beobachtet worden sind, handelt es sich stets um stärker ausgewachsene Steißwirbel innerhalb der normalen Anzahl; dagegen sind Schwänze mit überzähligen Muskeln und Nervengebilden sicher beobachtet worden. Alle Schwanzbildungen (unechte wie echte), sind auf tierische Schwänze zu beziehen, die mit einzelnen Anlageteilen erhalten geblieben sind. Selbst die Steißbehaarung, wo sie als Exzeßbildung (Steißhaarwirbel) auftritt, ist der Behaarung des Schwanzansatzes der

Säugetiere gleichzusetzen. Entwicklungsgeschichtlich besitzt der menschliche Embryo stets während früher Perioden echte überzählige Schwanzwirbel (insgesamt 36—37 Wirbelanlagen anstatt 34). Er hat also in der Tat vorübergehend nicht nur einen inneren, sondern auch einen echten, äußeren Schwanz mit Schwanzmyotomen, dorsalen segmentalen Schwanzarterien und sogar der Anlage eines Schwanzdarmes. So ist auch im distalen Körperende der typische Rumpfaufbau nicht zu verkennen.

b) Morphologie des Kopfes.

§ 60. Die Betrachtung des Kopfes stellt uns dem oben Ausgeführten gemäß vor die Frage, inwieweit die typischen Formbestandteile des Rumpfes in der Architektonik des Kopfgebietes wiederkehren. Sie zerfällt, wie ersichtlich, in zwei Unterfragen: Die zunächst, ob im Kopfbereich überhaupt eine Gliederung, vergleichbar der des Rumpfes, vorhanden ist; sodann die, in welchen Beziehungen die wesentlichen Elemente des Rumpfsegmentes, die wir soeben kennengelernt haben (Chorda, Wirbel, Myotome, Seitenplatten, Leibeshöhle, Exkretionsorgane, Nerven, Gefäße), im Kopfgebiet wiedererscheinen.

Die erste Frage ist dahin zu beantworten, daß im Kopfgebiet eine Metamerie, vergleichbar der Rumpfmetamerie, zwar teilweise vorhanden ist, daß sie aber nicht den ganzen Kopf ergreift und sich mit einer anderen Gliederung verbindet, die nur scheinbar metamer, der Rumpfmetamerie nicht entspricht. Die Antwort wird verständlicher, wenn wir die Frage anders fassen, inwieweit nämlich der Kopf überhaupt Elemente enthält, die den Rumpfelementen vergleichbar sind? (Allgemeine Homologie, § 29.) Da der Kopf den Eingang in den Verdauungs- und Atmungsweg enthält, da er weiter Sinnesorgane besitzt, die dem Rumpfe fehlen, so ergibt sich, daß wenigstens der Vorderkopf ein Gebilde eigener Art sein muß. Dieser Vorderkopf ist durch das Geruchsorgan und die Sehorgane, ferner durch die Mund- und Nasenöffnung ausgezeichnet.

Die Sonderstellung des Geruchs- und des Sehorganes ergibt sich aus ihrer Anatomie, die sie als Gehirnteile erkennen läßt. Der N. olfactorius wird von den Neuriten der peripherischen Riech(Ganglien)zellen gebildet. Der Bulbus oculi ist als peripherischer Lobus opticus aufzufassen (Gehirnwand = Netzhaut; Ventrikel = Höhlung der Augenblase, später Spalt zwischen beiden Blättern der Netzhaut; Hüllen = Choroides und Sclera; Faserbahn = N. opticus, Arterie = A. ophthalmica aus der Gehirnarterie [Carotis interna]).

Die Skelettanteile des Schädels, die dieses Sinnesorgan umschließen, sind die Riechkapseln (= Siebbein) und die Orbitae (= vorderer Teil des Keilbeinkörpers, Keilbeinflügel). In diesem vorderen Teil des Schädels ist demnach ein Wirbelelement nicht zu erwarten, dagegen ist im Hinterkopf (Gehirnschädel), soweit er knorpelig angelegt wird, grundsätzlich die Anwesenheit solcher Elemente zu vermuten. Das trifft auch zu, da zunächst die Chorda dorsalis den Schädelgrund durchzieht; ihr vorderes Ende, in der Höhe des Türkensattels gelegen, bezeichnet die Grenze zwischen Vorder- und Hinterkopf oder wie es besser heißt, zwischen evertebralem und vertebralem Teil des Schädels. Letztere Bezeichnung gründet sich darauf, daß neben der Chorda und um sie herum im Schädelbereich knorplige und später knöcherne Wirbelanlagen entstehen, die aber nicht wie im Rumpfgebiet selbständig bleiben, sondern zu einer einheitlichen Anlage verschmelzen. (Parachordalia, Anlagen des Hinterhauptbeins und des hinteren Keilbeinkörperabschnittes.)

Die bei Fischen und vielen Amphibien zeitlebens vorhandenen, bei Amnioten nur während der Embryonalzeit nachweisbaren Kiemenbogen und -spalten bringen nun in den Kopf eine neue Gliederung hinein. Im Gegensatz zur Wirbelgliederung, die also Rumpf und Kopf wenigstens in der Anlage gemeinsam ist, ist jene dem Kopfe allein eigentümlich. Sie beruht auf den regelmäßig auf-

einanderfolgenden Durchbrechungen der Pharynxwand, durch die im Dienste der Atmung das Wasser an den Kiemen vorbeigetrieben wird. Zwischen je zwei Kiemenöffnungen liegt eine Scheidewand, desgleichen wird vor der ersten Spalte die Mundöffnung seitwärts und unten von einer Wandung umgeben. Alle diese trennenden Wände enthalten Skeletteile, Muskeln, Gefäße und Nerven, die als Viszeralbogen, Viszeralmuskeln -gefäße und -nerven bezeichnet werden.

Wenn nun diese viszerale Metamerie mit der Rumpfmetamerie nichts zu tun hat, und wenn sich am vertebralen Teil des Schädels die Rumpfmetamerie nicht mehr durchsetzt, so bleibt die Frage bestehen, ob außerdem etwas der Rumpfmetamerie Gleichwertiges am Kopfe vorkommt? Nachdem wir oben (§ 54) gesehen hatten, daß die Metamerie des Rumpfes zunächst eine solche des Mesoderms ist, so kommt es auf die Beschaffenheit des Kopfmesoderms an. Sondert sich auch dies in Myotome und Seitenplatten?

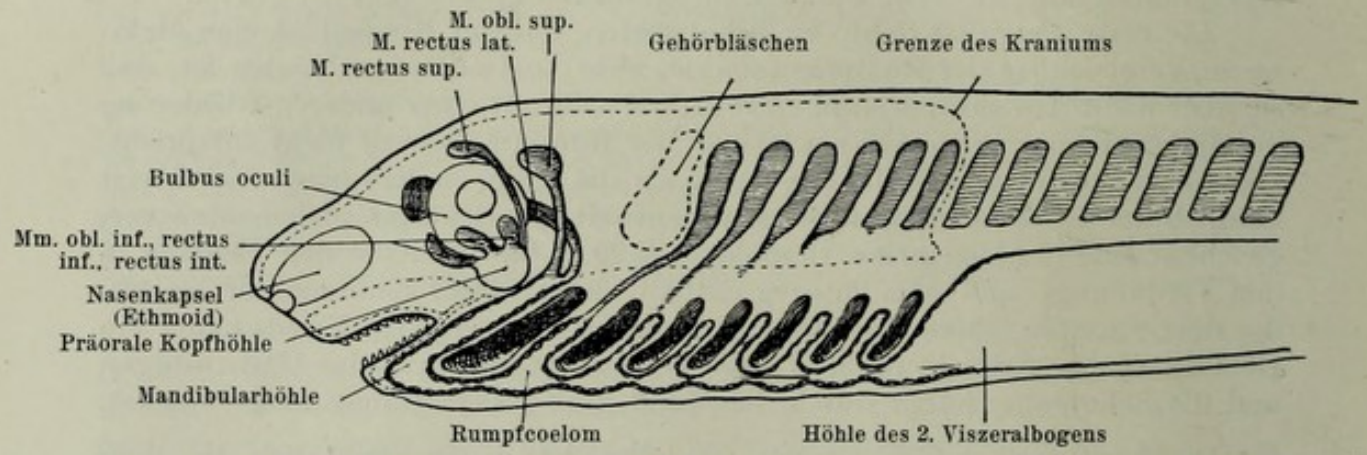


Fig. 21. Schema des Wirbeltierkopfes; Umriß des Kraniums und Gehörbläschen punktiert. Prootische Myotome in Beziehung zur präoralen Kopfhöhle und Mandibularhöhle. Metaotische Myotome in Beziehung zu dem Kopfcoelom; letzteres in Verbindung mit dem einheitlichen Rumpfcoelom. Das Kopfcoelom durch die Kiemenspalten gegliedert.

Andeutungen einer solchen Sonderung sind vorhanden. Obwohl im einzelnen sehr abweichende Angaben bestehen, ist doch so viel sicher, daß auch am Kopfe dorsal gelegenes, in Myotome gegliedertes Mesoderm vorhanden ist und ventrales Mesoderm, das den Seitenplatten am Rumpfe entspricht. Am Kopfe ist aber auch dieses Seitenplattenmesoderm gegliedert, eben weil die Kiemenspalten dazwischen liegen (Fig. 21); auch stehen die dorsalen Myotome teilweise, sicher die zwei vordersten, mit den Seitenplatten im Zusammenhang. Hinsichtlich der Schicksale der dorsal gelegenen Myotome steht fest, daß aus den vor dem Ohrbläschen gelegenen die Anlagen für die Augenmuskeln entstehen (Fig. 21), während die hinter der Ohrkapsel gelegenen Myotome ohne Muskeln zu bilden zugrunde gehen. (Über die Schicksale der Seitenplatten vgl. § 62.) Die Gesamtzahl der nur bei Embryonen zu beobachtenden Kopfmyotome wird verschieden angegeben, was zum Teil auf Schwierigkeiten der Beobachtung, zum Teil auf tatsächliche Verschiedenheiten der einzelnen Formen zurückzuführen ist. Die Myotome des Kopfes können sich in größerer Zahl bilden, miteinander verschmelzen oder untergehen. Die sicherste Zahl ist bei Selachierembryonen 10 (4 vor, 6 hinter der Ohranlage).

Jedenfalls zeigt ihre Existenz soviel, daß Metamerie auch am Kopfe besteht und deshalb auch bei unbekannten Urwirbeltieren wohl bestanden haben mag. Amphioxus zeigt keinen „Kopf", sondern einen bis vornhin gegliederten Rumpf, so daß die Ansicht über die Bildung des Kopfes dahin zusammengefaßt werden kann: Er ist aus dem Zusammentreten einer unbestimmten Zahl

von Rumpfmetameren hervorgegangen, und zwar so, daß am Skelett von vornherein jede Gliederung unterblieb. In welchem Verhältnis die Metamerie der Viszeralbogen (Branchiomerie) zu der Rumpfmetamerie steht, ist dunkel. Die Auffassung, daß die Viszeralbogen zu den Schädelmetameren in gleicher Beziehung stehen, wie die Rippen zu den Rumpfwirbeln (ältere Morphologie) liegt nahe, stößt aber auf Schwierigkeiten, wie sich bei der Behandlung der Gliedmaßenfrage zeigen wird. Die Viszeralbogen stellen doch wohl, wie die Viszeralspalten, etwas dem Kiemengebiet Eigentümliches dar.

§ 61. Da wir wohl die Spuren von Segmenten am Kopfe, aber nicht mehr in der Anlage des Schädels nachweisen können, so wäre eine Vergleichung der einzelnen Schädel hinsichtlich ihres Umfanges nicht möglich, wenn wir nicht in den Austrittsstellen der Nerven Marken besäßen, die unmittelbar miteinander verglichen werden können.

Wie ersichtlich, handelt es sich um die Feststellung von Homologien, wenn man die Lage der Austrittsstelle eines bestimmten Gehirnnerven zu seiner Umgebung als konstant ansieht (§ 27, 29). Wenn man ferner annimmt, daß jedem Metamer auch ein Spinalganglion zukommt, so könnte man aus der Anzahl der am Schädel vorkommenden Spinalganglien auf die Anzahl der Schädelsegmente schließen, falls eben die Zahl der Ganglien genau bekannt wäre.

Lassen wir letzteres dahingestellt, um nur die Schädel hinsichtlich der Vergleichbarkeit ihres Umfanges ins Auge zu fassen, so hat sich ergeben, daß der menschliche Schädel, nebst denen der übrigen Amnioten zu den Schädeln primitiverer Tiere in auffälligem Gegensatze steht. Bei allen Amniotenschädeln tritt als letzter Gehirnnerv der N. hypoglossus aus, während bei den Schädeln primitiverer Formen der letzte Gehirnnerv der N. vagus ist. Auch dies Verhalten ist noch nicht das primitivste; denn der Schädel der Cyklostomen schließt mit dem N. facialis und N. acusticus ab, während ihr N. vagus bereits hinter dem Schädel austritt. Man hat diesen ältesten Schädeltypus als Palaeokranium dem Neokranium aller übrigen Formen gegenübergestellt, und bei dem Neokranium wiederum die ältere Form, bei dem nur wenig Rumpfmetameren dem ererbten Kopfumfang angegliedert erscheinen, als protometameres Neokranium (Selachier, Amphibien) von dem auximetameren Neokranium unterschieden, bei dem weitere Segmente angegliedert worden sind. Die dieser Einteilung zugrunde liegende Vorstellung ist die, daß die Kopfrumpfgrenze bei Wirbeltieren keine homologe Ebene ist, daß vielmehr zu verschiedenen Zeiten schubweis Angliederungen von Rumpfmetameren an den Schädel stattgefunden haben, die Grenze also nach hinten vorgeschoben und hierbei Wurzeln von Rumpfnerven zu solchen eines Gehirnnerven (N. hypoglossus) geworden seien.

Auf die Begründung dieser Anschauung kann unter Hinweis auf die Literatur hier nicht eingegangen werden (*Fürbringer*, *Gaupp*). Ob eine Angliederung von Rumpfmaterial nur in zwei Schüben vor sich gegangen ist, ist fraglich und auch nebensächlich. Tatsache ist, daß das Kranium der Amnioten um die ganze Länge des Hypoglossusaustrittes länger ist als das der Amphibien und Fische. Sowohl über die Art dieser Angliederung, wie über die mechanisch-funktionellen Faktoren, unter deren Einfluß sie erfolgte, ist natürlich vieles, eigentlich alles dunkel. Der rein morphologische Gesichtspunkt muß hier zunächst der allein maßgebende sein, da er uns, wie fast immer in ähnlichen Fällen, eine Tatsache vor Augen stellt; wie sie zu erklären sei, ist eine weitere Frage, von deren Beantwortung die Gültigkeit jener Tatsache nicht abhängt. Wahrscheinlich spielt bei der Angliederung die Befestigung des Kiemenskeletts an vorderen Rumpfwirbeln, auch die Befestigung des Schultergürtels an gleicher Stelle für die Entstehung des protometameren Neokraniums der Selachier eine Rolle (*Veit*). Für die späteren Angliederungen fehlt es an bekannten mechanisch wirksamen Faktoren. Man denkt an das Eigenwachstum des Schädels, an die Entstehung eines atlantookzipitalen Drehgelenkes u. a. (*Veit*). Sicheres ist darüber nicht bekannt. Unsere An-

nahme einer orthogenetischen Entwicklungstendenz (§ 34) würde unter solchen Umständen das gleiche leisten. Sicher ist, daß die Angliederung mit einem Untergang okzipitaler Kopfmyotome und Untergang spinalartiger ventraler Medullanerven einhergeht.

Die folgenden drei Schemata stellen das Wesentliche der drei Schädeltypen dar (Fig. 22 *a b c*).

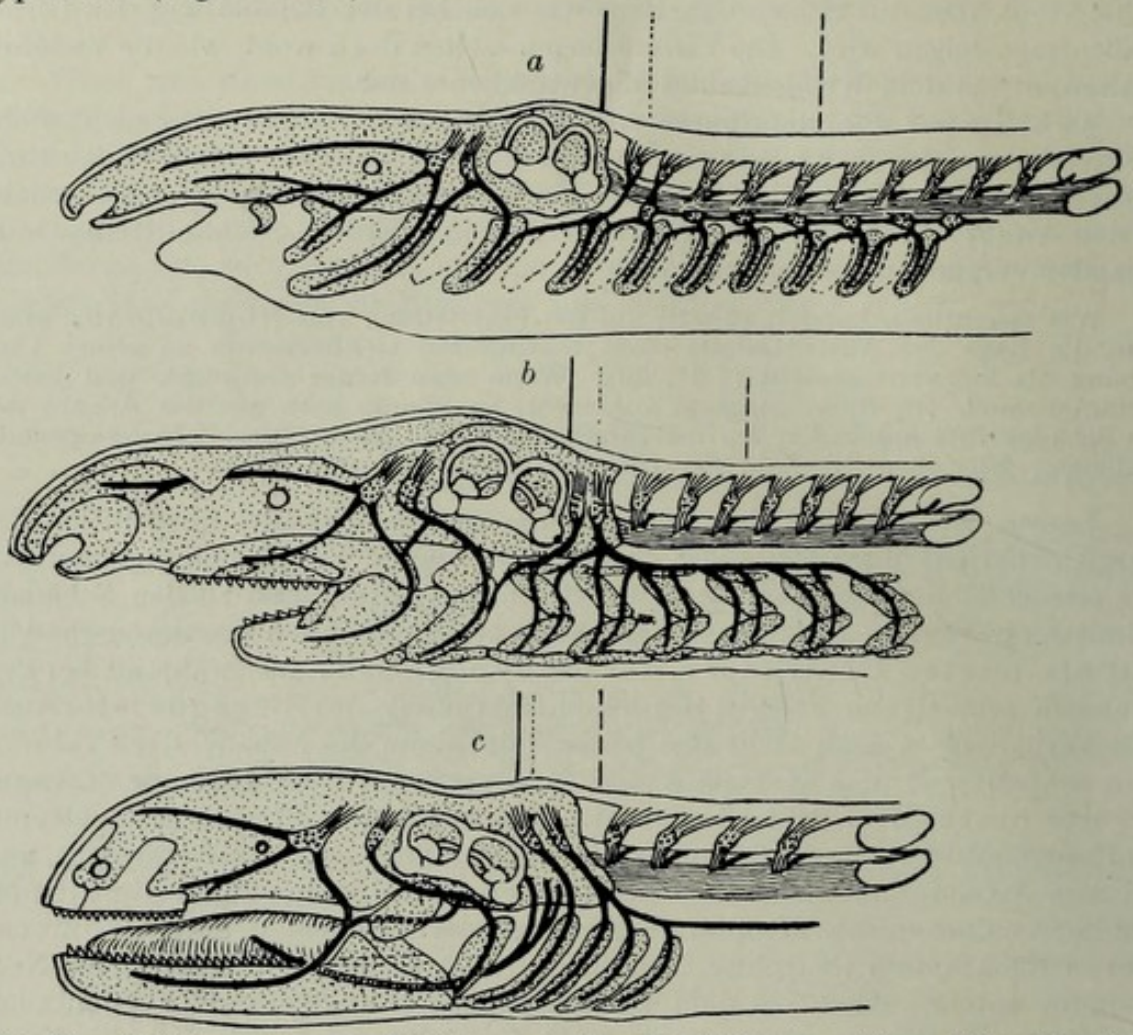


Fig. 22. 3 Schemata zur Erläuterung der Kopfbildung. Oben Palaeokranium (zugrunde gelegt Kopfskelett von Petromyzon bei *Bütschli*, Vorlesungen über vergleichende Anatomie). In der Mitte und unten Neokranium, und zwar in der Mitte protometamerer Typus (Amphibien), unten auximetamerer Typus. Die vertikalen Striche versinnbildlichen die Verschiebung der Hinterhauptsgrenze nach hinten, wobei die verschiedenen Hinterhauptsgrenzen senkrecht untereinanderstehen. In Fig. *a* (dicker Strich) liegt sie hinter der Ohrregion, in *b* (fein punktierter Strich) hinter dem Vagus, in *c* (unterbrochene Linie) hinter dem Hypoglossus. Vor dem Gehörorgan liegt der Trigeminus und Facialis. Hinter dem Gehörorgan (in *b* und *c*) der Glossopharyngeus und Vagus. In *a* ist der Glossopharyngeus schematisch als selbständiger Nerv eingezeichnet, dahinter der Vagus, in dessen Stamm oberhalb der Kiemenspalten 7 Ganglien eingelagert sind. Man suche in *a b c* das über der Chorda gelegene Rückenmark mit den aus dorsalen und ventralen Wurzeln zusammentretenden Spinalnerven. Die ersten 3 Spinalnerven in *b* bilden in *c* den N. hypoglossus (Fig. *c*. Drei dicke schwarze Wurzeln hinter dem Gehörorgan).

Für die menschliche Anatomie ergibt sich die Aufgabe, die phylogenetisch gegebenen Grundelemente im menschlichen Schädel aufzusuchen, und sich dadurch seinen Bauplan verständlich zu machen. Dies ist natürlich nur auf dem Stadium des knorpeligen Schädels (Primordialkranium) möglich, da die Verknöcherung ganz neue Verhältnisse schafft. Im Primordialkranium

suchen wir die Grenze zwischen vertebralem und evertebralem Teil des Schädels im Türkensattel, bis wohin sich die Chorda dorsalis erstreckt. Der evertebrale Teil bildet den Gesichtsschädel aus; er enthält als Kerngebiet die Riechkapsel, knorpelige Anlage des Siebbeins, zu der der vordere Teil des Keilbeinkörpers und die Keilbeinflügel (letztere teilweise als Augenkapsel) kommt.

Bei der enchondralen Verknöcherung entstehen aus dieser „Nasenkapsel" zwei Knochen: Das Siebbein und die untere Muschel. Als Bindegewebsknochen lagern sich auf die Riechkapsel das Nasen-, Tränen- und Pflugscharbein (Knochen der Nasenregion des Gesichtsschädels). Ihr ventral angelagert, bildet sich aus bindegewebiger Grundlage der Oberkiefer und das Gaumenbein, beide zur Kieferregion des Gesichtsschädels gehörend.

Die dem vertebralen Teil des Schädels zugrunde liegende Chorda dorsalis bleibt bei ihrem Übergang von der Wirbelsäule zum Hinterhauptsbeinkörper als Lig. apicis dentis des Epistropheus erhalten. Die parachordal liegenden Knorpel des Schädelgrundes (Parachordalia) liefern bei späterer Verknöcherung den Körper und die Seitenteile des Hinterhauptsbeines nebst dem hinteren Teile des Keilbeinkörpers. Auch die oberhalb der Medulla oblongata liegende Verbindung beider Seitenteile des Hinterhauptsbeines entsteht aus knorpeliger Anlage; sie ist es, die einem Wirbelbogen durchaus ähnlich sieht und der Ausgang für die älteren Wirbeltheorien des Schädels (Goethe, Oken) gewesen ist. Die Angliederung einer ganzen Wirbelanlage, die dem oben Gesagten zufolge wirklich stattgefunden hat, erklärt diese Ähnlichkeit. Seitwärts liegt die Ohrkapsel, die die Grundlage der Felsenbeinpyramide bildet.

Zu diesen Anlagen kommen auch hier im Bereich des Gehirnschädels Bindegewebsknochen: Stirnbein, Scheitelbein, Schuppe des Schläfenbeins, Pars tympanica des Schläfenbeins, Hinterhauptsbeinschuppe. Die genannten Knochen in ihrer Gesamtheit bilden den Gehirnteil des Schädels.

Der Säugetierschädel und somit auch der des Menschen hat neben diesen Merkmalen, die er mit allen Amnioten gemeinsam hat, noch viele Besonderheiten, die mit der größeren Entfaltung des Gehirnes Hand in Hand gehen. Die Schädelkapsel ist — gleichnisweise gesprochen — weiter geworden. Räumlichkeiten, die bei den Reptilien und Vögeln noch außerhalb des Schädels liegen, sind bei den Säugetieren in das Cavum cranii aufgenommen worden. Im allgemeinen umschließt nur die Dura mater bei allen Amnioten einen gleichwertigen Umfang, so daß die Austrittsstellen der Gehirnnerven eine gute Grenzmarke abgeben, an denen die Raumzunahme des Cavum cranii abgelesen werden kann. Die Austrittsstellen aus der Dura mater sind die unmittelbar überall vergleichbaren (primären), die aus der knöchernen Schädelbasis die nicht vergleichbaren (sekundären) (*Gaupp*). Nur beim N. Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius und Hypoglossus fallen beide zusammen.

Am stärksten ist die Abweichung an den Nerven der Trigeminusgruppe. Der gesamte Verlauf außerhalb der Dura mater, den die Nn. trochlearis, Oculomotorius, Trigeminus und Abducens nehmen, ist bei den Reptilien und Vögeln nicht vorhanden. Hier liegt das Ganglion semilunare, so wie bei den Säugetieren die Ganglien am 9. u. 10. Nerven, außerhalb des Schädels; der Zerfall in die drei Äste erfolgt ebenfalls außerhalb des Schädels; das ganze Gebiet des Sinus cavernosus ist bei den Sauropsiden Außenraum; auch der Canalis facialis ist eine Besonderheit der Säugetiere, während bei Reptilien und Vögeln der N. facialis den Schädel an einer weit höheren Stelle (entsprechend dem Hiatus facialis) verläßt. Auch zwischen Augenkapsel und Nasenkapsel besteht bei den Nichtsäugern keine knöcherne Verbindung. Der N. ethmoidalis verläuft hier zwischen beiden Kapseln frei hindurch. Bei den Säugetieren gehört dieser extrakranielle Bezirk zur vorderen Schädelgrube selbst; der Nerv beschreibt daher den merkwürdigen Verlauf aus der Orbita in die vordere Schädelgrube und von oben her in die Nasenhöhle. Das Cavum cranii der Säugetiere ist auf Kosten extrakraniell gelegener Teile weiter geworden (Protocöler und auxicöler Typus des Schädels [*Gaupp*]).

Ventral sind dem Kranium die Elemente des Viszeralskelettes angeschlossen. Diese als Viszeralbogen bezeichneten Stücke sind anfangs ebenfalls knorpelig, um später jeder in mehreren typischen Gliedern zu verknöchern. Nur dem ersten Bogen, dem sogenannten *Meckel*schen Knorpel, lagern sich Bindegewebsknochen auf, deren mächtigster, das die Zähne tragende Os dentale, den Hauptbestandteil, bei Säugetieren und Menschen den einzigen Bestandteils des Unterkiefers bildet. Ein zweiter Belegknochen der Nichtsäuger gehört bei den Säugern nicht mehr zum Unterkiefer, läßt vielmehr den Annulus tympanicus aus sich hervorgehen.

Die Zählung und Benennung der Viszeralbogen ist die, daß der erste als Mandibularbogen, der zweite als Hyoidbogen, die folgenden als 1.—5. Kiemenbogen gezählt werden. Der Lage nach erstrecken sie sich über das Gebiet des Kraniums hinaus in den Rumpf hinein. Die fünf Kiemenbogen sind, wo sie voll ausgebildet vorkommen (Fische), je in vier Stücke gegliedert (vgl. die Fig. 22b u. Fig. 26), deren oberster die Verbindung mit dem Kranium und der Wirbelsäule unterhält,

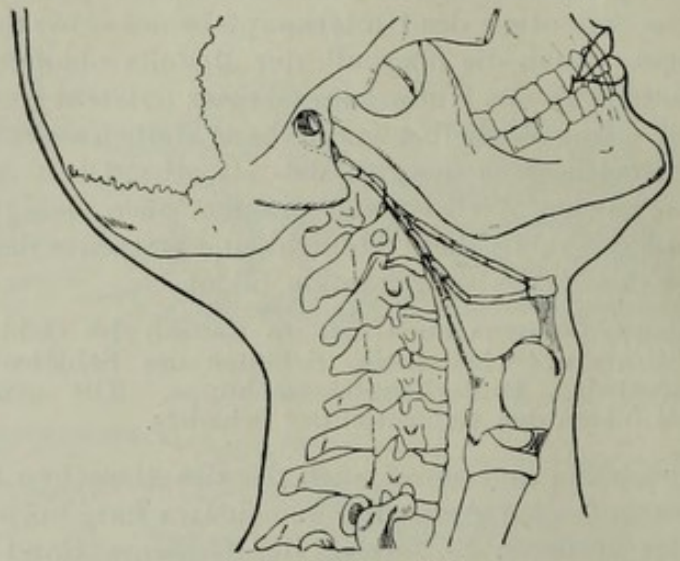


Fig. 23. Vollständig erhaltener 2. 3. und 4. Viszeralbogen bei einem Erwachsenen. Nach v. Eggeling in Jenaische Zschr. f. Naturw. Bd. 53.

deren unterstes mit dem der Gegenseite durch ein unpaariges Stück, die Kopula, verbunden ist. Sämtliche Copulae bilden eine unpaarige, gegliederte, brustbeinartige Platte. Auch der Hyoidbogen ist anfänglich ähnlich gegliedert. Sein dorsales Stück wird indes schon bei Amphibien in Beziehungen zur Ohrkapsel gefunden und entspricht formal dem Steigbügel der Säugetiere, während das folgende, als Hyoid bezeichnete beim Menschen und den Säugetieren von der Ohrkapsel bis zur Kopula reicht. Der erste Bogen zeigt nur eine Zweiteilung in ein oberes (Quadratum) und ein unteres Stück (*Meckel*scher Knorpel). Zwischen beiden Stücken liegt das primäre Kiefergelenk der Nichtsäuger, das Hammer-Amboßgelenk der Säugetiere. Hinsichtlich ihrer morphologischen Bedeutung sind natürlich die Viszeralbogen als etwas Sekundäres gegenüber den primär wesentlichen Viszeralspalten, deren Wände die Kiemen tragen, anzusehen. Letztere fließen embryonal aus einer inneren Ausbuchtung (Schlundtasche) und einer äußeren Einsenkung (Kiemenfurche) zu einem durchgehenden Spalt zusammen. Beide, Kiemenbogen und -spalten, gehen bei terrestrischen Tieren teils zugrunde, teils bilden sie sich zu neuen Organen und Organteilen um.

Der Mensch legt vier Bogen und 5 Schlundtaschen an, deren Mündungen nicht mehr nach außen durchbrechen. Außerdem aber bleibt, ohne Bogen zu bilden, das Material des 5., 6. u. 7. Viszeralbogens erhalten. Über die Schicksale des 7. Viszeralbogens gibt nur die Entwicklungsgeschichte niederer Wirbeltiere (Amphibien), vor allem aber die Vergleichung ausgebildeter Formen, Aufschluß. Hiernach geht aus dem siebenten knorpeligen Viszeralbogen der ursprüngliche und einzige Kehlkopfknorpel der Amphibien (Cartilago lateralis)

hervor, aus dem sich der Ringknorpel und die Arytaenoidknorpel differenzieren, weiterhin auch die Knorpelringe der Luftröhre und Bronchen abgliedern. Es erstrecken sich also Abkömmlinge des 7. Viszeralbogens bis weit in die Lunge, d. h. ein Produkt des Vorderdarms, hinein. Aus dem 6. Viszeralbogen entwickelt sich der Knorpel der Epiglottis, von ihm aus auch die in den Plicae aryepiglotticae liegenden Cartilagines cuneiformes. Der Schildknorpel ist noch bei den ältesten Säugetieren deutlich aus zwei aufeinander folgenden, durch eine Kopula verbundenen Bogen (4. und 5. Viszeralbogen) zusammengesetzt. Die beim Menschen oft beobachtete Durchlöcherung des Schildknorpels deutet auf diese Entstehung hin. Der Körper des Zungenbeins entsteht aus dem Copulae des 2. und 3. Viszeralbogens, das große Zungenbeinhorn geht aus dem 3. Viszeralbogen, das kleine Zungenbeinhorn, Processus styloides und das zwischen ihm und dem kleinen Zungenbeinhorn gelegene Lig. stylo-hyoideum aus dem 2. Viszeralbogen. In Sonderfällen können Teile dieses Systems (verknöchertes Lig. stylo-hyoideum) oder das ganze System erhalten bleiben (*v. Eggeling*) Fig. 23. Aus dem ersten Viszeralbogen endlich geht der *Meckel*sche Knorpel hervor. Sein kraniales Ende liefert den Hammer; die Gelenkstelle zwischen ihm und dem oberen Bogenstück (Quadratum) ist das Hammer-Amboßgelenk, das obere Bogenstück selbst wird zum Amboß. (Fig. 25 u. 27.)

Die Schlundtaschen liefern beim Menschen der Reihe nach die Paukenhöhle, die Tonsillarbucht und die ober- und unterhalb der Plica nervi laryngei liegenden Buchten des Sinus piriformis.

Schon aus dieser Homologisierung wird klar, daß das viszerale Gebiet keineswegs auf den „Kopf" beschränkt ist, sich vielmehr weit in den Rumpf hinein erstreckt, wie es sich bereits dort findet, wo die Kiemen funktionieren. Von dieser auffälligen Tatsache geht die Frage aus, wie diese Ausdehnung der Viszeralregion nach hinten zu beurteilen ist? Zwei grundsätzlich verschiedene Auffassungen sind geltend gemacht worden. Die eine betrachtet die Kiemen der Kranioten als etwas völlig sui generis und läßt die Durchbrechungen des Pharynx mit allen Folgezuständen allein aus dem Bedürfnis des Organismus heraus entstehen. Die sogenannten „Branchiomerie" ist hiernach auf nichts weiter Zurückliegendes beziehbar und muß als solche hingenommen werden (*Veit*). Die andere geht auf die zahlreichen Kiemen der Akranier zurück, die, da das Tier eben kopflos ist, den vorderen Teil des Rumpfes in Anspruch nehmen. Sie werden dann bei der Kopfbildung zu dessen Gebiet geschlagen, beeinflussen vielleicht auch die Konsolidierung des Kraniums und gewinnen neue Lagebeziehungen. Hier ist wieder ein Zweifaches denkbar, indem entweder die Lage der hinteren Bogen im Rumpfgebiet ein Rest des primären Zustandes ist, oder aber anfänglich alle Viszeralbogen dem „Kopfe" zugeführt wurden, um dann Verlagerungen ins Rumpfgebiet zu erfahren. Letzteres ist deshalb nicht unwahrscheinlich, weil die gewaltige Ausbildung des ersten Bogens als zahntragende Begrenzung des Mundes ihm den ganzen Raum bis zur Ohrkapsel hin zuweist, den hinteren Bogen aber den Raum zur Entfaltung nur ins Rumpfgebiet gestattet. Wir lassen dies unentschieden, geben darüber hinaus aber der Ansicht, die die Viszeralbogen als Erbgut der Akranier ansieht, vor der erstgenannten den Vorzug, weil sich nämlich mit Sicherheit zeigen läßt, daß die Fische vor dem Mandibularbogen noch zwei weitere, an sich architektonisch sonst nicht erklärbare kleine Bogen und vor der Mandibularhöhle eine präorale (prämandibulare) Kopfhöhle besitzen (präorale Bogen, Lippenknorpel), (Fig. 18a, b) die, wenn man es funktionell-ätiologisch wendet, der Entwicklung der Mundspalte gleichsam zum Opfer gefallen sind. Auch bei Amphibien finden sie sich und hinterlassen überall, wo sie vorkommen, ihre Spuren in den Muskeln und Nerven, können also schwerlich aus dem Nichts durch Bedürfnisse hervorgerufen sein — soweit wir sie kennen, funktionieren sie ja nirgends —, weisen vielmehr auf ältere, schon in der Organisation der Wirbeltierahnen gegebenen architektonische Elemente zurück.

§ 62. Die Scheidewände zwischen den Viszeralspalten bestehen indes nicht nur aus den Skelettbogen; sie enthalten eine zur Bewegung der gegliederten Bogen gegeneinander und gegen den Kopf bestimmte Muskulatur,

Nerven, die Muskeln, Haut und Schleimhaut versorgen, und Gefäße, die das Blut dem Kiemenapparat zu und von ihm abführen.

Bei voll funktionierenden Kiemen stehen diese Einrichtungen im Dienste der Atmung. Die Muskeln wirken als Kiemenkorbkonstriktoren und -dilatatoren und

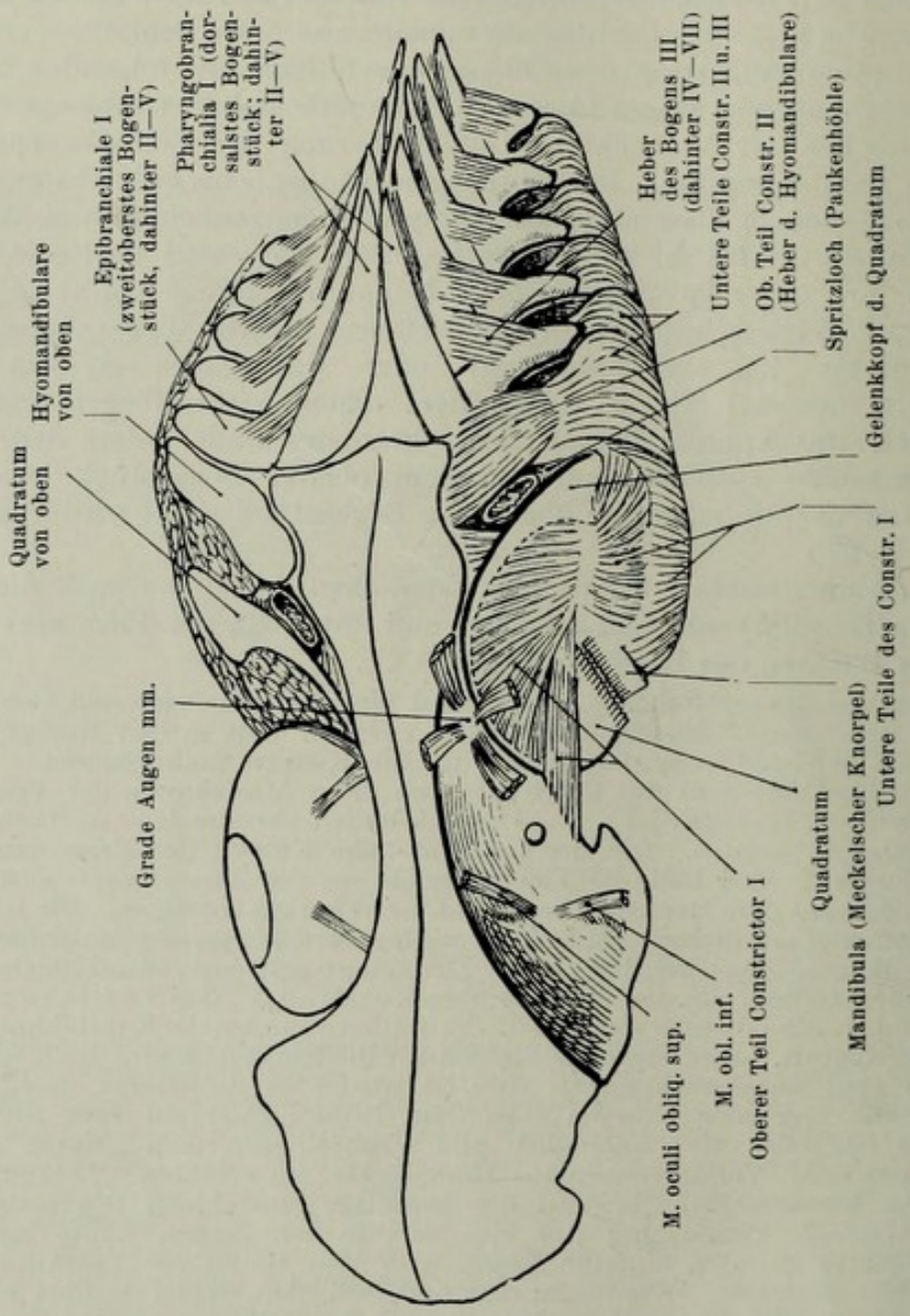


Fig. 24. Blick auf einen Haifischschädel (Acanthias) mit eingezeichneten Viszeralmuskeln. Links ist der Bulbus oculi entfernt. Der helle Streifen zwischen oberem und unterem Teil des Constrictor I eine den Constrictor durchsetzende Zwischensehne. Die dadurch verbundenen Muskelteile sind vorzugsweise dem M. pteryg. int. der Säugetiere gleichwertig.

als Adduktoren der Gliedstücke der einzelnen Bogenabschnitte. Die Gefäße führen kohlensäurereiches Blut zu und sauerstoffreiches Blut ab, die Nerven vermitteln Muskelbewegung, Sensibilität der äußeren Haut und der Kiemenschleimhaut und regulieren die Weite der Kiemengefäße. So aber, wie die Viszeralbogen als Elemente der Architektonik des Kopfes erhalten bleiben, auch wenn die Kiemenatmung nicht mehr im Gange ist, so bleiben auch die Viszeralmuskeln und -nerven und -gefäße erhalten und bilden Grundelemente auch des menschlichen Kopfes und Halses, die, ohne Kenntnis jener Ausgänge, ein schwer verständliches, ver-

wirrendes Bild darbieten. Die Feststellung der Homologieverhältnisse all dieser Teile ermöglicht indes einen klaren Einblick in die hier obwaltende sinnvolle Ordnung.

Die Urform der Viszeralmuskulatur (Fig. 24) ist ein, den Kiemenkorb umkreisender Schließmuskel, der sich indes in mannigfacher Weise in dorsale und

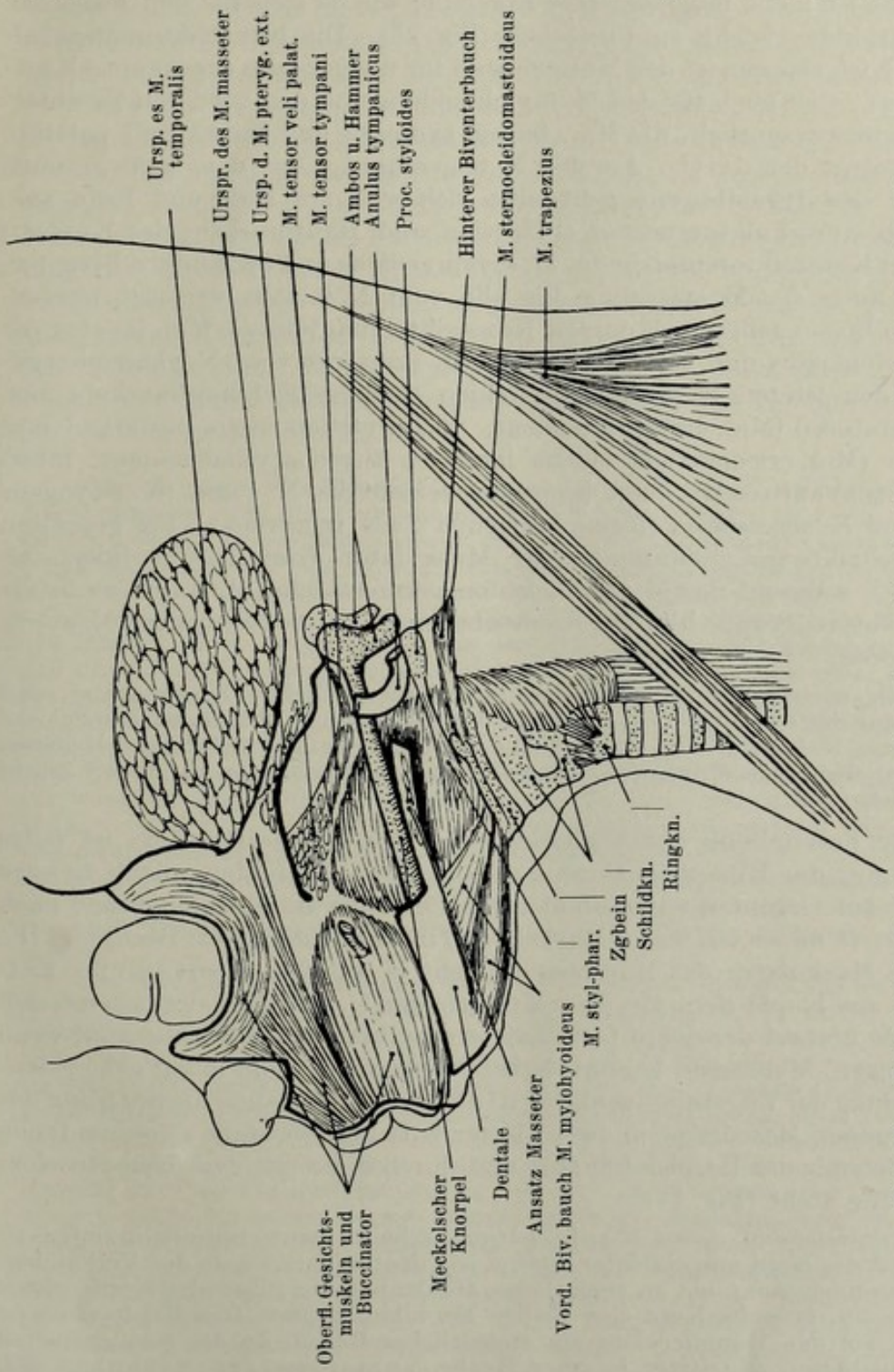


Fig. 25 Viszeralmuskulatur vom Menschen. Der knöcherne Unterkiefer ist abgetragen; der Meckelsche Knorpel endigt als Hammerkopf, das Quadratum grenzt als Amboß daran. Der Anulus tympanicus ist zum größten Teil abgetragen.

ventrale Teilmuskeln zerlegt, Ursprünge und Ansätze an dem reich gegliederten Kiemenskelett gewinnend (besonders dorsale und ventrale Konstriktoren). Bedeutsam sind auch die Heber der Viszeralbogen, die zum zweitobersten Gliedstück treten. Sinngemäß wird diese ganze Muskulatur topographisch nach den Bogen, zu denen sie gehört, eingeteilt, so daß wir Muskeln des Kieferbogens, des Zungenbeinbogens und der folgenden Kiemenbogen unterscheiden.

Die Zugehörigkeit je eines Nerven zu jedem dieser Bögen und demnach zu der Muskulatur begründet die Gruppierung noch tiefer und ganz unverbrüchlich. Die Schicksale dieser Muskulatur, die mit den obenerwähnten Umbildungen der Bögen in untrennbarem Zusammenhange stehen, hier im einzelnen zu verfolgen, ist nicht möglich. Das Ergebnis, wie es sich für den Menschen darstellt, ist indes leicht zu übersehen (Fig. 25). Die Konstriktorenmuskelgruppe des Kieferbogens ist der Mutterboden für die gesamte sogenannte Kaumuskulatur, aber auch für den M. mylohyoideus und den vorderen Biventerbauch und, was wesentlich, die Mm. tensor tympani und tensor veli palatini. Sie alle versorgt der dritte Ast des N. trigeminus. Aus dem gemeinsamen Konstriktor des Hyoidbogens geht eine sich weit am Hals und Kopf ausbreitende Hautmuskulatur hervor (Platysma und Hautmuskeln des Kopfes); aus dorsalen Konstriktorenteilen der M. stylohyoideus und der hintere Biventerbauch, wie auch der M. stapedius, die alle vom N. facialis versorgt werden. Dem dritten Bogen gehören als dorsale Konstriktorenanteile die Mm. levator veli palatini, styloglossus und stylopharyngeus an (versorgt vom N. glossopharyngeus); aus den letzten Konstriktoren bilden sich die Kehlkopfmuskeln aus, die als Dilatatoren (Mm. cricothyreoideus, cricoarythaenoideus posterior) und Sphincteren (Mm. cricoarythaenoideus lateralis, thyreoarythaenoideus, interarythaenoideus) auftreten. Diese liegen im Gebiete des N. vagus (N. laryngeus superior) und N. accessorius (Ramus internus = N. recurrens). Die gesamten Pharynxkonstriktoren entstammen der Muskulatur vom dritten Bogen an (N. IX u. X), während der M. sternocleidomastoideus und M. trapezius in die wichtige Levatorengruppe hinterer Kiemenbogen (Ramus externus des N. accessorius) gehören.

Praktisch wichtig für die Orientierung am menschlichen Kopfe ist es, daß die Muskulatur des zweiten Viszeralbogens die des ersten in oberflächlicher Schicht überlagert, der N. facialis also in oberflächliche Lage gelangt; im übrigen bestehen keine wesentlichen Schwierigkeiten, die vorhandenen Homologien in großen Zügen wieder zu erkennen.

Mit der Feststellung des Vorhandenseins von Viszeralmuskeln ist indes der Forderung, die Rumpfelemente im Kopfe wiederzufinden, nicht Genüge geschehen. Im Gegenteil entsteht hierdurch erst die bedeutsame Frage nach der Herkunft dieser viszeralen Muskeln und ihrer Homologa am Rumpfe. Die willkürliche Muskulatur des Rumpfes entsteht ja aus den Myotomen. Entstammt sie am Kopfe dem gleichen Mutterboden? Das Mesoderm setzt sich vom Rumpfe her auf den Kopf fort; daß es daselbst zur Gliederung von, wenn auch hinfälligen, Myotomen kommt, haben wir gesehen. Von ihnen geht jedenfalls die Bildung der Viszeralmuskulatur nicht aus. Aber auch die Spaltung des ventral gelegenen Mesoderms in zwei Blätter tritt auf, ebenfalls zwischen ihnen ein Spalt, der mit der Herzbeutelhöhle und durch diese mit dem Rumpfcoelom in Verbindung steht (Fig. 17).

Das Vorhandensein dieses Kopfcoeloms scheint ganz besonders dafür zu sprechen, daß der Kopf umgebildeter Rumpf ist; denn nichts würde das Vorhandensein dieses rudimentären, nie zu eigentlicher Höhlenbildung führenden Kopfcoeloms erklären können, falls der Kopf eine völlige Neubildung wäre. Das Kopfcoelom ist indes nicht wie das Rumpfcoelom ein einheitlicher Raum; da die Kiemenspalten dazwischen liegen, so tritt es in einer Reihe spaltförmiger Säckchen auf, deren jedes einem Viszeralbogen angehört. Von ganz besonderer Bedeutung für die Beurteilung der Kopfbildung ist es dabei, daß auch vor der Mandibularhöhle, im Bereiche des Oberkiefers, unterhalb der Augenanlage noch ein Coelomsäckchen entsteht, das seiner Lage wegen als präorale Kopfhöhle bezeichnet wird (Fig. 17). Im Zusammenhang mit den früher erwähnten präoralen Skelettstücken (§ 61) deutet die präorale Kopfhöhle auf Viszeralbögen hin, die vor dem Kieferbogen gelegen infolge der Mundbildung und des Übergewichtes des Kieferbogens nicht zur Ausbildung gelangen. (Balancement § 29, 30.)

Die Wandungen dieser Kopfhöhlen sind es und nicht die Myotome, die das Material für die Viszeralmuskulatur liefern, ein für das Verständnis der Kopforganisation in hohem Maße bedeutungsvoller Unterschied. Am Rumpfe hat die Viszeralmuskulatur ihresgleichen nicht; nur der Mutterboden dafür, die epithelialen Coelomwände, wäre am Rumpfe da, doch liefern die Wandungen der Leibeshöhle nur glatte Muskulatur der Darmwand. Denkt man sich aber die Darmwand bis in den Kiemendarm fortgesetzt, so würde das Verhältnis treffend dadurch bezeichnet werden, daß man sagte, im ganzen Bereiche des geschlossenen Darmes entsteht aus der Splanchnopleura auf dem Umweg über das Mesenchym nur glatte, im Bereiche des Kiemendarms dagegen unmittelbar epithelogene quergestreifte Muskulatur. Ob wir berechtigt sind, jene als die Fortsetzung dieser aufzufassen, ist fraglich. Es wäre immerhin denkbar, daß in Anpassung an die Darmbewegung das gleiche Mutterelement verschiedene Ausbildung gewinnt. Beim Menschen liegt der Übergang beider Muskelarten in der Wand der Speiseröhre; quergestreifte Muskelfasern finden sich hier eingesprengt in die glatte Muskulatur bis gegen den Magen hin. Diese Tatsachen werden fernerhin für das Verständnis der Gehirnnerven von großer Bedeutung.

Zwei Gruppen von Kopfmuskeln haben bisher keine Erwähnung gefunden: die Augenmuskeln und die Zungenmuskeln. Beide Gruppen sind von den Viszeralmuskeln scharf zu sondern, indem sie echte Myotommuskulatur darstellen, vergleichbar also der aus Myotomen entstehenden Rumpfmuskulatur. Die Augenmuskeln entwickeln sich aus den vor dem Gehörorgan angelegten Kopfmyotomen, wobei aber zu beachten ist, daß umgekehrt, wie am Rumpf hier die Kopfhöhlen das Primäre sind, die Myotome von den Coelomsäckchen auswachsen (Fig. 17), so daß neuerdings überhaupt selbständige Myotome für den Vorderkopf geleugnet und die Augenmuskeln aus den Wandungen der Coelomsäckchen abgeleitet wurden. Daß man in den Augenmuskeln jedenfalls etwas von den Viszeralmuskeln Verschiedenes zu sehen hat, geht aus ihrer Innervation hervor, denn diese erfolgt nicht von Viszeralnerven, sondern von solchen Nerven, die morphologisch den Wert von vorderen Rückenmarkswurzeln besitzen (S. 165). Der Nerv der präoralen Höhle ist der N. oculomotorius; aus dorsalen Auswüchsen dieser Höhle entwickelt sich die von jenen Nerven versorgte Muskulatur (Fig. 17). Aus dorsalen Teilen der Mandibularhöhle entwickelt sich der M. obliquus superior und M. rectus lateralis; während der N. trochlearis eine Sonderstellung einnimmt, ist der N. abducens wie der N. oculomotorisus als Nerv gleichwertig einer vorderen Rückenmarkswurzel.

Die Muskulatur der Zunge ist bei Fischen und Amphibien lediglich ein Teil der ventralen Rumpfmuskulatur, versorgt von den ersten hinter dem Kranium entspringenden Rückenmarksnerven. Der M. genioglossus und M. hyoglossus sind hier die Ausstrahlungen der Rumpfmuskulatur in den Mundboden. Nur bei den Amnioten tritt der N. hypoglossus durch den Schädel nach außen (Fig. 21c), er gelangt zwar durch die Verlängerung des Kraniums (§ 60) zum Range eines „Gehirnnerven", behält aber seinen Charakter als Rückenmarksnerv deutlich erkennbar bei. Er unterscheidet sich von einem solchen nur durch eine Einengung seines sensiblen Anteils, stellt also in der Hauptsache nur eine Reihe motorischer Wurzeln dar, mit einem meist an seiner letzten Wurzel sitzenden Spinalganglion versehen. Seine innige Beziehung zu den Spinalnerven gibt er auch kund durch die Existenz des R. descendens, der nichts anderes ist als eine Plexusschlinge zwischen dem N. hypoglossus und den drei ersten Cervikalnerven. Sein Endgebiet findet der N. hypoglossus lediglich in den echten Zungenmuskeln, (Mm. genio-hyo-styloglossus, longitudinalis und transversalis linguae), d. h. in den Muskeln, die, soweit vorhanden, bereits bei Amphibien „Zungenmuskeln" sind, während durch den Ramus descendens, d. h. durch den ersten bis dritten Spinalnerven die Muskeln des ventralen Rectussystems am Halse versorgt werden (sämtliche unteren Zungenbeinmuskeln und der M. genio-hyoideus).

§ 63. Wir sind hiermit zur Frage der Gehirnnerven gelangt und ihres Verhältnisses zu den Rumpfnerven. Bekanntlich entsteht jeder gemischte Rumpfnerv aus einer vorderen motorischen und hinteren sensiblen Wurzel, wozu vom

8. Zervikal- bis 2. Lumbalnerven noch ein mit der vorderen Wurzel verlaufender sympathischer Anteil kommt.

Zu beachten ist von dem Anfänger (auch für das Studium der Gehirnnerven), daß die sensible Wurzel ihren Ursprungskern im Spinalganglion hat, von wo aus die Wurzel ins Rückenmark eintritt. Dies für das Verständnis der Gehirnnerven wesentlich!

Die zehn Gehirnnerven, die nach Abzug des N. olfactorius und N. opticus übrigbleiben, zeigen ein anderes Verhalten. Ein Teil von ihnen, nämlich der N. oculomotorius, N. trochlearis, N. abducens und N. hypoglossus sind rein motorisch; die sechs anderen zeigen eine verwickelte Zusammensetzung; sie enthalten ebenfalls sensible Anteile, daneben motorische, die Viszeralmuskeln versorgen, ferner sensorische, die zu Sinnesorganen treten; endlich besitzen die Gehirnnerven noch parasympathische Anteile, die in den Nn. oculomotorius, facialis, glossopharyngeus und vagus verlaufen.

Ein Vergleich der sensiblen Anteile ergibt volle Übereinstimmung zwischen Gehirnnerven und Spinalnerven. Auch die Gehirnnerven besitzen Ganglien des morphologischen Wertes von Spinalganglien, und zwar entspringen die sensiblen Anteile des N. trigeminus im Ganglion semilunare, die des N. glosso-pharyngeus im Ganglion petrosum, die des N. vagus im Ganglion jugulare und Ganglion nodosum (s.u.), d. h. aus bipolaren Ganglienzellen.

Gemeinsam ist den aus diesen Wurzeln entspringenden Fasern ihre Zugehörigkeit zum „allgemeinen Hautsystem"; sie vermitteln, wie die sensiblen Rückenmarkswurzeln nur Sensibilität der Haut, der Schleimhäute und serösen Häute. (Schmerz, Temperatur, Druck, Tasten); daneben vermitteln sie die Empfindungen der Muskeln-, Sehnen-, Gelenkspannung, ihre zentralen Bahnen sind demnach ähnliche wie die der hinteren Wurzel im Rückenmark, deren auf- und absteigende Bahnen in den Hintersträngen des Rückenmarks liegen. Bei den Gehirnnerven finden sie sich als auf- und absteigende Trigeminus-, Glossopharyngeus- und Vagusbahnen (Tractus solitarius) vor; ihre sekundären Neurone gesellen sich der Schleifenbahn zu.

Die sensorischen Nervenanteile liegen im N. acusticus und N. glossopharyngeus. Letztere, zu Endknospen tretend, sind bei allen Wirbeltieren in ihrer peripherischen Verbreitung auf die Mundhöhle, Zunge, Gaumen, höchstens den Anfang der Speiseröhre (Selachier) beschränkt. Jene ersteren sind dagegen als Nerven der Endhügel bei Wassertieren weitverbreitet. Die Endhügel (Organe des „sechsten Sinnes") liegen am Kopf und am Rumpf, hier vor allem in der Seitenlinie. Die diesen Organen bestimmten sensorischen Nerven entspringen mit dem „N. facialis", wie dieser Nerv, obwohl er demnach kein „Facialis" im engeren Sinne ist, unter Übertragung der menschlichen Benennung bei den Fischen genannt worden ist. Von seinem Stamm verbreiten sie sich dort durch Anastomosen dann auch in den Trigeminus und Vagus hinein. Der N. acusticus ist die selbständigste Portion dieser sensorischen Elemente, die ebenfalls „Endhügel" versorgt. (Die Maculae und Cristae acusticae und den spiraligen Endhügel des Organon Corti.) Da bei terrestrischen Tieren die Endhügel der Haut nicht zur Ausbildung gelangen, so ist ihr Facialis nur ein Rudiment seiner ursprünglichen Mächtigkeit; einzig der N. acusticus erhält sich, der daher stets in innigster Gemeinschaft mit dem Facialis entspringt und verläuft. Außerdem aber ist zum Verständnis des menschlichen Facialis gewiß nötig, zu wissen, daß auch er ursprünglich am Kopfe nicht nur motorische und sensorische Funktionen hat, sondern auch sensible. Er hat weit nach vorn entfaltete sensible Anteile für die Gaumenschleimhaut (N. palatinus VII).

Die motorischen Anteile verhalten sich durchaus abweichend von den vorderen Wurzeln des Rückenmarks.

Bei der Umbildung des Rückenmarks zur Medulla oblongata läuft die motorische Kernsäule der Vorderhörner in die Gegend des Hypoglossuskernes aus. Weiter nach vorn ist der Kern des N. abducens und des N. oculomotorius topographisch in gleicher Lage. Die motorischen Anteile der anderen Gehirnnerven entspringen dagegen aus einer Kernsäule, die mit dem Nucleus ambiguus beginnt (IX, X) und sich in den ähnlich gelagerten Kern des N. facialis und die motorischen Trigeminuskerne fortsetzt. Die Fasern nehmen auch einen anderen zentralen Verlauf als die des XII., VI. und III. Gehirnnerven. Während diese, genau wie vordere Rückenmarkswurzeln, gerade nach abwärts ziehen, und ventral medial austreten, ziehen jene nach dorsal, biegen um und legen sich an die sensible Wurzel an. Besonders auffällig ist dieser typische Verlauf beim Facialis, bei dem sich durch die Umbiegung ein auch makroskopisch sichtbares „Knie" (Tuberculum des Facialis am Boden der Rautengruppe) bildet. Ihr Austritt liegt nicht ventral medial, sondern dorsal-lateral, gemeinsam mit den Austrittsstellen der sensiblen Wurzel, was sich beim Studium der Austrittsstellen an der Medulla oblongata leicht erkennen läßt. Auch der N. accessorius folgt dieser Regel. Der sogenannte Accessorius vagi ist lediglich ein Anteil des Vagus selbst. Der sogenannte spinale Accessorius, der Accessorius schlechthin, entspringt im Rückenmark aus einer Kernzone, die serial homolog dem N. ambiguus lateral im Vorderhorn gelegen ist. Sein Austritt erfolgt bei Reptilien, Vögeln und vielen Säugetieren mit den hinteren Wurzeln (*Lubosch*). Bei höheren Säugetieren und beim Menschen ist er von den hinteren Wurzeln aus nach ventral gedrängt, zeigt aber doch in manchen Merkmalen seines Verlaufes seine Zugehörigkeit zu den dorsalen Wurzeln.

Danach darf für das Verständnis der Beziehungen zwischen Gehirn- und Rumpfnerven folgender Sachverhalt festgestellt werden. Die Gehirnnerven unterscheiden sich von den Rumpfnerven dadurch, daß 1. ihre vorderen motorischen Wurzeln selbständig bleiben (somatomotorische Nerven); 2. Ihre hinteren Wurzeln nicht rein sensibel, sondern gemischt sind, und zwar aus sensiblen und viszeromotorischen Wurzeln bestehend. Diese letztgenannte Tatsache ist leicht erklärlich: Die viszeromotorischen Anteile der dorsalen Wurzeln sind dem Rumpfe ebenso fremd geworden, wie die Muskulatur der Viszeralbögen und die Viszeralbögen überhaupt. Hinsichtlich der ersten Tatsache liegen die Dinge für die Augenmuskel- und Zungennerven verschieden. Der N. XII ist, wie oben gezeigt, lediglich ein aus drei Wurzeln bestehender Spinalnerv, dessen dorsale Wurzeln stark zurückgebildet worden sind. Für die Augenmuskelnerven indes ist die Frage, wo ihre dorsale Wurzel zu suchen ist, dunkel und ungeklärt (siehe unten).

Wenn wir von „Gehirnnerven" sprechen, so müssen wir beachten (*Gegenbaur*), daß — wiederum abgesehen vom N. olfactorius und N. opticus — nur ein sehr beschränkter Teil des „Gehirnes" ihr Ursprung ist. Bei primitiven Formen (Cyklostomen) entspringen sie alle aus dem primären Hinterhirn (Medulla oblongata); bei höheren Formen haben sich zwar die Augenmuskelkerne, ebenso aber auch ein Teil der motorischen Trigeminuskernsäule ins Mittelhirn hinein entwickelt; allgemein aber läßt sich mit Rücksicht auf den Urzustand sagen, daß die „Gehirnnerven" Nerven der Medulla oblongata sind. Dies ist zugleich derjenige Teil des Hirnstammes, der in der Anlage deutliche Metamerie zeigt (Fig. 7), der also mitsamt seinen Nerven als umgebildeter Teil des Rumpfnervensystems gewürdigt werden muß. Dabei ist es nur zum Teil sicher, welchen Neuromeren der Medulla oblongata die einzelnen Nervenwurzeln entsprechen, und ob und inwieweit diese Neuromerie der Myotomanordnung des Hinterkopfes entspricht.

§ 64. Werfen wir danach einen Blick auf die Ausbreitungsgebiete der Hirnnerven und sehen wir, was sich Aufklärendes aus der Kenntnis ihrer primitiven Anordnung ergibt. Im allgemeinen ist zu sagen, daß jeder gemischte Gehirnnerv zwei Äste besitzt, die vor und hinter der Kiemenöffnung verlaufen, Ramus praetrematicus und Ramus postrematicus; der erste ist stets rein sensibel, dem zweiten mischt sich jedesmal die für die Muskulatur des Bogens bestimmte motorische Portion bei. (Trema griech. = Loch, Fig. 22a, b.)

Der N. trigeminus ist ein „dreigeteilter" Nerv erst bei höheren Tieren. Ursprünglich, vor allem bei Cyklostomen und Fischen, aber auch noch bei Amphibien, besteht er aus zwei Komplexen. Der vordere verläuft an der medialen Seite der Orbita als N. ophthalmicus profundus. Er ist der Nerv der Ethmoidalgegend und wird beim Menschen durch den N. nasociliaris dargestellt. Der hintere Komplex versorgt den ersten Viszeralbogen mit seinen Muskeln (R. posttrematicus = N. mandibularis); Schleimhautäste von ihm sind der N. lingualis und N. buccinatorius. Er gibt einen oberflächlichen Ast ab, der über dem Auge verläuft (N. ophthalmicus superficialis = N. ophthalmicus des Menschen) und einen prätrematischen zur Haut und Schleimhaut des Oberkiefers (N. maxillaris, Fig. 26, 27).

Da der N. oculomotorius bei vielen primitiven und auch bei höheren Formen sensible Elemente führt, auch das Ganglion ciliare, das beim Menschen und bei Säugetieren vorwiegend sympathische Ganglienzellen enthält, bei primitiveren

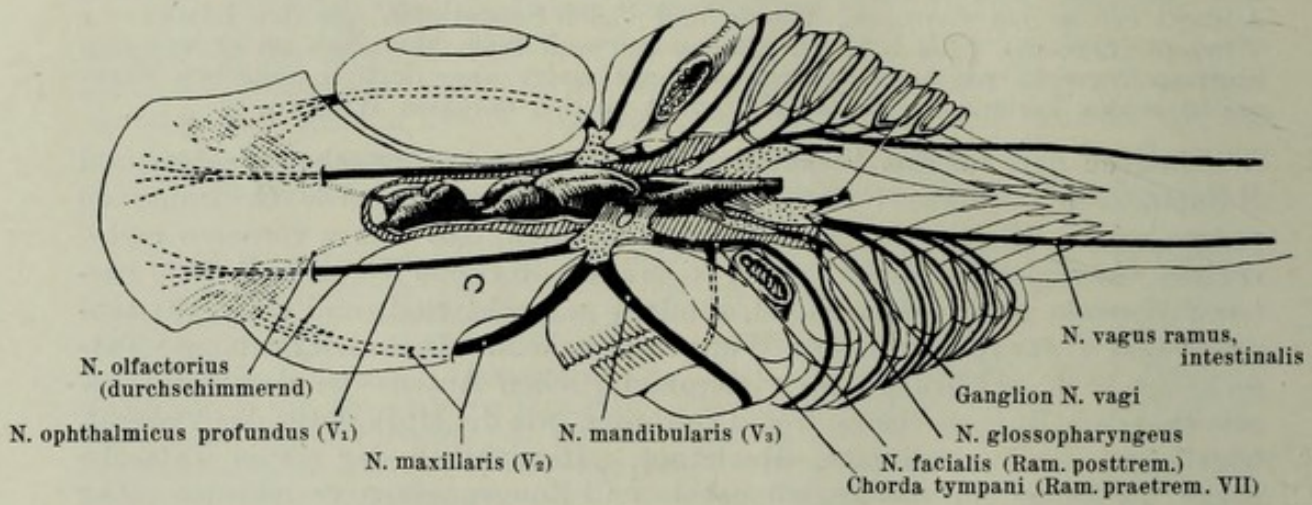


Fig. 26. Haifischschädel eröffnet, zur Darstellung des Gehirns. — Viszeralnerven. Ganglion trigemini und Ganglion facialis hängen zusammen. An dem VII., IX. und X. Gehirnnerven je ein Ramus praetrematicus und posttrematicus. Ramus praetrem. Nervi VII = Chorda tympani. Ramus lateralis vagi abgeschnitten.

Formen nachweislich den Charakter eines Spinalganglions hat (bipolare Ganglienzellen), da ferner der Mutterboden für die Okulomotoriusmuskulatur die präorale Kopfhöhle ist — so hat man die Vermutung ausgesprochen (*Gegenbaur*): daß der N. ophthalmicus profundus (= nasociliaris) der Nerv des präoralen Kopfsegmentes und der N. oculomotorius seine somatomotorische ventrale Wurzel sei. Jedenfalls ergibt sich hieraus ein Weg des Verständnisses für die Beziehungen des Ganglion ciliare sowohl zum N. nasociliaris als auch zum N. oculomotorius. In gleicher Weise und auf die Beziehungen des M. rectus externus zur Mandibularhöhle (S. 162) hat man die Annahme begründet, daß dem hinteren Trigeminuskomplex, d. h. dem Nerven des Mandibularbogens, der N. abducens als somatomotorische Wurzel angehöre. Wäre dies alles gesichert, so könnte man die Bildung des Trigeminus auffassen als Endergebnis des Unterganges eines präoralen Viszeralbogens mit seinem Zubehör; sein Nerv und seine Muskulatur wären mit dem hinteren Trigeminusanteil zu der Einheit verschmolzen, die wir jetzt als „Trigeminus" bezeichnen.

Der N. facialis ist, wenn wir von den sensorischen Fasern absehen, die er bei Wassertieren hat, ebenfalls einer gemischten dorsalen Wurzel gleich. Sein motorisches Gebiet ist oben abgegrenzt worden; seine sensiblen Anteile werden der Portio intermedia zugeteilt. Ihr Spinalganglion ist das Ganglion geniculi, dessen peripherische Ausläufer zum zweiten Trigeminusast und durch ihn zu den sensiblen Nerven des Gaumens ziehen (Nervi sphenopalatini).

Sie entsprechen dem vorher (§ 63) erwähnten Ramus palatinus, den der N. facialis in ursprünglicher Form als selbständigen Ast besitzt. Wie jeder Gehirnnerv entsendet auch der N. Facialis einen Ramus praetrematicus, der also

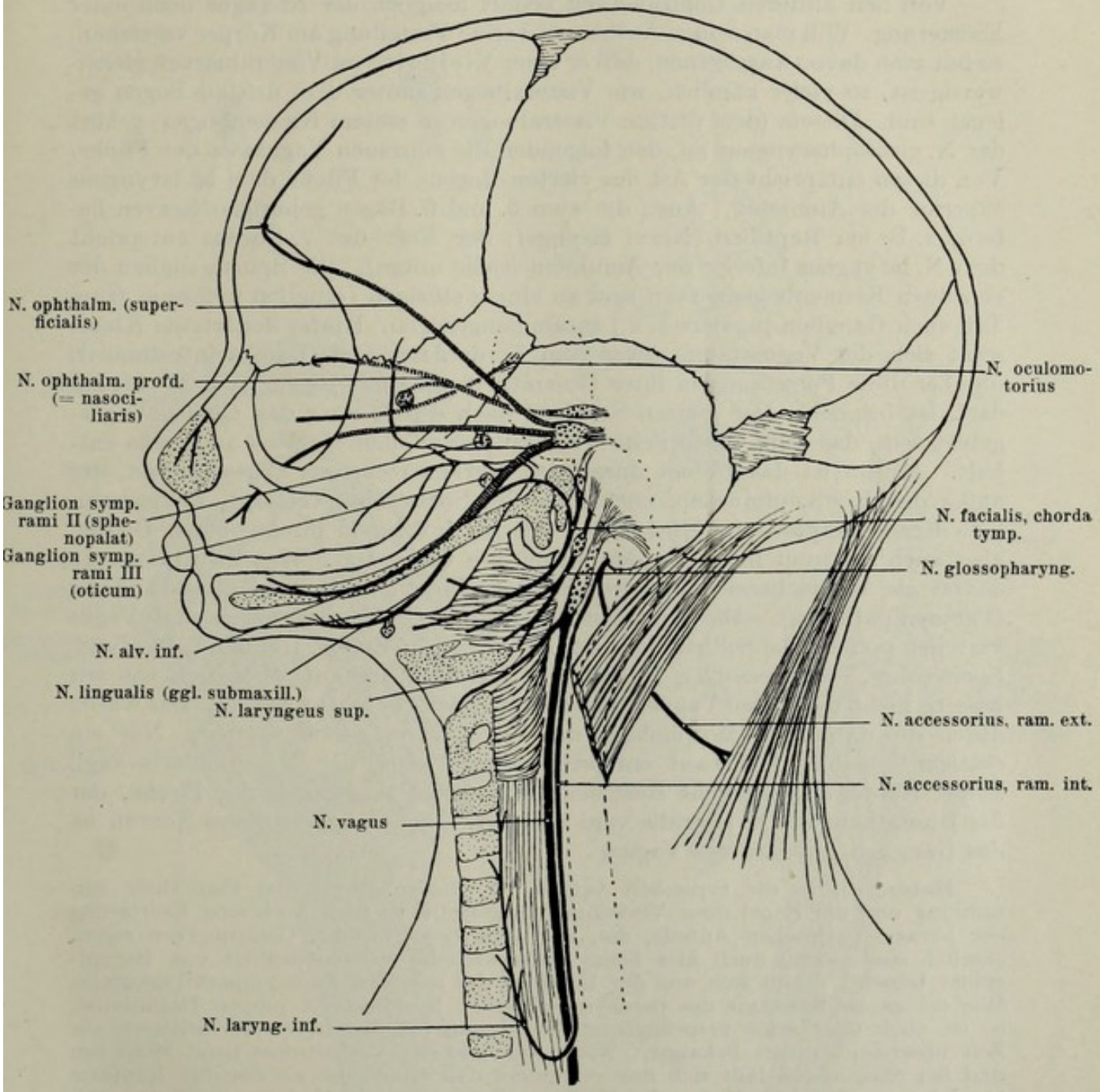


Fig. 27. Viszeralnerven. Mensch. Der N. nasociliaris ist als N. trigeminus anterior (N. ophthalminus profundus, s. Text) selbständig gezeichnet; der N. oculomotorius ist nur der Lage nach angedeutet; die sympathischen Ganglien des Kopfes schematisch in die Nähe der Nervenstämme gerückt. Schwarz die Nerven, soweit sie frei liegen, hellgrau gestrichelt, soweit sie vom Knochen bedeckt liegen.

am vorderen Umfang des Spritzloches (Paukenhöhle) entlang zieht. Dieser Ast legt sich medial vom Kiefergelenk (Zwischen *Meckel*schem Knorpel [Articulare] und Quadratum hindurchziehend, dem N. mandibularis an, Fig. 22, 26). In der gleichen Lage finden wir beim Menschen (Fig. 27) die Chorda tym-

pani (von der hinteren Wand der Paukenhöhle über ihre obere zur vorderen Wand, zwischen Amboß und Hammer hindurchtretend zum *Meckel*schen Knorpel [Processus anterior des Hammers] und durch die *Glaser*sche Spalte zum dritten Ast des Trigeminus).

Von den hinteren Gehirnnerven bedarf lediglich der N. vagus noch einer Erörterung. Will man seinen Aufbau und seine Verteilung am Körper verstehen, so hat man davon auszugehen, daß er einer Vielheit von Viszeralnerven gleichwertig ist, so vieler nämlich, wie Viszeralbogen hinter dem dritten Bogen gelegen sind. Diesem (dem dritten Viszeralbogen = erstem Kiemenbogen) gehört der N. glossopharyngeus an, den folgenden die einzelnen Vagusäste der Fische. Von diesen entspricht der Ast des vierten Bogens der Fische dem N. laryngeus superior der Amnioten. Auch die zum 5. und 6. Bogen gehörigen Nerven liefern, z. B. bei Reptilien, Nervi laryngei; der Nerv des 7. Bogens entspricht dem N. laryngeus inferior der Amnioten (siehe unten). Die Spinalganglien der einzelnen Kiemenbogennerven sind zu einem einzigen Ganglion nodosum (zum Teil auch Ganglion jugulare s. u.) zusammengezogen. Hinter der letzten Kieme setzt sich der Vagusstamm zwar zum Vorderdarm fort (Ramus intestinalis); ob aber diese Forsetzung in ihrer Gesamtheit noch mit Recht „Vagus" heißen darf, ist fraglich. Der ganzen Sachlage nach dürfte nur das Gebiet Vagusgebiet sein, das seine motorische Versorgung aus dem Nucleus ambiguus enthält. Mithin ist das Gebiet durch den Nervus recurrens abgeschlossen, der außer den Kehlkopfmuskeln noch Teile der Speiseröhre versorgt, wahrscheinlich deren quergestreifte Muskulatur, die regelmäßig in ihrem oberen Drittel, aber auch zerstreut bis gegen den Magen hin vorkommt. Was kaudalwärts davon als Vagus bezeichnet wird, ist dem Wesen nach wohl etwas anderes (Parasympathikus). Die sensiblen Anteile des Glossopharyngeus und Vagus verteilen sich auf die Schleimhaut der Paukenhöhle, Zunge, Kehlkopf, Pharynx, Speiseröhre. Die sensiblen Nerven der Darmschleimhaut verlaufen, wie wir wissen, nicht durch den Vagus, sondern durch den Sympathikus. Das würde durch die dargelegte Morphologie des Vagus verständlich werden. Nur ein einziger sensibler Hautast entspringt dem Vagus, der N. auricularis vagi. Dieser ist der kümmerliche Rest des stattlichsten Vagusastes der Fische, der die Rumpfhaut als N. lateralis vagi versorgt. Das Ganglion dieses Nerven ist das Ganglion jugulare des Vagus.

Haben wir so die typischen Anteile der Gehirnnerven, den Plan ihrer Anordnung und die Regel ihrer Verteilung festgestellt, so fehlt noch eine Erörterung der parasympathischen Anteile, die, wie oben bemerkt, den Gehirnnerven eigentümlich sind. Daß auch hier keine grundsätzliche Verschiedenheit von Rumpfgebiet besteht, ergibt sich aus der Existenz des sakralen Parasympathikusanteils. Wie die ganze Kenntnis des parasympathischen Systems erst jungen Datums ist, so ist auch über seine ursprüngliche Anordnung bei primitiven Wirbeltieren zur Zeit überhaupt nichts bekannt. Nach Analogie der Verhältnisse beim Menschen und bei Säugetieren läßt sich nur vermuten, daß einige der als sensible Kopfäste bezeichneten Teile des N. facialis, N. glossopharyngeus und N. vagus parasympathischer Natur sein mögen. Da jedem Gehirnnerven, abgesehen vom N. trigeminus und N. hypoglossus (der sie aber als kranialer Rückenmarksnerv gar nicht haben kann), parasympathische Anteile zukommen, so stützt auch diese eigentümliche Verteilung die Annahme der Zugehörigkeit des N. oculomotorius zum Trigeminus. Die parasympathischen Anteile des Okulomotorius nehmen dabei, als in einer ventromedialen Wurzel verlaufend, eine bisher nach der formalen Seite noch nicht geklärte Sonderstellung ein, wie auch ihr Endgebiet ein ganz ungewöhnliches ohne Homologie Dastehendes ist. (Glatte Muskulatur des Sphincter pupillae und Ciliarmuskels.)

Im übrigen liegen die Verhältnisse am Kopfe klar. Speicheldrüsen und glatte Muskulatur sind die Endgebiete des Parasympathikus. Ein in der Medulla oblongata gelegener Nucleus salivatorius ist der Ursprung der Nerven der ersten Gruppe. Diese verlaufen im zentrifugalen Teil des N. intermedius und im Glossopharyngeus.

Sie verbreiten sich mit dem Ramus palatinus des Facialis (= N. petrosus superficialis major) zum zweiten und ersten Trigeminusast, durch den Ramus praetrematicus des Facialis (Chorda tympani) zum dritten Trigeminusast, durch den

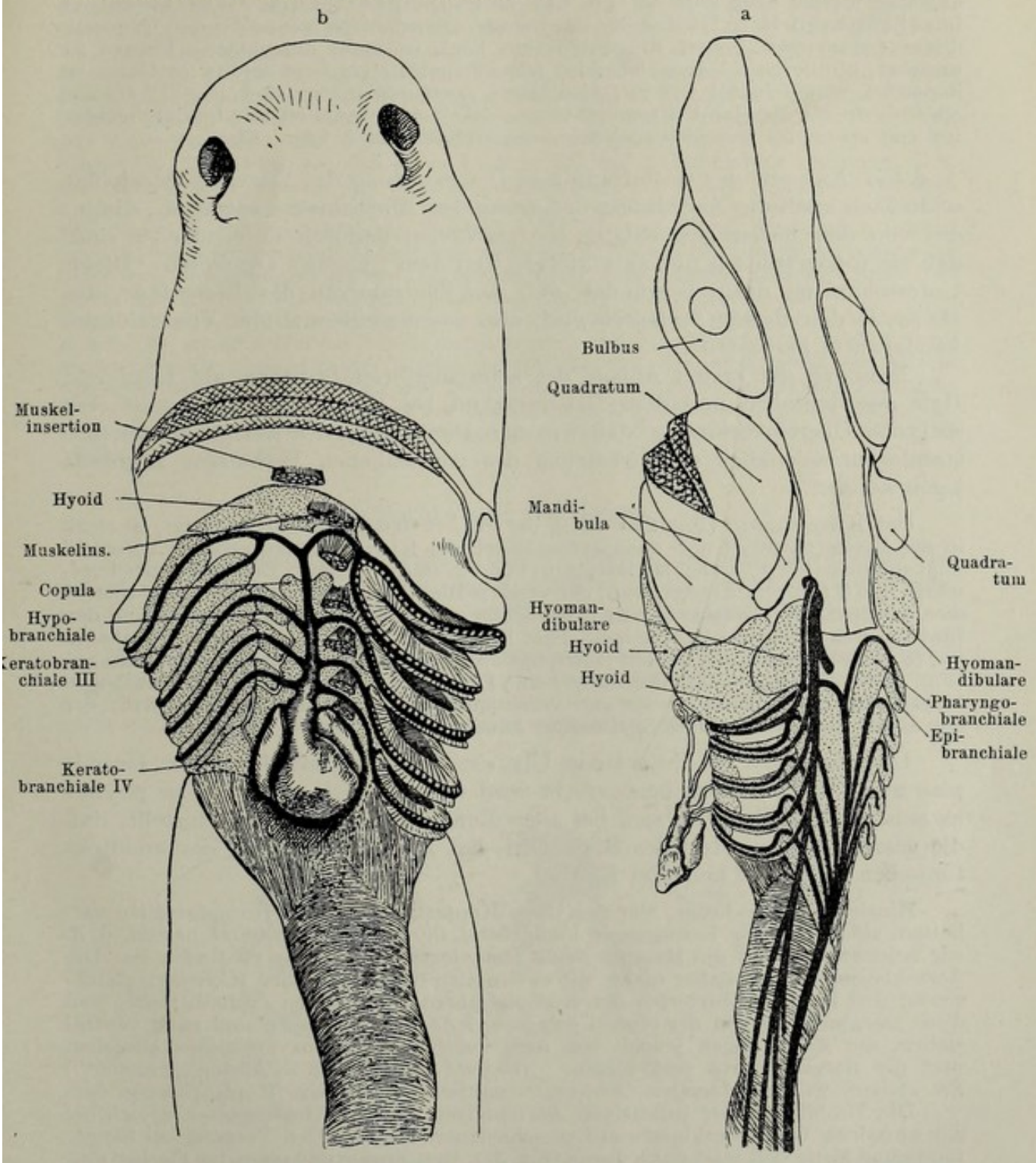


Fig. 28. Haifischkopf (Acanthias) mit Herz und Kiemenbogengefäßen (Aortenbögen). Die Gefäße der beiden ersten Viszeralbögen sind nicht gezeichnet. a) Von der Seite, nebst Nn. glossopharyngeus und vagus; nur deren Rami posttrematici sind gezeichnet; diese verlaufen vor der zugehörigen Arterie. Zusammenfluß der Arterien zur dorsalen Aorta. b) Ansicht von unten her.

N. petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum (Nn. auriculo-temporalis und buccinatorius). So empfangen alle Drüsen am Kopfe eine einheitliche Innervation, die der Hauptsache nach durch den Facialis geht (*Nauck*). Ein zweiter parasympathischer Kern liegt in dem Nucleus cardiacus (kleinzelliger Vaguskern) vor, von dem

die im N. vagus verlaufenen Herzäste entspringen. Man wird diese Herzäste ebensowenig zum Vagus rechnen dürfen, wie die Äste, die zur glatten Muskulatur der Trachea, der Bronchen, Speiseröhre, Magen, Darm hingehen. Sie sind dem Vagus angelagert ohne doch dem durch die Zugehörigkeit zum Viszeralskelett beschränkten Begriff des N. vagus untergeordnet zu sein. Wo der Ursprung dieser parasympathischen Eingeweideäste liegt, ist nicht aufgeklärt. Ebenso ist unsicher, ob die zum Darm ziehenden parasympathischen Äste bereits im Ganglion nodosum umgeschaltet werden, also Rami postganglionares sind (*L. R. Müller*) oder ob sie als als Rami praeganglionares durch das Ganglion nur hindurchgehen, um erst später im Ganglion coeliacum umgeschaltet zu werden (*Elze*).

§ 65. Eng mit der Gestaltung und Umgestaltung der Viszeralbögen hängt schließlich auch die Anordnung der arteriellen Blutbahnen zusammen, die indes von den bisher gewürdigten Kopfanteilen dadurch unterschieden sind, daß sie topographisch nur zum kleinen Teil dem „Kopfe" angehören. Dieser Unterschied ist darin begründet, daß das Zentralorgan der Blutgefäße, das Herz, in den Rumpf verlagert wird, also aus dem Bereich der Viszeralbögen kaudalwärts heraustritt.

Zwischen der ersten Anlage des arteriellen Gefäßsystems am Kopf und Hals des Menschen und dem Dauerzustand bei Kiemenatmern besteht eine so große Übereinstimmung, daß wir eine Darstellung des letztgenannten Zustandes unbedenklich der Erklärung des menschlichen Verhaltens zugrunde legen können.

Der Kiemendarm (Fig. 28 a u. b), der sich in den Ösophagus fortsetzt, ist stark in die Breite entfaltet und nach außen durch die Kiemenspalten geöffnet. Ventral liegt in einer tiefen Nische der Herzbeutel und in ihm das Herz. Dies entsendet kopfwärts den Truncus arteriosus, der venöses Blut in die Kiemen führt. Es geschieht dies durch die Kiemenarterien, die, sechs an der Zahl, am Hyoidbogen und den fünf folgenden Bögen emporziehen. Hier lösen sie sich in respiratorische Kapillaren auf (Fig. 28b) und lassen die auf den dorsalen Seiten emporsteigenden Fortsetzungen (Fig. 28a) mit arteriellem Blut entstehen. Längs der Oberstücke der Viszeralbögen biegen die Gefäße nach hinten und vereinigen sich zu einem Längsstamm, der als Aorta dorsal von der Speiseröhre kaudalwärts läuft.

Unverkennbar ist die getreue Übereinstimmung, mit der dieser Grundplan auch auf den Menschen vererbt wird (Fig. 31, Nebenfigur). Der physiologische Unterschied, der sich bei allen Lungenatmern dadurch einstellt, daß die gesamte Bahn arterielles Blut führt, hat auf die Erhaltung des architektonischen Aufbaues keinerlei Einfluß.

Hinsichtlich der Frage, wie sich diese Kopfarterien zu den Rumpfarterien verhalten, sind dieselben Erwägungen maßgebend, die uns früher geleitet hatten, d. h. wir nehmen an, daß am Rumpfe ihnen Homologes nicht mehr zu finden ist. Die Aortenbögen können daher nicht, wie es zuweilen dargestellt wird (*Corning*), gleichwertig den Eingeweidearterien der Rumpfsegmente sein, schon deshalb nicht, weil diese Darmarterien von der (dorsal gelegenen) Aorta entspringen und nach ventral ziehen, die Aortenbögen jedoch von dem ventralen Truncus arteriosus ausgehen und die dorsale Aorta erst bilden. (Daher Aortenbögen = Aorten-„wurzeln".) Sie stellen, wie die dorsalen Gehirnnervenanteile, etwas dem Kopfe Eigenes dar.

Die Umbildung der primitiven Aortenbögen in den Dauerzustand erfolgt bei den einzelnen Wirbeltierklassen auf verschiedenen Wegen. Den Vorgang bei Säugetieren und Menschen zeigt das Schema (Fig. 31). Gemeinsam und schon bei Fischen eingeleitet, ist der Untergang der beiden ersten Aortenbögen, was im wesentlichen damit im Zusammenhang steht, daß eben diese beiden Bögen keine Kiemen entwickeln, ferner damit, daß die hier angelegten Gefäße zur Ernährung des Auges, des Gehirnes und des schalleitendes Apparates verwendet werden. Ein Eingehen auf die morphologische Umbildung dieser Gefäßbögen würde hier zu weit führen. Erhalten bleibt jedenfalls erst der 3. Aortenbogen jederseits, der 4. Aortenbogen links ganz, rechts zum Teil, der 6. Aortenbogen links. Ein 5. Aortenbogen geht frühzeitig zugrunde. Die ventrale Längskommissur (paariger Truncus arteriosus) erhält sich in ganzer Ausdehnung, die dorsale geht beiderseits zwischen 3. und 4. Bogen zugrunde, rechts bildet sie sich auch jenseits des 4. Bogens zurück. So entstehen die endgültigen Gefäße: Die Aorta ascendens, der Arcus Aortae und die

Aorta descendens (= Truncus arteriosus communis + 4. Aortenbogen links + dorsaler Aorta); die Art. anonyma (= 4. Aortenbogen rechts), die A. carotis communis (= ventrale Längskommissur), die A. carotis externa (= Fortsetzung der ventralen Längskommissur) und die A. carotis interna (= 3. Aortenbogen + Rest der dorsalen Längskommissur). Der Ductus Botalli ist gleich dem 6. Aortenbogen links.

Das Wachstum des Halses und Rumpfes verlegt das Herz weit nach kaudal. So wird der 4. Aortenbogen in den Thorax verschoben, während der 3. Aortenbogen (die Teilungsstelle der Art. Carotis communis) in der Kehlkopfgegend liegenbleibt. Diese Veränderungen sind wesentlich für das Verständnis der Lagerung der Nervenstämme. Die 4 Nn. branchiales posttrematici des N. vagus (= Nn. laryngei Fig. 28a) liegen so, daß sie vor dem zugehörigen Gefäßbogen verlaufen, d. h. der N. laryngeus superior vor dem 4. Aortenbogen, die beiden folgenden vor dem 5. und 6., der 4. Branchialnerv (N. laryngeus inf.), der dem 7. Viszeralbogen angehört, vor diesem nicht ausgebildeten Bogen, d. h. hinter dem 6. Aortenbogen. So wird verständlich, daß N. larygeus superior von oben her, der N. laryngeus inferior von unten her zu seinem Endgebiet tritt, wobei wieder zwischen links und rechts der Unterschied bestehen muß, daß der linke N. recurrens um den Ductus Botalli (nicht, wie es oft irrig heißt, um den Aortenbogen) gehen muß, während er sich rechts, wo kein Ductus Botalli angelegt wird und der 4. Aortenbogen als Arteria anonyma auch oberhalb des Thorax liegenbleibt, um den Anfangsteil der Arteria subclavia herum begibt. Von den beiden dazwischen liegenden Nn. laryngei geht der 3. spurlos zugrunde, während der 2. (Nerv der 4. Schlundtasche und des 5. Viszeralbogens) auf embryonalen Stadien beim Menschen nachgewiesen worden ist (*Dietrich*).

c) Morphologie des Halses.

§ 66. Das zuletzt Vorgetragene hat uns bereits aus dem eigentlichen Gebiet des Kopfes herausgeführt in das des Halses. Es erhebt sich die Frage, welche Stellung diesem Abschnitt des Körpers morphologisch zukommt.

Wir vergegenwärtigen uns zunächst die Tatsache, daß ein „Hals" als äußerlich abgegrenzter Körperabschnitt weder den Fischen, noch den Amphibien zukommt, daß aber Reptilien, Vögel und Säugetiere ihn besitzen. Innerlich, der Organisation nach, ist ein „Hals" bereits bei Amphibien vorhanden, da diese bereits einen freien

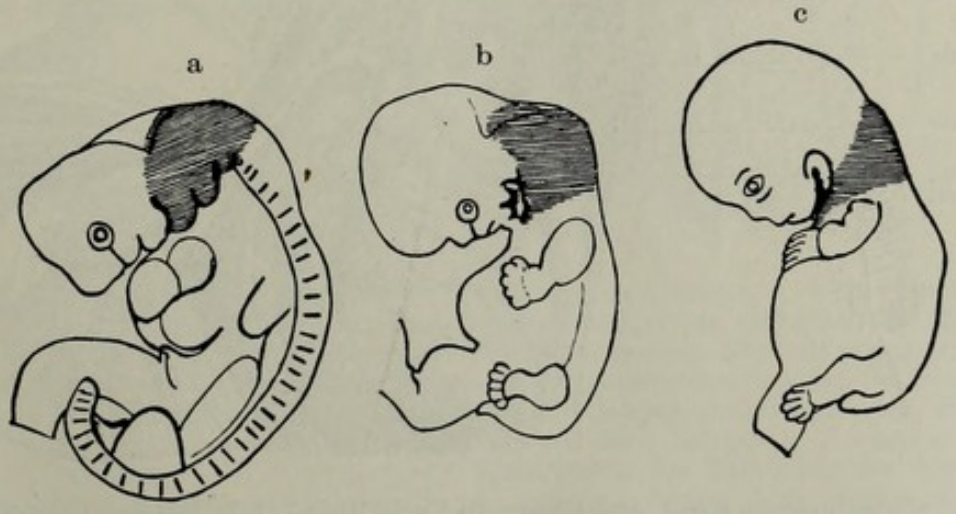


Fig. 29. 3 menschliche Embryonen zur Skizzierung der Entwicklung des Halses. a) Embryo *His K* 10. Nackensteißlänge 10 mm, Alter auf 27—30 Tage berechnet. b) *His U* 20, Nackensteißlänge 14,5 mm Alter auf 37—38 Tage geschätzt. c) *His W* 22, Nackensteißlänge 16 mm, Alter 42—45 Tage geschätzt. — Alle Embryonen nebst Bezeichnungen aus *Keibel* (*O. Hertwigs* Handbuch, Bd. I) entnommen.

Halswirbel (Atlas) haben. Die Funktion einer freibeweglichen Halswirbelsäule, die den Kopf zu drehen gestattet, würde wohl zeigen können, wozu der Hals nützlich ist, aber nicht erklären können, warum und wie sich dieser Körperabschnitt bildet. Dies vermag allein die Betrachtung der Formbildung am Hals.

Es ist in dieser Hinsicht zunächst festzustellen, daß ein Hals nur denjenigen Tieren zukommt, die einen auximetameren Schädel haben (§ 61); gerade hierin liegt der Schlüssel zum Verständnis der Halsbildung. Durch Anschluß von Rumpfmaterial an den Kopf schiebt sich die Rückenfläche des Körpers um die ventrale Kopfregion (Kiemenregion) herum, die ihrerseits gegen

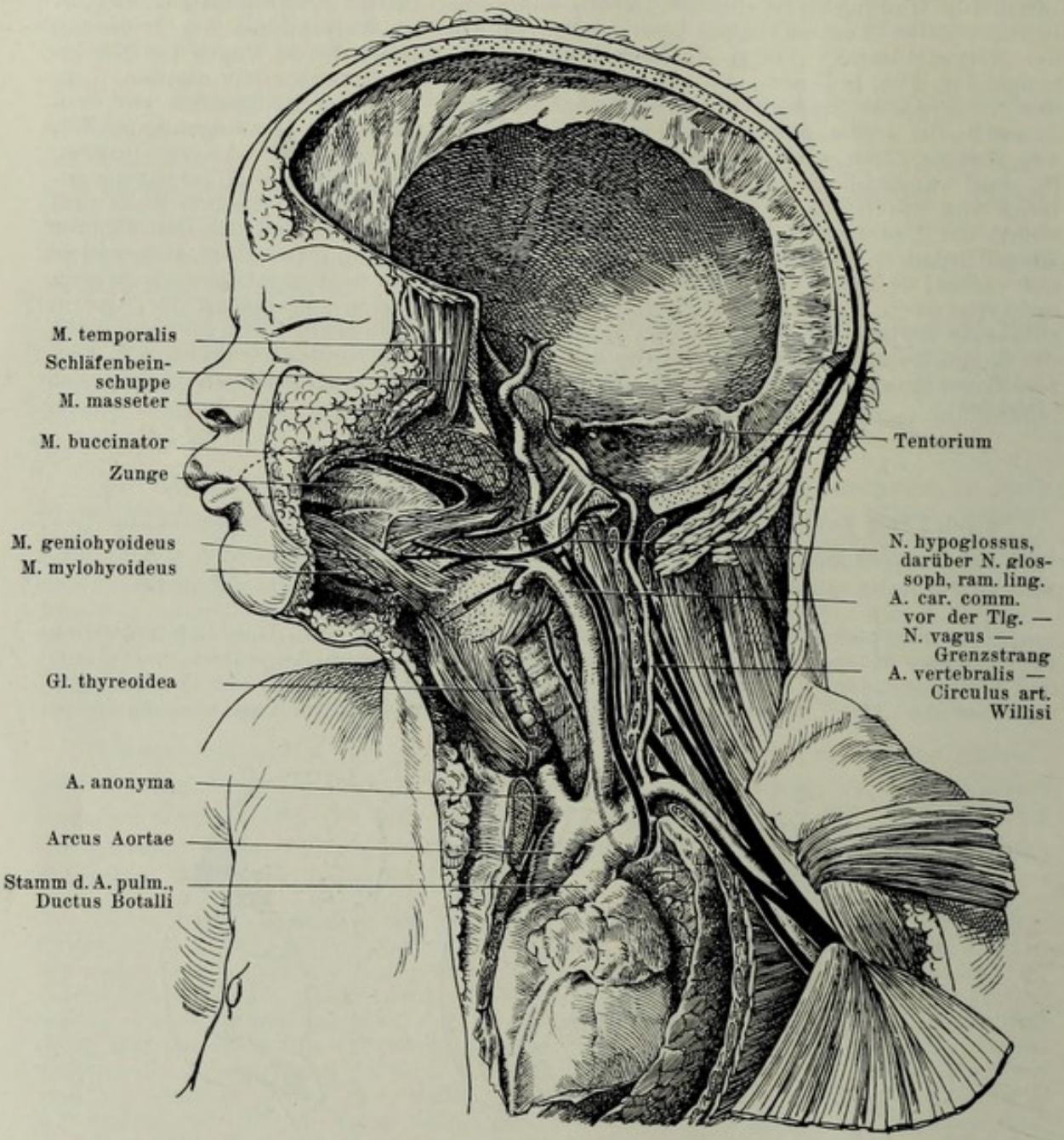


Fig. 30. Neugeborenes Kind, gezeichnet im Verhältnis 1:1,3. Bei der Reproduktion auf ½ verkleinert. Situs der umgebildeten Aortenbögen.

den Rumpf ausgedehnt ist (S. 159). Der entwicklungsgeschichtliche Ausdruck dieses Hinüberschiebens des Nackens über die Viszeralregion ist die Nackenbeuge des embryonalen Nervensystems (*Rabl*). Topographisch fällt die vordere Grenze dieses dorsalen Rumpfgebietes in die Höhe des Zungenbeinbogens, über welchem das äußere Ohr liegt. Die weitere Entwicklung führt diesen Zungenbeinbogen durch starkes Wachstum über die folgenden Kiemenbögen hinüber („wie die Züge eines ineinandergeschobenen Fernrohres"). Die untere Grenze dieser Überschichtung bildet dann die Halsbucht. Auch dann

ist der ventrale Bezirk aber immer noch kürzer als der dorsale. Ein Ausgleich findet dadurch statt, daß sich das Kinn von der Brust abhebt. Das Herz wird dadurch vom Kopfe entfernt. Es findet also nicht eigentlich ein „Hinabwandern" des Herzens statt, sondern ein Emporwachsen der um 90 Grad gegen das Herz gedrehten Viszeralregion. So ist der Hals zu beurteilen als Ergebnis eines Bildungsvorganges, durch den die dorsale Vorschiebung von

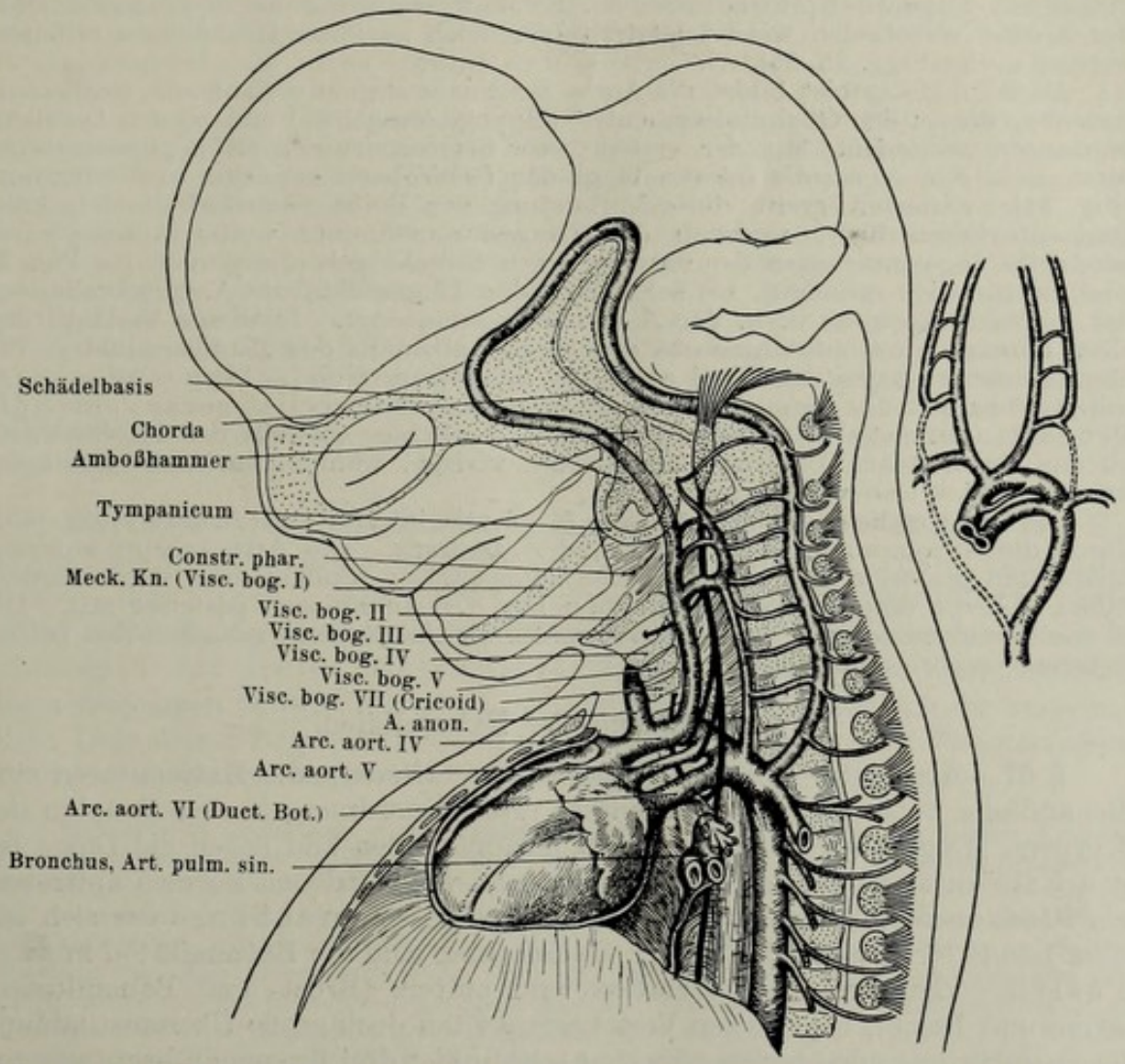


Fig. 31. Menschlicher Embryo von 3 mm Nackensteißlänge. Gezeichnet im Verhältnis 1:16. Bei der Reproduktion auf etwas mehr als die Hälfte verkleinert. In die Formen des Embryo, dessen Nervensystem und Brustorgane mit dem Zeichenapparat aufgenommen worden waren, wurden Gefäße, Nerven und Wirbelsäule schematisch eingetragen, um das übliche Schema (rechts Nebenzeichnung) mit dem Körper in Zusammenhang zu bringen. 4 N. laryngei sind gezeichnet; die Endigung der beiden mittleren ist, um das Bild nicht zu verwirren, hinter dem Stamm der Carotis liegend gedacht. Der Stamm des N. vagus, der eigentlich die Arteria carotis communis verdecken müßte, ist absichtlich nach seitwärts verlagert. Der 5. Aortenbogen ist auf diesem Stadium schon längst zurückgebildet; hier schematisierend erhalten. Näheres über die Figur im Text.

Rumpfmaterial gegen den Kopf auf der ventralen Seite ihren Ausgleich findet. (So liegen die Dinge wenigstens ontogenetisch Fig. 29 *a b c*.)

In der Organologie des Halses tritt diese Entstehung deutlich zutage. Der dorsale Teil ist Rumpfgebiet mit allen Merkmalen des Rumpfes („Nacken"); der ventrale Teil ist Viszeralregion mit dem oben für diese abgeleiteten Merkmale. Hier finden wir das Viszeralskelett, die viszerale Muskulatur, deren Nerven (Gehirn-

nerven) und die aus der Umbildung der Aortenbögen entstandenen Gefäße. Die obere Grenze des Halses, wenn von einer solchen die Rede sein kann, liegt im Bereich zwischen Kiefer und Zungenbeinbogen. Indem das Rektussystem der ventralen Rumpfmuskulatur bis zum Unterkiefer emporwächst (Zungenbeinmuskulatur), wird die endgültige Zusammensetzung der Halsbestandteile erreicht. Von typischen Umgestaltungen ist vor allem an die Rückbildung der Halsrippen zu erinnern, an die Rückbildung der Schlundtaschen und die Ausbildung der aus den Schlundtaschen und der ventralen Pharynxwand hervorgehenden Organe (Tonsillen, Thymus, Epithelkörperchen, Schilddrüse), sowie die Bildungsgeschichte der Arteria vertebralis, welche letztere hier noch in ihren Grundzügen erläutert werden muß (Figg. 25, 26).

Auch im Halsgebiet bildet die Aorta zur Nackenregion verlaufende, segmentale Arterien, die zu den Okzipitalsegmenten (Hypoglossusgebiet) und zu den Cervikalsegmenten verlaufen. Mit der ersten dieser Segmentarterien (Hypoglossusarterie) setzt sich die A. carotis interna längs der Gehirnbasis zunächst in Verbindung (Fig. 31); weiterhin greift diese Verbindung der Reihe nach auf die folgenden Segmentarterien über, wodurch der Längsstamm immer weiter ausgesponnen wird; die Segmentarterien der durchlaufenen Strecke gehen zugrunde (in Fig. 31 sind sie sämtlich erhalten), bis schließlich das Längsgefäß, die A. vertebralis, aus der 7. Segmentarterie, d. h. der A. subclavia entspringt. In dieser Verlängerung eines anfangs kurzen Stämmchens drückt sich ebenfalls das Hinüberschieben von Rumpfmaterial gegen den Kopf aus. Es schieben sich solange neue Segmentarterien an den Ursprung der A. vertebralis heran, bis die Proportionen stabil geworden sind. Auch hier entsteht der Eindruck, als ob das Gefäß seinen Ursprung kaudalwärts verlege, während in Wirklichkeit das kraniale Stück sich verlängert.

Die ursprüngliche Bahn zwischen A. carotis interna und A. vertebralis läuft durch die A. communicans posterior und A. basilaris. Die Artt. cerebri anterior, media und posterior sind anfangs zarte Seitenästchen. Sobald diese stark werden, bildet sich die ursprüngliche Hauptbahn zur A. communicans posterior aus. Die A. communicans anterior entsteht erst später als Anastomose zwischen den beiden Arteriae cerebri anteriores.

d) Morphologie der Extremitäten.

§ 67. Als letzter Abschnitt des Körpers erfordern die Extremitäten eine Behandlung unter dem Gesichtspunkte ihrer Einordnung in den Bauplan des Körpers. Ungleich schwieriger als beim Kopfe lagen und liegen die Dinge bei den Extremitäten, die zunächst in zwei ganz verschiedenen Formen auftreten, als Flossen der im Wasser lebenden und als Körperanhänge der sich auf dem Lande fortbewegenden Tiere. Sodann aber sind die Extremitäten in zwei Paaren vorhanden, die als vordere und hintere (Brust- und Bauchflossen, Arme und Beine), bei starken Verschiedenheiten doch große Übereinstimmung im Bauplan erkennen lassen. Es sind mithin hier drei Fragen zu beantworten: Sind die Extremitäten überhaupt auf Elemente zurückzuführen, die im Körper auch sonst vorkommen? Falls ja: Sind Flossen und terrestrische Gliedmaßen auf die gleichen Elemente zurückzuführen? Endlich: Sind vordere und hintere Gliedmaßen auf das gleiche Element zurückzuführen?

Die Hauptfrage ist die erste; von namhaften Forschern ist sie verneint worden. Man hat sich der Vorstellung hingegeben, daß die Natur durch Auswüchse der seitlichen Körperwand zum Zwecke der Lokomotion die fraglichen Organkomplexe hervorgebracht habe. Diese stellte man sich unter dem Bilde zweier seitlicher, fallschirmartiger Falten vor, in denen Skeletteile entstanden, in die ferner vom Rumpfe aus Muskelknospen, Nerven und Gefäße hineingewachsen seien. Der mittlere Bezirk dieses Fallschirmes sei jederseits zugrunde gegangen, Anfang und Ende aber erhalten geblieben; diese Faltenreste hätten den Fischen als Balancierschirme gedient, bei den Landtieren hätten sie sich zu Armen und Beinen umgebildet (*Rabl*).

Da niemand diese Dinge im Werden gesehen hat, kann eine solche Hypothese nur nach dem, was sie erklärt oder unerklärt läßt, beurteilt werden. Sie erklärt vor allem nicht die wunderbare Übereinstimmung im Bau von Arm und Bein, nicht die Sonderung in Gürtel und freie Extremität, nicht die eigentümliche Erscheinung, daß die Zahl der Skelettelemente bei den freien Extremitäten von

proximal nach distal hin zunimmt und das Vorhandensein der zahlreichen, und zwar in den Ausgangszuständen stets zehn an der Zahl betragenden Hand- und Fußwurzelknochen. Unerklärt läßt sie die Gestalt des Gürtels als einer die Rumpfwand bogenförmig umgebenden Spange und ihre Gliederung in dorsale und ventrale Abschnitte (Scapula dorsal, Coracoid ventral — Ileum dorsal, Ischium + Pubis ventral). Unerklärt läßt sie endlich die Tatsache, daß die embryonale Entwicklung das Extremitätenskelett auf frühen Stadien als eine Einheit zeigt, und daß diese Entwicklung mit der Herausdifferenzierung des Gürtels beginnt. Ältere Ideen von *Oken*, *K. E. von Baer* und *Owen* (*Lubosch*) hatten in die Einheit der Organisation auch die Extremitäten mit einbegriffen und zweifellos das der allgemeinen Regel Entsprechende richtig erkannt, daß echte Neubildung in der Organisation der Tiere nicht stattfindet, sondern stets nur Umbildung von Vorhandenem. Dies Vorhandene, den Ausgang der Extremitätenbildung erblickten jene Forscher in den Rippen. Rippen, so meinte man, hätten sich abgesondert und seien zu Extremitätengürteln geworden. Wenn auch hierbei manches, was sonst unerklärt bleibt, erklärlich würde, bleibt doch vieles andere auch hierbei so dunkel wie vorher. Vor allem müßte auch hier ein Auswachsen der freien Extremitäten mit all ihren Knochen und Muskeln, Blutgefäßen und Nerven angenommen, die grundsätzliche Ähnlichkeit all dieser Elemente vorn und hinten als Ergebnis des Zufalls angesehen werden. Einen anderen Weg sah *K. E. von Baer* offen, als er die Ähnlichkeit der Extremitätengürtel mit dem Kieferbogen hervorhob. Auf diesem Wege ist später *Gegenbaur* zur Begründung seiner Urflossen- (Archipterygium-)theorie gelangt, die nicht nur auf äußerlichen Ähnlichkeiten aufgebaut ist, sondern wichtige Organisationsmerkmale zu ihrer Begründung heranzieht.

Die Urform der Extremitäten ist hiernach der Viszeralbogen. Die Extremitäten sind umgebildete Viszeralbögen mit ihren umgebildeten Anhängen. Der Bogen sei das Urbild des Extremitätengürtels, seine Anhänge, die Kiemenbogenstrahlen (Radien), die Urbilder der Skelettelemente der freien Extremität. Muskeln und Nerven sind Abkömmlinge derjenigen ventralen Gegend des Körpers, in deren Bereich die ursprüngliche Lage dieser Bögen vermutet wird. Sogar Teile der echten Viszeralmuskulatur nebst Nerven finden sich im Bereich der vorderen Extremität.

In der Tat kann aus den schematischen Skizzen, die hier statt aller Erläuterungen gegeben sein mögen, wohl eingesehen werden, daß sich, architektonisch wenigstens, Flossen wie terrestrische Extremitäten auf eine strahlige Urform zurückführen lassen, sobald man gelten läßt, daß ein Hauptstrahl (Fig. 32*a* Nebenfigur) allmählich zur stärkeren Ausbildung gelangt und die übrigen Strahlen zu Seitengliedern an ihm geworden seien (Fig. 32*b*, *d* Nebenfiguren), Vorstellungen, die nicht außerhalb des Bereichs des wissenschaftlich Zulässigen sind. Hiernach kann ein Stammstrahl mit doppelseitigem (Fig. 32*d*) und einseitigem (Fig. 32*b c f*) Radienbesatz unterschieden werden (biseriales und uniseriales Archipterygium). Beide Grundformen sind bei den Wirbeltieren verwirklicht (Fig. 32*c d f*).

Mit der radiären Gliederung ist in mannigfacher Weise eine Quergliederung verbunden, am eindrucksvollsten bei den terrestrischen Extremitäten, bei denen dadurch eine Gliederung in Stelepodium (Humerus, Femur), Zeugopodium (Radius + Ulna, Tibia + Fibula) und Basipodium (Hand-, Fußskelett) entsteht (Fig. 32*e f*).

Die Ableitung der Flossen und Extremitäten von einer kiemenbogenartigen Urflosse stützt sich indes auf tiefere Gründe als lediglich die äußere Vergleichung von Formen. Sie zieht in Rechnung vor allem die Lage der vorderen Extremitäten, die bei den Fischen stets unmittelbar dem Kiemengerüst angeschlossen ist, deren Skelett sogar Verbindungen mit dem Kopfskelett besitzt. Sie beachtet, daß die Extremitätengürtel eine ähnliche quere Gliederung aufweisen wie die Viszeralbögen (S. 158), wie auch die Tatsache, daß sich zum Gürtel der oberen Extremität, wie schon erwähnt, tatsächlich Muskeln und Nerven des Branchialskelettes hinbegeben (Mm. trapezius und sternocleidomastoideus, N. accessorius).

Im einzelnen ist freilich mehr als dieser große Zusammenhang aller Extremitätenbildungen mit Sicherheit nicht feststellbar. Vor allem nicht die Bahnen, auf denen sich die Extremitäten aus der Urform herausgestaltet haben. Was wir am Kopfe mit einem hohen Maße von Sicherheit aus den Tatsachen selbst ablesen können, bleibt hier ganz im Dunkel. Wahrscheinlich liegen die Dinge so, daß diejenigen Bögen, die zu Extremitäten wurden, bei den einzelnen Tierstämmen in verschiedener Weise und unabhängig voneinander ausgebildet und umgestaltet wurden, so daß nicht die Rede davon sein kann, etwa die Extremitäten der terrestrischen Tiere auf heute verwirklichte Flossenbildungen zurückzuführen. Ebensowenig

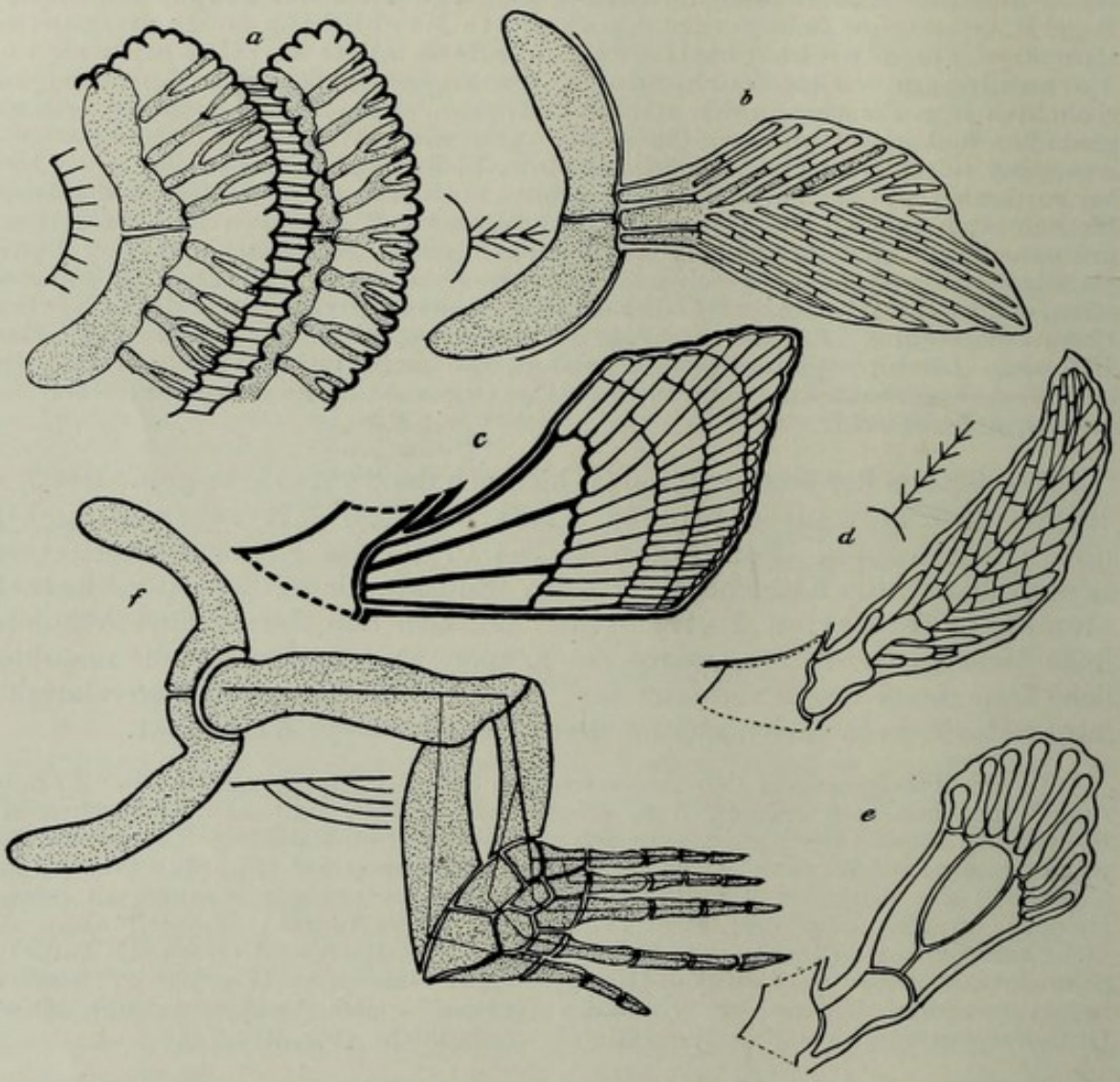


Fig. 32. Schemata und Skizzen zur Archipterygiumtheorie. *a* Links Schema eines Kiemenbogens mit Radien, rechts Radienskelett zweier Kiemenbögen. *b* Links Schema: Überwiegen mittlerer Strahlen; rechts Schema dreier Strahlen, die am Schultergürtel inserieren. *c* Verwirklichung des Schemas 2 in der Selachierflosse. Die 3 Strahlen von unten (vorn) nach hinten (oben) sind das Propterygium, Mesopterygium, Metapterygium. *d* Schema eines biserialen Archipterygiums. Nur ein Hauptstrahl, doppelseitig mit Radien besetzt. Beispiel die daneben skizzierte Ceratodusflosse. *e* Crossopterygierflosse nach *Klaatsch*. Ein Humerus mit Gelenkgrube, 3 distale Stücke, von denen 2 mit dem Humerus, alle 3 mit Terminalstrahlen zusammentreten. *f* Extremität terrestrischer Tiere, auf ein uniseriales (einseitig mit Radien besetztes) Archipterygium zurückgeführt. Der Hauptstrahl geht durch Humerus, Ulna und kleinen Finger.

ist es notwendig, zu meinen, daß die Bögen der vorderen und hinteren Extremitäten dicht hintereinander hinter dem Kiemenskelett gelegen hätten und der hintere von ihnen eine weite Wanderung durchgemacht habe, um seine endgültige Stätte

zu erreichen. Obwohl manche Tatsachen aus der Anatomie der Flossen und Extremitäten in diesem Sinne beurteilt werden können, würde es unserer Einsicht durchaus genügen, anzunehmen, daß die Ausbildung von Extremitäten auf einem Zustande der Wirbeltierorganisation begonnen habe, wo Viszeralbögen weit am Rumpfe hin differenziert gewesen sind. Dies können bei einzelnen Formen verschiedene Segmentregionen gewesen sein, so daß bei der Vergleichung der verwirklichten Zustände der Anschein einer Wanderung entstehen muß (S. 75). Bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse ist eine genetische Lösung der Frage überhaupt unmöglich; die architektonisch-formale Behandlung der Extremitätenhomologie ist die einzige zur Zeit mögliche und in ihren Ergebnissen befriedigende.

Indem wir daher die Frage nach der Genese hier unentschieden lassen, wollen wir diejenigen Organisationsverhältnisse hervorheben, die sich aus der Gültigkeit einer rein architektonischen Fassung der Archipterygiumtheorie ergeben. Wenn die Skelettanlagen als Viszeralbögen dem Rumpfskelett fremd sind, so ergibt sich, daß sie den Rippen ventral aufliegen, sie seitlich umschließen müssen. Dies trifft tatsächlich zu, wie aus der Anatomie des Schulter- und Beckengürtels hervorgeht. Am Schultergürtel haben wir ein ventrales Bogenstück (Coracoid) von einem dorsalen (Scapula) zu unterscheiden. Die Scapulae enden frei, die Coracoide treten vorn an das Brustbein heran (Schemata Figg. 34, 35).

Nur bei den höheren Säugetieren und beim Menschen haben die Coracoide diese Verbindung nicht; sie enden hier in Gestalt des Proc. coracoides, und ein Hautknochen (Clavicula) setzt das Schulterblatt mit dem Brustbein in Verbindung.

Am Beckengürtel fehlen die Rippen. Der Bogen befestigt sich aber mit einem dorsalen Stück (Ileum) an den Rippenrudimenten distaler Lendenwirbel, die dadurch zu Kreuzbeinwirbeln werden; der ventrale Abschnitt vereinigt sich mit dem der anderen Seite und schließt dadurch das „Becken". Der ventrale Abschnitt wird durch ein Foramen obturatum in zwei Spangen zerlegt, die als Os pubis (das kranial gelegene) und Os ischii (das caudal gelegene) durch die gesamte Tetrapodenreihe hindurch zu verfolgen sind.

Bei Amphibien und Reptilien kommt ein solches Foramen obturatum auch am Coracoid des Schultergürtels vor, an dem dadurch der vordere Teil als Procoracoid (vergleichbar dem Pubis) abgegliedert wird.

Dorsale und ventrale Gürtelabschnitte stehen zur Anfügung der freien Extremität in ganz bestimmtem topographischen Verhältnis; die Gelenkpfanne liegt stets an der Vereinigungsstelle beider Gürtelabschnitte.

Die Weichteile der Extremitäten müssen der Sachlage nach dem Rumpfgebiet angehören; das gilt für Integument, Muskeln, Nerven und Gefäße; sie entstammen alle dem ventralen Teil des Rumpfgebietes, werden daher von den ventralen Teilen einer bestimmten Anzahl von Rumpfsegmenten geliefert. Bei den Flossen sind eine ganze Anzahl von Myotomsprossen als Flossenmuskeln nachweisbar (*Braus*), desgleichen eine bestimmte Anzahl zu diesen Myotomen gehöriger ventraler Rumpfnerven und eine ebenso bestimmte Reihe von Segmentalarterien. Es bleiben aber diese Flossenmyotome nicht in ihrer ursprünglichen Trennung, sondern treten zu neuen Kombinationen, den Strahlenmuskeln, zusammen, so daß auch die dazugehörigen Nerven zu mehreren Flossenradienmuskeln treten müssen. Der Zusammenschluß der Myotome zu Muskeln führt zur Verflechtung ihrer segmentalen Nerven zu Plexus (*Eisler*).

Ähnlich und in mancher Hinsicht zu einfacherem Endergebnis führend, liegen die Dinge bei den Extremitäten der terrestrischen Tiere. Auch hier bringt die Extremität aus einem bestimmten ventralen Segmentbezirk Myotome, Nerven, Gefäße und Dermatome zur Sonderentwicklung. Die Myotome treten zu besonderen, neuen Einheiten, den Extremitätenmuskeln, zusammen; deren segmentale Nerven ver-

einigen sich zu höheren Einheiten, den Extremitätenplexus, von denen wir den der vorderen Extremität als Plexus brachialis, den der hinteren Extremität als Plexus lumbosacralis unterscheiden. Demselben Segmentgebiet entstammt die Haut der Extremitäten, die ihre sensiblen und sympathischen Nerven aus dem gleichen Plexusgebiet bezieht, während als arterielle Gefäße von den verschiedenen, ursprünglich vorhandenen Segmentgefäßen nur ein einziges Segmentgefäß als Arterie je der vorderen und hinteren Extremität zur Ausbildung gelangen.

§ 68. Aus diesen Darlegungen ergibt sich die Möglichkeit, die Anatomie der Extremitäten nach der formalen Seite ganz allgemein darzustellen. Polarität, Symmetrie und metamerer Aufbau müssen sich an ihnen grundsätzlich in gleicher Weise, wie am übrigen Körper, aber doch mit den in der Extremitätenentwicklung begründeten Besonderheiten erkennen lassen. Sehr klar ergibt sich die polare Differenzierung in der Anordnung der Skeletteile, die hier durch funktionelle Gliederung noch besonders augenfällig wird. Daß die Zahl der Skelettelemente nach distal hin zunehmen muß, ist eben in der Voraussetzung des strahligen Uraufbaues gegeben. Die beiden Skelettstücke, durch deren eines (Ulna und Fibula) die Achse der Extremität verläuft, sind Radius und Ulna, Tibia und Fibula. Daran schließen sich die kleinen Elemente der Hand- und Fußwurzeln (Carpus und Tarsus), deren Anzahl in der ersten Anlage bei allen terrestrischen Tieren zehn beträgt.

Sie sind (Fig. 32f) in zwei Bogenreihen angeordnet, deren proximale die Verbindung mit den Knochen des Zeugopodiums vermittelt, während die distale die Strahlen des Mittelhand- und Mittelfußabschnittes trägt. Die proximale Reihe besteht aus drei Knochen, die als Radiale, Intermedium und Ulnare und als Tibiale Intermedium und Fibulare bezeichnet werden; die fünf distalen Knochen sind das Carpale (Tarsale) I, II, III, IV, V. Zwischen beiden Reihen liegen zwei Centralia carpi (tarsi), die die Zehnzahl vervollständigen und der strahligen Grundform gemäß innerhalb des Ganzen angeordnet sind. Von dieser Urform von Carpus und Tarsus, die sich schematisch rein bei primitiven Amphibien darbietet; gehen zahlreiche Umbildungen aus, indem die einzelnen Knochen zu größeren Komplexen verschmelzen und dadurch die Gelenkkörper und Gelenkflächen für die Sondergliederungen verschiedener Bewegungsmechanismen liefern. Die beiden Centralia vereinigen sich dabei meist zu einem Os centrale. Beim Menschen, wo man Hand- und Fußwurzelknochen nach Ähnlichkeiten bezeichnet hat, entspricht das Os naviculare einem Radiale; das Intermedium wird durch das Os lunatum, das Ulnare durch das Triquetrum dargestellt. Das Centrale carpi erhält sich in der Norm nicht, kommt aber als akzessorischer Knochen an der ulnaren Seite des Naviculare vor. Die Carpalia I, II, III erhalten sich als Multangulum maius, minus und Capitatum, während die Carpalia IV und V zum Os hamatum verschmelzen, das somit auch zwei Metakarpalknochen tragen muß. Am Fußskelett vereinigt sich das Tibiale mit dem Intermedium zum Talus, während sich das Fibulare als Calcaneus erhält. Das Naviculare ist das selbständig gebliebene Centrale Tarsi, während die Tarsalia I, II, II die drei Cuneiformia, die Tarsalia IV und V das Cuboid darstellen.

Eine weitere Strahlenreihe liefert die Metakarpal- und Metatarsalknochen, an welche sich die Phalangen, wieder in einzelnen Strahlengliedern angeordnet anschließen. Der dem Achsenstrahl am meisten abgewendete Seitenstrahl ist dabei (Fig. 32f) durch den Mangel der letzten Phalanx ausgezeichnet (Pollex, Hallux).

Hinsichtlich der Symmetrie (vgl. auch §48ff.) ist jede Extremität das Spiegelbild der anderen. Man könnte dabei wohl fragen, warum gerade die Fünfzahl die Extremitätengliederung beherrsche? Rein mechanisch kausale Erwägungen führen hier zu keinem reinen Ergebnis, da uns eben nur diese Fünfzahl bekannt ist und Vermutungen über die größere oder geringere Leistungsfähigkeit einer sieben- oder dreifingrigen Extremität daher wertlos sind. Tatsächlich sehen wir Verminderungen der Finger- und Mittelhandknochen bei allen terrestrischen Tieren weit verbreitet (Verlustmutationen? § 32), wobei sowohl grade (Rinder, Schweine, Flußpferde) als ungrade (Tapir, Pferd) Zahlen vorkommen. Auch die Vermutung vom besonderen Nutzen eines unpaarigen Achsenfingers ist demnach wertlos, denn die Paarhufer haben ihn in der Tat nicht. Es scheint der ungemeinen Plastizität des Organischen gemäß zu sein, daß die uns gegebene Form der pentadaktylen Extremität je nach der Funktion Umgestaltungen zuläßt. Auch die Vermutung ist ausgesprochen worden, daß die zweifingrige Extremität (Zange) überhaupt die Urform gewesen sei (*Rabl*).

Wir halten diese Annahme deswegen für unwahrscheinlich, weil wir wohl Verluste des Vorhandenen aber nicht Neubildungen von Nichtgegebenem als allgemeine organische Erscheinung finden. Man muß hier bedenken, daß „Neubildung eines Fingers" als erbliches Merkmal nicht nur ein Auswachsen eines Stummels oder Spaltung einer Anlage darstellt, sondern die Produktion eines zusammengesetzten Muskel-Sehnen-Nervengefüges, das bis in die zentralen Kernstätten von Rückenmark und Gehirn und die zentralen Faserbahnen eingreift.

Aus diesen Gründen halten wir die pentadaktyle Extremität für eine in ihrem Wesen „ursachlose" (§ 25) architektonische (promorphologische) Grundform des terrestrischen Organismus. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Hand- und Fußwurzel, die die Extremität unterstützt und vom Boden abhebt, Gewölbebau zeigt, könnte man bei Betrachtung des Grundrisses des an zwei Vorderarmknochen befestigten Knochenkomplexes sehr wohl zum Eindruck der Notwendigkeit gerade einer dreigliedrigen Anordnung der proximalen, einer fünfgliedrigen der distalen Reihe der Hand- und Fußwurzelknochen und damit zur Fünffingrigkeit gelangen, doch führen Spekulationen hierüber aus den Grenzen der Wissenschaft heraus. Sichere Beweise für eine ehemals reichere Zahl von Fingern, die jetzt zurückgebildet sei (Präpolex und Prähallux, Postminimus), liegen nicht vor; Vermehrung der Fingerzahl ist stets als Mißbildung (meist erblicher Art, Spaltung der Anlage eines Fingers) aufzufassen.

Ein anderes Richtungsverhältnis, das nämlich der dorso-volaren Anordnung, spielt aber bei den Extremitäten eine viel beträchtlichere Rolle als das des Verhältnisses zwischen rechts und links.

Da die gesamte Extremität innerhalb der ventralen Rumpfregion liegt, so dürfen die Bezeichnungen dorsal und ventral für die Extremitäten zweckmäßigerweise nicht gebraucht werden. Sie werden besser durch die der Extensoren- und Flexorenseite ersetzt (nicht mit Extensoren und Flexoren schlechthin zu verwechseln, da auf der Extensorenseite nicht nur funktionelle „Extensoren" liegen, z. B. M. supinator, Mm. peronei; auf der Flexorenseite nicht nur Flexoren, z. B. Pronatores, Tibialis posterior u. a.). Beide Seiten sind funktionell verschieden in Anspruch genommen; die Muskulatur der Streckseite strebt, die Winkel im Knie- und Ellbogengelenk zu vergrößern (beim Menschen bis zum gestreckten Winkel); Hand und Fuß werden durch sie gegen den Vorderarm und Unterschenkel winkelig abgebogen; die Beugemuskulatur verhält sich antagonistisch dazu, so daß beide Muskelgruppen bei jeder Bewegung beteiligt sind. An den Gürteln, wo durch Kugelgelenke freiere Beweglichkeit herrscht, ordnen sich die Muskelgruppen so, daß Oberarm und Oberschenkel in drei Grundbewegungen um die drei senkrecht aufeinanderstehenden, mit den Hauptachsen des Körpers zusammenfallenden Achsen bewegt werden können. Durch Kombination der einzelnen Muskelwirkungen geschieht die Bewegung um unendlich viele Achsen; Oberarm und Oberschenkel werden auf Kegelmänteln herumgeführt. Wenn auch die funktionelle Einteilung in Muskeln der Beuge- und Streckseite an der freien Extremität ganz zuverlässig ist, so läßt sie an den Gürtelmuskeln im Stich. Ein übergeordnetes Einteilungsprinzip ergibt sich indes ganz klar aus der Innervation; dies Einteilungsprinzip fällt zusammen mit der Einteilung der Muskeln in solche der Extensoren- und Flexorenseite. Diese Gruppierung ist daher nicht funktionell, sondern topographisch-architektonisch zu verstehen.

Die Plexus nämlich lassen eine Sonderung in dorsale (Streck-) und ventrale (Beugefläche) Fasciculi unterscheiden. An der oberen Extremität werden von den ventralen Fasciculi nur die Mm. pectorales und subclavius, sowie alle vom N. medianus, N. musculocutaneus und N. ulnaris versorgten Muskeln innerviert. Alle übrigen Gürtelmuskeln (mit Ausnahme des M. trapezius und sternocleidomasteideus (N. accessorius, s. o.), sowie die vom N. radialis versorgten („Streck"-)Muskeln vom hinteren Fasciculus. An der unteren Extremität werden lediglich der M. psoas und die gesamte Tibialismuskulatur von vorderen, alle anderen von hinteren Plexusanteilen versorgt.

Topographisch ist im primitiven Zustande (Fig. 34) die Streckseite der Extremitäten (§ 70) dem Körper ab-, die Beugeseite dem Körper zugewendet; an Hand und Fuß berührt bei der Lokomotion die Beugefläche den Boden. Die Streckseiten der Extremitäten sind demnach als die weniger geschützten mit derberer Lederhaut versehen, es verlaufen auch die großen Schlagadern an beiden Extremitäten ursprünglich auf der geschützten Beugefläche (§ 69). An der Beugeseite, vor allem an Fußsohle und Hohlhand, bildet sich dagegen stärkere Verhornung der Epidermis, Tastballen und Haarlosigkeit aus, während die Endphalangen der Finger auf der Dorsalseite ihre Epidermis zu Krallen, Hufen und Nägeln differenzieren.

§ 69. Tieferen Einblick in die Organisation der Extremitäten gewährt die Analyse ihres segmentalen Aufbaues.

Wir sehen in den Extremitäten ventrale Anteile einer bestimmten Anzahl von Rumpfsegmenten in stark umgebildetem Zustande vor uns. Für die obere Extremität ist es das 5.—8. Zervikal- und 1. Thorakalsegment, für die untere Extremität das 1. Lumbal- bis 3. Sakral-(21.—28. Gesamt-)segment. Das embryonale Material, das diese Segmente an Anlagen für Skelettmuskulatur, -haut, -nerven darbieten, bleibt aber nicht segmental gesondert, wird vielmehr zu höheren Einheiten zusammengeschweißt, aus denen die Knochen, Muskeln, Nerven, die Haut und die Gefäße der Extremitäten, wie wir sie präparieren können, hervorgehen. Die segmentale Zusammensetzung läßt sich indes durch die Verfolgung der Ontogenese, durch die Vergleichung der ausgebildeten Zustände bei verschiedenen Formen, und durch die Analyse eines einzelnen ausgebildeten Zustandes (z. B. desjenigen des Menschen) nachweisen. Für diese Analyse ist die Nervenversorgung vor allem bedeutsam.

Sehen wir von den im einzelnen schwierig deutbaren Verhältnissen des Skelettes ab (Bolk bei v. *Rynbek*), so ist zunächst der Muskeln zu gedenken. Diese sind (§ 67) nicht mehr niedere Einheiten (Myotome), sondern höhere Einheiten („Muskeln"), die aus der Verschmelzung weniger oder zahlreicher Myotome hervorgegangen sind. Da zu frühembryonaler Zeit, schon bei der Anlage der Urwirbel, der segmentale Nerv an diese herantritt und da bei dem Auswachsen der Extremitätenknospen die einmal hergestellte Verbindung nicht mehr gelöst wird, so hat die Verschmelzung der Myotome zu „Muskeln" auch die Verschlingung der segmentalen Nerven zu „Plexus" zur Folge (§ 67). Da weiterhin die Extremitätenknospen nur dem ventralen Teile der Segmente entstammen, so treten nur die Rami anteriores der Spinalnerven zu Plexus zusammen.

Das Schema (Fig. 33) zeigt, wie an der oberen Extremität die mittleren Segmente gleichsam herausgeschoben werden, kranial aber auch noch das 4., kaudal das 10. Segment an ihre Grenze herantritt; und wie an der unteren Extremität die kaudalen Segmente des Plexus sacralis hinten und unten, die oberen Segmente oben und vorne gelagert sind.

Die Nerven der oberen Extremität zeigen im Plexus brachialis ein dieser Entstehung gemäßes, durchaus typisches Verhalten. Von zwei vorderen ventralen Strängen liegt der eine (bei horizontal abduziertem Arm, Handfläche nach vorn) kranial (auf der Daumenseite), der andere kaudal (auf der Kleinfingerseite). Jener sammelt die kranialen Wurzeln 5, 6, 7; dieser die kaudalen 8 und 9. Der dorsale Strang sammelt sofort sämtliche Wurzeln 5 bis 9. Von den vorderen Strängen entsteht durch Zusammenlagerung der N. medianus, der also alle Segmente führt, während von dem kranialen Strang (5, 6, 7) der N. musculocutaneus, vom kaudalen (8, 9) der N. ulnaris übrigbleibt. Jener liegt (nebst seinem Hautast) an der radialen, dieser an der ulnaren Kante des Armes. Die ventralen Stränge innervieren die Muskeln der Beugefläche (siehe oben § 68), der hintere dorsale Strang die Muskeln der Streckfläche.

Kein Neurit aus den Ganglienzellen der Radialiskerne geht zu den Muskeln der Beugefläche; wenn dies gelegentlich scheinbar (nicht so selten, z. B. für den M. brachialis) der Fall ist, so zeigt genauere Untersuchung, daß hier Nerven innerhalb des Plexus in eine andere Bahn abgeirrt sind.

Im Gebiet des Plexus lumbosacralis liegen die Dinge insofern etwas anders, als mehr Segmente (8) hinausgeschoben werden. Die vier oberen (21—24)

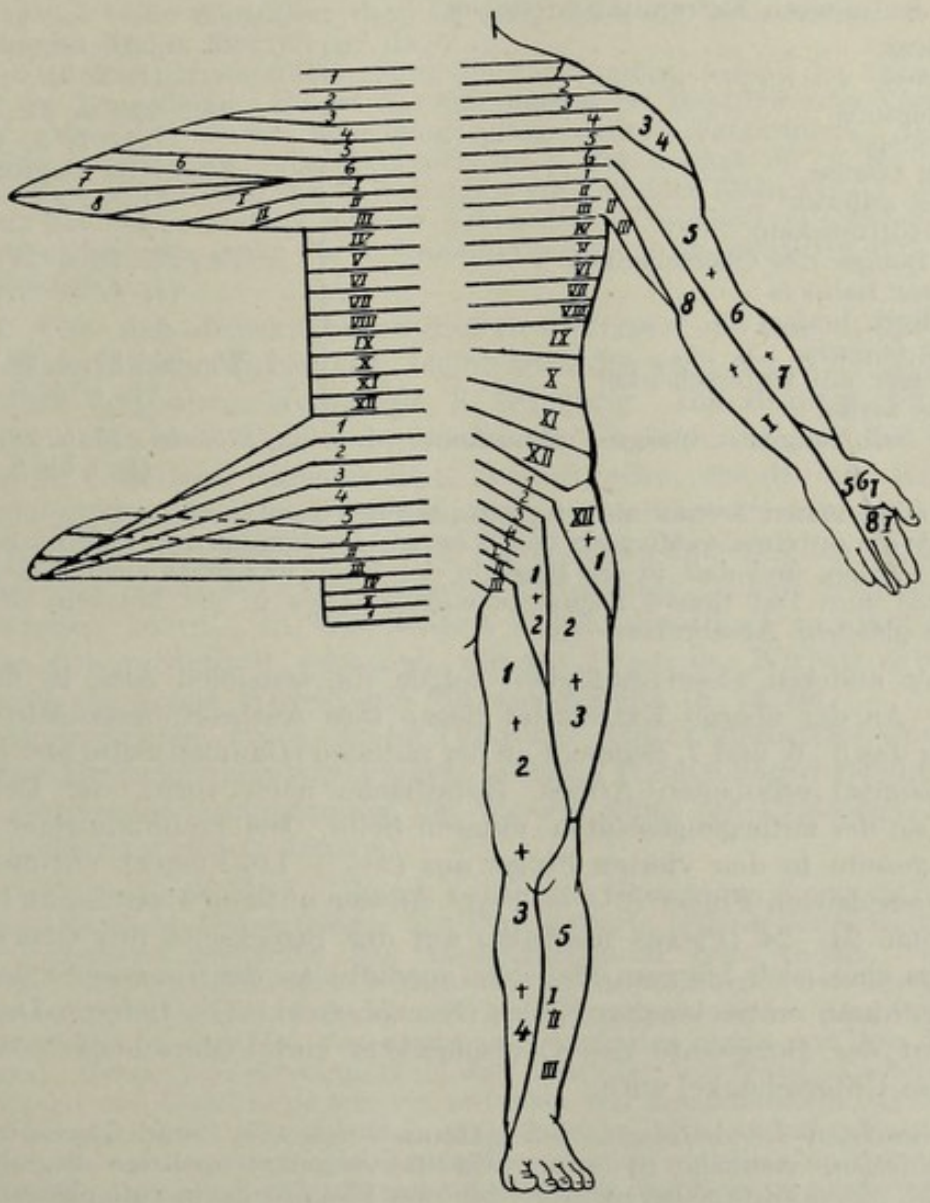


Fig. 33. Schemata zum Verständnis der segmentalen Gliederungen der Extremitäten. (Aus Schultze-Lubosch, Topographische Anatomie.)

Segmente finden Verwendung lediglich auf der Streckseite des Oberschenkels und in einem Streifen an der medialen Seite des Unterschenkels (Gebiet des N. saphenus). Die vier folgenden Segmente (25—28) gehen in die Beugeseite des Oberschenkels und in Unterschenkel und Fuß ein. (Über Gesetzmäßigkeiten innerhalb dieser Anordnung vgl. weiter unten.)

Die Segmentalgliederung der Muskeln ist folgende:

Schultermuskeln M Biceps M. Brachialis M. Brachioradialis M. Supinator	aus 5. u. 6. Segment.
M. Coracobrachialis	„ 5., 6. u. 7. Segment.

Mm. extensores des Unterarms (radiale Gruppe) . } Oberflächlicher Beuger des Unterarms . . . . . }	aus 6. u. 7. Segment.
M. triceps und die übrigen Extensoren des Unterarms, auch M. opponens poll.	„ 6., 7. u. 8. Segment.
Übrige Daumenmuskeln.	„ 7. u. 8. Segment.
M. flexor sublimis. u. profundus	„ 7., 8. u. 9. Segment.
M. pronator quadratus u. übrige Handmuskeln . .	„ 8. u. 9. Segment.

An der unteren Extremität entstehen:

M. ileopsoas . . . . . } M. sartorius . . . . . }	„ 22. u. 23. Segment (L. 2, 3).
Mm. adductores . . . . . } M. quadriceps . . . . . }	22., 23., u. 24., Segment (L. 2, 3, 4).
M. tensor fasciae . . . . . } M. tibialis anterior . . . . . }	„ 24. u. 25. Segment (L. 4, 5).
Hintere Hüftmuskeln . . . . . } Mediale Beuger des Oberschenkels . . . . . } M. extensor hallucis . . . . . } M. ext. digit. longus . . . . . }	„ 24., 25., 26. u. 27. Segment (L. 4, 5, S. 1, 2).
M. biceps femoris . . . . . } Tiefe Beuger am Unterschenkel . . . . . } M. triceps surae. . . . . }	„ 25., 26., 27. u. 28. Segment (L. 5 bis S. 3).
M. flexor hall. longus u. übrige Fußmuskeln . . .	„ 25., 26., 27. u. 28. Segment (L. 5 bis S. 3).

Im allgemeinen treten also topographische Gesetzmäßigkeiten nur insofern zutage, als die proximalen Muskeln von höheren, die distalen von tieferen Segmenten versorgt werden, und daß in die Muskeln der Extensorenseite eines Extremitätenabschnittes zum Teil tiefere Segmente eingehen, als in die Muskeln der Beugeseite des gleichen Abschnittes.

Einer anderen Gesetzmäßigkeit folgen die sensiblen Äste in ihrer Verteilung. An der oberen Extremität liegen ihre Ausbreitungsgebiete (Dermatome) für das 5., 6. und 7. Segment an der radialen (Daumen)Seite (der kranialen des horizontal erhobenen Armes, Handfläche nach vorn), die Dermatome 8 und 9 an der entgegengesetzten, ulnaren Seite. Die Trennungslinie läuft auf der Beugeseite in den vierten Finger aus ($3\frac{1}{2} + 1\frac{1}{2}$ Finger), auf der Streckseite in den dritten Finger ($2\frac{1}{2} + 2\frac{1}{2}$). An der unteren Extremität liegen die Dermatome 21—24 (Plexus lumbalis) auf der Streckseite des Oberschenkels und längs eines sich bis zum Malleolus medialis an der Innenseite des Unterschenkels hinab erstreckenden Keiles (N. saphenus). Die tieferen Dermatome liegen auf der Beugeseite des Oberschenkels und Unterschenkels, und umfassen den Unterschenkel vorn.

Zu beachten ist demnach, daß „Hautnervengebiet" und Dermatom nicht zusammenfallen, vielmehr in jedem Hautnervengebiet mehrere Segmente vertreten sind. Zerstörung selbst mehrerer hinterer Plexuswurzeln ruft also nur Herabsetzung der Sensibilität, nicht aber völlige Unempfindlichkeit eines Hautgebietes hervor.

Auch die arteriellen Blutgefäße der Extremitäten sind, wie die embryonale Entwicklung lehrt, anfänglich zu mehreren vorhanden; zum Teil sollen sich nach einigen Angaben die Segmentgefäße sogar in bestimmten Gefäßgebieten der oberen Extremität erhalten. Indes reißt eine dieser Arterien bald den Blutstrom an sich, und zwar für die obere Extremität die 7. Segmentarterie (A. subclavia), an der unteren Extremität die 23. oder 24. (4. oder 5. lumbale Segmentarterie = A. ischiadica). In beiden Extremitäten bilden sich grobmaschige Gefäßnetze aus, die die Hauptnervenstämme umgeben. Aus diesen werden die bleibenden Arterien herausgeschmolzen. Der Endzustand ist für jede Ordnung der Säugetiere typisch.

An der oberen Extremität ist zu beachten, daß der Genese nach die A. subclavia links und rechts formal nicht gleichwertig ist. Nur links ist sie unmittel-

barer Segmentast der Aorta (Fig. 31 Nebenfigur u. Hauptbild), während sie rechts zunächst vom 4. Aortenbogen selbst und einem Stück der dorsalen Aorta, dann erst von einem Segmentgefäß gebildet wird. Das Gefäß gewinnt dann beiderseits eine typische Beziehung zum Plexus brachialis, indem es ihn durchbohrt. Demgemäß liegt die Gabel des N. medianus und der N. medianus selbst vor der Arterie. Besonders wichtig ist es, daß aus dem ursprünglichen Gefäßnetz um den N. medianus eine den Plexus nicht durchbohrende Arterie entstehen kann, die dann vor dem N. medianus verläuft und als A. brachialis anterior bezeichnet wird. Sie stellt das Hauptgefäß vieler Säugetiere dar, ist also, wenn sie beim Menschen erhalten wird, als atavistischer Befund zu deuten.

An der unteren Extremität verläuft die A. ischiadica, wie an der oberen Extremität auf der Beugefläche. Sie ist das Hauptgefäß bei Reptilien und Vögeln, wird auch beim Menschen durch Vererbung ontogenetisch rekapituliert. In starken Anastomosen vorgebildet, entwickelt sich im 2. Fötalmonat die A. femoralis auf der Streckseite, worauf sich die A. ischiadica zurückbildet (*Nauck*); sie bleibt aber sehr oft als Ast der A. glutaea inferior neben dem N. ischiadicus erhalten. Durch den Hiatus adductorius lenkt die A. femoralis wieder in die primitive Bahn auf der Beugefläche ein.

§ 70. Von den obenerwähnten drei Grundfragen, die sich an die Morphologie der Extremitäten anknüpfen, bleibt noch die nach der Homologie beider Extremitäten (allgemeine Homologie, S. 78) übrig. Die Beantwortung dieser Frage wird durch zwei Umstände erschwert. Erstens verleitet die Übereinstimmung im Grundbau leicht zu dem Versuch, alles, was die eine Extremität zeigt, auch bei der anderen zu suchen. Sodann verführt die verschiedene Stellung der Extremitäten leicht dazu, sich vorzustellen, daß lediglich durch fiktive Drehungen der einen oder der anderen Extremität völlige Homologie hergestellt werden könne. In Wirklichkeit liegen die Dinge so, daß zwar der Grundplan sich wiederholt, genau so, wie der Typus des Wirbels nebst seiner Rippe durch die ganze Wirbelsäule hin wiederkehrt (S. 78/79).

Ebensowenig aber, wie, außer im Typischen, ein Lendenwirbel einem Halswirbel oder der Zungenbeinbogen einem hinteren Kiemenbogen gleicht, werden auch die Extremitäten, ungeachtet der Wiederholung des Typischen, einander in allen Punkten gleichen können.

So sehen wir an den Extremitäten neben der Übereinstimmung im Typischen doch äußerst deutliche Unterschiede. Die Patella ist ein Gebilde für sich; die Gliederung der Fußwurzel verwendet das Ausgangsmaterial ganz anders, als die der Handwurzel. Der Oberschenkel besitzt in der Adduktoren-, der Unterschenkel in der Peroneusgruppe spezifische dorsale Muskelgruppen, die an dem Arm fehlen, während der Arm in den Mm. pronatores und supinator etwas nur ihm Eigentümliches besitzt. Beuge- und Streckmuskeln sind zwar oben wie unten da, aber zwischen Triceps brachii und Quadriceps femoris, zwischen den Beugemuskeln des Oberarmes und den Beugemuskeln des Oberschenkels besteht kein anderes Homologieverhältnis als das der ursprünglichen Myotomhomologie; wie die Elemente an Hand- und Fußwurzeln, ist auch das Myotommaterial an Arm und Bein zu ganz verschiedener Verwendung gelangt. Am Unterschenkel fehlt ein M. flexor sublimis; der M. triceps surae hat am Unterarm nichts Gleichwertiges. Der großen Zehe fehlt ein M. opponens (ersetzt durch die Wirkung des M. peroneus longus), auch in den Nerven bestehen auffällige Abweichungen. Beuge- und Strecknerv sind an der unteren Extremität zu einem einzigen auf der Beugeseite verlaufenden Stamm, dem N. ischiadicus, vereinigt, was das gleiche ist, als wenn am Arm der Medianus, Ulnaris und Radialis zu einem einzigen dicken Stamm verbunden wären. (N. maximus, der tatsächlich in der oberen Extremität bei Reptilien vorkommt.) Die beiden Hauptnerven des Beines lassen sich daher den drei Hauptnerven des Armes nicht unmittelbar vergleichen. Diese primären Verschiedenheiten beider Extremitäten sind als etwas architektonisch Gegebenes anzusehen, das durch die Funktion beider Extremitäten oder im Zusammenhang mit ihr nur zu weiterer Ausbildung gelangt.

Eine Vergleichung zwischen oberer und unterer Extremität ist aber gleichwohl erforderlich, weil, wie gesagt, nur so das trotz aller serialen Unterschiede vorhandene Typisch-Gemeinsame erkannt werden kann. Eine solche Vergleichung ist möglich, sobald man als Prinzip der Vergleichung die Lage

der Extremität zur Längsachse des Körpers und ihre Segmentbeziehungen ins Auge faßt. Wo liegen an Arm und Bein die kranialen Segmente? Am Arm ist die kraniale Kante die, die den Daumen trägt (Arm seitwärts erhoben, Handfläche nach vorn). Am Bein geht sie durch die große Zehenseite (Lage des N. saphenus, der ja dem Plexus lumbalis entstammt).

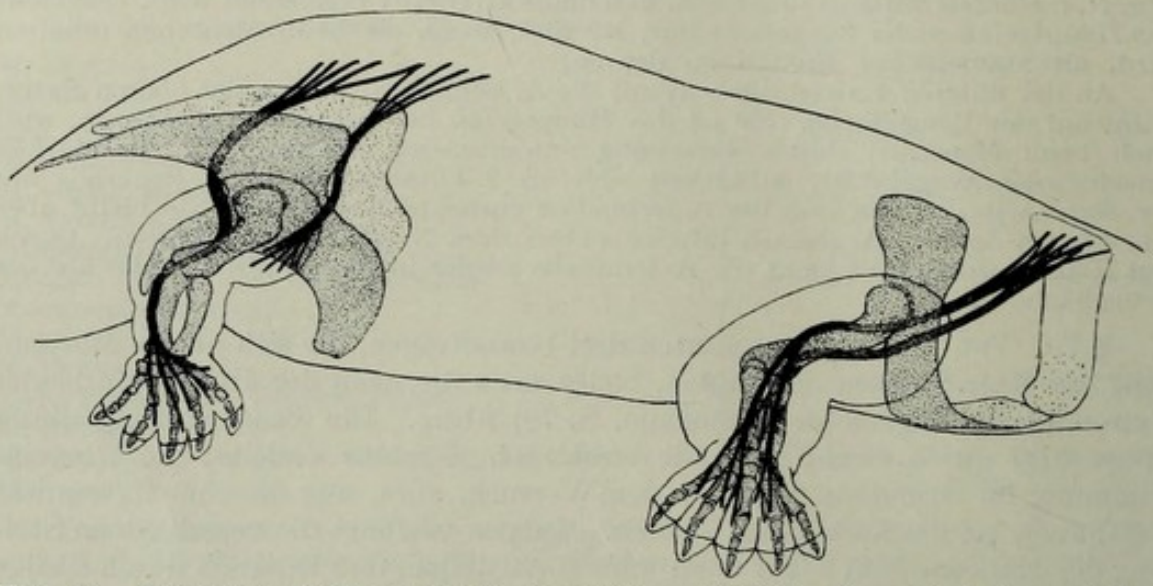


Fig. 34. Primitive Stellung der Extremitäten, Skelett schematisch eingezeichnet in den Körperumriß eines Krokodils. Die Plexus brachialis und lumbosacralis schematisch angedeutet. Nerv der Beugefläche der vorderen Extremität heller.

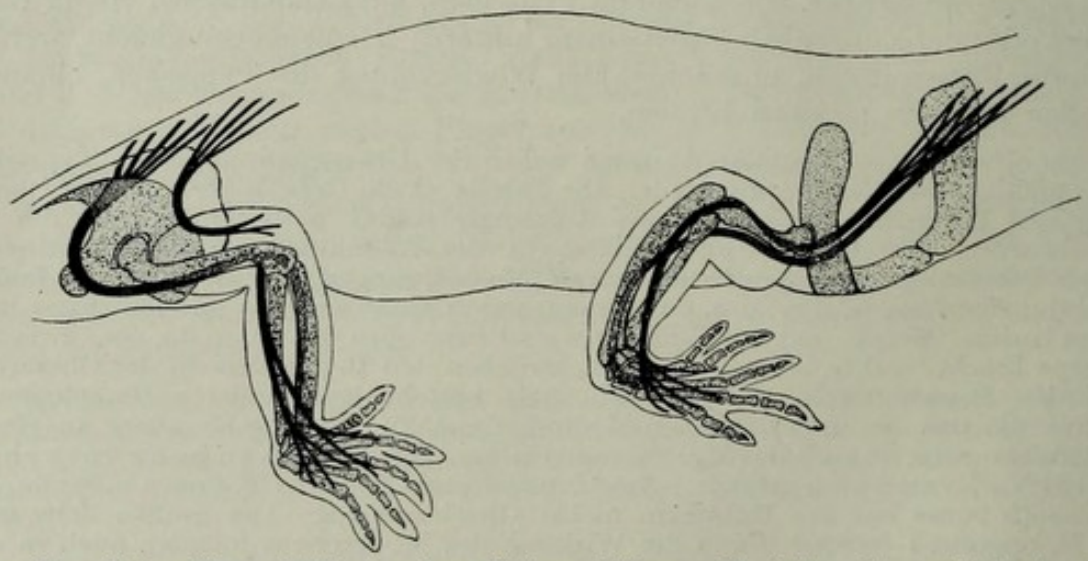


Fig. 35. Sekundäre Stellung der Extremitäten. Skelett schematisch in den Umriß einer Eidechse eingetragen. Nerven der Beugeflächen heller.

Schon hieraus ergibt sich, daß Tibia und Radius, Fibula und Ulna einander entsprechen (vgl. für das Folgende Fig. 34 u. 35). Ferner ist wichtig der Verlauf der Nervenstämme. An der oberen Extremität wie an der unteren tritt je ein Nervenstammsystem vor dem Extremitätengürtel zur Extremität (prozonale Lagerung, *Bolk*); an der oberen Extremität ist es der größte Teil des gesamten Plexus brachialis, an der unteren Extremität nur der N. femoralis; an der unteren Extremität verläuft dann der N. obturatorius durch den Beckengürtel hindurch (diazonal *Bolk*), während der N. ischiadicus hinter dem Beckengürtel (metazonal ders.) zur Extremität tritt. An der oberen Extre-

mität haben nur wenige Nerven (N. suprascapularis) eine diazonale Lage. Oben wie unten bleiben die für die Beugeseite bestimmten Nerven dort liegen, während die für die Streckseite bestimmten Anteile um die kaudale Kante der Extremität herumbiegen. Oben tut dies der N. radialis, der von medial nach lateral hinten um den Humerus herum verläuft (Sulcus nervi radialis) und in der Ellenbeuge den Radius erreicht. Unten ist es der N. peroneus, der um das Köpfchen der Fibula zur Extensorenseite tritt.

Der Vergleich kann nicht vollständig sein, weil die Extensorenseite des Oberschenkels in segmentaler Hinsicht der des Oberarmes nicht gleichwertig ist. Durch den prozonalen N. femoralis und den diazonalen N. obturatorius empfängt diese Streckseite, wie schon betont, Nerven höherer Segmente (Lumbalplexus). Der Vergleich würde nur dann vollständig sein, wenn entweder der N. peroneus im oberen Drittel des Oberschenkels vorn über die Streckseite zur Saphenusgegend verliefe (was nicht vorkommt), oder wenn der N. radialis mit den N. medianus und ulnaris zusammen in einem dicken, dem N. ischiadicus gleichwertigen Stamm bis zur Ellenbeuge liefe und dann um die ulnare Kante zur Streckseite liefe. (Verwirklicht bei Reptilien.) Auch dieser Vergleich lehrt, daß Ulna und Fibula einander entsprechen.

Erschwert wird die Einsicht in das beiden Extremitäten Gemeinsame vor allem durch die verschiedene Stellung der Extremitäten zur queren Körperachse.

Geht man auf primitive Stellungen zurück, so mildern sich die Gegensätze (urodele Amphibien, Sphenodon, Krokodile), obwohl eine Urform, bei welcher beide Extremitäten zur queren Körperachse völlig gleiche Lage haben, nirgends verwirklicht ist. Bei einer solchen hypothetischen Urform (Fig. 34), stehen die Stelepodien senkrecht vom Rumpfe ab. Im Ellbogen- und Kniegelenk sind sie gegen das Zeugopodium rechtwinkelig gebeugt. Die Streckseite schaut nach oben und außen, die Beugeseite nach unten und innen. Das Basipodium ist gegen das Zeugopodium rechtwinklig gebeugt und ruht mit der Beugeseite auf dem Boden. Radius und Daumen, Tibia und große Zehe liegen kopfwärts, Ulna und Fibula kleiner Finger und kleine Zehe liegen schwanzwärts. Die für die Extensorenseite bestimmten Nerven kreuzen von der Beugeseite um die kaudale Kante nach kranial auf die Streckseite herüber.

In dieser Stellung sind die Extremitäten nur Hilfsorgane der Fortbewegung, die in der Hauptsache durch die Rumpfmuskulatur und den Schwanz geleitet wird (*Maurer*, *Nauck*). (Kriechen, Stemmkriechen.) Für die Extremitäten als Träger eines über den Erdboden erhobenen Körpers kommt erst die veränderte Lage in Betracht, bei der die Stelepodien nicht mehr in der queren, sondern in der Längsachse des Körpers stehen (Fig. 35), dem Rumpfe seitlich anliegen. Dabei tritt das Knie nach vorn, der Ellbogen nach hinten. Die Entwicklung dieser Stellung aus der primitiven ist leicht für die hintere Extremität, da, wenn der Kniewinkel nach vorn tritt, die Fußsohle mit nach vorwärts gerichteten Zehen auf dem Boden bleiben kann. Bei der vorderen Extremität ist das aber nur möglich, wenn gleichzeitig der Radius zwar mit seinen Köpfchen außen liegenbleibt (Fig. 35), aber mit seinem Schaft die Ulna kreuzt, und mit seinem distalen Ende innen von ihr auf den Boden kommt (Pronation). In dieser Stellung befindet sich dann ebenfalls die Hohlhand mit vorwärts gerichteten Fingern auf dem Boden.

Beim Menschen ist diese Pronation zugleich noch dadurch gesteigert, daß auch der Humerus um seine Längsachse im Sinne der Pronation des Unterarms gedreht ist („Torsion" des Humerus). Diese Torsion fällt mit der aus dem obenerwähnten Grunde entstandenen Verlaufsrichtung des N. radialis zusammen und bringt sie noch deutlicher zum Ausdruck. Der Verlauf des N. radialis bliebe aber auch ohne diese Torsion bestehen; sie verlängert nur den Weg der Nerven (*Braus*). Für die Haltung der oberen Extremität führt die Torsion des Humerus dazu, daß beim Menschen die Ruhelage ohne Beteiligung der Pronation im Ellbogengelenk bereits eine leicht pronierte ist, bei der der Daumen nach vorn, die Hohlhand nach medial zeigt.

e) Morphologie der Höhlen des menschlichen Körpers.

§ 71. Die Kontinuität der Organe des Körpers ist mannigfach durch Spalt- und Höhlenbildungen unterbrochen (Gelenkspalten, Spalten innerhalb des Bindegewebes in der Umgebung von großen Gefäßstämmen, und um Organe herum, wie z. B. im Mediastinum, im subperitonealen Spalt des kleinen Beckens, im Leistenkanal oder am Halse in der Umgebung der Halseingeweide, auch vordere und hintere Augenkammer). Anderer Art sind die Höhlen, die als Mund- und Nasenhöhle, Paukenhöhle, Gehirnventrikel, Zentralkanal des Rückenmarks, Höhlungen des Darmrohres vorhanden sind, vor allem die Leibeshöhle mit ihrer Gliederung.

Man hat versucht, all diese Höhlenbildungen ihrem Wesen nach in Spatia und Cava (*O. Schultze*) zu sondern, indem man als Spatia die nicht von Epithel ausgekleideten Spalträume, als Cava alle anderen bezeichnen wollte. Auch hat man zwischen echten und falschen Oberflächen unterschieden, was sich mit jenem ersten Unterschiede ungefähr decken würde. Echte Oberflächen sollen auf die Oberfläche des sich entwickelnden Keimes zurückgeführt werden können, falsche dagegen auf sekundärer Spaltbildung beruhen. Solche Abgrenzungen bereiten große Schwierigkeiten; die vordere Augenkammer, ein typischer Spaltraum, ist von echtem Epithel ausgekleidet; die Leibeshöhle entsteht beim Amphioxus deutlich in Zusammenhang mit der Urdarmhöhle, bei Höheren dagegen durch Spaltbildung. Eine schematisch klare Abgrenzung von Formverhältnissen ist im Lebendigen eben nicht möglich.

Hier sollen nur die uns als Teile der Leibeshöhle entgegentretenden Höhlungen, die Cava serosa, einer Würdigung vom morphologischen Standpunkte aus unterzogen werden. Im primitiven Zustande ist die Leibeshöhle ein einheitlicher Hohlraum, der allseitig den Darm umgibt. Er endet hinter der Kiemenregion. In ihm ist dicht am kaudalen Ende des Kiemengebietes der Herzbeutel eingelagert, der eine ursprünglich mit der übrigen Leibeshöhle in Verbindung stehende kopfwärts geschlossene Nische der Leibeshöhle darstellt und das Herz enthält; er steht vorübergehend mit dem Kopfcoelom in Verbindung (Fig. 21). Wenn ein „Hals" gebildet ist, liegt das Herz kranial vorn im Thoraxabschnitt, während seitlich und hinten davon zwei Rezesse der Leibeshöhle die Lungen aufnehmen (Amphibien, Reptilien, Vögel). Bei den Säugetieren werden durch die Bildung des Zwerchfells diese Rezesse als Pleurahöhlen von dem unpaarigen Rest, der Peritonealhöhle, abgesondert, so daß dann vier seröse Höhlen vorhanden sind; dazu kommen die beiden Skrotalhöhlen, die ebenfalls anfänglich mit der Peritonealhöhle in offener Verbindung stehen. Die Lage dieser Höhlen zueinander ergibt sich aus der Figur 36.

Die serösen Höhlen sind nicht weit offene Räume, sondern durchweg kapillare Spalten. Die Wandungen der Inhaltsgebilde und die Wandungen der Höhle gleiten mit spiegelnden, durch Serum angefeuchteten Oberflächen aufeinander. Dieser spiegelnde Glanz rührt von dem, die Oberfläche bedeckenden serösen Epithel her; das Serum transsudiert aus den Blutgefäßen der serösen Haut, die auch Lymphspalten zur Aufnahme des Serums besitzt. Die Leibeshöhle als Organ hat, abgesehen von der Aufgabe, die Eingeweide zu umschließen, vor allem zwei wichtige Funktionen: Sie ist Exkretionsorgan und sie ist die Anlagestätte der Gonaden, deren reif gewordene Produkte sie nach außen führt. Unter primitiven Verhältnissen, wie bei Wirbellosen, aber auch beim Amphioxus, den Cyklostomen und einigen Knochenfischen, bilden sich keine besonderen Ableitungswege der Geschlechtsprodukte aus; bei den weiblichen Geschlechtsorganen fallen die Eier bei allen Organismen, auch beim Menschen, in die Leibeshöhle hinein und werden dann erst in den *Müller*schen Gang aufgenommen.

Die Exkretionsorgane sind in ihrem Urzustande Kanälchen, die aus je einem Segment der Leibeshöhle auf die Körperoberfläche führen (Nephridien, vgl. Fig. 11). Der Urzustand eines, diese Nephridien verbindenden Sammelkanales

(primärer Harnleiter oder Vornieren — Urnierengang) ist uns nicht bekannt. Eine vorzügliche Hypothese (*Boveri*) nimmt an, daß ein solcher Gang ursprünglich als Rinne auf der Oberfläche des Körpers gelegen (Fig. 12a) und die Einzelnephridien aufgenommen habe, dann aber in die Tiefe aufgenommen worden sei. Durch diese Hypothese würde man auch die Beobachtung erklären können, daß ontogenetisch der Vornieren- und Urnierengang aus dem Ektoderm entsteht (*Gegen-*

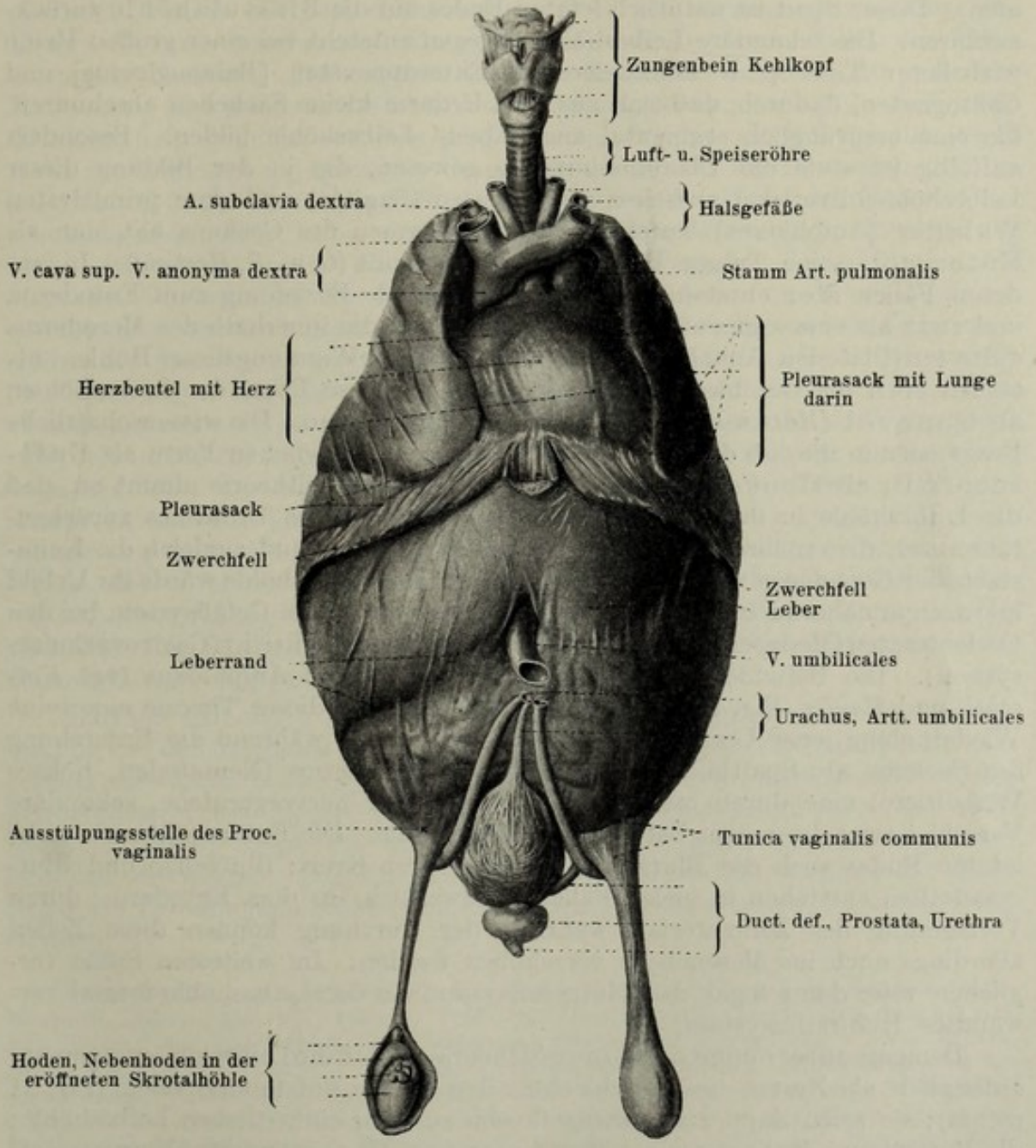


Fig. 36. Die Gliederung des Coeloms, an einem Neugeborenen auspräpariert, durch Entfernung aller deckenden Teile der Körperwand. Originalpräparat abgebildet in Schultze-Lubosch Top. Anat., J. F. Lehmann 1922, Fig. 197. Das Klischee hier auf $^5/_{12}$ verkleinert.

baur). Die Nephridialkanälchen selbst öffnen sich durch Nephrostomata (Fig. 10, 11, 12) in die Leibeshöhle; das sich aus ihnen entwickelnde Organ, die Vorniere und Urniere, nebst dem Ausführungsgang, liegt demzufolge retroperitoneal.

Die Entstehung der Leibeshöhle bei den Tieren ist in tiefes Dunkel gehüllt, zu dessen Erhellung die Erfahrungen an Wirbeltieren allein nicht ausreichen.

Schon bei Wirbellosen kommt eine Leibeshöhle in weiter Verbreitung vor; aber es sind zwei verschiedene Formen der Leibeshöhle, die hier zur Beobachtung gelangen. Sie werden als primäre und sekundäre Leibeshöhle unterschieden. Die primäre Leibeshöhle ist eine solche, die als Spalt zwischen Ektoderm und Entoderm oder durch Spaltbildung zwischen Mesenchymzellen entsteht (*E. H. Ziegler*). Sie wird daher auch „Schizozöl" (*Huxley*) genannt (z. B. bei Schwämmen). Dieser Spalt ist natürlich letzten Endes auf die Blastulahöhle zurückzuführen. Die sekundäre Leibeshöhle dagegen entsteht bei einer großen Reihe wirbelloser Tiere (z. B. Echinodermen, Enteropneusten [Balanoglossus] und Chätognaten) dadurch, daß sich aus dem Urdarm kleine Säckchen abschnüren, die eine ursprünglich segmental angeordnete Leibeshöhle bilden. Besonders auffällig ist stets die Übereinstimmung gewesen, die in der Bildung dieser Leibeshöhlendivertikel zwischen Chätognaten (Sagitta) und dem primitivsten Wirbeltier (Amphioxus) besteht. All diese Formen des Coeloms hat man als Enterocöl, seine Träger Enterocölier genannt (*O.* u. *R. Hertwig*). In anderen Fällen aber entsteht das Coelom ohne jede Beziehung zum Entoderm, und zwar als eine segmentale Reihe von Höhlen, die innerhalb des Mesoderms auftreten (Platoden, Anneliden Fig. 11 rechts). In der Wandung dieser Höhlen entstehen auch die Geschlechtszellen, so daß man diese Form der Leibeshöhlen als Gonocöl (*Hatschek, Meyer, Rabl*) bezeichnen kann. Die wissenschaftliche Frage ist nun die, ob die Leibeshöhle in ihrer ursprünglichen Form als Enterocöl oder als Gonocöl entstanden ist? Die Enterocöltheorie nimmt an, daß die Leibeshöhle in ihrer Urform auf Ausstülpungen des Urdarmes zurückzuführen sei, die ernährende Funktionen besessen haben und zugleich die Keimstätte der Gonaden gewesen seien (*E. Haeckel*). Die Leibeshöhle würde ihr Urbild hiernach annähernd in jenem Kanalsystem haben, das als Gefäßsystem bei den Coelenteraten (Medusen) vom Urdarm aus den Körper durchzieht (Gastrovaskularsystem). Die Befunde bei Balanoglossus, Sagitta und Amphioxus (vgl. *Korschelt* und *Heider*, Fig. 180, 185, 189, 192) sollen nach dieser Theorie eine reine Wiederholung jener Urentstehung vor Augen führen, während die Entstehung des Coeloms als Spaltbildung innerhalb des Mesoderms (Nematoden, höhere Wirbeltiere) eine durch reichen Besitz an Dotter hervorgerufene, sekundäre Verschleierung des reinen Befundes darstellen solle. Die Enterocöltheorie zieht letzten Endes auch das Blutgefäßsystem in ihren Kreis; Blutzellen und Blutgefäßzellen entstehen in vielen Fällen nachweislich aus dem Entoderm; durch Verlagerung des Zellmaterials während der Furchung können diese Zellen allerdings auch ins Mesenchym verschoben werden. Im weitesten Sinne verglichen wäre dann sogar das Blutgefäßsystem ein der Leibeshöhle formal verwandtes Hohlraumsystem.

Demgegenüber nimmt die Gonocöltheorie an, daß die Leibeshöhlensegmente anfänglich als Zysten um Geschlechtszellen herum entstanden seien (Fig. 11 rechts); sie seien dann zusammengeflossen zu einer einheitlichen Leibeshöhle; die Entstehung des Coeloms aus dem Urdarm sei als abgeänderter Vorgang aufzufassen. Wir haben dieser Theorie bereits bei der Frage nach dem Ursprung der Metamerie gedacht.

Jede der beiden Theorien hat ihre Berechtigung, jede vermag auch von ihrem Standpunkte aus die andere befriedigend zu deuten, insofern die Bildung der Leibeshöhle unter allen Umständen mit der Bildung des mittleren Keimblattes verbunden ist, die Bildungsweise des mittleren Keimblattes aber beiden Theorien günstig ist. Stellen wir uns nämlich vor, daß das Furchungsmaterial, das die Bildungszellen des mittleren Keimblattes darstellt, bis zu dem sichtbaren Auftreten des mittleren Keimblattes schon mannigfache Verschiebungen erfährt, so bietet sich die Möglichkeit, von jedem der beiden

Standpunkte aus den anderen zu erklären. In der Stammbaumlinie der Furchungszellen stößt man bei Wirbellosen nämlich auf ein Stadium, wo eine bestimmte Zellengruppe die Stammgruppe für Entoderm- und Mesodermzellen bildet; aus den Teilprodukten dieser Stammgruppe gehen dann sowohl Entodermzellen als auch Mesodermzellen hervor; bei denjenigen Formen, die als Stütze der Gonocöltheorie gelten, ist diese Urmesodermzelle die Stammzelle des gesamten, später die Leibeshöhlensegmente einschließenden Mesoderms. Die Enterocöltheorie könnte nun behaupten, daß auch in diesen Fällen das Mesoderm und damit die Leibeshöhle aus dem Entoderm entstehe, nur sei diese Entstehung hier schon in die frühesten Furchungsstadien verlegt, so daß, wenn das Entoderm gebildet sei, eine Abgliederung des Mesoderms von ihm nicht mehr zur Beobachtung gelange. Umgekehrt kann aber die Gonocöltheorie behaupten, daß die Entstehung des Mesoderms aus der Wand des Urdarms nur scheinbar diesen Wert habe, weil durch Verschiebung während der Entwicklung Mesodermmaterial in die Wand des Urdarms gelangt sei. Die Tatsache, daß auch bei Wirbeltieren die Mesodermzellen schon auf dem Blastulastadium nachgewiesen werden können, und daß auch bei den Wirbeltieren zwei Ursprungsstellen des Mesoderms nachgewiesen worden sind (gastrales und peristomales Mesoderm), ist dieser Auffassung nicht ungünstig. Hinsichtlich der Bildung der Geschlechtszellen wissen wir heute, daß sie sicherlich nicht die Erzeugnisse eines Keimblattes sind, sondern Zellen, die in unmittelbarer Generationsfolge auf eine der beiden ersten Furchungszellen zurückführen. Sie entstehen also nicht in einem Keimblatt (Mesoderm), sondern gelangen erst durch Wanderung in dieses Keimblatt hinein. Ein „Keimepithel" in diesem Sinne gibt es also nicht; es ist nur die Stelle, an welcher die Geschlechtszellen ihre weitere Entwicklung beginnen und vollenden. Aus der Entwicklung der Geschlechtszellen an sich läßt sich demnach für keine der beiden Theorien etwas Entscheidendes folgern.

Man hat schließlich auch geltend gemacht, daß möglicherweise die Coelombildung bei den Metazoen überhaupt nicht auf einen einheitlichen Plan zurückgeführt zu werden brauche. Dies wäre annehmbar, wenn nicht gerade bei den Wirbeltieren beide Typen nebeneinander vorkämen, Amphioxus, der reine Enterocölbildung zeigt, die übrigen Wirbeltiere dagegen Spaltbildung innerhalb des Mesoderms. Daß innerhalb des einheitlichen Tierstammes der Chordaten die Leibeshöhlen nicht homologe Bildungen sein sollten, ist kaum anzunehmen.

Bolk: Beziehungen zwischen Skelett, Muskulatur und Nerven der Extremitäten. Morphol. Jahrb., Bd. 21. 1894. — **Boveri:* Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 5. 1892. — *Derselbe:* Geschlechtsdrüsen und Genitalkammern bei Amphioxus. Anat. Anz., Bd. 7. 1892. — *Braus:* Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 1, S. 294ff. 1921. — *Derselbe:* Tatsächliches aus der Entwicklung des Extremitätenskeletts usw. Festschrift f. *Haeckel.* Jena 1904. — *Broman:* Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis usw. Entwicklungsgeschichtl. Monogr. 1. Wiesbaden 1904. — *Congdon:* Transformations of the brachial arteries in man. Anat. Record. 23. 1922. — *Corning:* Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden 1922. — *Danforth:* Question of digital homology. Anat. Record. 23. 1922. — *Dieterich:* Der Nerv des 5. Viszeralbogens. Anat. Anz., Bd. 54. — *Eggeling, v.:* Demonstration einer Abnormität des Kehlkopfskeletts. Jenaische Zeitschr., Bd. 53. NF. Bd. 46. 1914/15. — *Eisler:* Der Plexus lumbosacralis des Menschen. Abhdlg. Naturf. Ges., Halle Bd. 17. 1892. — *Derselbe:* Der Plexus lumbosacralis, s. o. § 56. — *Derselbe:* Homologie der Extremitäten. Abhdlg. Naturf. Ges., Halle Bd. 19. 1895. — *Förster:* Zur Morphologie der Muskeln des Thorax. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 1920/21. — **Froriep:* 1. Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verhdlg. Anat. Ges. 1902. 2. Occipit. Urwirbel usw. Verhdlg. Anat. Ges. 1905. — **Fürbringer:* Die Spino-occipitalen

Nerven usw. Festschrift f. *Gegenbaur*. 1897. — **Gaupp:* Entwicklung des Kopfskeletts. *O. Hertwigs* Handb. der vergl. u. experimentellen Entwicklungsgeschichte. Bd. 3. 1906. — **Derselbe:* Über den N. trochlearis usw. u. über die Austrittsstellen der Gehirnnerven aus dem Schädelraum im allgemeinen. Anat. Anz., Bd. 38. 1911. — *Gegenbaur:* Carpus und Tarsus. Unters. zur vgl. Anat. der Wirbeltiere. Heft 1. Leipzig 1864. — *Derselbe:* Lehrb. d. vgl. Anat. Bd. 1, S 218ff. 1898. — **Derselbe:* Über das Archipterygium. Jenaische Zeitschr., Bd. 7. 1872. — *Derselbe:* Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb., Bd. 2. 1876. — *Derselbe:* Über die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr., Bd. 4. — **Derselbe:* Über die Kopfnerven des Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschr., Bd. 6. 1870. Unters. zur vgl. Anat. der Wirbeltiere. Bd. 3. Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletts der Wirbeltiere. Leipzig 1872. Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Morphol. Jahrb., Bd. 13. 1888. — *Goeppert:* Art. brachialis. Morphol. Jahrb., Bd. 33. 1905. Arterienvarietäten der oberen Gliedmaßen. Ergebnisse der Anat. Bd. 14. — **Haeckel, E.:* Systematische Phylogenie der Wirbeltiere. 3. Teil. § 165. 1895. — **Hertwig, O.* u. *R.:* Die Coelomtheorie. Jenaische Zeitschr., Bd. 15. 1882. — *His:* Die Häute und Höhlen des Körpers, ein akad. Programm. — *Hochstetter:* Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmaßen des Menschen. Morphol. Jahrb., Bd. 16. 1890. — *Jäger:* Beiträge zur Kenntnis usw. der Interkostalnerven beim Menschen. Zeitschr. f. angew. Anat., Bd. 7. 1920. — *Keibel:* Kopfproblem. Abhdlg. Berl. Akad. 1924. — *Derselbe*: Über den Schwanz des menschlichen Embryos. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1891. — *Keibel-Mall:* Entwicklung des Gefäßsystems. Handb., Bd. 2, S. 567ff. Leipzig 1911. — **Korschelt* u. *Heider:* Lehrbuch der vgl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, 4. Lieferung. S. 302. Jena 1910. — *Lubosch:* Über den Akademiestreit zwischen *Geoffroy, St. Hilaire* u. *Cuvier* und seine leitenden Gedanken. Biol. Zentralbl., Bd. 38. 1918. — *Derselbe:* Vgl. anat. Untersuchungen über den Ursprung und die Phylogenese des N. Accessorius. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54. 1899. — *Maurer:* Untersuchungen zur vergl. Muskellehre der Wirbeltiere. Die Musculi serrati postici etc. S. 1—12. Jena 1905. Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfaser. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 9. 1899. (Mit Lit. d übrigen einschlägigen Arbeiten des Autors.) **Meyer, E.:* Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Zentralbl., Bd. 5. 1890. — *Müller, L. R.:* Über das Vagusproblem. Verhdlg. Kongr. Innere Med. 1910. — *Nauck:* Die Beziehungen zwischen Beckenstellung und Gliedmaßenstellung bei tetrapoden Vertebraten. Morphol. Jahrb., Bd. 53. 1924. — *Derselbe:* Die morphologische Erklärung des Verlaufs der Parotisnerevn. Morphol. Jahrb., Bd 54. 1924. — *Derselbe:* Über die Ursache des Schwundes der Art. ischiadica. Zeitschr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 68. 1923. — *Nishi:* Beiträge vgl. Anat. d. Augenmuskeln. Arbeiten anat. Instit. Sendai 1922. — *Nordkemper, K:* Zur Frage der Umschaltung der parasympath. Vagusanteile usw. Anat. Anz., Bd. 53. 1921. — *Rabl:* Bau und Entwicklung der Linse. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 63, S. 499. (Hals). 1898. — *Derselbe:* Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70. 1901. — **Derselbe:* Theorie des Mesoderms. I. Morphol. Jahrb., Bd. 5. 1892. — *Derselbe:* Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhdlg. Anat. Ges. 1892. — *Rex:* Splanchnocoel des Vogelkopfes usw. Zeitschr. f. Anat., Bd. 70. 1924. — *Rodenacker:* Über den Säugetierschwanz mit Berücksichtigung der kaudalen Anhänge des Menschen. Diss. med. Freiburg 1898. — **Schultze, O.:* Über die Anwendung der Worte Cavum und Spatium in der Anatomie. Anat. Anz., Bd. 32. 1908. — *Steinbach:* Die Zahl der Kaudalwirbel beim Menschen. Diss. med. Berlin 1889. — *Strehler:* Zur Geschichte der Archipterygiumtheorie. Diss. med. Würzburg 1920. — *Veit:* Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere. 1. Teil, Anatom. Hefte, Bd. 14. 1911. 2. Teil, Morphol. Jahrb., Bd. 53. 1924. (Mit ausführlicher Literatur.) — *Waldeyer:* Die Kaudalanhänge des Menschen. S. Ber. Berl. Akad. Math. Klasse. 1896. — *Wiedersheim:* Der Bau des Menschen. — **Wijhe, van:* Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhdlg. akad. Wiss. Amsterdam, Abt. Naturkunde, Teil 22. 1883. — *Ziegler:* Der jetzige Stand des Kopfproblems. Anat Anz., Bd. 57. 1923. — *Derselbe:* Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verhdlg. Zool. Ges. Heidelberg 1898.

II. Morphogenese des Menschen.

§ 72. Daß die Morphogenese den weiteren Inhalt unserer Darstellung zu bilden hat und nach welchen Gesichtspunkten dies erfolgen muß, ist oben (§ 40) gesagt worden. Sie müßte eigentlich die allgemeine und spezielle Morphogenese umfassen. Da aber letztere (spezielle Entwicklungsgeschichte der Organe) ohne gleichzeitige Besprechung der vergleichenden Anatomie der Organe wissenschaftlich nicht darstellbar ist, so soll auch von ihr (vgl. Vorwort) hier abgesehen werden. Unsere Darstellung der Morphogenese umfaßt also nur die allgemeine Entwicklungsgeschichte bis zur Vollendung der Neurula, derjenigen Form des Metazoenkörpers, in der seine „Primitivorgane" angelegt sind. Unsere Darstellung soll zeigen, daß sich auch in der Bildung dieser Primitivform ein architektonischer Plan durchsetzt, und daß gerade die erbliche Anlage, sich nach diesem bestimmten Plane zu entwickeln, im Verein mit der Notwendigkeit, sich mannigfachen Entwicklungsbedingungen anzupassen, zu den merkwürdigen, an sich nicht ganz leicht verständlichen Entwicklungsvorgängen des Säugetier-, insbesondere des Menscheneies führt. Dem wissenschaftlichen Verständnis der Entwicklung des Menscheneies gilt vor allem unsere Betrachtung, die, um zu diesem Ziele zu gelangen, auf notwendigen Umwegen vorgehen muß. Die Neurula ist eine sehr einfach organisierte Grundform: ein langgestreckter Körper enthält die Primitivorgane (Nervenrohr, Chorda, Urwirbel, bleibender Darm); Symmetrie und Metamerie sind an ihr aufs deutlichste wahrzunehmen. Weitere Organbildungen stehen erst im Beginn. So schließt die Morphogenese, in dem Sinne, wie wir sie hier begrenzen, geradezu an unsere früheren Darstellungen (§ 54) an. Hierbei müssen wir freilich die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte, wenigstens ihrer Grundzüge, voraussetzen.

Gemäß unseren früheren Erörterungen (§§ 9, 35) soll aber nicht nur das „Was" der Entwicklung geschildert und gleichsam auf eine Formel gebracht werden, sondern es sollen auch die Bedingungen, unter denen die Formbildung abläuft, d. h. das „Warum" der ontogenetischen Vorgänge untersucht und die Gültigkeit etwaiger Regeln und Gesetze kritisch erörtert werden. Ein dritter Abschnitt endlich wird das innere Wesen der Entwicklungsvorgänge, ihre eigentlich treibenden Kräfte ins Licht zu setzen versuchen.

A. Formbildungsvorgänge.

1. Grundlegende Vorgänge der Primitiventwicklung bei Nichtsäugern und die sich daran knüpfenden theoretischen Fragen.

a) Bildung der Primitivorgane.

Wir setzen die Kenntnis der Bildungsgeschichte des Eies selbst, die Kenntnis der Furchung und ihrer verschiedenen Typen, sowie des Zustandekommens der Blastula, wie sie beim Amphioxus und den Amphibien auftritt, voraus und beginnen unsere Übersicht, indem wir uns den Gastrulationsvorgang des Amphioxuseies vergegenwärtigen. Die Gastrulabildung findet hier durch Invagination statt. Diese (Fig. 37 B, C) vollzieht sich so, daß sich das vegetative Material einstülpt. Dies Material ist infolge der Rotation des befruchteten Eies nach hinten und oben gerichtet. Der Urmund, der dadurch entsteht, ist zunächst weit und schließt sich dann exzentrisch, derart, daß die Entfernung vom animalen Pol zum Urmund zu-, die vom vegetativen Pol dorthin abnimmt oder gleichbleibt. Durch diese Verlängerung der Strecke zwischen animalem Pol und

Urmund bildet sich die Rückenfläche des Tieres. Sie erfolgt durch Wucherung und gleichzeitige Verschiebung der Zellen derart, daß sie sich zur Mittellinie zusammendrängen; dabei wird zugleich Material von den Rändern des Urmundes nach innen geschoben, besonders dorsal, so daß das Entoderm nicht nur aus den ursprünglich vorhandenen vegetativen Zellen, die auf die Bauchfläche gelangen (Fig. 37 C) besteht, sondern Zuschuß von ursprünglich animalem Zellmaterial empfängt. Die Rotation des ganzen Eies, durch die der ursprünglich nach oben gerichtete animale Pol nach unten und vorn gelangt, hat sich bei dem Amphioxusei bereits nach der Befruchtung durch Umlagerung des Eiprotoplasma vollzogen. Die Eiachse (zwischen animalem und vegetativem Pol) fällt daher nicht mit der Achse zusammen, die oralen und aboralen Pol des Tieres verbindet (Embryoachse Fig. 37 A, B). Auf der gebildeten Rückenfläche beginnt nach Abschluß der Gastrulation die Bildung der Embryonalorgane.

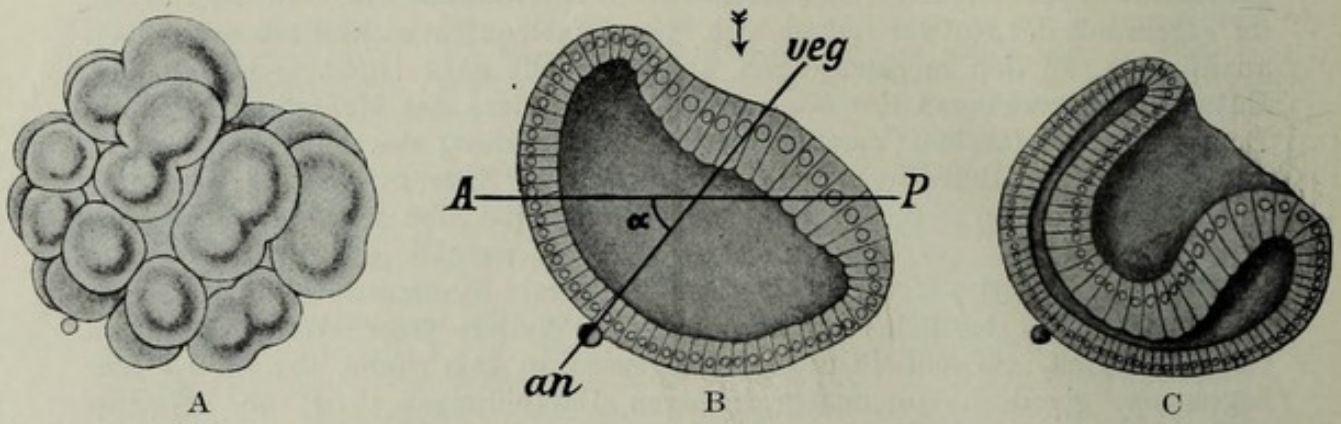


Fig. 37. 3 Entwicklungsstadien von Amphioxus nach Cerfontaine aus *O. Veit*, Ergebn. d. Anat., Bd. 24, 1923. A. Furchungsstadium; der Keim ist bilateral-symmetrisch und zeigt den animalen Pol (Stelle des Richtungskörperchens links unten) rotiert. B. Weiter Urmund auf der aboralen Seite sich anlegend, Beginn der Invagination. Eiachse (zwischen Richtungskörper und Mitte des Urmundes, animalem und vegetativem Pol) und Embryonalachse (kranial-kaudal) fallen nicht zusammen. A = anterior, P = posterior. C. Fortschreitende Invagination, die auf der Rückenfläche Zellen des animalen Gebietes nach innen führt.

§ 73. Zunahme des Dotters verwischt dies klare Bild. Der Gegensatz zwischen den sich lebhaft teilenden animalen Zellen und den sich träge vermehrenden vegetativen Zellen wird stärker. Das lebhafteste Zellwachstum findet nunmehr zwischen dem animalen Pol und der späteren Invaginationsstelle (dem späteren aboralen Pol) statt. So kommt es zu einer äußerst typischen und folgenschweren zeitlichen Verschiebung der Vorgänge. Es schieben sich die Gastrulationsvorgänge in den Furchungsvorgang hinein (Fische und Amphibien). Die Invagination beginnt in der Nähe des vegetativen Poles zwischen diesem und dem hinteren Pol der Embryonalachse (Fig. 38 a). Die großen vegetativen Zellen lassen eine Einstülpung nicht zu, die Furchungshöhle wird nur langsam verdrängt (Fig. 38 b, c) und die Urdarmhöhe vergrößert sich mit dadurch, daß leicht bewegliches Material der animalen Seite in der Richtung des Pfeiles (38 b) um die Urmundlippe herumgeschoben wird und weit nach vorn gelangt (Fig. 38 c), ganz ähnlich also dem entsprechenden Vorgang beim Amphioxus. Aber auch, und dies ist abweichend, auf der anderen Seite des Eies schiebt sich das animale Zellmaterial vor (Fig. 38 c). Die endgültige Gastrula ist hier ein Produkt echter Invagination und protrahierter Furchung; denn während eine Blastula oben schwarz und unten hell aussieht, sieht die vollendete Gastrula ganz dunkel aus,

weil das dunkle Material von allen Seiten herunterwächst, und das helle Material bildet dann nur einen scharf umrandeten weißen Pfropf (Dotterpfropf). Der Urmund (der schwarze Rand) ist nicht offen, sondern durch eben diesen Pfropf verschlossen (Fig. 38c). Auch hier tritt eine Verlagerung und Verschiebung des Schwerpunktes ein, die Rückenfläche schaut nach oben, die Bauchfläche nach unten, die Embryonalachse besitzt den oralen und aboralen Pol. Der animale Pol scheint aber hier, während man früher eine ähnliche Lage wie beim Amphioxus abgebildet hatte (Fig. 37B), oben zu bleiben, wenigstens wird die neuerdings für die Tritongastrulation angegeben (*Vogt*); in solchem Falle würde die Larvenform nicht mit Rotation, sondern nur mit allgemeiner Massenverlagerung verbunden sein. Es haben sich diese Vorgänge bisher nicht auf allgemeingültige

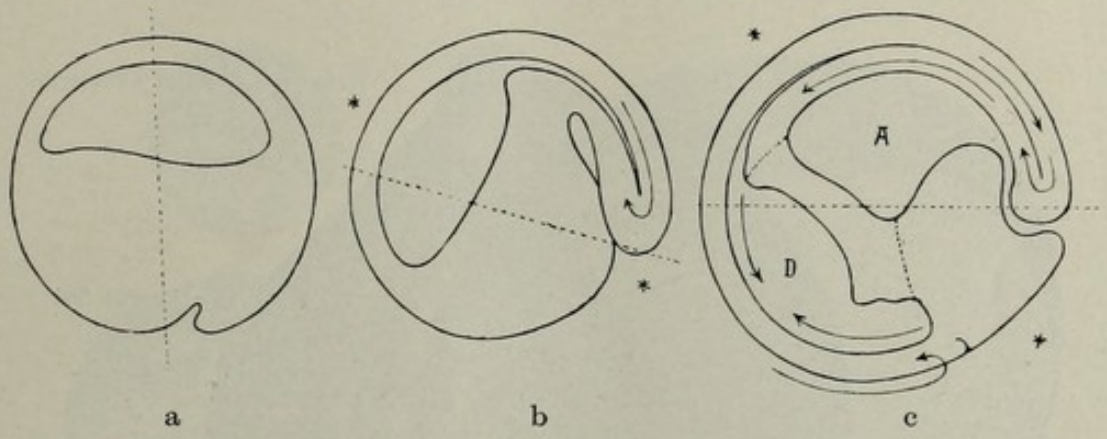


Fig. 38. 3 Gastrulationsstadien vom Frosch; zugrunde gelegt sind der Zeichnung der Umrisse von *b* und *c* die Wachsrekonstruktionen von *Eckstein*; *a* nach einer Abbildung von *O. Schultze* im Hertwigschen Handbuch. Die gestrichelte Linie in *b* und *c* ist die Embryonalachse. Die Sternchen in *b* und *c* geben die Lage des animalen und vegetativen Poles (Eiachse) an. In *a* fällt Embryonal- und Eiachse noch zusammen. Näheres im Text.

Regeln zurückführen lassen. Wie dem auch sei, wichtig ist, daß auch bei den Amphibieneiern eine Verlängerung der späteren Rückenfläche, ja deren Bildung, auf Zellproliferation und Streckung, verbunden mit Verschiebung des Materials von vorn nach hinten, und um die dorsale Urmundlippe herum, wieder nach vorn stattzufinden scheint (Fig. 38c Richtung der Pfeile).

Eine Gemeinsamkeit aber besteht zwischen diesen Formen und dem Amphioxustypus, die sich auch auf alle Anamnier erstreckt: bei ihnen allen besteht eine zeitliche Abgrenzung zwischen Gastrulation und den nun sich anschließenden Vorgängen der Embryobildung. Letztere beginnt erst, wenn die Gastrulation abgeschlossen ist. Wie sie abläuft, versucht die beifolgende Konstruktion zu demonstrieren. (Fig. 39.) Dicht vor der dorsalen Urmundlippe (von wo aus sich die Schwanzknospe nach hinten entwickelt) hängt das Zellenmaterial des ganzen Gebietes zusammen; am Umschlagsrand geht das Ektoderm in das Entoderm über, zwischen beiden wächst aus dem Rande das mittlere Keimblatt heraus (aus diesem Grunde „peristomales" Mesoderm genannt). Weiter nach vorn sondert sich dies einheitliche Material in vier Organe: Medullarplatte, Chorda, Decke des bleibenden Darmes und Mesoderm. Am weitesten hinten wird das Nervenrohr frei; unter ihm löst sich aus der Decke des Urdarms die Chorda, aus den seitlichen Kanten des Urdarms das Mesoderm (daher gastrales Mesoderm genannt). Der ganze Vorgang ist durchaus ähnlich dem vom Amphioxus her bekannten und oft abgebildeten. Er ist aufzufassen als eine von vorn nach hinten fortschreitende Differenzierung (d. h. die jüngsten Teile liegen hinten,

S. 141). Hinten geht Vermehrung, Verschiebung des Materials gegen den Urmund (Fig. 38 b, c) und Indifferenz Hand in Hand. Der Punkt, der in der Figur 39 jetzt den Zusammenhang zeigt, würde bei weiterer Entwicklung die Formen annehmen, die jetzt die vorderen Teile haben. Besonders wichtig ist es, an die beiden Ursprungsstätten des Mesoderms zu erinnern, die nichts Zufälliges sind, sondern bereits bei den Wirbellosen und bei Amphioxus eine bedeutende Rolle spielen, also in der Organisation der Metazoen tief begründet liegen (§ 71). Beide Mesodermbezirke sind nicht grundsätzlich, sondern nur topographisch und hinsichtlich ihres Bildungsmaterials voneinander verschieden, indem anfänglich ein Teil aus der Decke des Urdarms, ein Teil aus dem Urmund selbst entspringt, dann aber, indem Urmundgebiet zum Embryogebiet wird, sich auch peristomales Mesoderm in gastrales umbildet. Das peristomale Mesoderm wird dadurch von

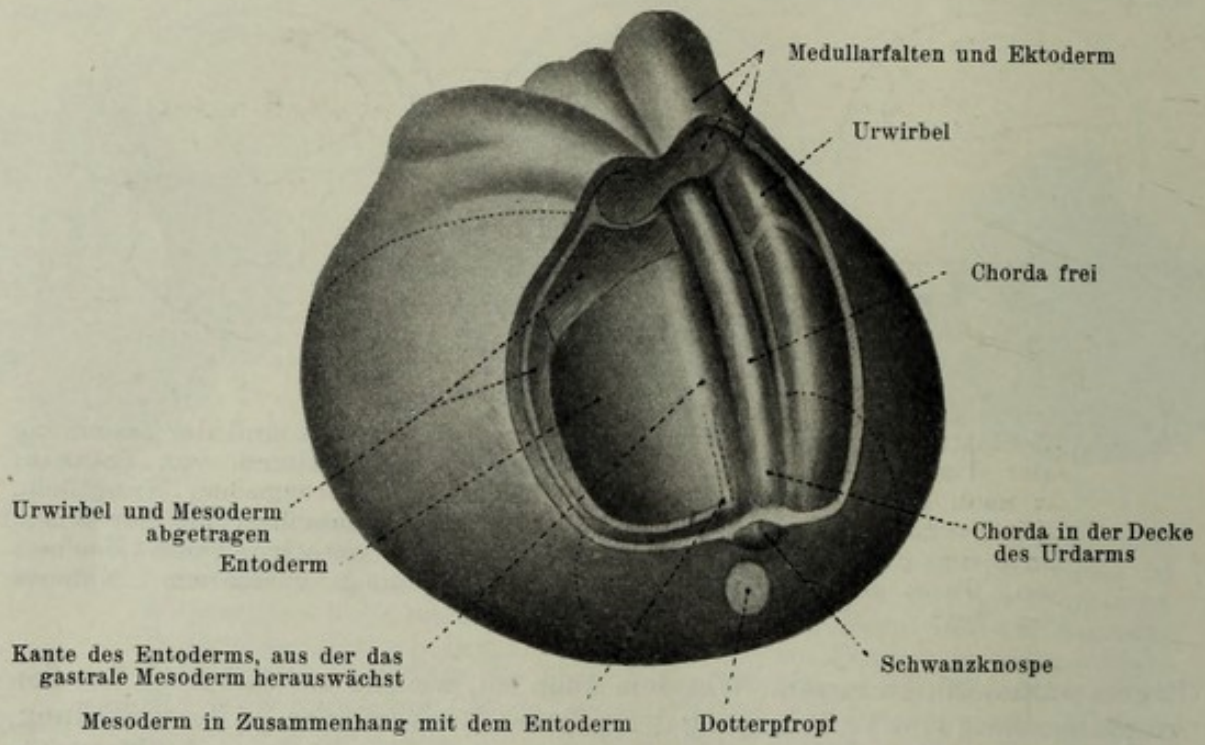


Fig. 39. Schematische Konstruktion der Achsenorgane einer Froschneurula. Zugrunde gelegt ist das Wachsmodell der Zieglerschen Serie, etwa um das Dreifache vergrößert. Durch einen Schnitt ist das Ektoderm hinter der Gehirnanlage und vor der Schwanzknospe abpräpariert gedacht; sodann ist neben der Chorda links das Mesoderm so abgetragen gedacht, daß die Wand des bleibenden Darmes (d. h. hier noch, wo kein Mesenchym entwickelt ist, das Entoderm) sichtbar ist.

Bedeutung, daß es bei Amnioten, wo seine Bildungsstätte außerhalb der Embryonalanlage liegt, zu einer Hauptquelle des „extraembryonalen" Mesoderms wird (S. 218).

Von der Bildung des Hauptorganes jener vier Organe, nämlich des Zentralnervensystems, hat man diejenige Embryonalform, die sich, auf die Gastrula folgend, im Besitze dieser vier Organe befindet, als Neurula bezeichnet.

Unabhängig von der Bildung dieser Organe erfolgt die Bildung des Gehirns. Dies entsteht in der Nähe des animalen Poles (vor ihm ?). Dadurch sondern sich an dem Embryo zwei Bezirke, Kopf- und Rückenbezirk. Ob Kopfbildung (Kephalogenesis) und Rückenbildung (Notogenesis) wirklich ganz scharf voneinander geschieden sind, oder ob man besser von vorderer und hinterer Körperregion spricht (*Holmdahl*), ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Sicher ist, daß der vordere Teil des Embryo in loco aus vorhandenem, fertig differenziertem

Material entsteht und nach hinten auswächst, der hintere Teil sich aus indifferentem, durch Proliferation erst zu schaffendem Material heranbildet. Auf Einzelnes, wie z. B. die Entstehung ventraler Mesodermbezirke, soll hier nicht eingegangen werden, wo es uns nur auf die formale Erläuterung der Gastrulation und Embryobildung (Neurulation) ankommt.

§ 73. Grundsätzlich verlaufen die Vorgänge bei den meroblastischen Fischeiern ganz ähnlich (Fig. 40a, b, c). Beide (40b, 40c) Figuren zeigen, neben der Gastrulation einer Petromyzonlarve (40a), einen echten Urdarm, dessen Anlage sich (40c) natürlich kreisförmig um den ganzen Keim herumzieht, seitlich und vorn aber ohne morphologischen Einfluß bleibt, da sich der Embryo ja bereits bildet, ehe die Umwachsung des Dotters, die hier notwendig wird, vollzieht. Diese Umwachsung ist ebenfalls protrahierte Furchung. Die Embryobildung

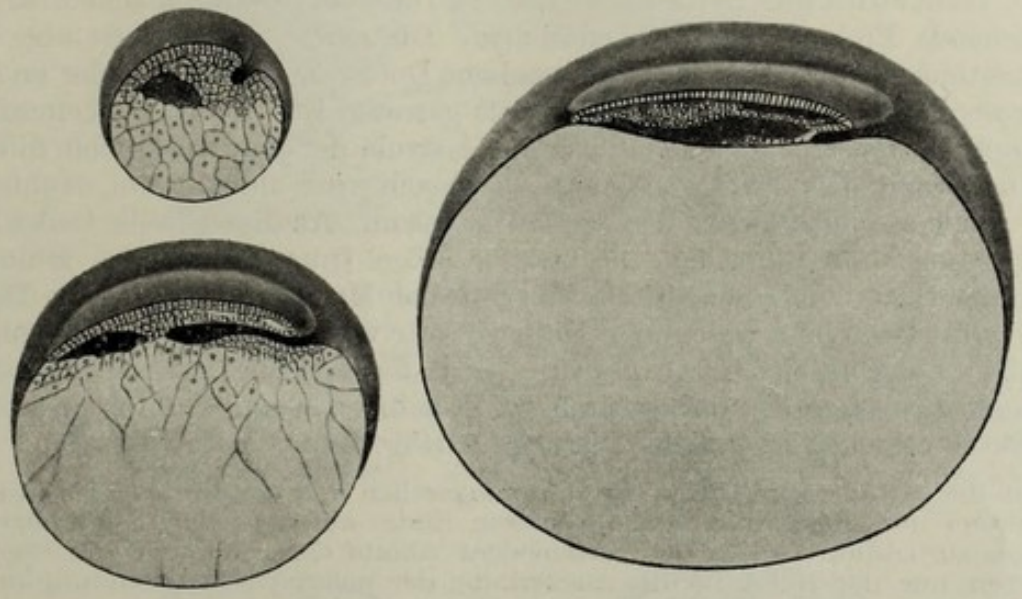


Fig. 40. Gastrulae von Petromyzon (Cyclostome, links oben), Chimaera monstruosa (Holocephale links unten), Selachier (rechts); aus *O. Veit* l. c. Die Petromyzongastrula zeigt Furchungshöhle und Archenteron, desgl. die von Chimaera; die Selachiergastrula zeigt Archenteron (auch vorn!) und Deutenteron, desgl. das caenogenetische Entoderm. Näheres im Text. Die in den Originalfiguren abgebildeten Schnitte sind hier plastisch ergänzt gezeichnet.

greift also hier zwar zeitlich in die Furchung ein, kann aber doch wie bei den bisher erwähnten Formen davon getrennt werden, da — wenigstens am Orte der Embryobildung — die Gastrulation abgeschlossen ist, wenn die Neurulation beginnt. Auch hier ist die Kopfbildung unabhängig von der Rücken- und Schwanzbildung. Rücken und hinterer Teil des Körpers entstehen durch eine Differenzierung, die vom indifferenten Material der dorsalen Urmundlippe nach vorn fortschreitet (d. h. vorn zuerst sichtbar wird *Rückert*), auch hier peristomales (Rand-) und gastrales Mesoderm bildend. Die Durchführung des Grundplanes der Wirbeltierkörperbildung ist auch hier unverkennbar. Nur ein wesentlicher Unterschied liegt vor, der bei Amphibien, wenigstens in Ansätzen, allerdings seinesgleichen hat (Fig. 38c). Auch bei diesen wird gelegentlich (Frosch) der Urdarm oft dadurch hergestellt, daß das, die Furchung und Urdarmhöhle trennende Zellmaterial (Fig. 38c zwischen den gestrichelten Linien) einschmilzt und die Furchungshöhle (D) in die Urdarmhöhle (A) einbezogen wird; dann wächst das Entoderm in der Richtung der Pfeile längs der Decke der Furchungshöhle vor, um sich am oralen Pol zu vereinigen. Da ja ein großer Teil des Entoderms an sich nur durch Zellverschiebung von dorsal her hineingelangt, so bildet diese

fortgesetzte Zellverschiebung grundsätzlich nichts Neues. Diese Bildung des Urdarms findet sich nun regelmäßig bei den meroblastischen Fischeiern (Fig. 40c); eine völlige Invagination ist hier nicht möglich, daher schiebt sich sowohl vom eingestülpten Material (40c) als auch von der Oberfläche des Dotters (Dottersynzytium) die zweite Zellschicht unter die erste. Der begrifflichen Klarheit wegen (§ 5) hat man für diese Bildungen besondere Bezeichnungen eingeführt, die wir festhalten müssen. Man unterscheidet den durch Einstülpung entstandenen Urdarm als Archenteron (Fig. 38cA), den durch die Furchungshöhle dargestellten als Deutenteron (38cD), die beiden Bezirke des Entoderms als palingenetisches und zänogenetisches (S. 240) Entoderm.

§ 74. Bei den Amnioteneiern tritt nun die weitere Komplikation auf, daß nicht nur die Gastrulation in die Furchung, sondern auch die Neurulation in die Gastrulation zeitlich vorgeschoben ist, wodurch scheinbar ganz abweichende Embryonalformen entstehen. Die ganze Sachlage ist aber doch architektonisch klar; denn das unbewegliche Dotter ist ein Faktor, der an Stelle des beweglichen vegetativen Zellmaterials getreten ist. Auch die Keimscheibe der Reptilien und Vögel ist genau wie die Gastrula der Anamnier polar differenziert und zeigt eine Embryonalachse, demnach vorn und hinten, rechts und links. Auch hier liegt hinten das regste Wachstum. An dieser Stelle findet echte Invagination statt (Reptilien, die meisten Vögel [nur gerade beim Hühnchen sehr undeutlich], viele Säugetiere, sehr deutlich Mensch [S. 216]). Die Dotterkugel selbst kann dem werdenden Embryo aber wie bei den Fischeiern nur einverleibt werden durch Umwachsung, die dadurch erfolgt, daß am Rande die Furchung fortschreitet, und dadurch das Eigelb nach und nach kappenförmig mit Ektoderm und Entoderm überzieht. (Fig. 42.)

Da die verschiedene Größe der Furchungszellen und der Unterschied zwischen gefurchtem und ungefurchtem Keim letzten Endes auf die polare Differenzierung des Eies zurückführt, so ist der verschiedene Ablauf der Furchung und Gastrulation eben nur der Index für die Auswirkung der polaren Differenzierung der Eizelle (*Fuchs*).

Am Urdarm der Amnioten unterscheidet man grundsätzlich Archenteron und Deutenteron, und das palingenetische und zänogenetische Entoderm, die beide zusammen die Decke des Urdarms (Entoderm) und nach erfolgter Faltung des Embryos den Darm bilden. Das Schema (Fig. 41) erläutert das treffend.

Es läßt sich ohne weiteres auf die Froschgastrula beziehen, besonders wenn man sich das Dotter sehr klein vorstellt. Gerade das zumeist untersuchte Hühnchen zeigt leider gar kein Archenteron und gar kein palingenetisches Entoderm. Hier ist der ganze Urdarm Deutenteron und das ganze Entoderm ein zänogenetisches. Diese zweischichtige Keimscheibe des Hühnchens dennoch zuerst als Gastrula erkannt zu haben, ist das große Verdienst *Raubers*.

Viel schwieriger liegen die Dinge für die Vergleichung hinsichtlich der Neurula. Die Neurulabildung vollzieht sich hier, wie schon angedeutet, ganz allgemein bereits während der Bildung des Archenterons, indem gleichzeitig mit dessen Bildung schon diejenigen Vorgänge einsetzen, die beim Amphibienei erst beginnen, nachdem das Stadium der Figur 38c vollendet vorliegt. Die Embryobildung ist die Folge einer Differenzierung, die von vorn nach hinten fortschreitet; sie schließt sich ihrerseits einer vorausgegangenen, in derselben Richtung erfolgenden Determinierung der Zellen an (§ 85). Die Zellen der dorsalen Achse sind also von vorn nach hinten gerechnet gleichsam in abgestufter Differenzierungsbereitschaft. Bei den Amnioten besteht diese Abstufung ebenfalls, aber es scheint, daß die Determination der Zellen, demnach auch die einsetzende Differenzierung, viel frühzeitiger erfolgt ist (am frühesten bei den Säugetieren, S. 218). Jedenfalls sehen wir Nervenrohr, Chorda und Mesoderm sich bereits

während der Einstülpung aus der dorsalen Urmundlippe bilden. Für das formale Verständnis ist nun die Frage entscheidend, wo der Urmund dieser Embryonalformen liegt. Denn wenn formale Übereinstimmung vorhanden ist, so muß erwartet werden, daß an den Rändern des Urmundes die Keimblätter zusammen-

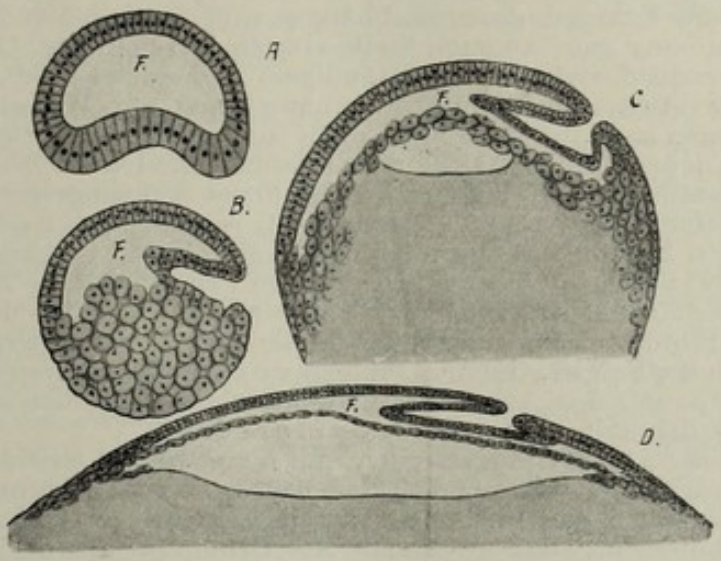


Fig. 41. Bildung des zaenogenetischen Entoderms in der grundlegenden Auffassung von *Wenkebach* (Anat. Anz., Bd. 6). *A* Amphioxus. *B* Cyclostomen und Amphibien (vgl. Abb. 38 und 40). *D* Reptilien. *C* ist ein hypothetisches Stadium. Der Buchstabe *F* in den Abbildungen bedeutet Furchungshöhle. Sie wird in *D* zum Deutenteron, indem die trennenden Epithelschichten im Grunde des Archenterons durchreißen so, wie für die Figur 38 c erläutert. Verkleinerung der Originalabbildungen auf $^4/_5$.

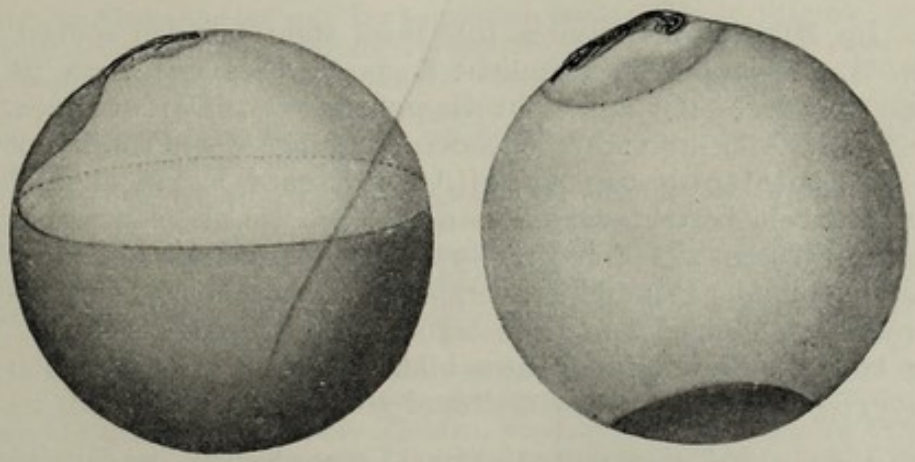


Fig. 42. Links die Beziehungen von Primitivstreif und Urmund in der Auffassung *Raubers*. Rechts Hühnchen auf der Keimscheibe, letztere auf dem Eigelb. Die Proportionen des Embryo im Verhältnis zum Eigelb etwas zu groß. Dunkel in beiden Abbildungen das noch nicht vom extraembryonalen Ekto-, Meso- und Entoderm umwachsene Eigelb; rechts unten der Dotterblastoporus.

hängen und vor dem Urmund die Sonderung der Achsenorgane voneinander erfolgt. Wo also liegt der Urmund? Er ist im Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere (Primitivgrube der Reptilien) zu suchen. *Rauber* hat dies zuerst erkannt und hat dadurch den Grund zur vergleichenden Embryologie der Wirbeltiere gelegt, insbesondere gezeigt, daß die Neurula der Amnioten auf die Neurula der Anamnier und damit des Amphioxus bezogen werden kann.

Ein Schema (Fig. 42 l. u. r.) erläutert die Berechtigung dieser Vorstellung. Denkt man sich den Urmund in die Länge gezogen und der Länge nach mit seinen Rändern verlötet, so erhält man den Primitivstreifen. Seine dorsale Lippe ist der Primitivknoten; die Primitivfalten sind die seitlichen Urmundlippen. Der Unterschied zwischen ihm und dem Urmund der Anamnier besteht darin, daß bei diesen die Umwachsung schließlich den Urmund erreicht, während bei den Sauropsiden die Umwachsung vom Urmund ganz unabhängig wird, und der endliche Schluß der Umwachsung an einer ganz anderen Stelle stattfindet, dem sog. Dotterblastoporus. In diesem Unterschied zwischen randständigem und mittelständigem Embryo hat man lange Zeit etwas für die Primitiventwicklung der Wirbeltiere Grundsätzliches gesehen; man kann dies aber nicht mehr tun, nachdem man auch bei Knochenfischen eine von dem Schluß des Urmundes unabhängige Umwachsung des Eidotters, eine nicht randständige Entwicklung des Embryos kennengelernt hat (vgl. *Veit*).

Wenn aber der Primitivstreifen Urmund ist, so muß am Knoten (der dorsalen Urmundlippe) ein Zusammenhang aller drei Keimblätter vorhanden sein, und es muß aus den seitlichen Urmundlippen (den Primitivfalten) Mesoderm herauswachsen (Peristomales Mesoderm.) Es ist dies auch tatsächlich der Fall. Es muß ferner die Einstülpung dicht hinter der Stelle der dorsalen Urmundlippe stattfinden, was auch der Fall ist. Es muß endlich vor dem Primitivstreifen die Rückenfläche des Embryo mit den Achsenorganen entstehen, auch dies ist der Fall. Man nennt diesen Bezirk seit alters den Kopffortsatz.

Die Vergleichung des Primitivstreifens mit dem Urmund ist ein geniales, äußerst fruchtbares Verfahren gewesen; der Bedeutung dieser Leistung tut es keinen Abbruch, wenn wir feststellen, daß der Vergleich nicht völlig rein durchführbar ist. Denn die Forderung, daß am Rande des Urmundes alle drei Keimblätter zusammenhängen müssen, ist nur im Bereiche des Primitivknotens erfüllt. Die seitlichen Ränder des Primitivstreifens hängen nur mit dem Mesoderm zusammen, während das Entoderm unabhängig davon darunter liegt. So hat man die Homologie zwischen Primitivstreifen und Urmund bestritten (*K. Rabl*) und seine Bedeutung lediglich als Mesodermbildungszone sehen wollen, was wie gesagt in soweit richtig ist. Das Mesoderm hat demzufolge hier einen dreifachen Ursprung, gastrales, peristomales (am Knoten) und peripherisches (vom Primitivstreifen). Wenn aber nur der Knoten Urmundgebiet ist, dann würden den Meroblastiern eigentliche seitliche und eine ventrale Urmundlippe fehlen.

§ 75. Im Mittelpunkt unseres Interesses steht bei den soeben kurz geschilderten Vorgängen die eigentümliche Form der Gastrula. Sie ist auch bei Wirbellosen weit verbreitet und stellt die primitivste Differenzierung des Tierkörpers dar. Alle ihr vorausgehenden Vorgänge der Primitiventwicklung sind nur als Einleitung zur Ausbildung dieser Form anzusehen. Das Wesen der Gastrula besteht vor allem darin, daß sie als Ganzes ein bilateral symmetrisches Wesen mit den drei typischen Achsen ist (*E. Haeckel*). Die Mundöffnung fehlt; der Urmund ist, vergleichend-anatomisch betrachtet, Mund- oder Afteröffnung. Je nachdem die Metazoen diese Öffnung als einzige behalten, oder aber vorn die Mundöffnung neu bilden, werden sie als Protostomier oder Deuterostomier (vgl. *Korschelt* und *Heider*) unterschieden.

Dieser Unterschied geht mit anderen Unterschieden in der Bildung des Mesoderms und des Coeloms Hand in Hand (§ 71). Die Deuterostomier bilden gastrales und peristomales Mesoderm und ein Enterocöl. Die Protostomier besitzen ein sehr charakteristisches Ektomesoderm und bilden das Coelom entweder gar nicht oder außer Zusammenhang mit dem Entoderm. Hier liegen also tief verwurzelte formale Übereinstimmungen vor, durch die die Wirbeltiere mit vielen Klassen der Wirbellosen verbunden sind.

Die Körperwand der Gastrula besteht aus zwei Schichten, dem Ektoderm, das als Epidermis und Sinnesblatt fungiert und die Beziehungen zur Außenwelt aufnimmt, und dem Entoderm, das als Darmepithel der Ernährung dient. Die Beziehungen zur Außenwelt und zur aufgenommenen Nahrung bilden den Gesichtspunkt, unter dem wir diese für die ganze tierische Organisation grundlegende Arbeitsteilung und Differenzierung beurteilen wollen.

Beide Schichten, Keimblätter, besitzen für die weitere Entwicklung aller Metazoen eine feste Bedeutung. Aus dem Ektoderm entwickelt sich die Epidermis mit Hautdrüsen, Haaren, Nägeln und den perzipierenden Schichten der Sinnesorgane (Neuroepithelien), ferner die Ganglienzellen von Rückenmark und Gehirn, Spinalganglien und sympathischen Ganglien, die Neuroglia, die Nervenfasern und ihre Hüllen, in einzelnen Fällen auch glatte Muskelzellen (Iris, Knäueldrüsen) und Knorpelzellen.

Aus dem Entoderm entsteht die epitheliale Auskleidung des Darmrohres und seiner Abkömmlinge (Schlundtaschenorgane, Bronchen, Lunge, Leber, Pankreas, Harnblase), vielleicht auch rote und weiße Blutzellen. Demnächst gibt das Entoderm auch dem mittleren Keimblatt seinen Ursprung und damit indirekt allen von diesem produzierten Organen (§ 51 ff).

Der stärkere oder geringere Gehalt des befruchteten Eies an Dotter modifiziert die Bildung der Gastrula, so daß sie nicht mehr in reiner Urform (Archigastrula), sondern zänogenetisch verändert, wiederkehrt. Diese umgebildeten Gastrulae nannte *E. Haeckel* Metagastrula. Annähernd rein kehrt die Archigastrula noch beim Amphioxus wieder. Bei den Amphibien (Fig. 38a), bei denen die Gastrulahöhle exzentrisch liegt und noch neben der Furchungshöhle auftritt, besteht eine Amphigastrula; bei den meroblastischen Eiern dagegen liegt die Gastrula als Spalt unter der Keimscheide, sie ist eine Diskogastrula (Fig. 40). Die Scheibe verleibt sich durch Umwachsung die Dotterkugel ein, anstatt daß diese eingestülpt wird.

Wie wir nun gesehen haben, sind die Wege, auf denen die Nichtsäuger ihre Gastrula bilden, sehr mannigfaltig. Daraus erwächst der Begriff der Gastrulation. Wenn wir die Gastrulation auf den Vorgang bei Wirbellosen und Amphioxus beziehen, so entstehen für die vergleichende Beurteilung der Gastrulation folgende Fragen:

1. Ist die Gastrulation nur Invagination, dann fällt die Bildung des zänogenetischen Entoderms und die Bildung des Deutenterons aus der Definition der Gastrulation heraus, während in der Bildung der Chorda und des Mesoderms bei Sauropsiden ihr ein Merkmal zufällt, das ursprünglich nicht im Begriff der Gastrulation enthalten ist. Gastrulation wäre dann bei holoblastischen und meroblastischen Sauropsideneiern zweierlei.
2. Ist die Gastrulation nur = Entstehung eines zweiblättrigen Keimes, dann würde die Invagination für den Gastrulationsbegriff keine entscheidende Rolle mehr spielen und würde in der Ontogenese der höheren Formen mit Vorgängen verbunden sein (Chorda- und Mesodermbildung), die sie bei der Bildung der Embryonen primitiver Tiere nicht besitzt, wo diese Vorgänge erst einsetzen, nachdem die Gastrula gebildet ist.
3. Will man beides vereinigen, so gelangt man zur Zerlegung des Gastrulationsprozesses in zwei Phasen, von denen die erste den Keim zweiblättrig macht und das Material für den Kopf liefert (Gehirn, vordere Darmbucht), die zweite dagegen den Rücken bildet (Rückenmark, Chorda, Urwirbel. *Hubrecht, Keibel.*) Die Grenze beider Abschnitte liege am Gehörbläschen. Diese Auffassung würde zu dem Ergebnis führen, daß die holoblastischen Eier den Kopf (Kopfdarm) durch echte Gastrulation bildeten (Kephalogenesis), den Rücken (Notogenesis) als zeitlich selbständigen, von der Gastrulation unabhängigen Prozeß, die meroblastischen Eier dagegen würden den Kopf ohne Einstülpung, den Rücken durch Gastrulation bilden. Der Gastrulationsprozeß würde daher in beiden Fällen zur Entstehung nicht homologer, sondern höchstens homodynamer Teile des Körpers führen.

Durch diese Überlegungen ist die an sich so reine Darstellung *Haeckels* in Gefahr geraten, unkenntlich zu werden (*Strahl, Veit*) und aufzuhören, die Grundlage unserer morphologischen Vorstellungen von der embryonalen Bildung des Wirbeltierkörpers zu bilden. Denn nach dem ursprünglichen Prinzip *Haeckels* ist nicht die Gastrulation, sondern die Gastrula zu vergleichen und Gastrula ist die im Besitz des Urdarms befindliche Darmlarve. Dem-

gemäß haben wir ganz einfach als Gastrulation die Bildung des Urdarmes zu bezeichnen und anzuerkennen, daß zur Erreichung dieses Ziels die Organismen mannigfache Wege einschlagen, die bestimmt werden durch den Dottergehalt des Eies, durch die eigentümliche Art des Wachstums der Anlage, und die uns im einzelnen noch meist unbekannte, aber für jeden Keim wohl verschiedene Leistungsfähigkeit der Furchungszellen (S. 215 und § 82). Das eigentlich Zweiphasische an der Primitiventwicklung der Wirbeltiere ist das Wachstum. Kopf- und Rückenbildung gruppieren sich um zwei verschiedene Wachstumszentren. Überall entsteht das Gehirn (der quere Gehirnwulst) und damit der spätere vordere Pol des Körpers in der Gegend des animalen Poles aus dem Ektoderm. Bis zu diesem Punkt dehnt sich der Urdarm, gleich ob Archenteron oder Deutenteron, aus. Dieser vordere Bezirk des Urdarms bildet später den Kopfdarm. Die Rückenfläche (Rückenmark, Chorda, Urwirbel und bleibender Darm) bildet sich kaudal davon aus je weiter nach hinten desto mehr indifferentem Material (d. h. die erste Differenzierung erscheint immer vorn). Ein Zusammenschieben von Zellmaterial nach der Mitte und ein Zusammenwachsen (Konkreszenz) findet für diesen Teil des Körpers wohl sicher nicht statt; dagegen entsteht der Schwanz dadurch, daß von beiden Seiten Material nach der Mitte zusammengeschoben wird (Schwanzknospe) und sich von da aus in die Länge streckt.

b) Bildung der Anhangsorgane

§ 76. Schon die bisherigen Betrachtungen stehen im Dienste der Unterweisung in den Grundzügen der Säugetier- und Menschenentwicklung. Bei vielen Säugetieren und beim Menschen hat aber die Primitiventwicklung das Besondere, daß sie aufs engste mit der Bildung der Anhangsorgane (Eihüllen) verbunden ist. Die Bildung dieser Hüllen setzt hier bereits mit den frühesten Entwicklungsschritten, ja man kann sagen, bereits mit der Furchung ein, während sie bei Nichtsäugern immer als ein mehr selbständiger Vorgang abläuft. Da nun die Primitiventwicklung der Säugetiere durch diese Komplikation dem Verständnis manche Schwierigkeiten in den Weg stellt, empfiehlt es sich, die Entwicklung der Eihüllen zunächst in ihrem reinen Ablauf zu schildern.

Der Ausgang für die Bildung sämtlicher Eihüllen ist der Dottersack, mit dessen Morphologie sich der Anfänger grundsätzlich vertraut zu machen hat. Nur dann wird ein Verständnis auch der komplizierten Eihüllen möglich sein (Fig. 43).

Der Dottersack ist in seiner Urform die unförmlich verdickte Bauchfläche der Larven. Er entsteht als Überbleibsel der in das Innere aufgenommenen Makromeren. Sobald sich aber das Eidotter nicht mehr mitfurcht, hängt an der Bauchseite eine Dottermasse in Hüllen, die ihn bruchsackartig umfassen.

Ursprünglich ist bei den meroblastischen Eiern der Darm auf der Bauchseite durch das ungefurchte Dotter gebildet. Nachdem der Keim vom Ektoderm umhüllt und die Leibeshöhle sich, von den beiden Mesodermplatten begrenzt, zwischen Entoderm und Ektoderm entwickelt hat, hebt sich der Embryo vom Dotter ab; der ursprünglich allein durch die Rückenfläche gebildete Embryo erhält Seitenflächen und größtenteils auch eine Bauchfläche. Der Darm wird vorn und hinten zum Rohr, bleibt aber dazwischen durch einen Kanal mit dem Dottersack im Zusammenhang. Desgleichen setzt sich aber auch die Körperwand und der zwischen Körper und Darmwand bestehende Spalt der Leibeshöhle in den Dottersack fort.

So finden wir den Dottersack, bestehend aus dem Hautdottersack, dem Darmdottersack und dem dazwischenliegenden Dottersackcoelom. (Extraembryonale Leibeshöhle.) Beide Dottersäcke bestehen aus den gleichen Schichten, wie die Wände des Körpers, in die sie sich fortsetzen, d. h. der Hautdottersack außen aus Ektoderm, innen aus Hautfaserblatt, der Darmdottersack

außen aus Darmfaserblatt, innen aus Entoderm. Die Verbindung zwischen Dottersack und Körper ist bald breit und stumpf, bald mehr rund, wie ein Stiel (Dottersackstiel). Die Verbindung des Dottersackes mit dem Körper ist der Nabel, an dem man naturgemäß den Darmnabel und den Hautnabel unterscheidet. Daß der Dottersack dieser Formen nichts anderes als eine physiologische Ausbauchung des Körpers ist, zeigt sich daran, daß er schließlich völlig in die Wand des Körpers aufgeht. Neben dem wachsenden Körper wird er immer unscheinbarer und bildet schließlich einen Teil der ventralen Fläche des Embryos. Der Darmdottersack schließt dabei die Darmwand, der Hautdotter-

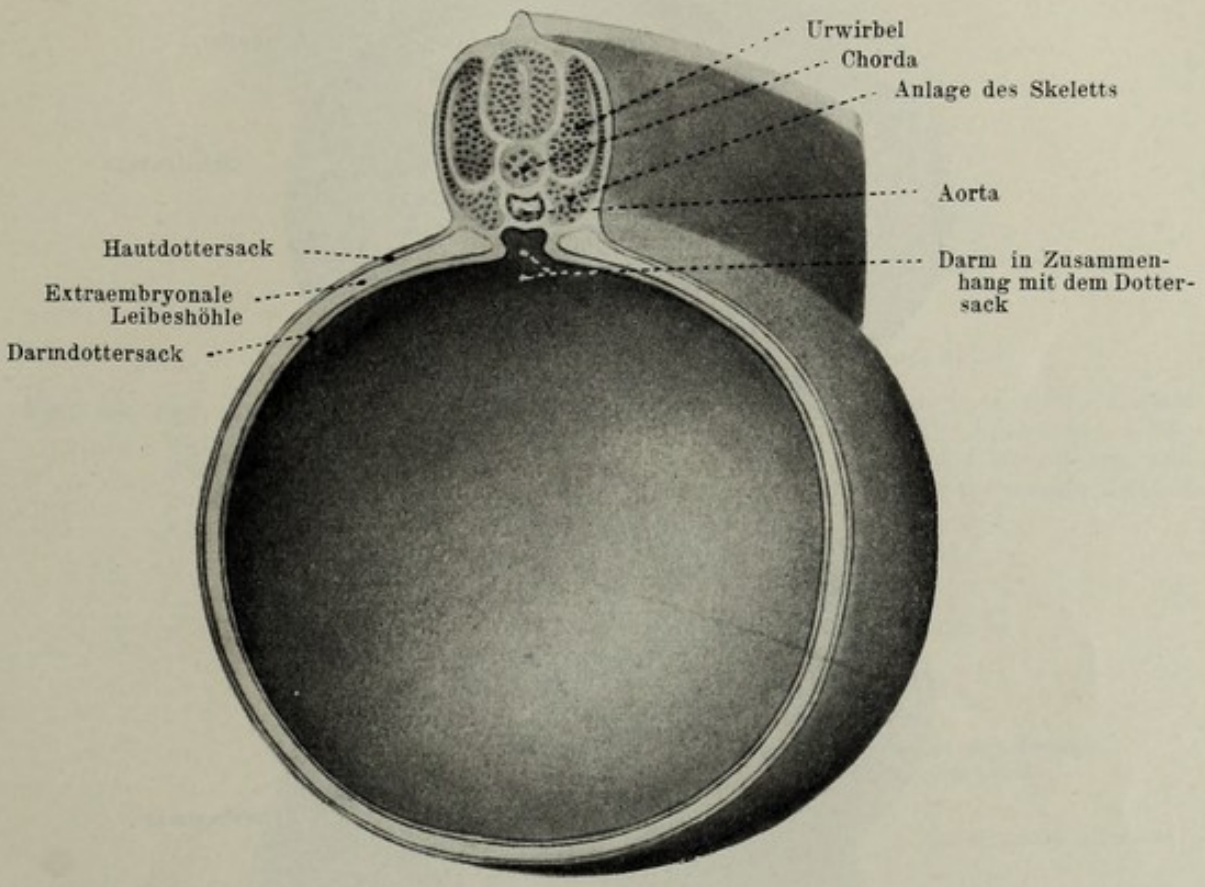


Fig. 43. Schematische Darstellung des Dottersackes eines Forellenembryo. Der Querschnitt des Embryo nach eigenen Präparaten und einer Abbildung im Handbuch von *O. Hertwig*.

sack die Leibeswand, die extraembryonale Leibeshöhle geht in die Leibeshöhle des Körpers auf, der letzte Inhalt des Dottersackes wird Darminhalt und wird resorbiert. Auf einem Umweg bildet sich so aus den meroblastischen Eiern dasselbe Endstadium wie bei den holoblastischen Eiern.

Ist nun der Dottersack auch in morphologischer Hinsicht ein cänogenetisches (S. 240) Gebilde, so ist er in funktioneller Hinsicht ein überaus wichtiges Organ. Er leistet für den Embryo dasselbe, was die dotterreichen Entodermzellen für die holoblastischen Eier leisten. Da die Fische durch Kiemen atmen, so handelt es sich bei ihrem Dottersack nur um Ernährungsaufgaben. Den Transport des Nahrungsmaterials vermitteln die Gefäße, die sich zwischen Entoderm und Darmfaserblatt entwickeln. Vor allem ist zu erwähnen eine jederseits an der ventralen Fläche des Darmes fließende Vene (V. subintestinalis), die mit Nährstoffen beladen zum Herzen fließt, vorher die Leber passierend, das Urbild der Pfortader. Diese Vene besitzt aber folgerichtig hier auch ein extraembryonales Verlaufsstück.

Da sich auch bei den Reptilien und Vogeleiern der embryonale Körper erst indirekt durch Abschnürung von einem ungefurchten Anhang bildet, so ist es

klar, daß auch sie einen Dottersack entwickeln müssen. Die anatomischen Verhältnisse seines Aufbaues sind die gleichen wie dort. Solange der Embryo der Reptilien und Vögel klein ist, ist der gefäßführende Dottersack an der Oberfläche des Eigelbes für den Beobachter sichtbar (das schöne Bild der Area vasculosa des Hühnchens [Fig. 44 oben]). Nur durch das Eiweiß von der Kalkschale getrennt können sich hier die Gefäße auch im Dienste der Atmung bewähren. Wenn aber der Embryo wächst und das Dotter verbraucht worden

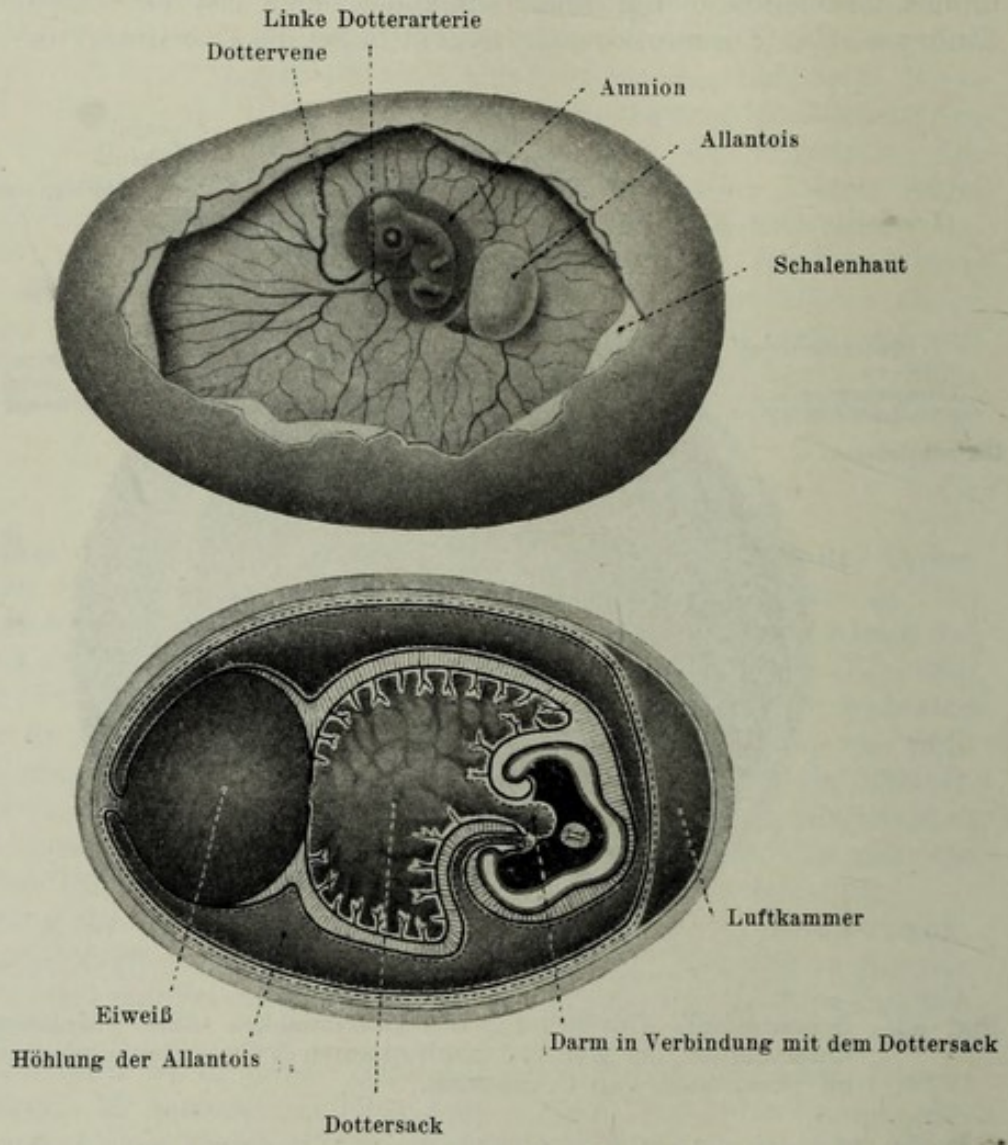


Fig. 44. Eihüllen und Anhangsorgane vom Hühnchen. Oben Totalbild, nach der Natur gezeichnet von Herrn Univ.-Zeichner *W. Freytag*. Unten Längsschnitt eines etwas älteren Eies unter Benutzung einer Abbildung von *Corning*.

ist, kehren sich die Verhältnisse um; der Dottersack wird der Nähe der sauerstoffreichen Luft entzogen und dient nun lediglich nur noch der Ernährung.

Als Ernährungsorgan bildet er sich in feinster Differenzierung aus. Seine Zellen sind wie die Darmepithelien auf Falten, so auf Lamellen (Fig. 44 unten) angeordnet, die ins Dotter hineinragen. Die Zellen des Dotterentoderms beladen sich mit Nährstoffen und geben sie an die Gefäße weiter. Ein Rest des Darmdottersackes gelangt schließlich ins Innere des ausgeschlüpften Tieres, wo er noch längere Zeit nachweisbar ist, um dann ganz resorbiert zu werden.

§ 77. Abweichend verhält sich bei den Reptilien und Vögeln indes der Hautdottersack. Die bei den Fischen spaltförmige extraembryonale Leibeshöhle dringt rings um den embryonalen Körper rückenwärts vor und bildet

die Höhlung der Amnionfalten (zwei seitliche und eine hintere [Fig. 45] Amnionfalte); indem die Faltengipfel sich vereinigen, entstehen zwei Eihüllen, Amnion und seröse Hülle (Chorion). Das Amnion liegt dem Embryo an; dieser schwimmt in der Amnionflüssigkeit. Am Hautnabel geht das Amnion, wie vorher der Haut-

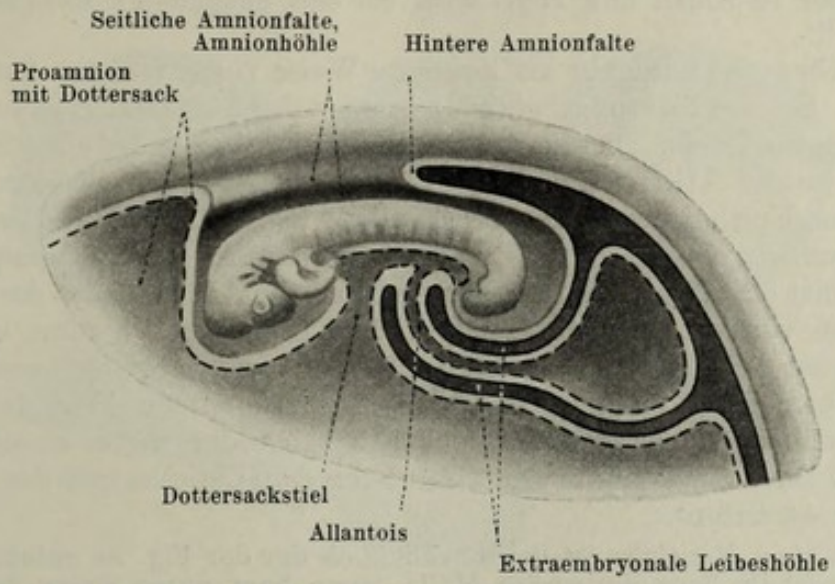


Fig. 45, vgl. auch Fig. 49. Amnionbildung des Kaninchens, schematisiert. Hinten extraembryonale Leibeshöhle, in sie hineinhängend die Allantois. Ektoderm grau; Entoderm unterbrochene schwarze Linie; Mesoderm ausgezogene schwarze Linie. Dottersack hellgrau, extraembryonale Leibeshöhle dunkelgrau.

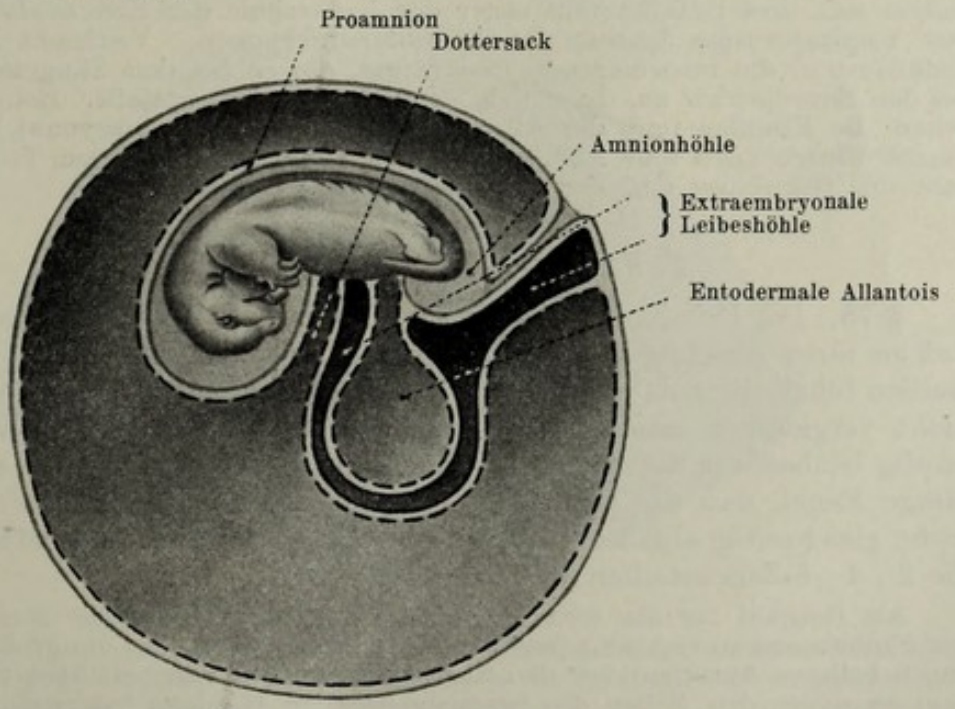


Fig. 46. Eihüllen des Opossum (Didelphys), nach *Selenka*. Töne wie in Abb. 45. Erklärung im Text.

dottersack, dem es ja entspricht, in die Körperwand über. Das Exocoelom trennt Amnion und seröse Hülle (Fig. 45, hinten). Gegen den unteren Eipol hin muß sich das Chorion, das das ganze Ei umhüllt, wie der Hautdottersack verhalten, d. h. es reicht stets so weit, wie das Exocoelom nach abwärts vorgedrungen ist.

Abweichend verhält sich nur das vordere Stück des Amnions. In dieses wächst das Exocoelom anfangs nicht hinein, es muß also hier Ektoderm und Entoderm

unmittelbar aneinanderliegen. Hier, im sog. Proamnion, taucht also der Kopf in den Dottersack ein und überzieht sich mit der Wand des Dottersackes. (Kopfkappe Fig. 45 u. 46.) Es wird aber bei den Sauropsiden das Exocoelom schließlich doch stets so weit vorgetrieben, daß sich auch das Proamnion zu einer echten Amnionfalte umbildet und sich in Amnion und seröse Hülle gliedert. Dies unscheinbare Proamnion der Reptilien und Vögel wird bei den Säugetieren morphologisch bedeutsam (§ 79).

Der Embryo ist nunmehr auf doppelte Weise völlig von der Außenwelt abgeschlossen. Seinem Nahrungsbedürfnis genügt der Dottersack, nicht aber mehr dem Atmungsbedürfnis. Diesem dienstbar entwickelt sich bei allen Sauropsiden gleicher Weise die Allantois. Dies ist eine sich aus dem Enddarm, also aus entodermalem Epithel, entwickelnde Blase, die in der Leibeshöhle liegt (Fig. 44, 45, 46), demnach ebenfalls wie der Darmdottersack einen Überzug aus dem Darmfaserblatt empfängt. Hernienartig wächst die Allantois aus der noch nicht geschlossenen vorderen Bauchwand (aus dem Hautnabel) heraus, und gelangt auf der rechten Seite des Embryo in das Exocoelom, wölbt sich zunächst nach aufwärts neben dem kaudalen Ende des Embryo empor (Fig. 44 oben) und drängt schließlich das gesamte Exocoelom auseinander, wobei sie sich innen an Amnion und Dottersack eng anschließt, außen dem Chorion und der Kalkschale anliegt (Fig. 44 unten).

Der Bau eines Vogeleies ist dann schließlich der der Fig. 44 unten. Unter der porösen Kalkschale liegt die seröse Hülle, dann liegt unter dieser der Sack der Allantois, dessen äußeres Blatt mit der serösen Hülle verwächst. Sein inneres Blatt verwächst mit dem Amnion und dem Dottersack. Das Eiweiß des Eies wird dadurch an einem Pole zusammengedrängt und ebenfalls von der Allantois umgriffen. In der Wand der Allantois entwickelt sich ein neues, das zweite fötale Blutgefäßsystem, der Allantois- oder Nabelkreislauf (zwei Arteriae, eine Vena umbilicalis). Indem sich dies Gefäßsystem unter der Kalkschale des Eies ausbreitet, bildet es das respiratorische System der Amniotenembryonen. Vielleicht kommt diesem Gefäßsystem die resorbierende Bedeutung, die es bei den Säugetieren hat, auch bei den Sauropsiden zu, da es den Rest des Eiweißes umfaßt. Beim Ausschlüpfen gehen die Eihüllen und die Allantois, soweit sie extraembryonal liegt, zugrunde (durch Eintrocknen und Abfallen). Aus dem intraembryonalen Teil der Allantois geht die Harnblase und der Urachus hervor.

2. Primitiventwicklung der Säugetiere.

§ 78. Die Primitiventwicklung der Säugetiere ist dadurch bemerkenswert, daß sie ihren Ausgang zwar von holoblastischen Eiern nimmt, aber zu Endstadien führt, die sich mit den Stadien holoblastischer Eier primitiverer Formen nicht vergleichen lassen. Die ersten Furchungsstadien sind natürlich nicht häufig beobachtet worden und nicht leicht zu beobachten. Sie zeigen die auffällige Regel, daß die weiteren Teilungen der beiden ersten Furchungszellen nicht gleichzeitig ablaufen, so daß sich 3-, 5-, 7- usw. Zellenstadien zwischen die 2-, 4-, 8-Zellenstadien einschieben (*Sobotta*).

Als Beispiel für die weitere Entwicklung stehe hier eine Serie von Stadien der Fledermausentwicklung (*van Beneden*). Schon früh sind einige Furchungszellen durch helleres Aussehen vor den übrigen dunkleren ausgezeichnet (Fig. 47a). Indem zwischen den Zellen des heranwachsenden Haufens Interzellularspalten entstehen (Fig. 47b), wird das helle Material an einen Punkt gedrängt (Fig. 47c). Die Spalträume fließen zu einem Hohlraum zusammen, der nunmehr eine verdickte Platte über sich hat (Fig. 47 c u. 47d), und seinerseits von einer zunächst einfachen, später doppelten Zellschicht umschlossen wird, die auch über die verdickte Zellmasse (Fig. 47c) hinüberzieht. Von der verdickten Zellmasse aus bildet sich eine weitere, anfänglich (Fig. 47c) lockere, später dichtere (Fig. 48) Lage von Zellen als innere Begrenzung des Hohlraumes aus.

Es ist klar, daß die Bezeichnungen Blastula, Ektoderm und Entoderm für ein Gebilde der Figur 47c keinen rechten Sinn geben würden. Denn wenn es eine Blastula wäre, so wäre der Platte verdickter Zellen Nichts an einer Seeigel-

oder Amphioxusblastula vergleichbar; auch wäre der innere Belag an Zellen nicht ohne weiteres verständlich. Wäre die umhüllende Zelllage das Ektoderm, so bestünde dies (Fig. 48) aus zwei Schichten, was ebenfalls zum Bilde einer Blastula nicht paßt.

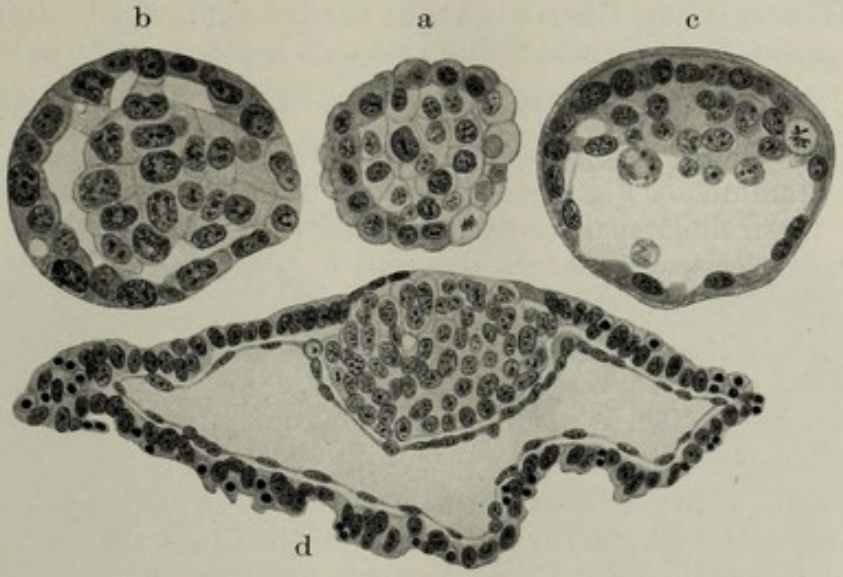


Fig. 47. Furchung, Bildung der Blastozyste und des zweiblättrigen Keimes der Fledermaus (Vespertilio) nach *van Beneden*. Erklärung im Text.

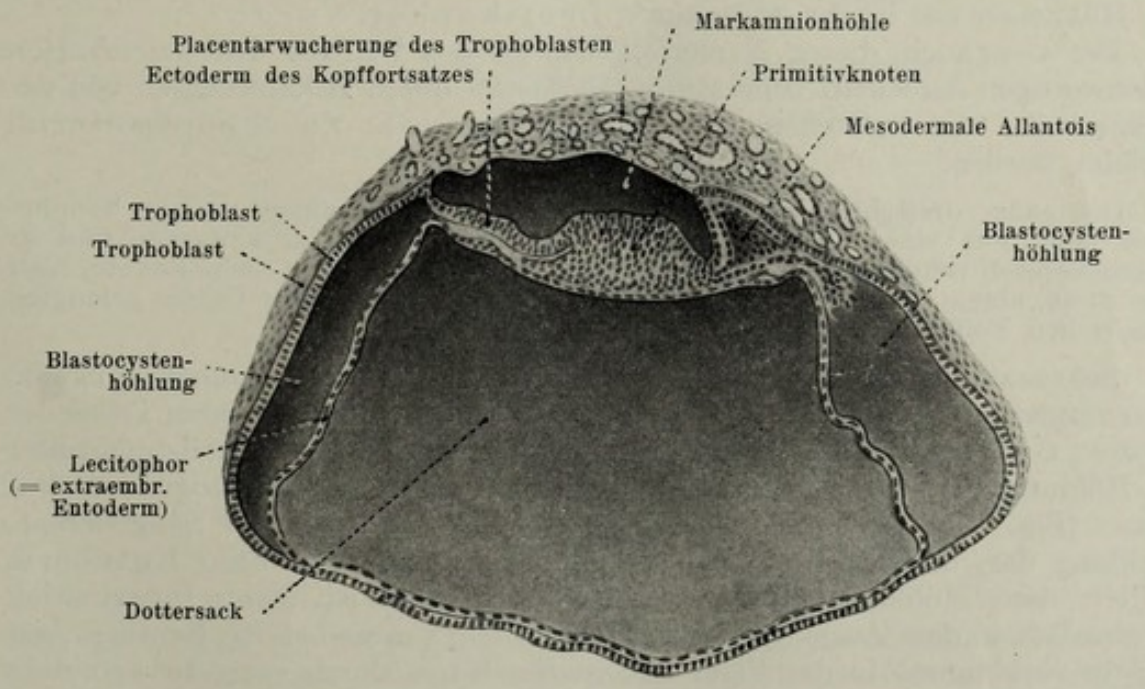


Fig. 48. Vespertiliokeim auf dem Stadium der Bildung des Primitivstreifens und des Kopffortsatzes. Längsschnitt durch die bilateral-symmetrische Anlage, vorderes Ende links. Markamnionhöhle. Diplotrophoblast, Plazentarstelle nach *van Beneden*. Erklärung im Text.

Wohl aber wird Bild 47c, 47d und 48 sofort verständlich, sobald man sich die Höhle mit Dotter gefüllt denkt. Dann nämlich entspricht die verdickte Zellmasse der Keimscheibe, und die den Hohlraum umgebenden Schichten dem (hier [Fig. 48] zweischichtigen!) extraembryonalen Ektoderm und dem Entoderm. In der Tat ist die Entwicklung des Säugetiereies grundsätzlich nur verständlich, wenn man sich klar macht, daß die Säugetierentwicklung in Gang kam, als die Säugetiere dotterreiche Eier be-

saßen, daß aber diese dotterreichen Eier nicht nach außen abgelegt wurden, sondern eine innere Entwicklung durchmachten, etwa so, wie sich heute noch die Salamandereier im Inneren des Uterus zu Salamanderlarven entwickeln. Diese intrauterine Entwicklung hat den Entwicklungsmodus dotterreicher Eier nicht unterdrückt, wohl aber zur Verkleinerung des Eies durch Schwund des Dotters geführt.

Daraus ergeben sich für die Beurteilung dieses wichtigen Stadiums der Säugetierprimitiventwicklung folgende Gesichtspunkte:

1. Das Stadium der Figuren 47 b, c, d, 48 darf nicht als Blastula bezeichnet werden; als Interzellularspalt (virtuell mit Dotter gefüllt) verdient es einen besonderen Namen, als welchen wir den von *K. Rabl* vorgeschlagenen Blastocyste festhalten wollen.

2. Die verdickte Zellmasse ist der Keimscheibe vergleichbar; nur sie liefert Material des embryonalen Körpers. Sie heißt Embryonalschild oder Embryonalknoten. (Nicht zu verwechseln mit dem Primitivknoten des Primitivstreifens.)

3. Die Zellschicht, die zunächst in einfacher Lage die Blastozyste umhüllt, ist extraembryonales Ektoderm und wird Trophoblast genannt. Sobald (12) dieser Trophoblast aus zwei Lagen besteht, heißt er Diplotrophoblast; seine innere Lage ist der Cytotrophoblast, die äußere der Plasmoditrophoblast; die dritte innere Lage (das den Dottersack umhüllende extraembryonale Entoderm des Hühncheneies) ist der sogenannte Lecithophor.

Der Gebrauch dieser Namen ist erwünscht, weil die den bezeichneten gleichwertigen Schichten beim Hühnchen später durch Hinabwachsen von der Keimscheibe aus entstehen, hier aber sofort vom Furchungsmaterial gebildet werden.

Das ganze dreischichtige Gebilde (Fig. 47 nur zweischichtig, weil der Trophoblast noch aus einer Lage besteht) kann außerordentlich groß werden und ist makroskopisch präparierbar. Als man seine Entwicklung noch nicht kannte, hielt man diese, einem Tautropfen ähnlichen Bläschen für die in den Uterus gelangten *Graaff*schen Follikel.

Sehr mannigfach ist auch die Gestalt, die die Blastocyste annehmen kann. Man vergleiche die Bilder 48 und 49c und sehe dabei von den oberen Teilen der Figuren zunächst ab. In beiden Fällen liegt dorsal die Keimscheibe, darunter die Höhlung, die bei der Maus in zwei Schenkel nach oben ausgezogen ist. Das Ganze (Fig. 49c) stellt auf diesem Stadium die Gastrula der Säugetierentwicklung dar, deren Entoderm hier völlig als cänogenetisches Entoderm auftritt, deren Hohlraum also ein reines Deutenteron ist. Echte Invagination ist ebenfalls in dem Ausmaße beobachtet worden, wie sie bei den Reptilien und Vögeln vorkommt. In der Figur 49c ist der Kanal durch echte Invagination entstanden, ein winziges Archenteron, das sich in das große Deutenteron öffnet (Fig. 49c rechts). Der Kanal geht von einer Primitivgrube aus; nach rechts von dieser Grube liegt Primitivstreifengebiet. In Figur 48 ist die Embryonalanlage der Länge nach getroffen, der Kopfteil liegt links. Die Verdickung ist Primitivknotengebiet.

Sehen wir von den weiteren Schicksalen der Eihüllen hier ab, so verläuft die Primitiventwicklung der Achsenorgane (Neurula) ohne wesentliche Unterschiede von der der Reptilien und Vögel. Während sich aber bei den Reptilien und Vögeln die Entwicklung des Embryo und die der Eihüllen besonders darstellen läßt, ist das bei den Säugetieren nicht immer möglich. Die Entwicklung des Kaninchen (Fig. 45, 49a) und der Raubtiere gestattet das allerdings, denn hier ist die Bildungsweise des Amnions und der Allantois die gleiche wie beim

Hühnchen. Das zeigt, daß eine erbliche Formgemeinschaft zwischen Sauropsiden und Säugetieren besteht; sie bilden eben die Gruppe der Amnioten.

§ 79 Der Dottersack wird bei den Säugetieren als Nabelblase bezeichnet. Er kommt in mannigfachen Graden der Ausbildung vor, am größten ist er bei den Beuteltieren, wo er den ganzen Embryo samt Amnion und Allantois umhüllen kann (Fig. 46), so daß es dann der Dottersack ist, der allseitig der Uteruswand anliegt; nächstdem erreicht er bei Raubtieren, Huftieren und Nagetieren

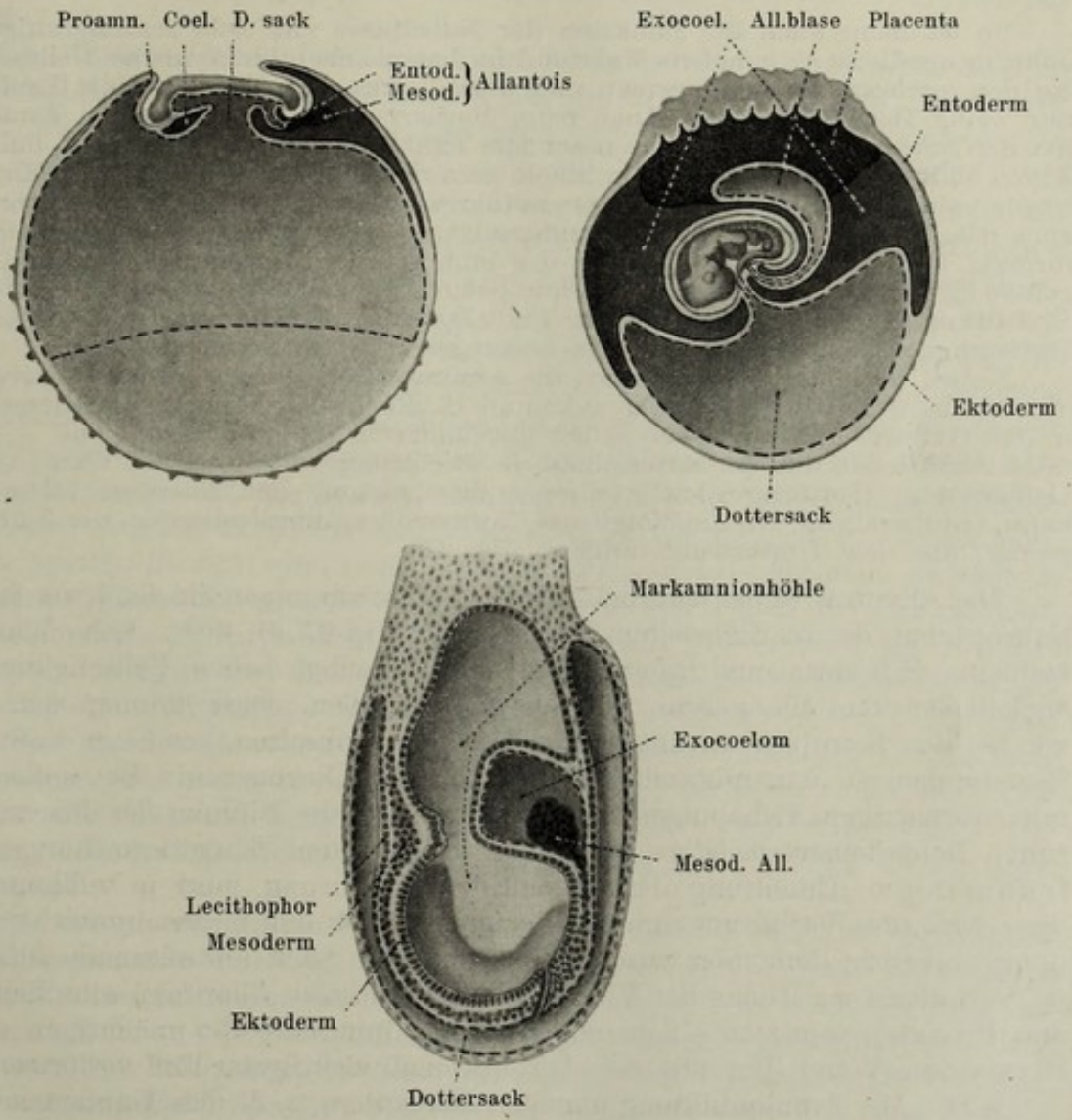


Fig. 49. Typen der Bildung des Dottersackes, der Allantois und des Amnions bei Säugetieren. Links oben Kaninchen nach *van Beneden*. Abweichend von der (schematisierten) Abb. 45 nur die sich auch nach vorn, in die Gegend der Herzanlage, ausbreitende extraembryonale Leibeshöhle. Rechts oben Vespertilio nach *van Beneden*. Unten Maus nach *Sobotta*. Die Töne wie in Abb. 46. Nähere Erklärungen im Text.

Grade mittlerer Größe; sehr klein dagegen ist er bei Primaten und beim Menschen (S. 217). Es scheint, als ob der Dottersack als Ernährungs- und Respirationsorgan hinsichtlich seiner Größe in umgekehrtem Verhältnis zu der Ausbildung der Allantois steht. Die Größe des Dottersackes muß aber auch naturgemäß zur Größe der extraembryonalen Leibeshöhle in umgekehrtem Verhältnis stehen; denn ist, wie bei den Beuteltieren, der Dottersack groß, so kann die extraembryonale Leibeshöhle wie beim Hühnchen auch nur klein sein (46, 49a). Bei anderen Säugetieren (Fig. 49b) dringt das Coelom zwar weiter als in Fig. 49a

vor, aber nicht so weit nach abwärts wie beim Hühnchen. Wo die Nabelblase sehr klein bleibt, schlägt von allen Seiten in typischer Weise das Exocoelom über ihr zusammen, sie hängt dann frei im Exocoelom (Primaten, § 82 und Fig. 56). Für die Beurteilung all dieser Zustände müssen zahlreiche Faktoren herangezogen werden, die eben die Entwicklung der Säugetiere in so mannigfachen Formen erscheinen läßt: Vorherrschen der plazentalen oder Dottersackernährung, frühere oder spätere, vollkommene oder unvollkommene Einbettung des Eies in die Uteruswand.

So ist denn auch die Funktion der Nabelblase eine sehr mannigfaltige. Ernährungsquelle ist sie in hohem Maße und in dem gleichen Sinne wie bei Nichtsäugern bei den eierlegenden Monotremen und überall dort, wo die plazentale Ernährung nur wenig Bedeutung hat. Auch beim Vorherrschen der plazentalen Ernährung hat der Dottersack vielfach eine besondere Ernährungsfunktion dadurch, daß seine Zellen Blutextravasate, die in ihn hinein geraten, als Embryonalnahrung (Embryotrophe) aufnehmen und dem Embryo zuführen (*Sobotta*). Wo er, wie bei Primaten, auch das nicht tut, ist er als rudimentäres Organ allerdings nur ein Zeugnis für die formale Planmäßigkeit im Aufbau des embryonalen Körpers; auch die Dottergefäße legen dafür Zeugnis ab, die sich in jedem Falle, auch bei geringer funktioneller Bedeutung der Nabelblase, anlegen (im Gegensatz zu Sauropsiden ein arterielles Dotterringgefäß und zwei einwärts davon gelegene Dottervenen).

Neben der nutritorischen tritt die respiratorische Funktion des Dottersackes, die ihm ursprünglich ja ebenfalls zukommt (S. 201), auch bei den Säugetieren nicht in den Hintergrund, und zwar in der abgeänderten Art und Weise, daß — da sie intrauterin nicht mit der Atmosphäre in Berührung tritt — seine Wand und ihr Gefäßsystem (Dotterkreislauf) teilweise die Leistung der Allantois übernehmen kann, so überall da, wo die Wand des Dottersackes unmittelbar an das Ektoderm grenzt, also der Uteruswand anliegt (Fig. 46).

Die Allantois ist bei den meisten Säugetierordnungen ein Sack wie bei den Sauropsiden, der ins Exocoelom hineinreicht (Fig. 45, 46, 49 b). Seine Wand besteht aus Entoderm und Splanchnopleura. Zwischen beiden Zellschichten entwickelt sich das Mesenchym mit den Nabelgefäßen. Diese können sich nicht, wie bei den Sauropsiden, unter einer Eischale ausbreiten, gewinnen dafür aber Beziehungen zu den mütterlichen Gefäßen der Uteruswand. Sie senken sich mit zottenartigen Erhebungen in sie ein, worauf die Bildung der Placenta beruht. Bemerkenswert ist es nun, daß sich bei den Säugetierordnungen mit frühzeitiger Einleitung der plazentalen Ernährung, und je vollkommener diese wird, das Verhältnis von entodermalem Sack und mesenchymatöser Wandung umkehrt; denn hier wird der entodermale Sack (entodermale Allantois) im Verhältnis zur Dicke der Wand (mesenchymatöse Allantois) sehr klein, bei den Primaten sogar zu einem engen Gange innerhalb der mächtigen mesenchymatösen Wand (Fig. 56), die als funktionell wichtigster Teil vorherrscht.

§ 80. Die Amnionbildung mancher Säugetiere, z. B. des Kaninchens, läßt sich wie gesagt leicht auf diejenige der Vögel zurückführen; hier (Fig. 45, 49 a) besteht Übereinstimmung auch darin, daß der Vorgang, der die echte Amnionfaltung einleitet, nämlich das Vordringen des Exocoeloms, am Kopfe anfänglich unterbleibt (Proamnion, Prokalymma); dieser letztere Zustand erhält sich beim Kaninchen auch später und erreicht bei einigen Beuteltieren (Fig. 46) einen so hohen Grad, daß das Amnion nur von Ekto- und Entoderm gebildet wird, der Embryo selbst also im Dottersack steckt. In den meisten Ordnungen entsteht durch weiteres Vordringen des Exocoeloms aber ein echtes Amnion wie bei den Reptilien und Vögeln. Wegen der grundsätzlichen Bedeutung für die Bildung der Eihüllen des Menschen, und weil dadurch auch Licht auf das Wesen der Amnionbildung überhaupt fällt, muß aber ein besonderer Modus der Amnionentstehung noch zur Besprechung gelangen. Es ist das derjenige Vorgang, auf den wir uns beim Beginn unserer Darstellung (§ 76) der Eihüllen bezogen haben. Bei einigen Säugetierordnungen nämlich (Nagetiere, Insektivoren, Chiropteren,

Primaten, Mensch) tritt die Amnionhöhle nicht als Folge des Faltenverschlusses auf, sondern als Höhlenbildung innerhalb der Zellenmasse des Embryonalknotens.

Diese Höhle ist demnach anfänglich ein Interzellularspalt innerhalb eines geschichteten Epithels. Er tritt innerhalb des Knotens (Fig. 47d) auf und hebt später (Fig. 48, 49c) die Deckschicht von dem Rest des Knotenmateriales ab. Der Boden des Spaltes wird daher von der Oberfläche des Embryo (der Keimscheibe) gebildet, auf der sich später die Medullarfalten erheben. (Die Epithelzellen kehren ihre freie Fläche gegen die Höhle.) Die Decke wird vom Trophoblasten gebildet.

Man hat diese Höhle Markamnionhöhle (primäre Amnionhöhle, falsche Amnionhöhle) genannt, weil ihre Räumlichkeit mehr umfaßt, als bei einer echten Amnionhöhle statthaft wäre; denn erst wenn sich die Medullarfalten geschlossen haben, ist der Räumlichkeit nach eine echte Amnionhöhle vorhanden. Als echtes Amnion dürfen wir diese Bildung aber selbst dann erst bezeichnen, wenn sie auch aus den beiden Schichten besteht, aus denen sich der Hautdottersack zusammensetzt, d. h. wenn das Ektoderm außen eine Umhüllung durch Mesoderm empfangen hat. Dies geschieht grundsätzlich in gleicher Weise wie bei den Vögeln; die Leibeshöhle dringt extraembryonal vor (Fig. 49a rechts, Fig. 48 rechts) und spaltet das Mesoderm. Sobald die extraembryonale Leibeshöhle das Amnion ganz umgibt, ist auch die seröse Hülle gebildet. Ihre äußere Schicht ist der Trophoblast; er bildet epitheliale Zotten (Primärzotten Fig. 56a), in die das Mesenchym (sekundäre Zotten) eindringt; daher die Bezeichnung Chorion, Zottenhaut. An dem ektodermalen Bestandteil des Chorions, d. h. dem Trophoblasten, werden (S. 206) zwei Lagen unterschieden: die Deckschicht, die sich als Synzytium (Plasmodium) anlegt (Plasmoditrophoblast) und die tiefe Schicht, die aus einzelnen Zellen besteht (Cytotrophoblast). Der Trophoblast in seiner Gesamtheit entfaltet bei den plazentalen Säugetieren gewebslösende und gewebszerstörende Wirkungen. Dadurch schafft er der wachsenden Fruchtblase Raum und erzeugt Gewebstrümmer, deren Elemente durch die Trophoblastzellen aufgenommen, direkt oder durch Vermittlung des Dottersacks, in den sie dann zunächst hineingelangen (z. B. Maus, *Sobotta*), den embryonalen Gefäßen zugeführt werden und dann zur Ernährung des Embryos dienen (Embryotrophe).

§ 81. Wenn wir nun auf dem Standpunkt stehen, daß alle organischen Formbildungen eine Kontinuität und Einheit der Entwicklung und zugleich auf all ihren Stadien funktionellen Wert zeigen müssen, so tritt die Frage nach der formalen Bedeutung der Eihüllen in den Vordergrund des Interesses. Wie und auf welchen Wegen ist es dazu gekommen, daß die Embryonen der Amnioten in einer mit Flüssigkeit gefüllten Amnionhöhle schweben, und daß ein sekundäres Ernährungssystem (Nabelkreislauf) in der Wandung einer Blase (Allantois) seinen Weg in die seröse Hülle (Chorion) findet, um sich in der Uteruswand zu dem vollkommensten Ernährungsapparate, der sich denken läßt, auszubilden? Die Antworten auf diese Frage sind, wie alle großen morphologischen Ableitungen, rein hypothetisch und müssen es sein, da niemand bei der Entwicklung dieser Dinge dabei gewesen ist und die kausalen Zusammenhänge, historisch abgelaufen, heute nicht mehr rekonstruierbar, nur durch Vergleichung und Kombination erschließbar sind. Eine solche Kombination kann natürlich in mannigfacher Weise erfolgen, aber sie wird sehr verschiedenen Erkenntniswert besitzen, je nachdem die Gesamtheit der beobachteten Tatsachen dadurch erfaßbar wird und alle Erscheinungen in ursächlichen Zusammenhang gesetzt werden können. Als Grundvoraussetzung aller Hypothesen über die Phylogenese der Eihüllen muß unter allen Umständen die Einheitlichkeit ihrer Entstehung angenommen werden. Es ist wissenschaftlich unannehmbar,

sich vorzustellen, daß die Eihüllen, die in ihren Endstadien so völlige Übereinstimmung darbieten, mehrmals unabhängig voneinander entstanden sein sollen; wir müssen ferner voraussetzen, daß nur das geschlossene Amnion als mit Flüssigkeit gefüllte Blase einen biologischen Wert für den Embryo besitzt und seit je besessen haben kann. Denn nicht die entstehenden Amnionfalten konnten als wertvoll vererbt werden, sondern die geschlossene Amnionhöhle besaß den Wert, daß sich die an der Luft zur Entwicklung gelangenden Eier unabhängig vom atmosphärischen Druck so entwickeln konnten wie diejenigen Eier der Fische und Amphibien, die sich innerhalb einer tertiären Eihülle (Gallertschale u. a.) im Wasser entwickelten. Mit Recht hat man das Auftreten der Veränderung des umgebenden Mediums, den Zeitpunkt, wo die Tiere ihre Eier nicht mehr in Gewässer, sondern auf dem Lande ablegten, als den angesehen, in dem die Bildung des Amnions eingetreten sein muß; denn die an der Entwicklung im Wasser angepaßten Eier kann man sich schwerlich einer Entwicklung unterworfen denken, bei der der atmosphärische Druck den Keim zerpressen mußte, wofern nicht eine Kompensation eintrat.

Hier aber liegen nun die großen Schwierigkeiten der Hypothesenbildung, bei der man zwei Wege beschreiten kann, je nachdem man die Eihüllen der Sauropsiden oder die der höheren Säugetiere als primäre ansieht. Nimmt man ersteres an, so fehlen alle geschlossenen Anfangsstadien, nimmt man letzteres an, so würden diejenigen Säugetierordnungen, die wir als die höchststehenden ansehen, die primitivsten Entwicklungsvorgänge bewahrt haben müssen. Wie sich aus zahlreichen Erwägungen ergibt, ist dieser Schluß keineswegs unmöglich, so daß wir auf diesem Wege immerhin noch am ehesten zu einer einheitlichen Erfassung der Phylogenese der Eihüllen der Amnioten gelangen können.

Auf dem ersten Weg ist mannigfach versucht worden, zu Einsichten über das Wesen der Amnionbildung zu kommen. Die Annahme, daß sich Falten erhoben hätten, um später die Hülle für ein Wasserbad des Embryos zu bilden, die höchstens vom Standpunkte des Lamarckismus aus vertretbar ist, überträgt lediglich die Befunde beim Hühnchen auf eine vermutete Stammesgeschichte, ohne wichtigen morphologischen Tatsachen gerecht werden zu können, wie vor allem der des „Proamnion", d. h. der Tatsache, daß der Kopf aller Sauropsidenembryonen anfänglich im Dottersack steckt. Man hat weiter mechanische Hilfsursachen vorausgesetzt: Die Ausbildung der Allantois sollte die Erhebung der Falten herbeiführen, wogegen sehr entschieden spricht, daß es Amnionbildungen gibt, die der Allantoisbildung vorhergehen. Eine weitere Vermutung ist die, daß der sich an der Luft entwickelnde Embryo in das spezifisch leichtere Dotter hineingesunken sei und sich dadurch mit Falten umgeben habe, wogegen der von *Semon* erbrachte Nachweis spricht, daß der Embryo spezifisch leichter ist, als das Dotter. Man hat (*Semon*) auch vermutet, daß das nach abwärts gerichtete Wachstum des Kopfendes, das bei den Amnioten stärker ist, als bei den Anamniern, den Kopf in den Dotter einbohre und dadurch die vordere Amnionfalte erzeuge. Dies zugegeben, bliebe doch die Bildung des Gesamtamnions noch unerklärt, so daß auf diesem Wege nicht zum Ziele gelangt werden kann. Die Schwierigkeiten vergrößern sich, wenn nun die Verhältnisse der Säugetiere von den uns eben völlig unbekannten primären Bildungsvorgängen abgeleitet werden sollen. Wenn man die intrauterine Entwicklung als Anlaß der besonderen Bildung bei Säugetieren annimmt, so bliebe immer zu fragen, warum das Kaninchen seine Eihüllen so bildet wie das Hühnchen, während andere eine Markamnionhöhle bilden, wieder andere Zwischenstadien zwischen beiden durchlaufen. Vor allem tritt hier die Frage nach dem Ausgang der Allantoisbildung in den Vordergrund. Man könnte daran denken, daß die respiratorische Funktion des Harnsackes an sich nicht wunderbarer sei, als die der Kiemen und des Vorderdarms, denn es wohne ja dem Darmepithel die Fähigkeit zu respiratorischer Leistung inne; und wie der Kopfdarm die Kiemen, der Vorderdarm die Lungen bilde, so könne der Enddarm eine „Kloakenlunge" differenzieren, die sich zum Nabelgefäßsystem verhalte wie die Bronchialwand zum Lungengefäßsystem. Hiergegen ist aber der triftige Einwand zu erheben, daß bei der Allantois der Gaswechsel nicht, wie bei der Lunge, zwischen Gefäßsystem und Inhalt der Blase, sondern zwischen Gefäßsystem und Außenwelt geschieht. Die

entodermale Allantois als Harnsack bleibt uns genetisch unverständlich, wenn wir sie, wie beim Hühnchen oder Kaninchen als Hauptbestandteil des Organes ansehen, in dessen Wand sich zufällig das respiratorische Nabelgefäßsystem entwickelt habe; umgekehrt würde uns eine mesodermale respiratorische Allantois, wie sie bei den meisten Säugetieren und beim Menschen besteht, physiologisch verständlich sein, sofern wir irgendeinen Ausgangszustand für die mesodermale Allantois wahrscheinlich machen könnten, bei dem die entodermale Blase an Bedeutung zurücktritt.

Einen solchen Ausgangszustand glaubt eine neuere Hypothese (*de Lange*), die im Anschluß an eine ältere (*Hubrecht*) entworfen worden ist, wahrscheinlich machen zu können. Damit gewinnt sie die Möglichkeit, die gesamte Eihüllenmorphologie einheitlich zu erklären. Wenn auch sie noch manche Lücken hat und nicht alle Schwierigkeiten bewältigen kann, so ist sie doch allgemeinerer Beachtung durchaus wert. Der Kern dieser Hypothese ist die Annahme, daß die ältesten Amniotenformen Eier besessen haben, die mit tertiären Eihüllen versehen gewesen seien und ähnlich wie z. B. die Eier der Salamander ihre Ent-

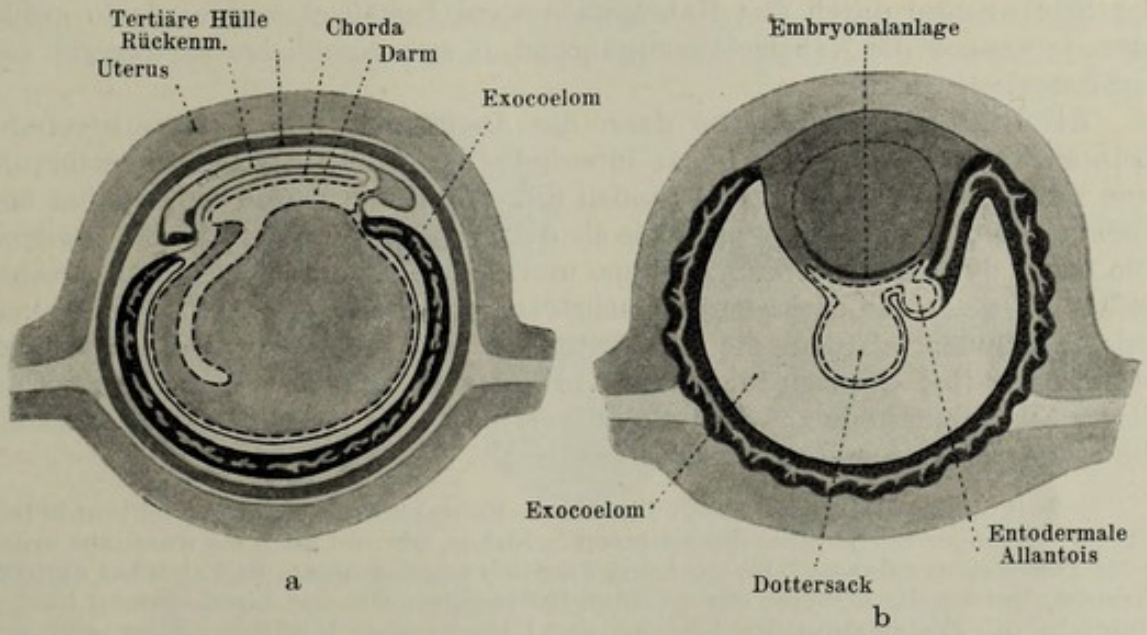


Fig. 50. Schemata zur Erläuterung der Phylogenese des Amnions nach der Auffassung von *de Lange*. Erklärung im Text. Links ein Amphibienembryo (nach *de Lange*), eingeschlossen in die tertiäre Eihülle (Dotterhaut) und im Uterus liegend. Extraembryonales Hautfaserblatt mit respiratorischem Gefäßsystem. Rechts ein Säugetierkeim (breite graue Linie) mit Dottersack und entodermaler Allantois in der extraembryonalen Leibeshöhle. Deren Darmfaserblatt ohne Zwischenlagerung einer tertiären Eihülle unmittelbar an der Uteruswand. Starke Wucherung des Ektoderms (breites graues Feld), führt die Embryonalanlage in die extraembryonale Leibeshöhle hinein (Entypie). Der punktierte Kreis umgrenzt den späteren Interzellularspalt, der zur Markamnionanlage wird. Diese Abbildung nach der Beschreibung von *de Lange* frei entworfen.

wicklung im Uterus vollendet hätten. Ein solches Ei (Fig. 50a) habe seinen ganzen Hautdottersack in funktioneller Anpassung zu nutritiver Leistung ausgestaltet, indem von der ventralen Urmundlippe her das Gefäßsystem der Somatopleura stärker entwickelt worden sei; hierdurch habe sich die Möglichkeit eines Stoff- und Gaswechsels mit der Wand des Uterus ergeben.

Hieran soll sich ein weiteres Stadium geschlossen haben, das (Fig. 50 b) nach Schwund der tertiären Eihüllen den Hautdottersack in unmittelbare Berührung mit der Uteruswand gebracht habe. Die neue Ernährungsquelle trägt zur Verringerung des Nahrungsdotters bei, der Dottersack wird kleiner, die extraembryonale Leibeshöhle dadurch größer. Der Hautdottersack wuchert stark, sein Mesenchym entwickelt das Nabelgefäßsystem, das an der ventralen Urmund-

lippe zu den stärkeren Stämmen der Nabelgefäße zusammentritt; seine Deckschicht und sein Ektoderm werden zum Trophoblasten, der zur Uteruswand in innigere Beziehungen tritt. Vor allem aber bringt der Schwund der tertiären Eihüllen den Embryo um seine geschlossene Hülle, in deren Schutz er sich bei den Anamniern entwickelt hatte, und läßt gleichzeitig den Embryo unmittelbar an die Uteruswand gelangen. Die Hypothese nimmt an, daß starkes Wuchern des Ektoderms bei frühzeitiger Festsetzung des Eies im Uterus die Embryonalanlage nebst kleinem Dottersack in die jetzt große extraembryonale Leibeshöhle hineingedrängt und dabei konkav gebogen habe (Entypie der Embryonalanlage). Die entodermale Allantoisblase nehme die bei der Entwicklung entstehenden Stoffwechselprodukte auf und bewahre sie bis zur Entbindung des Uterus von der Frucht. Entodermale und mesodermale Allantois sollen nach der Hypothese weiterhin in dem Zusammenhange stehen, daß jene als Rezeptaculum der Stoffwechselprodukte desto kleiner sei, je ausreichender der Stoffwechsel durch das Nabelgefäßsystem bewältigt werde; desto größer aber, je weniger die Nabelgefäße ernährend, je ausschließlicher sie dagegen rein respiratorisch wirkten.

Als drittes Stadium wird dann die Ausbreitung der extraembryonalen Leibeshöhle angesehen, nachdem innerhalb der soliden Ektodermwucherung eine interzellulare Höhlung entstanden sei. Hierdurch würde unmittelbar eine Form der Eihüllen geboten sein, wie sie die Primaten und der Mensch besitzen. Die Stelle der ventralen Urmundlippe und die stärkste Wucherung der Nabelgefäße würde sich an dem sogen. Bauchstrang (Haftstiel, S. 218) der Embryonalanlage befinden, an dem die Ausbreitung der extraembryonalen Leibeshöhle naturgemäß ihre Grenzen finden muß. Die Markamnionhöhle ist dann, bis auf diesen Zusammenhang am Haftstiel, überall von dem Hautdottersack getrennt, die entodermale Allantois ist ein enger Spalt.

Soweit liegen die Dinge auch für unser kausales Verständnis nicht unbefriedigend. Weniger befriedigen die weiteren Schlüsse, obwohl auch sie durchaus ernsthafte Diskussion zulassen. Es wird nun nämlich angenommen, daß sich bei anderen Formen, welche die Entypie als ererbten Entwicklungsmodus überkommen hätten, nunmehr die Festsetzung des Eies an der Uteruswand verspäte. Hier soll sich dann die Entypie ausgleichen, ehe die Festsetzung im Uterus erfolge. Die Embryonalanlage nehme gestreckte Form an, die Decke der Proamnionhöhle verdünne sich und es liege der Schwerpunkt jetzt in der Entwicklung der extraembryonalen Leibeshöhle, wodurch es zur Bildung der Amnionfalten, komme. Die Verzögerung der Einleitung trophoblastischer Ernährungsvorgänge, die auf der einen Seite die Aufhebung der Entypie ermögliche, führe kompensatorisch andererseits zu stärkerer Ausbildung des Dottersackes und der entodermalen Allantois. Das Proamnion sei dann die letzte Andeutung einer Entypie des Kopfteiles des Keimes. So gelangt dann die Hypothese dazu, anzunehmen, daß die innigste und ganz früh eintretende Beziehung zwischen Uterus und Keim stammesgeschichtlich die älteste, und daß die unvollkommeneren Plazentarbildungen und schließlich der Mangel einer solchen Einrichtung stammesgeschichtlich die jüngeren seien. Oviparität wie bei den Monotremen und Sauropsiden sei dann das späteste Stadium gewesen, so daß der Dottersack der Embryonen dieser Tiere nicht unmittelbar dem Nahrungsdotter der Amphibien gleichwertig sei, sondern auf dem Umwege über tertiäre dotterarme Eier der höheren Säugetiere als tertiär dotterreiches Gebilde entstanden sei.

Dieser ganzen Ableitung widerspricht zur Zeit die Tatsache, daß keines der uns aus der Perm- oder Triaszeit bekannten fossilen Tiere in seinen lebenden Verwandten eine Embryonalentwicklung zeigt, die an die primitive Säugetierentwicklung anklingt, daß wir im Gegenteil diejenigen Formen, die dann die primitivste Embryonalentwicklung hätten, erdgeschichtlich erst ganz spät auftreten sehen. Allerdings zeigen die primitivsten Reptilien (*Hatteria*) in der Tat eine Amnionentwicklung, die merkwürdig an die Bildung einer Markamnionhöhle anklingt (vgl. Schauinsland bei *Hertwig*); auch ist zu bedenken, daß die Primitiventwicklung der Säugetiere, ja besonders die des Menschen in vielen Punkten primitiver ist als die der Vögel (z. B. § 74), so daß an sich die Überlegungen, auf denen jene Hypothese fußt, nicht ganz in der Luft schweben. Wir müssen bedenken, daß der stammes-

geschichtliche Zusammenhang zwischen Amphibien- und Amniotenorganisation nicht bei den Salamandern liegt, sondern wahrscheinlich sehr viel tiefer bei den uns nur fossil erhaltenen Stegocephalen, und daß (§46) der genealogische Zusammenhang der Formen jedenfalls sehr viel komplizierter ist, als die einfachen Stammbaumlinien glauben lassen. Es wäre sehr kurzsichtig, über die Phylogenese der Eihüllen lediglich auf Grund der uns bekannten Embryonalentwicklungsvorgänge zu urteilen, da uns von der Embryonalentwicklung der Stegocephalen und der fossilen Reptilien naturgemäß gar nichts bekannt ist.

Ob die innerhalb von Ichthyosaurierskeletten vorgefundenen Reste kleiner Skelette solche von intrauterin liegenden Embryonen oder solche gefressener Tiere sind, ist zweifelhaft; wahrscheinlich ist letzteres der Fall (*Abel*).

3. Primitiventwicklung des Menschen.

§ 82. Ein wissenschaftliches Verständnis der Primitiventwicklung des Menschen ist dann erreicht, wenn man in seiner Neurula die Neurula der Wirbeltiere wiederfindet und den Weg klar übersieht, auf dem es zu ihrer Bildung kommt. Züge der Primitiventwicklung der Säugetiere mischen sich hier mit rein hominiden. Natürlich kann es sich im Rahmen unserer Darstellung nur

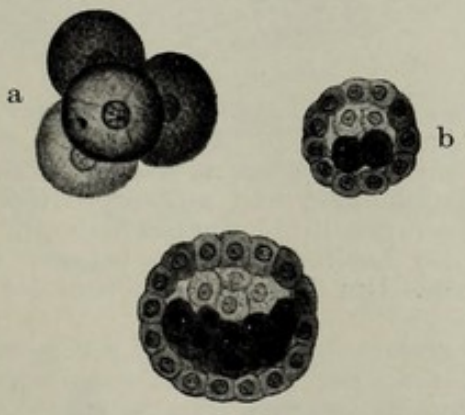


Fig. 51. Hypothetische, schematisierte Furchungs- (*a*) und Morulastadien (*b*, *c*) vom Menschen. Die frühzeitig beginnende Determinierung der Furchungszellen ist in *b* und *c* durch 4 verschiedene Töne (vgl. die Erklärung zu Fig. 45) angedeutet. Ganz hell prospektive Entodermzellen (Dottersack, Lecitophor), hellgrau embryonales Ektoderm, dunkelgrau Trophoblast, schwarz extraembryonales Mesoderm. Das Stadium *c* entspräche demjenigen von Fig. 47b, wenn man Bild 51c mit dem oberen Pol nach rechts herumdreht; die ganze Zellmasse (hellgrau, dunkelgrau, schwarz) liefert den Knoten. Die Töne in 51b u. c sind schematisch angemalte Unterscheidungsfarben, die Töne 51a und Fig. 47 sind natürliche optische Verschiedenheiten der Zellen, was bei der Betrachtung der Figuren nicht verwechselt werden darf. Wahrscheinlich liefert eine der dunklen Zellen aus 51a einen Teil des Lecitophors, die drei anderen Zellen alles übrige.

um eine kurze Demonstration handeln, die an der Hand von Skizzen das Typische und spezifisch Hominide zum Ausdruck bringt und die Möglichkeit gewährt, in der einschlägigen Literatur und an Präparaten leichter in den überaus schwierigen Stoff einzudringen.

Fig. 51a, b, c sind hypothetisch, da wir die Furchung weder vom Menschenei noch von Primateneiern kennen. Die einzige Ausnahme ist das von *Selenka* an einem Affenei (Cercopithecus) gefundene Zweizellenstadium. Dies zeigt eine größere helle und eine kleinere dunkle Zelle. Die Übereinstimmung dieses Stadiums mit dem von anderen Säugetieren bekannten (Maus, *Sobotta*) ist sehr groß, so daß wir auch für die Menscheneifurchung gleichen Ablauf annehmen dürfen. Das Menschenei mit $^2/_{10}$ mm Durchmesser ist eines der kleinsten tierischen Eier. Fig. 1a gibt ein Vierzellenstadium wieder; es zeigt die bei allen

Plazentaliern (*Sobotta*) wiederkehrende Lagerung von drei unteren und einer oberen Zelle. Die Zellen sind rundlich, nahezu gleich groß; zwei sind dunkelgranuliert, zwei sind hell. Fig. 1b und 1c stellen Furchungsstadien mit beginnender Spaltbildung dar, etwa entsprechend dem Stadium der Fledermausentwicklung. Fig. 47b. Sichtbar ist der Trophoblast und der Embryonalknoten.

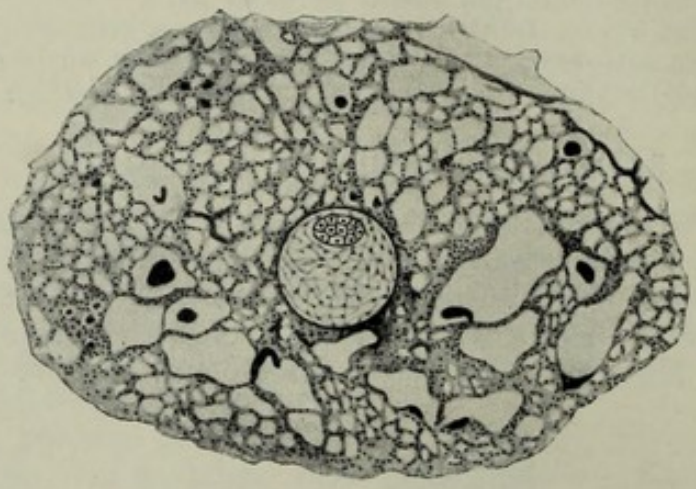


Fig. 52. Schema des Eies von *v. Möllendorff* in der Auffassung von *Grosser* (Ergebnisse d. Anat., Bd. 25, Fig. 4. 1924). Uteruslichtung und Implantationsstelle im Bilde oben zu denken. Die wabige Schicht um das Ei herum ist Trophoblast und zerstörte Uterusschleimhaut. Differenzierung der Zellen des Embryonalknotens im Ektoderm und Dottersack (entodermale Lecitophorzellen) bei der schwachen Vergrößerung nicht zu erkennen. Um diese Zellen herum das fein gestrichelte Gewebe des Magma.

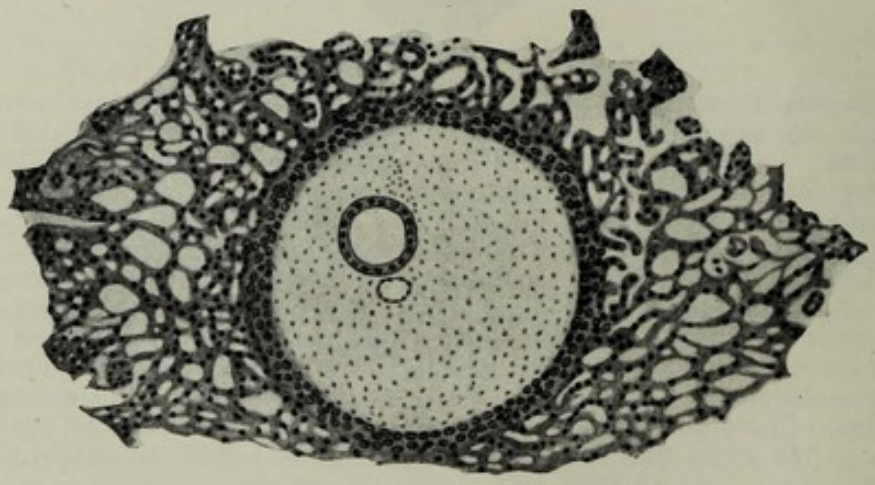


Fig. 53. Schema des Eies von *Bryce* und *Teacher* nach *Grosser*, ebda Fig. 6. Die ektodermalen Zellen haben in sich den Interzellularspalt der Markamnionhöhle entstehen lassen, die Entodermzellen den darunter liegenden Dottersack. Die extraembryonale Leibeshöhle mit Magma gefüllt (punktiert); dies und die gleiche Bildung in Fig. 52 auf die schwarz getönten Zellen der Fig. 51c zurückzuführen. Ebenso weist die Markamnionhöhle auf die hellgrauen, der Dottersack auf die hellen, der Trophoblast auf die dunkelgrauen Zellen dieser Figur zurück.

An letzterem sind drei Zellarten differenziert (hypothetisch!): eine obere, die die späteren Elemente des embryonalen Ektoderms entstehen läßt, eine mittlere, die das embryonale Entoderm und den Dottersack entstehen läßt und eine untere, die das extraembryonale Mesoderm aus sich hervorgehen läßt. Wahrscheinlich findet bereits auf dem Zweizellenstadium der Säugetierfurchung eine

Zerlegung der Potenzen statt (S. 200). Fig. 52 stellt das jüngste bekannte menschliche Ei (11 Tage alt) dar, das *v. Möllendorff* in der Implantationsstelle

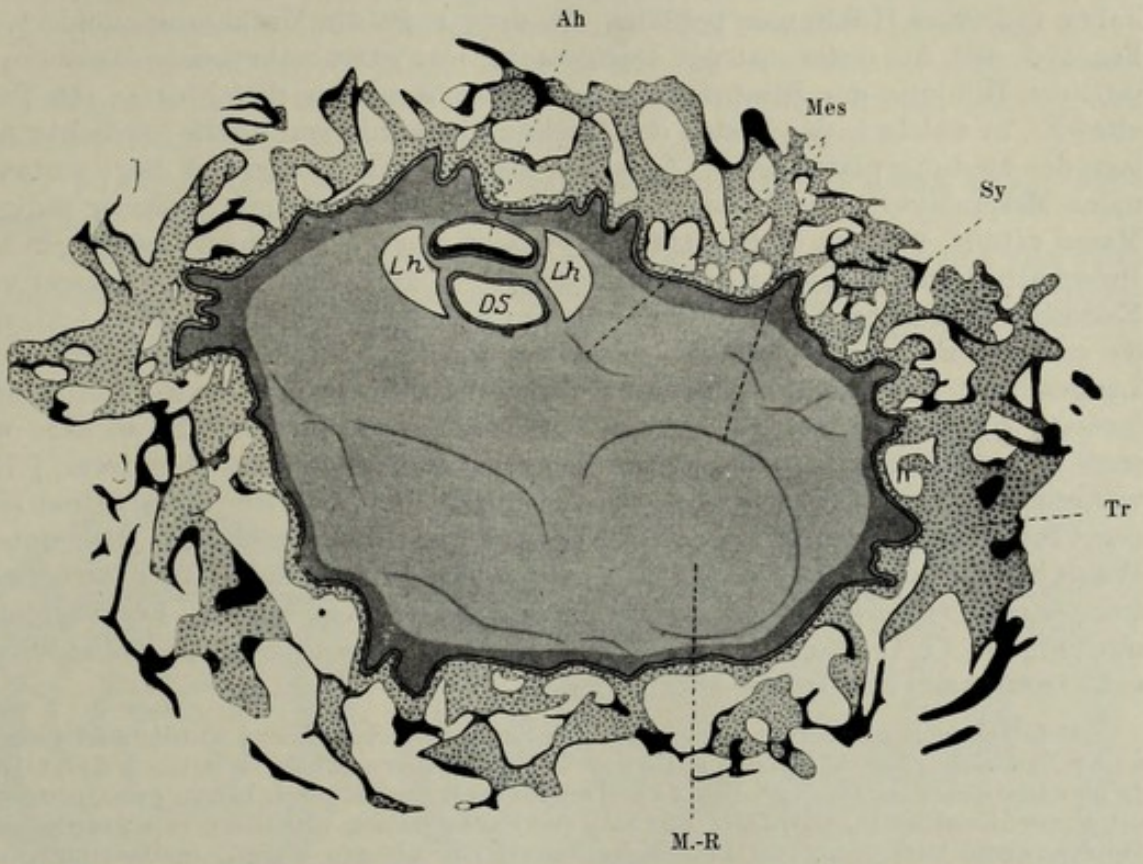


Fig. 54. Schema des Petersschen Eies nach *Grosser*, ebda Fig. 7. Erklärung im Text. *Ah* = Markamnionhöhle; *DS* = Dottersack; *Lh* = extraembryonale Leibeshöhle; *Mes* = Mesenchym; *MR* = Magma reticulare; *Tr* = Trophoblast; *Sy* = Syncytium desselben (Abkömmling seiner oberen Schicht, des Plasmoditrophoblast.)

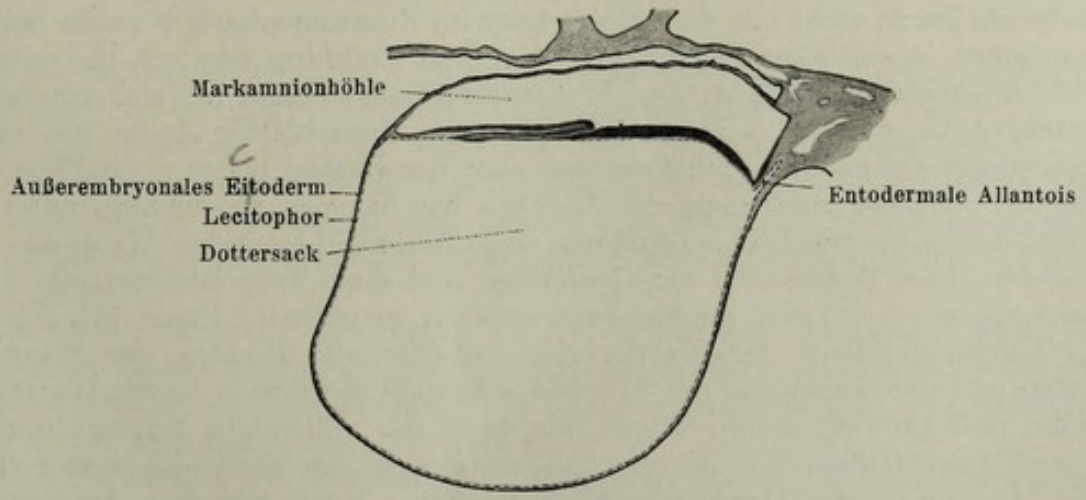


Fig. 55. Längsschnitt durch das Ei von *Rossenbek*. (Zeitschr. f. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 68, 1923.) Erklärung im Text.

der Uteruswand gefunden hat. Die Figur zeigt dies wichtige Stadium in der für unsere Zwecke unwesentlichen Modifikation von *Grosser*. Der Trophoblast hat sich gewaltig entwickelt und hat (in situ gedacht) die Uterusschleimhaut bereits weitgehend zerstört. Der Keim zeigt den Knoten in ektodermale

und entodermale Elemente differenziert. Extraembryonal hat sich eine mesenchymatische Masse mächtig entwickelt (s. u. Magma reticulare). Figur 53 stellt das zweitjüngste der bekannten Eier (15 Tage alt) dar. Innerhalb des Knotens haben sich zwei Höhlungen gebildet: die dorsale ist die Markamnionhöhle (vgl. Fig. 47d, 48), die untere ist der Dottersack. Das extraembryonale Mesenchym füllt die Höhlung der Blastozyste aus. Figur 54 ist das drittjüngste (18 Tage alte) Ei, in welchem der Boden der Markamnionhöhle bereits die verdickte Anlage der Medullarplatte zeigt. Zwischen ihr und dem Dottersack liegt embryonales Mesenchym. Die Blastozyste ist von einer mächtigen gallertig-fädigen Masse erfüllt, die aus dem extraembryonalen Mesenchym hervorgegangen ist. Innerhalb dieser Masse ist extraembryonal ein hufeisenförmiger (*Grosser*) von Endothel begrenzter Spalt aufgetreten (im Schnitt zweimal getroffen Lh), der die extraembryonale Leibeshöhle darstellt. Fig. 55 stellt ein 19 Tage altes Ei im Längsschnitt dar, auf dem bereits der Primitivstreif, Chordakanal und Kopffortsatz aufgetreten ist. Rechts im Bilde liegt der Primitivstreif, an dem wie stets Ektoderm und Mesoderm zusammenhängen (Peristomales Mesoderm, § 73), während das Entoderm glatt darunter hinwegzieht. In der Mitte öffnet sich der Chordakanal, der sich in den Kopffortsatz hinein erstreckt. Die untere Wand des Kanales liegt dem Entoderm auf. Ein Durchbruch in den Dottersack ist hier noch nicht erfolgt (er erfolgt im Bereich der Klammern). Der Vergleich mit Fig. 41 C, D lehrt, daß völlige Übereinstimmung besteht, sobald man sich Dottersack mit Dotter gefüllt denkt.

Sehr bemerkenswert an diesem und allen menschlichen Eiern ähnlichen Stadium ist die Tatsache, daß der Einstülpungsvorgang hier so außerordentlich deutlich, ja schematisch klar ist (vgl. Fig. 41). Der Mensch verhält sich hierin ganz primitiv, etwa wie Reptilien. Jedenfalls läßt sich die Invagination mit ihren topographischen Beziehungen hier sehr viel klarer demonstrieren als am Vogel-, insbesondere am Hühnchenei. Sehr auffällig und sonst bei keinem Säugetier beobachtet ist die hier hinter der Primitivgrube herausragende Zellmasse, die ähnlich liegt wie der Dotterpfropf dotterreicher Eier. (In Fig. 55 infolge der starken Verkleinerung bei der Reproduktion nur undeutlich rechts von der Primitivgrube sichtbar.)

Fig. 56a zeigt, leicht schematisiert, die Amnionhöhle durch das vordringende extraembryonale Mesenchym vom Trophoblasten abgetrennt. Der bleibende Darm steht mit dem Dottersack im Zusammenhang (Canalis omphaloentericus, *Meckelsches* Divertikel). Aus dem Enddarm hat sich die entodermale Allantois ausgestülpt. Das extraembryonale Coelom hat sich von beiden Seiten bis an die Allantois ausgedehnt; seine Grenzblätter stellen das extraembryonale Darm- und Hautfaserblatt dar, dazwischen liegen noch Fäden des Magma. Von der Umgebung der Allantois her hat sich Mesenchym unter den Trophoblasten entwickelt, so daß nun das Chorion in typischer Weise aus dem mesodermalen Mesenchym als Grundlage und dem Trophoblasten als Überkleidung besteht. Letzterer hat Primärzotten entwickelt. Figur 56b zeigt als Fortschritt die Vergrößerung der Amnionhöhle, die Bildung der Sekundärzotten und die Sonderung der Trophoblastschale in Chorion basale (Plazentarstelle) und Chorion laeve. Figur 56c zeigt die vollendete Entwicklung der menschlichen Hüllen. Das Amnion füllt das Exocoelom fast völlig (später völlig) aus. In 56c ist das Exocoelom noch als heller Spalt zwischen Amnion und Decidua capsularis sichtbar. Entodermale und mesodermale Allantois und Dottersack (Nabelbläschen) sind durch das Amnion zum Nabelstrang zusammengeschlossen.

Später wird die Wand der Amnionhöhle vom Amnion + Chorion laeve gebildet, dem sich außen die Decidua capsularis anschließt; diese verwächst ihrerseits mit der Decidua parietalis (vera), so daß die Uterushöhle beim Menschen völlig obliteriert.

§ 83. Fassen wir die geschilderten Vorgänge zusammen, so sehen wir, daß sie sich ohne Schwierigkeiten an die der Säugetierentwicklung anschließen lassen, demnach unter den oben (§ 78) angegebenen Gesichtspunkten indirekt an die grundlegenden Formbildungsvorgänge der Primitiventwicklung überhaupt. Für die Bildung der Neurula geht das ganz klar aus der Figur 55 und der dort gegebenen Erläuterung hervor. Für die Vorgänge vor der Bildung des Primitivstreifens ergibt sich Übereinstimmung aus folgendem:

1. Furchung und Bildung der Blastocyste schließen sich eng an die Vorgänge beim Fledermausei an (Fig. 47, 48).

2. Der Trophoblast zeigt deutlich die Zusammensetzung aus Cyto- und Plasmoditrophoblast. Beide spielen bei der Einbettung des Eies in die Uteruswand die entscheidende Rolle. Sie bleiben — nach mannigfaltigen Umbil-

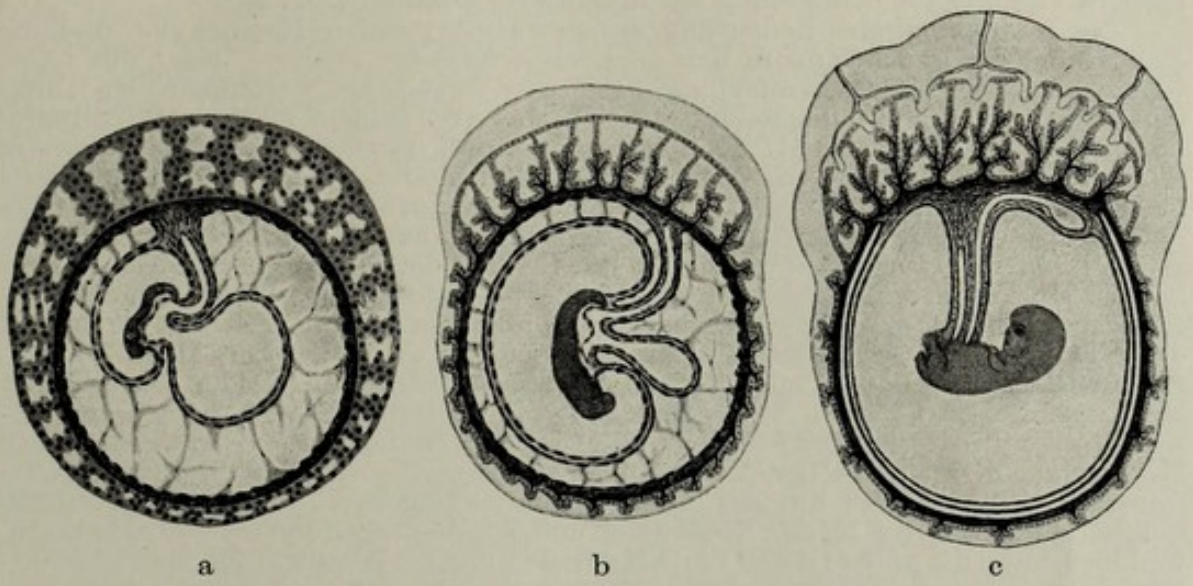


Fig. 56. 3 Schemata, die weitere Entwicklung der menschlichen Eihüllen zeigend, in Anlehnung an die Schemata von *Corning*. Allantoisgang und Ductus omphaloentericus sind im Verhältnis zu breit gezeichnet.

dungen — in der Plazenta als zelliger (*Langhanssche* Schicht) und synzytialer (Synzytium) Überzug der Chorionzotten dauernd bestehen (Fig. 54).

3. Die Allantois zeigt das für frühzeitige Einpflanzung des Eies in die Uteruswand typische Verhalten: enge Lichtung der entodermalen Blase, mächtiges Mesenchym. Das Mesenchym breitet sich unterhalb des Trophoblasten aus und bildet die Grundlage der „Sekundärzotten" mit den Verästelungen der Nabelgefäße.

Daneben sind dem menschlichen Ei nun einige Vorgänge eigentümlich, die seiner ersten Entwicklung Einzigartigkeit verleihen (es sei denn, daß sie bei den übrigen Primaten auch vorkommen, was wir aber nicht wissen). Beginnen wir hier mit den Anhangsgebilden, so fällt auf:

1. die Kleinheit des Dottersackes. Während sich bei den Säugetieren sonst die Zellen des Lecithophors (cänogenetischen Entoderms) dicht unter dem Trophoblasten ausbreiten (Fig. 47c, d, 48), schließen sie sich beim menschlichen Ei innerhalb der Blastozyste zu einem kleinen Bläschen zusammen; daraus folgt

2. daß die Blastocystenhöhle hier neben dem Dottersack bestehen bleibt. Diese Höhle ist nun, was bis jetzt von keinem Ei sonst bekannt ist, von Mesenchym erfüllt.

Das Gewebe besteht anfänglich (*v. Möllendorff*) aus Zellen mit Ausläufern und Fasern, später (*Grosser*) mehr aus flockigen Gerinnseln, die nur noch von vereinzelten

Fäden durchzogen werden. Es liegt nicht nur um das Embryonalgebilde herum, sondern zieht auch zwischen Ektoderm und Entoderm im Bereich des Schildes hindurch (embryon. Mesenchym Fig. 54). In der weiteren Entwicklung schmilzt dies Gewebe, das auch als Magma reticulare bezeichnet wird, mehr und mehr ein und erhält sich nur dort, wo die Allantois an die Wand der Keimblase tritt (Fig. 55, 56a). Ist das Magma zerstört, so entspricht die Lichtung nunmehr dem Exocoelom, das bereits frühzeitig neben der Embryonalanlage aufgetreten ist (Fig. 54). Dies extraembryonale Coelom wird, wie überall, von zwei Epithelblättern begrenzt, deren äußeres innen dem Trophoblast anliegt, deren inneres die Oberfläche des Amnions und des Dottersackes überzieht (Fig. 43). So ist die Zusammensetzung (Fig. 43, 45, 49a) von Amnion, Dottersack und seröser Höhle auf einem merkwürdigen Umwege auch hier hergestellt. Es zeigt dies das Zwingende, das der Formbildung zugrunde liegt, aber auch die Plastizität der Mittel, die der Organismus besitzt, sie herzustellen. Wie stets, setzt sich das innere Blatt vom Dottersack in die Splanchnopleura, das äußere vom Amnion kommend am Hautnabel in die Somatopleura des Embryo fort. Beide Blätter stehen dort, wo die Allantois an den Trophoblast tritt, miteinander in Verbindung; hier bleibt das Magma als Mesenchym erhalten (Fig. 56).

Die morphologische Bedeutung des extraembryonalen Mesenchyms und die Entstehung des Exocoeloms in ihm ist noch keineswegs geklärt. Jedenfalls ist es wichtig, daß die Mesenchymbildung noch vor irgendeiner weitergehenden Differenzierung des Embryonalgebildes auftritt, was von keinem einzigen Wirbeltierei bisher bekanntgeworden ist. Es folgt daraus, daß das menschliche Ei bereits in seinen ersten Furchungsstadien, wie es die meisten Eier der Wirbellosen tun, bereits zu einer qualitativen Differenzierung der Furchungszellen gelangt, derart, daß unter den im Inneren gelegenen Furchungszellen frühzeitig die Mesodermbildungszellen differenziert sind. Hiernach ist das Schema der Figuren 51b u. 51c entworfen worden. Es ist im höchsten Maße bedeutsam, daß wir eine so frühzeitige Sonderung von Zellenstammeslinien, namentlich von Mesodermbildungszellen, die uns bei den Wirbellosen ganz allgemein entgegentritt, erst wieder bei den allerhöchststehenden Lebewesen mit solcher Sicherheit vermuten, leider bisher aber nicht nachweisen können. Vermutlich liegt die Erklärung dieser Erscheinung einmal in morphologischer Hinsicht. Wie wir die Bildung des extraembryonalen Mesoderms überhaupt bei den Amnioten gesteigert und verfrüht sehen (S. 196; Cänogenese S. 240) und dies mit der Allantoisentwicklung in Zusammenhang bringen mußten (§ 81), so ist das bei den Säugetieren und dem Menschen erst recht anzunehmen, weil hier durch die große funktionelle Bedeutung der Allantois für die Plazentarbildung eine weitere Steigerung ihrer Leistungen stattfindet. Sodann ist in funktioneller Hinsicht vermutet worden (*Grosser*), daß die Blastocyste benutzt wird zur Einlagerung von Embryonalnahrung, die durch die frühzeitige Implantation des Eies und die gewebslösende Wucherung des Trophoblasten entsteht, ehe der Embryo, der zunächst sehr langsam wächst, diese Nahrung verwenden kann. Die gallertigen Magmamassen sollen dieser aufgespeicherten Embryotrophe ihre Entstehung verdanken. Bei der Kleinheit des (morphologischen) Dottersackes wäre die von Magma erfüllte Blastocyste ein (physiologischer) Dottersackersatz.

3. Das primitive Magma erhält sich in der Umhüllung der Allantois; infolgedessen unterbleibt die Ausbildung des Exocoeloms zwischen Allantois und hinterem Zipfel des Amnions. Um die typischen Zustände herzustellen, müßte durch Eindringen des Exocoeloms gleichsam die Allantois vom Amnion auch an dieser Stelle „abpräpariert" werden. Dies unterbleibt aber. So entsteht ein von mesodermalem Epithel umhüllter Strang, der von der Bauchfläche der Embryonalanlage zum Trophoblast zieht: der „Bauchstrang" (so genannt, weil er ein provisorischer Nabelstrang ist, er geht später in den definitiven Nabelstrang ein, s. o.) — eine Bildung, die auch bei anderen Primateneiern beobachtet worden ist. Die Stelle, wo der Bauchstrang zum Trophoblast tritt, wird die Plazentarstelle (Fig. 56).

4. Endlich ist für die Menschen-(und Anthropoiden?)entwicklung auszeichnend die riesige Ausdehnung der Amnionhöhle. Sie ist es, die bei der weiteren Entwicklung das Exocoelom hier völlig verdrängt (Fig. 56c). Für die Anhangsorgane hat das die Folge, daß Nabelblase und Bauchstrang immer näher zusammentreten und schließlich in einem vom Amnion überzogenen Strang, dem Nabelstrang, enthalten sind.

Grundlegende Werke über Entwicklungsgeschichte.

Broman: Entwicklungsgeschichte d. Menschen. — *Corning:* Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte d. Menschens. *J. F. Bergmann.* 1921. — Handbuch der vgl. u. exp. Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere. Hrsg. v. *O. Hertwig.* 1906. Darin die Beiträge von *R. Hertwig* (Bd. 1, 1. Teil), 1. Hälfte Furchung *O. Hertwig* (ebenda, Keimblattbildung). *Mollier* u. *Rückert* (Bd. 1. 1. Teil), 2. Hälfte, Gefäße und Blut *Schauinsland* (Bd. 1, 2. Teil), Eihüllen der Reptilien und Vögel *Strahl* (ebenda, Eihüllen der Säugetiere). — Handbuch der Entwicklungsgeschichte d. Menschen. Hrsg. v. *Keibel* u. *Mall.* Bd. 1. Hierin die Beiträge von *Keibel* (Geschlechtszellen, Befruchtung, Furchung, Keimblätter u. Gastrulationsproblem). *Grosser*: Eihäute und Plazenta, Menstruation. — *Korschelt* u. *Heider:* Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Abschnitt Furchung und Mesodermbildung.

Wichtige Sonderabhandlungen.

Beneden, van: Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères (Lapin et Chiroptères). Archives de Biologie. Bd. 5. 1884. — *Derselbe:* Recherches sur les premiers stades du développement du Murin. (Vespertilio murinus). Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — *Derselbe:* Recherches sur l'embryologie des Mammifères. De la segmentation, de la formation de la cavité blastodermique et de l'embryon didermique chez le murin. Oeuvre posth. Hrsg. v. *A. Brachet.* Archives de Biologie. Bd. 26. 1911. — *Eckstein:* Beiträge zur Kenntnis der Furchung und Gastrulation der Tritonen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 26. 1914. — **Fahrenholz:* Über eine ventrale Öffnung der Leberanlage anurer Amphibien und deren morphologische Bedeutung. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 69. 1923. — *Fuchs:* Bemerkungen über die Gastrulation der mesolezithalen Chordateneier sowie über die Gastrulation und die Eier der Chordaten überhaupt. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 18. 1914. — **Grosser:* Junge menschliche Embryonen der 3. u. 4. Woche. Ergebnisse d. Anatomie. Bd. 25. 1924. — **Derselbe:* Vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Plazenta mit besonderer Berücksichtigung d. Menschen. Lehrbuch f. Studierende u. Ärzte. Wien 1909. — *Hubrecht:* Die Säugetierontogegonese in ihrer Bedeutung für die Phylogenese der Wirbeltiere. Monogr. *Fischer* 1909. — *Keibel:* Zum Kopfproblem. Sitzungsb. Ak. Wiss. Berlin. Bd. 7. 1924. — *Lange, de:* Die Bildung der Fötalanhänge und der Plazenta bei den Amnioten. Anat. Anz. Bd. 58. 1924. — *Peter:* Betrachtungen über die Furchung und die Dotterverarbeitung bei den Wirbeltieren. Zeitschr. f. Anatomie u. Phil. (Zeitschr. f. d. ges. Anatomie). Bd. 63. 1922. — *Derselbe:* Über den Begriff „Homologie" u. seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl. Bd. 42. 1922. — **Rabl, C.:* Eduard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 88. 1915. — **Derselbe:* Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbuch Bd. 15 u. 19. 1889/92. — **Derselbe:* Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung. 1906. — **Rauber:* Über die erste Entwicklung des Kaninchens (Deckschicht!). Sitzungsb. Nat. Gesellsch. Leipzig 1875. — *Rückert:* Über die Entwicklung der ersten Blutgefäße und des Herzens bei Torpedo in morpholog. u. histogenetischer Hinsicht. 1. Teil. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte (Zeitschr. f. d. ges. Anatomie). Bd. 63. 1922. 2. Teil ibid. Bd. 67. 1923. — **Derselbe:* Über den Urmund und die zu ihm in Beziehung stehenden Entwicklungsvorgänge usw. Morphol. Jahrb. Bd. 53. 1924. — **Selenka:* Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. Heft 4. Das Opossum. Heft 5. Menschenaffen. Hrsg. aus d. Nachlaß von *Keibel* u. *Hubrecht.* Wiesbaden 1886. — *Semon:* Entstehung und Bedeutung der embryonalen Hüllen und Anhangsorgane der Wirbeltiere. Comptes rendus des séances du III. congrès intern. de zoologie. 1895. — *Sobotta:* Die morphologische Bedeutung der *Kupfferschen* Blase. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. NF. Bd. 32. 1898. — *Derselbe:* Über die Entwicklung des Eies der Maus. Arch. f. M. Anatomie. Bd. 45. 1895. Bd. 61. 1903. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1908/09. — **Derselbe:* Beiträge zur Furchung des Eies der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung der Frage der Determination der Furchung. Zeitschr. f. Anatomie. Bd. 72. 1924. — *Derselbe:* Die Entwicklung des Eies der Maus vom ersten Auftreten des Mesoderms bis zur Ausbildung der Embryonalanlage und dem Auftreten der Allantois. I. Teil die Keimblase. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 78. 1911. — *Derselbe:* Eineiige Zwillinge und Doppelmißbildungen des Menschen im Lichte neuerer Forschungsergebnisse der Säugetierembryologie. Studien zur Pathol. d. Entwickl. Hrsg. von *Schwalbe* u. *Meyer.* Bd. 1. 1914. — *Strahl:* Über Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abhandl. d. Senkenb. Naturf. Gesellsch. Frankfurt 1884. — *Triepel:* Chorda dorsalis und Keimblätter. Anat. Hefte 50. 1914. — *Derselbe:* Gastrulation

und Chordulation. Zeitschr. f. angew. Anatomie und Konstitutionslehre. Bd. 2. 1918. **Veit:* Alte Probleme und neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Primitiventwicklung der Fische. Ergebnisse 1922. — *Vogt:* Weitere Versuche mit vitaler Farbmarkierung usw. (Eiachse und Embryonalachse bei Triton). Anat. Anz. Ergänzungsheft 57. 1923. — **Wenkebach:* Der Gastrulationsprozeß bei Lacerta agilis. Anat. Anz. Bd. 6. 1891.

Die bis 1910 bekannten menschlichen Embryonen sind abgehandelt von *Keibel* in Bd. 1 des erwähnten Handbuches. Die seitdem untersuchten

Grosser: Evolution des Trophoblasts beim Menschen. Verhandl. Anat. Ges. Erlangen. 1922. — *Derselbe:* Zur Kenntnis der Trophoblastschale bei jungen menschlichen Eiern. Zeitschr. f. Anatomie u. Entw.gesch. Bd. 66. 1922. — *Kiss:* Ein junges menschliches Ei. Zeitschr. f. Anatomie und Phys. Bd. 62. 1921. — **Möllendorf, v.:* Über das jüngste bisher bekannte menschliche Abortivei. Ein Beitrag zur Lehre von der Einbettung des menschlichen Eies. Zeitschr. f. Anatomie u. Phys. Bd. 62. 1921. — *Derselbe:* Über einen jungen operativ gewonnenen menschlichen Keim. Zeitschr. f. d. ges. Anatomie (Zeitschr. f. Anatomie u. Phys.). Bd. 62. 1921. — **Rossenbeck:* Ein junges menschliches Ei. Ovum hum. Peh. Hochstetter. Zeitschr. f. d. ges. Anatomie (Zeitschr. f. Anatomie u. Phys.). Bd. 68. 1923. — *Strahl* u. *Beneke:* Menschliches Ei. Wiesbaden 1910. — *Veit* u. *Esch:* Menschliches Ei der 4. Woche. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 63. 1922.

B. Entwicklungsmechanische Analyse der Formbildungsvorgänge.

1. Einleitendes; ihre Aufgabe.

§ 84. Unsere kurze Skizze der Formbildungsvorgänge hat zu zeigen versucht, was bei der embryonalen Entwicklung geschieht; da wir hier eine Folge von Veränderungen unmittelbar vor uns ablaufen sehen, so ist die Frage nach dem Warum der Entwicklungsvorgänge naheliegend. Es ist nach dem, was wir früher (§ 32) ausgeführt haben, klar, daß diese Frage an sich nicht beantwortet werden kann, da die Antwort nur lauten kann: Die erbliche Konstitution des befruchteten Eies ist die Ursache des ganz bestimmten Ablaufes seiner Entwicklung. Die Frage nach dem Warum einer Einzelontogenese fällt also zusammen mit der Frage der Genetik nach der Entstehung einer bestimmten Artzelle. Aber das Einzelgeschehen in seiner unübersehbaren Komplikation setzt sich selbst wieder aus zahlreichen Schritten zusammen, deren jeder im Gange des Ganzen notwendig ist. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit einer Fragestellung, die von der der Genetik abweicht. Gewiß gehen all die unzähligen Teilschritte einer Einzelentwicklung gesetzmäßig aus jenem konstitutionellen Urgrunde hervor, dennoch aber ist jeder Einzelvorgang auch für sich und in Beziehung auf alle vorhergehenden und gleichzeitigen Zustände, d. h. nach Zeit, Ort, Richtung, Qualität und Quantität eindeutig bestimmt. Dies notwendige Bestimmtsein ist aber nur dann als gesetzmäßig erkannt, wenn es auf eine ganz bestimmte Teilursache bezogen werden kann. Wenn wir einen individuellen Entwicklungsprozeß nur beschreiben, so tritt uns lediglich die Gesamtwirkung solcher Teilursachen entgegen, die im Anorganischen genau so fehlen wie den anorganischen Gebilden die innere Gliederung. Die Teilursache des Geschehens und ihre Wirkungsweise zu erforschen, mußte sich daher dem Betrachter des organischen Lebens als Aufgabe darbieten; sie ist das Problem der Entwicklungsmechanik geworden. Die Entwicklungsmechanik will die Faktoren feststellen, durch die das Teilgeschehen im Rahmen einer bestimmten Konstitution notwendig bestimmt wird und die Art ihrer Wirkung untersuchen (vgl. § 92 Schluß).

Die ältere naturphilosophische Beurteilung hatte es unter Voraussetzung der Präformation leicht, das ontogenetische Geschehen als notwendig zu erkennen, da sie bei der Annahme einer Präformation voraussetzte, es sei im Keim in verkleinerter oder unsichtbarer Weise bereits die gleiche Mannigfaltigkeit vorhanden, wie sie das spätere Objekt in sichtbarer Weise darbietet. Die Epigenese, unter

der man sich auf Grund der Erfahrungen der ersten exakten embryologischen Forschungen (*K. Fr. Wolf, Pander*) den Entwicklungsgang später ablaufend vorstellte, fand diese Mannigfaltigkeit im Keime nicht vor; der Keim erschien ihr demnach als etwas Einfaches; sie ließ daher die Mannigfaltigkeit durch aufeinanderfolgende Neubildungen entstehen, und hielt Wahrnehmbarwerden der Mannigfaltigkeit für ihr wirkliches Entstehen. Wir wissen aber jetzt, daß der Ausgang der Entwicklung nicht jenes scheinbar Einfache der alten Epigenetiker ist, und daß Mannigfaltigkeit nicht erst da zu sein braucht, wenn sie wahrnehmbar wird. So müssen wir unseren Ausgang allerdings von einer Präformation nehmen, die als „Neopräformation" indes nur besagen darf, daß der Keim eine spezifische Struktur und Gestalt besitzt, ein in sich differenziertes Ganzes darstellt, das der Vererbung der Organisation dient. Inwieweit von diesem Gegebenen aus die Entwicklung epigenetisch (Entstehung neuer Mannigfaltigkeit) oder evolutionistisch (Entfaltung der vorhandenen Mannigfaltigkeit) verläuft, ist mit voller Sicherheit heute noch nicht zu sagen. Vieles spricht dafür, daß ein schon mannigfaltiger, aber doch noch verhältnismäßig einfacher Zustand den Ausgang bildet, in dem weiterhin neue Mannigfaltigkeit entsteht (Neoepigenese), aber doch so, daß das Gegebene über das entscheidet, was wird. An die Stelle der älteren auf „Präformation" oder „Epigenese" schlagwortartig festgelegten Theorien ist somit heute eine begrifflich gut geklärte Fragestellung getreten, die zu mancherlei Ergebnissen geführt hat, ohne sich zu einer einheitlichen „Lehre" vom Werden des Organischen gestaltet zu haben (§ 92). Dies ist kein Mangel, sondern bei der ungemeinen Verwicklung aller organischen Vorgänge nur das Natürliche.

Diese begriffliche Klärung war notwendig, um zu einer begrifflichen Abgrenzung auch der Teilursachen zu gelangen. Denn Mannigfaltigkeit im heutigen Sinne bedeutet: Vielheit von Teilursachen. Volle Präformation läge vor, wenn alle Teilursachen der Ontogenese von Anfang an real gegeben wären.

Indem die kausale Forschung das Gesamtgeschehen in Teilursachen und Teilwirkungen auflöste und das Werden darauf hin untersuchte, wo Beziehungen zwischen Formbildungsvorgängen an verschiedenen Organen vorkamen, mußte sie für diese Erscheinungsform der Kausalität einen unterscheidenden Begriff einführen. Sie spricht daher von „Beziehungskausalität" (§ 9); nicht um anzudeuten, daß eine andere Art von Kausalität vorliege, sondern um hervorzuheben, daß nicht nur die Form des Endproduktes vom gegebenen Ausgange, sondern auch die Formen aller einzelnen Teile voneinander in gesetzmäßiger, notwendiger Abhängigkeit stehen. Im Sinne unserer früheren Darlegungen (§ 21) würden wir wohl besser von den Systembedingungen sprechen. Es handelt sich also um die exakte Feststellung der Systembedingungen der Ontogenese.

Da nun das normale Geschehen nie mehr als eine bestimmte Stadienfolge feststellen kann, so mußte die Forschung, wenn sie Teilursachen wirklich nachweisen wollte, die Bedingungen auseinanderlegen (analysieren), unter denen ein bestimmtes Stadium auf das vorhergehende folgt. Das Mittel hierzu erblickt sie in künstlicher Beeinflussung einer gegebenen, individuellen Ontogenese. Das kausalanalytische, entwicklungsmechanische Experiment analysiert die Entwicklungsstadien zur Feststellung der Teilursachen.

Seine Voraussetzungen sind ganz besonderer Art auf seiten des Objektes und auf seiten des Eingriffes. Dort eine Kette von Stadien eines aus historischer Notwendigkeit abrollenden zur Bildung eines Organismus führenden Entwicklungsvorganges; eine räumliche Zuordnung von Einzelheiten, in zeitlicher Folge sich ändernd, ein Nebeneinander von Werdendem und bereits funktionell Ausgestaltetem; hier irgendein Eingriff, d. h. eine Störung dieses Gesamtzustandes. Das Ergebnis muß stets eine Reaktion des gestörten Systems auf diese Störung sein. Was das Experiment also grundsätzlich zeigt, ist die Reaktion eines historisch gewordenen, zeitlich sich umbildenden Systems auf eine Störung. Die Entwicklungsmechanik hat bei der Verwertung ihrer Experimente demnach die Aufgabe: Aus dem Wesen einer durch absichtliche Störung hervorgerufenen Reaktion einen Schluß auf das Geschehen im störungslosen Ablauf zu ziehen. Dies wird nicht immer beachtet, sondern vielfach die Reaktion = Verhalten gesetzt, eine unkritische Handhabung der Methode, die der Allgemeingültigkeit ihrer Ergebnisse, wie leicht einzusehen und später noch näher zu begründen sein wird, starken Abbruch tut.

2. Einführung in die Begriffswelt der Entwicklungsmechanik (Determination, Differenzierung, Potenz, Regulation).

§ 85. Wenn wir in der embryonalen Entwicklung Mannigfaltigkeit auftreten sehen, so muß diese in jedem Moment des Geschehens die Resultante sämtlicher Bedingungen sein, unter denen die Teilursachen wirken. Diese Bedingungen sind äußere und innere. Die Umwelt stellt sie dar, aber auch die Innenwelt, da die Teile zueinander in unübersehbar verwickelten Beziehungen stehen; die Teile sind in ihrer Entwicklung — nicht immer — aber vielfach voneinander abhängig.

Diese Abhängigkeiten werden als Korrelationen bezeichnet, wenn sie auf Wechselwirkungen zwischen morphologisch scharf definierbaren Teilen unter dem Einfluß formativer Reize beruhen (z. B. Entwicklung des Zentralnervensystems nur beim Vorhandensein der Beine und umgekehrt Entwicklung der Beine nur bei intaktem Nervensystem beim Frosch), als Relationen, wenn einseitige Abhängigkeit eines morphologisch scharf umgrenzten Teiles von einem Bildungsreiz vorliegt (z. B. die Linse mancher Amphibien in ihrer Bildung abhängig von dem Vorhandensein der Augenblase, aber nicht umgekehrt — diese sehr zweckmäßige Unterscheidung von Korrelation und Relation nach *Dürken*).

Diese Abhängigkeiten können wir von zwei Standpunkten aus beurteilen, vom Standpunkte des Gegebenen und der Art des Werdens aus und vom Standpunkte des Endproduktes aus, das uns sichtbar Mannigfaltiges zeigt. Von jenem Standpunkt aus gelangen wir zum Begriff der Determination, von diesem zum Begriff der Differenzierung.

Die Determination ist im wesentlichen, gleich dem im Keim Präformierten, „die Gesamtheit all der mannigfaltigen, im befruchteten Ei liegenden Faktoren, die die Entwicklung bestimmen" (Komplex der Determinationsfaktoren). Im Sinne der Neopräformation ist sie die ganze der Vererbung dienende Struktur und Gestalt des Keimes. Mit fortschreitender Erscheinung der Mannigfaltigkeit wird sich daher der Gesamtkomplex der Determinationsfaktoren in unendlich zahlreiche einzelne Komplexe niederer Art zerlegen.

Eine Furchungszelle des Vierzellenstadiums ist dahin determiniert, ihre beiden Tochterzellen und damit deren ganze Nachkommenschaft zu bilden; die Gesamtheit aller Ektodermzellen wird an verschiedenen Stellen verschiedene Determination besitzen, die einen die, die Medullarplatte zu bilden, andere die zur Bildung von Haaranlagen, von Drüsenanlagen; die Zellen der Medullarplatte sind zur Bildung von Nerven- und Neurogliazellen determiniert; die mesenchymatische Anlage einer Extremität ist in ihrer Gesamtheit zur Bildung des Skeletts der Muskeln, Gefäße vielleicht auch Nerven determiniert; ob innerhalb der Mesenchymzellen die Determinierung weiter fortschreitet, so daß nur bestimmte Zellen zur Bildung des Skeletts determiniert sind und wann etwa diese Determination sich ausbildet, ist an sich aus dem Verfolgen des normalen Geschehens nicht zu entscheiden. Ebensowenig, ob in den anderen Beispielen die Determination wirklich so scharf und eng ist, wie es bei der normalen Entwicklung zu sein scheint. Nur im Experiment läßt sich darüber etwas nachweisen, und zwar dann, wenn z. B. unter künstlich herbeigeführten Bedingungen die Zellen der Medullarplatte etwas anderes, also z. B. ins Mesoderm verlagert, Urwirbel bilden. Die Determination wäre also hier im Hinblick auf das Endprodukt noch sehr umfassend, noch nicht endgültig; fiele das Experiment anders aus, entstünde also auch an anderem Orte ein Medullarrohr, so wäre die Determinierung eine endgültige; für diesen Zustand hat man den Terminus Destination (*Gräper*) vorgeschlagen.

Mit der Feststellung der Determination als solcher ist aber für die Erklärung des Geschehens selbst nur ein Teil geleistet. Damit etwas geschieht, ist ein Anstoß, eine Erregung, ein Reiz, eine Auslösung (§ 21) nötig. Diese ebenfalls notwendigen Faktoren der Entwicklung werden als Realisationsfaktoren der Entwicklung neben die Determinationsfaktoren gestellt. Während die Determinationsfaktoren in den Zellen und den Anlagenkomplexen liegen, werden

die Realisationsfaktoren durch Einflüsse der Umgebung dargestellt, aber auch durch Einflüsse der einzelnen Teile des Körpers aufeinander; so, wenn die Entwicklung eines Organes notwendig ist, um ein anderes entstehen zu lassen (z.B. der Augenbecher, um die Linsenbildung in Gang zu bringen). Die Determinationsfaktoren eines Gebildes sind die Wesentlichen, Spezifischen, die die Qualität des Geschehens verursachen; die Realisationsfaktoren sind die indifferenten Reize (thermische, chemische, solche der Lage usw.).

Im normalen Geschehen nun ist Determination etwas Unsichtbares. In seinem Vorhandensein erst daraus zu Erschließendes, daß es in einem Folgezustand offenbar wird. Diese in ihren morphologischen Folgen sichtbar gewordene Determination ist die Differenzierung. Vom Standpunkt der Entwicklungsmechanik ist Differenzierung Veränderung der Gestalt.

Welches ist die Beziehung zwischen Determination und Differenzierung? Gibt es determinierte Anlagen, die noch nicht differenziert sind, und gibt es differenziertes Material, das noch nicht determiniert ist? Das erstere wird allgemein angenommen; sicher bewiesen kann es nicht werden, da unsere optischen Hilfsmittel nicht hinreichen, um den Feinbau solcher Zellen zu durchschauen. Sicher ist, daß Differenzierung sehr viel früher da ist, als sie uns erscheint.

So wissen wir, daß innerhalb des völlig indifferent erscheinenden Mesenchyms einer Extremitätenanlage dennoch bereits Zellen determiniert sind, die das spätere Knorpelskelett bilden (*Braus*); das Gegenteil, daß Etwas differenziert ist, ohne dabei eindeutig determiniert zu sein, kommt unter normalen Verhältnissen nicht so selten vor, so z. B. wenn einige Zellen eines hochdifferenzierten Sinnesepithels wieder epithelialen Bau annehmen, und durch ihre Vermehrung eine einheitliche Sinnesplatte in zwei Platten zerlegen; oder wenn Zellen der äußeren Wurzelscheide des Haares sich vermehren und eine neue Haaranlage bilden; auch bei den sekretorischen Zellen der Drüsenendstücke kommt ähnliche Rückdifferenzierung und Umdifferenzierung vor. Das Experiment zeigt solche Fälle außerordentlich häufig; was als Rückenmarksanlage differenziert ist, kann umgepflanzt Urwirbel bilden, das Hornhautepithel kann sich als Epidermis um eine unter sie eingepflanzte Extremitätenknospe herumlegen, deren Epidermis dagegen zu Mesenchym werden. Auch pathologische Vorkommnisse zeigen, daß trotz bestimmtester Differenzierung hohen Grades im normalen Geschehen die Determinierung nicht endgültig ist. Das bemerkenswerteste Beispiel dieser Art ist erst kürzlich bekanntgeworden, indem sich zeigte, daß das als Anus präternaturalis in die Bauchwand eingefügte Dünndarmstück beim erwachsenen Menschen Dickdarmstruktur annahm! In all den genannten Fällen liegt eine Um- oder Rückdifferenzierung vor (vgl. dazu aber § 91 S. 234).

Der Umfang der Determination und der Grad der Differenzierung entsprechen sich also vielfach, aber nicht durchweg. Die Differenzierung des Materials schafft jene obenerwähnten neuen Situationen innerhalb des sich entwickelnden Keimes, die neuen Mannigfaltigkeiten, die wiederum neue Determinationsfaktoren in die Gesamtheit einfügen und dadurch die vorhandene Mannigfaltigkeit steigern. Sobald das Nervenrohr und die Urwirbel differenziert sind, entstehen neue Beziehungen, die für die Entwicklung der Nervenbahnen determinierend sind; sobald zwischen Chorda und Myotomen das skelettbildende Bindegewebe differenziert ist, machen sich Beziehungen zwischen beiden geltend, die auf die Gliederung der Wirbel und Zwischenwirbelscheiben determinierend einwirken.

Trägt eine Anlage alle determinierenden Faktoren in sich selbst, kann sie also allein aus sich, lediglich unter dem Einfluß der indifferenten Reizfaktoren ihre differente Gestalt bilden, so spricht man von Selbstdifferenzierung. Sie ist im strengsten Sinne wohl nie vorhanden, da alle Anlagen miteinander in Beziehungen

und in irgendwelchen Abhängigkeiten voneinander stehen. Ihr Vorhandensein kann natürlich auch nur im Experiment nachgewiesen werden. Wenn z. B. eine Augenanlage in die Bauchhöhle verpflanzt, doch ein Auge, eine linke Extremitätenanlage auf die rechte Seite verpflanzt, doch eine linke Extremität bildet, so spricht man im allgemeinen von Selbstdifferenzierung. Abhängige Differenzierung liegt dagegen vor, wenn eine Umbildung indifferenten Materials nur unter dem Einfluß eines anderen Organes, einer Anlage, der Nachbarschaft überhaupt erfolgen kann. So dürfen wir z. B. die Differenzierung der Rückenfläche als von der Anwesenheit der dorsalen Urmundlippe abhängig (nicht verursacht) betrachten.

Die Frage nach der Art dieser Abhängigkeit und nach den Mitteln, durch die eine Anlage differenzierend auf eine andere einwirkt, ist noch offen. Es scheint, als ob materielle Fernwirkungen irgendwelcher Art dabei im Spiele sind (chemische, elektrische, Emanationen irgendwelcher Art). Neuerdings (S. 36) bezeichnet man die Stellen, an denen man den Ausgang solcher Wirkungen vermutet, als „Organisatoren" (*Spemann* u. *Mangold*, *v. Ubisch*) und sieht solche z. B. in der dorsalen Urmundlippe, im Primitivknoten des Hühnchens (*Wetzel*) in der Decke des Urdarms (*Spemann*, *v. Ubisch*). Man muß indes hier außerordentlich zurückhaltend mit dem Urteil sein, so wertvoll es wäre, wenn man im embryonalen Körper gleichsam den alles bestimmenden Herd (§ 102!) der Entwicklung feststellen und herauspräparieren könnte. Schon ein geringes weiteres Eindringen in die mit den Verhältnissen des „Organisators" zusammenhängenden Fragen hat nämlich gezeigt (*Spemann* 1924), daß er selbst wieder organisierbar und von den Einwirkungen der Umgebung abhängig ist. Man kann sogar das, was an sich erst durch den „Organisator" differenziert wird (z. B. das Material des Rückenektoderms, das vom Entoderm zur Medullarplatte „organisiert" wird) seinerseits zum „Organisator" umstimmen, wenn man es an Stelle des Entoderms ins Innere einer Gastrula bringt! All diese Untersuchungen bewegen sich im Zirkel und zeigen bis auf weiteres nur, daß Abhängigkeiten unendlich mannigfaltiger Art bestehen. Nicht in dem „unendlich" Mannigfaltigen liegt dabei das Irrationale, sondern in dem Wesen der Organisation überhaupt, die wir stets nur in ihren Teilerscheinungen wissenschaftlich fassen können (§ 15).

§ 86. Vom Determinations- und Differenzierungsbegriff gelangt man zum Potenzbegriff, wenn man die Bestimmung einer Zelle zu einer gestaltenden Leistung und ihre gestaltliche Differenzierung als eine solche Leistung vom Standpunkte einer zellulären Intelligenz aus beurteilt. Wir statten dann die Zellen, Gewebe, Anlagen mit einem „Vermögen" zu gestaltender Leistung aus; diese „Gesamtmöglichkeit an Entwicklungsverwendung" wird als Potenz bezeichnet. „Gesamtmöglichkeit" deswegen, weil sie dreierlei einschließt: 1. Vermögen zu Selbstdifferenzierung, 2. Vermögen, in die Differenzierung anderer Anlagen einzugreifen (d. h. abhängige Differenzierung hervorzurufen) und 3. Vermögen, abhängige Differenzierung zu erleiden (*Roux*).

Auch hier ist das typische Geschehen wenig geeignet, uns zu dem eigentlichen Kern des Potenzbegriffes zu führen. Denn nicht darum handelt es sich, was eine Anlage wirklich leistet, und nur das sehen wir ja bei typischer Entwicklung, sondern das, was sie leisten kann. Das wird aber nur durch das nichttypische Geschehen dargetan, von Abweichungen von der Norm an bis zu Mißbildungen hin. Wir denken an Varietäten im Verlauf der Arterien, an Zwitter- und Doppelbildung, kompliziertere Furchenbildung am Großhirn, Sechsfingrigkeit und vieles andere. Aus solchen Fällen haben wir zu schließen, daß die Potenz der Anlagen größer ist, als es der Typus vermuten läßt. Diese eine Furchungszelle, die typisch nur eine Körperhälfte bildet, kann unter Umständen einen ganzen Körper aus sich hervorgehen lassen (eineiige Zwillinge). Erst die durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene Störungsentwicklung hat gezeigt, daß fast allgemein die „Potenzen" mit dem normalen Endprodukt auch nicht im entferntesten zusammenfallen: eine Anlage, die normal zum Gehirn wird, kann unter bestimmten Verpflanzungsbedingungen etwas ganz anderes liefern; wenn eine Furchungszelle isoliert aufgezogen wird, so kann sie anstatt eines Abschnittes des Körpers, den sie in ihrem Verbande geliefert hätte, den ganzen entsprechend verkleinerten Körper bilden; wird ein Arm einer Tritonlarve abgeschnitten, so bilden sich aus der Schnittfläche junge Zellen, aus denen das verlorene Armstück neu entsteht. Diejenigen Zellen also, die in der Norm bestimmt waren, auf dem Querschnitt nur Zellen des Humerus, der Armmuskulatur usw. zu bilden, haben hier auf dem Umweg über eine indifferente Zellform etwas ganz anderes geleistet.

So ergibt sich die Notwendigkeit zwischen dem, wozu die Zellen veranlagt sind (Potenz), und dem, wozu sie bei normalem Geschehen wirklich werden (Bedeutung), zu unterscheiden.

Man hat beide Termini durch den Zusatz „prospektiv" ergänzt; diese Bezeichnungen „prospektive" Potenz und „prospektive" Bedeutung haben sich eingebürgert, obwohl das „Prospektive" daran zweideutig, überflüssig oder falsch ist (*Gräper*). Zweideutig deswegen, weil man den Ausdruck leicht als „von der Zellintelligenz vorausgesehen" deuten könnte und tatsächlich auch gedeutet hat; überflüssig deswegen, weil prospektive Potenz nur heißen kann: Potenz in der Zukunft und das Wesen der Potenz natürlich nur in der Zukunft, d. h. im Laufe des Geschehens manifestiert werden kann; falsch endlich, weil die „Bedeutung", die man nur feststellen kann, wenn die Entwicklung zu Ende ist, eben nicht prospektiv, sondern im Gegenteil unsere retrospektiv abgegebene Aussage ist (*Gräper*). So wollen wir lediglich von Potenz und Bedeutung der Zellen, Anlagen usw. sprechen. Hinsichtlich des normalen Geschehens muß, um die Tatsachen der Determination und Differenzierung verständlich zu machen, die Vorstellung eines Potenzverlustes oder einer Potenzbeschränkung Platz greifen. Die Potenz des befruchteten Eies ist die, den ganzen Körper hervorzubringen; die Potenz der Furchungszellen der Ektoderm-, Epidermis-Haaranlagezellen wird fortschreitend geringer. Die zunehmende Differenzierung des Ganzen geht mit abnehmender Potenz der Elemente Hand in Hand; höchste Differenzierung, feste Destination und äußerste Potenzbeschränkung eines Elementes (z. B. eine Leberzelle) sind gleichwertige Begriffe. So kann man von Toti-, Multi-, Unipotenz sprechen.

Deutliche Beziehungen zu den Begriffen des Genotypus und Phänotypus offenbaren sich hier. Was die Erblichkeitslehre als Genotypus bezeichnet, ist für die Entwicklungsmechanik die Potenz; und was dort der Phänotypus ist, ist hier die Bedeutung (*Petersen*). Der menschliche Dünndarm ist phänotypisch Dünndarm (Bedeutung); genotypisch aber etwas anderes (Potenz, Dickdarmschleimhaut zu bilden, vielleicht noch manches andere, was wir nicht wissen).

Das führt endlich auf die Frage, wie man sich den Vorgang der Potenzbeschränkung zu denken habe? Ist es so, daß Potenzen verkümmern und nur noch wenige oder eine allein übrigbleibt? Oder ist es so, daß sie sämtlich oder zum großen Teil vorhanden bleiben, aber durch uns unerkennbare (chemische?) Koppelungsvorgänge inaktiviert werden, in wirkungslosen Zustand treten? Mit Sicherheit läßt sich das heute nicht entscheiden; viele Vorgänge bei der Vererbung und die Tatsache, daß Anlagen bei Störungsentwicklung andere Potenzen entfalten als bei ungestörter, sprechen für die letztere Annahme. Es greift diese Frage bereits in das dunkle Problem der erbgleichen oder erbungleichen Zellteilung ein (S. 235 u. 269).

Aus der Tatsache nun, daß ein Anlagekomplex bei gestörter Entwicklung seiner Gestaltung etwas anderes als bei normaler Entwicklung leisten und dadurch die Störung ausgleichen kann, ist man schließlich zu einer weiteren Abstraktion vorgedrungen, indem man den Zellen und Anlagen die Fähigkeit der (gestaltlichen) Regulation (Selbstregulation, S. 30) zuschreibt. Diese bestände also in der Aktivierung von Potenzen, durch die eine Störung ausgeglichen werden kann. Sie bietet die Möglichkeit zu solchen Differenzierungen dar, die sonst von ganz anderen Zellverbänden zu leisten gewesen wären.

Wenn aus der Anlage einer Extremität ein Zellhäufchen entfernt und an eine andere Stelle verpflanzt wird, so kann bei gewissen Amphibienlarven aus diesem Häufchen eine Extremität mit normalem, aber verkleinertem Schultergürtel entstehen, obwohl diejenigen Mesenchymzellen, die nunmehr den ganzen Gürtel produziert haben, in normalem Verbande gelassen, nur Teile des Gürtels gebildet haben würden. Dasselbe hat statt, wenn die knospenartige Anlage einer linken Extremität nach Verpflanzung auf die rechte Seite eine rechte Extremität bildet.

Man hat die embryonalen Zellen und zelligen Anlagen, da experimentell ihre Regulationsfähigkeit sehr allgemein festgestellt worden ist, als „harmonisch äquipotentielle Systeme" bezeichnet, indem man dadurch ausdrücken wollte, daß es sich um beliebig regulierbare Zellkomplexe handele, deren „jede Zelle jedes leisten könne" und dies, wenn sie unter entsprechende Bedingungen gebracht werde. Man ist so weit gegangen, es als Grundeigenschaft aller belebten Wesen anzusehen, daß ihr Körper ein harmonisch äquipotentielles System sei. Wir lassen hier dahingestellt (S. 235), ob und inwieweit wir zu dieser Auffassung wirklich berechtigt sind, und ob die Organismen diese Eigenschaft, die sie von anorganischen Gebilden unterscheiden sollen, wirklich besitzen. In rein dynamischer (nicht morphologischer) Fassung trifft es insofern zu, als „Selbstregulation" als Steuerung aller Lebensvorgänge mit dem Ergebnis der Selbsterhaltung von uns als ein Grundmerkmal des Lebendigen erkannt worden war (§ 13).

3. Entwicklungsmechanische Methodik. Darstellung und Kritik.

a) Darstellung.

§ 87. Im Gegensatz zu dem schon seit mehr als hundert Jahren der belebten Natur gegenüber angewendetem Experiment, bei dem man nur die Lebensbedingungen änderte, ohne zu wissen, was im Inneren des beeinflußten Organismus verändert wurde, will das kausalanalytische Experiment durch einen planmäßigen Eingriff an einer bestimmten Stelle, zu einer bestimmten Zeit, innerhalb der für die Beobachtung einer normalen Ontogenese nicht übersehbaren Verknüpfung der Teilursachen und Teilwirkungen eine einzelne Teilursache (einen „Faktor") willkürlich verändern. Die Entwicklungsmechanik fühlt sich dazu berechtigt, auf Grund der Überlegungen, daß alle Faktoren für ein Geschehen gleich notwendig sind, und daß sie sich gegenseitig nicht vertreten können (Äquinecessitas, Unvertretbarkeit der Faktoren). Deshalb kann — nach der Theorie der Entwicklungsmechanik — ein einziger Faktor geändert und die Wirkung dieser Änderung beobachtet und beurteilt werden. Das Experiment geht also darauf aus, einen sich entwickelnden Organismus in eine Zwangslage zu versetzen und ihn zur Antwort auf eine bestimmte Frage zu zwingen. Man „erzwingt" einen bestimmten, gewollten Entwicklungsschritt.

Hieraus ergibt sich die Art der Eingriffe. Systematisch geordnet (*Schaxel*) können sie in folgenden Maßnahmen bestehen:

1. Ausschaltung von Teilen. Eine Zelle oder ein Zellkomplex (Anlage) wird so beeinflußt, daß er für die weitere Entwicklung ausscheidet, z. B. durch Abtötung auf mechanischem, chemischem, thermischem, radio-aktivem Wege; der ausgeschaltete Teil bleibt im Verbande des Organismus.

2. Verlagerung. Durch Zwangslagen, Druck, Schütteln usw. werden Teile in eine Lage gebracht, die ihnen normal nicht zukommt. Beispiel: ein Froschei wird mit dem vegetativen (hellen) Pol nach aufwärts gewendet, fixiert und zur Entwicklung gebracht; die Zellen einer Froschmorula werden unter Kompression in eine Ebene gebracht und ihre Entwicklung aus dieser neuen Lage heraus beobachtet.

3. Entfernung. Ein Teil wird restlos aus dem Organismus entfernt. Eine Furchungszelle wird entfernt, was wird aus dem Rest? Was wird aus der isolierten Furchungszelle? Anlagen und Organe werden entfernt: Was geschieht am Orte der Entnahme? Was geschieht mit dem Entfernten? Letzteres ist der Ausgang für eine besondere Methodik, der Aufzucht isolierter Gewebe in Ernährungsflüssigkeiten außerhalb des Körpers geworden (Explantation).

4. Einfügung. In den Organismus wird ein neues System eingelagert: Transplantation, Implantation von Organen und Anlagen.

5. Ersatz. An Stelle eines Organes oder einer Anlage wird ein anderes Organ oder eine andere Anlage eingepflanzt.

Als Gegenstand all dieser Eingriffe kann jedes Stadium der Entwicklung benutzt werden: die befruchtete Eizelle, Furchungsstadien, Stadien der Primitiventwicklung, Stadien der Gewebe- und Organbildung, spätere Embryonalstadien, ausgebildete junge und erwachsene Organismen.

§ 88. Eine auch nur annähernd erschöpfende Darstellung der Kasuistik der Entwicklungsmechanik liegt weit außerhalb der Aufgaben, die hier verfolgt werden. Es soll nur ein Überblick über einige der bedeutsamsten Experimente gegeben werden, die im Laufe der Zeit angestellt worden sind. In ihrer Darstellung halten wir uns an die Reihenfolge, die durch die Entwicklung selbst gegeben und soeben erwähnt worden ist.

1. Eingriffe an der befruchteten Eizelle. Eier mancher wirbelloser Tiere liefern nach Zerstörung von Teilen des Protoplasmas weiterhin Defektbildungen. Es fehlen dem Organismus später Gewebe oder Organe. Das Protoplasma vermag hier die Defekte nicht mehr auszugleichen. Im Protoplasma des Eies liegen demnach die späteren Organbezirke bereits ausgebreitet räumlich nebeneinander, in der Tat also ganz ähnlich, wie es sich die alte Präformationslehre vorgestellt hatte (Mosaikeier). Bei Eiern anderer wirbelloser Tiere und den Eiern der Wirbeltiere (vielleicht mit Ausnahme des Säugetiereies ? § 83) ist das anders; hier vermag ein Defekt des Eies durch die ausgleichende Tätigkeit des Protoplasmas, offenbar, weil die Anlagen hier zunächst mehr gleichartig angeordnet sind, ausgeglichen zu werden (Regulationseier); greift aber der Defekt oder die Störung zu tief ein, wird die Konstitution des Eies angegriffen (*Schaxel*), so tritt auch hier keine Regulation ein; es kommt zu abnormen Bildungen; zwischen den „Mosaikeiern" und „Regulationseiern" bestehen Übergänge. Das Ergebnis dieser Experimente ist dieses: das Eiprotoplasma ist entweder mosaikartig differenziert oder nicht; Zustände, wo die Anlagen indifferent im ganzen Eiplasma verteilt sind (das Plasma also nicht differenziert ist), finden sich neben solchen, wo sie räumlich gesondert liegen; Verlagerungen der Eisubstanzen durch schwerpunktswidrige Zwangslagen oder Defekte des Plasmas können in den letztgenannten Fällen ausgeglichen werden, aber nur dann, wofern das für die spezifische Formenbildung Entscheidende (die Konstitution) nicht gestört wird. In den Mosaikeiern ist dieser Ausgleich entweder nur erschwert oder bei höchster Mosaikdifferenzierung unmöglich.

2. Eingriffe auf Furchungsstadien.

a) Zerstörung einer Zelle, zwar bei Erhaltung in ihrer Lage, aber doch Ausschaltung aus der Entwicklung: Die unberührte Zelle liefert einen Halbembryo (Froschei, *Roux* 1888). Dies Experiment ist historisch bedeutsam, weil es der Ausgang der ganzen entwicklungsmechanischen Forschung gewesen ist. Man hat (S. 128) das Ergebnis — abgesehen von dem Wert für die Potenzfrage — dahin beurteilt, daß die erste Furche das Material für rechts und links scheide. Dies ist aber sicher nicht richtig, da die erste Furche auch beim Frosch (ganz abgesehen von anderen Eiern) in ganz verschiedenen Lagen zur späteren Symmetrieebene auftritt. Die beiden ersten Furchungszellen können also gelegentlich das Material für je eine Körperhälfte enthalten, tun es aber meist nicht. Meist enthält jede von ihnen Material für beide Seiten des späteren Wesens, also keine das ganze Material für eine Seite. Das Experiment zeigt also: Jede Furchungszelle vermag, obwohl sie nicht das ganze Material ihrer Seite enthält, dennoch sobald sie auf sich allein angewiesen ist, durch Regulation das ihr fehlende Material zu bilden. Auch die zerstörte oder nur geschädigte Furchungszelle kann nachträglich eine Hälfte des Embryo bilden, indem Material der gesunden Seite oder, falls noch lebensfähig, Material der geschädigten Zelle verwendet wird. Diese „Postgeneration" ist das vorzüglichste Beispiel einer „abhängigen" Differenzierung (nämlich die der ergänzten Hälfte von der gesunden Seite).

b) Verlagerung der 2 ersten Zellen durch Einspannung in eine Zwangslage entgegen der Schwerkraft (Frosch), Ergebnis: aus jeder Furchungszelle geht ein ganzer Embryo oder eine Doppelbildung hervor.

c) Isolierung von Furchungszellen. Völlige Isolierung der zwei ersten Furchungszellen voneinander (Amphioxus, Rana, Seeigel) läßt aus jeder Furchungszelle eine ganze Larve, aber von halber Größe entstehen. Zerschnürung eines Zweizellenstadiums durch einen Faden längs der Furchungsebene (Triton *Spemann*) führt zur Bildung von zwei Larven von halber Größe; unvollkommene Zerschnürung an dieser Stelle läßt Doppelbildung entstehen, die z. B. am Schwanz zusammenhängen. Isolierung auf dem Vier-, Acht- und Sechzehnzellenstadium (Seeigel)

liefert verkleinerte Ganzbildungen; bei zellenreicheren Stadien liefern isolierte Furchungszellen nur noch ein Blastulastadium als Ganzbildung, dann treten Defekte ein. Isolierung auf Vierzellenstadium (Amphioxus) liefert verkleinerte Ganzbildung, bei zellenreicheren Stadien treten Defektbildungen ein. Beim AxolotI führt Isolierung auf dem Zweizellenstadium noch zu typischer Ganzbildung. Auf späteren Stadien isolierte Furchungszellen liefern nur noch Morulae; dann treten die Defekte ein. Am Entnahmeort, wo die isolierten Zellen fehlen, entstehen Defekte.

Diese Beobachtungen liefern zunächst eine Erklärung für die Entstehung einiiger Zwillinge (S. 129). Für die entwicklungsmechanischen Fragen der Potenz Regulation und Determinierung lehren sie das Folgende. Die ersten zwei Zellen determinieren sich gegenseitig so, daß jede — obwohl sie den ganzen Embryo bilden kann — doch nur eine Körperhälfte bildet (Ausschaltungsexperiment). Im Isolationsexperiment treten durch Regulation Umlagerungen des Protoplasmas ein, so daß jede Zelle mehr bilden kann, als sie typisch bildet. Dies sog. „Regulationsvermögen" ist aber spezifisch und nicht generell und hängt davon ab, wie lange Zeit noch die Gesamtkonstitution des Eies „qualitativ, quantitativ und proportional aequal" (*Schaxel*) den Tochterzellen überliefert wird. Dies geschieht entweder während der vier ersten Teilungsschritte (Seeigel) oder nur bei zwei Teilungsschritten (Amphioxus) oder nur bei dem ersten Schritt (Axolotl). Nennt man diese Eier generell „Regulationseier vierten, dritten, zweiten, ersten Grades", so sind die obenerwähnten „Mosaikeier" solche ohne Regulation (gleichsam nullten Grades); auch hier sind wieder wie oben erwähnt Abstufungen vorhanden, insofern manche Eier noch einen Teil der Organe auch aus Furchungszellen ganz, d. h. in bezug auf das ganze Tier mehrfach bilden können, andere auch dies nicht vermögen. Von einer allgemeinen „Regulationsfähigkeit" der Furchungszellen kann also nicht die Rede sein. Es tritt mit beginnender oder fortschreitender Furchung (auf dem ersten, zweiten, dritten, vierten Teilungsschnitt) stets eine Verminderung der „Potenzen" ein. Diese Verminderung der Potenzen zeigt sich nicht in einer sofortigen Defektbildung, sondern darin, daß nur noch Ganzbildungen primitiverer Stadien erreicht werden (Morula, Gastrula), daß die Entwicklung dann aber haltmacht. Zu weiterer Differenzierung reicht das Material dann nicht mehr aus. Ähnliches zeigt sich auch für die Organanlagen (siehe später Schultergürtel). Eine Ergänzung des Ausschaltungsexperimentes liefert das Einfügungsexperiment. Durch Zusammenfügung zweier Eier (Amphioxus, *zur Straßen*) oder zweier Zweizellenstadien (Triton, *Spemann*) wird ein einziger Riesenorganismus erzeugt. Hier tritt Potenzbeschränkung durch die Anlagerung eines Partners ein: die Zellen liefern weniger, als sie in der Norm zu liefern haben. Regulationsvermögen und gegenseitige Determinierung (abhängige Differenzierung) wird hierdurch demonstriert.

3. Eingriffe an Anlagekomplexen.

a) Ausschaltungsexperimente sind in reiner Form kaum angestellt worden. Ein Wichtiges ist das folgende: Die Entwicklung der Muskelanlagen in der Flosse eines Haiembryo wurde verhindert (*Braus*). Die Entwicklung des Skelettes fand gleichwohl statt: diese Entwicklung führte aber zu normaler Bildung nur, wenn die ganze Skelettanlage in Zusammenhang blieb. Wurde dieser Zusammenhang zerstört, so wurde in dem kranialen Teil des Flossenskelettes keine vollwertige Differenzierung erreicht. Ergebnis: Die erste Anlage des Skelettes geschieht durch unabhängige (Selbst-) Differenzierung; innerhalb des Anlagekomplexes lösen die kaudalen Teile eine Differenzierung der kranialen Teile aus. Der Selbstdifferenzierungsvorgang des Flossenskelettes wird auf einen Anstoß von hinten her in Gang gesetzt (abhängige Differenzierung innerhalb einer im ganzen durch Selbstdifferenzierung entstehenden Anlage).

b) Verlagerungsexperimente. Amphibienlarven wurden halbiert und Teilstücke verschiedener Individuen der gleichen oder verschiedenen Art aneinander geheilt (*Born*): Die Ergebnisse sind sehr kompliziert und mannigfaltig, zeigen aber im wesentlichen, daß die einzelnen Teilstücke entweder (bei günstiger Anlagerung) zu einheitlichen Organen verwachsen, oder aber eine Eigenentwicklung nehmen (Selbstdifferenzierung). Dabei zeigte sich auffällige Verschiedenheit der einzelnen Arten. Solche, bei denen die Anlagen grundsätzlich zur unabhängigen Differenzierung neigen, sind für die Versuche günstig, andere sind ungünstig, weil bei ihnen die Abhängigkeit der einzelnen Entwicklungskomponenten voneinander sehr groß ist. Ähnliche Versuche bei Regenwürmern lehrten, daß die einzelnen Organe sich „fanden" (Richtungsreize für das Wachstum).

Versuche über die Determinierung und Differenzierung von rechts und links, vorn und hinten, oben und unten wurden an Extremitäten ausgeführt, indem man bei Amphibienlarven Extremitäten auf verschiedenen Entwicklungsstufen von der einen auf die andere Seite verlagerte und sie dabei in mannigfacher Weise drehte.

Ergebnis: Umstimmungen einer rechten Anlage in eine linke sind zeitweilig möglich. Die Anlagen enthalten also nicht alle zu ihrer Differenzierung nötigen Faktoren in sich selbst; später, bei älteren Extremitäten ist diese Fähigkeit, sich umstimmen zu lassen, eingeschränkt; der Zeitpunkt, wo die Umstimumng unmöglich wird, ist bei den einzelnen Arten verschieden (*Brandt*); die Determination (Destination) tritt erst nach und nach ein und für die einzelnen Achsen der Extremitäten (proximodistale, dorsoventrale, lateral-mediale Achse) zu verschiedener Zeit. Ähnlich wurde das Verhalten des Gehörbläschens geprüft (Froschlarven); dasselbe verfolgte seine Entwicklung unabhängig von Einlagerungssorten; das rechte auf die linke Seite gebracht, blieb ein rechtes, es enthielt also alle zu seiner Entwicklung als rechtes Organ nötigen Faktoren und Richtungsreize in sich selbst. Zusammenheilung zweier linker Körperhälften, so daß die neue rechte Hälfte ihre Bauchseite nach oben kehrte. Hier entstand aus dem noch indifferenten Zellmaterial der Bauchseite ein Anteil der Medullarplatte; der Urmund wurde von der normaldorsalen Seite aus ergänzt; von hier aus erfolgte die Medullarplattenbildung. — Ein Stück der Medullarplatte im Bereich der Augenanlage wurde um 180° gedreht (Froschlarve): das gedrehte Stück verfolgte ungestört seine Entwicklungsbahn, so daß die Gehirnabschnitte durcheinander gelagert wurden (Vorderhirn, Mittelhirn, Zwischenhirn). Ergebnis: Bereits die Zellen der Medullarplatte haben, schon ehe die Differenzierung sichtbar wird, ihre endgültige Bestimmung; die durch den Eingriff halbierten Augenanlagen entstanden jederseits doppelt, vorn ergänzten sie sich zu ganzen Augenblasen, hinten nicht. In diesem Experiment verhielten sich die geprüften Arten, wie auch die Lokalrassen verschieden. — Bauchhaut auf dem Gastrulastadium an die Stelle von Rückenhaut gesetzt, lieferte eine Medullarplatte, auch dann, wenn sie um 180° gedreht wurde. Hier also fand abhängige Differenzierung eines wohl noch nicht destinierten Anlagematerials statt. — Im Bereich der Kiemen wurde bereits vor ihrer sichtbaren Anlage das Ektoderm abgelöst und durch anderes um 180° gedrehtes von der gleichen Stelle gleich großer Larven entnommenes ersetzt; auch wurde an Stelle dieses Kiemenektoderms anderes Körperektoderm zur Einheilung gebracht. Ergebnis: Nur das Kiemenektoderm enthält in sich die Fähigkeit, Kiemen zu bilden; es entfaltet diese Fähigkeit ohne einen vom Entoderm ausgehenden Auslösungsreiz, bedarf aber zur funktionellen Ausgestaltung der Kiemengefäße; die Schlundtaschen entstehen unabhängig vom Ektoderm; zum Durchbruch ist Berührung von Ektoderm und Entoderm nötig.

Hierher gehören auch die Linsenexperimente. Die Linsenbildung unterbleibt bei einigen (nicht bei allen!) Amphibienlarven, wenn der Augenbecher entfernt wird. Ein an anderen Körperstellen eingesenkter Augenbecher ruft in dem benachbarten Ektoderm Linsenbildung hervor (ebenfalls nicht bei allen untersuchten Arten). Die Bildung der Linse erscheint hier je nach der Spezies als ein abhängiger oder unabhängiger Vorgang. Tiefer eindringende Untersuchungen haben aber gezeigt, daß bei geeigneter Temperatureinwirkung unabhängige Linsenbildung in jedem Falle erzielt werden kann. (*v. Ubisch.*)

c) Entfernung von Anlagen. Ist meist mit ihrer Verpflanzung gemeinsam studiert worden. Soll eine entfernte Anlage wieder erzeugt werden, so muß nach vielen Erfahrungen ein Rest des Organes da sein. Restlose Ausrottung von Anlagen (Kopf, Augen, Kiemen, Schwanz, Extremitäten) wurden beim Axolotl (*Schaxel*) nicht ersetzt. An der Entnahmestelle traten nur Störungen lokaler Natur ein, falls nicht die Entfernung des Organs später funktionelle Störungen veranlaßte. Ähnliche Ergebnisse traten bei vollständiger Entfernung der Extremitäten bei Froschlarven auf. Augenanlagen wurden bei Amphibienlarven nicht ersetzt. Dagegen wird bei Tritonlarven (nicht bei anderen Amphibienlarven) die Augenlinse wieder erzeugt vom oberen Rand der Iris, auch von der inneren Fläche der Netzhaut. — Bleiben bei einer Exstirpation z. B. von Extremitätenanlagen Reste ihrer zelligen Anlage erhalten, so liefern diese je nach ihrem Umfang vollständige oder defekte Extremitäten. So blieb bei Versuchen an Froschlarven und Krötenlarven so viel zurück, daß ein unvollständiger Schultergürtel entstehen konnte; eine „Regulation" fand (bei der Krötenlarve) nicht statt. Das Ergebnis war das gleiche, als wenn aus einem vollständigen Schultergürtel ein Teil herausgeschnitten worden wäre; der Rest der Anlage machte auch nicht den Anlauf zur Bildung eines ganzen Schultergürtels, genau so, wie eine Zelle der Furchung des Seeigeleies nach dem vierten Teilungsschnitt nur noch den Anlauf zur Ganzbildung macht, um auf dem Gastrulastadium stehenzubleiben; es war das Zellenmaterial offensichtlich qualitativ und unregulierbar ausgeteilt (*Braus*). Demgegenüber lieferte das herausgeschnittene Knospenstück nicht etwa das Komplement zu jenem Defekt, sondern es lieferte einen vollständigen Schultergürtel en miniature (*Ders*). Die Zellen, deren unmittelbare Nachbarn am Orte der Entnahme streng destiniert sind, verhalten sich,

in einen anderen Mutterboden verpflanzt, wie ein sog. harmonisch äquipotentielles System, d. h. die Anlagezellen vermögen jetzt etwas zu leisten, zu dessen Betätigung sie im normalen Geschehen gar nicht kämen; die freie Extremität entwickelt sich auch am fremden Orte normal.

Eingepflanzte Anlagen bedürfen aber, damit am fremden Orte überhaupt eine Entwicklung stattfindet, eine Verbindung mit der Unterlage. Ohne Ernährung gehen sie zugrunde; ohne Nervenreiz gehen sie zugrunde oder entwickeln sich allerdings bis zur Zeit der Funktion, dann liefern sie Kümmerformen. Dabei kann der Nervenreiz auch von ganz fremden Nerven ausgehen, z. B. von einem sensiblen Trigeminusast, der in eine in die Orbita verpflanzte Extremitätenknospe einwächst. — Einwachsen von Nerven in nervenfrei gemachte oder noch nervenfreie Gebiete hat sich als etwas ganz Regelmäßiges herausgestellt, wobei indes dunkel bleibt, wodurch der Nerv zu seiner Bahn g e l e i t e t wird. Werden zwei Amphibienlarvenstücke, ein vorderes und ein hinteres, zu einem Tier vereinigt, ehe der N. lateralis des Vagus entstanden ist, so wächst von dem Vagusganglion des vorderen Stückes der Nerv in das hintere Stück an normaler Stelle ein (*Harrison*). Welche Einflüsse das bestimmen, ist unbekannt; wahrscheinlich liegen aber die bestimmenden Faktoren am Orte der Seitenlinie selbst.

Das eingepflanzte Stück läßt die Umgebung, diese das eingepflanzte Stück oft nicht unbeeinflußt. Man hat eine Extremitätenknospe in die Orbita eingepflanzt und gesehen, daß ihr eigenes Ektoderm zu Mesenchym, dagegen das Hornhautepithel zum Epithel der Knospe wurde. Umgekehrt konnte man bei Amphibienlarven durch Einbringung von Augenanlagen, ja sogar von Trümmern einer Augenanlage oder Linsenanlagen unter die Haut in der Epidermis dieser Hautstelle Umbildungen hervorrufen, durch die eine verdünnte, hornhautähnliche Stelle entstand. Die rot pigmentierte Bauchhaut eines Triton, auf einen dunkelgefärbten Regenerationsstumpf einer Extremität transplantiert, wurde dunkel (*Taube*). Weitere Beispiele für diese Beeinflussung vgl. bei *Dürken* S. 208. Beispiele für die Beeinflussung des Trägers durch das Transplantat sind seltener, aber auch vorhanden (*Dürken* S. 224). — Sehr lehrreich sind die Fälle, in denen künstlich vereinigte Stücke ihre Sonderentwicklung unbeeinflußt verfolgen. Ein Schwanzstück wurde dem Schwanzstumpf einer anders gefärbten Froschart aufgepfropft. In dem endgültigen Schwanz blieben die Farbenunterschiede erhalten. Die von *Schaxel* aus schwarzen und weißen Axolotllarven erzielten Kompositionen von Extremitäten stellen für das Tierreich völlige Parallelen zu den „Chimären" des Pflanzenreiches dar. Kompositionen aus Solanazeenzellen (Nachtschatten und Tomate) liefern Gewächse, die die Gewebe beider Arten in all ihren Teilen vereinigt zeigen. Im allgemeinen lehren diese Versuche, deren hier nur einige als Beispiele zahlreich vorgenommener angeführt sind, ein Vorherrschen der Selbstdifferenzierung der Anlagen, verbunden mit mannigfachen Beeinflussungen des Implantates durch die neue Umgebung; sie zeigen ferner die außerordentliche Verschiedenheit der einzelnen den Experimenten unterworfenen T i e r a r t e n in den Ergebnissen. Verallgemeinerung des Ergebnisses eines einzelnen Versuches ist unter keinen Umständen statthaft.

d) Eingriffe an älteren Individuen. Hier sei nur kurz das große Gebiet der Regeneration gestreift, weil es hinsichtlich der Probleme in naher Beziehung zu den bisher erörterten Fragen steht. Handelte es sich hier um „Regulation" (= „abgeändeter Verwendung bereits vorliegenden Zellmateriales"), so beruht „Regeneration" auf „Neuproduktion von Material". Als Regeneration definiert man „die echte Neubildung verlorengegangener Teile" (*Dürken*). Diese Definition ist vom logischen Standpunkt aus notwendig, tut aber den Erscheinungen Zwang an, denn manche Erscheinung der Regulation kann als Regeneration aufgefaßt werden. (Z. B. wenn auf der Bauchseite einer Larvenhälfte vom Urmund aus eine Nervenplatte entsteht, oder wenn nach ausgeschalteter erster Furchungszelle der Halbembryo später die ausgeschaltete Furchungszelle zur Neubildung der anderen Hälfte bringt, in dem Kern- und Plasmamaterial in sie einwandern: „Postgeneration").

In obigem engeren Sinne verstanden ist Regeneration eine vor allem bei Wirbellosen weit verbreitete Eigenschaft; sie fehlt aber auch Wirbeltieren nicht, beschränkt sich hier aber mehr auf primitivere Formen, namentlich Amphibien, und auch nur auf T e i l e des Körpers und auch bei jeder Form nur auf bestimmte Organe. Für höhere Tiere und Menschen beschränkt sich die Regenerationsfähigkeit auf Neubildung von den Nervenfasern, Bindegewebe und Epithel bei der Wundheilung. Es scheint aber, als ob diese Beschränkung nicht einer mangelnden Regenerations-p o t e n z zuzuschreiben sei, sondern die Folge einer von anderen Gewebsteilen ausgehenden Hemmung. *Bier* konnte Muskelfasern weitgehend zur Regeneration dadurch bringen, daß er diese hemmenden Einflüsse ausschaltete. Die hier

namentlich bei Wirbellosen beobachteten wunderbaren Tatsachen (Polaritätsumkehr: an der kaudalen Schnittstelle entsteht ein Kopf. Heteromorphose: an Stelle eines Organes entsteht ein anderes), ferner über die Einflüsse, die die räumliche Orientierung des Operationsschnittes auf die Form des Regenerates hat, können hier nicht berücksichtigt werden; es wird auf die Literatur verwiesen (*Dürken*). Hier sollen nur einige grundsätzliche Fragen berührt werden.

1. Daß ein vollkommen typischer Ersatz eines Organs, z. B. einer Extremität, vorkommt, ist mit Recht zu bezweifeln. Die typische, d. h. durch die Konstitution dieses einen Keimplasma verursachte, individuell durchgearbeitete Organisation entsteht keinesfalls wieder. Das Regenerat entsteht nach Art der embryonalen Bildung als etwas Neues, dem verlorenen mehr oder weniger Ähnliches (in den Grenzen der Norm).

2. Der Ausgang muß, wie in vielen Fällen festgestellt werden konnte (siehe auch oben) ein Rest des Alten sein; nur gelegentlich zeigt es sich, daß die Regeneration auch von fremdem Material ausgehen konnte, z. B. eine vollständig exstirpierte hintere Extremität beim Triton von der Wirbelsäule her, oder wie schon erwähnt, die Tritonlinse von der Iris und der Netzhaut aus. Ferner aber ist der Begriff „Rest" meist so zu verstehen, daß die Gewebe des Restes das Regenerat nicht unmittelbar erzeugen, sondern zunächst ein junges, für „indifferent" gehaltenes Gewebe (Blastem), von dem die weitere Bildung des Regenerates ihren Ausgang nimmt.

3. Die Natur dieses Blastems und seine Potenzen sind das für unsere Darstellung Belangreiche. Es scheint im allgemeinen so zu sein, daß nach Verlust eines Stückes der Extremität nicht Haut von Haut, Muskeln von Muskeln, Knochen von Knochen usw. wieder erzeugt wird, sondern alles geht aus einem neu erzeugten indifferenten Regenerationsblastem hervor; dessen Zellen sind also dem Augenschein nach aus fertigen Gewebezellen der Schnittfläche entstanden, sind in einen indifferenten Zustand zurückgekehrt und haben sich neu differenziert (umdifferenziert). So liegt der Regeneration Umdifferenzierung, Metaplasie, zugrunde. Ein Regenerationsblastem wäre ein bedeutsames Beispiel für ein „äquipotentielles System", wenn es sich wirklich so verhielte (S. 234/35). Die bei der Regeneration auftretende Metaplasie gibt Aufschluß über die Potenzen der Organzellen.

4. Eine solche Metaplasie liegt auch den Fällen zugrunde, in denen die Keimblattnatur nicht durchschlägt, sondern ursprünglich ektodermale Organe aus dem Entoderm neu erzeugt wurden (Darm bei Anneliden) oder die spezifische Differenzierung zugunsten des Regenerates aufgegeben wurde (Linse aus Iris- oder Netzhautzellen).

§ 89. Die Mißbildungen sind die Ergebnisse entwicklungsmechanischer Experimente, die die Natur selbst angestellt hat. Manche von den oben im einzelnen erwähnten Versuchen treten uns realisiert im abnormen Entwicklungsgeschehen entgegen. Es sei dies kurz für zwei Fälle erläutert: 1. Die Doppelbildungen. Sie kommen sehr häufig bei Knochenfischen, seltener bei Amnioten, noch seltener bei Amphibien vor; sie können alle Grade der Verdoppelung aufweisen, bis zur Verwachsung nur am Kopf (Duplicitas posterior) oder Schwanz (Duplicitas anterior) und bis zur völligen Trennung in zwei Individuen. Doppelbildungen konnten, wie oben gezeigt, experimentell in verschiedener Weise erzeugt werden, durch Umdrehen von Froscheiern auf dem Zweizellenstadium oder dadurch, daß einzelne Furchungszellen vollständig oder unvollständig voneinander getrennt wurden. Wahrscheinlich ist es dieser letztgenannte Vorgang, dem die Doppelbildungen (und bei vollständiger Trennung die eineiigen Zwillinge und Mehrlinge) ihre Entstehung verdanken. Sogleich zeigt sich aber, daß die Doppelbildungen der Säugetiere und des Menschen teratogenetisch nicht in die gleiche Periode fallen können, weil bei den Säugetieren die eineiigen Zwillinge durch den Besitz zweier Amnien und eines Trophoblasten ausgezeichnet sind. Das wäre unerklärlich, wenn die Isolierung die beiden ersten Furchungszellen beträfe, weil dann aus jeder von ihnen ein Trophoblast entstehen müßte, mithin doppeltes Chorion und doppelte Plazenta. Es ist vielmehr anzunehmen, daß sich bei den Säugetieren während der Furchung auf irgendeinem Teilungsschnitt das Material für die Embryobildung und die Trophoblastbildung sondert, und daß auf diesem Stadium die Teilung der Stammzelle des Embryo zu Zwillings- oder Mehrlingsbildungen führt (*Sobotta*).

Auch die Phokomelie ist ein gutes Beispiel für die Gültigkeit der aus Experimenten abgeleiteten Schlüsse. Diese Mißbildung besteht darin, daß die vorderen Extremitäten als kleine Stummel dem Rumpfe ansitzen (wie Robbenflossen, Phokos = Robbe). Dem Bau nach handelt es sich um eine Hemmungsbildung der Röhrenknochen bei mehr oder weniger erhaltenem Handskelett. Für die kausale Beurteilung liegt das Beispiel der Entwicklungsmechanik vor, das sich das Skelett

zwar durch Selbstdifferenzierung anlegt, aber zu seiner normalen Ausbildung eines auslösenden Faktors bedarf. An welchem Punkte der Extremitätenanlage dieser Faktor wirksam wird, ist bei der Phokomelie nicht bekannt, auch muß er in seiner Wirksamkeit verschieden stark gehemmt sein, da es Fälle gibt, in denen der Humerus oder die Vorderarmknochen nur verkümmert sind, ohne ganz zu fehlen. Da diese Mißbildung erblich ist, so muß ein für die Differenzierung der Extremität verantwortlicher, im Keimplasma determinierter, erblicher Faktor angenommen werden.

b) Zusammenfassendes und Kritik.

§ 90. Die vorstehend kurz skizzierten Versuche nebst ihren Ergebnissen, die jeder im Original studieren muß, der ihnen größere Teilnahme entgegenbringt, haben Antworten auf die in § 84—86 erwogenen Probleme gegeben, die in einer ungeheuren Literatur niedergelegt sind. Versuchen wir dem Jünger der Heilkunde das, was für das Verständnis der Formbildung wesentlich ist, in Kürze vorzuführen.

Einleitend sei zusammengefaßt, was sich aus den Versuchen ganz unmittelbar ergeben hat, und was mittelbar daraus gefolgert werden kann. Die unmittelbaren Ergebnisse sind im wesentlichen drei: 1. Die Anlage des Keimes ist in der Tat nicht jenes „Einfache" der alten Epigenetiker. Ein hoher Grad von Mannigfaltigkeit ist in der Tat bereits im Keimplasma der befruchteten Eizelle implicite real vorhanden. 2. Diese Mannigfaltigkeit hat bei der Aufteilung des Eies in Furchungszellen verschiedene Schicksale. Sie kann sich qualitativ sondern, so daß die einzelnen Furchungszellen ihrem inneren Gefüge nach verschieden werden, sich demzufolge fernerhin gegenseitig nicht mehr vertreten könenn; sie kann aber auch auf die ersten Generationen von Furchungszellen ungesondert und unvermindert übertragen werden, so daß diese Zellen dann in die Lage kommen, sich gegenseitig vertreten zu können, wirklich ein harmonisch-äquipotentielles System bilden. Das gilt nicht nur für Furchungszellen, sondern auch für Anlagen von Organen. Aber auch das Gegenteil ist nachgewiesen worden. Die Extremitätenumstimmung von rechts nach links und umgekehrt ist bei gewissen Formen gar nicht und bei allen nur während einer gewissen Zeit möglich; nur ganz schmale Ektodermzonen neben der Kiemenregion können Kiemen liefern, die übrige Epidermis nicht usw. 3. Hat sich gezeigt, daß ein ungemein fein abgestuftes System von Abhängigkeiten der einzelnen Anlagen voneinander besteht, von völliger Selbstdifferenzierung an bis zur unbedingten Abhängigkeit eines Differenzierungsvorganges von anderen Faktoren.

Die mittelbaren Schlüsse, die wir aus den bisher vorliegenden Experimenten ziehen müssen, sind zwei: Sehr überraschend ist es für die Entwicklungsmechanik gewesen, daß derselbe Eingriff bei verschiedenen Arten, selbst bei einander ganz nahestehenden, zu sehr verschiedenen Ergebnissen geführt hat. Das war ein Ergebnis, das die Entwicklungsmechanik zunächst gar nicht in Rechnung gezogen hatte. Wenn man dagegen einwendet, man hätte „nicht voraussetzen können, daß die Natur so mannigfache Auswege habe", so gilt dieser Einwand nur für die, die ihn sich nicht gemacht haben, trifft auch gar nicht das Wesen der Sache, denn nach „Auswegen" sucht die Natur nicht, sondern vollzieht in jedem Falle ihre unverbrüchlichen Regeln, die wir nur in diesen Fällen nicht kennen. Daß es also ganz allgemein zwar ein kausales Geschehen in der Ontogenese gibt, daß aber dies Geschehen in jedem Falle bei jeder Art, Kleinart, Lokalrasse, ja vielleicht jedem Individuum und für jedes Organ besonders ermittelt werden muß, ist eine wesentliche Einschränkung, zu der wir bei der Würdigung der Gesamtergebnisse genötigt werden; diese Einschränkung ist um so härter, als an sich schon das Material der Experimentatoren im Vergleich zu der Formenfülle des Tierreiches ganz verschwindend klein ist; innerhalb der Wirbeltiere sind Fische und Hühnchen nur ganz vereinzelt untersucht worden.

Von den Amphibien sind es fast ausschließlich die Larven unserer einheimischen Arten, an denen die Experimente angestellt worden sind, so daß man sagen darf, die Entwicklungsmechanik ist im wesentlichen die der einheimischen Amphibienlarvenarten — ein durch die Sachlage gegebener Mangel, der aber doch eine Verallgemeinerung der Schlüsse unmöglich macht. Allein schon, daß sie — wider ihre ursprüngliche Erwartung — das Vorhandensein solcher Verschiedenheiten aufgedeckt hat, ist ein großes Verdienst der entwicklungsmechanischen Forschung. Es handelt sich aber darum, festzustellen, worin diese Verschiedenheiten bestehen. Wir werden sehen, daß es sich hauptsächlich um Formverschiedenheiten handeln muß, so daß die Kritik an den Ergebnissen der Experimente unmittelbar der Ausgang neuer morphologischer Fragestellungen wird, ein schönes Beispiel für die wahren Ursachen des Fortschrittes der Wissenschaften (§ 1). Das wäre die zweite mittelbare Folgerung. Wir werden im folgenden § namentlich diese Folgerung eingehender zu begründen versuchen.

§ 91. Was untersucht eigentlich die experimentelle Entwicklungsgeschichte und wie untersucht sie es? Wenn jedes Experiment uns die Reaktion des Organismus auf eine Störung zeigt, so ist diese Reaktion typisch durch die Konstitution beeinflußt. Was wir also durch jeden Eingriff eigentlich untersuchen, ist die Konstitution desjenigen Organismus, an dem wir das analytische Experiment vornehmen. Die Antwort, zu der wir diesen einen Organismus zu „zwingen" uns vorstellen, ist also nicht nur eine Antwort auf eine spezielle Frage, sondern zugleich die, die er seiner Konstitution nach einzig geben kann. In Wirklichkeit zwingen nicht wir die Natur, sondern sie uns zu der Frage nach der Konstitution des gestörten Systems.

Für jede verständige Beurteilung der Experimente an lebendigen Keimen wird es also notwendig sein zu wissen, wie sich das Konstitutionelle in der Ontogenese geltend macht, d. h. was wir wirklich wissen müßten, wenn wir das Konstitutionelle, wie es eigentlich ausnahmslos bei allen Verallgemeinerungen geschieht, als eine Konstante in die Ableitungen einfügen wollen. Die Konstitution (§ 32) ist im Keimplasma gegeben; sie wirkt sich im Gesamtbau des Keimes auf jeder Entwicklungsphase und in jedem einzelnen Schritt der Ontogenese spezifisch aus. Das, worin sie sich zunächst ausprägt, ist ein Dreifaches: Zellenzahl, Zellengröße und Zellvermehrung. Wie wir später sehen werden, ist die Zahl der Zellen, aus denen die Organe bestehen, in viel höherem Maße normiert, als man sich vorzustellen pflegt. Für wirbellose Tiere bestehen dafür ganz genaue Angaben; bei Wirbeltieren hat zunächst, und leider bisher als einziger, *K. Rabl* diese Zellnormierung untersucht und sie an einem Organ, der Augenlinse, wirklich bestätigt gesehen. Auch über die Zellgröße wird noch eingehend gehandelt werden; wir wissen, daß sie ein Artmerkmal ist, so daß wir schon nach Zellenzahl und Zellengröße formal gleichwertige Entwicklungsstadien, z. B. die Gastrula eines Seeigels, einer Schnecke, des Amphioxus, des Frosches nicht unmittelbar miteinander vergleichen dürfen. Zellengröße und Zellenzahl beherrschen aber Zeitfolge, Tempo und Dauer der Zellvermehrung (wie z. B. bei der Differenzierung der vegetativen und animalen Zellen beim Froschei schon dem oberflächlichen Betrachter deutlich wird § 73). Zellenreiche Formen müssen notwendig ein längeres Stadium durchlaufen, währenddessen die Zellteilungen das Material erst hervorbringen, während zellenarme Formen, wie viele solcher wirbelloser Tiere, die zu Experimenten gedient haben, schon früh mit der Produktion abschließen und das Material verwenden. Der Zeitpunkt, auf dem ein Tier oder seine einzelnen Organe „fertig" sind, ist großen Schwankungen ausgesetzt. Propagation einerseits und Verwendung von bereits Fertigem andererseits schiebt sich wie in der Rückenfläche der wachsenden Wirbeltierkeime ineinander.

Es ist also vielerlei Wichtiges, zur Zeit aber recht Dunkles, was wir wissen müßten, wenn wir Regeln und Gesetze für das aus Experimenten Erschlossene aussprechen wollten. Zunächst müßte man wirklich einen Einblick in die schwierigen Homologieverhältnisse der Embryonalanlagen haben (S. 78). Schwerlich können die Darmanlagen eines Seeigels und einer Froschlarve schon allein auf Zellenzahl und Zellengröße hin beurteilt, als komplett homolog angesehen werden. Eine aus wenigen Zellen bestehende Gastrula einer Schnecke hat mit der zellenreichen eines Triton zwar die Form gemeinsam; aber das, was dort durch eine Zelle verkörpert wird, wird hier durch sehr viele dargestellt (*Rabl*); die Urmundlippen einer Amphioxus- oder Petromyzonlarve oder deren die ventrale Fläche überwachsendes Ektoderm wird, abgesehen von der Form, mit dem gleichwertigen Bezirken einer Froschlarve hinsichtlich ihres Zellgefüges nicht ohne weiteres vergleichbar sein. Wie sich die Dinge später innerhalb der Keimblätter oder gar im Mesenchym verhalten, wissen wir gar nicht.

Die Bedeutung der Proliferationszonen, dies Neben- und Durcheinander von sich vermehrendem Indifferentem und von schon verwendungsbereitem Differenzierten, muß zu einer Mikrotopographie der werdenden und fertigen Anlagen innerhalb eines Keimes führen, die wir noch gar nicht kennen, die wir aber doch beim Einführen einer Glasnadel in einen Keim so genau kennen müßten, wie die Topographie des Körpers bei einem chirurgischen Eingriff. Sobald man die Erforschung dieser Topographie als Ziel des Experimentes nimmt — und das kann man — benutzt man das Experiment zu einer wahrhaft kausalen, d. h. auf Einsicht in die Konstitution gerichteten Analyse.

Aus dem Gesagten ergibt sich nunmehr die wichtige Folge, daß auch die Determinierung der Zellen (Bildung der Anlagen) und die spätere Differenzierung (Bildung formal verschiedener Zellkomplexe) abgetönt verlaufen muß. Diese Abtönung wird in der Entwicklung der Keime verschiedener Frosch-, Kröten- und Tritonarten usw. keineswegs die gleiche sein. Innerhalb derselben Ontogenese wird Determinierung und Differenzierung, mithin also auch (§ 86) Potenzbeschränkung und

Regulationsfähigkeit an verschiedenen Bezirken des Keimes verschieden weit vorgerückt sein. Das ist tatsächlich so; die von vorn nach hinten fortschreitende Differenzierung der Achsenorgane (S. 200), die frühzeitige Bildung des Kopfes sind seit langem bekannte, davon Zeugnis ablegende Tatsachen. Neuerdings hat man hierfür den glücklichen Ausdruck eines „Differenzierungsgefälles" eingeführt (*v. Ubisch*) und gezeigt, wie die Verschiedenheiten eines solchen Gefälles tatsächlich erklären, daß das gleiche Experiment bei Larven verschiedener Urodelenarten verschiedene Ergebnisse haben muß (*Brandt*), weil die Determinierung des Indifferenten bei ihnen verschieden schnell erfolgt, das Gefälle also verschieden stark ist.

Zu irgendeiner Zeit muß aber für jeden Zellkomplex das Stadium der geschlossenen „Anlage" erreicht werden, das heißt, der Zustand der Zellen, wo sie die Determination für ihre spätere Differenzierung empfangen haben. Nehmen wir an, daß dies mit einer Beschränkung der Determination und Potenz Hand in Hand geht, so entsteht die Frage nach der Art und Weise, wie die Potenzen in den Zellfolgen aufgeteilt werden. Geschieht dies so, daß von einem bestimmten Zeitpunkte an eine Zelle mit ihren Nachkommen im normalen Geschehen nur noch zur Bildung bestimmter Organe und Systeme befähigt sind, so haben wir das, was wir Zellenstammbäume, Zellenrassen, nennen können (Cell-lineage).

Die normale Entwicklung hat nun mit Sicherheit dargetan, daß es Zellenstammbäume gibt. Bei Wirbellosen können sie ziemlich allgemein bereits vom Ei an verfolgt werden (*Korschelt* und *Heider*). Hier scheiden sich schon während der Furchung die Wege der Zellen, die Ektoderm, Entoderm, Mesoderm, Mesenchym liefern. Sie werden also bereits zu dieser frühen Zeit zu „Anlagen", so daß Verluste solcher Zellen ganz bestimmte Defekte zur Folge haben. Bei den Wirbeltieren sind Zellstammbäume vom Ei her bis jetzt nicht festgestellt worden, vor allem eben wohl deswegen nicht, weil der Furchungsprozeß hier zunächst der Produktion von Zellmaterial (*Peter*) dient; erst größere Zellterritorien entsprechen hier den einzelnen Zellen der obigen Beispiele (*Rabl*). Auffälligerweise schließt sich (§ 78) gerade das Säugetierei in der Produktion schon äußerlich voneinander verschiedener Furchungszellen den Eiern der Wirbellosen am nächsten an. Hat man nun auch keine sicheren Beweise für das Vorhandensein von Zellstammbäumen bei Wirbeltieren, so hat man doch auf Grund der beim Studium der Histogenese gemachten Erfahrungen Indizien gesammelt, die zu der Annahme zwingen, daß Zellstammbäume auch bei Wirbeltieren angenommen werden müssen. Das gilt zunächst für die Geschlechtszellen, die wir mit hohem Grade von Wahrscheinlichkeit ähnlich, wie es für Wirbellose sicher festgestellt ist, keinem Keimblatt zuerteilen, sondern unmittelbar auf die Eizelle zurückführen können und müssen (bei *Lubosch*). Ferner wissen wir, daß es manche Organe gibt (Haare, Sinneshügel, Geschmacksknospen, Drüsen, Darmzotten, Lunge), deren Anlagen sich im ganzen durch Knospung vermehren (*M. Heidenhain*). Zurückverfolgt führt dieser Vorgang auf eine sehr einfache Anlage einer Drüse oder der Lunge, d. h. auf ein einziges Urepithelbläschen (*Heidenhain, Bender*), und dieses demnach weiter rückwärts auf einige wenige, in einem Falle (Schilddrüse, *Heidenhain*) tatsächlich auf eine einzige Urschilddrüsenzelle. Ob man sämtliche Geschmacksknospen auf eine einzige Urzelle, alle Haaranlagen auf eine einzige Urhaarzelle zurückführen kann, ist zur Zeit nicht bekannt. Daß die Haaranlagen schon diffus erscheinen, ist an sich kein Gegengrund dagegen, in weit zurückliegenden Embryonalphasen einige wenige Urhaarzellen oder auch nur eine solche anzunehmen, wie es bei Wirbellosen für viele Organe tatsächlich der Fall ist. Die schon früh bemerkbare Reihenstellung der Haarkeime spricht jedenfalls dafür, daß solche Reihen durch Teilungen einer Anlage entstanden sein müssen (*Maurer, Ludwig, Robertson*). Es ist also eine mit der Zellstammbaumforschung bei Wirbellosen und den Erfahrungen, die man bei Wirbeltieren gemacht hat, notwendig gegebene Annahme, daß auch bei zellenreichen Formen irgendwann in der Entwicklung eine Scheidung der Wege für eine Anzahl von Organbildnern stattfindet.

Ob schließlich für alle Organe ein derartig differenzierter Ausgang anzunehmen ist, ist für Zusammengesetztes, wie z. B. die Darmschleimhaut, schwer zu beantworten. Dabei tritt eine andere Frage in den Vordergrund. Die Umwandlung der Dünndarmschleimhaut in Dickdarmschleimhaut, die, wie oben erwähnt, beim erwachsenen Menschen binnen eines Jahres stattfand, spricht scheinbar dafür, daß hier endgültige Aufteilung von Anlagen nicht stattgefunden habe. Diese Deutung kann solange als voreilig bezeichnet werden, wie histogenetisch eine volle Klärung aussteht. Denn es gibt ein Beispiel, das solcher voreiligen Deutung warnend entgegentreten muß. Lange Zeit galt als Vorbild einer Regulation im Sinne eines harmonisch-äquipotentiellen Systems ein Tunikate, Clavelina, ein Tier, das die wunderbare Fähigkeit zu haben schien, aus jedem beliebigen Bruchstück typische Organe, und zwar je nach der Größe der Fragmente in verkleinertem Maßstab des Originals

auszubilden. Es hat sich aber gezeigt (*Schaxel*), daß diese Neubildungen gar nicht von den mit wunderbarer Voraussicht planmäßigen Handelns ausgestattet gedachten Resten ausging; diese starben ausnahmslos ab. Aber Zellen, die während der Körperdifferenzierung indifferent embryonal geblieben waren, ließen das Regenerat durchaus nach dem Typus embryonaler Neubildung aus sich hervorgehen. Ein ähnlicher Fall könnte ja doch auch bei der Umwandlung der Darmschleimhaut vorliegen.

Ähnliche Überlegungen lassen sich auch auf jedes Regenerationssystem, das meist als harmonisch-äquipotentielles System angesehen wird, anwenden.

Wenn die Entwicklungsmechanik dazu neigt, die Zellteilung grundsätzlich als eine erbgleiche anzusehen (*Dürken*), so erscheint ein solcher Schluß also weder zwingend, noch notwendig.

Was für sie spricht, ist vor allem die Erscheinung, daß differenzierte Gewebezellen (Drüsen-Sinnesorganepithelien, Endothelzellen, Zellen des retikulären Gewebes und vieles andere) sich umdifferenzieren können. Man nennt dies Metaplasie (§ 95).

Ganz allgemein nehmen wir an, daß solche Zellen eben nicht völlig „destiniert" waren, sondern nur einen Teil ihrer Fähigkeiten aktiviert hatten neben anderen latenten.

Weismann, der Schöpfer der Lehre von der erbungleichen Teilung, hatte sich die Vorstellung eines daneben übertragenen „Reserveidioplasmas" gebildet. So grob diese Vorstellung ist, ganz von der Hand zu weisen, wenigstens als Bild, ist sie nicht, da sie nur mit der Annahme einer zellulären Regeneration, der Aktivierung von Keimplasma rechnet.

Vor allem müssen wir bedenken, daß auch hier die Beziehungen der Zellen zueinander hineinspielen, also etwas Dynamisches, während wir bisher nur von dem Formalen der Konstitution des Keimes gesprochen haben. Es hat sich gezeigt, daß Zellen, die außerhalb des Körpers gezüchtet werden, zu jeder normalen Gewebebildung unfähig sind. Sie wachsen, teilen sich ins Ungemessene fort, ohne irgendeine Differenzierung zu erfahren, und zwar die gleichen Zellen, die innerhalb des Körpers zu differenten Gewebs- und Organbestandteilen werden. Das beweist zwingend, daß es die Abhängigkeit der Zellen voneinander ist, die bei der Differenzierung eine entscheidende Rolle spielt. Auch für die Frage der größeren oder geringeren Potenzbeschränkung muß das von Einfluß sein. Der normale Ablauf einer Ontogenese regelt dies eben nach den im Keime herrschenden uns unbekannten Gesetzen. Aber auch an sich betrachtet ist die Differenzierung nicht bloß ein Formbildungsvorgang, nicht ein „Schicksal", welches über die Zellen verhängt wird, sondern eine vitale Leistung der Zelle (*Weidenreich*). Jede Zellteilung ist eine Leistung der Zelle. Mit Recht hat man daher Zellteilung und Differenzierung in Zusammenhang gebracht. Man kann hier unmittelbar an das oben Angedeutete und später (§ 105) genauer Darzustellende von der Normierung der Zellenzahl anknüpfen. Nur an teilungsfähigen Elementen kann natürlich von weiterer Differenzierung (Umdifferenzierung) die Rede sein. Als noch nicht voll differenzierte Zellen gelten die Ersatzzellen (Matrixzellen) vieler Epithelien, während nur an wenigen Zellgruppen, die bereits voll differenziert sind, Teilungsfähigkeit und Umbildungsfähigkeit vorhanden ist (Darmepithelien, Drüsenzellen, Zellen einiger Bindegewebsformationen). Es scheint der Vorgang der Zellteilung selbst zu sein, der eine Verjüngung der Zelle herbeiführt, ihr die Möglichkeit gibt, sich in anderer Richtung umzubilden. Es kann also auch die Umbildungsfähigkeit der Zellen ganz oder zum Teil auf rein dynamische (Verjüngungs-)Faktoren ohne Annahme eines Reserveidioplasmas immerhin begreiflich gemacht werden (Weidenreich).

Dies alles — die Homologien der Anlagen, ihre Mikrotopographie, das Differenzierungsgefälle, das zeitliche und örtliche Verhältnis von Indeterminiertem zu Determiniertem, den Umfang der Erhaltung indifferenter Zellen und den Anteil dynamischer Faktoren an der Differenzierung — dies alles müßten wir kennen, wenn wir wirklich die Ergebnisse der Experimente zu einer Lehre von der Ätiologie der Entwicklung verwerten wollten. Wir müßten aber noch mehr wissen: nämlich welcher Art die Störung ist, die wir durch das Experiment setzen. Denn wenn auch die Faktoren gleich notwendig und unvertretbar sind, so wird doch gerade durch den Eingriff selbst ein neuer Faktor eingeführt, der vorher nicht da war. Man beachte auch, daß die Fähigkeit eines Organes oder Organismus, auf Reize zu reagieren, zwar weit, aber nicht unbegrenzt ist. Ohrknorpel kann auf Zug nicht reagieren, Rippenknorpel tut es; die Säugetiere nehmen in verschieden abgestuftem Grade keinen Kohlenruß in die Lungen auf, während die menschlichen Luftwege sich des Kohlenstaubes nicht erwehren können. Man kann also die Wirkung von Zug auf Knorpel nicht am Netzknorpel, die Vorgänge bei der Entstehung der Anthrakose der Lunge nicht bei Säugetieren untersuchen, ohne schiefe Ergebnisse zu

gewinnen. Auch hier gibt es eine Norm der Reaktionsmöglichkeiten; Experimente setzen ein responsibles Objekt voraus (§ 44). Mosaikeier sind für das Studium der Regulationen irresponsibel, Regulationseier sind es für die Entscheidung der Lokalisationsfrage; Responsibilität und Irresponsibilität der Keime Eingriffen gegenüber, deren Wirkung wir noch nicht kennen, muß aber zunächst festgestellt werden; auch hier also Vorfragen und Entscheidungen, ehe Urteile über die experimentell festgestellten Ursachen einer Formbildung möglich sind.

§ 92. Die experimentelle Erforschung der Ontogenese hat manchen tiefen Einblick in die Bedingungen der Formbildung gewährt, hat aber doch dabei im ganzen nur Einzelbilder, Ausschnitte und Anschnitte eines ungeheuren Geschehens gezeigt. Im Beginn der Zellforschung versprach, wie sich *Henle* ausgedrückt hat, jedes unter das Mikroskop gelegte Blatt eine neue wissenschaftliche Entdeckung; in dieser Lage ist heute die experimentelle Entwicklungsgeschichte: jedes neue Experiment verheißt auch eine neue Entdeckung. Die Lehre von den Zellen zu entwickeln, war indes doch nur wenigen beschieden; eine Lehre von Entwicklungsbedingungen und -ursachen ist heute noch nicht da, und wir wissen nicht, ob sie kommen wird und kommen kann. Die „geprägte Form, die lebend sich entwickelt", schließt eben die beiden Rätsel ein: Wie ist sie geprägt worden (historisch, kausal) und wie entwickelt sie das Geprägte zum Organismus (ontogenetisch, konditional). Da es eine lebende Form ist, so ist diese Entwicklung eine vitale Leistung des Keimes. Ihr Wesen besteht in der Vereinheitlichung der uns nur als einzelne nachweisbaren Vorgänge. Uns erscheinen diese Vorgänge als eine Summe, daher chaotisch; der Keim schließt sie zu einem geordneten Gesamtvorgang zusammen. Der Faktor des Lebens ist das uns hierbei nicht Erfaßbare; daher treten hier alle unsere einleitenden Ausführungen (§ 13ff) in Geltung. Je nachdem die dort gezogenen Grenzen erkannt und gewahrt werden oder nicht, ergeben sich zwei Wege für die Forschung: entweder innerhalb dieser Grenzen den Mechanismus der Entwicklung zu untersuchen, oder sie überschreitend mit leeren Redensarten über das schlechthin außerhalb der Möglichkeit wissenschaftlicher Erfahrung Liegende hinwegzutäuschen. Jenen ersten Weg ist *Roux* gegangen, der in Anlehnung an *Kants* Abgrenzung der wissenschaftlichen Erkenntnis S. 7), die von ihm begründete Wissenschaft Entwicklungsmechanik genannt hat. Ihr Wesen ist demnach nicht ausschließlich auf das Ätiologische, wie man oft fälschlich meint, sondern ebensosehr auf das Architektonische der Ontogenese gerichtet, denn auch dies gehört in den Mechanismus der Ontogenese hinein. Leider ist gerade diese Aufgabe neben der, leichten Erfolg verheißenden des blinden Experimentierens so stark in den Hintergrund getreten, daß wir jetzt geradezu in Verlegenheit über die Beurteilung der Ergebnisse dieser Experimente sind, zu der uns eben alle morphologischen Grundlagen fehlen. Das ist oben ausführlich begründet worden. Wir können nicht sagen und nicht untersuchen, was „die Form" des Keimes ist, aber wir können die formalen Verhältnisse im Keim wissenschaftlich in Angriff nehmen, so wie wir durch analytische Experimente ja auch stets nur Teilursachen feststellen können. Wie die Formen im Keim und die Teilursachen zusammenwirken, zur Entwicklung der Form, dafür gibt uns nur die Lehre vom geregelten Zufall eine Art von Verständnis, worauf hier verwiesen sei (§ 24).

Zur ersten Einführung in das Gesamtgebiet:

Dürken: Einführung in die Experimentalzoologie. 1. Auflage 1919.

Für eingehendere Studien:

Roux: Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig 1912. (Vgl, hier die einzelnen Stichworte.) *Derselbe:* Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig 1895, Bd. II.

Ferner desselben Autors Abhandlungen:

Kausale und konditionale Weltanschauung und deren Stellung zur Entwicklungsmechanik. Leipzig 1913. Über die bei der Vererbung erworbener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Aus der Sammlung „Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik" *Engelmann:* Heft 19. 1913. Die prinzipielle Sonderung von Naturgesetz und -regel, Wirken und Vorkommen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 50. 1922. Weitere für Sonderstudien notwendige Abhandlungen von *W. Roux*, vgl. bei *Dürken* bis 1919. Seitdem in den Bänden des Archivs f. Entwicklungsmech.

Alberti: Linsenregeneration. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 50. 1922. — *Derselbe:* Linsenregeneration bei Teleostiern. Arch. mikr. Anatomie u. Entwicklungsmech. Bd. 98. 1923. — **Barfurth:* Regeneration und Transplantation. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Hrsg. v. *Merkel* u. *Bonnet.* Bd. 22. 1908. — *Bender:* Über die Entwicklung der Lungen. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 75. 1925. — **Born:* Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Leipzig 1897. — **Boveri:* Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abgeän-

derter Furchung. Festschrift f. *R. Hertwig*, Bd. 3. Jena 1910. — *Brandt:* Extremitätentransplantationen an Triton taeniatus. Verhandl. d. Anat. Ges. Halle 1924 u. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsmech., Bd. 103. 1924. — *Braus:* Gliedmaßenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung. Experimentelle Beiträge z. Morphologie, Bd. 1. Heft 3. — *Carleton:* Explantationstechnik. (Tissue Culture. A critical Summary. Brit. Journ. experim. Biologie. Bd. 1. 1923.) — *Carrel:* Die Kultur der Gewebe außerhalb des Organismus. Berl. klin. Wochenschr. 1911. — *Ekman:* Determinationsproblem. Finnische Gesellschaft d. Wissenschaften, Bd. 1. 1922. — *Derselbe:* Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion einiger anurer Amphibienlarven. Gegenb. Morphol. Jahrb., Bd. 57. 1913. *Derselbe:* Über die Entstehung von Kiemenfäden u. Kiemenspalten aus transplantiertem, ortsfremdem Ektoderm bei Bombinator. Nachtrag zu vorstehender Arbeit ebenda. — *Eisinger* u. *Sternberg:* Beiträge zur Entwicklungsmechanik des inneren Ohres. Arch. f. mikr. Anatomie und Entwicklungsmech., Bd. 100. 1924. — *Erdmann:* Praktikum der Gewebepflege oder Explantation besonders der Gewebezüchtung. Berlin: *Springer* 1922. — *Ettisch:* Entwicklungsmechanik und praktische Medizin. Dtsche med. Wochenschr., Bd. 48. 1922. — *Gräper:* Determination und Differenzierung. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsmech., Bd. 98. 1923. — *Derselbe:* Gedanken über tierische Entwicklung. Anat. Anz., Bd. 58. 1924. — **Heidenhain, M.:* Formen und Kräfte in der lebendigen Natur. Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech., Heft 32. 1923. — **Derselbe:* Über die Grundlagen einer synthetischen Theorie des tierischen Körpers. Klin. Wochenschr., 4. Jahg. 1925. — *Derselbe:* Über verschiedene Typen im Bau der Schilddrüse. Verhandl. d. Anat. Ges. Marburg 1921. — **Hertwig, O.:* Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1. Präformation oder Epigenese. Jena 1894. — **Holmgren:* Veränderungen in der Struktur des Menschendarmes usw. Anat. Anz., Bd. 56. 1923. — **Klatt:* Neuere Probleme der Rassenforschung. (Einfluß der Körpergröße, Größe der Zellen.) Verhandl. d. dtsch. Zoolog. Ges., Bd. 27. 1922 (mit Literatur). — *Lubosch:* Normale Entwicklungsgeschichte der weiblichen Geschlechtsorgane des Menschen. In *Halban-Seitz*, Handb. d. Biologie des Weibes, Bd. 1. Berlin: *Urban u. Schwarzenberg* 1924. — *Ludwig:* Morphologie und Morphogenese des Haarstrichs. Zeitschr. f. d. ges. Anatomie, Bd. 62. 1921. — *Maurer:* Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Morphol. Jahrb., Bd. 16. 1892. — *Pander:* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Würzburg 1917. — *Petersen:* Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie. Lieferung 1. 1922. — **Rabl, K.:* Bau und Entwicklung der Linse. S. o. S. 190. — **Rauber:* Gibt es Stockbildungen bei Vertebralen? Arch. f. mikr. Anatomie. 1878. — *Derselbe:* Regeneration der Kristalle. Besolds Verlag. 2 Abteilungen. Leipzig 1895/96. — *Robertson:* Über die Haarspiralen der Brustgegend beim Menschen. Jenaische Zeitschr. N. F., Bd. 51. 1922 (Literatur über Vermehrung der Haaranlagen). — *Schaxel:* Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915. — *Derselbe:* Problem der Regeneration usw. Rivista Biol. Roma, Bd. 4. 1922. — **Derselbe:* Rückbildung u. Wiederauffrischung tierischer Gewebe (Regeneration bei Clavelina). Verhandl. Zool. Ges. 1914. — **Derselbe:* Über die Natur der Formvorgänge in der tierischen Entwicklung (nach Experimenten am Axolotl). Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 50. 1922. — *Schwalbe, E.:* Mißbildungen. Einleitung. — *Spemann* u. *Mangold:* Vgl. S. 39. — *Spemann:* Vgl. S. 39. — *Straßen, zur:* Riesenbildung bei Acsariseiern. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 7. 1898. — *Taube:* Die Beeinflussung des Transplantates durch die Unterlage usw. Arch. f. Entwicklungsmech. 1921 u. Verhandl. Zool. Ges. 1922. — *Ubisch, v.:* Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswirkungen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 52. 1923. — *Derselbe:* Harmonie tierischer Entwicklung. Naturw., Bd. 10. 1922. — *Derselbe:* Linsenbildung bei Rana fusca usw. Verhandl. Zool. Ges., Bd. 28. 1923. — **Weidenreich:* Über Differenzierung und Entdifferenzierung. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 97. 1923. — *Weiß:* Regeneration der Urodelenextremität als Selbstdifferenzierung usw. Naturw., Bd. 11. 1923. — **Wolff, K. Fr.:* Theoria generationis 1759. Deutsch von *Samassa* (*Ostwalds* Klassiker usw.) Nr. 84. 1896.

C. Das Historische in der Ontogenese.

§ 93 Auch die Entwicklungsmechanik ist bei kritischer Würdigung der ganzen Sachlage zu dem Ergebnis gelangt, daß mit der Erforschung des Was und Warum das Wie der Entwicklung, die eigentliche, die Kernfrage der Ontogenese, noch gar nicht in Angriff genommen sei. (*Vogt.*) In sehr ansprechender Weise wird hier dargetan, daß alle Kenntnis der formalen und dynamischen Vorgänge, selbst wenn sie erschöpfend wären, nicht lehren, wie die Zellen des

Keimes es anfangen, z. B. eine Gastrula, eine Rückenrinne, die Chorda usw., zu bilden. Wir sehen nur, daß es geschieht, beobachten eine Bewegung, eine Gestaltveränderung, eine Verlagerung und Vermehrung der Zellen, deren Endergebnis eben jene Embryonalformen sind. Die Vorstellung, daß der ganze Keim eine Art amöboider Bewegung vollführe, innerhalb derer den einzelnen Zellen ihre Formen zugemessen werden, erscheint dem Autor (*Vogt*) als die einzig einigermaßen angemessene, die uns zu einer Art Verständnis des Ganzen verhelfe; und mit Recht.

Es wird aber bei dieser Darstellung doch nicht ausdrücklich genug gesagt, daß die Morphologie schon seit langem das hier zugrunde liegende Problem erkannt und es dahin erklärt hat, daß die Ontogenese überhaupt an sich unbegreiflich sei ohne ihre Zurückführung auf die Phylogenese. Denn das, was in übertragenem Sinne als amöboide Bewegung des ganzen Keimes ganz gut angesehen werden kann, ist nur die erbliche Wiederholung von Gestaltungsvorgängen, die historisch im Keim gebunden worden sind, durch die Befruchtung frei gemacht werden und sich entfalten (Palingenese). Natürlich gibt das so wenig eine Erklärung wie jede andere Umschreibung, denn eben das, wie diese Veränderung der Keime erfolgt, wissen wir nicht (§ 31ff); aber jene Erklärung hat doch den Vorzug, deutlich zu machen, daß es eine „Ontogenese an sich" überhaupt nicht gibt und nicht geben kann. Wir haben dies zum Schluß noch kurz zu erläutern.

Es ist eine Tatsache, daß in jeder Ontogenese diejenigen Zustände als vorübergehende Stadien wiederkehren, die als dauernde Endzustände bei Ahnenformen vorkommen und daß diese Verkettung von Stammesentwicklung und Keimesentwicklung einen zwangsläufigen Ablauf der Ontogenese herbeiführt.

In der gesamten organischen Entwicklung unseres Körpers spielt diese vererbte Entwicklung eine Rolle. Die Organe entwickeln sich, ehe sie unter dem Reiz der Funktion stehen (erste afunktionale Periode der Entwicklung, S. 34, Auge, ehe Licht perzipiert wird; Gehirn, ehe Leitungsbahnen da sind; Gelenkformen ohne Bewegungsreize usw.), und gerade hierbei offenbart sich der erwähnte Parallelismus: ein Durchgangsstadium in der Entwicklung des menschlichen Herzens gleich völlig dem Dauerzustande des Herzens bei urodelen Amphibien (*Benninghof*); das Gehörorgan besitzt vorübergehend einen Ductus endolymphaticus, der frei nach außen ausmündet, wie dauernd bei den Fischen und vieles andere.

Unter diesem Gesichtspunkte hat man nun auch das Wiedererscheinen der Gastrula in jeder Ontogenese zu beurteilen. Zwar werden auch die vorhergehenden Embryonalstadien auf Dauerzustände bezogen (die befruchtete Eizelle auf ein Protistenstadium, die Blastula auf Zellkolonien, Flimmerkugeln), doch liegen hiergegen manche Bedenken vor (§ 104). Die Gastrula indes wird mit Recht auf Lebewesen bezogen, die nur aus einer, von zwei Zellschichten umschlossenen, sich durch eine Öffnung nach außen öffnenden Magenhöhle bestehen (Gasträa). Sie sind uns heute in den Coelenteraten erhalten. *Haeckels* Gasträatheorie lehrt, daß in den Anfängen der Bildung des organischen Lebens die Gasträa (Magendarmlarve) einmal die höchste Organisation gebildet habe; einige Metazoen seien auf diesem Stadium stehengeblieben, andere hätten sich von da aus in verschiedener Richtung weitergebildet; das Gasträastadium sei dadurch in die Ontogenese aller Tierstämme hineingelangt.

Man hat viele Versuche gemacht, die Gastrulation auf rein mechanischem Wege zu erklären.

Sie läßt sich auf 2 Umstände zurückführen: erstens die Raumbeengung, in die die Makromeren durch die Mikromeren geraten; diese wachsen vom animalen Pol aus stark nach abwärts gegen die sich weniger intensiv teilenden Makromeren; zweitens

nehmen die Makromeren durch diese Raumbeschränkung eine Form an, bei der sie keilförmig gegen die Furchungshöhle hin breiter werden. Nach gesicherten Experimenten (*Bütschli*, *Speck*) reicht dies auch hin, um die Einfaltung der Blastula zur Gastrula herbeizuführen. Man könnte also wohl meinen, daß die Gastrula nur deshalb die Grundform aller Metazoenentwicklung sei, weil sie bei gegebener verschiedener Größe der Furchungszellen zwangsläufig entstehen müsse. Die verschiedene Größe der Furchungszellen sei aber wiederum die Folge der durch die Anwesenheit von Dotter entstandenen polaren Differenzierung der Eier (§ 74).

Gewiß muß jeder lebendige Vorgang nach mechanischen Regeln erfolgen, Einsicht aber in diese Regeln gibt doch nicht volle Klarheit über die Ursachen des Eintritts des Vorganges selbst. Sehr lehrreich ist es gewesen, als festgestellt wurde, daß die vegetativen Zellen einer Tritongastrula Gestaltsveränderungen durchmachen wie bei einer Gastrulation, selbst wenn man die animalen Zellen wegnahm, also gar nichts da war, was den in obiger Ableitung geforderten „Druck" ausüben konnte (*Vogt*). Die Gastrulation beruht eben sehr auf Selbstdifferenzierung der Zellen. Sie erklärt es auch, warum die Primitiventwicklung aller Wirbeltiere wie unter einem unentrinnbaren Zwange immer auf Gastrulationsvorgänge, Invagination des Chordakanals, Bildung des Canalis neurentericus usw. zurückkehrt.

Ist die Gastrulation so zwar ein ererbter Vorgang, dann muß doch eine Gasträa als Tier irgendeinmal entstanden sein. Darüber wissen wir natürlich nichts; doch hat man sich mancherlei Vorstellungen darüber gebildet.

Die brauchbarste ist wohl die, daß eine flimmernde Kugel, als welche man sich die primitiven Metazoen denkt, durch Annahme einer bestimmten Fortbewegungsrichtung in die Differenzierung eines Vorn und Hinten eingetreten sei; der hintere Pol, dem Widerstande des Wassers entzogen, habe die ernährende Funktion übernommen, und habe sich zur besseren Ausübung dieser Funktion mehr und mehr ins Innere eingesenkt. (Näheres vgl. bei Korschelt u. Heider vgl. Litt. S. 219.)

Angesichts des Parallelismus, der zwischen Stammesgeschichte und Keimesgeschichte besteht, erweckt es den Anschein, als ob jeder Schritt, der in der Stammesentwicklung vorwärts geschieht, d. h. in der Sprache der Genetik: jede neu entstandene Vererbbarkeit (§ 32) die Keimesentwicklung der Nachkommen um ein Stadium verlängere. *E. Haeckel* hat dies als das biogenetische Grundgesetz, *O. Hertwig* als ontogenetisches Kausalgesetz bezeichnet. Hierbei ist die Voraussetzung, daß jene strukturellen Neubildungen im Keimplasma zeitlich als jüngste der vorhandenen Mizellarstruktur angegliedert werden, daß alle in einer historischen Reihenfolge einander angegliedert sind und auch in einer festen Zeitfolge ontogenetisch ausgelöst werden.

Wir wissen aber heute über die Art der Lokalisationen der an sich noch ganz hypothetischen Erbfaktoren nichts, auch nicht, ob eine bestimmte räumliche Lokalisation von Anlagen (§ 120) derart möglich ist, daß sie zu einer Entfaltung in bestimmter Zeitfolge führt. Es empfiehlt sich daher, durch Verzicht auf die Bezeichnung „Gesetz" den Anschein zu vermeiden, als ob wir etwas darüber wüßten.

Wir sprechen daher lieber von der ontogenetischen Rekapitulationsregel (*Roux*). *Roux* erklärt den Zusammenhang zwischen der strukturellen Veränderung im Keimplasma der Ahnen und seiner zeitlichen Entbindung in der Ontogenese der Nachkommen durch die Annahme, daß nur solche Veränderungen erhaltungsfähig gewesen seien, die den Grundbau des Keimplasmas unverändert gelassen hätten, weil anderenfalls ja jede neue Ontogenese jenen Grundbau neu aufzuführen gehabt hätte, demnach unvermittelt ohne Beziehungen zu jener Veränderung hätte ablaufen müssen.

Auf den Zusammenhang zwischen dieser Erklärung und der durch die Hypothese vom geregelten Zufall nahegelegten (§ 240) sei hier nachdrücklich hingewiesen (vgl. auch § 120).

Nicht immer tritt dieser Parallelismus zwischen Stammesgeschichte und Keimesgeschichte rein zutage (Palingenesis); oft treten Abweichungen ein, die vor allem darauf beruhen, daß eben die typische Formbildung stets durch die Anlageentwicklung eines bestimmten Artangehörigen hindurchscheint. Diese Anlagen aber sind spezifisch, sind in einem Ei von besonderer Massenverteilung enthalten (Dotter), und stehen unter spezifischen Entwicklungsbedingungen (z. B. intrauterine Entwicklung der Säugetiere). So wird die ontogenetische Rekapitulation meist spezifisch abgeändert (Caenogenese, vom griech. kainos, neu).

Broman: Das sog. Biogenetische Grundgesetz und die moderne Erblichkeitslehre. Ein Vortrag. München u. Wiesbaden 1920. — *Bütschli:* Bemerkungen zur mechanischen Erklärung der Gastrulainvagination. Sitzungsb. Heidelberg. Akad. d. Wiss. math. nat. Klinik. Abt. B 2. Abhdl. 1915. — *Haeckel:* Anthropogenie, 6. Aufl. Teil 1, S. 161ff. — *Hertwig, O.:* Handbuch, Schlußaufsatz. — *Roux:* in Terminologie, Artikel Biogen. Gesetz. — *Speck:* Studien über den Mechanismus der Gastrulainvagination. Biol. Zentralbl., Bd. 39. 1919. — *Strahl:* Über einen jungen menschlichen Embryo nebst Bemerkung zu *C. Rabls:* Gastrulationstheorie. Anat. Hefte, Bd. 54. 1916. — *Veit* s. o. S. 220. — *Vogt* s. o. S. 220.

III. Histomorphologie.

§ 94. Wenn die Morphogenese des Menschen Anschluß an die promorphologischen Darlegungen bot (§ 72), so steht sie nun ihrerseits durch die Hervorbringung des Zellmaterials am Ausgang weiterer wichtiger Fragen architektonischer Art. Denn dies Zellmaterial bleibt nicht regellos, unterliegt im Gegenteil von Anfang an einem ordnenden Einfluß, der zur Bildung der Organe des Körpers führt. Wir bemerken indes, daß diese Verwendung der Zellen zum Aufbau der Organe auf dem Wege über den Gewebsverband erfolgt, und mit der Vorstellung dieses Verbandes sind eine Reihe wichtiger Fragen verbunden, die uns zunächst zu beschäftigen haben. Zu ihrer erschöpfenden Beantwortung bedürfen sie allerdings des Eingehens auf die Morphologie der Zelle selbst (§ 101).

1. Der Begriff des „Gewebes".

Unter einem Gewebe versteht man die Gemeinschaft nach einem bestimmten Prinzip miteinander verbundener, gleichartig differenzierter Zellen. Damit erhebt sich sofort die Frage, durch welche Realitäten sie dargestellt werden? Wenn es eine Lehre von den Geweben gibt, so muß es doch wohl auch „die Gewebe" geben, von denen jene Lehre handelt? Die obige Definition gründet sich aber, wie jeder leicht einsieht, lediglich auf Begriffliches, auf das Prinzip der Zusammenschließung und den Grad der Differenzierung; beides abstrahieren wir erst aus der Form und Struktur der Organe. Damit ist zugleich gesagt, daß das, was wir die „Textur" eines Gewebes nennen, gleichbedeutend ist nur mit „Prinzip der Zusammenfügung bestimmter Elementarteile"; keinesfalls aber läßt sich ein „Gewebe" isoliert und rein objektiv darstellen oder gar als etwas den Organen Gleich- oder Untergeordnetes abgrenzen. Faßt man die Objekte der histologischen Untersuchung ins Auge, so ergibt sich, daß wir stets nur Bruchstücke und Fetzen von Organen unter das Mikroskop bringen, niemals aber ein „Gewebe".

Im Körper gibt es als Realitäten nur Zellen und Organe, während die Gewebe als solche überhaupt nicht erscheinen, sondern lediglich das Prinzip darstellen, nach dem sich innerhalb der Organe die gleichartig differenzierten

Zellkomplexe zusammenfügen. Jene irrige Vorstellung, daß es zwischen Zellen und Organen ein Drittes, die „Gewebe“, gebe, wird dadurch hervorgerufen und befestigt, daß der Gang des Unterrichts von der Zelle zu den Geweben und von diesen zu den Organen fortzuschreiten pflegt, ohne dabei klar werden zu lassen, daß diese drei Stufen durchaus ungleichartig an Wert sind. Die Terminologie der Wissenschaft vom feineren Bau des Organismus ist dabei immer sehr scharf und genau gewesen und steht an sich der Anwendung des soeben Erkannten keineswegs hinderlich im Wege. Wir nennen die Lehre vom Bau der Zellen Cytologie und die vom Bau der Organe Mikroskopische Anatomie. Den Organen schreiben wir eine (äußere) Form und (innere) aus Differentem zusammengefügte Struktur zu. Die Gewebelehre ist Histologie; sie untersucht die Textur gleichartig differenzierter Elementarteile. Wir haben somit innerhalb eines Organes dreierlei zu unterscheiden: 1. Den Bau der Zellen. Aus dem Vergleich des Baues sämtlicher Zellentypen aller Organe ergibt sich der Inhalt der Zellenlehre. 2. Die verschiedenen Regeln, nach denen gleichartig differenzierte Zellen des Organes zusammengewebt sind (Textura), so daß innerhalb der Darmwand zu beachten wäre die Textur der Oberflächenzellen zum Epithelverband, der Muskelzellen zur Muscularis, der faserigen Massen zur Mucosa propria und Submucosa, wobei wieder die mit vorherrschend leimgebenden oder vorherrschend elastischen Fasern zu unterscheiden wären. Auch hier läßt sich dann, wie bei den Begriffen überhaupt (§ 5), weiter generalisieren, sobald man erkennt, daß die Textur der Muskelzellen hier keine andere ist als in der Gefäßwand, Bronchialwand usw., so daß man auf diesem Wege — und nur auf diesem — zum Begriff des Gewebes der glatten Muskulatur gelangt, ohne daß dies etwa neben, vor oder über den Organen existierte.

Die moderne Histologie ist hier dem Beispiel der alten „allgemeinen Anatomie“ gefolgt, die wie früher (§ 12) gezeigt, ebenfalls das Gleichartige in den Organen zu neuen Einheiten zusammenfaßte. So erklärt sich auch die Bezeichnung „allgemeine“ Anatomie für diese, das Allerspeziellste behandelnde Wissenschaft (*Gegenbaur*), eine Bezeichnung, die, weil sie nur noch historisch verständlich ist und heute nur zu Mißverständnissen Anlaß geben kann, am besten ganz aufgegeben werden sollte.

Erst wenn so die Textur der verschiedenen, ein Organ aufbauenden Gruppen verschieden differenzierter Zellen bekannt ist, kann zum dritten Teil vorgeschritten werden und die Struktur der einzelnen Organe, die Zusammenfügung des Differenten zum individuell Gegebenen zur Untersuchung gelangen.

Wenn wir somit dazu kommen, der Gewebelehre individualisierte Objekte abzusprechen, ihr vielmehr als Aufgabe die analytische Anatomie der Organe zuzuweisen, so ist damit keinesfalls ihr hoher Wert und ihre grundsätzliche Bedeutung geleugnet: im Gegenteil lehrt uns das, diese Bedeutung erst recht hoch einzuschätzen, wie sich aus den folgenden §§ leicht ergiebt.

Wahrscheinlich sind es ähnliche Erwägungen, die, ohne zu voller Einsicht in diese Beziehungen gelangt zu sein, neuerdings die Grenze zwischen Histologie und mikroskopischer Anatomie gänzlich verwischen wollen, indem eine besondere Darstellung der Gewebelehre vermieden wird und die einzelnen Gewebe sofort als Teile von Organen geschildert werden. Das Knochengewebe ist aber nicht „der Knochen“, das Muskelgewebe nicht „der Muskel“, das Nervengewebe weder der peripherische Nerv, noch die Zentralorgane, auch wenn der Hauptbestandteil dieser Organe von jenen gebildet wird. Jedes tiefere Verständnis des Verhältnisses von Geweben und Organen zueinander wird auf diese Weise verhindert. Das Wesen der Gewebelehre ist auf Analyse und Systematik gegründet; die Analyse trennt an den Organen — zunächst begrifflich, dann, soweit technisch ausführbar, auch mechanisch isolierend, schlimmstenfalls durch optische Isolierung — das Ungleichartige voneinander; die Systematik faßt das Gleichartige verschiedener Organe zu begrifflichen Einheiten zusammen, die nun als Gewebe ein rein abstraktes Sonderdasein empfangen.

Es würde sich also die Gewebelehre zur mikroskopischen Anatomie verhalten wie die Grammatik zur Sprache, wie Logik zum Denken; eine Darstellung, die keine

Gewebelehre kennt, ist einem grammatiklosen Sprachstudium zu vergleichen, wie es im Gegensatz zur wissenschaftlichen Erlernung einer Sprache ja auch vielfach betrieben wird, mit dem Erfolg, daß die Routine des Sprechens erlernt wird, das Sprachverständnis aber ausbleibt. Mag dies für die Zwecke des Verkehrs ausreichen — für die Auffassung der Anatomie als Wissenschaft kann vor dem Beschreiten jenes Weges nicht eindringlich genug gewarnt werden.

Auch eine andere Terminologie zeigt, daß das Wesen der Beziehungen zwischen Histologie und mikroskopischer Anatomie unscharf erfaßt wird, die nämlich, die von „allgemeiner Histologie" spricht. Hier liegt vielleicht nur eine hybride, ohne tieferes Nachdenken angewendete Verknüpfung zwischen der „allgemeinen Anatomie" der Alten und der „Histologie" der Gegenwart vor. Wäre es anders, so dürfte unter einer „speziellen Histologie", die dann doch zu fordern wäre, nur wieder die mikroskopische Anatomie verstanden werden, das aber ist falsch, da die Organe eben nur einen Aufbau aus Geweben zeigen. Die Ungleichartigkeit ihrer Elementarteile macht ihr Wesen aus, im Gegensatz zu den Geweben, die gleichartige Elementarteile besitzen.

2. Spezifität und Einteilung der Gewebe.

§ 95. „Eine gute Einteilung der Gewebe ist eine schwierige Sache," sagt *Kölliker* im Jahre 1889. Sie ist es nicht nur geblieben, sondern hat sich je länger, als desto schwieriger erwiesen. Es liegt das daran, daß kein Prinzip der Einteilung, wir mögen wählen, welches wir wollen, an sich eindeutig und voraussetzungslos ist. Eine Einteilung rein nach der Form und Lage leistet am meisten, ist aber nicht erschöpfend, da hierbei von der Leistung und Herkunft abgesehen werden muß. Eine Einteilung nach der Funktion ist die unzweckmäßigste; sie zerreißt die Gesamtheit in zu viel Teile und müßte, wenn sie sich überhaupt von einer Aufzählung noch unterscheiden sollte, doch an irgendeinem Punkte funktionell Ungleichartiges formal zusammenfassen; eine genetische Einteilung (aus den Keimblättern heraus) wäre die beste, ist aber die schwierigste (s. das Folgende).

Eine gute Einteilung der Gewebe ist aber nicht nur eine schwierige, sondern auch eine sehr notwendige Sache, vor allem mit Rücksicht auf die Bedürfnisse der Pathologie. Denn mit der Frage der Einteilung der Gewebe hängt ja die ihrer Spezifität zusammen, die auch wiederum funktionell oder genetisch gestellt werden kann, d. h. (physiologische Spezifität) ob und inwieweit ein Gewebe nur seinesgleichen erzeugen kann (Homoplasie), oder auch ein anderes Gewebe (Metaplasie), und ob (genetische Spezifität) ein bestimmter Mutterboden (Keimblatt) nur die gleichen oder verschiedene Gewebsanteile bilden kann („Spezifität der Keimblätter"). Bei der Beurteilung des Wertes der verschiedenen Einteilungen wollen wir von der genetischen Einteilung ausgehen, weil sie doch die ergiebigsten Probleme in sich schließt und stets am meisten erörtert worden ist.

Streng aufrechterhalten wird die histogenetische Spezifität der Keimblätter heute wohl nirgends mehr, doch sind Abstufungen der Urteile darüber vorhanden. Die einen leugnen nur die strenge Spezifität, weil es zu viel Ausnahmen gibt; andere dagegen wollen positiv allen Keimblättern die Hervorbringung aller Gewebsarten zuschreiben („alles kann alles", vgl. oben S. 226). Eine dritte Auffassung (*Voit*) leugnet zwar die histogenetische Spezifität der Keimblätter, hält aber ihre organogenetische Spezifität für erwiesen (s. u.).

Bei der Beurteilung der Sachlage ist vor allem im Auge zu behalten, daß wir es zunächst nur mit der normalen, ungestörten Histogenese zu tun haben, womit die zweite der genannten Auffassungen ausscheidet; nicht danach, was im Verlaufe einer Störung die Zellen leisten können, sondern, was sie im ungestörten Ablauf des Geschehens wirklich leisten, nicht um die Potenz, sondern um die Bedeutung handelt es sich hier (§ 86). Weiterhin aber ist maßgebend ein leider nie beachteter, einst aber schon von *Rauber* hervorgehobener wichtiger Unterschied zwischen „dem Gewebe" als Begriff und einem einzelnen bestimmten untersuchten Gewebsverband.

„Epithel" an sich ist ein Begriff, der zahllosen einzelnen spezifischen Epithelarten übergeordnet ist. Wenn wir die Gewebe derartig begrifflich weit fassen, kann natürlich von einer Spezifität der Keimblätter nicht die Rede sein. Spezifität haben aber nur Zellen, nicht Begriffe. Dieser logische Fehler (§ 28) macht es dann leicht, jede Spezifität zu leugnen. Denn jedes Keimblatt kann ja „Epithel" bilden; Knorpel-, Muskelgewebe können vom Mesenchym wie vom Ektoderm stammen; Gefäßwände und Blut entstehen vom Entoderm, wie vom Mesoderm; Knorpel und Knochengewebe können sehr verschiedenem Mutterboden entstammen. Nimmt man aber nicht den am meisten übergeordneten Begriff, sondern den engsten möglichen, so muß das Gesagte doch erheblich zugunsten einer Spezifität eingeschränkt werden. Denn verhornendes Oberhautepithel, Sinnesepithel, Talgdrüsenepithel wird nur vom Ektoderm gebildet; Schleim sezernierendes oder der Resorption dienendes Epithel vorzugsweise vom Entoderm. Trotzdem gelangt man auch hier nicht zur Annahme einer völligen Spezifität, weil bei weiter voneinander entfernten Organisationsformen doch auch morphologisch und funktionell Ähnliches von verschiedenen Keimblättern geliefert wird, so schleimsezernierendes Epithel bei Fischen vom Ektoderm, verhorntes Epithel vom Vorderdarm, also Entoderm.

Wir sind also gezwungen, die Annahme einer histogenetischen Spezifität der Keimblätter aufzugeben; besser gelingt es, eine organbildende Spezifität der Keimblätter durchzuführen (*Voit*), wie es schon die bekannte alte *Remaksche* Auffassung zeigt, wonach Nervensystem, Epidermis und Sinnesepithelien nur vom Ektoderm, Darmepithel nur vom Entoderm, das Epithel der Harnorgane nur vom Mesoderm, quergestreifte Muskeln nur vom Mesoderm, Gefäße, Blut, Skelettorgane nur vom Mesenchym gebildet werden. Scheinbar kommen Ausnahmen auch hier vor. Das Epithel der Harnblase wird bei den einen Organismen vom Mesoderm, bei anderen vom Entoderm, bei anderen von beiden Keimblättern geliefert; die Zugehörigkeit der Chorda zu einem bestimmten Keimblatt ist in Ansehung ihrer Entwicklung bei den verschiedenen Wirbeltieren nicht erwiesen (*Veit*); dasselbe Gefäßsystem entsteht vom Entoderm oder Mesoderm. In diesen Fällen müssen wir diese Organe als einander formal ungleichwertig (nicht homolog) bezeichnen, falls wir nicht zu der Vermutung berechtigt wären, es sei diese Verschiedenheit des Mutterbodens darauf zurückzuführen, daß die, die Organe bildenden Zellen in den einzelnen Ontogenien in verschiedene Keimblätter gelangen (S. 234).

Die Spezifität der Gewebe und der Keimblätter spielt bei der Beurteilung all derjenigen Vorgänge eine Rolle, bei denen es sich um Erneuerung, Ersatz und Neubildung von Geweben handelt; Erneuerung von Geweben findet physiologisch an allen hinsichtlich der Zellenzahl nicht normierten Organen statt (Matrixzellen der geschichteten Epithelien, Ersatz von Knochenzellen und teilungsfähige Gewebezellen, Darmepithel, Drüsenzellen, Zellen des retikulären Gewebes, Stammzellen der roten und weißen Blutzellen). Ersatz findet unter pathologischen Umständen statt (Heilung von Wunden, Knochenbrüchen, verletzten Nerven, Ersatz von Blut nach Blutungen). Auch die im vorigen Abschnitt besprochenen Regenerationsvorgänge gehören hierher. Unter die Neubildung fallen vor allem die Produkte chronischer Entzündungen (Tuberkel, Gummiknoten) und die Geschwülste. Bei der Beurteilung all dieser Vorgänge kommt es immer darauf an, ob die neu entstandenen Gewebezellen von ihresgleichen gebildet werden oder nicht. (Homoplasie, Metaplasie.) Für die Gewebe im großen scheint hier Homoplasie die Regel zu sein. Epidermis regeneriert sich nur von Epidermis, Bindegewebe von Bindegewebe, Gefäß von Gefäß, Nervenfasern von Nervenfasern; aber schon in Einzelheiten enthalten diese Vorgänge auch Metaplastisches, insofern die einzelnen Zellformen und Zellarten sich ersetzen können: Becherzellen entstehen nicht von Becherzellen neu, sondern von zylindrischen Darmepithelien; die sich regenerierende Nervenfaser entsteht aus anderen Zellen (d. h. solchen der *Schwannschen* Scheide), als die sind, die sie embryonal erzeugen. Metaplasie im exakten wissenschaftlichen Sinne liegt aber erst da vor, wo es sich um die Umbildung einer Gewebsform in eine andere handelt. Normaler- — wie pathologischer- — weise beschränken sich die Vorgänge, bei denen man das Obwalten metaplastischer Vorgänge annimmt, auf die beiden vegetativen Gewebe (Epithel- und Stützgewebe). Hauptsächlich spielt dabei die Bildung von Bindegewebe aus Endothelzellen (Hornhaut) von Endothel aus retikulärem Bindegewebe (Neubildung von Kapillaren), von Blutzellen aus Bindegewebs- oder Endothelzellen, von verschiedenen Blutzellarten aus einem oder mehreren Stämmen, Bildung von Knochen

aus Bindegewebe, oder Knorpel aus Bindegewebe eine Rolle. Diese Fragen befinden sich im Fluß und werden sehr verschieden beantwortet; soviel läßt sich sagen, daß metaplastischer Ersatz sicher vorkommt — ob aber in dem Umfange, der von vielen angenommen wird, ist stets abhängig von der Einsicht in den Differenzierungsgrad der Matrixzellen. Solange wir z. B. die Mesenchymzellen mangels aller morphologischer Unterschiede noch für einander wesensgleich halten müssen, ist z. B. die ubiquitäre Entstehung von Knorpel aus Bindegewebe, überhaupt die Umbildung der verschiedenen Gewebe der Bindesubstanzreihe ineinander als Metaplasie aufzufassen, obwohl streng genommen die homöoplastische Bildung (Knorpel nur von Knorpel, Knochen nur von Knochenbildungszellen) nicht ausgeschlossen werden kann, da der Nachweis einer unspezifischen Natur aller Mesenchymzellen nicht geliefert ist und zur Zeit auch nicht geliefert werden kann (S. 223).

Im allgemeinen ist also Metaplasie ein auf engere Grenzen beschränkter und auch innerhalb dieser stark umstrittener Prozeß, der sich auch bis auf seltene Ausnahmen an die Grenzen der Keimblätter hält. Sehr wichtig ist die Frage eines spezifischen Mutterbodens für die Entstehung der Geschwülste, bei denen die Abkunft von den Keimblättern zu einem übergeordneten Einteilungsprinzip wird (Geschwülste der Epithelreihe, Bindegewebsgeschwülste usw.).

Mit jener Auffassung, daß wir über die Homologie der Keimblätter hinsichtlich der Natur ihres Zellenbestandes nicht im klaren sind, berühren wir den tieferen Grund der großen Schwierigkeiten, die die Spezifitätsfrage darbietet. Wir können dazu im allgemeinen auf früher Gesagtes (§ 90—92) verweisen und bemerken nur noch folgendes: Der Begriff des Keimblattes stammt aus der frühesten Zeit der modernen embryologischen Forschung. Wie die Pflanzen, so sollte auch das Tier aus dem „Blatt" als einem Urorgan zusammengesetzt sein. Daraus hat sich die Vorstellung entwickelt, daß die Keimblätter in der Hierarchie der Gliederung des Körpers einen Vorrang besäßen, daß sie zwischen den Furchungszellen und den Organen als besondere Einheit stünden. Auf Grund des Studiums der Gastrulation, besonders der Chordabildung, hat sich die Sachlage indes dahin geklärt, daß man die Chorda innerhalb der Keimblätter genetisch nicht unterbringen kann (*O. Hertwig, Veit*), da diese teils aus dem Entoderm, teils aus dem Material der dorsalen Urmundlippe hervorgeht. So gelangte man zu der richtigeren Vorstellung, daß es sich bei der Keimblattbildung um die Ordnung bereits spezifischen Materials zu Primitivorganen handele, die den späteren Organen nicht übergeordnet sind, sondern als Urorgane diese späteren Organe in sich einschließen. Auf die Bezeichnung eines Keimblattes als Entoderm, d. h. rein topographisch, darf das keinen Einfluß haben, aber gleichzeitig ist das Entoderm auch Organ, nämlich die Begrenzung des Urdarms, der in seinen Wandungen die Anlagen anderer Organe enthält.

Die weiteren Fragen sind dann die:

1. Besteht für jedes Organ ein bestimmter Zellstamm, der letzten Endes auf bestimmte Furchungszellen zurückführt?
2. Befindet sich dieser Zellstamm bei gleichwertigen Entwicklungsstadien verschiedener Tiere stets auf der gleichen Stufe der Differenzierung?
3. Geht bei verschiedenen Tieren stets derselbe Bestand an Zellen in das gleiche Keimblatt über? Ehe diese Fragen nicht eindeutig beantwortet werden können, ist die Frage der Spezifität der Keimblätter nicht entscheidbar.

Diese drei Fragen schließen sich an das oben (§ 90 ff.) Erörterte an. Die erste Frage ist mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit zu bejahen; die zweite Frage ist zu verneinen, weil die Grade der Differenzierung von der Zahl der Zellen und dem Rhythmus der Zellteilung abhängen; die dritte Frage ist wahrscheinlich ebenfalls zu verneinen. Letzteres sei hier für das Mesenchym noch besonders ergänzt. Dieses Füllgewebe geht bekanntlich der Hauptsache nach aus dem Mesoderm hervor, indem Zellen aus dem epithelialen Verband ausscheiden und jene verästelten Elemente bilden, aus denen später Bindegewebe, Sehnen, Knorpel, Knochen, Gefäße, Blut und Lymphzellen, Chromatophoren und Fettzellen hervorgehen. Es ist an sich vollständig widersinnig, anzunehmen, daß die mannigfachen Valenzen, die für diese

divergenten Bildungen anzunehmen sind, den Zellen nur durch äußere Umstände verliehen werden sollten. Das ist in gleichem Maße unwahrscheinlich, wie es unwahrscheinlich ist, daß aus gleichen Eizellen verschiedene Wesen werden können. Nur der Schein spricht dafür, weil alle jene Elemente auf bestimmten histologischen Entwicklungsstufen für unsere heutige mikroskopische Betrachtung gleich aussehen. Hier bedarf es, soweit wir jetzt sehen, in der Tat der experimentellen Prüfung desjenigen, was die einzelnen Zellen leisten können (S. 229c), solange wir morphologisch an die Verschiedenheit des Wesens der Zellstämme noch nicht heran können.

Nun empfängt aber das Mesoderm, der wesentlichste Quell dieses Mesenchyms, seine Elemente aus mannigfachen Quellen, aus der dorsalen Urmundlippe, aus Primitivstreifengebiet, aus dem dorsalen und ventralen Umfang des Entoderms. Es scheint sicher, daß bei verschiedenen Tieren das das eine Mal dem Mesoderm zugeführte Material das andere Mal im Entoderm verbleiben kann (z. B. blut- und gefäßbildende Zellen); so würde sich das Entoderm in einem Falle noch mit der Fähigkeit begabt zeigen, Zellen der Blutgewebsreihe zu bilden, während das andere Mal diese Fähigkeit nur dem Mesenchym zukäme. Die knorpelbildenden Mesenchymzellen sind offenbar im Körper äußerst unübersichtlich verteilt, denn nahezu überall kann auf bestimmte Reize hin Knorpel entstehen, oder er entsteht normalerweise in Organen mancher Tiere, während er in homologen Organen anderer Tiere fehlt (Herz, Sklera des Bulbus oculi). Darf man wirklich daraus folgern, daß jede Mesenchymzelle die ungemein spezifische Fähigkeit besitze, Chondroitinschwefelsäure zu bilden, sobald Druck oder Abscherung oder irgendein besonderer mechanischer Reiz auf sie einwirkt? Richtiger wäre es, zu fordern, das Mesenchym auf seine knorpelbildenden Valenzen zu prüfen. In dem mehrfach erwähnten Falle (S. 223) konnte man nachweisen, daß bestimmte Mesenchymzellen, die sich äußerlich in keiner Weise vor denen der Nachbarschaft auszeichneten, doch bereits in der Richtung auf Knorpelbildung hin veranlagt waren.

Wenn bestimmte Tiere in der Herzkammerscheidewand Knorpel besitzen, andere in der äußeren Augenhaut eine Knorpelschale haben, so wäre es sehr wohl möglich, daß an homologen Stellen auch bei anderen Tieren spezifische Zellen lägen, die allerdings nur bei besonderen Reizen Knorpel produzieren könnten. Das Perichondrium der primitiven Skelettstücke ist wohl in der Lage, Mesenchymzellen aufzunehmen, die, später ins Periost übernommen, der Ausgang von Knorpelbildungen in einem Callus werden können. Selbst den im Bindegewebe entstandenen Deckknochen des Schädels brauchen Knorpelbildungszellen nicht fremd zu sein, wenn wir daran denken, daß bei primitiven Formen ein knorpliges Primordialkranium das Gehirn dorsal überdeckt. Die langen Zeiträume phylogenetischer Umbildung sprechen nicht gegen eine erbliche Reproduktion embryonaler topographischer Beziehungen, die keineswegs zu phänotypischer Auswirkung zu gelangen brauchen. Ist doch erst seit kurzem z. B. die Möglichkeit gegeben worden, den solange als „sekundär" bezeichneten Knorpelkern im Kondylus des Unterkiefers und der Gelenkfläche des Schläfenbeins bei Säugetieren auf primordialen Knorpel zurückzuführen (*Lubosch* für Knochenfische); auch die Fähigkeit der Synovialhaut, Knorpel zu bilden, ist auf vergleichend-anatomischen Wege auf den ererbten Besitz von Knorpelbildungszellen zurückgeführt worden (*Ders.*).

Ähnlich liegen die Dinge für die Skleroblasten. Daß die Osteoblasten nur Mesenchymzellen seien, die beliebigen Ortes zur Knochenbildung angereizt werden könnten, ist ganz und gar abzulehnen, angesichts der einzigartigen Organisation dieser merkwürdigen Zellen. Es ist die Vermutung ausgesprochen worden, diese Elemente möchten ektodermaler Herkunft und dem Mesenchym sekundär beigelegt sein. Alle auf den Nachweis dieser Abkunft gerichteten Untersuchungen haben bis auf die neueste Zeit ein negatives Ergebnis gehabt (*Scily*). Damit ist aber weder die Annahme ihrer Spezifität widerlegt, noch die Mutmaßung als unberechtigt erwiesen, sie möchten doch auf einem besonderen Wege als geschlossener Zellstamm an die Stätten ihrer späteren Wirksamkeit gelangt sein. Besonders ist hier an die Gefäßwand zu denken, in deren Umgebung die Osteoblasten vorzugsweise auftreten. Zu sehen ist mit unseren heutigen Methoden das nicht. Plötzlich sind sie da, Mesenchymzellen bilden Kern und Plasma zu bestimmter Zeit so auffällig um, daß man nun auf einmal die Osteoblasten vor sich hat.

Auch für die Fettzellen gilt Ähnliches. Nicht jede Mesenchymzelle wird Fettzelle, nicht jede kann es werden, und wenn eine Fettzelle ihr Fett verliert, wird sie nicht zur Bindegewebszelle, sondern zu einer fettleeren „serösen" Zelle. Auch sind Fettzellen und Fettzellen voneinander sehr verschieden; manche gehen aus ursprünglich in der Knorpelbildungsreihe enthaltenen Zellstämmen hervor, insofern stammesgeschichtlich sicher knorpelige Skeletteile durch Fettmassen ersetzt werden können, wie z. B. die Epiglottis oder der Fettzellstrang (Lyssa) in der Zunge von Säugetieren, oder Teile der knorpelartigen Gelenkkapsel, wie sie bei Amphibien vorkommt, durch Fettpolster (z. B. bei Vögeln, *Lubosch*).

All diese Bemerkungen sind nicht als „Beweise", sondern nur als Vorbehalte hinzunehmen, die Ubiquität und den Mangel jeder Spezifität im Mesenchym als glatte, keiner weiteren Prüfung bedürftige Tatsache darzustellen. Dazu kommt ein weiteres: Das Mesenchym ist keineswegs nur rein mesodermaler Herkunft; es ist nicht so, wie man lange Zeit gemeint hat, daß sich die Mesenchymzellen gleichsam in einen leeren Raume zwischen die Keimblättern „ergießen". Zwischen den Keimblättern besteht v o r Auftreten des Mesenchyms eine plasmatische Kontinuität in Gestalt der Plasmodesmen (Cytodesmen, *Studnitzka*, epitheliales Bindegewebe vgl. *Held*). In den Bahnen dieser Plasmodesmen dringen die Mesenchymzellen vor und bemächtigen sich der durch jene Verbindungen vorgebildeten Bahnen (*Held*), und nicht nur vom Mesoderm aus, auch vom Ektoderm gesellen sich Elemente hinzu (*Held*, *Veit*). Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch diese primären Verbindungen, die ja Teile eines lebendigen und spezifisch wirkenden Plasmas von Zellen sind, chemische Einflüsse auf die einwandernden Zellen ausüben oder solchen durch die einwandernden Zellen unterworfen sind (vor allem vgl. *Held*, S. 21ff.).

So könnte die Entstehung einer Spezifität an verschiedene Instanzen geknüpft und das spezifische Ergebnis ein Kompromißprodukt mannigfacher Tätigkeiten sein. Jedenfalls stehen wir in der Spezifitätsfrage noch sehr am Anfang der Forschung, und alle dogmatischen Behauptungen für und wider müssen zur Zeit abgelehnt werden. Nur die Wahrscheinlichkeit kann heute für die eine oder andere Entscheidung sprechen und sie spricht nach all dem Gesagten sicherlich nicht gegen sie.

§ 96. Aus diesen Gründen ist es vorab das Zuverlässigste, bei der Einteilung von einem formalen Prinzip auszugehen und das Formale in den Vordergrund zu stellen. Hinsichtlich der sogen. „animalen" Gewebe kann dabei natürlich von der Funktion nicht abgesehen werden. Es ergibt sich danach folgende Gruppierung:

1. Das Epithelgewebe: Es ist ein Gewebe, das nur aus Zellen und ihren Verbindungen (Cyto-Plasmodesmen) besteht und Oberflächen überkleidet (genetisch auf alle drei Keimblätter und das Mesenchym [Endothel!] zurückzuführen).

2. Das Grundsubstanzgewebe: Es ist ein Gewebe, das als Tiefengewebe entfaltet ist, und aus Zellen, Grundsubstanz und Interzellularfasern besteht (genetisch vorzugsweise auf das Mesenchym, aber auch [epitheliales Bindegewebe] auf Plasmodesmen aller Keimblätter zurückzuführen).

3. Das Muskelgewebe: Es besteht nur aus Zellen (glatte Muskelzellen, Herzmuskelzellen) oder aus zu Fasern vereinigten Zellen (quergestreifte Muskelfasern), deren funktionell wesentlichster Bestandteil die kontraktile Fibrille ist (genetisch auf Mesoderm [quergestreifte Muskulatur], Ektoderm [glatte Muskulatur zum Teil], Mesenchym [Hauptmasse der glatten Muskulatur, Herzmuskelzellen] zurückzuführen).

4. Das Nervengewebe: Es besteht nur aus im Dienste nervöser Leistungen stehenden Zellen und deren Fortsätzen nebst Hüllbildungen (genetisch nur auf das Ektoderm zurückzuführen).

5. Zellen ohne Gewebsverband: Zellen des Blutes, die beweglichen Zellen innerhalb und außerhalb der Blutbahn (Plasmazellen des Bindegewebes); in diese Gruppe dürfen auch die Geschlechtszellen gerechnet werden.

Wollte man eine Einteilung der Gewebe nach einem funktionellen Prinzip durchführen, so müßten als übergeordnete Gruppen Germinal- und Personalgewebe unterschieden werden (*Rauber*, *Weismann*), von denen erstere die Geschlechtszellen, vielleicht unter Einschluß der in unmittelbarem Dienste ihrer Bildung und Ernährung stehenden Gewebe (interstitielle Zellen, *Sertolische* Zellen, Follikelepithelien) umfassen, letztere die übrigen Körpergewebe, die dann nach ihren speziellen Leistungen gruppiert werden könnten; diese Einteilung ist schlecht, da die Funktionen der Zellen in unübersehbar viele Untergruppen zerfallen, so daß sie am besten bei der Betrachtung der einzelnen Gewebe selbst ihre Berücksichtigung finden.

Vollkommen ist keine Einteilung; auch die oben gegebene besitzt ihre Mängel. Das Chordagewebe fügt sich nicht streng der Definition des Grundsubstanzgewebes; es wird meist bei den Grundsubstanzgeweben abgehandelt, obwohl es recht gut zu den Epithelien gerechnet werden könnte (S. 249). Die Neuroglia sollte, da sie keine nervöse Funktion besitzt, trotz ihrer engen Beziehungen zum Nervengewebe davon getrennt und unter die Epithelien gerechnet werden; denn die gesamte Neurogliamasse ist als ein geschichtetes Epithel aufzufassen, dessen Elemente nur an der Oberfläche (Ependym) in epithelialem Verbande bleiben, in der Tiefe dagegen weit auseinanderweichend (S. 253) verästelte Zellen mit intrazellulären Fibrillen bilden (*Held*). Hinsichtlich des Muskel- und Nervengewebes hat *Stöhr* sen. betont, daß bei ihnen von einem Gewebe im strengen Sinne deswegen keine Rede sein könne, weil sie trotz des Vorwiegens der als Muskelfasern, Nervenzellen und Nervenfasern differenzierten Elemente mit anderen Geweben zu stark durchmischt seien.

Für das Muskelgewebe ist das zurückzuweisen. Das Sarkolemm gehört zur Muskelfaser, also zum Muskelgewebe; das Perimysium internum, das jede Muskelfaser umhüllt, gehört aber so wenig zum Muskelgewebe wie das lockere Bindegewebe, das die Sehnenfasern zusammenhält, zum Sehnengewebe oder die *Sharpeyschen* Fasern zum Knochengewebe. Diese Bestandteile gehören vielmehr zum Muskel, zur Sehne, zum Knochen als Organen. Für das Nervengewebe wäre *Stöhrs* Ansicht beizubehalten, solange über die Natur der *Schwannschen* Scheide und ihrer Kerne noch keine Klarheit besteht. Nur wenn sie wie *O. Schultze* wollte, wirklich sich zum Achsenzylinder verhielten wie Sarkolemm und Muskelkerne zur Muskelfaser, wäre auch das Nervengewebe begrifflich völlig rein abzugrenzen. Haben aber die *Schwannschen* Kerne und das Neurilemm andere Herkunft (Neurogliaelemente [*Held*] oder Mesenchymzellen), dann würde Nervengewebe rein nur in den Zentralorganen vorkommen.

3. Promorphologie der Gewebezellen.

§ 97. Die Differenzierung der Gewebezellen (Auftreten gestaltlicher Verschiedenheiten, § 85) macht sich im Inneren der Zellen, an ihrer Oberfläche und in ihrer Gesamtform geltend. Im Inneren der Zellen treten als Differenzierungsprodukte Granula und Fadenbildungen, Vakuolen, Fibrillen, mannigfache Einschlüsse und Zellprodukte (Sekrete, Pigment usw.) auf. Der Zelleib im ganzen kann sich in Plasmen von verschiedener Dichte sondern (Rindenplasma, auch Exoplasma und Binnenplasma, auch Endoplasma genannt). Die Oberfläche der Zellen kann sich mit Hüllbildungen, Wimperhaaren, Geißelfäden, Kutikularschichten bedecken; letztere können wieder Sitz besonderer, für Aufsaugungsvorgänge bestimmter Einrichtungen (Porenkanäle) werden. All diese Differenzierungen, deren einzelne Darstellung hier nicht beabsichtigt ist, erfolgen nicht regellos, lassen vielmehr eine bestimmte Anordnung im Raume erkennen, zeigen sich unterworfen einem Gesetz „von außerordentlicher Einfachheit und Größe“ (*K. Rabl*). Es ist das Gesetz von der Polarität der Gewebezellen. Wahrscheinlich ist bereits die unbefruchtete Eizelle polar differenziert (S. 122); polar differenziert sind sicher alle Eizellen mit stärkerer

Dottereinlagerung. Zellkolonien, wie eine Volvoxkugel, zeigen an den Zellen ihrer Zellhaut bereits deutlich die polare Differenzierung in eine freie und eine basale Fläche; bei den Metazoen wird dieselbe Erscheinung mit Sicherheit feststellbar, sobald die Zellen in den Keimblätterverband getreten sind.

Die polare Differenzierung geht den Lebensnotwendigkeiten der Zellen parallel. Die freie Fläche ist die, die ursprünglich mit der Außenwelt in Beziehung steht. Von ihr aus findet Stoffaufnahme und Stoffabgabe statt, ihr fällt der Schutz des Organismus gegen schädliche Einwirkungen der Außenwelt zu, an ihr kommt es zu kutikularen Aus- und Abscheidungen, die (z. B. beim Schmelzepithel) große Dicke erreichen können. Der basalen Seite werden die Nahrungsstoffe und die Nervenreize zugeführt. Sie bildet auch solche Substanzen aus, die die Zellen mit der Tiefe fester vereinigen. Da diese Lagebeziehungen bei normaler Entwicklung stets wiederkehren, so tritt auch die polare Differenzierung stets wieder auf. Sie kann also für die normale Entwicklung als konstant angesehen werden mit allem, was daraus folgt.

Sie braucht indes nicht in dem Sinne als fest vererbt angesehen zu werden, daß sie der Zelle als solcher inhärent wäre. Wie in vielen Dingen, so kann auch hierin die Zelle, wenn sie z. B. experimentell in andere Lage gerät, einen Ausgleich finden und die zwangsweise zu einer freien Fläche gemachte Basalfläche zur freien Seite umbilden. Das hebt natürlich die Regel nicht auf.

Freie Fläche und basale Fläche lassen sich durch eine Hauptachse verbinden (stereometrische Achse; vgl. Strukturachse, § 113), die, da sie ungleichartige Flächen verbindet, heteropol ist. Senkrecht auf ihr stehen die beiden Nebenachsen, die gleich oder ungleich lang, gleichpolig oder ungleichpolig sein können, je nachdem die Zellen auch in der Quere und Dicke gleich oder ungleich lang, gleich oder ungleich differenziert sind. Auch bei den Zellen kommen echte bilateral-symmetrische Formen vor. Am reinsten tritt die polare Differenzierung bei den Elementen des Epithelgewebes, besonders in seiner einschichtigen Form auf. Denken wir an die Zylinderzellen des Darmepithels, so wird das ohne weiteres jedem klar. Auch bei den einschichtigen Plattenepithelien läßt sie sich feststellen, mit der Besonderheit, daß hier die Hauptachse sehr kurz, die Nebenachsen lang sind. Bei den mehrschichtigen Epithelien ist die Polarität meist nur an den tiefsten und den oberflächlichsten Zellen zu erkennen, während sie in der Zwischenzone weniger ausgesprochen ist.

Die Auswirkungen der Polarität in histologischer Hinsicht zunächst beim Epithel sind vor allem die, daß freie und basale Fläche der Zellen typische Verschiedenheiten aufweisen. Die freie Fläche ist je nach der Zellart mit Kutikularsäumen (Schmelz bei den inneren Schmelzzellen), Bürstenbesätzen, Porenkanälchen versehen; sie entwickelt die Flimmerhaare, Geißeln (Kinozilien) und Stereozilien wie auch die spezifischen Differenzierungen an Sinnesepithelzellen (Sinneshaare, Stäbchen, Zapfen). Die Zellprodukte sammeln sich in den der freien Oberfläche benachbarten Bezirken der Zelle an (Sekretkörnchen und Tröpfchen, z. B. Zymogenkörnelung). Demgegenüber ist die basale Seite durch die Bildung der Basalmembran ausgezeichnet, sei es, daß diese ein Produkt der Epithelzelle allein ist, sei es, daß sich mit ihr feinste Bindegewebsfäserchen verfilzen. Das Epithelgewebe selbst entwickelt an der basalen Seite der Zellen vielfach fibrilläre Verbindung mit der Tiefe. Die basale Seite der Zelle bleibt bei geringerer Ansammlung von Zellprodukten frei und füllt sich erst bei stärkerer Sekretbildung. Bei Drüsenepithelien zeigt der Basisteil vielfach eine besondere Differenzierung in granuläre oder fädige Strukturen (basale Strichelung). Der Kern liegt bei zylindrischen Zellen gewöhnlich der Basis näher als der freien Fläche. Auch die Seitenflächen einer polar differenzierten Epithelzelle sind in bezug auf die Polgegenden nicht vollständig indifferent; die Zellen sind durch interzellulare Spalten voneinander getrennt, und miteinander durch die Spalten hindurch vermittelst protoplasmatischer Verbindungen verbunden. Diese Interzellularstrukturen mangeln (bei Zylinderepithelien) den freien Enden der Zellen; diese sind hier durch festeren Verschluß, die Kittleisten, miteinander vereinigt.

Für das Verständnis des Aufbaues von Organen ist all dies sehr wichtig. Die freie Fläche des Netzhautepithels ist gegen das Tapetum gerichtet, die freie Fläche der Linsenfasern gegen das Linsenepithel, die freie Fläche der Schmelzepithelien ist gegen das Dentin gerichtet, die der äußeren Wurzelscheide des Haares gegen die innere Wurzelscheide, während wahrscheinlich bei der inneren Wurzelscheide die freie Fläche durch die äußere (*Huxleysche* Schicht) dargestellt wird. Vollkommen beherrscht wird der Aufbau der Drüsenepithelien von der Promorphologie der Zellen. Die basale Fläche führt Blut- und Nervenreize heran. In dem freien Abschnitt sammelt sich das Sekret, das an der freien Fläche austritt.

Hier ist dann zu erkennen, daß diese polaren Differenzierungen nicht starr, sondern wandlungsfähig sind, denn die freie Oberfläche kann sich ausbreiten, sei es, daß sie sich mit binnenzelligen Sekretröhrchen in die Zelle einsenkt, sei es, daß sie mit zwischenzelligen Sekretröhrchen auf die Seitenfläche der Zelle übergreift; bei stärkster Ausnutzung kann die ganze Oberfläche zur „freien" werden, indem sich die absondernden Flächen zwischen die Aufnahmeflächen schieben und letztere nun auf die Kanten einer würfelförmigen Zelle beschränkt werden, während alle Flächen in den Dienst der Absonderung treten (Leberzellen der höheren Säugetiere).

Lichtbringend ist die Promorphologie auch für das Verständnis des Aufbaues der Chorda dorsalis. Die freie Fläche dieses anfangs rinnenförmigen Organs liegt dem Urdarm zugewendet und wird beim Schluß des Rohres ins Innere aufgenommen, wo sie nur noch virtuell vorhanden ist. Die Basis der Chordazellen liegt außen. Deshalb sprachen schon theoretische Bedenken dagegen, daß die Chordascheiden mit ihren Fibrillen Produkte dieses Epithels sein sollten, wie man bis vor kurzer Zeit angenommen hat. Jetzt ist (*Held*) tatsächlich nachgewiesen worden, daß diese Chordascheiden, ganz wie es der Regel entspricht, von außen her durch Bindegewebszellen um die Chorda herum abgelagert werden.

Für das Tiefengewebe ist der Nachweis einer Polarität der Zellen nicht durchweg mit gleicher Eindringlichkeit zu führen. Bei spärlichem Vorkommen von Fibroblasten läßt sich aber doch zeigen, daß „frei" und „basal", in bezug auf den Mutterboden verstanden, nicht ohne Einfluß auf die Differenzierung des Gewebes sind. Die vorzüglichsten Bildungsstätten des Mesenchyms liegen stets an der Basisfläche des Epithels. Die ältesten Zellen liegen also von der Oberfläche des Mutterbodens (Urwirbelhöhlenoberfläche, Coelomoberfläche) am weitesten entfernt; die Hauptachsen sind von der Urwirbelhöhle zum Ektoderm und zur Chorda, und vom viszeralen Blatt des Mesoderms zum Entoderm gerichtet, aber die Nebenachsen nehmen mächtig zu, die Zellen platten sich ab. Fibrillenbildung findet in solchen Fällen zunächst an der Basis statt, d. h. z. B. zwischen Chordaepithel und Bindegewebszelle. Dann werden diese Zellen an die von ihnen erzeugten Fibrillen angedrängt und außen (d. h. hier jetzt: von der Chorda entfernt) von einer neuen Fibrillenlage jüngerer Zellen überschichtet. Dieser polare Differenzierungsmodus der Fibrillen ist neuerdings gerade für die Chordascheiden sinnenfällig nachgewiesen worden (*Held*). Auch die Lederhaut der Fische und Amphibien zeigt einen ganz ähnlichen Aufbau. Besonders sind es die in zwei Richtungen senkrecht zueinander sich kreuzenden Fibrillensysteme, die dafür sprechen, daß die plastische Tätigkeit der Bindegewebszellen in der Richtung der beiden Nebenachsen wirksam ist (*K. Rabl* [Fig. 57]). Sonst ist für das Bindegewebe die Polarität kaum noch nachweisbar; lediglich beim Knochengewebe tritt wieder eine sehr auffällige Differenzierung der Osteoblasten ein, indem bei ihnen der Kern ganz an die Basis rückt, während am freien Ende das Plasma mächtig heranwächst, und hier mit der jungen Knochengrundsubstanz in kontinuierlichem Zusammenhange steht (also ähnlich wie die Schmelzepithelien mit der Substantia adamantina [Fig. 58]).

Auch für das Muskelgewebe läßt sich polare Differenzierung zum Teil nachweisen. Die primitiven Zustände, in denen dieses Gewebe bei Wirbellosen auftritt, zeigen Epithelzellen, die an ihrer basalen Fläche Fibrillen ausscheiden (Epithelmuskelzellen). Die quergestreifte Muskulatur der Wirbeltiere entsteht aus dem Myotom; dies besitzt eine Höhle und eine Wand. Die Höhle ist ein Rezeß der Leibeshöhle, die freie Fläche des Epithels der Wandung schaut des-

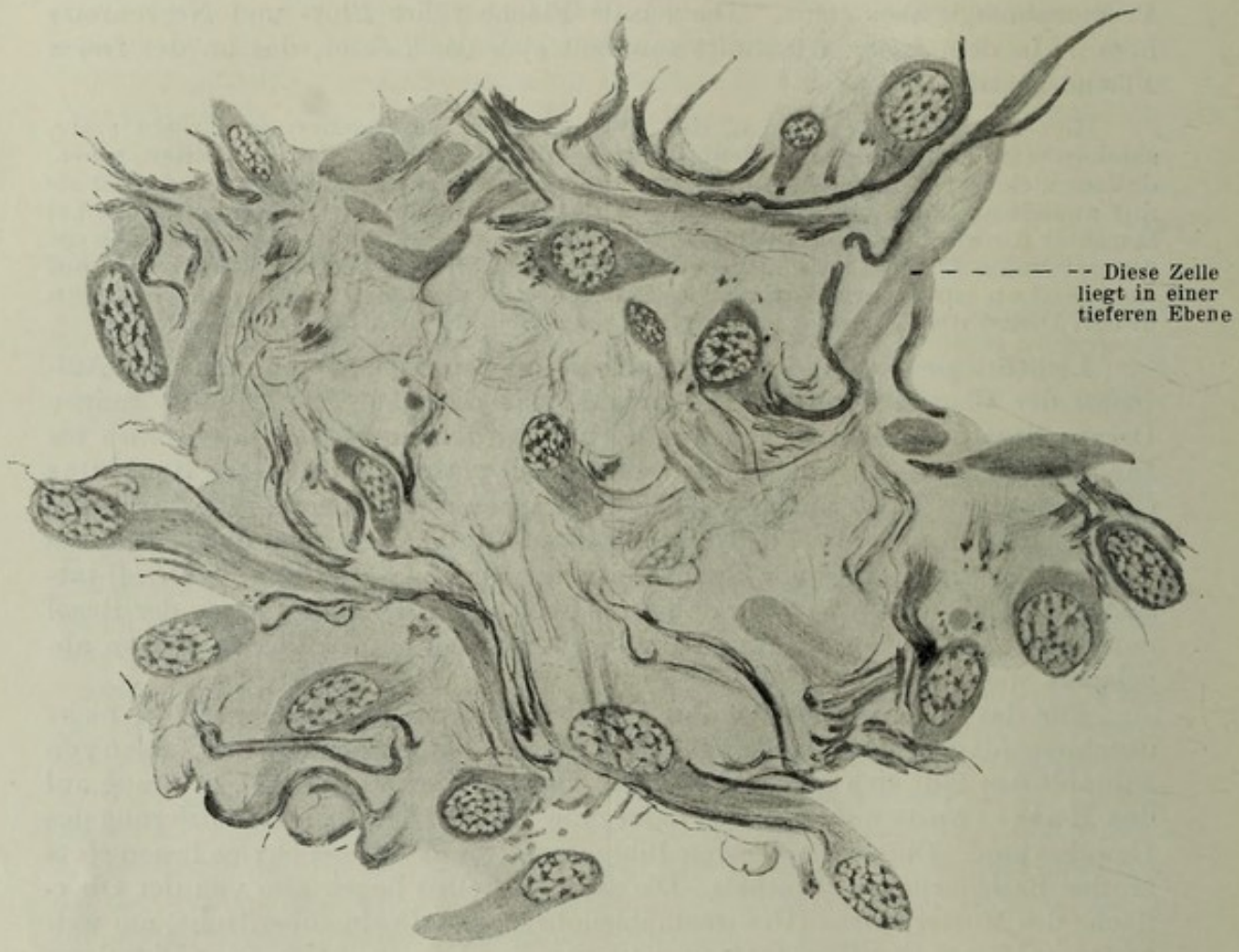


Fig. 57. Embryonales Bindegewebe. Promorphologische Beziehungen der Bindegewebsfibrillen zu den Zellen. (Vgl. Näheres im Text.) Wo die Zellen der Länge nach getroffen sind, sind es auch die Fibrillen; neben Querschnitten der Zellen liegen die Fibrillen als Punkte. Diese Punkte können dann als feine Linien noch ein wenig verfolgt werden. Schrägschnitten von Zellen entsprechen längliche Fibrillenstückchen. Gezeichnet ist nur eine Ebene (rechts oben Hinweislinie!). Das Präparat stammt von einem 20 cm langen Rinderembryo. Fixierung in Sublimat-Trichloressigsäure nach *M. Heidenhain*. Einbettung in Zelloidinparaffin. Schnitt durch den entkalkten Oberschenkel. Schnittdicke 3 μ. Gewebe der Lederhautanlage. Färbung mit Azokarmin-Anilinblau. Die Fibrillen im Originalpräparat hellblau, Kerne und Zelleiber ziegelrot. Die Kernstrukturen in der Zeichnung leicht schematisiert unter Benutzung der genau gezeichneten Knotenpunkte des Kernnetzes. Vergrößerung der Zeichnung 1:1000. Bei der Reproduktion auf $^9/_{10}$ verkleinert.

halb gegen die Höhle, die Basis gegen Chorda und Nervenrohr. Hier an der Basis treten die motorischen Nerven an die Epithelzelle heran, hier bilden sich auch die ersten Fibrillen (Fig. 12b); auch diese Zellen sind also typische Epithelmuskelzellen. Später wachsen dann die einzelnen Epithelzellen in der Rich-

tung der Nebenachsen in die Länge; unter Vermehrung der Kerne entsteht ein Muskelband oder eine Muskelfaser, wobei die Fibrillen schließlich auch auf den anderen Flächen des Muskelbandes Platz greifen. Das Sarkolemm ist die aus den Faltungen hervorgegangene später röhrenförmige Differenzierung der Basalmembran des Epithels (Fig. 12b).

Das Nervengewebe läßt schon in seiner ersten Entwicklung deutlich polare Differenzierung erkennen. Die freie Oberfläche der Zellen des Nervenrohres ist dem Zentralkanal und den Gehirnventrikeln zugekehrt. Die Nervenzellen lassen ihren Hauptfortsatz, den Neuriten, stets von der Basis abtreten; sie werden multipolar dadurch, daß an der freien Oberfläche Protoplasmafortsätze vorhanden sind, die promorphologisch vielleicht den Interzellularfortsätzen der Epithelzellen (s. u.) verglichen werden dürfen. Die unipolaren Ganglienzellen

Fig. 58. Promorphologie der Osteoblasten. Erklärung im Text (S. 249). Die Kerne liegen überall weit an die Basis verdrängt, wie Kappen den Zellen aufsitzend. Das freie Ende ist mit der jungen Knochengrundsubstanz, die fein fibrillären Bau zeigt, in Zusammenhang, auch da, wo (rechts oben an 2 Zellen sichtbar) diese Zellen allseitig von der Grundsubstanz umschlossen liegen. Im unteren Rande ein heller Spalt = Blutgefäß mit 1 Blutkörperchen (oben den Spalt ausfüllend). Rinderembryo, 12 cm Nackensteißlänge. Der herauspräparierte Unterkiefer in Kalibichromat-Formol fixiert. Einbettung in Zelloidinparaffin. Längsschnitt eines Stückchens vom hinteren Ende der Anlage des Dentale. Schnittdicke 3 μ. Färbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin. Vergrößerung 1:960.

sind genetisch bipolare; die Fortsätze dürften, wenn überhaupt promorphologisch, so als solche der basalen und der freien Fläche aufgefaßt werden. (Über die räumliche Orientierung der Neuroglia S. 247, 254).

Die Beachtung dieser Promorphologie der Gewebezellen, die *Hatschek* zuerst erkannt und *K. Rabl* zuerst in ihrer Bedeutung für die Histogenese gewürdigt hat, bietet dem aufmerksamen Betrachter beim Studium des geweblichen Aufbaues des Körpers reiche Anregung. Als durchgreifende Besonderheit sei zusammenfassend betont, daß das Epithel zu allen übrigen Geweben dadurch in Gegensatz tritt, daß bei ihm die freie Fläche die wichtigsten Differenzierungen liefert, bei allen anderen (mit Ausnahme der Osteoblasten, die darin den Epithelien nahestehen) dagegen meist die basale Fläche (Bindegewebs-, Myofibrillen, Nervenfortsatz). Man hat daher diese Gewebe auch unter dem (an sich sinnlosen) Namen der Apothelien zusammengefaßt.

4. Verbindungen der Gewebezellen.

§ 98. Wenn ein Gewebe die Verbindung gleichartig differenzierter Zellen ist, so tritt nächst der nach der Art der Differenzierung die Frage nach dem Wesen dieser Verbindung als wichtigste auf. Der Begriff der Zelle führt oft — und sogar nicht nur den, der sich mit der Wissenschaft der Histologie erst zu beschäftigen beginnt — zu der irrigen Ansicht, es sei die räumliche Abtrennung der Zellen voneinander eine notwendige Voraussetzung für den Bestand einer Zellenlehre. Die Tatsachen sprechen dagegen; auf das Wesen der Zellenlehre ist es ohne entscheidenden Einfluß, daß die einzelnen Zellen vielfach kontinuierlich miteinander verbunden sind.

Schon die Furchungszellen bleiben miteinander durch plasmatische Verbindungen im Zusammenhang (*Hammar*), von denen freilich nicht mit Sicher-

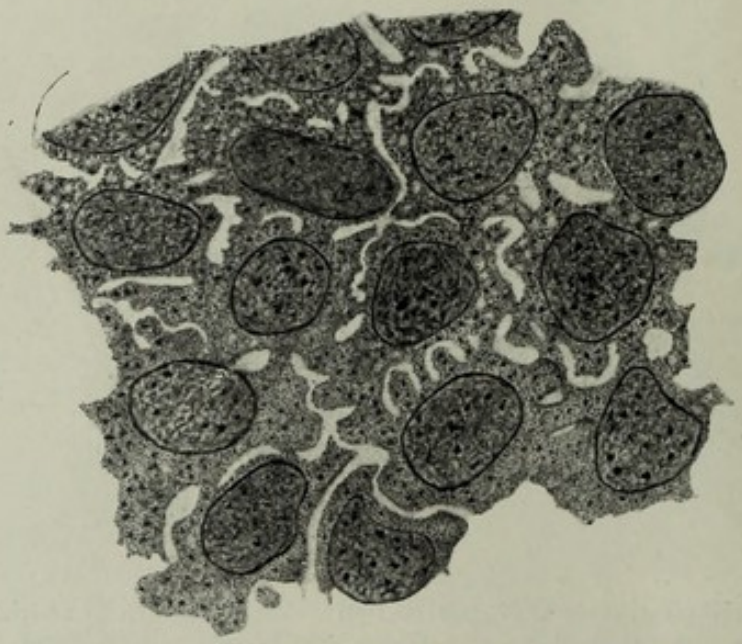


Fig. 59. Breite Cytodesmen zwischen Epithelzellen. Wo diese frei zu endigen scheinen, liegt die Verbindung in anderen Ebenen (höherer, tieferer), da nur eine optische Ebene des dicken Präparates gezeichnet ist. Abgezogenes Epithelhäutchen eines Kiemenplättchens eines 14 cm langen Axolotls. Fixierung in starker Flemmingscher Lösung. Durchfärbung des ganzen Kiemenbogens vor Abziehen des Häutchens in alkoholischer Hämatoxylinlösung nach *Oscar Schultze*. Die gröberen Gerüstpunkte in den Kernen naturgetreu. Feinere Kern- und Plasmastruktur schematisiert. Vergrößerung 1:733. Bei der Reproduktion auf $^{9}/_{10}$ verkleinert.

heit bekannt ist, ob und wie lange sie sich erhalten, und ob sie Vorläufer eines Teiles der späteren Zellverbindungen sind.

Diese sind zwiefacher Herkunft:

Die einen (primären) sind auf die Teilungen der Gewebezellen zurückzuführen, durch die die Zellen nicht völlig voneinander getrennt werden, die anderen (sekundären) sind sicher Neubildungen. Jene finden sich vor allem bei den Elementen des Epithelgewebes und Stützgewebes, vielleicht auch des Nervengewebes, während das Muskelgewebe (mit Ausnahme des Gewebes der Herzmuskulatur der Säugetiere und der Verbindung zwischen den Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern mit Sehnenfibrillen) jeder interzellulären Verbindung seiner Elemente ermangelt.

Primäre Verbindungen. Die Epithelzellen stehen miteinander durch zarte Ausläufer in Zusammenhang, die je nach ihrer Beschaffenheit als Cytodesmen

oder Plasmodesmen bezeichnet werden (*Studnitzka:* Cytodesmen bestehen aus Ekto- und Endoplasma, Plasmodesmen nur aus Endoplasma). Wenn auch diese Interzellularstrukturen vielfach stark zurücktreten, insbesondere durch engen Anschluß der Zellen aneinander geradezu der Rückbildung verfallen, so bilden sie doch einen bezeichnenden Anteil des Epithelgewebes (Fig. 59), was sich besonders dann erweist, wenn das Epithelgewebe in besondere Zustände der Umbildung eintritt, z. B. bei Wucherungen, wie Polypen und Kondylome, aber auch in normalen, wenngleich nur auf wenige Stellen beschränkte Metamorphosen; es erweitern sich in solchen ausgezeichneten Fällen (Fig. 61) dann die Spalten zwischen den Epithelzellen, und diese erscheinen, weil ein Teil ihrer Verbindungen erhalten bleibt, als verästelte miteinander in Zusammenhang

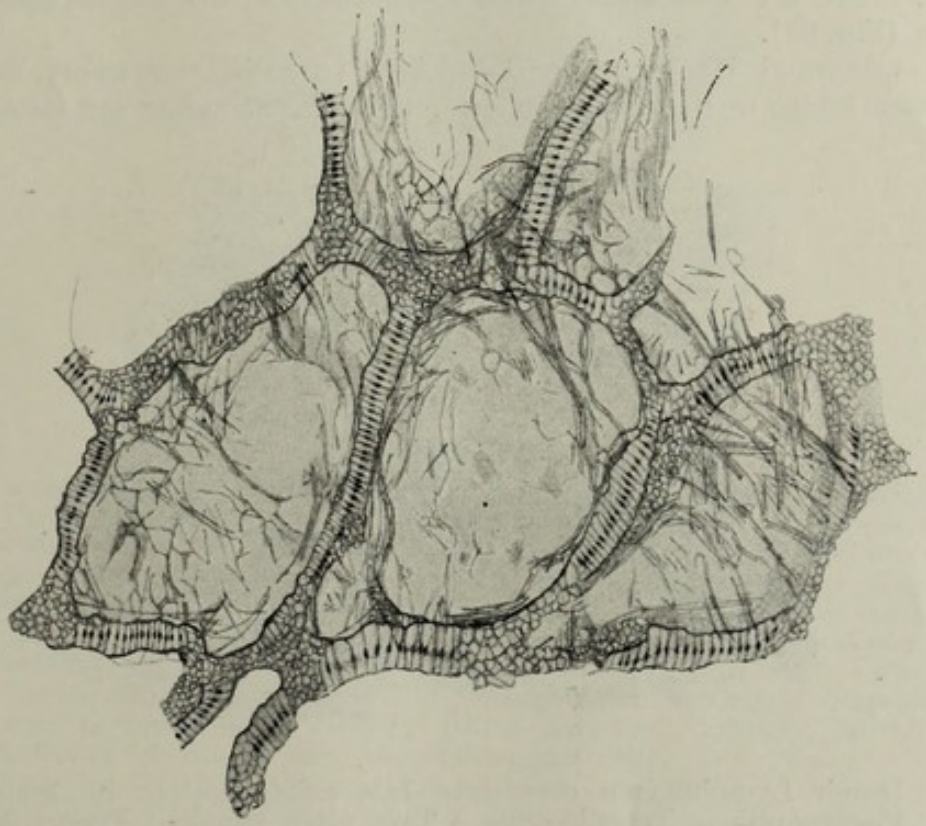


Fig. 60. Interzellularstrukturen und Tonofibrillen des Epithels. Gezeichnet 4 ganze Zellen und einige Anschnitte von Zellen. In der gezeichneten Ebene lagen keine Kerne. Die Kernzone ist in den beiden größten Zellen durch die hellen mittleren Bezirke angedeutet. Die Fibrillen sind naturgetreu, desgl. die Cytodesmen. Tangential getroffene Stellen zeigen, daß diese Waben und keine Fädchen sind. Die Knötchen in ihnen, die im Präparat deutlich zu erkennen sind, sind z. T. schematisiert. Das Hindurchtreten der Fibrillen durch die Cytodesmen von einer Zelle in die andere ist trotz der Schnittdicke von nur 2 μ nur bei verschiedenen Einstellungen zu verfolgen. An einigen Stellen ist der Hindurchtritt sichtbar. Rinderembryo von 20 cm Nackensteißlänge. Ein Stück der Hufanlage der Endphalanx in Sublimattrichloressigsäure nach *M. Heidenhain* fixiert. Einbettung in Alloidinparaffin. Schnittdicke 2 μ. Die Zellen liegen in der Mitte des vielschichtigen Stratum granulosum der Epidermis. Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin nach *M. Heidenhain*. Vergrößerung 1:1200.

stehende Elemente, zwischen denen sich Tropfen einer Interzellularflüssigkeit (Schmelzpulpa des Zahnkeimes, Schleimhautepithel der fötalen Paukenhöhle) befinden.

Das metamorphosierte Epithelgewebe besitzt große Ähnlichkeit mit dem embryonalen Bindegewebe. Auch die Neurogliaelemente sind derartig modi-

fizierte Epithelzellen, zwischen deren Ausläufern Nervenzellen und Nervenfasern liegen. In den Neurogliazellen kommen Fasern vor (Epithelfasern), die auch sonst in den Epithelien, besonders denen des geschichteten Plattenepithels, festgestellt worden sind (Fig. 60). Sie sind endoplasmatischer Natur und setzen sich kontinuierlich durch die Interzellularverbindungen, also durch die ganze Dicke des Epithels fort. Sie gestalten ein solches Epithel zu einem besonders festen Verbande, sei es in reizleitender Hinsicht, sei es mechanisch. In mechanischen Aufgaben (Versteifung des Epithels bei Verschiebungen) hat man die Bedeutung dieser Fibrillen (Tonofibrillen) in erster Linie sehen wollen.

Die Bedeutung der Interzellularspalten als Einlagerungsstätte (für Nerven, Pigmentzellen) oder Fortbewegungsbahn (für durchwandernde Lymphozyten) ist neben der Bedeutung der Interzellularverbindungen besonders zu würdigen (Fig. 61).

Das embryonale Bindegewebe ist die Urform des Tiefengewebes. Bei wirbellosen Tieren bildet es den Dauerzustand. Seine Kontinuität mit dem Epithel-

Fig. 61. Durch Lymphozyten erweiterte Interzellularspalten im geschichteten Plattenepithel. Tonsille eines 4 Tage alten Hundes. Fixiert in Zenkerscher Flüssigkeit, Durchfärbung in Hämalaun, eingeb. in Paraffin. Dicke 7,5 μ. Vergrößerung 1:670.

gewebe behält es an den Stellen seiner Entstehung aus diesem vielfach bei, wie die Untersuchungen und Abbildungen von *Schuberg* gezeigt haben. Der funktionelle Wert wird dem Gallertgewebe eben durch den Turgor der gallertigen, zwischen den Zellen vorhandenen interzellularen Flüssigkeit zuteil (daher der Name Gallertgewebe). (Fig. 62.) Die Zellen behalten ihre Verbindungen, die, solange sie überhaupt nachweisbar sind, große Mannigfaltigkeit darbieten (*Schuberg*) und sich kaum auf ein Schema zurückführen lassen.

Vor allem dürfen diese Verbindungen nicht bloß als Stränge vorgestellt werden, sondern auch als lappige, gebogene, auch verästelte Platten, so daß ein dreidimensionales „Netz" mit ebenfalls dreidimensional sich dazwischen hindurchziehenden Interzellularspalten entsteht, wie es schon den älteren Anatomen (*Rauber*) bekannt war und neuerdings wieder geschildert wird (*Huek*). Je nach dem Massenverhältnis der plasmatischen und interzellularen Bestandteile ist das Netz bald breit und massig mit engen Interzellularräumen z. B. in der Gegend der ersten Verknöcherungspunkte bei Bindegewebsverknöcherung, bald fein und zierlich mit zarten fädig ausgesponnenen Verbindungen und breiten Interzellularbahnen. Auch in Geweben, die aus dem embryonalen Bindegewebe entstehen, bleiben die Interzellularverbindungen erhalten (Retikuläres Bindegewebe (Fig. 63), Knorpelgewebe, Knochengewebe). Ob im

lockeren fasrigen Bindegewebe die Zellen dauernd in Verbindung sind, galt und gilt heute noch als offne Frage; sie wird bald bejaht, bald verneint, bald auch als unserer unzulänglichen Technik wegen als unentscheidbar bezeichnet. Für einige Fälle ist

Fig. 62. Junges Mesenchym (Gallertgewebe des Nabelstranges). Fibrillen in der Umgebung der Zellen. Durch in der kolloidalen Interzellularsubstanz entstandene Entmischung Vakuolen mit leichter flüssigem Inhalt, während der zäher flüssige Bestandteil die festere Grundsubstanz (Exoplasma) um die Zellen bildet. Rinderfötus von 20 cm Nackensteißlänge. Nabelstrang fixiert in Sublimattrichloressigsäure nach *M. Heidenhain*. Einbettung in Zelloidinparaffin. Dicke des Schnittes 5 μ. Färbung in Azokarmin-Anilinblau nach *M. Heidenhain*. Im Originalpräparat Zellen und Grundsubstanz rötlich, Kerne ziegelrot, Fibrillen hellblau. Gezeichnet ist eine Ebene, Vergrößerung 1:650.

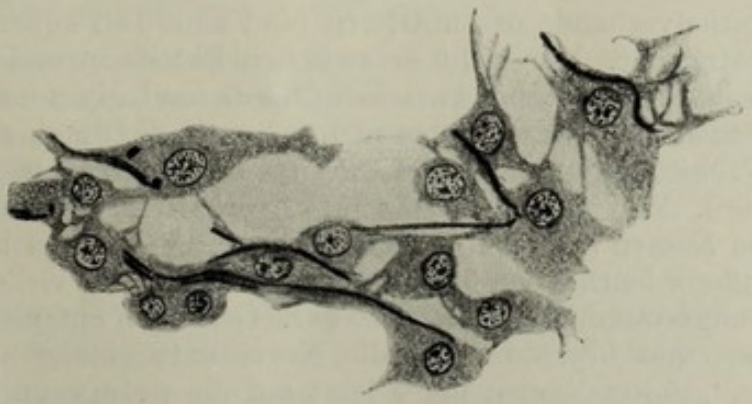


Fig. 63. Zellverbindungen und Fibrillenbildung durch mehrere Zellen hindurch. Aus der Milz eines 20 cm langen Rinderembryo. Behandlung und Färbung wie in Abb. 56. Schnittdicke 3 μ. Vergrößerung 1:740.

durch Anwendung bestimmter Methoden und bei Dunkelfeldbeleuchtung der Zusammenhang sicher festgestellt worden (S. 258).

Besonders für die Nervenzellen ist die Frage der Kontinuität brennend; hier hat sie grundsätzliche Bedeutung gewonnen, die auf das Wesen der Inter-

zellularverbindung zurückgeht. Wenn wir bedenken, daß für die Erhaltung des Lebensvorganges einheitliche Tätigkeit aller Zellelemente oder wenigstens größerer Zellgemeinschaften gefordert wird, so muß das entweder auf nervösem Wege herbeigeführt werden wie bei dem Muskelgewebe, wo ein Nerv gleichmäßig zu allen Muskelfasern eines Muskels hintritt und dadurch auch ohne plasmatische Zusammenhänge eine präzise Zusammenfassung aller tätigen Elemente herbeiführt, oder die Elemente selbst müssen miteinander in leitender Verbindung bleiben. Die Interzellularverbindungen der vegetativen Gewebe stehen offenbar im Dienste einer solchen unmittelbaren Reizübertragung, die insbesondere wohl auch zur Einheitlichkeit im Vollzuge formativer Tätigkeit führt. Ist auch im Nervengewebe, das die Reizleitung und Reizübertragung zur Grundfunktion hat, Kontinuität der Zellen vorhanden?

Die Neuronlehre in ihrer ursprünglichen Form leugnet sie und nimmt nur Kontaktwirkungen an; schon im Medullarrohr sollen sich die Neuroblasten vollständig voneinander lösen und nicht durch Interzellularbrücken wie die Epithelien miteinander im Verband bleiben (His bei *Rabl*); eine Analogie zwischen Interzellularbrücken und Dendriten anzunehmen, sei daher unstatthaft. Die Kontaktlehre führt physiologische Gründe gegen die Kontinuität und für den Kontakt an (vgl. bei *Heidenhain*). Aber auch die Kontinuitätslehre kann anatomische Befunde für sich in Anspruch nehmen (*Held*). Durch verfeinerte Technik ist auch nachgewiesen worden, daß z. B. die *Purkinjeschen* Zellen der Kleinhirnrinde ganz sicher durch ihre Dendriten in kontinuierlichem Zusammenhange stehen (*Stöhr jr.*).

Ganz unbekannt sind reizleitende Verbindungen auch bei dem Muskelgewebe nicht, wie der Aufbau des Herzmuskels zeigt, bei dem ursprünglich quergestreifte Muskelzellen in synzytiale Verbindung treten (Herzmuskelfasern mit durchlaufenden quergestreiften Fibrillen). Die funktionelle Bedeutung der Kontinuität liegt hier klar zutage; besonders deutlich wird sie durch das Vorhandensein des „Reizleitungsbündels".

Alle diese Interzellularverbindungen haben das Gemeinsame, daß sie innerhalb desselben Gewebes vorhanden und wohl auf Teilungen unmittelbar voneinander abstammender Zellen zurückzuführen sind. Das Merkwürdige ist, daß nun auch an Zellen, die nicht unmittelbar genealogisch zusammenhängen, Verbindungen, und zwar schon sehr frühzeitige, mit Sicherheit nachgewiesen werden können.

§ 99. Diese sekundären Verbindungen sind zwischen den Keimblättern vorhanden, schon ehe die Auswanderung von Mesenchymzellen aus dem geschlossenen Epithelverbande des mittleren (und zum Teil äußeren, vgl. oben) Keimblattes stattfindet. Man sieht sie zwischen Ektoderm und Myotom, zwischen Myotom und Nervenrohr, zwischen Chorda und Myotom usw. Primär können diese feinen Protoplasmafäden nicht sein, da die durch sie miteinander verbundenen Primitivorgane erst im Laufe der Entwicklung in Nachbarschaft zueinander treten. Wir haben sie daher als Neubildungen anzusehen. Man hat sie mit dem Namen des „epithelialen Bindegewebes" bezeichnet. Ihre Bedeutung ist außerordentlich groß. Funktionell stellen sie vielleicht ein ganz primitives Leitungssystem auch für Reize dar. Genetisch entsprechen sie völlig den von *Hensen* und *Gegenbaur* für die Nervenentwicklung angenommenen „Plasmodesmen", deren Namen indes jetzt auf die primären Verbindungen beschränkt bleiben sollte (*Studnitzka*). Morphologisch stellen sie Bahnen dar, auf denen sich die späteren Elemente des Mesenchyms, vor allem aber die sich entwickelnden Nervenbahnen, vorschieben (*Held*). Histologisch sind sie wahrscheinlich der Ausgang all jener Verbindungen, in denen die differenten Gewebe des Körpers miteinander stehen.

Es mag wohl beachtet werden, daß diese Kontinuität in den meisten Lehrbuchdarstellungen zum Schaden tieferen Verständnisses sehr zu kurz kommt. Das Epithelgewebe ist mit dem Tiefengewebe durch Fibrillen verbunden, die von der Tiefe

zu ihm aufsteigen und dort eine Grenzschicht bilden; mit dieser sind die Epithelzellen ihrerseits fester verbunden. Auch strahlen feine Fäserchen (*Weidenreich*) zwischen die Zylinderzellen des Rete Malpighi ein und endigen in der Umgebung dieser Zellen. Bei Amphibien sind solche Verbindungen viel deutlicher (*Schuberg*); Fortsatzbildungen der Epithelien in die Tiefe sind auch bei Säugetieren sicher beobachtet worden (*Mollier*, vgl. auch *Hoepke*).

Zwischen den quergestreiften Muskelfasern und dem Sehnengewebe besteht Kontinuität, indem die quergestreiften Fibrillen durch das Sarkolemm hindurch in die Sehnenfibrillen übergehen (*O. Schultze, Schaffer, Sobotta*). Dies kann nur auf eine sekundäre plasmatische Kontinuität zwischen Myoblasten und Mesenchymzellen zurückgeführt werden, innerhalb welcher sich dann fortlaufende Fibrillen differenzieren. Diese nehmen in der Muskelfaser kontraktile, in der Sehne kollagene und im Übergangsgebiet eine indifferente Beschaffenheit an (*Schaffer*, S. 204). Kontinuität besteht endlich zwischen Nerven- und Muskelgewebe. Das Neurilemm der Nervenfaser geht in das Sarkolemm der Muskelfaser über, das Neuroplasma ins Sarkoplasma; in einer reichlicheren Anhäufung des letzteren liegt die Endplatte des Neuriten.

Überblicken wir diese Anordnung in ihrer Gesamtheit, so tritt uns der Körper in viel höherem Maße als eine Einheit entgegen, als es bei der allgemein üblichen Darstellung der histologischen Lehrbücher zum Ausdruck kommt, die dann zu der Schulauffassung führt, daß die „Zellen" wie „Bausteine" nebeneinanderliegen. Das hat dann wiederum zur Folge, daß das so leicht zu erweisende Gegenteil immer wieder als etwas Neues beschrieben und zur Kritik der Zellenlehre benutzt werden kann (S. 264). Man wird in der Tat veranlaßt, die alte *Raubersche* Anschauung als zu Recht bestehend anzusehen, daß nicht der Zusammenhang der Elemente das Ungewöhnliche und Erklärungsbedürftige sei, sondern ihre völlige Isolierung. Wir müssen schon suchen, wollen wir wirklich völlig isolierte Elemente des Körpers entdecken. Die freien Zellen des Blutes und die Lympholeukozyten in den lymphoiden Organen gehören hierher, ferner die Wanderzellen des Bindegewebes und die Geschlechtszellen im Anfang ihrer Entwicklung und im Zustande der Reife (in der Zwischenzeit stehen sie in Verbindung mit den Follikelepithelien und den *Sertolischen* Zellen), vielleicht auch noch die Zellen der glatten Muskulatur, soweit sie nicht von Fortsätzen der sympathischen und parasympathischen Nerven erreicht werden (*Schaffer* S. 267).

Ebensowenig gibt es demzufolge isolierte Organe, da sie alle im Bindegewebe liegen und dies mit ihrer Oberfläche in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Hinsichtlich der wirklich diskontinuierlichen Zusammenhänge im Körper vergleiche das über die Höhlen und Spalten (§ 71) Gesagte.

Der histologische Zusammenhang ist also das Typische im Körper. Man darf wohl dem Gedanken Raum geben, daß die Störung dieses Zusammenhangs, die Herauslösung eines Gewebsbezirkes aus allen ihm dadurch zuteil werdenden regulierenden Einflüssen, zu abnormer Betätigung der in ihm vorhandenen Lebensenergien führen, daß möglicherweise hier ein Ausgang für Geschwulstbildungen liegen könne.

5. Das Mikroskop, die mikroskopische Technik; Möglichkeit und Grenzen objektiver Erfahrungen in der Gewebelehre.

§ 100. Die Entdeckung und Vervollkommnung des Mikroskopes und die Zurichtung der Elemente des lebendigen Körpers für die mikroskopische Untersuchung sind die Mittel gewesen, durch die die Gewebelehre zu ihrem heutigen Wissensschatz gelangen konnte. Von *Goethes* Standpunkt aus, daß der Mensch die Natur nur soweit untersuchen dürfe, wie er selbst die Organe dazu durch die Natur empfangen habe, wäre dieser ganze Reichtum unerworben geblieben. Und doch ist dieser Standpunkt dann nicht unberechtigt, wenn wir sagen, daß der Mensch nur durch seine Organe eine wirklich objektive Kenntnis eines Naturgegenstandes erlangen könne. Natürlich bleibt die subjektive Schranke alles Erkennens (§ 1) hierbei immer bestehen. Aber doch sind diese Schranken wesentlich andere als die, die wir zwischen unserem Auge und der Natur durch die optischen Instrumente und die Präpa-

ration der lebenden Objekte aufrichten. Wir steigern zwar dadurch die Leistungen unseres Auges so gewaltig, daß es anschaut, als ob es dicht an die Elementarteile herangerückt wäre. Aber sehen wir wirklich die Objekte selbst, und sehen wir sie frei von trügerischen Bildern, können wir sie frei von solchen sehen?

Alle diese Fragen müssen wir verneinen; wir nehmen damit der Wissenschaft vom feineren Bau des Körpers nichts an Wert, aber wir schärfen das Urteil für die Tatsache, daß wir mit dem Schritt von der gröberen Präparation zur mikroskopischen Betrachtung ein Gebiet betreten, auf dem für die Beobachtungen und ihre Verwertung sonst unbekannte Regeln gelten. Hierzu treten noch die Fehlerquellen, die sich aus der technischen Behandlung der Objekte ergeben. Ein mit bloßem Auge oder unter der Lupe bis in feinste Äste verfolgter Nerv ist und bleibt ein tatsächlicher Befund: schon ein mit Silber imprägnierter und unter dem Mikroskop beobachteter Nerv ist zwar ein Befund, aber kein völlig reiner, denn wir wissen nicht, in welche Zustände wir einen „Nerven" versetzen müssen, damit er sich imprägnieren läßt; er kann weiterreichen, als die gelungene Imprägnation ihn zeigt; nicht alles Imprägnierte braucht Nerv zu sein; die Geschichte der Untersuchung des feineren Baues des Nervensystems und seiner Entwicklung hat hier warnende Beispiele geliefert. Daher spielt in der Histologie die Kritik der Methoden und die Vergleichung der Ergebnisse verschiedener Methoden eine Rolle, wie es sonst beim Studium des Körpers nicht der Fall ist. Selbst die peinlichste Kritik aber wird nie anderes leisten können, als festzustellen, welches der gegebenen Bilder das der Natur ähnlichste Symbol ist. Die Wissenschaft wird sich daher gerade, wenn sie mit den bisherigen Methoden an eine bestimmte Grenze gelangt ist, nach anderen Methoden umsehen müssen, wenn sie zu entscheidenden Aufschlüssen über die letzten Fragen der Zellen- und Gewebelehre gelangen will. Unter Hinweis auf Späteres (§ 117) sei hier nur betont, daß die Gewebe als Kolloide schon allein durch die Behandlung mit Alkohol und Xylol ungemein verändert werden. Die Untersuchung ohne Alkohol, Einbettung in geeignete Gelatinelösungen, und Untersuchung von Gefrierschnitten solcher Gelatineblöcke in Gelatinebalsam im Dunkelfeld (S. 286 *Heringa*) hat hier beachtenswerte Abweichungen gezeigt.

Von den Theorien der Färbung steht seit längerer Zeit die physikalisch-chemische vorzugsweise in Geltung (*Michaelis* 1910), neuerdings fortgebildet durch *v. Möllendorff*, 23). Die Farbstoffe sind kolloidale Lösungen; die Träger der Farbe sind suspendierte Teilchen, die je nach der Farbe verschieden stark in Gelatine eindringen. Die Strukturen der fixierten Gewebe besitzen verschiedene Dichte; je dichter die Struktur, desto schwerer dringen die Farbstoffe ein, desto schwerer läßt sich ein darin sitzender Farbstoff ausziehen. Die Wirkung der Färbung ist das Produkt dieser beiden Faktoren. Schwer diffundierende (hochkolloidale) Farbstoffe bringen bei hinreichend langer Anwendung die differentesten Färbungen hervor, die dichtesten Strukturen färben sich am spätesten. Letzten Endes ist dann der Färbungsprozeß eine Adsorption, d. h. ein gelöster Stoff reichert sich an einer Oberfläche, d. h. einer Grenzfläche zweier „Phasen" im kolloid-chemischen Sinne an (*Michaelis*, S. 436). Die ältere chemische Theorie ist deshalb stark einzuschränken; ganz zu verlassen ist sie gewiß nicht (*Michaelis* l. c. *Heidenhain*, *Pflügers* Archiv, Bd. 100). Vor allem scheint sie doch in der grundlegenden und allerwichtigsten Färbung, der der Zellkerne, eine Rolle zu spielen. Denn die Zellkerne sind durch den Besitz des phosphornukleinsauren Chromatins ausgezeichnet und chemisch elektive Färbung desselben (mit „basischen" Farbstoffen) findet ganz sicher statt. Auch andere Gewebsbestandteile (Kalk, Elastin, Chondromukoid der Knorpelgrundsubstanz, Schleim) besitzen chemische Affinitäten zu bestimmten Farbstoffen. Hier ist die Färbung zugleich sichere mikrochemische Reaktion. Die kolloid-chemische Theorie dagegen würde Schlüsse gestatten nicht auf den Chemismus, sondern auf die Dichte der Strukturen. Mikrochemische Reaktionen auf Kalk, Eisen, neuerdings auf Nukleinsäure sind bekannt.

Was aber sehen wir durch das Mikroskop? Sicherlich nicht das Objekt selbst; der eigentümliche Vorgang, der zu der Erscheinung des mikrosko-

pischen Bildes führt, besteht darin, daß das Objekt nicht selbst Licht aussendet, sondern von einer Lichtquelle her durchleuchtet wird, und daß hierbei jeder Strukturteil des Objektes zum Ausgangspunkt von Lichtwellen wird, die sich in allen Richtungen ausbreiten. Was zur Frontlinse des Objektives gelangt, sind also nicht, wie bei der Abbildung einer Flamme durch eine Linse, die jenseits der Linse wieder das reelle Bild der Flamme entwirft, von einzelnen Punkten ausgehende Lichtstrahlen, sondern abgebeugte, den Gesetzen der Beugung und Interferenz gemäß sich verhaltende Strahlenbüschel. Nur diese Beugungsbilder sehen wir; seitliche Büschel gelangen nicht ins Mikroskop. Das reelle Bild, das oberhalb der Austrittslinse des Objektives (im Tubus) entsteht, ist kein Bild des Objektes, sondern ein System von Beugungsbildern, die sich um ein axiales Zentrum ungebeugt hindurchgegangener Strahlen ordnet. Diese nicht gebeugten Strahlen leuchten aber für uns auch nicht, so daß in der Tat das mikroskopische Sehen auf der Wahrnehmung von Beugungsbildern beruht (sekundäre Natur der mikroskopischen Abbildungen, *E. Abbé*).

Durch diese Theorie der mikroskopischen Abbildung wird nun aber auch die Grenze dessen bestimmt, was wir überhaupt mikroskopisch wahrnehmen können.

Die „Vergrößerung" durch das Mikroskop setzt sich aus der Auflösung der Strukturen durch die Objektivlinsen und der Vergrößerung des durch das Objektiv entworfenen Beugungsbildes durch das Okularlinsensystem zusammen. Die Auflösung durch das Objektivlinsensystem (fälschlich von Anfängern oft als „Vergrößerung" bezeichnet) besteht darin, daß die räumlich in den drei Dimensionen nebeneinander liegenden Strukturen als solche oberhalb des Objektivs reelle Beugungsbilder liefern. Die durch breitere Abstände voneinander getrennten, d. h. gröberen Strukturen (ein „Gitter" mit weiten Gitterabständen) werden schon durch schwache Objektive aufgelöst (d. h. solche mit größerer Brennweite, also kleinem Öffnungswinkel). Die hier entstehenden Beugungsbilder sind zahlreich und liegen eng nebeneinander; je feinere Strukturen wir zu sehen wünschen, je enger also das von der Lichtquelle leuchtend gemachte Strukturgitter wird, desto stärkere Linsen müssen wir anwenden, d. h. solche mit kürzerer Brennweite, also großem Öffnungswinkel (der Sinus des halben Öffnungswinkels × dem Brechungsindex einer Immersionsflüssigkeit [Zedernöl] wird numerische Apertur genannt). Die Beugungsbilder werden hier weiter auseinander gelegt und gelangen nur noch zum kleinsten Teil in die Objektivlinsen hinein. Bei stärksten Linsen bedarf es bereits besonderer Hilfsmittel der Beleuchtung und Abblendung und der Zwischenschaltung einer Immersionsflüssigkeit zwischen Deckglas und Objektiv, um die Beugungsbilder überhaupt noch aufzufangen. Wird der Abstand der Strukturen so eng, daß ihre Entfernung etwas mehr als die halbe Wellenlänge des einfarbigen weißen Lichtes beträgt, so treten schon unterhalb der Objektivlinse die abgebeugten Strahlenbündel so weit auseinander, daß es durch keine Einrichtung mehr gelingt, sie ins Mikroskop zu bringen; Strukturen dieser Art etwa mit $^2/_{10}$ Mikra (1 Mikron = 1 μ = $^1/_{1000}$ mm) räumlichem Abstand können mit menschlichen Augen durch ein Mikroskop auf keine Weise mehr erkannt werden. Die Größe der Moleküle liegt noch drei Dezimalstellen unter dieser Größe (vgl. die lichtvolle Darstellung bei *Schaffer*).

Diese Beschränkung kann durch andere Einrichtung (Ultramikroskop, S. 286) aufgehoben werden. Hier sind Elemente von der Größe der Moleküle sichtbar gemacht worden.

Ambronn u. *Siedentopf:* Übungen zur wissenschaftlichen Mikroskopie. Heft 2. Für Theorie der mikroskopischen Bilderzeugung nach *Abbé*. Leipzig: *Hirzels Verlag* 1913. — *Braus:* Vgl. Literatur nach § 92. — **Ebner, v.:* Gewebeentwicklung und Phylogenese. Verhandl. Anat. Ges. Leipzig 1911. — *Goetsch:* Beiträge zum Unsterblichkeitsproblem. Biol. Zentralbl., Bd. 42 1922 u. Bd. 43 1923. — *Gräper:* Determination u. Differenzierung. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 98. 1923. — *Hammar:* Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 55. — **Heidenhain:* Artikel Färbung in Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, Bd. 1. 1910. — Vgl. auch desselben Autors Abhandlungen in *Pflügers* Arch. Bd. 90. 1896, Bd. 100. 1902/03. — *Derselbe:* Plasma und Zelle (Tonofibrillen). 7. Abschn., Teil 3. — *Derselbe:* Plasma und Zelle. 2. Lieferung, 6. Abschn., Teil 6 (Neuronlehre). Jena 1911. — *Held:* Über den Bau der Neuroglia. Sächs. Gesellsch. d. wiss. math. phys. Klinik, Bd. 28. 1904. —

Derselbe: Über die Entwicklung des Achsenskeletts der Wirbeltiere. Abhandl. d. math.-phys. Klasse der Sächs. Akademie d. Wiss., Bd. 38. 1921. — *Derselbe:* Zur Histogenese der Nervenbildung. Verhandl. d. Anat. Ges. Rostock 1906. — *Derselbe:* Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig 1909. — *Derselbe:* Zur Kenntnis einer neurofibrillären Kontinuität im Zentralnervensystem der Wirbeltiere. *Hissches* Archiv. 1905. — **Hensen:* Über die Nerven im Schwanz der Froschlarve. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 4. 1868 u. *Virchows* Archiv, Bd. 31. — *Huek:* Über das Mesenchym. Die Bedeutung seiner Entwicklung und seines Baues für die Pathologie. Beitr. zur pathol. Anatomie u. zur allg. Pathologie, Bd. 66. — *Kölliker:* Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl., Bd. 1. 1894. — *Lubosch:* Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena: *G. Fischer* 1910. — *Derselbe:* Der Kieferapparat der Skariden und die Frage der Streptognathie. Verhandl. 32. Vers. d. Anat. Ges. 1923. — *Marchand:* Über die Herkunft der Leukozyten und ihre Schicksale bei der Entzündung. Verhandl. Ges. Pathol. Marburg. 1913. — **Derselbe:* Über die Beziehungen der pathologischen Anatomie zur Entwicklungsgeschichte, besonders der Keimblattlehre. Verhandl. der Pathol. Ges. 2. Tagung. 1900. — **Maurer:* Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Leipzig: *Reinicke* 1915. — *Meyer, P.:* Einführung in die Mikroskopie. 2. Aufl. Berlin: *Springer* 1922. — **Michaelis:* Artikel Theorie der Färbungen in Enzyklopädie der mikr. Technik, Bd. 1, 2. Aufl. 1910. — *Möllendorf-Krebs, v.:* Untersuchungen zur Theorie der Färbung fixierter Präparate. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 97. 1923. — *Mollier:* Die lymphoepithelialen Organe. Sitzungsb. d. Morphol. u. Physiol. Ges. Heft 29. München 1913. — **Rabl, K.:* Homologie und Eigenart. Verhandl. d. Pathol. Ges. 2. Tagung. 1900. — **Derselbe:* Über die Prinzipien der Histologie. Verhandl. d. Anat. Ges. 1889. — **Rauber:* Über die Entwicklung der Gewebe des Säugetierkörpers und die histologischen Systeme. Sitzungsb. d. Nat. Ges. Leipzig 1883. — **Derselbe:* Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anatomie. 1882 (Zellverbindungen). — *Schaffer:* Vorlesungen über Histologie und Histogenese (auch über Theorie der mikr. Abbildung). 1920. — *Schuberg:* Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im tierischen Organismus. Sitzungsb. Würzburg 1893. — *Derselbe:* Über Zusammenhang von Epithel und Bindegewebszellen. Sitzungsb. d. Phys. med. Ges. Würzburg 1891. — *Derselbe:* Untersuchungen über Zellverbindungen. 1. Teil. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 74. 1903. 2. Teil ebd. Bd. 87. 1907. — *Schultze, O.:* Die Kontinuität der Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Sitzungsb. d. phys. med. Ges. Würzburg 1910. Desgl. 1911 u. Verhandl. d. Anat. Ges. in Leipzig 1910. — *Sobotta:* Über den Zusammenhang von Muskel und Sehne. Zeitschr. f. mikr. anat. Forschung, Bd. 1. 1924. — *Scily:* Über das Entstehen eines fibrillären Stützgewebes im Embryo und dessen Verhältnis zur Glaskörperfrage. Anat. Hefte. Bd. 35. 1908. — *Stöhr:* Lehrbuch der Histologie. (In älteren von ihm selbst besorgten Auflagen.) — *Stöhr jr., Ph.:* Studien am menschlichen Kleinhirn usw. Zeitschr. f. d. ges. Anatomie, Bd. 69. 1923. — *Studnitzka:* Die Plasmodesmen und die Cytodesmen. Anat. Anz., Bd. 40. 1912. — *Derselbe:* Über die Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz., Bd. 31. 1907. — **Veit:* Die Lehre von der Spezifität der Keimblätter bei den Wirbeltieren. Naturwissenschaftliche Rundschau. 27. Jahrgang. 1912. — **Voit:* Der Mesenchymbegriff und die Lehre von der Spezifität der Keimblätter. Dtsche mediz. Wochenschr. 33. Jahrg. S. 1240. 1907. — *Weidenreich:* Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 56. 1900. — *Derselbe:* Blutkörperchen und Wanderzellen. Samml. anat. u. physiol. Vortr. u. Aufsätze. Herausg. *v. Gaupp*, Bd. 2. 1912. — **Derselbe:* Über Differenzierung und Entdifferenzierung. S. o. § 92.

IV. Cytomorphologie und Leptonomorphologie.

§ 101. Abweichend von den üblichen Darstellungen, die von der Zelle ihren Ausgang nehmen, bildet die Darstellung der Zellmorphologie hier den Schlußstein des Gebäudes unserer Wissenschaft. Jene Darstellung, in denen das Tatsächliche der Zellenlehre durch vollkommene Abbildungen erläutert an den Anfang der Darstellung tritt, hat ihre didaktische Berechtigung, weil zunächst einmal der Anfang mit dem Elementaren gemacht werden muß. Ist dann aber der Kreis der mit der morphologischen Wissenschaft verbundenen Fragen durchmessen, so kehrt man mit neuen Erwartungen zu den elementaren Organismen zurück, um zu sehen, inwieweit aus ihrem Aufbau Aufklärungen in den Grund-

fragen der Gestaltenlehre zu erwarten sind. Es sollen daher hier auch weniger die einzelnen Tatsachen des Zellenbaues erörtert werden, als vielmehr diejenigen Fragen behandelt werden, durch die die Zellenlehre eben in das Ganze der anatomischen Wissenschaft eingreift. Daraus ergeben sich sogleich zwei Gruppen von Fragen, deren eine die Zelle als Bestandteil der Gewebe zum Gegenstand hat, deren andere die Erscheinungen umfaßt, die die Zelle als Elementarorganismus selbst darbietet. Sie beide bilden den Inhalt der Zellmorphologie, soweit wir sie hier behandeln wollen. Die Feinbaulehre tritt als letzter, abschließender Teil hinzu.

A. Cytomorphologie.

1. Die Zelle als Bestandteil der Gewebe.

a) Die Zellentheorie.

§ 102. Als die Begründer der Zellentheorie die Zusammensetzung des Körpers aus Elementarorganismen festgestellt hatten, und als die Embryologie gezeigt hatte, daß jeder Organismus anfänglich nur aus einer Zelle besteht, war trotzdem noch gar nicht abzusehen, welch große Bedeutung der Zellentheorie für das Verständnis der Lebensvorgänge dermaleinst zukommen würde. Die Physiologie kam erst sehr spät dazu (*Verworn*), die elementaren Lebenserscheinungen an der Zelle selbst zu studieren; insofern sie sich dabei der älteren Zellularpathologie (*R. Virchow*) anschloß, hat sie die Zellenlehre zwar fortgebildet, war aber doch nicht in wahrem Sinne original schöpferisch. Das dürfen wir erst für den Entdecker der Befruchtungsphänomene (*O. Hertwig*) in Anspruch nehmen und die Entdecker der indirekten Zellteilung (*van Beneden, K. Rabl*), wodurch nicht nur die Chromosomenforschung eingeleitet wurde, sondern auch der erste Schritt geschah, um die Erscheinungen der Formbildung überhaupt mit den Zellvorgängen in Verbindung zu setzen. Denn erst hierdurch wurde es später möglich, auch der Erblichkeitsforschung eine cytologische Grundlage zu geben. In den Bestrebungen, die Morphologie der Zelle mit den Erscheinungen des Formwechsels und der Artbildung zu verbinden, steht die Wissenschaft zur Zeit mitten darin. Desgleichen sind die alten Versuche, den Feinbau der Zelle aufzuklären, erst neuerdings durch die Erkenntnis vom kolloidalen Bau des Zell- und Kernprotoplasmas auf eine aussichtsreiche Bahn gelangt, so daß *Koellikers* Hoffnung auf einen „Entdecker der Zellenentstehung, der noch größeren Ruhmes teilhaftig werden würde, als der Entdecker der Zellenlehre selbst", der Erfüllung näher gebracht worden ist; denn es läßt sich absehen, daß vielleicht noch vor Ablauf des ersten Jahrhunderts der Zellenforschung (1938) der Schritt möglich sein wird, der uns zu den physikalisch-chemisch und physiologisch maßgebenden Elemente der Zelle führen wird.

Der Leser, der sich von dem heutigen Umfang und Inhalt der Zellenlehre eine Vorstellung machen will, sei auf *Lundegardh* und *Tischlers* Darstellungen der Pflanzzelle und des Pflanzenzellkerns verwiesen, die das große Werk von *M. Heidenhain* über die tierischen Zellen nicht nur ergänzen, sondern auch hinsichtlich der Masse des seit *Heidenhains* Werk (1908) zusammengebrachten Stoffes weit übertrifft. Nicht nur die Zellenlehre, auch die Kernlehre (*Tischler*) ist heute eine besondere Wissenschaft mit unübersehbarer Literatur geworden.

Angesichts dieser sich aus den Tatsachen der Forschung unmittelbar ergebenden Bedeutung der Zellenlehre verdient es hervorgehoben zu werden, daß diese Bedeutung doch auch wieder geleugnet wird. Es sind drei Gründe, die hierzu Veranlassung gegeben haben; sie zu kennen ist wesentlich zum Verständnis mancher Zeit- und Streitfragen.

1. Man bestreitet den Primat der Zellen zunächst mit Rücksicht auf ihren granulären Bau und schreibt diesen Granula nicht nur Leben zu, sondern stellt sich vor, daß die Zellen gar nicht das letzte Lebenselement seien, sondern so, wie der Körper aus Zellen, so die Zellen aus Granulis aufgebaut sein müssen (*Schlater* und Lit. daselbst). Es handelt sich dabei um die Annahme, daß sozusagen stammesgeschichtlich, und zwar mit kühner Ausdehnung des Wortes „Stammesgeschichte" auf eine Geschichte vor aller Möglichkeit geschichtlicher Organismen,

die Zelle aus Granulis entstanden sei; gegenwärtig kennen wir kein Beispiel, daß eine Zelle entsteht aus etwas, was nicht Zelle ist. Zellen sind stets vorhanden und entstehen nur von Zellen. Darum ist der Schluß trügerisch, der Vergleich falsch; daß Organismen nicht nur aus Zellen bestehen, sondern auch entstehen, wissen wir, weil wir es bei jeder Ontogenese sehen, und weil wir einzellige Wesen, die wir wenigstens hypothetisch (S. 11) als Ahnen setzen können, als Individuen wirklich kennen. Von der Zelle aber wissen wir nur, daß sie Granula enthält. Mögen diese, was wahrscheinlich, zum Teil lebendig sein, so sind sie es doch niemals außerhalb und nie ohne Zelle. Es war eine menschlich begreifliche Vorstellung, daß sich die Zusammenfügung aus Teilen von der Zelle aus ins Kleinere so fortsetze, wie vom Organismus zur Zelle hin. Aber alles, was wir bis jetzt von der Organisation der Zelle wissen, lehrt nur die unbegreiflich komplizierte Organisation dieses für jetzt letzten und einzigen Elementarorganismus. Nichts spricht dafür, daß eine Zelle aus dem Zusammenschluß dieser Dinge entstanden sein könne.

2. In zweiter Linie geht die Kritik der Zellenlehre von der Annahme eines vermeintlichen selbständigen Lebens der Interzellularsubstanzen aus. Hier ist man soweit gegangen, gegenüber den Zellen von „lebendiger Masse" zu sprechen, während die Physiologie, unter gänzlicher Nichtachtung der Zellen, sogar von „lebendiger Substanz" spricht (S. 32/33), die es natürlich nicht gibt, weil sie eben nur in Form von Zellen vorkommt. Es soll nicht geleugnet werden, daß vieles zugunsten der Annahme eines Eigenlebens der Interzellularsubstanzen spricht; sie stellt entschieden einen Fortschritt gegen ältere Auffassungen dar, nach denen diese Substanzen eine durchaus passive Rolle spielten. Zunächst ist hier eine klare Vorstellung davon notwendig, was man überhaupt unter dem Begriff „Leben der Interzellularsubstanz" verstehen will.

Wenn man meint, die Grundsubstanzen leben, so ist vor allem auf den früher (S. 29) erwähnten doppelten Gegensatz zum Begriff des Lebens, tot und unbelebt, hinzuweisen. Die Frage kann höchstens die sein, ob die Grundsubstanzen unbelebt oder lebend seien. Tote (abgestorbene) Substanzen innerhalb des Körpers verfallen, solange der Körper gesund ist, der Auflösung und Resorption oder Ausscheidung. Da alle Interzellularsubstanz letzten Endes von den lebendigen Zellen stammt, so könnte die Frage nur die sein, ob sie dabei eine solche Abschwächung der Lebensfähigkeit erfahren, daß sie bis zum Zustande der unbelebten Kristalle, Salze, Steine umgewandelt werden. Dies ist schwerlich anzunehmen. Die Entstehung von Fibrillen z. B. und ihre Vermehrung, oder die Teilung vorhandener Fibrillen setzt Wachstum, Ernährung, Stoffwechsel an ihnen voraus. In diesem Sinne wird auch die Frage vom Leben der Interzellularsubstanzen niemals Gegenstand eines Streites sein können. Entscheidend wird die Fragestellung erst, wenn sie wissen will, ob die Grundsubstanzen ein Leben unabhängig von den Zellen führen, wie es durch den Ausdruck „lebendige Masse" angedeutet wird. Denn dadurch soll gesagt werden, daß der Begriff des Lebens eben nicht an Zellindividuen gebunden sei, daß sich das Lebendige vielmehr einmal in Zellen, das andere Mal in Interzellularsubstanzen objektiviere. Vom Standpunkte unserer Erörterungen über den Begriff des Lebens ist das abzuweisen, denn der Nachweis ist bisher nicht geführt worden, daß irgendeine extrazelluläre Bildung die neun Merkmale des Lebendigen (§ 13) sämtlich besitze. Dies hat man bisher nur für Zellen zeigen können. Auch die Untersuchung lebender Kulturen außerhalb des Körpers hat gezeigt, daß extrazelluläre Gebilde nur im Zusammenhang mit Zellen lebensfähig sind.

Die heute weit verbreitete Auffassung von der Bildung der Grundsubstanz macht das ebenso verständlich, wie jene obige Lehre diese Verhältnisse der Grundsubstanz übersieht. Jede Grundsubstanz ist als exoplasmatische Bildung mit den Zellen kontinuierlich im Zusammenhang (Fig. 64). Alles was in ihr, auch räumlich von den Zellresten entfernt, geschieht, geschieht also, insofern es in ihrem stark entfalteten Exoplasma geschieht, doch noch in der Zelle oder zumindest an der Zelle, in Verbindung mit ihr. Die Lebensphänomene, die uns die Zellreste, z. B. Bindegewebszellen, zeigen, sind zwar die einer Vita

minima, die der Grundsubstanzen dagegen außerordentlich auffällig und stürmisch. Die Reaktionen auf mechanische Reize spielen sich sinnenfällig gerade an ihnen und nicht an den Zellenresten ab. Daraus folgt aber nicht, daß sie unabhängig von den Zellen ablaufen, noch weniger, daß die Reaktionsreize nicht bis zum Protoplasma und Kern vordringen sollten.

Lange Zeit galt als Musterbeispiel für eine Fibrillenbildung ohne Zellen diejenige in der Chordascheide. Nachdem dieses Musterbeispiel jetzt hinfällig geworden ist (*Held*, S. 249), läßt sich nur soviel sagen, daß die Lebenserscheinungen an den Zellen des Grundsubstanzgewebes weit über das Zellprotoplasma hinausreichen, daß sie aber trotzdem gleichsam nur Indikatoren für das Leben der Zellen selbst sind.

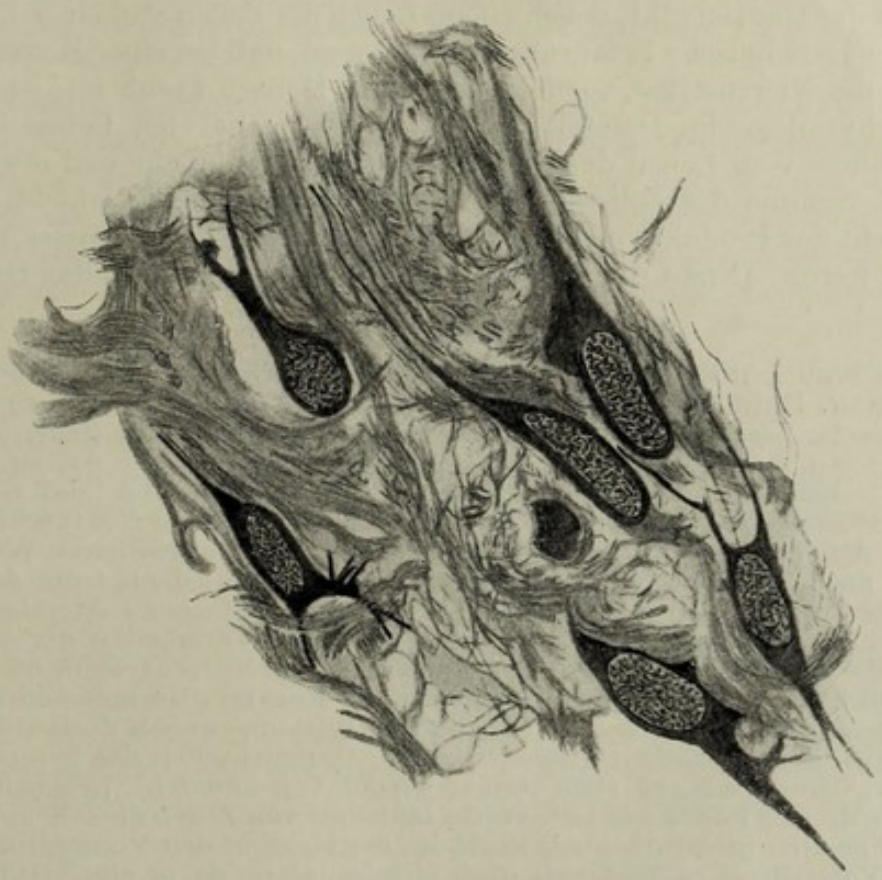


Fig. 64. Bindegewebszellen in Verbindung mit Exoplasmen und Fibrillen. Aus dem Foramen intervertebrale einer 14 cm langen Axolotllarve. Stück des Rumpfsegmentes fixiert in Sublimattrichloressigsäure nach *M. Heidenhain*. Eingebettet in Zelloidinparaffin. Schnittdicke 7,5 μ. Färbung in Dahlia nach *Schuberg*. Vergrößerung 1:733.

Daß diese Auswirkungen des Zellenlebens sich auf weite Territorien erstrecken können, zeigen z. B. die komplizierten Formbildungsvorgänge in den Chitinskeletten der Insekten. Diese Chitinschichten stehen dennoch mit den Matrixzellen als mächtig entwickelte Kutikula in Zusammenhang. Ein Eigenleben dieser Kutikularbildungen anzunehmen, ist aber ebensowenig berechtigt, wie z. B. ein Eigenleben einer Nervenendigung zu vermuten, weil diese von der Ganglienzelle so weit entfernt ist.

Bei Botanikern hat die Zellenlehre von hier aus auch niemals eine Anfechtung erfahren, weil die einzige Exoplasmabildung der Pflanze, die Zellulosemembran, zwar deutliche Lebensphänomene zeigt, aber in ihrer Abhängigkeit von der Zelle gar keinem Zweifel begegnen kann. Es genügt daher, sich vorzustellen, daß bei den Tieren eine Seite des Zellenlebens, nämlich die Produktion von Exoplasmen, die unter der Herrschaft der Zellen stehen, eine viel größere Rolle spielt als bei den Pflanzen. Dieses Leben der Grundsubstanzen, das wir

als ein von den Zellen abhängiges verstehen müssen, brauchen wir daher nicht als ein „erborgtes" (*Heidenhain*) zu bezeichnen. Es ist das Leben der Zellen selbst in seinen letzten Ausstrahlungen.

3. Bei der Ablehnung der Zellentheorie stützt man sich endlich auf die Tatsache der Zellverbindungen (vgl. die neueste Zusammenstellung von *Huek* und die ältere von *Rauber*). Soweit das Tatsächliche in Frage steht, ist über diesen Punkt schon gehandelt worden (§ 98). Hier sei nur der historischen, sachlichen und erkenntnistheoretischen Schwierigkeiten gedacht, in die man bei der heute üblich gewordenen Umformung zellulärer Vorstellungen in „Ganzheits"-vorstellungen gelangt. Niemand leugnet, daß es nur ein Leben des Ganzen und eine Krankheit des Ganzen gibt, neben einem Leben der Zellen und einer Erkrankung der Zellen. Die klinische Erfahrung lehrt (*Kraus*), daß bei einer Nierenkrankheit nicht nur die Nierenzellen, sondern der ganze Mensch krank sei; so lehrt auch manche physiologische Darstellung, man dürfe nicht vom Leben der Zellen, sondern müsse vom Leben des Ganzen ausgehen, das mehr und etwas anderes sei als die Summe des Zellenlebens. Auch entwicklungsgeschichtlich sei der Körper nicht das Produkt von Zellen, sondern ein unteilbares Ganzes, das zellulär gegliedert werde. (Nicht die Zellen bilden das Ganze, sondern das Ganze bildet die Zellen.)

Hierin brauchen wir in historischer Hinsicht keineswegs etwas Neues zu sehen, denn schon *R. Virchow* (Zellularpathologie, Kap. 1, S. 15, Kap. 14, S. 263ff.) hat diese zwiefache Erscheinung des Lebens betont. Nicht daß die Zellen das einzig Lebende seien, mache das Wesen der Zellentheorie aus, sondern daß sie neben dem Leben des Ganzen besondere (diffuse) Lebensherde seien, und „daß nirgends, soweit unsere Erfahrung reicht, ein einfacher anatomischer Mittelpunkt existiert, von dem aus die Tätigkeiten des Körpers in einer erkennbaren Weise geleitet werden". Sachlich liegen die Dinge heute nicht anders; denn trotz der enormen Fortschritte im einzelnen läßt sich auch heute kein „einfacher anatomischer Mittelpunkt" nachweisen, von dem aus „das Ganze" die Tätigkeiten der elementaren Lebensherde beherrschte. Wenn man früher an das Nervensystem oder das Blut dachte, und heute an die Fermente, Antikörper, Enzyme, Hormone oder den Sympathikus denkt: stets wird der Anatom diese Wirkungsweisen doch auf Zellen des Blutes, Zellen der innersekretorischen Drüsen, Ganglienzellen des Sympathikus zurückführen, deren Leistung eben immer wieder von anderen „Lebensherden" beherrscht wird. Der Faden des Labyrinths läuft nur von Zellen zu Zellen, zum „Ganzen" führt er nie. So ist die auch heute wieder stark in den Vordergrund tretende humorale Vorstellung in Wahrheit doch eine zelluläre, da ja alle „Humores" von Zellen geliefert werden. Eine Rückkehr zu der reinen Humoraltheorie des Altertums ist aus diesem Grunde völlig ausgeschlossen. Nur darin sind wir heute weiter gelangt, daß wir die Entwicklung des Körpers aus der mit spezifischer Erbkonstitution begabten Artzelle genau erkennen und somit wissen, daß konstitutionelle Schäden des Ganzen vorliegen können und müssen, weil die fehlerhafte Anlage durch die Entwicklung auf viele, wenn nicht alle Elemente übertragen wird. Auch erkenntnistheoretisch hat *R. Virchow* (l. c. S. 265) den Sachverhalt klar gekennzeichnet, indem er sagt, die Einheit bestehe nur in unserem Bewußtsein (vgl. unsere Darstellung, § 14). Das wird auch neuerdings von einem Autor (*Zimmermann*) richtig hervorgehoben, freilich mit dem irrigen Schlusse, daß er jetzt das empirische Gegebensein eines „Ganzen" leugnet. Das ist falsch. Das „Ganze" existiert real; aber empirisch untersuchbar ist es nur in den Abhängigkeiten der Teile von einander. Die heutige Gegnerschaft gegen die Zellulartheorie geht also von sehr alten, lange bekannten und längst richtig beurteilten Tatsachen aus. Es handelt sich dabei um keine Bereicherung unseres Wissens, überhaupt um keine wissenschaftliche Frage, sondern um eine Betrachtungsweise, in der es jeder halten kann, wie es seiner erkenntnistheoretischen Überzeugung entspricht. Ob eine Wirkung des Ganzen auf die Teile einmal kausal erfaßbar sein wird, d. h. ob die Gesamtfunktion nicht nur aus Teilfunktionen zusammengesetzt ist, ob sie reizphysiologisch auf einem als Ganzes wirkendem Plasma beruht (*Lundegardh*), muß eben weiterer exakter physiologischer Untersuchung vorbehalten bleiben.

b) Die Lehre vom Zellenstaat.

§ 103. Das Verhältnis der Zellen zum Ganzen umschreibt *R. Virchow* (S. 15) folgendermaßen:

„Der Charakter und die Einheit des Lebens kann nicht an einem einzelnen Punkt einer höheren Organisation gefunden werden, z. B. im Gehirn des Menschen, sondern nur in der bestimmten, konstant wiederkehrenden Einrichtung, welche jedes einzelne Element an sich trägt. Daraus geht hervor, daß die Zusammensetzung eines größeren Körpers, des sogen. Individuums, immer auf eine Art gesellschaftliche Einrichtung hinauskommt, einen Organismus sozialer Art darstellt, wo eine Masse von einzelnen Existenzen aufeinander angewiesen ist, jedoch so, daß jedes Element (Zelle) für sich eine besondere Tätigkeit hat, und daß jedes, wenn es auch die Anregung zu seiner Tätigkeit von anderen Teilen her empfängt, doch die eigentliche Leistung von sich selbst ausgehen läßt."

Diese Definition ist besser als das vielgebrauchte Gleichnis vom Zellenstaat. Alle Einwände, die man gegen das Gleichnis vom Zellenstaat machen kann, fallen hier von vornherein weg. Denn daß der Körper „eine Art soziale Einrichtung" ist, und daß die Zellen zwar von anderen Teilen zu ihrer Tätigkeit angeregt werden, aber ihre Tätigkeit von sich selbst ausgehen lassen, das alles ist unbestritten. Dennoch erscheint uns das Gleichnis vom Zellenstaat lebensfähiger, als es gemeinhin heute gilt. Es ist mit seinen Tertia comparationis (Arbeitsteilung, Differenzierung, Leistungssteigerung, soziale Fürsorge, Abwehr, Aufopferung, Unterordnung, Erkrankung, Geschwulstbildung u. v. a.) so lichtbringend, daß wir uns entschieden für seine Beibehaltung aussprechen müssen. Die Einwände, die gegen seine Zulässigkeit vorgebracht werden, sind beachtenswert, aber doch nicht zwingend. Es sind zweierlei: Es wird die Verbindung der Zellen als mit dem Vergleich nicht in Einklang stehend bezeichnet und es wird geltend gemacht, daß der Körper keine Summe gleichartiger Elementarteile sei, sondern „eine Assoziation ungleichwertiger Formbestandteile" (*Huek*).

Wenn die Zellverbindung den Körper zu einem synzytialen Gebilde macht, so widerspricht das dem Wesen des Zellenstaates natürlich keineswegs. Vom Standpunkte des Organismus gesehen ist die Zellverbindung zwar etwas sehr Wesentliches und hat seine Bedeutung, hebt aber, wie wir gesehen haben, die Selbständigkeit der Zellen nicht auf (*M. Schultze* bei *Schuberg*). Bei voller Integrität des Organismus liegen die Verhältnisse doch sicherlich nicht so, daß man sich die Zellen etwa wegdenken und das Ganze etwa durch ein plasmatisches Gefäßsystem ersetzt denken könnte (ebenda). Der Körper ist eben nicht ein Riesenplasma mit amöboid durcheinander wogenden Plasmamassen, sondern — ganz gleich aus welchen Ursachen — er ist zelluliert. Diese Zellulation ist das Wesentliche; durch die plasmatischen Verbindungen der Zellen leidet also ihre Selbständigkeit und Sonderleistung, jene Grundlage des Vergleiches, ebensowenig, wie (*Schuberg*) das räumlich getrennte Nebeneinander der Menschen den Staat ausmacht. Gerade ihre Verbindung durch den Verkehr und die geistigen Zusammenhänge ist das Wesentliche. Es ist nicht notwendig, das Tertium comparationis etwa in einer organischen Verwachsung menschlicher Leiber zu erblicken; denn was für den sozialen Organismus der Verkehr, ist für den Zellenverband die Zellenanastomose, mag sie als interzellulare Verbindung oder als Nervenverbindung auftreten.

Auch die Auffassung, daß der Organismus außer den Zellen andere Lebensherde in den Interzellularsubstanzen besitze, also ein Aggregat von zellulären und Grundsubstanzelementen sei, ist, wenn wir sie einmal einschränkungslos gelten lassen (§ 102), eher eine Stütze des Vergleichs als ein Hindernis für ihn. Denn auch der Staat besteht nicht nur aus den Homines als physiologischen Einheiten, sondern aus Artefakten, Institutionen, Traditionen, die zwar Erzeugnisse des

Menschen selbst, aber nicht mehr Menschen sind. Auch eine Art selbständigen Lebens könnte man diesen „Interhominalsubstanzen" in übertragenem Sinne beilegen. Erfindungen und Entdeckungen, Institutionen, Traditionen, neue Ideen gewinnen meist ein Leben für sich und greifen als wichtige Faktoren in das Leben des Staates ein.

Wenn wir trotzdem den Vergleich zwischen Zellenstaat und Menschenstaat nur mit einiger Vorsicht anwenden wollen, so geschieht es aus dem doppelten Grunde: daß das Zusammenarbeiten der Elemente des Staates auf ganz anderen Voraussetzungen beruht als im Organismus, und daß das Wesen des Staates ein anderes ist als das des Organismus.

Man wird leicht dazu verführt, wie den Menschen im Staate, so den Zellen im Körper eine sich des Ganzen bewußte Tätigkeit zuzuschreiben, also Finalismus zu setzen, wo nur Kausalismus vorliegt; und man wird dazu neigen, den Staat auf Naturalismus aufzubauen (Bildung durch Zusammentritt von „Horden"), wo doch der sittliche Trieb des Staatsbewußtseins in einem Staatengründer, seine staatenbildende Kraft, und die von ihm ausgehende Erziehung zur Staatsidee seit jeher das Staatenbildende gewesen ist (*Grützmacher*). Indirekt dürfen wir aber gerade aus diesen Bedenken heraus die Berechtigung des Vergleiches ableiten. Denn gerade die teleologische Auffassung des Organismus ist es, die zum Vergleich mit dem Staate geführt hat. Bietet jene auch kein Mittel zur Erforschung des Organismus, so ist sie doch ein notwendiges Urteil über den Organismus, und ein solches gewinnt durch den Vergleich mit dem Menschenstaat außerordentlich an Nachdruck und Kraft.

c) Entstehung des vielzelligen Körpers.

§ 104. Die (stammesgeschichtliche) Entstehung des vielzelligen Körpers ist keineswegs völlig aufgeklärt, und wird durch den Vergleich mit der Staatenbildung im naturalistischen Sinne auch nur scheinbar beantwortet. Es ist nicht sicher, daß die vielzelligen Tiere aus Kolonien von einzelligen Tieren entstanden seien. Wohl sind die bekannten und oft abgebildeten Beispiele beachtenswert, in denen z. B. Flagellaten sich teilen und mit ihren Teilprodukten zeitweilig zusammenbleiben, bis die Teilstücke auseinandertreten, um durch Vereinigung ein neues Protozoon zu bilden (Pandorina), sogar bis zur Differenzierung in ei- und spermienähnliche Zellen vorschreiten (Eudorina). Allgemein als Urbild eines Metazoons gilt Volvox, dessen Zellen eine Art Blastula als Soma mit eingeschlossenen, zu Eiern und Spermien differenzierten Geschlechtszellen bilden. Volvox bleibt aber immer eine Protozoenkolonie, deren Zellen doch wieder auseinandertreten. Metazoen, die dauernd auf dem phylogenetischen Stadium einer Blastula stehen, gibt es nicht (*Korschelt*), so daß *E. Haeckel* auch erst die Gastrula als allgemeine Grundformaller Metazoen festgestellt hat (S. 238). Hier besteht also für die phylogenetische Ableitung eine Lücke.

Sie wird auch durch die merkwürdigen „Mesozoen", höchst einfache mehrzellige Tiere (Haplozoon, Lohmanella, Orthonektiden, Dicyemiden cf. *Korschelt*, S. 140) nicht überbrückt. Ein Teil von ihnen liefert durch Sprossung Geschlechtszellen; Lohmanella löst vom Hinterende blastulaähnliche Bläschen ab; Rhopalura (Orthonektide) bildet im Larvenzustande ein Plasmodium, in dessen Innerem sich die Geschlechtszellen entwickeln.

Den historischen Schritt, durch den es zur Bildung des „Zellenstaates" der Metazoen kam, kennen wir also nicht, dürfen uns daher auch nicht einseitig für eine Koloniebildung als Vorstufe des vielzelligen Baues aussprechen. Mindestens ebenso wahrscheinlich wäre die Annahme eines zellulären Zerfalles größerer Plasmodien; für eine kausale Erklärung bildet diese Annahme sogar einen sichereren Ausgang als die nur durch Zufall und vermeintliche größere „Nützlichkeit" des Zusammenschlusses erklärbare Kolonienbildung. Denn wachstumsphysiologisch wird die Zellzerlegung von Plasmodien dadurch verständlich, daß große Plasmamassen durch Oberflächenspannung nicht mehr zu-

sammengehalten werden können (*Lundegardh*). Nach allem, was wir heute über die Bedeutung der Oberflächenkräfte für den Stoffwechsel, die Ernährung, das Wachstum wissen, sind Wesen von der Größe der Metazoen ohne Zellulation nicht vorstellbar. Auch würde so die plasmodiale Beschaffenheit des Metazoenkörpers, d. h. die Gesamtheit seiner ihn vereinheitlichenden Zellverbindungen, als phylogenetisch primärer Zustand verständlich sein.

d) Wachstum, Zellgröße, Zellvermehrung.

§ 105. So werden wir unmittelbar auf die Frage nach dem Verhältnis der Zellen zum Wachstum und zur Größe des Körpers und seiner Organe geführt; denn diejenigen Ursachen, die die erste Bildung der Metazoen herbeiführten, müssen auch heute noch wirken. Zweifellos liegt in der Zellulation die einzige Möglichkeit zur Heranbildung größerer als mikroskopischer Wesen. Leider sind wir noch nicht imstande, hier durchgreifende Gesetze festzustellen, und müssen uns mit der Einsicht in mehr oder weniger gültige Regeln begnügen. Die entscheidende Frage ist die: bis zu welchem Grade kann Körperwachstum auf Zellvergrößerung zurückgeführt werden, welche Grenzen sind der Vergrößerung der Zellen gesetzt, wann also tritt Zellvermehrung ein? Sicher ist das embryonale Wachstum stets mit Zellvermehrung verbunden, solange, bis die normale Größe des Tieres und seiner Organe erreicht ist. Dann aber kann ein Zwiefaches eintreten. Es gibt Organe, deren Zellenzahl normiert ist.

Bei niederen Tieren geht diese Normierung so weit, daß die Gesamtzahl der Körperzellen ein konstantes Artmerkmal ist, und daß innerhalb ihres Körpers die Organe nicht nur konstante Zellenzahlen, sondern sogar auch konstante Topographie der einzelnen Zellen aufweisen. So besitzt Hydatina senta 63 Nervenzellen, 183 Gehirnzellen, 713 Körperzellen. Ascariden besitzen eine ganz bestimmte Zahl von Ganglienzellen, nie eine mehr oder weniger. Die Lage dieser Zellen ist konstant, ebenso ihre Form und ihre Verbindung. Ähnlich liegen die Dinge bei Anneliden und Gastropoden. Im Rückenmark von Amphioxus und Knochenfischen kommen besonders große Ganglienzellen mit fester Anordnung und Zahl vor. Normierte Zahlen besitzen die Saiten der Membrana basilaris, die Pfeilerzellen und Haarzellen des Cortischen Organes, die Zellen der Maculae und Cristae acusticae bei Urodelen, die Zellen der Netzhaut bei Wirbeltieren (*Pütter*), die Linsenfasern (*K. Rabl*); (für das übrige vgl. die Zusammenstellung nebst Abbildungen bei *Korschelt*).

Je zellenreicher die Organismen sind, desto unsicherer wird solche Feststellung, desto schwieriger auch die Feststellung des Vorhandenseins von Zellstämmen (S. 234). Aber die Wahrscheinlichkeit besteht doch, daß auch im Körper höherer Tiere und des Menschen Organe mit normierter Zellenzahl vorhanden sind, und zwar scheinen dies vor allem die Organe der animalen Systeme (Nervensystem, Sinnesorgane, quergestreifte Muskulatur) zu sein. Demgegenüber besitzen andere Organe (Haut, Bindegewebe, Stützgewebe, Darmepithelien, Drüsen usw.) labile Zellenzahl mit Zellenersatz.

Bei Organen und Geschöpfen mit normierter Zellenzahl kann das Wachstum demnach nur durch Vergrößerung der Zellen erfolgen. Niedere sehr kleine Tiere mit beschränkter Zellenzahl haben daher meist große Zellen. Bei verschieden großen Tieren (Elefant, Maus) sind die in ihrer Zahl normierten Ganglienzellen des Nervensystems verschieden groß. Bei nicht normierter Zellenzahl aber wird verschiedene Größe der Tiere und ihrer Organe durch Zellvermehrung hergestellt, kleine und große Tiere derselben Art haben dann gleich große, aber verschieden zahlreiche Zellen. Wie groß die Zellen einer Art werden, ist dadurch aber nicht bestimmt. Diese Größe ist ein Art- und vielleicht Individual-Merkmal, um dessen Mittel die Größe der einzelnen Körperzellen schwankt.

Sehr wesentlich ist es, daß die Zellgröße sogar ein Ordnungs-, ja Klassenmerkmal sein kann; alle Amphibien haben viel größere Zellen als die übrigen Wirbeltiere. Die

Urodelen und unter ihnen wieder die Phanerobranchier haben die größten Zellen aller Wirbeltiere (vgl. die riesigen Erythrozyten von Proteus!); unter den Fischen sind die Knochenfische durch sehr kleine Elemente ausgezeichnet.

Für die Größe der Zellen hat man die Beziehungen zwischen Zellkern und Zelleib verantwortlich gemacht (Kernplasmarelation *R. Hertwig, Lubosch*), derart, daß bei Erreichung einer bestimmten Größe der Zelle die Oberfläche des Zelleibes im Verhältnis zur Masse der Zelle für assimilatorische Vorgänge zu klein werde und durch Zellteilung wieder im Verhältnis zur Masse vergrößert werden müsse. Das ist zweifellos ein wesentlicher Faktor, aber nicht der entscheidende, denn die Kernplasmarelation kann durch äußere Verhältnisse abgeändert werden; sie wird auch vielfach durch innere Verhältnisse normalerweise ausgeschaltet, wenn für die Ernährung der Zellen andere Hilfsmittel eintreten, z. B. das Follikelepithel für das riesige Wachstum der Eizelle. Sicher scheint zu sein, daß die Kernplasmarelation in der Regel den Zeitpunkt bestimmt, wann eine Zelle sich teilt; sie beherrscht die Teilungsgröße der Zelle, diese aber hängt von der spezifischen Größe der Zellen ab; wie groß die Zellen einer Art werden können, hängt nicht von der Kernplasmarelation ab. Hinsichtlich der spezifischen Größe wissen wir nicht, ob die Zellgröße die Kerngröße beherrscht, oder umgekehrt. Auch ist die Größe des Kernes an sich kein Maßstab, da sehr wesentlich ist, ob der Kernsaft oder die chromatischen Bestandteile des Kernes wachsen und in welchem Verteilungszustande die Kernbestandteile sind. (Näheres über den jetzigen Stand dieser Frage siehe bei *Lundegardh*; über die Kernplasmarelation selbst *Lubosch* 1913.)

Viel wesentlicher scheint für die spezifische Zellgröße die Zahl der Chromosomen zu sein; wenigstens weiß man, daß künstliche Verdoppelung der Chromosomen durch Bastardierung bei Tieren (Echinodermen) und Pflanzen (Oenothera) zur Bildung doppelt so großer Zellen und zu echtem Riesenwuchs führt (Oenothera var. gigas), wohingegen Vergrößerung oder Verkleinerung der Chromosomen die Entstehung von Pseudagigas und Pseudopygmäen zur Folge hat. (Größere oder kleinere Organismen mit mehr oder weniger Zellen bei gleichbleibender Zellgröße.) Als sicher darf man wohl ansehen, daß die Normierung der Chromosomenzahl und die endgültige Zellgröße in einer Proportion stehen (Zahl der Chromosomen 8:16:24 = Zellvolumen 1:2:3, *Tischler*). Aber auch das klärt das Rätsel der spezifischen Zellgröße nicht auf; denn erstens kann verschiedene Zahl der Chromosomen auf verschiedenen Wegen erreicht werden (Zerfall oder Verschmelzung derselben), sodann ist es merkwürdig, daß Zellen, die mit der halben (reduzierten) Chromosomenzahl heranwachsen, wie die Geschlechtszellen nach der Reifungsteilung (Haplonten), dennoch so groß sein können wie somatische Zellen mit der Normalzahl (Diplonten). So kennen wir viele Faktoren, die die Zellgröße normieren, wenn sie einmal gegeben ist. Gegeben aber ist sie durch die Organisation als ein erbliches, wie wir es früher nannten, promorphologisches (§§ 25, 48, 91) Art-, Rassen- und Individualmerkmal.

§ 106. Die Vermehrung der Zellen erfolgt durch einen Vorgang, der allgemeinste Verbreitung im Tier- und Pflanzenreiche besitzt und hier in seinen Grundlagen überall unverändert wiederkehrt: die indirekte (karyokinetische, mitotische) Zellteilung. Die drei Namen geben sofort die wichtigsten Merkmale des Vorganges. Mitose bedeutet: Bildung von Chromatinfäden aus einem Gittergerüst des Kernes heraus; Karyokinese bedeutet: in Bewegung-Geraten des Kernes; indirekte Zellteilung heißt sie, weil die Teilung der Zellen erst das letzte Glied einer Kette von Einzelvorgängen ist, und der eigentliche Zweck des ganzen Geschehens nur auf einem langen Umwege (indirekt) erreicht wird. Dieser Zweck, besser die Bedeutung des ganzen Vorganges liegt zutage: die indirekte Zellteilung sichert den Tochterzellen den Bestand an typischen Zellbestandteilen der Mutterzelle, vor allem der Kernsubstanz; auf der indirekten Zellteilung beruht daher auch die Erhaltung der spezifischen Zellgröße (quantitative Teilung der Kernsubstanz) und die Erhaltung oder Veränderung des ererbten spezifischen Wesens der Zellen, soweit wir dieses vorzugsweise in eine

bestimmte Qualität der Kernsubstanzen verlegen (qualitativ gleiche oder qualitativ ungleiche Teilung der Kernsubstanz). Das mechanische Mittel, durch das dieser doppelte Zweck uns erreicht zu werden scheint, ist dies, daß die gesamte hierfür in Betracht kommende Kernsubstanz zunächst aus einem zerstreuten Zustand (Gerüststadium) in einen langen äußerst dünnen Faden gesammelt und dieser Faden dann der Länge nach halbiert wird (*Roux*); auch ohne sondernde Kräfte in den Chromosomen anzunehmen, ist durch diesen Vorgang eine qualitative Halbierung möglich, weil der Fehler bei der Halbierung sehr vieler Teile sich ausgleicht (*Roux*). Aus Gründen, die wir nicht kennen, ist dieser Faden segmentiert, wodurch das eben gekennzeichnete Wesen des Vorganges in nichts geändert wird. Alles, was vorher und nachher während der Mitose geschieht, bereitet nur diesen einzig entscheidenden Moment der Längsspaltung vor, und führt von ihm aus rückläufig wieder zum Ausgangspunkt hin.

e) Zellteilung und ihre Probleme.

§ 107. Daß dieser Vorgang, dessen oft abgebildete Einzelheiten als bekannt vorausgesetzt werden mögen, in der organischen Natur nicht von Anfang an in dieser Vollkommenheit vorhanden gewesen ist, lehren viele heute von Einzelligen bekanntgewordenen Teilungsarten, die als Vorläufer der echten Mitose anzusehen sind (vgl. deren ausführliche Schilderung bei *Tischler*).

Die Amitose oder direkte Teilung ist derjenige Vorgang, bei dem Kern- und Zelldurchschnürung ohne vorherige Verdoppelung der Chromosomen stattfindet. Als Produktion von Tochterzellen, „die nicht sofort der Degeneration anheimfallen" (*Tischler*), ist Amitose recht selten. Wir können vermuten, daß es sich dabei um solche Zellen handelt, die „auf Zeit" rein vegetative Leistungen übernehmen (z. B. die Zwischenzellen der Keimdrüse den Transport von Fetten). Neuerdings ist die Ansicht geltend gemacht worden, daß die sog. Amitose nur nebensächliche Begleiterscheinung einer Kernwucherung sei, die ihrerseits eine reaktive Oberflächenvergrößerung darstelle (*Benninghof*).

Das erste sichtbare Zeichen einer beginnenden Mitose ist bei tierischen Zellen die Verdoppelung des Centrosomas (§ 113). Diese ist aber nur ein Anzeichen für die tiefer liegenden dynamischen Ursachen des Vorganges, die uns noch ganz verborgen sind. Nach allem, was man weiß, ist das Mißverhältnis zwischen Chromatin und Zellenleib für den Eintritt einer Mitose zum mindesten sehr bedeutungsvoll. Je mehr sich diese Proportion zuungunsten des Chromatins verschiebt, d. h. je mehr der Zelleib wächst, desto mehr drängt das System der Zelle zur Teilung. Im Wachstum liegt also die die Zellteilung auslösende Bedingung; man kann auch sagen: durch sie wird Wachstum über die Individualität der Zelle hinaus möglich.

§ 108. Derselbe Kern bietet in Ruhe und Bewegung einen so verschiedenen Anblick, daß die Frage nach der Identität der hier und dort beobachteten Gebilde aufgeworfen worden ist und bis heute erörtert wird. Wenn im Ruhekern und in den Anfangsstadien (Prophasen) ein zart färbbares Kerngerüst mit Kernsaft innerhalb einer Kernmembran liegt, wenn dann auf der Höhe der Mitose (Metaphase) stark färbbare, individuell gestaltete und an Zahl konstante Chromosomen ohne Kernsaft und ohne Kernmembran im Cytoplasma liegen, wenn in den Endstadien (Telophasen) eine neue Kernmembran den neuentstandenen Ruhekern wieder umhüllt und sich dieser Wechsel immer wiederholt, so ist die Frage berechtigt: Wo und was sind die Chromosomen im Ruhekern und schließt dieser bei seiner Neubildung auch Bezirke des Cytoplasmas mit ein? Die erstere Frage wird weiterhin nach Erörterung erfahren. Die zweite hat hinsichtlich ihrer Verständlichkeit durch die neuere kolloid-chemische Betrachtung an Verständlichkeit gewonnen.

Die Kernkolloide, als von Plasmakolloiden verschieden und gegen sie durch eine Oberflächenbildung (Kernmembran) abgegrenzt, unterliegen bei dem Teilungswachstum einer „Entmischung" (Auftauchen von neuen Kernsubstanz-Submikronen aus dem Kernsaft, ihr Heranwachsen und Zusammentreten zu festen „Phasen", d. h. den Chromosomen) und nach vollendeter Teilung einer „Vermischung" (die feste „Phase" wird abgebaut durch Umwandlung ihrer Mikronen, in Kernsaft, Sekretion von Kernsaft, wobei die Chromosomen alveolisiert, wieder in einen netzförmigen Zustand zurückgeführt werden; Ruhekern und bewegter Kern sind daher das gleiche System, dessen Elemente sich in verschiedenen Phasen befinden. Der Ruhekern, der sich aus einem Teilungsstadium entwickelt, ist demnach auch kein Teil des Zellplasmas, der durch eine Kernmembran abgeschlossen würde, sondern er ist die Gesamtheit der alveolisierten („vermischten", netzförmig gewordenen) Chromosomen.

Dunkel ist uns in seinen Ursachen und seiner Bedeutung auch Auftreten und Bedeutung der Spindel. Sie ist bekanntlich eine Differenzierung des Cytoplasmas, und zwar diejenige, die sich zwischen den auseinanderrückenden Centrosomen ausspannt. Man unterscheidet an ihr die Zentralspindel, die von Pol zu Pol hindurchgeht und die Mantelfasern, die nur von je einem Pol bis an die Chromosomen heranreichen. Längs dieser Fasern verschieben sich dann die gespaltenen Chromosomen zu den Polen. Da die Zahl der Mantelfasern und die Zahl der Chromosomen keineswegs übereinstimmen, auch nicht stets eine Befestigung der Fasern an den Chromosomen nachgewiesen werden kann, so ist die Vorstellung, daß es sich um „Zugfasern" handle, unbefriedigend. Auch daß die Spindelsubstanz vom Äquator her die Chromosomen gegen die Pole emporstemme, ist unwahrscheinlich, da die hierfür notwendigen Gestaltsveränderungen der Spindelfasern nicht immer nachweisbar sind. Man hat auch an verschieden starke elektrische Ladungen, Anziehungen und Abstoßungen usw. gedacht. Doch sind das nur Deutungen, wenn auch recht naheliegende.

Das Wahrscheinlichste ist, daß sich in den Spindelfasern bestimmt gerichtete Strömungen der Kolloide andeuten, die die Chromosomen mit sich fortführen. Unterscheidbare „Spindelfasern" entstehen wahrscheinlich erst durch die Fixierung, während die lebende, sich teilende Zelle die achromatische Figur nur in Gestalt einer homogenen leicht gelatinösen Masse zeigt, „in deren Raum sich die Chromosomen bewegen oder bewegt werden" (*Tischler*)*).

f) Chromosomentheorie der Vererbung.

§ 109. Während sich das Bild der Mitose bei allen pflanzlichen und tierischen Organismen mit Ausnahme einzelner primitiver Formen mit höchster Einförmigkeit wiederholt und gerade dadurch die allgemeingültige Bedeutung ihrer Aufgabe ins Licht rückt, gibt es einen einzigen Teilungsschritt, der abweichend verläuft. Es ist dies die erste Reifungsteilung der Geschlechtszellen, bei der die Spaltung der Chromosomen unterbleibt und ganze Chromosomen an die Pole der Spindel treten. Demnach erhalten die Tochterzellen hierdurch nur die halbe Chromosomenzahl; die erste Reifungsteilung wird daher auch als Reduktionsteilung (heterologe, allotypische Zellteilung) bezeichnet. Die Bedeutung dieses Vorganges ist klar, da sich ohne ihn bei jeder Befruchtung die Kernmasse verdoppeln, die Kernplasmarelation gestört werden, die Erhaltung der typischen Zellgröße und damit der Körpergröße unmöglich würde.

---

*) In jüngster Zeit hat man (*Gurwitsch*, *Schoukowsky*) „mitogenetische Strahlen" beschrieben, die, von einem Zentrum ausgehend, auf eine meßbare Entfernung hin die Gewebezellen zur Mitose veranlassen, falls die Oberflächenbeschaffenheit der Zellen als Resonator auf die Strahlen eingestellt ist. Fernwirkungen, die von Zellen ausgehen, anzunehmen, veranlassen uns schon die eigentümlichen Beobachtungen an dem Organisationszentrum (§ 36, 234). Die mitogenetischen Strahlen sind allerdings bisher nur in der Zwiebelwurzelspitze nachgewiesen worden. Obwohl sich daher Verallgemeinerungen verbieten, möchten wir doch die Erwähnung dieser mitogenetischen Strahlung nicht unterlassen.

Ob neben der unbestrittenen quantitativen auch eine qualitative Reduktion stattfindet, ist nicht über jeden Zweifel erhaben. Angenommen wird eine qualitative Reduktion in der Chromosomentheorie der Vererbung. Diese Theorie behauptet, daß die Merkmalsanlagen in den Chromosomen enthalten seien; daß also Reduktion und Neukombination der Chromosomen die materielle Grundlage der Uniformität der F_1-Generation und der nach den *Mendelsschen* Regeln erfolgenden Spaltungen der „Merkmale" und ihrer zufälligen Neukombination in den folgenden Generationen sei. Hypothetische Elemente der Theorie sind die Dominanzregeln, die Parallelkonjugation der Chromosomen und der Faktorenaustausch nach *Morgan* (S. 11).

1. Die theoretischen Bestandteile der Theorie. Abweichend von den Mitosen der Körperzellen tritt nach der letzten Ovogonien- und Spermiogonienteilung der Kern der jungen Ovocyten und Spermiocyten in ein lange dauerndes Ruhestadium, während dessen die Chromosomen nur im Zustande feinster Verteilung vorhanden sind. Nach der Verdichtung treten die Chromosomen zunächst wieder als feine Fäden auf, um sich dann zu einem dicht gefügten Chromatinball zusammenzuschließen (Synapsis). Lockert sich dieser Ball, so treten ausnahmslos Chromosomen paare zutage, und zwar halb so viel Paare, wie die Zahl der Chromosomen beträgt. Die Fäden dieser Paare sind in mannigfacher Weise umeinander gewunden. Der Spalt, der sie trennt, ist der Primärspalt. Jeder Einzelfaden kann selbst wieder der Länge nach bereits jetzt durch einen zweiten Spalt (den Sekundärspalt) zerlegt sein oder wird dies weiterhin; so kommen anstatt je zweier in die Synapsis eintretender Chromosomen vier Elemente wieder heraus, die zusammen eine Tetrade bilden, die Gesamtzahl dieser Tetraden ist also gleich der halben Chromosomenzahl. (Aus den zwei Chromosomen a und b wird eine einzige Tetrade $\frac{a}{b}$.) Nach Bildung der Tetraden führt der erste Teilungsschritt zur Trennung der Elemente längs des Primärspaltes. Hierdurch wird die Reduktion vollzogen. Es trennt sich $\frac{a}{a}$ von $\frac{b}{b}$. Die zweite Reifungsteilung verläuft dann nach dem gewöhnlichen Typus, a trennt sich von a, b von b durch den Sekundärspalt. Insgesamt hatten wir n Chromosomen, $\frac{n}{2}$ Tetraden, sodann $\frac{n}{2}$ Dyaden nach der 1., $\frac{n}{2}$ Chromosomen nach der 2. Reifungsteilung.

Grundlegend und wohl festzuhalten ist also die Tatsache, daß jeder Organismus im Bau seiner Zellkerne (anatomisch und genotypisch) ein Doppelwesen (Diplont) ist, obwohl er sich nach Aussehen (phänotypisch) und in bezug auf Erblichkeit einfach verhält (*Johannsen* p. 479). Erst durch die Bildung der reifen Geschlechtszellen (Spermatiden und reife Eier, „Gameten") wird jeder Organismus auch anatomisch vorübergehend wieder zu einem einfachen (haplonten) Wesen. Die Doppelstruktur der Diplonten rührt von der Befruchtung her. Die Chromosomen stammen zur Hälfte vom Vater, zur Hälfte von der Mutter.

2. Die hypothetischen Elemente der Chromosomentheorie.

a) Die väterlichen und mütterlichen Chromosomen stellen je eine volle Anlagengarnitur dar; in jedem Diplonten sind also virtuell die Anlagen zu zwei Wesen vorhanden. Jedes Chromosom umschließt einen Teil der Anlagen (ist ein Idant, *Weismann*). Je zwei Idanten sind homolog (je ein väterlicher und mütterlicher). Die die Anlagenkomplexe einschließenden, kleinsten sichtbaren Elemente (Chromiolen) haben in den homologen Idanten gleiche räumliche Lage, gleiche räumliche Abstände voneinander (*Morgan*).

b) In der synaptischen Parallelkonjugation legen sich homologe Chromosomen der Länge nach aneinander. Es kann hierbei blockweis gegenseitiger Austausch homologer Anlagengruppen stattfinden. Genotypische Änderung (Mutation) findet in Teilen eines Idanten statt; der homologe Partner hat dann die neue Anlage nicht (präsent, absent).

c) Die Reduktion entfernt eine volle Anlagengarnitur, aber nicht so, daß die ursprünglichen Garnituren wieder auseinandertreten, sondern so, daß die neue Haplontengarnitur Idanten beider Garnituren umfaßt.

d) Die Kopulation zweier Haplonten führt zum neuen Diplonten (F_1).
e) Daß der Diplont trotz Doppelstruktur phänotypisch nur einfach ist, ist bei heterozygotischer Zusammensetzung die Folge der Dominanzregeln.

Durch all dies wurden die Erscheinungen der mendelnden Vererbung gut erklärt, worauf hier nicht weiter eingegangen werden kann. Die Fülle der Kombinationsmöglichkeiten ergibt sich zahlenmäßig leicht. Im allgemeinen sollte jeder Organismus demnach über so viel selbständig mendelnde Merkmalskomplexe verfügen, wie er im haplonten Zustand Idanten hat. Ein Wesen mit 24 Chromosomen*) im diplonten Zustand (Mensch) bildet 2^{12} Sorten Spermien, 2^{12} Sorten Eier. Bei der Befruchtung sind mithin 2^{24} neue Diplonten möglich. Dabei sind die durch Faktorenaustausch möglichen unzähligen weiteren Kombinationsmöglichkeiten nicht gerechnet.

Über einige grundsätzliche Schwierigkeiten der ganzen Theorie vgl. § 115. Über die Konjugation nicht der Länge, sondern den Enden nach vgl. *Morgan* und *Tischler*.

g) Altern, Tod der Zellen.

§ 110. Eng mit der Fortpflanzung der Zellen und der Bildungsgeschichte des Organismus hängt die Frage nach der Lebensdauer der Zellen und damit nach der Lebensdauer, dem Altern und Tode der Organismen zusammen. Die so außerordentlich verschieden langen Lebenszeiten der Organismen (Tiere und Gewächse, siehe die ausgiebige Zusammenstellung bei *Korschelt*), ist in ihren Gründen noch dunkel. Ob sie von der Körpergröße oder von der Dauer der Embryonalentwicklung oder von der Intensität des Stoffwechsels oder wovon sonst abhängt, wissen wir nicht; wir befinden uns in derselben Unwissenheit gegenüber der Lebensdauer der Arten, deren einige sich seit der frühesten Zeit der Erdgeschichte unverändert erhalten haben, während die meisten auftreten und nach längeren Zeiträumen erlöschen. Hinsichtlich der Individuen wissen wir nur, daß ihre Lebensdauer von dem Zusammenwirken zweier Faktoren abhängt: von der Widerstandsfähigkeit, welche sich während des Lebens vermindert und von den äußeren Schädlichkeiten, die sich während des Lebens gleichbleiben (*Pütter*). In der Abnahme der Widerstandsfähigkeit offenbart sich das Altern.

Diese Widerstandsfähigkeit und ihre Abnahme ist ein Lebensphänomen; wie aber das Leben ein Leben der Person und ein Leben der Zellen zugleich ist, so auch das Altern ein solches der Person und der Zellen, und der Tod ein solcher der Person und der Zellen.

Beides fällt nicht zusammen; es gibt Altern von Zellen im jungen Körper und Altern der Person ohne gleichzeitiges Altern sämtlicher Zellen; ebenso gibt es Zellentod ohne Tod der Person und Tod der Person ohne gleichzeitigen Tod sämtlicher Zellen. Bekannt ist es, daß beim Tode der Person viele Zellen noch lange leben, Organe (Herz) noch lange funktionieren können. Entnimmt man Gewebsteile und züchtet sie außerhalb des Körpers, so können sie noch leben, während das Tier, dem sie entnommen waren, schon längst tot ist (*Korschelt*, S. 243). Trotzdem offenbart die Zelle ihr Wesen als „Lebensherd" auch hier, denn auch der Tod der Person ist, wie sich zeigen läßt, unter allen Umständen ein Zellentod. Auch Altern und Tod betreffende Überlegungen haben somit an zelluläre Vorgänge anzuknüpfen.

Bekannt ist die ältere Lehre von der potentiellen Unsterblichkeit der einzelligen Wesen. Da sie sich teilen und in ihren Teilprodukten fortleben, erschienen sie unsterblich. Weil auch die Geschlechtszellen der Metazoen, soweit sie zur Fortpflanzung gelangen, in dem Zellstamm, der wieder Geschlechtszellen liefert, fortleben, gelangte zuerst *A. Rauber* und nach ihm *Weismann* zu der

*) Neuerdings werden 48 Chromosomen im diplonten Zustande für ♀, 47 oder 48 für ♂ angegeben.

Vorstellung eines unsterblichen Keimplasmas, dem die sterblichen Personalgewebe von Geschlecht zu Geschlecht entsprössen. An dieser Vorstellung ist viel Wahres; die Erblichkeitslehre, wie wir sie jetzt besitzen, kleidet sie in die Lehre von der Kontinuität der Gene. Zugleich liegt aber in dieser letzteren Fassung eine Korrektur der älteren Ansicht von der Unsterblichkeit der Einzelligen. Denn wie nicht die ganzen Geschlechtszellen sich erhalten, sondern nur ihr, eben die unmittelbare Erbmasse darstellender Anteil, während Teile des Zellkörpers entweder sichtbar zugrunde gehen (Schwänze der Spermien, *Schleip*) oder sich im Laufe der Entwicklung abnutzen, so ist auch das einzellige Wesen nur unsterblich hinsichtlich seiner Vererbungselemente (Gene); als Individuum unterliegt es sogar dem völligen Tode, da es seine Individualität durch Aufgehen in zwei Tochterzellen eben aufgibt. („Individueller Tod ohne Vorhandensein einer Leiche", *Kraus*.) Unter allen Umständen erleidet es auch ohnedies einen Partialtod (*Doflein*), da Teile seines Zelleibes (Makronukleus) regelmäßig zugrunde gehen.

Individueller Tod, Partialtod und partielle Unsterblichkeit sind also bei den Einzelligen in einem und demselben Individuum vereinigt. Bei den Metazoen ist es nicht anders; was aber neu hinzukommt, ist die Leiche; sieht man von dem leichenlosen Individualtod der Einzelligen ab, so ist der Personaltod (physiologischer Tod), die Bildung der Leiche, die die Metazoen allein treffende Folge ihrer Organisation. Die partielle Unsterblichkeit genießen auch im Metazoenkörper die Gene. Den Partialtod erleiden schon von der embryonalen Entwicklung an unzählige Körperzellen, zumal in der postembryonalen Entwicklung (rote Blutkörperchen, Speichelkörperchen, Drüsenzellen, Epidermiszellen), desgleichen Organe und Organteile (Kiemen, Kiemenspalten, Chorda, Thymus, Milchdrüse, Haare, Nägel, Zähne). Vielfach ist die Zerstörung geradezu die notwendige Voraussetzung der Entwicklung (Insektenmetamorphose, Verknöcherung; unser ganzes Skelett baut sich stets neu auf Trümmern auf). Alle diese Sondertode berühren indes das Leben der Person nicht. Deren physiologischer Tod mit Leichenbildung tritt erst ein, wenn der Partialtod solche Zellen und Organe ergreift, ohne die das Leben des ganzen Organismus nicht bestehen kann, und wenn diese Zellen und Organe keinen Ersatz finden. Man hat sogar die Ansicht geäußert, daß vielen Körperzellen an sich unbegrenzter Ersatz möglich sei, daß also z. B. die Zylinderzellen der tiefsten Epidermislage, ähnlich wie die Geschlechtszellen, potentiell unsterblich seien. Der Tod tritt aber deshalb ein, weil infolge der Organisation der Metazoen, diese Unsterblichkeit eines Teiles seiner Elemente nicht zur Geltung kommen kann, und weil der andere Teil, der diese Fähigkeit unbegrenzter Vermehrung verloren hat, „auch die anderen in die Katastrophe mit hineinreißt" (*Rößle*). Der physiologische Tod hängt also damit zusammen, daß es im Körper Zellen lebenswichtiger Art gibt, die nicht ersetzt werden. Insofern hängt der Tod mit der Normierung der Zellenzahl zusammen, d. h. vor allem mit der Ausbildung der animalen Systeme.

Dem Absterben dieser und anderer ersetzbarer Zellen geht ihr Altern voraus. Wir kennen bisher leider nur die gröberen Anzeichen des Alterns, die in allen Organen und Geweben auftreten können.

Von epithelialen Organen sei die Trübung der Linsenfasern und des Hornhautepithels (Greisenbogen), der Schwund des Zahnschmelzes, Ergrauen und Ausfallen der Haare erwähnt; von Organen des Stützgewebes die Erschlaffung der elastischen Fasern und die Überdehnung des Bindegewebes (Alterssenkungen der Organe), die Veränderungen der Gefäßinnenhaut, der Schwund der Knochen und Ausfallen der Zähne; von Elementen des Muskelgewebes die Verkalkung der Gefäßmuskulatur.

Welches zytologisch die Phänomene des Alterns sind, ist noch wenig bekannt, am meisten noch bei den Nervenzellen, deren Nissl-Schollen sich ver-

ändern, während gleichzeitig ein körniges Alterspigment auftritt (Lipofuszin), das sich auch in den Muskelzellen des Herzens und den quergestreiften Muskelfasern, besonders der Atemmuskeln, findet. Neuerdings gewinnt die Ansicht an Geltung, daß Änderungen im kolloidalen Bau des Zellprotoplasmas die Ursache des spontanten Alterns sei. (Hysteresis der Zellen, die in der lebenskräftigen Zelle durch Selbsterneuerung verhindert werde, S. 288.) Wie dem auch sei, so ist es sicher, daß der Lebensprozeß selbst es ist, durch den die Zellen dem Altern und schließlich dem Tod verfallen, sobald die regeneratorischen Kräfte zu schwach werden, um die schädigenden Wirkungen des Stoffwechsels auf die lebendige Substanz der Zelle auszugleichen.

Dieser Ausgleich gehört schon unter die Phänomene der Verjüngung, und zwar der spontanen, wie wir sie im Gegensatz zur künstlichen Verjüngung nennen können. Als Verjüngung im strengsten Sinne wäre das „Aufgeben schon erreichter Gestalt, Rückkehr zu einfacheren Verhältnissen und Wiederaufbau von Teilen aus diesen" (*Korschelt*, S. 258) zu bezeichnen, wie sie bei Einzelligen wenigstens partiell während der Konjugation vorkommt. Auf die Zellen der Metazoen bezogen, würde dies „Entdifferenzierung" bedeuten (S. 235).

Sehen wir von völliger Entdifferenzierung ab, so können als Verjüngungsvorgänge im erwachsenen Körper Umdifferenzierung, Rückdifferenzierung und Fortdifferenzierung in Betracht kommen. Soweit es sich hierbei um gleichzeitige Teilung der Zellen handelt, ist die Zellteilung an sich bereits ein Mittel zur Verjüngung. Wie andauernde Teilung die Differenzierung geradezu hindert, so befreit sie die Zelle auch von ihren Differenzierungsprodukten und verzögert den Eintritt des Zelltodes (*Weidenreich*). Auch die Untersuchungen von *Peter* haben gelehrt, daß allein während der Zellruhe die spezifischen Leistungen der Zelle vollbracht werden; während der Teilung ruhen dagegen die spezifischen Leistungen. Es hat sich auch experimentell zeigen lassen, daß die Lebenserscheinungen einer Zelle unmittelbar nach einer Teilung kräftiger und energischer sind, als später (cf. bei *Korschelt*). (Über Wirkung der Hormone und künstliche Verjüngung vgl. *Harms*, *Steinach*, bei *Korschelt* Kap. 14).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Altern und physiologischer (Alters-) Tod eine Funktion des Lebens der Metazoen ist, und daß sich der Tod aus dem Leben notwendig entwickelt, daß der Organismus notwendig zur Leiche werden muß („Nekrobiose"). Final beurteilt muß der Tod eintreten, weil höhere Differenzierung und spezifische Leistung bestimmter Zellen nur möglich wird, wenn sie ihre Vermehrungsfähigkeit verlieren. Hierin aber liegt die Notwendigkeit des Todes. So kann auch die Entwicklung des gesamten Organismenreiches und die Differenzierung seiner höchsten Vertreter besonders in psychischer Hinsicht beurteilt werden als Ursache oder Folge — wie man mag — des physiologischen Todes.

Benninghof: Zur Kenntnis und Bedeutung der Amitose und amitoseähnlicher Vorgänge. Sitzungsb. naturwiss. Ges. Marburg 1922. — *Fick:* Einiges über Vererbungsfragen. Abhandl. d. Berl. Akad. 1924. — *Gray:* Surface fension and celt-division. Quart. Journ. microsc. Sciences 66. 1922. — *Grützmacher:* Vgl. Lit. Seite 13. — *Gurwitsch, Alexander:* Physikalisches über mitogenetische Strahlen. Mit 1 Textabb. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsmech. Bd. 103. 1925. — *Gurwitsch, Lydia:* Untersuchungen über mitogenetische Strahlen. (Mit einem Beitrag von *Nina Gurwitsch.*) Mit 1 Textabb. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsmech. Bd. 103. 1925. — *Haberlandt:* Zellteilungshormone usw. Biolog. Zentralbl. Bd. 42. 1922. — *Harms:* Keimdrüsen und Alterszustand. Fortschr. d. naturwiss. Forschung. Bd. 11. 1922. — **Held:* Befruchtung und Vererbung. Rektoratsrede Leipzig 1923. — *Huek:* Ist die moderne Pathologie noch Zellularpathologie? Die Naturwiss. Jahrg. 11. S. 141. 1923. — *Derselbe:* Über das Mesenchym. Beiträge zur pathol. Anatomie. Bd. 66. — *Koppanyi:* Theoretische Erwägungen über die Entstehung der Alterserscheinungen und des Todes. Naturwiss. Wochenschr., Bd. 21. 1922. — **Korschelt:* Lebensdauer, Altern und Tod. 3. Aufl. Jena 1924. — *Lubosch:* 1. Über die Eireifung der Metazoen usw. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XI. 1902. 2. Dasselbe, ebd. 1913. — *Lundegardh:* Zellen und Plasma in Handb. d. Pflanzenanatomie. Hrsg. v. *Linsbauer*, Bd. 1. — *Meyer, Paul:* Crossing over und Chromosomen. Zeitschr.

f. indukt. Abst. u. Vererbgsl., Bd. 32. 1923. — **Morgan:* Die stofflichen Grundlagen der Vererbung. Deutsch v. *Nachtsheim.* Berlin 1921. — *Pearl* u. *Parker:* Erbliche Unterschiede der Lebensdauer usw. (englisch). Americ. Naturalist. 56. 1922. — *Peter:* Zellteilung und Zelltätigkeit. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 75. 1925. — *Pütter:* Anpassungen des Säugetierauges an das Wasserleben. 5. Internat. Kongreß Zoologie. Berlin 1901. — *Derselbe:* Ursachen des Alterns Naturwissensch. 1919. — **Rabl:* Organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig 1906. — *Derselbe:* Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Teil 1. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 73; Teil 2. ebd. Bd. 75; Teil 3. ebd. Bd. 77. 1898/99. — **Derselbe:* Über Zellteilung. Morphol. Jahrb., Bd. 10. 1885. — *Rauber:* Personalteil und Germinalteil des Individuums. Zool. Anz. 1886. — *Rensch:* Über die Ursachen von Riesen- und Zwergwuchs beim Haushuhn. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgsl. Bd. 31. 1923. — **Rössle:* Wachstum und Altern. München 1923. — **Roux:* Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung (1883). Gesammelte Abhandl., Bd. 2. Leipzig 1895 Nr. 17. — *Schlater:* Die Zellularpathologie und der gegenwärtige Stand der Histologie. Sammlg. anat. u. physiol. Vorträge. Hrsg. von *Gaupp* und *Trendelenburg.* Bd. 2. Jena 1911—14. — *Schleip:* Über Altern bei niederen Tieren. Würzburger Sitzungsb. 1920. — *Schukowsky, D. E.:* Die Beschaffenheit der Zelloberfläche als bestimmender Faktor des Zustandekommens der Zellteilung Mit 2 Textabb. Arch. f. mikr. Anatomie und Entwicklungsmech. Bd. 103. 1925. — **Stieve:* Neuzeitliche Ansichten über die Bedeutung der Chromosomen. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 24. 1923. — *Tischler:* Allgemeine Karyologie in Handb. d. Pflanzenanatomie. Hrsg. von *Linsbauer.* Bd. 2. — *Verworn:* Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena: *Fischer* 1901. — **Virchow, R.:* Die Zellularpathologie. 3. Aufl. Berlin 1862. — *Weidenreich:* Über Differenzierung und Entdifferenzierung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 97. 1923. — *Zimmermann:* Erkenntnistheoretische Anmerkungen zu *Hueks* Lehre vom Mesenchym. *Virchows* Archiv, Bd. 236. 1922.

2. Die Zelle als Elementarorganismus.

a) „Zelle" und „Zellen".

§ 111. Allen Beschreibungen der Zelle in Lehrbüchern und Vorlesungen wurde namentlich in früherer Zeit eine einfache Figur zugrunde gelegt, ein Kreis mit exzentrisch gelegenem kleinen Kreis, in diesem ein Punkt, während neuerdings das Bestreben zutage tritt, als Paradigma eine wirkliche Zelle, und zwar entweder eine möglichst einfache (z. B. Blutzellen) oder eine möglichst vielseitig ausgebildete (Eizelle) zugrunde zu legen. Schon hierdurch wird die ungemeine Schwierigkeit dargetan, welcher sich der Anfänger meist gar nicht bewußt wird, indem es nämlich nicht „eine Zelle" gibt, sondern nur Zellen. Die begriffliche Abstraktion spielt hier eine ähnlich wichtige Rolle, ja eine ungleich viel wichtigere, wie in der Systematik überhaupt (S. 72). „Zellenlehre" bedeutet also Darlegung derjenigen Merkmale, die allen Zellen zukommen müssen, ohne das, was jede einzelne Zelle als spezifischer Gewebsbestandteil besitzt. Vergegenwärtigt man sich die Beschaffenheit einer Ei-, Samen-, Sehnen-, Knorpel-, Ganglien- usw. Zelle, so begreift man erst den unvergänglichen Wert jener Leistung, durch die zum erstenmal überhaupt erkannt wurde, daß allen Zellen etwas Gemeinsames zugrunde liege (*Schwann*).

Bekanntlich wurde dies Gemeinsame, wie der Name „Zelle" zeigt, anfänglich in anderen Merkmalen gesehen als den wirklich zutreffenden, und historisch leitet sich (*M. Heidenhain*) unser heutiger Zellbegriff aus zwei Vorstellungsreihen her: der älteren, die die räumliche Abgrenzung durch eine Wand (Cellula) als das Wesentliche ansah, den Inhalt lediglich als Matrix der Wand betrachtend (*Schleiden*), und einer jüngeren, die gerade in dem Inhalt (Sarkode, Protoplasma) das Wesentliche erblickte, auch in dem Kern nicht mehr nur den Kristallisationspunkt neuer Zellen, sondern ein bleibendes Zellorgan sah (*Remak, Kölliker,* vor allem *M. Schultze*). Daraus ergab sich die Definition der „Zelle" als eines räumlich abgegrenzten Protoplasmaklümpchens mit einem Kern als Inhalt (*Max Schultze*).

Diese Definition ist rein morphologisch; sie gibt das begrifflich allen Zellen Zukommende an, genau so, wie Spezies und Ordnungen begrifflich de-

finiert werden. Vertieft aber und dadurch ihrer großen Wirkung fähig, wurde die Zellenlehre erst dadurch, daß die morphologische Definition mit einer genetischen und physiologischen verbunden wurde, indem man die Annahme einer freien Entstehung dieser Protoplasmaklümpchen als Irrtum erkannte (vielmehr „omnis cellula e cellula", *R. Virchow* S. 33) und indem man die morphologische, räumliche Abgrenzung wirklich als Ausdruck einer Individualität ansehen lernte. Dadurch wurden die Zellen erst zu den elementaren Lebensträgern (Elementarorganismen, *Brücke*). Teilweise in Anlehnung an eine neuere Definition (*Heidenhain*) wollen wir die Zelle demnach definieren: als ein räumlich abgegrenztes, aus Protoplasma bestehendes, in Leib und Kern differenziertes Element, das sich morphologisch und physiologisch als Individuum verhält und nur von älteren Zellen abstammt. Der letztere Zusatz ist wahrscheinlich sogar so zu fassen, daß auch Kerne nur von älteren Kernen oder Kernsubstanzen abstammen.

Die in den meisten Darstellungen wiederkehrende Einteilung der Zelle in Protoplasma und Kern halten wir für unzweckmäßig, denn der Gegensatz zum Kern ist der Leib; nicht der ganze Zelleib besteht aber aus Protoplasma und auch der Kern besteht aus Protoplasma, nur daß man es hier mit dem Sondernamen des Karyoplasmas bezeichnet. Der Sinn des Wortes Protoplasma (Urstoff) wird am besten durch den Ausdruck lebendige Substanz wiedergegeben, der als Bestandteil der Zelle, also morphologisch gefaßt, zulässig ist. Der Kern besteht wohl völlig aus lebendigen Substanzen, der Zelleib dagegen enthält innerhalb des Protoplasmas zahlreiche, sicher nicht als lebendig anzusehende Einschlüsse, die man als Deutoplasmen (besser Deuteroplasmen) zusammenfaßt.

Diese Differenzierung der Zellen dürfen wir wohl unter dem Bilde einer Arbeitsteilung betrachten, insofern der Zellenleib mit der Außenwelt in innigere Beziehung tritt, dem Stoffwechsel, der Reizleitung und den Bewegungsphänomenen in erster Linie dient, während der Kern die den dauernden Revolutionen des Zellinneren mehr entzogenen Anteile der lebendigen Substanz umschließt; schon hieraus würde sich vermuten lassen, daß der Kern die als Träger der Vererbung anzusehenden Strukturen und Stoffe enthält, daß jedenfalls, wenn auch im Zellenleib das Vorhandensein von „Vererbungsträgern" angenommen wird, die im Kern lokalisierten wohl eine andere Aufgabe zu erfüllen haben dürften. Abgesehen von der Sonderbedeutung der beiden Zellbestandteile für das Zellenleben ist es sicher, daß zwischen beiden auch Wechselwirkungen bestehen, derart, daß auf die Dauer weder eine kernlose Zelle (auch kein kernloses experimentell abgetrenntes Stück des Zellenleibes), noch ein zellenfreier, völlig isolierter Kern bestehen bleiben kann. Letzteres ist verständlich, weil die Ernährung des Kerns vom Zellenleibe abhängig ist; ersteres hängt damit zusammen, daß vom Kern aus eine Regulation der Lebensvorgänge der Zellen stattfindet. Welcher Art diese Regulation freilich ist (energetisch, chemisch [Fermente] oder beides), wissen wir noch nicht.

b) Der Zellenleib.

§ 112. Hinsichtlich der Protoplasmastruktur wird gewöhnlich vorgetragen, daß uns von älteren Zytologen her vier verschiedene Theorien vom Bau des Protoplasmas überliefert worden sind: Die Fadentheorie (*Flemming*), die Netztheorie (*Frommann*), die Wabentheorie (*Bütschli*) und die Granulatheorie (*Altmann*), zwischen denen die Entscheidung zu treffen sei.

Die Lehre aber, daß das Protoplasma nach einem einzigen jener vier Typen strukturiert sei, ist nicht aufrechtzuerhalten. Denn Faden-, Waben-, Granulabau kommen bei verschiedenen Zellen nebeneinander und in derselben Zelle zu verschiedenen Zeiten nacheinander vor; es sind funktionelle Strukturen, in denen sich die Lebenstätigkeit der Zellen kundgibt. Nur allein dem Granulum

als letztem, sichtbarem Strukturelement kommt eine besondere Bedeutung zu. Vor allem hat sich gezeigt, daß sowohl die Fäden, wie die Wabenwände, ja auch der Wabeninhalt aus Granulis zusammengesetzt sind. In diesem Sinne hat man die Granula als Plastosomen (Bildungskörperchen) und die aus ihnen entstehenden Fäden als Plastokonten (Chondriomiten) bezeichnet. Diese ursprünglich in den Spermien aufgefundenen Fadenkörner (Mitochondrien) oder ihre Elemente (Plastosomen) *) haben sich als Bestandteile aller tierischen Zellen herausgestellt; es ist dies wohl der wichtigste Fortschritt, den die Zellenlehre in den letzten Jahrzehnten gemacht hat (beteiligt daran vor allem *Benda*, *Mewes*, *Duesberg*, *O. Schultze*).

Die Plastosomen finden sich überall in den Leibern der Zellen, bilden die Fäden der Filarmasse, die Scheidewände der Waben und setzen auch die zarten, leichtbeweglichen Plasmamassen des Hyaloplasmas zusammen; sie liegen im Sarkoplasma der Muskelzellen und Muskelfasern in überraschend reicher Masse, desgleichen in den Nervenzellen, vor allem denen der Hirnrinde und zeigen, durch Zertrümmern der Zellen isoliert, das Phänomen der *Brownschen* Molekularbewegung, sind also selbst wieder in komplizierter Weise aus allerfeinsten Granulis aufgebaut (*O. Schultze*). Ihre physiologische Bedeutung beruht vor allem darin, daß sie der sichtbare Ausdruck des Bau- und Betriebsstoffwechsels in den Zellen sind (*Derselbe*). Es konnte gezeigt werden, daß die Fibrillen des Bindegewebes im Exoplasma der Zellen durch Zusammentritt der Granula entstehen, desgleichen die Muskel- und Nervenfibrillen; die Plastosomen werden in Drüsenzellen zur Sekretbildung verbraucht, sie lassen, indem sie aus unsichtbaren Vorstufen heranwachsen, Dotterkörnchen entstehen; auf und in ihnen speichert sich Fett (Fettgranula) und Pigment (Pigmentgranula). Auch die Aufspeicherung resorbierter Substanzen ist an ihre Existenz gebunden.

Besonders wichtig zum Studium dieser Resorptionserscheinungen ist es gewesen, daß man die Aufnahme von Farbstoffen durch lebende Zellen (Vitalfärbung) verfolgt hat, die als erstem von *O. Schultze* vorgenommen worden ist. Durch dies Verfahren wird auch ein Einblick in den Stofftransport innerhalb der Gewebe und in die physiologische Stoffaufnahme der Zellen möglich (*v. Möllendorff*). Auch hier hat man gefunden, daß die Vitalfarbstoffe in bestimmten Granulis aufgespeichert werden.

Auch in genetischer Hinsicht läßt sich die Bedeutung der Granula als elementarer Funktionsträger wahrscheinlich machen, indem die Eizelle, als am wenigsten differenzierter Elementarorganismus, die Granula auch in wenig komplizierter Form, eben als Körnchen zeigt. Die späteren Geschlechtszellen des Organismus behalten diese Granulaform bei (Plastosomen), während sie in den Gewebszellen zu Fädchen und Stäbchen (Plastokonten) zusammentreten (*Mewes*, *Rubaschkin*). So ist der ganze Bau und Betriebsstoffwechsel der Zellen mit dem Vorhandensein von Teilchen verknüpft, die ihrerseits entweder einheitlich oder in spezifisch verschiedenen Stämmen (?) aus einem gemeinsamen Mutterschoß der lebendigen Substanz hervorgehen. Da die kleinsten sichtbaren Granula mit einer Größe von etwa 1 μ an der Grenze der Sichtbarkeit liegen (§ 100), so ist jenes Hervorgehen aus der lebendigen Substanz zur Zeit unserem Einblick entzogen. Keinesfalls sind sie im Sinne *Altmanns* Elementarorganelle und die Zelle einer Kolonie solcher Elemente. Das würde ja ihre Konstanz und Individualität voraussetzen. Sie zeigen aber ein Werden und Vergehen, wachsen heran, werden entweder geopfert (Sekretgranula) oder gelangen umgebildet in anderen Formen (Fibrillen usw.) zu längerem Leben. In selteneren Fällen haben sich Granula allerdings auch als an Zahl konstante Zellbestandteile erwiesen (*Vonwiller*), und zwar bei niedersten Tieren (Plasmodium der Myxomyzeten), wo sie regelmäßig in der Einzahl vorkommen. Eine besondere Rolle spielt vielleicht ein Teil der Granula, von dem in einzelnen Fällen nachgewiesen worden ist, daß

*) Plasso, griechisch, bilden, Chondrion = Korn, Kontos = Stäbchen, mitos = Faden, soma = körperliches Gebilde, Körper.

er bei der Zellteilung gleichmäßig auf beide Tochterzellen verteilt worden ist (*Mewes, Held*). An diese Granula ist daher aller Wahrscheinlichkeit nach auch ein Teil der erblichen Qualitäten des Körpers geknüpft. Welcher das ist, und inwieweit er sich von den durch den Kern vererbbaren unterscheidet, wissen wir noch nicht. Vielleicht sind es die erblichen individuellen Spezifitäten der Plasmaarten, Fibrillen usw. und demnach ihr konstitutionell erblich so verschiedener funktioneller Zustand (z. B. erbliche Schwäche der Bindegewebsfibrillen), die man auf die Plastokonten zurückführen könnte. Es ist bekannt, daß die embryonale Entwicklung bis zum Gastrulastadium ohne Einwirkung des Kernes auf die Zellen erfolgt. Während dieser Zeit sicher, wahrscheinlich aber auch später, sind auch cytoplasmatische Einflüsse auf die Konstitution der Zellen wirksam (vgl. bei *Penners*).

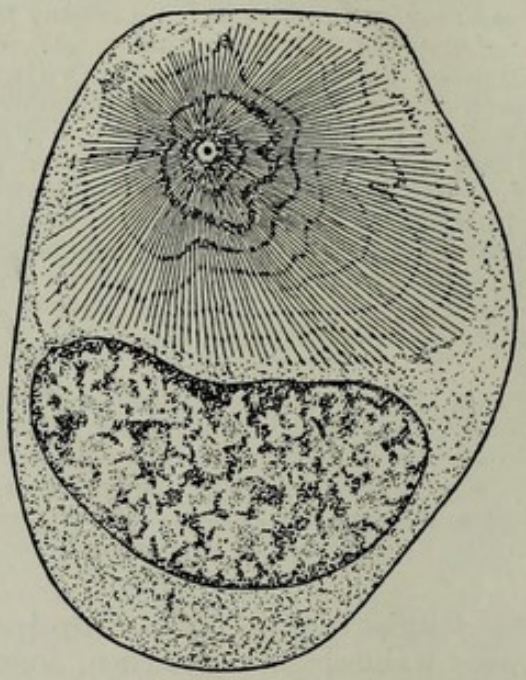


Fig. 65. Spermatogonie vom Salamander nach *Drüner*, Phänomen der konzentrischen Kreise der Sphäre. Aus *M. Heidenhain*, Plasma und Zelle, Fig. 155.

§ 113. Das Innere des Zelleibes schließt ein differentes Zellorgan ein, die Gruppe der Zentralkörper oder Centriolen. Diese Gruppe umgibt sich mit Differenzierungen des Protoplasmas selbst. Die Zentralkörper nebst den umhüllenden Plasmamassen bilden den Zentralapparat der Zellen.

Die Centriolen kommen meist zu mehreren (2—3) vor und stellen homogene Körperchen dar, die 0,8—0,2 μ an Größe betragen, also an der Grenze der Sichtbarkeit liegen, demnach hinsichtlich ihres feineren Eigenbaues durch unsere Mikroskope nicht weiter aufgelöst werden können (§ 100), somit als Histomeren ersten Grades (*Heidenhain*) zu bezeichnen sind. Die Hülle (Centrosoma) ist eine vakuolisierte, verdichtete Plasmaschicht, die zu bestimmten Zeiten des Zellenlebens (Zellteilung) von Plasmastrahlungen (Sphären) umgeben ist. Diese Sphäre, deren Strahlen Radien einer Kugel sind, kann wiederum kompliziert kugelschalenartig gegliedert sein. (Im Durchschnitt zonenartig. Fig. 65.)

Für die Beurteilung der Bedeutung der Zentralkörper ist maßgebend, daß sie den Pflanzenzellen fehlen. Sie stellen also nur für die tierischen Zellen ein notwendiges Zellorganell dar. Bei diesen hat sich als wesentlichste morphologische Eigentümlichkeit des Sphärenapparates die einer festen topographischen Orientierung innerhalb der Zelle ergeben (*Heidenhain*).

Bei rundlichen oder platten Zellen liegen die Zentralkörper nämlich so, daß die Verbindung zwischen ihnen, der Mitte des Kernes und der Mitte der Zelle

in einer Linie liegen (Fig. 66); bei Zylinderzellen liegen die Zentralkörper unterhalb der freien Oberfläche, die Verbindung zwischen ihnen geht durch die Mitte der Zelle und steht senkrecht auf ihrer freien Oberfläche.

Diese feste Orientierung der Zellbestandteile um eine Strukturachse erscheint uns für unsere Auffassung von der Promorphologie der Zelle (§ 97) von sehr großer Bedeutung zu sein, obwohl sie eine andere ist als die stereometrische Achse der Zellen. In welchem Verhältnis diese beiden Achsen zueinander stehen, und welche Bedeutung jede von ihnen für das Zustandekommen einer typischen Zellstruktur besitzt, ist noch nicht aufgeklärt. Die Existenz der Centriolen steht wahrscheinlich im Dienste der Aufgabe, die feste räumliche Orientierung

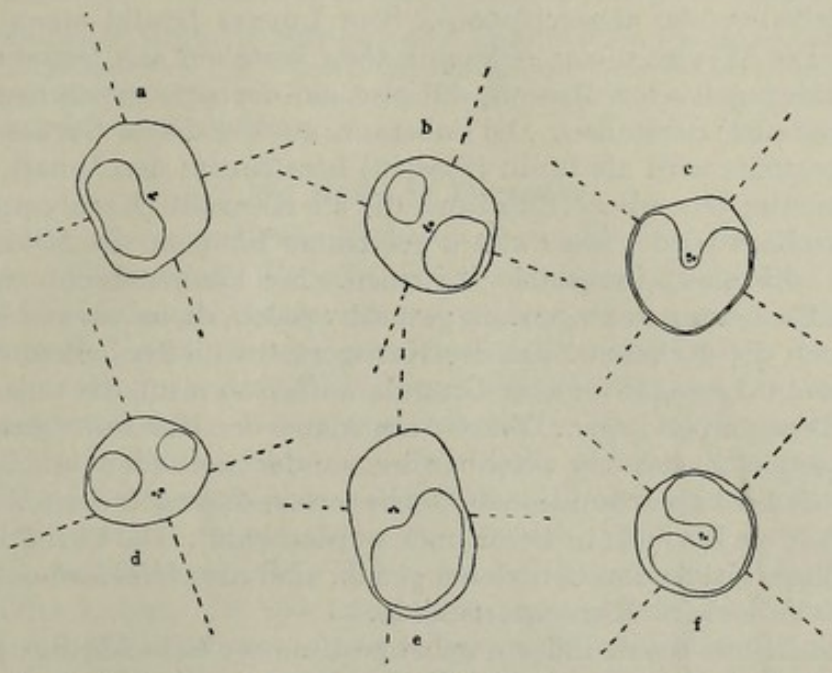


Fig. 66. Weiße Blutkörperchen aus dem Knochenmark des Kaninchens. Lage des Zentrums. Die Mitte der Zelle, die Mitte des Kernes und das Zentrum liegen auf einer Graden (Strukturachse der Zelle). Aus *M. Heidenhain*, Plasma und Zelle, Bd. I, Fig. 131.

aller Zellbestandteile aufrechtzuerhalten; vielleicht ist es gerade die durch äußere Hüllbildungen an labiler Umbildung nicht gehemmte, daher wandlungsfähige Form der tierischen Zellen, die ein ordnendes Zentrum nötig macht, im Gegensatz zu der in eine feste Wandung eingeschlossenen pflanzlichen Zelle. Durch welche Kräfte die Zentralkörper diese richtende Herrschaft über die Zelle ausüben, ist zur Zeit unbekannt.

Bildlich und gleichnisweise dürfte man vielleicht mit Rücksicht auf die Gestalt der Sphärenstrahlen an die Wirkung eines Magneten oder elektrisch geladenen Zentrums denken; doch stellt man sich diese Strahlen auf Grund gewisser Beobachtungen besser als richtige Strömungen vor, die von der Peripherie zum Zentrum hingerichtet sind.

Auch die Rolle des Zentralapparates bei der Zellteilung stützt die erwähnte Auffassung. Daß die Teilung des Zentralapparates (zuerst der Zentralkörper, dann der Hülle) jede mitotische Teilung einleitet, ist nicht ohne weiteres dadurch zu erklären, daß in dem Zentralapparat ein „kinetisches Zentrum" liege; denn auch Pflanzenzellen teilen sich und Zellteilung kann künstlich hervorgerufen werden; auch bei der Befruchtung ist die Rolle des Zentrosoms und der Zentralkörper, die durch das Spermium in das reife Ei hineingebracht werden, wohl nicht ausschließlich die eines entwicklungserregenden Organells, da Ent-

wicklung auch künstlich erregt werden kann. Die Bedeutung des Zentralapparates als Zentrum für die Erhaltung einer festen Zellstruktur würde erklären, warum jede Teilung notwendig ein orientierendes Zentrum für die Tochterzellen erfordert und warum gerade die frühzeitige Teilung dieses Zentrums und die Wanderung der Tochterzentren an die Pole der Spindel dieser Forderung genügt.

c) Der Zellkern.

aa) Ruhende Kerne.

§ 114. Vom Bau der Zellkerne hat man sich heute folgende Vorstellung gebildet: In ruhenden Gewebszellen ist er durch eine durchlässige Membran gegen den Zelleib völlig abgeschlossen. Sein Inneres besitzt einen grobschaumigen Bau. Die Wände dieser Schaumwaben bestehen aus festeren, ebenfalls wieder feinwabig gebauten Massen, die also ein derberes zusammenhängendes Gerüst (Kerngerüst) darstellen. Die Substanz, aus der dieses Gerüst der Hauptsache nach besteht, wird als Linin (Plastin) bezeichnet; den Inhalt der Waben bildet eine leichter bewegliche Substanz, die als Kernsaft (Kernlymphe, Karyoplasma) bezeichnet wird. Ein zweites geformtes Element des Kernes sind die Kerngranula, die hier „Chromiolen" heißen. Sie können nicht eigentlich zu jenen beiden Elementen in Gegensatz gestellt werden, da sie sowohl im Kernsaft liegen, als auch die derberen Züge des Kerngerüstes bilden helfen, so daß man den Kern als ein Aggregat feinster Granula auffassen muß, die teils im Gerüst, teils in der Kernlymphe liegen. Die Gesamtmasse der Kernsubstanzen, die sich auf verschiedenen Zuständen offenbar ineinander umbilden können, ist also etwas Einheitliches, aber funktionell Gegliedertes, das nach dem Vorgange der Botaniker auch als Karyotin bezeichnet werden kann. Die Chromiolen stehen hinsichtlich ihrer Größe den Centriolen gleich, sind also (*Heidenhain*) optisch in keiner Weise auflösbare Elementargebilde.

Dies Bild bieten Kerne indes nur bei bestimmter Behandlung; gewöhnlich, besonders in den dem Studenten zugänglichen Präparaten, werden sie so sichtbar gemacht, daß sie in abgetöteten Zellen mit Farbstoffen (sog. basischen oder Kernfarbstoffen, § 100) gefärbt werden. Dann tritt lediglich das Gerüst stärker oder schwächer gefärbt hervor. weil solche Färbungen nur die in dem Gerüst liegenden Chromiolen deutlich machen und auch nur einen Teil von ihnen, so daß der Kern von einem „Chromatin"-Gerüst durchsetzt erscheint, das vom nicht gefärbten Kernsaft durchtränkt wird. Die so färbbaren Substanzen der Kerne erhielten eben von dieser Eigenschaft, sich durch basische Farbstoffe färben zu lassen, den Namen Chromatin. Im Ruhezustande sind aber die meisten Kerne auch für unsere besten mikroskopischen Systeme kompakt gefärbt, da die Wabenräume sehr klein sind und durch die in anderen optischen Ebenen liegenden Gerüstbalken überdeckt werden. Nur größere Kerne (Drüsenzellen, Nervenzellen, Geschlechtszellen) zeigen den Gerüstbau klarer.

Diese Färbbarkeit bestimmter Kernsubstanzen beruht erstens auf den chemischen Affinitäten, die sie zu bestimmten Farbstoffen besitzen, zweitens auf dem Verteilungsgrade und der Dichtigkeit der Kernsubstanz (§ 100). Gegenüber den Substanzen des Protoplasmas des Zelleibes sind diese Kernstoffe durch den Besitz des Phosphors ausgezeichnet, der in der Nukleinsäure vorkommt. Diese ist stets an Eiweiß gebunden, so daß die Kernstoffe als Eiweißsalze der Nukleinsäure aufgefaßt werden können (Nukleoproteide). Der Gehalt der Kernsubstanzen an Nukleinsäure wechselt für die Kernarten verschiedener Gewebe und für denselben Kern in verschiedenen Zeiten seiner Tätigkeit. So unterscheidet man basophile und oxyphile Granula (Basi- und Oxychromatin); auch das Liningerüst ist oxyphil.

Diese Abhängigkeit der Färbung von der Verteilung der phosphorhaltigen Elemente im Molekül ist also nicht ein rein chemischer, sondern auch ein physikalischer Faktor; nicht der Chemismus allein, sondern auch die Masse der phosphorhaltigen Gruppen im Molekül entscheidet über den Ausfall der Färbung. Daraus folgt weiter, daß die verschiedenen Chromatinarten nicht chemisch oder gar in ihrem Wesen voneinander verschieden sind, und daß „Chromatin" kein chemischer, sondern ein mikroanatomischer (cytomorphologischer) Begriff ist.

Die phosphorhaltige Nukleinsäure ist zwar nicht alleiniger Besitz der Kerne, auch im Zelleib kommen chromatinartige Substanzen vor (z. B. die nukleinsäurehaltigen Nisslschollen); trotzdem dürfen wir sie als die vorzugsweise dem Kern zukommende Substanz bezeichnen, die also auch mit dem, was man hypothetisch als „Gene" bezeichnet, etwas zu tun haben müssen (Kernfermente).

In funktioneller Hinsicht läßt sich das Chromatin auch in Idiochromatin (die essentiellen, insbesondere der Vererbung dienenden Substanzen) und Trophochromatin (die dem Kernstoffwechsel und der Ernährung des Idiochromatins dienenden Substanzen), sondern (*Lubosch*).

bb) Kerne in Bewegung.

§ 115. Von diesen ruhenden Kernen unterscheiden sich die in Bewegung befindlichen auf besondere Weise, und zwar morphologisch: Das Gerüst zieht seine feinen Verbindungsbrücken ein, es entsteht daraus ein zunächst lockerer, dann dichterer Fadenknäuel; dieser sondert sich in einzelne für die Art an Zahl konstanter, an Größe und Gestalt verschiedener Stücke: Chromosomen; die Kernmembran schwindet; — sodann chemisch: das Oxychromatin schwindet oder geht völlig in den basichromatischen Zustand über. Die jungen Chromosomen sind zunächst noch zackig, dann glätten sie sich und werden kürzer und dicker, den Längsspalt zeigen sie vielfach schon lange vor dem Stadium der Äquatorialplatte, oft sogar schon dann, wenn sich soeben erst die Tochterkerne wieder gebildet haben. Da die Längsspaltung ein Zeichen dafür ist, daß die Chromosomen ihr Wachstum hinter sich haben, so lehrt diese Erscheinung, daß der Höhepunkt des Chromatinwachstums schon vor dem Beginn der nächsten Teilung erreicht ist. Diese Teilung wird dann, wie oben schon ausgeführt, durch das dem Chromatinwachstum folgende Zellenwachstum und die dadurch entstehende Spannung zwischen Zelle und Kerngröße ausgelöst (§ 107). Da sich nun in der Regel nach allen aufeinanderfolgenden Teilungen desselben Zellstammes die Chromosomen an Zahl, Lagerung und Größe stets in gleicher Weise wiederherstellen, so hat sich das Hauptinteresse der Zellforschung drei Fragen zugewendet, die, wie leicht ersichtlich, ins Allerinnerste der Natur dringen und damit die tiefsten Probleme der Formbildung berühren, nämlich 1. wo bleiben die Chromosomen während der Kernruhe? 2. wie entstehen sie aus dem Gerüst? und 3. welches ist der morphologische Feinbau der Chromosomen, sind sie überhaupt etwas morphologisch fest Vorgebildetes?

Die erste Frage anbelangend, läßt sich bei aller Dunkelheit, die hier obwaltet, in Anlehnung an eine Fassung *M. Heidenhains* nur sagen: Es muß im Ruhekern eine Organisation vorhanden sein, aus der die Konstanz der Chromosomenzahl ihrer Form und ihrer Lage zueinander mit Notwendigkeit hervorgeht. *Heidenhain* hat dabei die Vermutung geäußert, daß die Liningrundlage das Konstante und Formgebende im Kern sei; diesen Lininterritorien schreibt er die Fähigkeit echter Kontraktilität zu, um die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen zu erklären, was allerdings auch auf anderem Wege möglich wäre (S. 270).

Hinsichtlich der zweiten Frage spielt zunächst das oben bereits vom Standpunkte der Kolloidchemie über den Vorgang der Chromosomenbildung Gesagte eine Rolle. Hier handelt es sich jetzt um die Beziehungen der Chromiolen zu

den Chromosomen selbst. Man hat sich dabei die Vorstellung gebildet, daß innerhalb des Kerngerüstes morphologisch abgegrenzte und bestimmt gelagerte Territorien vorhanden seien. Innerhalb eines solchen Territoriums erfolge bei dem Übergang aus dem Ruhekern zum Teilungskern die Verdichtung und das Zusammenströmen der Chromiolen, so daß je ein Chromosom einem solchen Bezirk entspricht. Diese zuerst von *Rabl* aus der Form und Anordnung der Chromosomen, sodann von *Boveri* aus den besonderen Eigentümlichkeiten der Kerne der Furchungszellen von *Ascaris* abgeleitete Annahme, hat sich durch eine Unzahl besonders darauf gerichteter Untersuchungen vor allem derjenigen Phänomene, die während der Ei- und Samenzellenreifung ablaufen, mehr und mehr als berechtigt herausgestellt. Die hypothetischen Bezirke sind gleichsam die taktischen Verbände von Truppen; die Chromiolen sind deren einzelne Mannschaften, die je nach den Aufgaben zerstreut, gesammelt und zu anderen Verbänden manövermäßig gruppiert werden können (Manövrierhypothese *Fick*). Die Chromosomen sind lediglich taktische Verbände. Nach Ablauf der Teilung wandelt sich ein Chromosom wieder in sein Territorium des Ruhekernes um.

Die dritte Frage, nach dem Feinbau der Chromosomen, wird heute allgemein durch den Vergleich zwischen dem Chromosom und einem Perlenstrange beantwortet. Man stellt sich vor, daß die Chromatinkörnchen auf einer Liningrundlage wie Perlen auf einem Faden aufgereiht seien. Man hat sogar beobachtet, daß hierbei auffällige morphologische Regelmäßigkeit herrscht: die Serie sämtlicher verschieden großer Chromosomen eines Kernes zeigt die aufgereihten Chromatinkörnchen innerhalb jedes einzelnen Chromosoms von verschiedener Größe, und die Abstände zwischen je zwei solchen Körnchen von verschiedener Länge. Man glaubte hieraus schließen zu dürfen, daß innerhalb der Art nicht nur die Zahl der Chromosomen konstant sei, sondern auch jedes Einzelchromosom einen morphologisch-typischen Bau besitze (*Morgan*). Hiernach lag der weitere Schluß nahe, daß in diesen Körperchen die Gene entweder geradezu körperlich lokalisiert seien, oder in ihnen wenigstens die Stätten ihrer (fermentativen?) Tätigkeit liegen müßten.

Eine solche hypothetische morphologische Grundlage (S. 11) will die amerikanische Schule der Vererbungsforschung (*Morgan*) nach langwierigen mühseligen Bastardierungsexperimenten in den vier haploiden Chromosomen der Geschlechtszellen von Drosophila genauer ermittelt haben, so daß sogar die Zeichnung von Chromosomenkarten mit topographischer Festlegung der Merkmalsäquivalente versucht worden ist (*Morgan* für Drosophila; weitere Beispiele bei *Tischler*), doch sind diese Darstellungen zur Zeit noch umstritten. Vor allem wird nicht anerkannt, daß die Chromiolen ungleich groß seien und Hervorragungen über die Oberfläche der Chromosomen darstellen. Denn die beiden grundlegenden Darstellungen vom Feinbau der Kerne tierischer (*Heidenhain*) und pflanzlicher (*Tischler*) Zellen bezeichnen in Würdigung des gesamten Materials alle buckligen Hervorragungen an Chromosomen als Kunstprodukte und lassen nur völlig glatte Chromosomen als Abbild des natürlichen Zustandes gelten, was aber von neueren Untersuchungen doch wieder bestritten wird.

Sicher ist auf jeden Fall, daß in der Kernruhe die Chromiolen sicherlich nicht untätig und unveränderlich in ihren Bezirken bleiben. Lebhafte Stoffwechselvorgänge und Umlagerungen vollziehen sich an ihnen; sie werden sicherlich wenigstens teilweise dem Untergang und der Erneuerung unterliegen, so daß die aus den Bezirken des Ruhekerns in grober Hinsicht als identisch heraustretenden Chromosomen hinsichtlich ihres Feinbaues als stofflich identisch sicherlich nicht aufgefaßt werden dürfen (vgl. auch S. 284).

cc) Chromosomen („Genom") und Artbildung.

§ 116. Hierauf nun muß ganz besonders aufmerksam gemacht werden, denn jede sorgfältige Überlegung wird sich bald darüber klar werden müssen, daß sich im letzten Ende die Veränderlichkeit der Formen, die Artbildung, das, was wir oben (§ 32 „G") als Quelle der Transformation kennengelernt haben, mit einer Unveränderlichkeit der Chromosomen schwer verträgt. Mancherlei Anhaltspunkte haben wir heute bereits zur Beurteilung dieser Zusammenhänge, von deren völliger Klärung wir allerdings noch weit entfernt sind.

In deskriptiver Hinsicht ist sehr bemerkenswert die verschiedene Größe und Form der Chromosomen innerhalb des Chromosomensatzes einer Art, und zwar so, daß, wenn z. B. die Chromosomen 1—4 sind, in allen Körperzellen die Chromosomen 1 miteinander übereinstimmen, desgleichen 2, 3 und 4. (Der ganze Satz ist dann das „Genom".) Beim Vergleich verschiedener Rassen derselben Art untereinander beobachtet man oft Abweichungen identischer Chromosomen hinsichtlich ihrer Gestalt und Größe (in obigem Beispiel also z. B. Abweichungen an dem Chromosom Nr. 1); beim Vergleich verschiedener Arten untereinander sind solche Abweichungen in stärkerem Maße vorhanden; sie können bis zum Zerfall eines Chromosoms in kleinere Stücke, ja bis zu seinem Schwunde führen, so daß die Chromosomenzahl innerhalb der Arten eines Genus typische Verminderung aufweist. Eine große Übersicht über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen bei den Klassen, Ordnungen, Arten, Rassen der Pflanzen, findet der Leser bei *Tischler*; ebenda zahlreiche Angaben für Tiere (vgl. auch das Kapitel: Arten und Eireifung bei *Lubosch* 1913). Auf der anderen Seite hat das Experiment gelehrt, daß Veränderungen im Bestande des Genoms (Vermehrung oder Verminderung) die Erscheinung des sich daraus bildenden Organismus erblich beeinflussen (Riesen- oder Zwergformen, S. 268). Auch experimentell erzielte Vergrößerung oder Verkleinerung eines Einzelchromosoms führt zu Veränderungen der Körpergröße.

So besteht ganz sicher ein Zusammenhang zwischen dem Genom und der Form des Organismus und zwischen der Umbildung des einen und der Umbildung der anderen, wenngleich wir heute nur solche Veränderungen des Genoms in ihrer Wirkung verfolgen können, die quantitativer Art sind. Es kann aber der ganzen Sachlage nach kaum daran gezweifelt werden, daß auch qualitative Veränderungen der Chromosomen stattfinden werden, die dann für die Umbildung der Formen entscheidend sein müssen. Dies würde die Umbildung des G der Reaktionsformel zu einem G_1 (§ 32) sein. Wie und unter welchen Umständen dies erfolgt, ist zur Zeit nicht zu sagen. „Von selbst" geschieht das ebensowenig wie irgendein anderer organischer Vorgang; und da der Kern in innigster Beziehung zum Plasma steht, so sind Einflüsse nutritiver Art im weitesten Sinne, wie es schon *Weismann* in seiner Keimplasmatheorie wollte, wohl dafür verantwortlich zu machen, daneben Kreuzungen mit eingreifenden Veränderungen des inneren Gefüges der Chromosomen.

Noch schwieriger ist die Frage des Wann? zu beantworten. Am nächsten liegt die Annahme, daß es die Zeit sei, in der die Geschlechtszellen innerhalb des Körpers somatischen Einflüssen offenstehen. Die Zeit des Eiwachstums und der Eireifung zur Zeit des fein verteilten Chromatins ist schon vor langer Zeit dafür in Anspruch genommen worden (*Lubosch* 1902).

Experimentell hat sich dann später gezeigt, daß in der Tat diese Periode eine „sensible Periode" in dem Sinne ist, daß während ihrer die Geschlechtszellen durch exogene Einflüsse erblich beeinflußt werden können (*Standfuß* und *Fischer* bei Schmetterlingen, *Tower* beim Koloradokäfer). Unter Parallelinduktion (*Detto*) versteht man den Vorgang, durch den ein Reiz auf den Körper und gleichzeitig auf die Geschlechtszellen einwirkt, während jüngst durch *Stieve* gezeigt worden ist, daß auch durch Reize, die nur auf den Körper wirken, die Geschlechtszellen in Mitleidenschaft gezogen werden können. Ist hierdurch natürlich auch nicht bewiesen, daß diese Veränderung der Geschlechtszellen zugleich schon eine Veränderung ihrer Konstitution ist, so zeigt sich hier doch ein Weg, auf dem solche Veränderungen eintreten können. Der Anschluß an das oben (§ 34) Ausgeführte, insbesondere über die Vorstellungen orthogenetisch unter dem Einfluß von Reizen erfolgender Umbildungen des Keimplasmas, ist hier gegeben.

Dem Gesagten zufolge, insbesondere nach allem, was wir über Bau, Form, Formumbildung und das innere Gefüge der Chromosomen heute wirklich wissen, sind wir berechtigt, zur Zeit doch noch scharf zwischen diesen Gebilden und dem hypothetischen Keimplasma zu unterscheiden. Das Chromosom selbst, dessen Wandlungsfähigkeit nicht nur in verschiedenen Phasen des Zellenlebens, sondern auch in der Entwicklung der Arten feststeht, kann nicht das letzte für die Gestaltung maßgebende Element sein. Es ist selbst nur Phänomen, ein „Momentbild" (*Fick*) des jeweiligen, von konstitutiven und funktionellen Faktoren hervorgerufenen Gesamtzustandes des Kernes.

Die zur Bewässerung von Gartenanlagen aufgestellten Wasserturbinen geben ein sinnenfälliges Beispiel dafür, wie grobe Formen nur Momentbilder eines Geschehens sein können, das auf kompliziertem Zusammenwirken von Strukturen und Bewegungen beruht. Blickt man aus der Ferne auf die Wasserstrahlen dieses Apparates, so erscheinen sie als konstante Strukturen (Chromosomen!), und doch hängen sie nach Gestalt und Zahl ab von der Zahl der Turbinenarme der Geschwindigkeit mit der sich die Arme drehen, der Richtung, Weite und Zahl der Ausflußöffnungen und letzten Endes vom Gefälle des Wassers. Bei der Zelle wissen wir zur Zeit von all diesen Abhängigkeiten noch gar nichts.

Außer den früher zitierten Abhandlungen von *Fick, Held, Lundegardh, Morgan, Stieve, Tischler.*

Altmann: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig 1894. — *Benda:* Verschiedene Abhandlungen und Vorträge an folgenden Stellen. Verhandlg. d. physiol. Ges. zu Berlin 1897, 1898, 1899. Verhandlg. d. anat. Ges. Bonn 1901. Ergebnisse d. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 12. 1903. — **Boveri:* Die Blastomerenkeime von Ascaris und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforschung, Bd. 3. 1909. — *Brücke:* Die Elementarorganismen. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861. (Zit. nach *Heidenhain*). — *Detto:* Theorie der indirekten Anpassung usw. Jena 1904. — *Duesberg:* Plastosomen, Apparato reticulare und Chromidialapparat. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 20. 1912. — **Fick:* Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abtlg. Suppl. 1905. — *Fischer:* Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. Entomologie, Bd. 6. 1901 (Vgl. auch *Standfuß* Verhandlg. Schweiz. naturf. Ges. 1905). — **Gaupp: August Weismann*, sein Leben und sein Werk. Jena 1917. — *Haecker:* Neuere Wege der menschlichen Erblichkeitsforschung. Mediz. Klinik, Bd. 18. 1922. — **Heidenhain, M.:* Plasma und Zelle. 1. Abtlg. 1. Abschnitt. II. Historische Entwicklung der Zellenlehre und des Protoplasmabegriffes usw. Jena 1907. — *Jennings:* The numerical relations in the crossing over of the genes usw. Genetics, Bd. 8. 1923. — *Johannsen: Weismanns* Keimplasmalehre. Naturwissenschaft 1918. — *Kölliker:* Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844. (Zitiert nach *Heidenhain.*) — *Mewes:* Verschiedene Abhandlungen über Chondriosomen und Chondriokonten an folgenden Stellen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 72. 1908; Bd. 75 1910; Bd. 76. 1911. Anat. Anz., Bd. 31. 1907; Bd. 36. 1910; Bd. 40. 1911. Verhandlg. d. anat. Ges. Gießen 1910. — **Penners:* Rolle von Kern und Plasma bei der Embryonalentwicklung. Naturwissenschaft 1922. — *Rubaschkin:* Verschiedene Abhandlungen in Anatomische Hefte, Bd. 35. 1907; Bd. 39. 1909; Bd. 41. 1910. Anat. Anz., Bd. 32. 1908. — **Schleiden:* Beiträge zur Phytogenie. *Müllers* Archiv 1838. — *Schultze, M.:* Über Muskelkörperchen und was man eine Zellen zu nennen habe. *Müllers* Archiv 1861. — **Schultze, O.:* Altes und Neues über den Bau und die formative Tätigkeit des Protoplasmas. Sitzungsb. Würzburger physiol.-mediz. Ges. 1915. — *Derselbe:* Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz. 1887. — **Derselbe:* Über die Lokalisation der Gestaltungs- und Betriebsfunktionen innerhalb des Protoplasmas. Ebd. 1916. — **Schwann:* Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839. — *Seiler:* Zytologische Basis für die Faktorenaustauschhypothese. Arch. f. Zellforschung, Bd. 16. 1922. — *Siemens:* Fachausdrücke der modernen Vererbungslehre. Münch. mediz. Wochenschr. Bd. 69. 1922. — *Stieve:* Einfluß höherer Außentemperatur auf die Keimdrüsen der Hausmaus. Verhandlg. anat. Ges. Heidelberg 1923. — *Stomps:* Erblichkeit u. Chromosomen. Gemeinverständliche Darstellung. Deutsch. Jena 1923. — *Tower:* Investigation of evolution in chrysomid beetles of the Genus Septinotorsa. Carnegie Instit. Public. 48. 1906. — *Vonwiller:* Plasma niederster Tiere. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 40.

B. Leptonomorphologie.

1. Der kolloidale Bau des Protoplasmas und seine Bedeutung für die Morphologie der Zelle.

§ 117. In der gesamten Darstellung hat uns das Bestreben geleitet, die Anatomie als Wissenschaft von der Form vorzutragen. Vom Groben bis zum Feinsten fanden wir zwar Veränderungen an Formen, aber doch eben an Formen. Auch in der Zelle selbst fanden wir stereometrisch faßbare Form- und geregelte Größenverhältnisse. Selbst hinter den Chromosomen stand etwas Formbildendes, Formerhaltendes. Daß zwischen diesem und der Gestalt des Ganzen Zusammenhänge bestehen, sehen wir; welcher Art sie sein mögen, können wir nicht einmal ahnen. Voraussetzen müssen wir, daß die uns heute bekannten Zellstrukturen selbst der Ausdruck anderer, erst noch zu erschließender Formen der lebendigen Substanz sind. Die Kristallographie (*Rinne*) hat für die Lehre vom Feinbau den Ausdruck Leptonologie*) eingeführt; wir können diesen auch für die Lehre vom Feinbau des Lebendigen übernehmen. Welche Vorstellung auch immer wir uns von diesem Feinbau machen mögen: Voraussetzung ist doch, daß wir in der lebendigen Substanz die Möglichkeit geregelter Formbildungsvorgänge nicht lediglich annehmen dürfen, sondern sie auch irgend einmal nachweisen können werden. Solange sich die Frage nur darum drehte, ob die lebendige Substanz von festem oder flüssigem Aggregatzustand sei, war es schwer, sich überhaupt eine Vorstellung darüber zu bilden. Dieser jetzt nur noch historisch interessante Streit lief stets auf den unlösbaren Widerspruch hinaus, daß das Protoplasma allem Anschein nach nicht fest sei; daß aber, wenn man ihm flüssigen Aggregatzustand zuschreibe, das erbliche Beharren formerhaltender und formbildender Faktoren unverständlich bleibe. Die Erkenntnis, daß der Unterschied zwischen „fest" und „flüssig" nur ein Unterschied des Grades ist, und daß der kolloide Zustand vermittelnd zwischen jenen beiden stehe, hat diesen Widerspruch im wesentlichen aufgehoben.

Alle organische Materie erscheint uns heute als gegenseitige Durchdringung zweier Bestandteile, deren einer im anderen so verteilt ist (dispergere), daß zwischen den Teilchen des einen und denen des anderen Trennungsflächen bestehen („disperse Systeme"). Die beiden Bestandteile eines solchen Systems wurden mit dem eigentlich ganz anderes bezeichnenden Ausdruck „Phasen" bezeichnet. Jede „Phase" kann an sich fest, flüssig und gasförmig sein, so daß Systeme von mannigfacher Kombination entstehen können. Sie alle fallen unter den Gattungsbegriff der „Lösung", wobei das Lösungsmittel (Dispergens, dispergierende Phase) dem gelösten Bestandteil (Dispersum, disperse Phase) gegenübersteht. Von allen möglichen Kombinationen sind die Suspensionen (fest in flüssig) und Emulsionen (flüssig in flüssig) die für uns wichtigen, da zwischen ihnen die kolloidalen Lösungen stehen, nach deren Typus auch die organischen Körper physikalisch aufgebaut sind. Während bei den Suspensionen die Aufteilung des Dispersums schon bei gröberen Elementen haltmacht, so daß sie unmittelbar sichtbar bleiben (Trübungen), schreitet sie bei den kolloidalen Lösungen so weit vor, daß die Teilchen submikroskopische Größe empfangen (Übergänge: „Suspensionskolloide"), ja bis an die Größenverhältnisse der Moleküle herankommen („Emulsionskolloide"). Schreitet die Dispersion bis zu den Molekülen fort, so entstehen die echten klaren „Lösungen".

Die für den Aggregatzustand des Protoplasmas in Betracht kommenden Kolloide sind die Emulsionskolloide, die durch mehrere Merkmale ihre nahe Verwandtschaft zu den echten Lösungen offenbaren. Das Wichtigste dieser gemeinsamen Merkmale ist dies, daß die gelöste Phase, wenn sie durch Wasserentziehung eingedickt worden ist, das Wasser stets wieder aufnehmen kann; dadurch kann sie stets wieder in den Ausgangszustand zurückkehren; Emulsionskolloide sind, wie echte Lösungen, daher reversibel (hydrophil); diese Reversibilität der Wasseraufnahme und -abgabe ist eine gerade für die Unterhaltung des Lebens unumgängliche Vorbedingung.

---

*) leptos = fein: zart.

Ist das Dispersum gelöst, so stellt es ein Sol dar (Sol[-utio]), innerhalb des Lösungsmittels, in der Natur meist Wasser, daher Hydrosol(-utio). Aus dieser Lösung kann es durch Koagulation, Fällung usw. abgeschieden und dadurch in einen festeren Zustand gebracht werden; es stellt dann eine Gallerte (Gel[-atina]) dar, und das System zerfällt dann in ein Dispergens (Wasser) und Gel. Kompliziert wird der Bau eines kolloiddispersen Systems dadurch, daß jede Phase wieder kolloidal gebaut sein kann (komplexkolloidale Lösungen), wie es sicher beim Protoplasma in sehr verwickelter Weise der Fall ist.

In den morphologischen Feinbau der Kolloide gewährt das Ultramikroskop einen Einblick, dessen Prinzip darauf beruht, daß gelöste Substanzen durch einen scharfen Lichtkegel seitlich beleuchtet werden und diese beleuchtete Schicht der Flüssigkeit durch ein Mikroskop betrachtet wird, in der Weise also, wie wir mit bloßem Auge den Staub innerhalb eines Sonnenstrahles im dunkeln Zimmer beobachten. Ähnliches leistet die durch Anwendung eines bestimmten Kondensors erzielte Dunkelfeldbeleuchtung an ungefärbten Objekten. Das, was hier im Mikroskop sichtbar wird, sind nicht mehr einzelne disperse Teilchen, da deren Abstände voneinander kleiner als 0,2 μ sind (vgl. § 100); wohl aber erblicken wir die Beugungsscheibchen der von den selbst leuchtend gewordenen Teilchen ausgehenden Lichtkegel. Der Unterschied zwischen dem Bilde, daß ein Blick in das Ultramikroskop von dem durch ein Mikroskop gewährt, ist also der, daß im Mikroskop Teilchen der Form nach ähnlich abgebildet werden, während dort nur ein optischer Nachweis von Teilchen geführt wird, ohne Ähnlichkeit der Abbildung (vgl. Handwörterbuch l. c.). Die oben (§ 100) festgelegte Grenze der optischen Auflösbarkeit von Teilchen ist also nicht eine solche des optischen Nachweises von Teilchen überhaupt. Optisch nachweisbar sind Massenteilchen von sehr viel geringerer Größe als der der halben Wellenlänge des Lichtes. Daher mißt man die ultramikroskopischen Elemente nicht nach μ, sondern nach Doppel-μ (μμ), indem ein μ = 1000 μμ gesetzt wird. Allgemein gilt folgende Größeneinteilung:

1. Teilchen, die mit dem Mikroskop noch wahrnehmbar sind: mikroskopische Teilchen oder Mikronen (= 200 μμ).

2. Teilchen, die jenseits der Wahrnehmbarkeit liegen und nur optisch nachweisbar sind, und zwar: ultramikroskopische Teilchen oder Ultramikronen (von 200 μμ bis zur Molekulargröße).

a) Solche, die sich als Einzelteilchen nachweisen lassen: submikroskopische Teilchen oder Submikronen (bis 4 μμ).

b) Solche, die nicht mehr als Einzelteilchen nachweisbar sind: amikroskopische Teilchen oder Amikronen).

Auch letztere können bei ihrer engen Aneinanderlagerung noch Lichteindrücke durch ihre Beugungsbilder erwecken, jedenfalls gelangt man mit der Beobachtung solcher kleinster Submikronen bereits an die Grenze gröberer Molekülverbände heran; da die mittlere Größe eines Einzelmoleküls auf 0,6 μμ angegeben wird, so rufen Gruppen von sechs aneinandergelagerten Molekülen im Ultramikroskop betrachtet bereits optische Eindrücke hervor. Wir können also durch dies von *Zsigmondy* und *Siedentopf* construierte wunderbare Instrument tatsächlich bis in die Welt der Moleküle vordringen.

Die im Ultramikroskop sichtbaren Beugungsbildchen der Submikronen und Amikronengruppen erscheinen in verschiedenen Farben und in verschiedenen Helligkeitsgraden und zeigen die tanzende, wimmelnde *Brownsche* Molekularbewegung. Während die ultramikroskopische Untersuchung der gröberen (Suspensions-)kolloide (kolloidale Metallösungen) viel betrieben worden ist, und wichtige Ergebnisse gehabt hat, ist leider die Untersuchung des Protoplasmas und der Gewebe nur in den Anfängen des Ultramikroskops versucht (*E. Raehlmann*, *Michaelis*) und dann nicht weitergeführt worden, wohl deswegen, weil eine Technik zur Herstellung von Präparaten, die sich zur Untersuchung im Ultramikroskop eignen, noch nicht ausgebildet ist und das Wenige, was man an Erythrozyten, Leukozyten und Eiterkörperchen

studieren konnte, nicht unmittelbaren Anschluß an die gewöhnlichen mikroskopischen Bilder gestattete. In jüngster Zeit indes hat man geeignete Methoden ausgearbeitet, und durch Untersuchung im Dunkelfeld einige Einblicke in die Leptonologie getan (Plasmodialer Bau der Bindegewebszellen *Heringa*, Aufbau der Fibrillen *Schmidt*).

§ 118. Daß die lebendige Substanz den Bau eines reversiblen Kolloids besitzt, ist für das Verständnis des Ablaufes der physiologischen Vorgänge in den Zellen selbst von außerordentlicher Bedeutung (*Lundegardh*), ja wir können sagen, daß „die Lebenserscheinungen der Zelle ohne Bezugnahme auf die Eigenschaften der Kolloide sicher nicht verständlich sind" (*Derselbe*). Wir folgen in der Darstellung dieses Zusammenhanges zwischen Feinbau und Lebensvorgängen *Lundegardh*, bei dem wir diesen Zusammenhang am klarsten und eindrucksvollsten geschildert finden.

Das Wesentlichste ist zunächst die ungeheure Oberflächenvergrößerung, die jede Phase gegen die andere durch die Dispersion empfängt. Diese feine Verteilung ist Vorbedingung chemischer Aktivität. Die physikalisch heterogenen und chemisch verschiedenen Materialien sind durch trennende Oberflächen voneinander geschieden. Da in gleichen Zeiträumen zwischen zwei differenten Substanzen umgesetzte Mengen ihren Oberflächen proportional sind, so folgt aus dem kolloiden Bau zunächst die Möglichkeit, durch Vergrößerung oder Verkleinerung der Oberfläche, d. h. durch den Grad der Verteilung, den Stoffumsatz aufs feinste zu gliedern und zu regulieren. (Selbstregulation! S. 30, 225.) Die Oberflächenvergrößerung erhöht zugleich die Geschwindigkeit der Umsetzungsvorgänge. Dazu kommen weiter die Oberflächenkräfte selbst, die sich in der Adsorption geltend machen (Anhäufung von Stoffen auf der Oberfläche); hierdurch kann ein Kolloid schon durch seine bloße Anwesenheit auf chemische Reaktionen fördernd einwirken. Die Kolloide sind gegen die Einwirkung von Salzen außerordentlich empfindlich; Vermischung und Entmischung (Sol- und Gel-Bildung) wird von bestimmten Salzen gefördert, von anderen gehemmt; zur Erhaltung des kolloiden Zustandes sind die Salze unentbehrlich; und da sie normale Bestandteile des Plasmas und der Gewebsflüssigkeiten sind, so stellen sie die Regulatoren des Stoffumsatzes dar. Ferner wird die intrazelluläre Verlagerung von Stoffen, die Plasmaströmung (Oberflächenentfaltung, Adsorptions-Diffusionsvorgänge) auf die Kolloidphänomene zurückgeführt.

Diese dem Stoffwechsel im allgemeinen Sinne zugehörigen Vorgänge (S. 32) werden also durch den Kolloidbau in ganz anderer Weise als früher üblich erklärt; die alten mit dem Begriff des „Stoffwechsels" verbundenen Vorstellungen eines immer wieder zerfallenden und neu angebauten Eiweißmoleküls sind ersetzt durch die eines zwar ungemein komplizierten aber doch bis ins einzelne lokalisierten und regulierten Feinbetriebes. Der Grad der Verteilung, die Anwesenheit der Salze und die Zellfermente sind die Faktoren dieser Regulation. Daß sie eine „Selbst"regulation ist, daß also die Zelle diese Regulationsfaktoren autonom hervorbringt und nach ihrem Bedürfnisse abmißt, ist das auch durch den Kolloidbau nicht erklärte Vitale des Vorganges (S. 30).

Wichtig ist für uns vor allem die Tatsache, daß alle diese Vorgänge irgendwie lokalisiert sind; denn auf ihr beruht es, daß innerhalb eines kolloidal gebauten Plasmas zahlreiche Stoffwechselvorgänge in getrennten Bezirken gleichzeitig nebeneinander ablaufen können, ohne sich gegenseitig zu stören. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, auch die eigentlich formbildenden und formerhaltenden Faktoren als lokalisiert, ganz allgemein gesprochen als etwas räumlich Bestimmtes zu beurteilen. Schon jetzt wissen wir, daß manche Formbildungsvorgänge an den Kolloidbau anknüpfen. Zelldifferenzierungen wie Fibrillen und Granula können als Zustandsänderungen der gelösten Phase (Gelbildung) aufgefaßt werden, die als einmalig wiederholte oder periodische Wirkung von Verteilungs- und Koagulationsmitteln auftreten. Vor allem darf hier wohl an die Bildungsgeschichte der Granula gedacht werden, die als Amikronen entstehen und bis zu Submikronen heranwachsen, wobei es unentschieden ist, ob diese Vergrößerung durch Zusammenballung (Agglutination) oder Zusammenlagerung

mit Erhaltung der Einzelteilchen geschieht. Daß solche geformten Zellorgane, wie Granula, Fibrillen, Centriolen, dann konstant bleiben und nicht wieder der Dispersion anheimfallen, wird hypothetisch durch die Annahme umhüllender Schutzkolloide erklärt, die von den gröberen Teilchen adsorbiert werden und das Suspensum dem Dispersionsbetriebe entrücken. (Nach *Zsigmondy* genügt als Schutz auch die Oberflächenkraft, mit der das Lösungsmittel [die Flüssigkeitsmolekeln] an der Oberfläche festgehalten wird.) An die elektrische Ladung der einzelnen Teilchen, die sicherlich für zelluläre Bewegungsvorgänge (Kernteilung, Spindelbildung, Sphärenstrahlung) von Bedeutung sind und an die Energieaufspeicherung, die bei Vermehrung der Oberfläche (Ruhekern) und Energieabgabe, die bei ihrer Verkleinerung (Überführung von Kernbezirken in Chromosomen) stattfindet, sei nur erinnert. Schließlich aber liegt in dem kolloidalen Bau auch der letzte Grund des spontanen Alterns der Zellen. Denn ein kolloides System ist nicht, wie eine Lösung im Gleichgewichtszustande, sondern — was auch an allen künstlichen Kolloiden nachgewiesen worden ist — eine Art Individualität (vgl. Handwörterbuch), die eine Geschichte besitzt, abhängig von dem Hergang bei der Zusammensetzung des Kolloids, von der Art der ineinander gelösten Substanzen und von den unübersehbar komplizierten Bedingungen, unter denen das System steht. Darin gerade besteht die wichtige Analogie zwischen den technischen und den vitalen Kolloiden. In all diesen tritt im Laufe der Zeit eine spontane „Ausflockung" des Dispersums ein, die als endlich eintretende, späte Nachwirkung (Hysteresis, ὕστερον, spät) auf äußere oder innere Einwirkungen angesehen wird. In der tätigen Zelle findet eine Selbsterneuerung statt, die die Hysteresis hinausschiebt, ohne sie ganz verhindern zu können. Das spontane Altern und der Tod der Zellen kann also letzten Endes so aufgefaßt werden, daß das Leben nur an einem labilen, zu einem schließlichen Gleichgewichtszustande strebenden Systems ablaufen kann.

2. Das (Hofmeistersche) Zellmodell.

§ 119. Lenken wir nach dieser Erörterung unseren Blick auf das über den Bau der Zellen Gesagte zurück — wie sehr gewinnen die Strukturtheorien nunmehr an Anschaulichkeit! Insbesondere ist die Waben- und Granulatheorie mit den Vorstellungen vom kolloiden Bau des Plasmas in bester Übereinstimmung. Denn gerade die Dispersion einer Substanz in eine andere muß morphologisch als Wabenbildung erscheinen.

Entweder ist die wasserärmere Phase in einem wässrigen Dispergens, das dann die Wabenwände bildet, dispergiert (Granula), oder die wasserärmere Phase bildet in koaguliertem Zustande die Wabenwände, die das Dispergens als Tröpfchen einschließt.

Auch die in den Wabenwänden und Wabenhohlräumen liegenden Granula fügen sich zwanglos in die Gesamtvorstellung ein; die Kernmembran kann als Grenzhaut zwischen zwei verschiedenen kolloidalen Systemen beurteilt werden. Die Auflösung und Wiederverdichtung der Chromosomen läßt sich wohl, wie schon oben erwähnt, als Vermischung und Entmischung zweier Phasen auffassen; die Verkürzung der Chromosomen als Zeichen stärkster Koagulation usw. All dies aber ist im Bereiche des mikroskopisch Sichtbaren gelegen. Es muß aber auch eine submikroskopische Waben- und Granulastruktur geben. Daraus folgt (*Hofmeister*), daß die eigentlichen Lebensvorgänge unterhalb der Grenze des mikroskopisch Sichtbaren ablaufen. Was wir sehen, sind nur ganz grobe Indikatoren dafür, daß sich weit unter der Grenze der Sichtbarkeit diejenigen Vorgänge abspielen, die wie für den Betriebs- und Baustoffwechsel ganz allgemein, so auch für die Formerhaltung, Formbildung und Formumbildung entscheidend sind.

Damit tritt an den Denkenden die Frage heran, ob in den unendlich kleinen Lokalitäten eines kolloidal gebauten Plasmas wirklich Raum genug sei für das Nebeneinander der zahllosen zu fordernden Betriebs- und Formbildungszentren. Unser Geist vermag sich leichter das unendlich Große eben als „unendlich" vorzustellen, in einem Sternnebel ein ganzes Milchstraßensystem zu denken, als die gleiche Unendlichkeit im kleinen, ein Granulum als einen Kosmos für sich zu begreifen. Man kann nun nach dem Vorgange *Hofmeisters* versuchen, sich annähernd eine Vorstellung dieser Unendlichkeit im kleinen zu bilden, indem man die Zelldimensionen ins Riesenhafte vergrößert. Man erhält dann ein anschauliches Zellenmodell, in dessen Inneres man sich selbst versetzen kann.

Hofmeister berechnet für eine Leberzelle des Menschen, diese als Würfel von 20 μ Seitenlänge angenommen, einen Inhalt von 8000 cbμ; er stellt weiter fest, daß in dieser Zelle rund 200000 Milliarden Moleküle Wasser, 2000 Milliarden Moleküle Kristalloide und Salze, 200 Milliarden Moleküle Proteine und Lipoide in kolloidalem Zustande vorhanden seien.

Er fragt nun: Wie groß würde eine Zelle werden müssen, wenn man die Größe eines Moleküls = der eines gewöhnlichen Backsteines setzt? Es ergibt sich dann ein Gebilde von rund 7000 qkm Grundfläche und 50 m Höhe. Als Riesengebäude vorgestellt, würde es die 200 Milliarden Eiweiß- und Fettmoleküle, Kristalloide und Salze als Mauern, Dächer, Decken, Wände und Objekte der inneren Einrichtung aufweisen (d. h. als wasserärmere Phase), dazwischen die Wassermoleküle mit dem Rest der Kristalloide und Salze als leere Wohn- und Arbeitsräume, Gänge, Höfe und Straßen darstellen. „Das Protoplasma einer Zelle von mittlerer Größe gestattet sonach die Unterbringung einer Struktur, deren Kompliziertheit weit über das hinausgeht, was man auf Grund der anatomischen Tatsachen auch nur entfernt erwarten durfte." Gleichzeitig berechnet *Hofmeister* die Größe eines Submikrons von 0,1 μ nach dem gleichen Maßstabe als Fabrikanlage von 100 m Front, 20 m Tiefe und 20 m Höhe. Ein Granulum, das an der Grenze des mikroskopisch Erkennbaren liegt (0,24 μ) könnten wir demnach in jenem Zellmodell als eine Kugel von 150 m Durchmesser berechnen und rund 4 Millionen solcher Kugeln hätten in dem Modell Raum.

Nach *Hofmeisters* Beispiel könnten wir auch berechnen, daß eine menschliche Eizelle etwa ein Gebiet umfassen würde, das sich über der gesamten Pfalz und dem Saargebiet durchweg in Höhe des Eiffelturms aufbaute. Der Kern solcher Zelle würde immer noch ein Gebiet von nahezu drei Vierteln der Pfalz Grundfläche und dem halben Eiffelturm als Höhe umfassen. Die kleinsten sichtbaren Granula wären Kugeln von 150 m Durchmesser, die Centriolen und Chromiolen stellten Kugeln von 200—250 m Durchmesser dar.

Ein solches Zellmodell gewährt der Phantasie Anhalt, wenn sie es sich als komplex-kolloides System ausgebaut denkt. Festere Wände durchsetzen den ungeheuren Raum, gebaut wiederum aus Waben bis herunter zur Größe jener elementaren Riesenkugeln; innerhalb dieser im submikroskopischen Gebiet liegen erst, in Wasser dispergiert, die eigentlichen elementaren Lebensträger. Das Prinzip, nach dem diese Kammern angeordnet sind, ist uns noch unbekannt; sicher ist, daß zahllose differente, assimilatorische und formative Prozesse nebeneinander ungestört ablaufen können. Die Zentralkörper in ihrer oben angegebenen Größe könnten als Riesenmagneten dem Ganzen seine feste Ordnung geben; die Sphärenstrahlungen, die die Chromosomen bei der Teilung vor sich herschieben, wären Ströme, gegen die der größte Fluß der Erde verschwinden würde. Innerhalb des Systems schwebte der Kern. Die Phantasie mag sich dessen Inneres in beliebiger Weise ausmalen; sie wird auf jeden Fall dazu gelangen können, sich auch die wirksamen Teile der Chromosomen, die Gene, als relativ große Elemente von bestimmter Form und Qualität oder ganz allgemein als bestimmt lokalisierte Energiespender vorzustellen.

Gewiß ist es gewagt, wie *Hofmeister* ausführt, einen derartigen Organismus als einfachstes Glied an den Anfang der Entwicklungsreihe zu setzen. Die hier entwickelten Vorstellungen eines Zellmodells führen unbedingt zu dem Schluß, daß der Zelle einfachere, elementarere Lebensträger mit individualisierter Existenzfähigkeit und Fortpflanzungsfähigkeit vorausgegangen sein müssen. Aber wir kennen diese Stadien nicht, die Natur hat sie uns, soweit wir sehen können, nicht erhalten. Andererseits sind an der Existenz ultramikroskopischer Organismen neuerdings begründete Zweifel ausgesprochen worden, weil jedes lebende System ein bestimmtes Mindestmaß an Größe haben müsse, damit die zu den komplizierten Lebensvorgängen nötigen Moleküle in der richtigen Anzahl Raum haben. Man hat experimentell (*Miehe*) diese Größe auf 0,2 μ festgestellt, d. h. gerade an der Grenze des Sichtbaren. Wenn also auch innerhalb der Zellen das Leben an ultramikroskopischen Teilen abläuft, so ist die Existenz und Existenzmöglichkeit ultramikroskopischer Organismen heute noch zweifelhaft.

3. Abschluß. Feinbau und Morphologie.

§ 120. Es ist das gute Recht der Phantasie, sich ein Bild wie jenes zu entwerfen, da uns ein eigentliches Wissen auf dem Gebiete des Feinbaues der Zelle heute noch nicht möglich ist. Aufgabe der Forschung aber ist es, wenigstens die Frage zu bezeichnen, deren Beantwortung Aufgabe der Zukunft ist: Nach welchem Prinzip fügen sich die Moleküle zum Organismus der Zelle zusammen? Die Antwort kann, soweit wir heute sehen, nur im Sinne zweier Möglichkeiten fallen, die beide bereits heute hypothetisch vertreten werden. Man kann die in Geltung stehenden Auffassungen als meroplastische und holoplastische voneinander unterscheiden.

Die meroplastische stellt sich die Zellen als ein Aggregat von Einheiten vor, die holoplastische dagegen selbst als letzte Einheit. Nach jener ist das Entscheidende das Vorhandensein eines meristisch gegliederten Keimplasmas, das in den Chromosomen und ihrer hypothetischen Grundlage, den Chromiolen, gesehen wird. Die Chromosomen sind unzerstörbare Individuen, sie führen in der Zelle eine Art parasitischen Daseins; irgendwo und irgendwie sind in ihnen die „Gene" lokalisiert. Für die holoplastische Vorstellung ist dagegen die ganze Zelle ein sehr großer chemischer Körper, der auf eine riesige Strukturformel zurückführbar sein könnte; er dürfte einen zentralen Kern besitzen mit mannigfach zusammengesetzten Seitenketten. Je nach der Zusammensetzung dieser Seitenketten und nach der Stellung der Atome in den Molekülen der Seitenkettenglieder (*Fick*) ergäben sich Abstufungen der Strukturformel; das Individuelle wäre eben die individuelle Strukturformel (Individualplasma *Fick*); bei einer Zusammensetzung eines Moleküls beispielsweise aus nur 20 Bausteinen, beträgt die Zahl der isomeren Verbindungen, die sich nur durch die Reihenfolge der Bausteine unterscheiden, bereits 2½ Trillionen; dazu kommen noch die Isomerien innerhalb der Bausteine selbst (*Abderhalden* bei *Grosser*). Für diese Auffassung sind die Chromosomen nur sichtbare Indizes der Strukturformel, die aus ihr etwa so folgen, wie die leptonologischen Merkmale der Kristalle aus der Beschaffenheit der Mutterlauge. Alles, was wir „Anlagen" nennen, würde auf Strukturbesonderheiten des Individualplasmas beruhen. Die letzten, individuell abgestuften Merkmale (Leistenrelief der Fingerbeere, Hautnaevi) wären nur die feinste und letzte Reaktion einer spezifischen Struktur der ganzen Anlagesubstanz.

Jede der beiden Auffassungen würde mit dem, was wir heute wissen, vereinbar sein. Die handlicheren Symbole liefert uns freilich die meroplastische Auffassung; die holoplastische würde aber manches heute schwer Vorstellbare leichter zugänglich machen, so das phylogenetische Wachsen, die phylogenetische Umbildung, vor allem die Beziehungen zwischen Phylogenese und Ontogenese. Denn man könnte sich vorstellen, daß sich die fester verankerten Kernteile der Struktur wenig oder gar nicht mehr ändern, so daß sich die Neubildungen an den peripherischen Ketten abspielten, die im Laufe der Stammesgeschichte mehr und mehr zentralwärts verlagert würden. Dabei könnte es durchaus möglich

sein, daß eine Veränderung auch den formalen Aufbau des Ganzen durchdringen und ihm Spezifität mitteilen könnte.

Wie die Entscheidung in dieser Hauptfrage der Morphologie einmal fallen wird, ist heute noch nicht einmal zu ahnen. Nur soviel läßt sich sagen, daß die heutigen Erfahrungen über den Kolloidbau des Protoplasmas mit der Annahme einer bestimmten Struktur, einem morphologisch faßbaren Feinbau, wohl vereinbar sind. Man kennt Strukturdifferenzen im Protoplasma, durch verschiedene Verteilung des wässrigen Lösungsmittels entstehende Ungleichartigkeiten (*Spiro*) nur erst in groben Umrissen. Aber auch die alte Mizellartheorie des Protoplasmas von *Nägeli*, die eine richtige Strukturtheorie war, ist, nachdem ihre Gültigkeit lange Zeit eingeschränkt schien (*v. Ebner*), gerade durch die Ergebnisse der Kolloidforschung (*Zsigmondy*) wieder bedeutsam geworden. Nach *Nägeli* sollte das Protoplasma aus gröberen Elementen, die er Mizellen (von mica, die Krume) nannte, nach Art einer kristallinischen Lösung zusammengesetzt sein. Die Mizellen sollten durch Wachstum aus kleineren Molekulverbänden hervorgehen und voneinander durch Flüssigkeitsschichten getrennt sein. Die heutige Kolloidchemie hat die Auffassung *Nägelis* weitgehend bestätigt; es verhält sich in der Tat das Protoplasma wie eine Lösung von kolloidalem Gold, deren Teilchen durch Schutzkolloide unabhängig voneinander bleiben. Beide, das Protoplasma und die Goldlösung, bestehen aus diesen, vom Lösungsmittel nicht durchdrungenen Teilchen, in die sie auch beim Zerfall auseinandertreten. Diese „Primärteilchen" (*Zsigmondy*) brauchen nicht die „letzten" Teilchen zu sein, denn sie können wieder selbst (wie die Mizellen) aus Molekülen zusammengesetzt sein. Man weiß, daß aus diesen Primärteilchen die Sekundärteilchen eben durch Heranwachsen und Verschmelzung entstehen, unter Verminderung des Dispersionsgrades; sie gelangen so in das Gebiet der Sichtbarkeit. Auch für Plasmaprodukte, z. B. die doppeltbrechenden Fibrillen des Bindegewebes, hat man (*Schmidt*) die Entstehung durch Anlagerung länglicher Primärteile nachgewiesen.

Man kann also wohl hinsichtlich des Feinbaus des Protoplasmas folgendes als im ganzen gesichert annehmen: 1. Zusammensetzung aus spezifischen Molekularverbänden. 2. Topographische Gliederung dieser Verbände. 3. Einheit des Ganzen in dem Sinne, daß 4. Neubildung und Wachstum die Gesamtstruktur nebst ihrer Gliederung hervorbringen. Soweit wir jetzt sehen, liegt die Lösung des Strukturrätsels demnach doch vielleicht eher auf dem Wege der holoplastischen als der meroplastischen Vorstellungen.

Der Nachweis des zunächst für jede Art typischen Mizellarverbandes (Strukturformel) und der Regeln seines Wachstums und seiner Gliederung wird das bis auf weiteres letzte Ziel der Zellenforschung sein (§ 102). Erst dann wird man sehen können, in welchem Zusammenhange diese Strukturen mit dem uns bekannten Strukturbilde (Zellkern, Chromosomen, Zelleib) stehen; auch wird es dann erst möglich sein, die Abwandlung der Strukturformel bei der Bildung der Gewebe, der Fibrillen, Grundsubstanzen usw. zu verfolgen. Dies wäre dann eine Anschauung der Histogenese, die als Folge eines Prinzips, als Deduktion der Formen, die Histologie zu einer reinen Strukturwissenschaft ausgestalten würde. Auch die Form des Ganzen, die, wie wir gesehen haben (§25, 90ff), schon jetzt in enge promorphologische Beziehungen zu den Elementen gesetzt werden kann, wird dann wohl als eine Funktion der Strukturformel erfaßbar sein. Die Formen selbst und der Formwandel werden in viel höherem Maße, als man glaubt, von der Kenntnis der Elementarformel her deduktiv behandelt werden können. Vielleicht wird es einmal gelingen, die einzelnen Plasmen stereochemisch anschaulich darzustellen; wir könnten sie uns in einem Museum der Zukunft nebeneinander gestellt denken, wie heute die Skelette. Dann erst wäre exakte

Morphologie möglich. Aber auch dann hätten wir nur sozusagen das Kristallische im Organischen. Die tiefste Bedeutung des Organischen erschließt sich uns erst hier; es bedeutet eben Erhaltung des Strukturellen im Flusse des Formwechsels. Dies ist zweifellos das eigentlich Vitale, das, worin *Goethe* das Geheimnis alles Lebendigen gesehen hat (vgl. auch § 92).

Wir haben uns gewöhnt, die Lebensphänomene vorzugsweise am Einzelwesen, im Ablauf seiner Leistungen zu sehen; sie fallen uns mit dem Physiologischen zusammen, dem Leben folgt das Sterben. Aber als einem Einzelwesen können wir nur dem Menschen Eigenwert zuschreiben, weil dieser Eigenwert ethischer Natur ist. Darüber hinaus sind die einzelnen Organismen wenig oder nichts, die Form alles. Das, was in der Erhaltung der Strukturen wirkt, was sie weiterbildet und dadurch erst zu Leistungen höherer Art befähigt, bis zu den höchsten Leistungen der Heroen des Menschengeschlechtes, auch das ist Leben und ist wohl das eigentlich Lebendige. Das Leben, morphologisch angeschaut, ist frei vom Zwange des Ätiologischen, frei also auch vom Werden und Vergehen; vielleicht beruht auf einer Ahnung dieses Verhältnisses die Überzeugung, die der Mensch von der Unzerstörbarkeit an sich seines Wesens besitzt.

Die Anatomie des Menschen stellt ihr Untersuchungsobjekt in den großen Zusammenhang aller Formen hinein. Ist der Zusammenhang als solcher auch im allgemeinen bekannt, so kann nur die wissenschaftliche Anatomie ihn in seinen Einzelheiten erforschen und in immer wachsendem Umfange nachweisen. Sie bleibt damit als Wissenschaft in den Grenzen, die jeder Wissenschaft gesetzt sind, in denen der Erfahrung. Wie sich der große Zusammenhang der Organismen außerhalb der Empirie darstellt und wie wir von da aus das Beharren der Form zu beurteilen haben, ist keine gleichgültige Frage, aber sie liegt außerhalb der Aufgaben, die sich die Wissenschaft stellen darf, so sehr gerade die Morphologie unseren Geist auch zu jener anderen Betrachtung vorbereitet.

Außer den oben (S. 284) angeführten Abhandlungen von *Fick, Haecker, Morgan.*

Ebner, v.: Das Strukturproblem der lebendigen Substanz. Rektoratsrede Wien 1907. — *Giersberg:* Physik und Chemie der Zelle. Leipzig 1923. — **Grosser:* Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie. Anat. Anz. 1920. — *Handowsky:* Leitfaden der Kolloidchemie usw. für Biologen und Mediziner. Dresden u. Leipzig 1922. — Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Artikel. Disperse Systeme. — *Höber:* Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig: *Engelmann* 1922. — **Hofmeister:* Vom chemisch morphologischen Grenzgebiet. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 18. 1914. (Festschrift für *Schwalbe*). — *Michaelis:* Ultramikroskopische Untersuchungen. *Virchows* Archiv, Bd. 179. 1905. — **Miehe:* Sind ultramikroskopische Organismen in der Natur verbreitet? Biol. Zentralbl., Bd. 43. 1923. — *Morgan:* Die stofflichen Grundlagen der Vererbung. Deutsch von *Nachtsheim, Bornträger.* Berlin 1921. — **Raehlmann:* Das Ultramikroskop, seine Technik und seine Anwendung zur Untersuchung von Blut und Sekretbestandteilen. Zeitschr. f. ärztl. Fortbildung. 2. Jahrg. 1905. Nr. 3, 4, 5. — *Ruzicka:* Die Protoplasmahysteresis und das Verjüngungsproblem. Dtsch. med. Wochenschr., Bd. 48. 1922. — *Spiro:* Zur Aziditätsverteilung in der Zelle. Klin. Wochenschr., Bd. 1. 1922. — **Zsigmondy:* Über einige Fundamentalbegriffe der Kolloidchemie. Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 98. 1921.

Druck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig.

WELLCOME LIBRARY