Feuilleton.

Haeckels biogenetisches Grundgesetz und das ontogenetische Kausalgesetz von Oskar Hertwig.

Besprochen von Franz Keibel in Freiburg i. Br.

Oskar Hertwigs „Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere“ sind heute die Darstellung der Entwicklungsgeschichte, welche die größte Verbreitung hat. Soeben ist die vierte Auflage dieses Buches erschienen, und sie ist durch ihr Schlußkapitel so bedeutsam, daß es wohl berechtigt erscheint, auch das Interesse weiterer Kreise auf sie zu lenken. In diesem Schlußkapitel setzt sich der berühmte Embryologe mit Haeckels biogenetischem Grundgesetz auseinander, sucht die Tatsachen, auf denen es aufgebaut ist, in anderer Weise als Haeckel aufzufassen und zur Begründung von Sätzen zu verwerten, die er als das ontogenetische Kausalgesetz bezeichnet. Diese Ueberschrift trägt denn auch das Schlußkapitel der Elemente. Oskar Hertwig ist einer der bedeutendsten Schüler Haeckels, und es ist ihm nicht leicht geworden, das biogenetische Grundgesetz aufzugeben, an dem Haeckel auch heute noch mit Eifer festhält¹⁾. Es ist überaus interessant zu verfolgen, wie sich bei Hertwig die neuen Anschauungen entwickelt haben, und eine Darstellung dieser Entwicklung würde allein Stoff genug für eine längere Betrachtung liefern. Hier kann ich nur kurz darauf hinweisen.

In der „Allgemeinen Anatomie und Physiologie der Gewebe“, dem zweiten Buch seines Werkes „Die Zelle und die Gewebe“²⁾, hat O. Hertwig dem biogenetischen Grundgesetz einen besonderen Abschnitt gewidmet und sagt dort, seine Anschauung, daß „die Artzelle ebenso wie der vielzellige Repräsentant der Art im allgemeinen eine fortschreitende, und zwar korrespondierende Entwicklung im Laufe der Phylogenese durchgemacht haben“, scheine in einem Widerspruch zum biogenetischen Grundgesetz zu stehen. „Nach der von Haeckel aufgestellten Formel ist die Keimesgeschichte ein Auszug aus der Stammesgeschichte; oder die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sog. organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.“

¹⁾ Man vergleiche z. B. diese Wochenschrift No. 40 vom 6. Oktober 1910, wo Haeckel sagt, daß mir als einem der entschiedensten Gegner seines biogenetischen Grundgesetzes auch der ganze Gang seiner Anthropogenie unverständlich sein müsse. Ich spreche hier übrigens, das sei besonders hervorgehoben, stets von der Haeckelschen Formulierung des biogenetischen Grundgesetzes. Bei der großen Bedeutung, welche diese erlangt hat, sollte man das allgemein tun. Den Ausdruck „biogenetisches Grundgesetz“ in ganz anderem Sinne zu brauchen oder sich auf sein Walten zu beziehen, seine Analyse aber abzulehnen, wie es z. B. Eugen Schultz in seinem vielfach anregenden Büchlein „Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie“ (Leipzig, Engelmann 1910) tut, kann nur zu Unklarheiten führen. Daß der Gedankeninhalt des biogenetischen Grundgesetzes seine erste Formulierung nicht durch Haeckel erfahren und daß es eine sehr interessante Geschichte hat, ist ja bekannt; ich verweise dafür auf meinen Aufsatz „Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 7, 1898).

²⁾ Jena, G. Fischer 1898.

Seine Theorie der Biogenese, so fährt O. Hertwig damals fort, „macht an der von Haeckel gegebenen Fassung des biogenetischen Grundgesetzes einige Abänderungen und erläuternde Zusätze notwendig, durch welche sich der oben hervorgerufene Widerspruch beseitigen läßt. Wir müssen den Ausdruck: ‚Wiederholung von Formen ausgestorbener Vorfahren‘ fallen lassen und dafür setzen: ‚Wiederholung von Formen, welche für die organische Entwicklung gesetzmäßig sind und vom Einfachen zum Komplizierteren fortschreiten. Wir müssen den Schwerpunkt darauf legen, daß in den embryonalen Formen ebenso wie in den ausgebildeten Tierformen allgemeine Gesetze der Entwicklung der organischen Lebenssubstanz zum Ausdruck kommen“. So war im Prinzip der Gegensatz wohl gegeben, aber O. Hertwig versuchte ihn durch die Formulierung möglichst zu überbrücken. Ich selbst stand schon damals¹⁾ dem biogenetischen Grundgesetz wesentlich entschiedener gegenüber und konnte in einem Aufsatz über das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese²⁾ im Sachlichen den Ausführungen Oskar Hertwigs in allem Wesentlichen nur beistimmen, war aber der Ansicht, „daß mit den notwendigen Abänderungen und Zusätzen Haeckels „biogenetisches Grundgesetz“ aufgehoben sei“. In den Elementen kommt O. Hertwig jetzt zu einer auch äußerlich schärferen Stellungnahme. Wir lesen dort (S. 441):

„In der von Haeckel gegebenen Fassung ist ‚das biogenetische Grundgesetz‘ zu einer Art Grundpfeiler der Darwinistischen Morphologie geworden und hat in sehr eingreifender Weise die Denkart der vergleichenden Embryologen und Anatomen, sowie die Deutung ihrer Forschungsergebnisse beeinflußt. Nicht minder hat es eine große Macht auf das unter Wirkung populärer Darstellung stehende Laienpublikum ausgeübt und die Ueberzeugung in ihnen wachgerufen, daß der Forscher mit diesem Instrument die Verwandtschaften und Abstammungsverhältnisse der Organismen feststellen und in das Dunkel des Werdeprouesses der Organismen helles Licht verbreiten könne. Die biologische Literatur von 50 Jahren steht unter dem Banne dieser Vorstellungsweise.“

„Wie ich schon bei verschiedenen Gelegenheiten glaube nachgewiesen zu haben, ist hier eine Reform dringend notwendig. Eine tiefere Kenntnis sowohl vom Wesen des Entwicklungsprozesses wie vom Wesen der Zelle führt zu einer anderen Auffassung.“

„Namentlich sind es zwei Gründe, welche eine Reform unvermeidlich machen: Erstens ist es unmöglich, die ontogenetischen Stadien eines Lebewesens als Wiederholung der Formen, welche sich in der langen Vorfahrenreihe einander gefolgt sind, wissenschaftlich zu charakterisieren; zweitens läßt sich aus der äußeren Ähnlichkeit embryonaler Formen mit niederen Tierarten kein Schluß auf eine gemeinsame Abstammung beider ziehen, wie es so vielfach geschieht.“

Den ersten dieser beiden Gründe führt Oskar Hertwig dahin aus, daß jede Eizelle als Anlage für eine bestimmte Organisationsart auch schon eine ganz spezifische Organisation besitzen muß; sie ist eine „Artzelle“. „Die befruchteten Eizellen der verschiedenen Pflanzen- und Tierarten sind ihrem Wesen nach ebenso voneinander verschieden und sind ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede als die am Ende der Ontogenese fertig gebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen.“ Nur liegen diese Unterschiede noch auf ultramikroskopischem Gebiete. „Wenn aber schon am Beginne ihrer Ontogenese, schon im ‚einfachen Zellenstadium‘, alle Organismen voneinander durch Stammes-, Klassen-, Ordnungs-, Familien-, Arten- und individuelle Charaktere in eben dem Maße wie im ausgebildeten Zustande, nur in anderer Weise, voneinander unterschieden sind, dann läßt sich die Eizelle einer heute lebenden Tierart nicht als die Wiederholung des einfachsten Anfangsstadiums der unendlichen Vorfahrenkette bezeichnen.“ „Eine derartige Behauptung“, fährt Hertwig fort, „würde nur ein Anhänger der Lehre von der Artkonstanz machen können. Er würde sich damit auf den Standpunkt von Haller und von den Anhängern der alten Präformationstheorie stellen, nach welcher die unveränderlichen Arten einem übernatürlichen Schöpfungsvorgang ihr Dasein verdanken.“

Mit der Ansicht, „daß die Eizelle eine komplizierte Anlagsubstanz für das ausgebildete Tier ist“, läßt sich der Gedanke einer natürlichen Entwicklung der Organismen „nur durch die Annahme verbinden, daß die Eizelle in der Stammesgeschichte ebenfalls eine allmähliche Entwicklung, welche zu dem aus ihr hervorgehenden Endprodukt in Beziehung steht, hat durchmachen müssen, und daß sie dadurch aus einer Zelle mit wenigen und einfachen Anlagen zu einer unendlich und wunderbar komplizierten Anlagsubstanz geworden ist“. Demgemäß müssen wir zwei Entwicklungsreihen unterscheiden: 1. die Entwicklung der Artzelle, und 2. die sich periodisch wiederholende Entwicklung des vielzelligen Individuums aus der Artzelle, d. h. die einzelne Ontogenese.

Das „Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Eizustand einerseits und dem Verlauf und Endresultat der Ontogenese andererseits“ bezeichnet

Oskar Hertwig „als das ontogenetische Kausalgesetz und als den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt“.

Was für das Ei als Artzelle gilt, das gilt selbstverständlich auch für die ganze Reihe der aus dem Ei hervorgehenden Entwicklungsstadien. „Sie lassen sich ebensowenig als Wiederholungen einer Reihe ausgestorbener Ahnenformen bezeichnen, als die Eizelle eine Wiederholung des Anfangsstadiums ist.“ Auch gehen ja nicht die Endformen der Ontogenese, die ausgebildeten Formen ineinander über, wie die verschiedenen Entwicklungsstadien einer Ontogenese, sondern jedes Glied muß sich durch Keimzellen fortpflanzen. Schon deswegen ist ein Vergleich nicht ohne weiteres möglich. Der ganze Formenkreis, der von der befruchteten Eizelle zum ausgebildeten Organismus führt, muß in Betracht gezogen und zu einer Einheit zusammengefaßt werden, „dann läßt sich die Stammesgeschichte des Individuums einer Art mit einer Kette vergleichen, die sich aus einzelnen Gliedern — das sind die aneinanderschließenden, zahllosen Entwicklungskreise oder Ontogenien — zusammensetzt“.

Nachdem O. Hertwig so gezeigt hat, daß es unmöglich ist, die ontogenetischen Stadien eines Lebewesens als Wiederholung von Vorfahrenformen zu charakterisieren, führt er aus, warum auf der äußeren Ähnlichkeit embryonaler Formen höherer Tiere mit niederen Tierarten sich kein Schluß auf eine gemeinsame Abstammung beider begründen läßt. Der Schluß, daß alle Organismen von einer gemeinsamen, einzelligen Ahnenform abstammen müssen, weil sie in ihrer Entwicklung zuerst das Stadium einer Zelle durchlaufen, hat „gar keine Beweiskraft in sich; im Gegenteil hat a priori vor der monophyletischen Hypothese die polyphyletische eine viel größere Wahrscheinlichkeit für sich, die Hypothese, daß in größerer Zahl verschieden organisierte Urzellen während einer oder verschiedener Erdperioden zu wiederholten Malen auf natürlichem Wege entstanden sind“.

„Es ist wissenschaftlich nicht zulässig zu schließen, daß, weil die Säugetierembryonen vorübergehend eine Chorda bilden, sie deswegen von amphioxus- oder zylostomenartigen Vorfahren abstammen, oder weil sie in einer Embryonalperiode mit Schlundspalten ausgestattet sind, ihre Ahnen in der Klasse der Fische gesucht werden müssen. Denn die Fähigkeit zur Entwicklung einer Chorda, oder das Vermögen, Schlundspalten etc. zu bilden, sind überhaupt allgemein systematische Merkmale des ganzen Wirbeltierstammes.“ So kommt O. Hertwig geradezu zu dem berühmten Satze C. E. v. Baers: „Im Grunde ist also nie der Embryo einer höheren Tierform einer anderen Tierform gleich“, und er unterdrückt sogar im Zitat C. E. v. Baers Nachsatz „sondern nur ihrem Embryo.“

„Daß gewisse Formzustände in der Entwicklung der verschiedenen Tierarten mit so großer Konstanz und in prinzipiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt“ — nach ihm — „hauptsächlich daran, daß sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervor-bilden kann.“

Die Aufgabe der vergleichenden Anatomie ist weniger die Konstruktion phylogenetischer Hypothesen als die Feststellung der allgemeinen Bildungsgesetze, von welchen der Entwicklungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird. „Ihre Aufgabe ist prinzipiell die gleiche wie in Chemie und Physik, die Erforschung der Naturgesetze.“

Zum Schlusse hebt O. Hertwig hervor, daß durch seine Theorie der „Biogenese“, zu der sein ontogenetisches Kausalgesetz gehört, der alte, vielumstrittene Gegensatz zwischen Präformation und Epigenese ausgeglichen wird. Man könne in der natürlichen Entwicklung der Organismen ein präformistisches und ein epigenetisches Moment wohl unterscheiden. Den einzelnen Entwicklungszyklus vom Ei bis zum ausgebildeten Organismus könne man als eine Art von Präformation bezeichnen. „Präformiert ist gewissermaßen das einzelne Geschöpf in der Keimzelle, zwar nicht nach der Ansicht mancher Evolutionisten als verkleinertes Abbild mit seinen späteren Organen, aber doch, wie wir jetzt sagen, als Anlage; ist doch in der Organisation von Ei und Samenfaden der Ablauf des ontogenetischen Prozesses in artgemäßer Weise und auch in seinen feinsten individuellen Zügen festgelegt und gesichert.“

„Einen epigenetischen Charakter besitzt dagegen die historische Entstehung der Lebewesen in der Aufeinanderfolge der zusammengehörigen ontogenetischen Prozesse, denen die heutige Organismenwelt ihr Dasein verdankt. Denn eine moderne Deszendenztheorie kann sich den hypothetischen Vorgang nur in der Weise vorstellen, daß die ontogenetischen Prozesse, deren Endglieder die heute lebenden Geschöpfe sind, sich von einfachsten Anfängen an durch äußere und innere Ursachen immer komplizierter gestaltet haben.“

Das ist im wesentlichen der Inhalt des Schlußkapitels der Elemente. Die schwierigsten und höchsten Probleme, welche der biologischen

¹⁾ Vgl. Keibel, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines, Jena 1893 und 1895, in Schwalbes Morphologischen Arbeiten und Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines, Jena 1897.

²⁾ Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 7, Wiesbaden 1898.

⁴⁾ Es sei hier bemerkt, daß ich bereits 1893 (Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines, in G. Schwalbes Morphologischen Arbeiten, S. 4) hervorgehoben hatte, daß der Satz „die Ontogenie ist eine Wiederholung der Phylogenie“ so nicht haltbar sei, weil „das Endglied einer Entwicklungsreihe schon im ersten Gliede derselben mitbedingt, und zwar mechanisch bedingt ist“.

Forschung in Gegenwart und Zukunft gestellt sind, liegen darin umschlossen. Sie kommen hier bei der Kürze der Darstellung natürlich nicht zu der ihnen gebührenden Geltung, das gleiche kann man übrigens doch auch schon für die Darstellung der Elemente sagen. Der Anfänger wird, obwohl ja O. Hertwig ein anerkannter Meister des Stiles ist, sich wohl in diesem Kapitel nicht so ganz leicht zurecht finden. Er sowie jeder, der für diese Fragen ein lebhafteres Interesse gewinnt, sei recht ausdrücklich auf O. Hertwigs „Allgemeine Biologie“¹⁾ hingewiesen.

Jetzt noch einige Worte über die Bedeutung der Hertwigschen Stellungnahme. Diese ist sehr groß. Zunächst befreit sie die Wissenschaft von einer Fessel, denn zu einer solchen hatte sich Haeckels biogenetisches Grundgesetz in seiner dogmatischen Starrheit entwickelt. Gewiß, es gab eine ganze Zahl von Häretikern, und schon vor 20 Jahren habe ich zu diesen gehört; aber jeder einzelne mußte sich doch erst von der herrschenden Lehre wieder frei machen, und die Autoritäten standen ihm dabei im Wege. Jetzt werden diese Kräfte für positive Arbeit frei werden. Dann zeigt Hertwig, daß man den Tatsachen, wie sie heute vorliegen, doch auch mit einer anderen Formulierung gerecht werden kann. Ich selbst spreche in der Biologie ungern von Gesetzen, weil mir bei dem Ausdruck Naturgesetz die Fundamentalsätze der Physik und Chemie zunächst in den Sinn kommen und wir meiner Meinung nach doch noch recht weit davon entfernt sind, die „Gesetze“ der Biologie diesen an die Seite stellen zu können. Auch scheint mir O. Hertwig dem historischen Element, das nun doch einmal in der Entwicklungsgeschichte liegt, nicht voll gerecht zu werden. Hier bin ich orthodoxer als er; trotz all der Gefahren, welche phylogenetische Spekulationen in sich bergen und welche ich voll anerkenne, möchte ich ihnen eine größere Berechtigung einräumen, als Hertwig zu tun scheint. Ganz einverstanden bin ich mit Hertwigs Lehre von der Artzelle, und wenn z. B. Eugen Schultz in seinem schon zitierten Büchlein (S. 209) sagt: „Die Eizelle ist kein ‚ausgearbeitetes Kunstwerk‘ (O. Hertwig), sondern ein fast roher Stoff, der erst zum Kunstwerk umgestaltet wird durch Kräfte, die wir freilich noch nicht kennen“, oder „Wir haben keine Anlagen in der Eizelle zu erwarten, die Organisation der Eizelle wird selbst erst wieder jedesmal neu geschaffen“, so scheint mir Hertwigs Auffassung, auch ohne daß es langer Auseinandersetzungen bedarf, solchen Anschauungen gegenüber wohl zu bestehen. Nicht zur klaren Darlegung — ich sage nicht zur Entscheidung, denn dafür reichen auch trotz der neuesten Untersuchungen unsere Kenntnisse nicht²⁾ — ist die Frage von dem Verhältnis des Keimes zum Soma gebracht.³⁾ Eine kurze Darstellung der Frage wäre mir auch in den Elementen erwünscht gewesen. Doch ich eile zum Schluß. Gewiß, die Formulierung, welche O. Hertwig in seiner Theorie der Biogenese und in seinem ontogenetischen Kausalgesetz gegeben hat, wird nicht die letzte sein, welche der grübelnde Menscheng Geist finden wird, aber sie räumt alte Hindernisse hinweg, entspricht dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse und regt zu neuer Forschung und zu neuem Fortschritt an; sie wird daher stets ihren ehrenvollen Platz in der Geschichte der Naturwissenschaft behaupten.