

total intensity. By this we mean all types of particles or rays whose origin may be traced to the incoming primary cosmic radiation. In the endeavor to establish a relationship between cosmic radiation and carcinogenesis, it may be well to keep in mind the various types of particles and rays that occur in the secondary radiation which is incident at the earth's surface, and to remember that their frequency distribution with respect to altitude, latitude, and absorbing or shower producing material may be quite different from that manifested by the total radiation.

(Vide addendum p. 284)

In conclusion, we should like to express our appreciation and gratitude to Professor G. DE HEVESY and Drs. L. J. MULLINS, J. OTTESEN, K. ZERAHN, and W. F. G. SWANN for reading the manuscript and offering advice.

Zusammenfassung

Es wird versucht, die Krebssterblichkeit in verschiedenen Orten und Ländern mit der dort vorhandenen Intensität der kosmischen Strahlen in Verbindung zu bringen. Gewisse klinische Faktoren beeinflussen allem Anschein nach die offensichtliche Abhängigkeit der Krebssterblichkeit von der geographischen Breite und damit von der Stärke der kosmischen Strahlen. Im Hinblick auf neuere experimentelle Ergebnisse (Erzeugung von kosmischen Strahlenschauern unter Blei und Krebskrankungen) wird auf den Zusammenhang zwischen Krebssterblichkeit und «percent urbanity» hingewiesen. Die Häufigkeit bestimmter Krebsarten ist indessen, das muß betont werden, von der geographischen Breite vollkommen unabhängig. Bei der Auswertung des angeführten Materials ist einige Vorsicht notwendig; definitive Schlußfolgerungen sind noch nicht möglich. Es werden Vorschläge zum Ausbau dieser Forschungen gemacht.

Das organische Wachstum und seine Gesetzmäßigkeiten

Von LUDWIG VON BERTALANFFY¹, Wien

1. Einleitung

Daß Pflanzen, Tiere und Menschen wachsen, ist eine banale Tatsache; daß nicht nur die Bäume nicht in den Himmel wachsen, sondern daß das Wachstum auch bei Tier und Mensch eine Grenze findet, ebenfalls. Fragen wir in der Physiologie über das Problem des Wachstums nach, so berichtet sie uns eine Fülle von Tatsachen über *Beeinflussungen* des Wachstums, wie sie beispielsweise durch die Ernährung, die Temperatur, den Lebensraum eines Organismus, insbesondere aber durch Wirkstoffe, wie Hormone und Vitamine, bedingt sind. Aber die Physiologie ist bisher kaum der Frage nähergetreten, welches denn die Gründe des Wachstums *als solches* sind. Das Wachstum beruht auf der Fähigkeit der Assimilation durch die einzelnen Zellen und den Gesamtorganismus; aber warum hört es schließlich auf? Das kann nicht an den Zellen liegen; wir wissen ja, daß in der Gewebekultur tierische Zellen unbegrenzt leben, wachsen und sich teilen können. In der Physiologie finden wir bisher kaum eine Erklärung für das Wachstum, außer dem Hinweis auf einen recht mysteriösen «Wachstumstrieb», und in führenden Darstellungen und Lehrbüchern lesen wir Sätze wie etwa: «Ebensowenig wie wir etwas über die Ursachen des Wachstums wissen, ebenso unerklärlich bleibt uns schließlich seine Abnahme im Alter», oder: «Die innere Ursache des Wachstums ist unbekannt».

Eine recht unbefriedigende Antwort auf eine Frage, die zweifellos ein grundlegendes Phänomen des Lebens betrifft. Wir wollen ihr eine zweite, nicht weniger unbequeme Frage anschließen. Die Organismen treten uns als eine Fülle unzähliger Gestalten des Tier- und Pflan-

zenreichs entgegen. Mit dieser Formenfülle setzt sich die Biologie in verschiedener Weise auseinander. Sie beschreibt und ordnet sie in der Morphologie, sie untersucht diese Gestalten im Hinblick auf die Funktionen, welche sie leisten, in der physiologischen Anatomie, sie lehrt sie uns in ihrer keim- und stammesgeschichtlichen Entwicklung usw. verstehen. An einem bestimmten Punkt bleiben wir jedoch unbefriedigt. Die organischen Formen scheinen sich einer *quantitativen Analyse* zu entziehen; wir können anscheinend ihre Vielfalt nur beschreiben, nicht aber exakt faßbare Gesetzmäßigkeiten für sie aufstellen.

Wachstum und Gesetze der organischen Formen — damit sind zweifellos zwei grundlegende Probleme des Lebendigen angegeben. Ist die eben angedeutete Resignation nun notwendig, oder vermögen wir doch Wege ausfindig zu machen, diese Probleme einer gedanklichen und damit schließlich auch praktischen Beherrschung zugänglich zu machen? In der Tat vermag die Forschung den genannten Problemen auf verschiedenen Wegen, die im folgenden skizziert seien, näherzukommen. Soweit nicht anders angegeben, beruht die folgende Darstellung auf den Arbeiten des Verfassers und seiner Mitarbeiter¹.

Wir wollen mit einer ganz allgemeinen Feststellung beginnen. Die Formen, in denen uns das Lebendige gegenübertritt, sind nur äußerlich beständig und gleich-

¹ L. V. BERTALANFFY, Roux' Arch. 131, 613 (1934); Human Biol. 10, 181 (1938); Roux' Arch. 140, 81 (1940); Biol. generalis (Wien) 15, 1 (1941); (mit M. RELLA) Roux' Arch. 141, 33 (1941); Biol. Zbl. 61, 510 (1941); (mit I. MÜLLER) Riv. Biol. 35, (1943); Z. vergl. Physiol. 30, 139 (1943); Biol. Zbl. 63, 446 (1943); Forsch. u. Fortschr. 19, 13 (1943); Z. Rassenkde. 13, 277 (1943); (mit O. HOFFMANN-OSTENHOF und O. SCHREIER) Nature 158, 948 (1946); Mh. Chem. 79 (1948); (mit O. SCHREIER) Österr. Zool. Z. (im Druck).

¹ Zoologisches Institut der Universität Wien.

bleibend; in Wirklichkeit sind sie Ausdruck eines immerwährenden Geschehensflusses; sie *sind* nicht, sie *geschehen*. Jede organische Form beharrt in einem ständigen Wechsel ihrer Bestandteile; durch den Stoffwechsel, worin der Organismus steht, sind seine Baubestandteile von einem Zeitpunkt zum anderen nicht mehr die gleichen. Forschungen der letzten Jahre, die sich moderner physikalisch-chemischer Hilfsmittel, der Einführung des schweren Wassers und radioaktiver Isotope der Bauelemente des Organismus, bedienen (vgl. besonders die Untersuchungen von SCHOENHEIMER und Mitarbeitern, Zusammenfassung bei v. BERTALANFFY¹, 1942, S. 185 ff.), haben gezeigt, daß dieses »Stirb und Werde« im Organismus mit einer früher kaum angenommenen Geschwindigkeit erfolgt. Wir finden diesen ständigen Wechsel der Baubestandteile auf allen Niveaus der biologischen Organisation. In der Zelle geht eine fortwährende Zerstörung ihrer Baumaterialien vor sich, in der sie als Ganzes beharrt. In vielzelligen Organismen sterben fortwährend Zellen ab und werden durch neue ersetzt. Der Prozeß der physiologischen Regeneration, beispielsweise der Haut oder der Drüsen, worin Zellen immer wieder abgestoßen werden, zeigt anschaulich, wie die Form durch einen Prozeß getragen wird. So erscheint jedes organische Gebilde, von einem bestimmten Standpunkt aus betrachtet, als beständig, als stationär; gehen wir aber einen Schritt tiefer, so finden wir, daß diese Beharrung einen ständigen Wechsel der nächstuntergeordneten Teile bedeutet: der chemischen Komponenten in der Zelle, der Zellen im vielzelligen Organismus usw.

Mit dieser allgemeinen Erkenntnis ist sozusagen eine Schlüsselstellung gewonnen, von der aus wir die eingangs erwähnten Probleme aufröhlen können. Wir können die organischen Formen nicht nur als Ausdruck eines Bauplans, in Hinblick auf ihre Funktionsbezogenheit und als etwas keim- und stammesgeschichtlich Gewordenes betrachten, sondern auch als Ausdruck eines geordneten Geschehensflusses, eines geordneten Systems von Kräften. Diese Betrachtungsweise mögen wir als die einer *dynamischen Morphologie* (v. BERTALANFFY²) bezeichnen, und wir werden sehen, daß sich von hier aus zunächst die Frage nach den Grundlagen des Wachstums als solchem wie auch die der organischen Formen aufhellen läßt.

2. Das Wachstum des Organismus als eines Ganzen

Betrachten wir zunächst eine typische Kurve des zeitlichen Wachstumsverlaufs, z.B. eines Fisches (Abb. 1), so zeigt diese Kurve eine sehr charakteristische Gestalt. Beim Längenwachstum finden wir, daß die Länge des Fisches zuerst rasch zunimmt; diese Zunahme verringert sich allmählich. Einen anderen Charakter trägt das Gewichtswachstum. Das Gewicht des Fisches

nimmt am Anfang langsam zu, dann folgt eine Zeit rascher Zunahme, die sich endlich wiederum verlangsamt. Die Kurvenform zeigt daher beim Längenwachstum ein einfaches Abklingen, beim Gewichtswachstum hingegen S-Form, wobei der Übergang von zunehmender zu abnehmender Wachstumsgeschwindigkeit, der Wendepunkt der Kurve, bei etwa einem Drittel des schließlich erreichten Endgewichtes liegt. Dies ist, wie

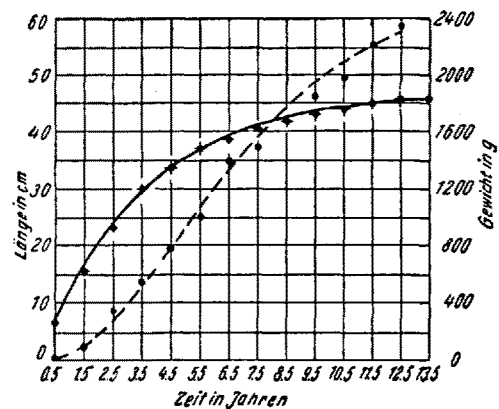


Abb. 1. Der typische Verlauf der Wachstumskurven bei Wirbeltieren. Wachstum des Brachsen, *Abramis brama*. (Nach v. BERTALANFFY¹).

— Längenwachstum, ---- Gewichtswachstum. Die ausgezogenen Kurven sind nach den im Text erwähnten Wachstumsgesetzen berechnet, die sich aus den dort ausgeführten Überlegungen ergeben. Die Form dieser Wachstumsgesetze ist für das Längenwachstum:

$$l = L - (L - l_0) e^{-kt};$$

für das Gewichtswachstum:

$$g = \left[\sqrt[3]{G} - \left(\sqrt[3]{G} - \sqrt[3]{g_0} \right) e^{-kt} \right]^3.$$

l, g Länge bzw. Gewicht zur Zeit *t*; *L, G* Endlänge bzw. Endgewicht; *l₀, g₀* Anfangslänge bzw. Anfangsgewicht; *k* Konstante des Abbaustoffwechsels; *e* Basis der natürlichen Logarithmen.

gesagt, der am meisten verbreitete Fall des Wachstums. Allerdings werden wir später sehen, daß es auch andere Typen des Wachstums gibt.

Wie ist dieser charakteristische Verlauf des Wachstums zu erklären? Der Organismus erhält sich, wie wir sagten, in einem ständigen Wechsel seiner Bestandteile. Fortwährend geht organisches Baumaterial durch natürliche Abnutzung zugrunde. Fortwährend werden andererseits Materialien in den Organismus eingeführt, die im Betriebsstoffwechsel teilweise dazu dienen, in rascher Verbrennung die Energien zu liefern, deren der Organismus zur Erhaltung seiner Leistungen, zur Bewegung, Drüsensekretion usw., bedarf, die aber andernteils zum Wiederaufbau von Körpersubstanz verwendet werden. Der Organismus wächst, wenn der Aufbau von Baumaterialien den Abbau überwiegt; er geht in einen stationären Zustand über, wenn beide Prozesse ins Gleichgewicht kommen.

Natürlich sind diese Prozesse des Stoffwechsels von einer ungeheuren Kompliziertheit. Für eine quantitative Analyse des Wachstums können wir jedoch mit Bilanz-

¹ L. v. BERTALANFFY, Theoretische Biologie, 2. Bd., Stoffwechsel, Wachstum (Berlin 1942).

² L. v. BERTALANFFY, Biol. generalis (Wien) 15, 1 (1941).

¹ L. v. BERTALANFFY, Roux' Arch. 131, 613 (1934).

werten rechnen, wie dies ja auch in der Physiologie des Stoffwechsels und der Ernährung geschieht, wenn etwa der Gesamtstoffwechsel eines Tieres durch die Bestimmung seiner Atmung oder seiner Kalorienproduktion gemessen wird, ohne daß die tatsächlich unübersehbaren Prozesse des intermediären Stoffwechsels in die Rechnung eingesetzt werden könnten oder müßten. Wir wollen das eben Gesagte in einem mathematischen Ausdruck formulieren:

$$\frac{d\,y}{d\,t} = \eta\,y^n - \kappa\,y^m.$$

(1)

In Worten: die Veränderung der Körpermasse *y* ist gegeben durch die Differenz zwischen den Prozessen aufbauender und jenen abbauender Art; η und κ sind Konstanten des Auf- bzw. Abbaues, die für die betreffende Art charakteristisch sind; die Exponenten *n* und *m* besagen, daß Auf- und Abbau irgendwelchen Potenzen des Körpergewichtes *y* proportional seien. Diese Formulierung enthält kaum eine Hypothese.

Um diesen allgemeinen Ausdruck für die Erklärung und Berechnung des Wachstums anwenden zu können, müssen wir zunächst nähere Rechenschaft über die Abhängigkeit der Ab- und Aufbaufunktionen von der Körpergröße ablegen. Wir beschränken unsere Erwägungen auf das Wachstum von Tieren und Mikroorganismen. Bei der grünen Pflanze liegen die Verhältnisse anders. Was zunächst die Abbauprozesse anbelangt, so sind diese durch die physiologisch ständig erfolgende Zerstörung von Zellteilen, Zellen und Geweben bedingt: jede lebende Zelle unterliegt durch die in ihr wirksamen Zellfermente einer allmählichen Zerstörung; sichtbar finden wir Abnutzung der äußeren Haut, von Haaren und anderen Anhangsgebilden, Zugrundegehen von Epithelien der inneren Organe, Verlust von Körpersubstanz durch Drüsensekretion, Zugrundegehen von Blut usw. Wir fassen diese Abbauprozesse zusammen in der sog. Abnutzungsquote von RUBNER. Quantitativ kommt hier vor allem der Verlust eiweißartiger Bestandteile in Betracht; die Abnutzungsquote kann daher als Eiweiß- oder Stickstoffwechsel gemessen werden. Die physiologische Erfahrung zeigt, daß, zumindest in einer guten ersten Annäherung, die Abnutzungsquote oder der Verlust an körpereigener Bausubstanz einfach proportional ist dem Körpergewicht, d. h. in der Zeiteinheit geht ein annähernd konstanter Bruchteil des jeweiligen Körpergewichts verloren. Zum Beispiel findet man beim Menschen bei Beobachtung des Eiweißverlustes im Hunger, daß pro Kilogramm Körpergewicht etwa 1 g Eiweiß täglich verlorengeht. Da also die Abnutzung einfach proportional dem Körpergewicht gesetzt werden kann, können wir in unserer Gleichung (1) den Exponenten *m* einfach gleich 1 setzen.

Anders verhält es sich mit den Prozessen des *Aufbaues*. Dieser wird im allgemeinen durch gewisse Oberflächen im Körper reguliert. Wir werden auf die Gründe dafür sogleich zurückkommen. Vorläufig kann folgen-

Tabelle I
Stoffwechseltypen und Wachstumstypen

A. Die Aufbauprozesse sind abhängig von der Resorption bzw. den resorbierenden Oberflächen.

- a) Mikroorganismen:
1. Fall proportionalen Wachstums: Linear- und Volumenwachstumskurve wie unter B I: Kugelbakterien, Hefe.

2. Fall ausschließlichen Längenwachstums: Linear- und Volumenwachstumskurve exponentiell: Stäbchenbakterien.

b) Wahrscheinlich Turbellarien.

B. Die Aufbauprozesse sind abhängig von der Atmung.

Stoffwechseltypus	Wachstumstypus	Beispiele
I. Die Atmung ist von der Oberfläche abhängig.	a) Linearwachstum: Die Wachstumskurve geht <i>ohne Wendepunkt</i> in allmählicher Abflachung einem Endwert (stationärer Zustand) zu. b) Gewichtswachstum: Die Wachstumskurve ist <i>S-förmig</i> mit einem Wendepunkt bei etwa einem Drittel des Endgewichtes und geht einem Endwert (stationärer Zustand) zu.	Fische, Säugtiere
II. Die Atmung ist von der Masse abhängig.	Die Linear- und Gewichtswachstumskurve ist <i>exponentiell</i> . Das Wachstum geht nicht einem stationären Zustand zu, sondern ist an sich unbegrenzt und erscheint nur durch Metamorphose, jährliche Zyklen und dgl. abgebrochen.	Insektlarven, Orthopteren, Heliciden
III. Die Atmung steht zwischen Oberflächen- und Gewichtsabhängigkeit.	a) Linearwachstum: Die Wachstumskurve <i>mit Wendepunkt</i> geht einem Endwert zu. b) Gewichtswachstum: Die Wachstumskurve ist <i>S-förmig</i> und ähnlich der unter 1 b.	Planorbiden

des festgestellt werden. Wenn ein Körper, ohne seine Form zu ändern, an Größe zunimmt, so nehmen seine Oberflächen verhältnismäßig weniger zu als das Volumen: je kleiner ein Körper ist, desto größer ist im Verhältnis seine Oberfläche, wie man sich durch den Vergleich einer Semmel mit einem großen Brotlaib leicht klarmachen kann; bei der Semmel gibt es, im Verhältnis zur Schmolle, mehr Rinde, d. h. Oberfläche. Solange also ein wachsender Organismus klein ist, sind die für den Aufbau verantwortlichen Flächen im Verhältnis zum Volumen und zur Körpermasse groß; daher baut das Tier mehr auf, als es verbraucht, und er-

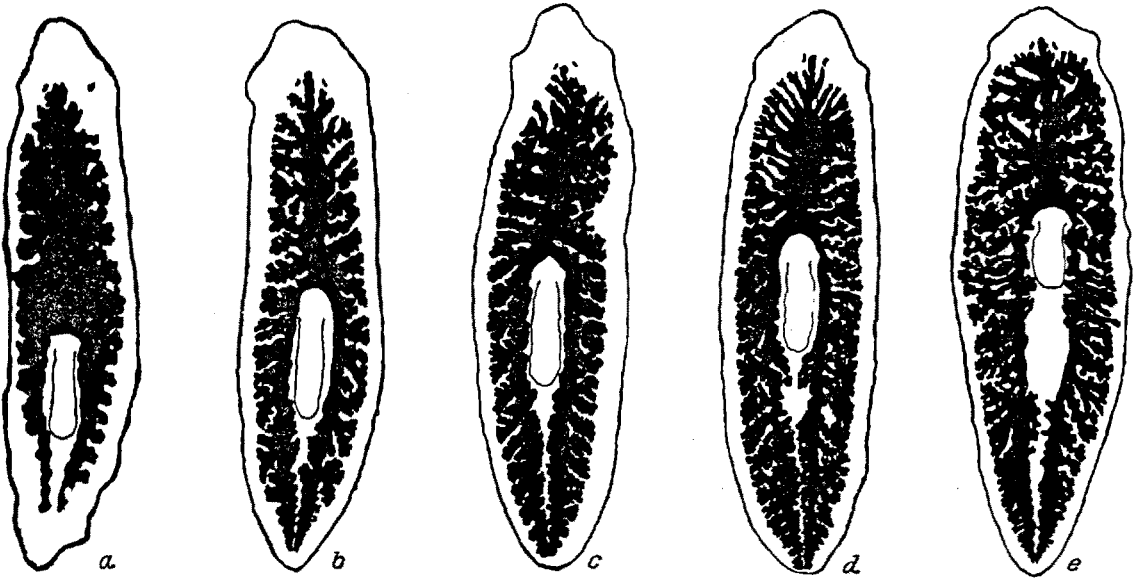


Abb. 2. Konstanz des Verhältnisses Darmfläche/Außenfläche bei *Planaria maculata*. Verschieden große Tiere (Gewicht g 0,04, 1,6, 3,5, 9, 19,5 mg) in gleicher Länge dargestellt. Trotz Zunahme der Körpergröße über drei Größenordnungen und zunehmender Darmverzweigung bleibt das Verhältnis Darmfläche/Außenfläche konstant und beträgt nach den Messungen etwa 73 %, d.h. die Größe der für die Nahrungsresorption dienenden Oberflächen nimmt im Verhältnis zum Körpergewicht progressiv ab. (Nach v. BERTALANFFY¹).

übrigt so einen Überschuß für das Wachstum. Wenn sich aber die Körpermasse vermehrt, so bleiben die Oberflächen im Verhältnis zum Volumen zurück; daher nimmt der Überschuß, der dem Organismus für das Wachstum bleibt, allmählich ab. Schließlich kommt es zu einem stationären Zustand, worin der Aufbau nur die Abnutzungsquote deckt, der Organismus erübrigt nichts mehr für das Wachstum, er ist «erwachsen» (HESSE²). Das eben Gesagte läßt sich mathematisch formulieren; wir erhalten auf diese Weise exakt gefaßte mathematische Gesetze des Wachstumsverlaufes. Die Ableitung ergibt automatisch und quantitativ jene charakteristischen Kurvenverläufe, die wir in Abb. 1 für Längen- und Gewichtswachstum kennenlernten, und wir sind in der Lage, mit Hilfe dieser Gesetze das Wachstum eines Tieres exakt zu berechnen, ja bei Kenntnis der notwendigen Konstantenwerte vorauszusagen.

Nun müssen wir zu der offengelassenen Frage zurückkehren, warum die Aufbauprozesse von einer Oberfläche abhängig sind. Eine genauere Untersuchung zeigt, daß es eine ganze Anzahl von verschiedenen Typen des Wachstums gibt. Was wir an solchen bisher kennen, ist in Tabelle I zusammengefaßt. Die folgende Darstellung muß sich auf Hervorhebung der grundsätzlichen Züge beschränken, während im einzelnen auf die Originalpublikationen hingewiesen sei.

Zunächst ein Beispiel, wo die *relative Abnahme der Körperflächen*, welche die Nahrungsaufnahme besorgen und damit für den Aufbau verantwortlich sind, quantitativ festgestellt werden konnte. Die Strudelwürmer

besitzen einen schön verästelten Darm, dessen Oberfläche durch geeignete Methoden ausgemessen werden kann. Diese Messung zeigt folgendes: wenn die Tiere an Körpergewicht von einigen Hundertstelmilligramm bis zu etwa 20 mg zunehmen, so wird der Darm zunehmend länger und reicher verästelt; aber das Verhältnis der Größe der Darmoberfläche zur Außenoberfläche bleibt weitgehend konstant (Abb. 2), d.h. die die Nahrung resorbierenden Flächen nehmen im Verhältnis zur Körpermasse in ungefähr gleichem Verhältnis ab wie die äußere Oberfläche eines beim Wachstum seine Form nicht verändernden Körpers, obgleich allerdings jene Oberflächen hier nicht einfach durch die äußeren Oberflächen, sondern durch die komplizierte innere Oberfläche des sich in seiner Gestalt wesentlich verändernden Darmes vertreten sind. Diese Abnahme der resorbierenden Darmflächen im Verhältnis zum Volumen kann als die Grundlage für die allmähliche Verlangsamung und schließlich Einstellung des Wachstums betrachtet werden.

Komplizierter, aber besonders interessant sind die Verhältnisse, die wir bei höher organisierten Tieren vorfinden. Zu ihrem Verständnis muß etwas weiter ausgegriffen werden.

Die Physiologie hat sich vielfach mit der Frage beschäftigt, in welchem Verhältnis der Energiestoffwechsel eines Tieres zur Körpermasse steht. Grundlegend ist hier die sog. Oberflächenregel des Stoffwechsels von RUBNER. Sie besagt, daß der Energiewechsel oder die Atmung, die als Verbrauch von Sauerstoff, Produktion von Kohlensäure oder Kalorien gemessen werden kann, im allgemeinen nicht mit dem Gewicht, sondern nur mit der Oberfläche des betreffenden Organismus

¹ L. V. BERTALANFFY, Roux' Arch. 140, 81 (1940).

² R. HESSE, Über Grenzen des Wachstums (Jena 1927).

Tabelle II
Hundeversuch von RUBNER

Körpergewicht in Kilogramm	Kalorienabgabe pro Kilogramm	Kalorienabgabe pro m ² Körperoberfläche
3,1	85,8	1909
6,5	61,2	1073
11,0	57,3	1191
17,7	45,3	1047
19,2	44,6	1141
23,7	40,2	1082
30,4	34,8	984

ansteigt. Da kleine Tiere relativ größere Oberflächen haben als große, erscheint bei diesen die Atmung relativ höher als bei jenen. Wie das klassische, in Tabelle II wiedergegebene Beispiel zeigt, nimmt die Kalorienzahl pro Gewichtseinheit mit steigender Größe ab, bleibt aber konstant, wenn sie auf die Einheit der Körperoberfläche bezogen wird. RUBNER hat dieses Prinzip zunächst für Säugetiere aufgestellt und aus den Verhältnissen der Wärmeregulation erklärt: Da bei allen Warmblütern die Körpertemperatur etwa 37°C beträgt, da weiterhin der Wärmeverlust durch die Körperoberfläche stattfindet, so muß die Energieproduktion der Körperoberfläche proportional sein. Weitere Untersuchungen (v. BERTALANFFY, v. BERTALANFFY-MÜLLER¹, hier auch Angabe und Verwertung der sonstigen Literatur) lehrten jedoch zweierlei: erstens, daß die Oberflächenregel des Energiwechsels auch für viele kaltblütige Organismen zutrifft, so daß sie als solche in weitem Umfange gültig, die von RUBNER gegebene Erklärung jedoch zu eng ist, denn bei einem Kaltblüter fällt die Bluterwärmung des Körpers und damit die Wärmeregulation weg. Zweitens aber stellt die Oberflächenregel nur einen der möglichen Fälle, allerdings den verbreitetsten und wegen seines Zutreffens bei Wirbeltieren wichtigsten dar. Neben ihm kommen aber noch andere Formen der Größenabhängigkeit des Energie-stoffwechsels vor. Wir gelangen so zur Aufstellung von *Stoffwechseltypen* in Hinblick auf die Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße.

Wie es verschiedene Stoffwechseltypen gibt, so gibt es auch verschiedene *Wachstumstypen*. Den meistverbreiteten Fall der Wachstumskurve haben wir bereits besprochen; aber es gibt auch andere Typen des Wachstumsverlaufes. Es ist nun gelungen, zwischen Stoffwechseltypen und Wachstumstypen einen *bindenden Zusammenhang* aufzufinden, *der einerseits eine Erklärung und eine streng faßbare Gesetzmäßigkeit für jenes biologische Grundphänomen, andererseits die Grundlegung einer vergleichenden Physiologie des Wachstums ermöglicht*.

Die Untersuchung lehrte nämlich, daß die Atmung als der limitierende Faktor für die Aufbauprozesse an-

zusehen sei. Wie angedeutet, steht die Atmung bei verschiedenen Tiergruppen in verschiedenem Verhältnis zum Körpergewicht. Setzen wir in die Grundformel (1) für die Konstante *n*, welche die Abhängigkeit des Aufbaues von der Körpermasse angibt, den aus der Größenabhängigkeit der Atmung gefundenen Wert ein, so ist es möglich, aus dem Stoffwechseltypus eines Tieres, in Hinblick auf die Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße, den Wachstumstypus *vorauszusagen*. Die-

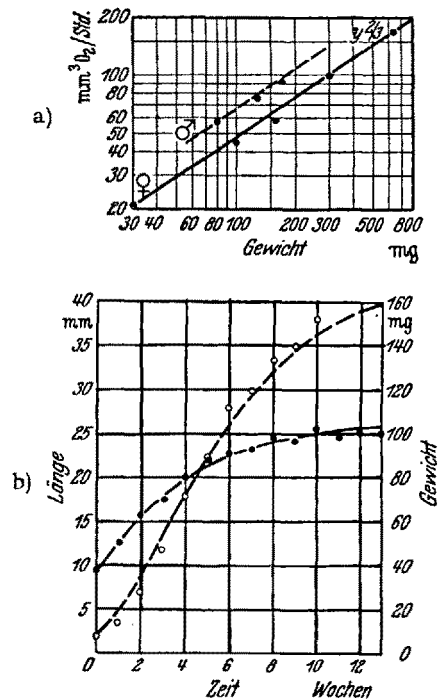


Abb. 3. Stoffwechsel und Wachstum bei dem Zahnkarpfen *Lebistes reticulatus*.

a) Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße in allometrischer Darstellung (nach v. BERTALANFFY und I. MÜLLER¹); b) Wachstumskurven (♂) (nach v. BERTALANFFY²). — Längenwachstum, - - - - - Gewichtswachstum.

se Prophezeiung hat sich in sämtlichen bisher untersuchten Fällen restlos bestätigt, und wir haben bisher drei Stoffwechsel- und ihnen entsprechende Wachstumstypen unterschieden.

Die Form der Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße kann am besten durch eine allometrische Darstellung (vgl. S. 263) festgestellt werden: Wird die Atmungsgröße logarithmisch gegenüber dem Körpergewicht aufgetragen, so erhält man eine gerade Linie, deren Neigung (tg des mit der Abszisse gebildeten Winkels) jene Abhängigkeit sofort erkennen läßt ($\text{tg } \alpha = \frac{2}{3}$ bei Oberflächen-, $\text{tg } \alpha = 1$ bei Gewichtsabhängigkeit).

Der *erste Typus* gilt für die Wirbeltiere. Bei ihnen ist, wie schon erwähnt, die Atmung proportional einer Oberfläche (oder der $\frac{2}{3}$ -Potenz des Gewichtes) (Abb. 3a). In diesem Falle ergibt sich aus der Grundgleichung

¹ L. v. BERTALANFFY, Biol. Zbl. 61, 510 (1941); Forsch. u. Fortschr. 19, 13 (1943); (mit I. MÜLLER) Riv. Biol. 35 (1943); Z. vergl. Physiol. 30, 139 (1943); Biol. Zbl. 63, 446 (1943).

¹ L. v. BERTALANFFY-I. MÜLLER, Riv. Biol. 35 (1943).

² L. v. BERTALANFFY, Human Biol. 10, 181 (1938).

des Wachstums (1) der uns schon von den Fischen her bekannte Wachstumsverlauf (Abb. 1. u. 3b). Ohne auf die mathematischen Ableitungen einzugehen, ersehen wir aus der Betrachtung der Wachstumskurve bereits deren beide wichtigste Kennzeichen: 1. das Wachstum geht einem stationären Zustand zu, 2. die Wachstumskurven für Gewicht und Länge sind charakteristisch verschieden; die erstere hat einen Wendepunkt an einer bestimmten Stelle, nämlich bei ungefähr $\frac{1}{3}$ (genau 29,6%) des Endgewichtes, die letztere zeigt einfach exponentielles Abklingen. Zahlreiche Beispiele der numerischen Berechnung, welche zeigen, wie genau die erwähnten Wachstumsgesetze eine Berechnung erlauben, finden sich in den erwähnten Arbeiten.

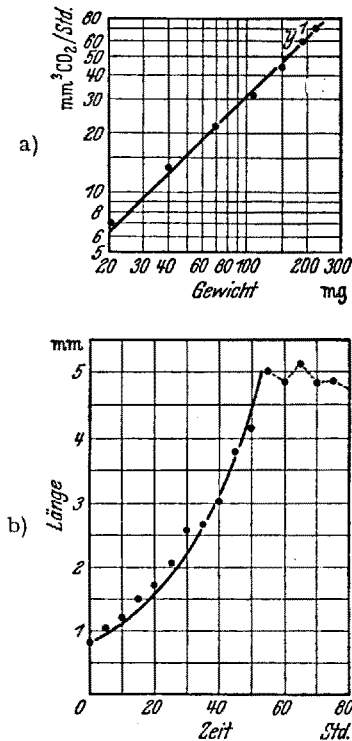


Abb. 4. Stoffwechsel und Wachstum bei Insektenlarven. a) Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße bei der Mehlkäferlarve (nach v. BERTALANFFY und MÜLLER¹); b) Wachstum der Larven von *Drosophila* (nach Daten von ALPATOV aus: v. BERTALANFFY²).

Nicht immer ist indes die Atmung von der Oberfläche abhängig. Z. B. findet man bei Insektenlarven und Landschnecken (vgl. dazu auch LIEBSCH³, KITTEL⁴), daß im Gegensatz zur RUBNERSchen Regel die Atmung nicht der Oberfläche, sondern einfach der Masse proportional ist (Abb. 4a). In diesem Falle haben wir einen zweiten Wachstumstypus zu erwarten. Wenn nämlich die Atmung, und damit der Aufbau, mit einer Oberfläche geht, der Abbau aber mit dem Gewicht, dann holt schließlich, wie wir sahen, der Abbau den

Aufbau sozusagen ein, und es kommt zur Abnahme und endlich zur Einstellung des Wachstums. Hält aber nicht nur der Abbau, sondern auch der von der Atmung abhängige Aufbau mit dem Gewicht Schritt, dann laufen beide Vorgänge sozusagen im Gleichschritt; wird mit steigender Körpergröße der Abbau größer, so wird dies auch der Aufbau; es kommt also gar nicht dazu, daß der Abbau den Aufbau einholt, mit anderen Worten, das Wachstum ist an sich überhaupt unbegrenzt, ja seine Geschwindigkeit nimmt zu, je größer der Organismus bereits geworden ist. So merkwürdig es klingt: genau der ausgeführte Fall, den wir bei Insektenlarven und Schnecken theoretisch erwarten müssen, trifft bei diesen auch tatsächlich zu. Wir können dies unmittelbar aus den Wachstumskurven ersehen (Abb. 4b). Beim ersten Typus, z. B. einem Fisch, wird die Zunahme an Länge oder Gewicht pro Zeiteinheit mit steigender Körpergröße kleiner, bei den Insektenlarven hingegen wird sie immer größer; es kommt daher auch nicht zu einem allmählichen Erlöschen des Wachstums und zum Eintritt in einen stationären Zustand. Ein recht beunruhigender Sachverhalt: wenn beispielsweise das Wachstum einer Mehlkäferlarve niemals abnimmt, so muß das Tier doch endlich groteske Dimensionen erreichen! Wir müssen antworten: das Wachstum nimmt hier tatsächlich nicht ab; wohl aber wird es abgebrochen durch eine tiefgreifende Krise, die bei der Insektenlarve durch die Metamorphose repräsentiert wird. Es besteht also keine Gefahr, daß das Wachstum nicht auch beim Mehlwurm seine Grenzen finde, wohl aber liegt hier ein ganz anderer Wachstumstypus vor als etwa beim Wirbeltier. Diese Wachstumstypen sind aus der Gestalt der Kurven sofort zu ersehen; sie werden durch die Eigenart der Stoffwechselverhältnisse erklärt, und theoretisch gefordert.

Schließlich wurde im Verlaufe unserer Untersuchungen noch ein dritter Typus gefunden. Bei Süßwasserschnecken, wie *Planorbis* und *Limnaea*, ist nämlich die Atmung weder von einer Oberfläche wie beim Fisch noch vom Körpergewicht wie bei der Insektenlarve abhängig; sie steht vielmehr zwischen diesen Formen der Abhängigkeit ungefähr in der Mitte (Abb. 5a). Die Aufwindung dieser «Extratour» der Wasserpulmonaten bereitet naturgemäß erhebliches Unbehagen. Welche Form der Wachstumskurve ist hier theoretisch zu fordern? So wurde zunächst ausgerechnet, wie nach der Theorie diese Schnecken wachsen sollten (v. BERTALANFFY¹). Es wurde folgendes gefunden: Wenn die erwähnten Tiere den ange deuteten Stoffwechseltyp zeigen, so müssen sie einen dritten Wachstumstyp aufweisen; wie beim ersten Typ, muß das Wachstum einem stationären Zustand zustreben; zum Unterschied von jenem aber soll nicht nur die Gewichts-, sondern auch die Längenwachstumskurve einen Wendepunkt, also S-Form zeigen. Sozusagen ein Experimentum

¹ L. v. BERTALANFFY-I. MÜLLER, Riv. Biol. 35 (1943).
² L. v. BERTALANFFY, Theoretische Biologie, 2. Bd., Stoffwechsel, Wachstum (Berlin 1942).
³ W. LIEBSCH, Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. 46, 161 (1929).
⁴ A. KITTEL, Z. vgl. Physiol. 28, 533 (1941).

¹ L. v. BERTALANFFY, Biol. Zbl. 61, 510 (1941).

crucis für die Theorie, denn es gilt, aus dem neugefundenen Stoffwechselverhalten eine bisher nicht bekannte oder mindestens nicht beachtete Form des Wachstums vorauszusagen. Tatsächlich stimmt die Voraussagung auch hier, denn bei Prüfung der Wachstumskurven wurde genau jene Kurvenform vorgefunden, die aus der Rechnung vorausgesagt worden war (Abb. 5b).

So können wir zusammenfassen: Bei verschiedenen Tiergruppen, als deren Repräsentanten erstens Wirbeltiere, zweitens Insektenlarven und Landschnecken, drittens Wasserpulmonaten gelten können, finden wir verschiedenes Stoffwechselverhalten. Diesen Verschiedenheiten entsprechen Verschiedenheiten in der Wachstumskurve, und zwar genau in der Weise, wie es auf Grund ihres Stoffwechselverhaltens abgeleitet werden konnte.

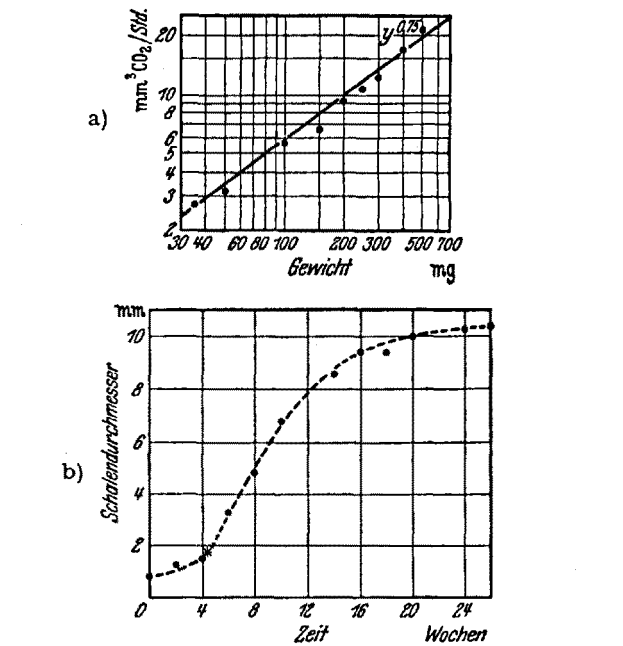


Abb. 5. Stoffwechsel und Wachstum bei *Planorbis* sp.
a) Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße (nach v. BERTALANFFY und MÜLLER¹); b) Wachstumskurve (lineares Wachstum) (nach v. BERTALANFFY²). Der theoretische Wendepunkt ist mit * bezeichnet.

So erscheint der eine Teil der hier zusammengefaßten Wachstumstheorie bewiesen, daß nämlich die Aufbauvorgänge von der Atmung gesteuert werden. Aber auch der zweite Teil, nämlich die Bedeutung der Abbauprozesse, läßt sich physiologisch beweisen. Aus der Wachstumskurve eines Tieres kann auf Grund der erwähnten Wachstumsgesetze sein Abbaustoffwechsel, seine Abnutzungsquote, rechnerisch bestimmt werden. Diese errechneten Werte wurden in einer Reihe gut untersuchter Fälle als mit jenen gleich befunden, die auf einem ganz anderen Wege, nämlich durch die physiologische Bestimmung des Eiweiß- oder Stickstoffwechsels gefunden werden (Tabelle III).

¹ L. V. BERTALANFFY-I. MÜLLER, Riv. Biol. 35 (1943).
² L. V. BERTALANFFY, Biol. Zbl. 61, 510 (1941).

Tabelle III
Vergleich der beobachteten und der aus dem Wachstumsverlauf berechneten Werte des Abnutzungsstoffwechsels (n. v. BERTALANFFY^{1, 2})

Tierart	Abbau pro Gewichtseinheit und Jahr bestimmt durch		Abbau pro Gewichtseinheit und Jahr, berechnet aus der Wachstumsgleichung
	N-Ausscheidung im Hunger	Gewichtsverlust beim Hunger	
<i>Anodonta Margaritana</i>		0,0479	0,045
<i>Homarus</i>		0,368	0,285
<i>Cyprinus</i>	0,456	0,624 (flesus) 0,33 0,21	0,495, 0,573
<i>Esox</i>	0,438		0,298
<i>Pleuronectes</i> { <i>Anguilla</i>			0,546 (platessa)
Mensch	70 g täglich		81 g täglich (für den 70 kgschweren Menschen)

Es kann also wohl festgestellt werden, daß die hier in ihren Grundzügen wiedergegebene Theorie 1. die physiologischen Grundlagen des Wachstums angibt, 2. Gesetze aufstellt, welche eine exakte Berechnung desselben erlauben, und 3. eine vergleichende Physiologie des Wachstums ermöglicht.

Auch das begreiflicherweise besonders interessierende Wachstum der Säugetiere unterliegt den besprochenen Gesetzmäßigkeiten, und zwar gehört es dem ersten Typus an. Es kommt hier nur eine Komplikation hinzu, nämlich die Existenz von Wachstumszyklen, die durch hormonale Umstimmungen und damit verknüpfte Änderungen des Gesamtstoffwechsels bedingt erscheinen. Ein solcher Wachstumszyklus ist besonders mit dem Beginn der Geschlechtsreife verknüpft. Wer-

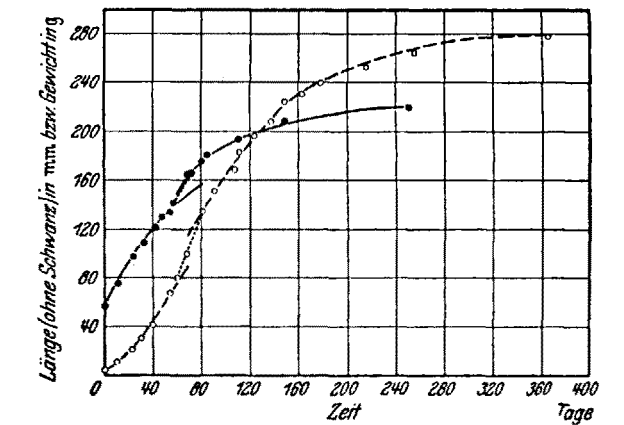


Abb. 6. Wachstumskurven der Ratte. Zu beachten sind die Wachstumszyklen. (Daten von DONALDSON, Berechnung [ausgezogene Kurven] nach v. BERTALANFFY²). — Längenwachstum, ---- Gewichtswachstum.

¹ L. V. BERTALANFFY, Roux' Arch. 131, 613 (1934).
² L. V. BERTALANFFY, Human Biol. 10, 181 (1938).

den diese Wachstumszyklen, die durch entsprechende Untersuchungen bei einer Reihe von Tieren genau bekannt sind, berücksichtigt, so ist es möglich, auch den Wachstumsverlauf der Säugetiere auf Grund der Wachstumsgesetze mit einer geradezu verblüffenden Genauigkeit zu berechnen und vorauszusagen (Abb. 6). Unveröffentlichte Versuche mit Ratten (v. BERTALANFFY und MÜLLER) weisen darauf hin, daß den sich in den Wachstumszyklen aussprechenden Änderungen der Wachstumskonstanten entsprechende Änderungen der Atmungswerte zugrunde liegen.

Sehr interessant sind ferner die Zusammenhänge zwischen *Geschlecht, Stoffwechsel und Wachstum*. So ist beispielsweise der erwähnte Zahnkarpfen *Lebistes reticulatus* durch starken Geschlechtsdimorphismus ausgezeichnet, der sich auch im Wachstum zeigt: die Weibchen erreichen etwa die doppelte Länge und ein Vielfaches des Gewichtes der Männchen. Von v. BERTALANFFY wurden 1938 aus den Wachstumskurven die Wachstumskonstanten errechnet, mit dem Ergebnis, daß die Aufbaukonstanten η des Weibchens und Männchens etwa im Verhältnis 1:1,5 stehen. Genau wie es die Theorie fordert, findet sich bei der Bestimmung der Atmungsgrößen (I. MÜLLER¹, vgl. Abb. 3a) bei Weibchen und Männchen das gleiche Verhältnis 1:1,5 – eine der schönsten Bestätigungen der Theorie!

Es kann gehofft werden, daß die Untersuchung der Gesetzmäßigkeiten des Wachstums auch *praktische Bedeutung* gewinnen kann. Leider werden die Probleme der quantitativen Biologie im deutschsprachigen Gebiet weit weniger kultiviert als in den angelsächsischen Ländern, eine Verzögerung, die unbedingt eingeholt werden muß; denn nicht nur das Beispiel der Technik, sondern etwa auch das der Vererbungslehre zeigt, daß jeder Fortschritt in der Erkenntnis exakt faßbarer Gesetzmäßigkeiten zugleich einen solchen der Naturbeherrschung darstellt. Wachstumsanalysen im oben angedeuteten Sinne können auf verhältnismäßig einfachen Wegen Aufschluß über die Abhängigkeit der erreichten Größen von Temperatur, Ernährung und anderen Faktoren liefern, die beispielsweise in der Fischzucht praktische Bedeutung gewinnen können. Aber auch im Hinblick auf die Fragen des menschlichen Wachstums, die Konstitution usw. ergibt, wie wir alsbald andeuten, die quantitative Bearbeitung wesentlich neue Gesichtspunkte.

3. Formänderungen als Wachstumsproblem

Die Formänderungen, welche ein Organismus durchläuft, vollziehen sich im wesentlichen auf zwei Wegen. Der erste ist repräsentiert durch *Zellwanderungen*. Solche finden wir in frühembryonalen Prozessen, wie z. B. in den von VOGT und ihm folgenden Forschern untersuchten «Gestaltungsbewegungen» bei der Gastrulation, ferner bei den mannigfachen Ausstülpungs- und

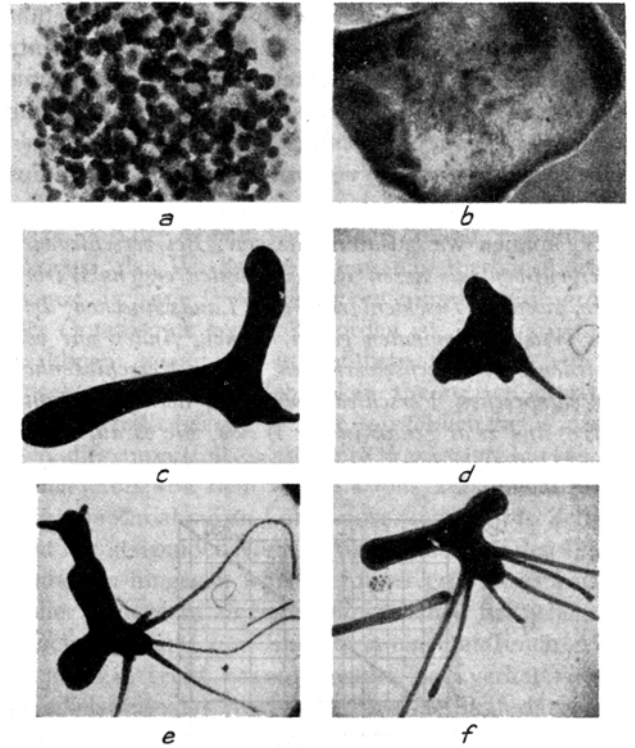


Abb. 7. Reintegration von Hydren aus getrennten Fragmenten (nach v. BERTALANFFY und RELLA¹).

a Zwei Hydren nach dem Zerschneiden in 60–70 Teilstücke; b Bildung eines einheitlichen Aggregats, außen Ektoderm, innen Entoderm; c 2 Tage nach dem Zerschneiden, Ausbildung von zwei Hydranthen; d 4 Tage nach dem Zerschneiden (kontrahiertes Tier); e 6 Tage nach dem Zerschneiden, der zweite Hydranth nimmt Knospenform an; f 11 Tage nach dem Zerschneiden, der zweite Hydranth hat sich als Knospe gelöst.

Faltungsprozessen bei der Bildung des Mesoderms und anderer Organe, in Verknüpfung mit Vorgängen der Determination, d. h. mit materiellen Differenzierungen innerhalb des sich entwickelnden Systems. In anderen Fällen hingegen, z. B. bei der Sporangienbildung der Schleimpilze, finden sie sich sozusagen «in Reinkultur», d. h. als Vorgänge an einer Vielzahl untereinander vollkommen gleichartiger Elemente. Gerade die letzteren Vorgänge (KÜHN²) bereiten der Erklärung besondere Schwierigkeiten. Über ihre grundlegenden Faktoren wissen wir kaum etwas, und auch das vorliegende experimentelle Material ist gering. Ein Fall, wo gleichfalls Formbildungsprozesse durch Zellwanderungen «in Reinkultur» vorliegen, zeigt sich bei der Reintegration isolierter Stücke, z. B. von Hydrozoen, zu einem normalen Organismus (Abb. 7). Mit Sicherheit läßt sich hier vorläufig soviel sagen, daß ein sog. Zytotropismus, wie ihn ROUX angenommen hatte, d. h. eine gerichtete, gegenseitige Anziehung der Zellen, nicht vorhanden ist, daß ferner Gradienten (vgl. unten) in den Frühstadien dieser Prozesse bisher nicht nachgewiesen werden konnten und daß die Reintegration durch äußere Faktoren, wie Temperatur, p_H , Ionen und Ionen-

¹ L. V. BERTALANFFY–I. MÜLLER, Riv. Biol. 35 (1943).

² L. V. BERTALANFFY–M. RELLA, ROUX' Arch. 141, 99 (1941).

² A. KÜHN, Naturwiss. 31, 373 (1943).

kombinationen, beeinflußt wird (v. BERTALANFFY-RELLA¹).

Besser unterrichtet sind wir über ein zweites Mittel der organischen Formbildung. Allgemein läßt sich sagen, daß die Formwandlungen, die ein Organismus in seiner Entwicklung durchläuft, von den eben erwähnten Zellwanderungen abgesehen, durch *gerichtetes Wachstum* zustande kommen, d.h. durch ein Wachstum, das nach bestimmten Richtungen des Raumes bzw. in bestimmten Teilen mit größerer Geschwindigkeit erfolgt als nach anderen Richtungen bzw. in anderen Teilen. Die Gestalt eines Tieres ist durch das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Teile, der Wachstumsgeschwindigkeiten nach den verschiedenen Richtungen des Raumes wesentlich bestimmt. Über dieses Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeit, das sog. *relative Wachstum* eines Teiles gegenüber einem anderen Teile oder dem Gesamtkörper, läßt sich folgendes sagen: Sind die relativen, d.h. prozentualen Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Teile gleich groß, dann bleibt die ursprüngliche Form des Körpers erhalten, indem jeder Teil um einen bestimmten Prozentsatz an Größe zunimmt; das Wachstum ist also proportional. Sind jene Wachstumsgeschwindigkeiten hingegen ungleich groß, so kommt es zu Proportions- und Formveränderungen; falls ein Teil rascher als der übrige Organismus wächst, so wird er nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zum Gesamtkörper größer, bei langsamerem Wachstum bleibt er hinter jenem zurück. Für dieses relative Wachstum und die dadurch erfolgenden Proportionsänderungen gilt ein in vielen Hunderten von Fällen als

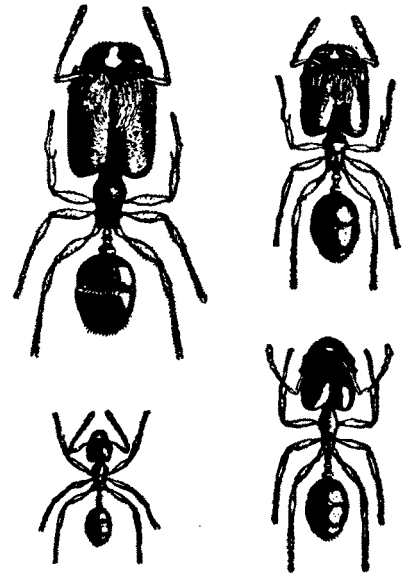


Abb. 9. Allometrisches Wachstum (Zunahme der relativen Kopfgröße mit der absoluten Körpergröße) bei *Pheidole instabilis*. (Nach HUXLEY).

gültig erwiesenes, recht einfaches Gesetz: daß nämlich die relative Wachstumsgeschwindigkeit eines bestimmten Teiles zu der eines anderen Teiles oder auch des Gesamtkörpers über den ganzen Wachstumsverlauf oder doch mindestens über einen Entwicklungszyklus (vgl. oben) in einem konstanten Verhältnis steht. Das genannte Gesetz ist dasjenige des *allometrischen Wachstums* (HUXLEY¹, HUXLEY und TEISSIER²). Sein Zutreffen läßt sich leicht nachweisen: die mathematische Formulierung des Gesagten ergibt nämlich, daß im Falle der Gültigkeit des genannten Gesetzes bei logarithmischer Auftragung der Größen des Organs gegenüber den entsprechenden Körpergrößen eine gerade Linie entstehen muß (Abb. 8). Wie sich dieses allometrische Wachstum auswirkt, sei an einem der zahlreichen untersuchten Beispiele ausgeführt. Bei vielen Ameisenarten finden sich bekanntlich verschiedene Kasten: kleine Arbeiter, große Soldaten mit dicken Köpfen und mächtigen Beißwerkzeugen und dazwischen allerlei Übergangsstufen (Abb. 9). Das geht auf Fütterungseinflüsse zurück: erhalten die Larven während einer gewissen kurzen Zeit so reichlich konzentrierte, feste Nahrung (insbesondere Fleischnahrung), daß sie plötzlich rasch heranwachsen, so entwickeln sie sich zu Soldaten; sonst werden sie zu Arbeitern; durch entsprechende Fütterung lassen sich auch Zwischenstufen erzielen (GOETSCH³). Auf diese Weise sind die Soldaten zunächst absolut größer geworden; da aber der Kopf verhältnismäßig rascher wächst als der übrige Körper, so erlangt er bei den Soldaten nicht nur absolut genommen eine bedeutendere Größe, sondern erscheint

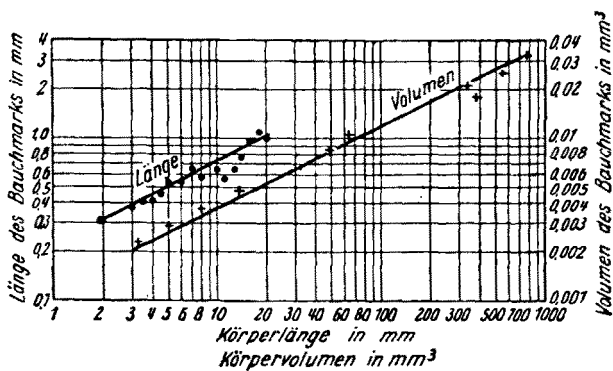


Abb. 8. Allometrisches Wachstum des Bauchmarks von *Eristalis tenax*. Die Abbildung zeigt die starke negative Allometrie des Bauchmarks. Während die Gesamtlänge der Larven um etwa das 10fache, ihr Volumen um das 300fache zunimmt, erreicht das Bauchmark nur etwa die 3fache Länge bzw. das 10fache Volumen. Die Kurven hinsichtlich Länge und Volumen sind parallel; dies bedeutet, daß das Wachstum des Bauchmarks nur in bezug auf die Länge zurückbleibt, während es nach den anderen Raumrichtungen proportional erfolgt. Auffallend ist der niedrige Wert der Allometrie konstante ($a = 0,49$), während bei manchen Crustaceen und Insekten ein Wert von 0,6 (d.h. ungefähr Oberflächenproportionalität) für das relative Wachstum des Nervensystems gefunden wurde. (Nach B. EXNER Wiener Diss.] aus: v. BERTALANFFY²).

¹ L. V. BERTALANFFY-M. RELL, Roux' Arch. 141, 99 (1941).

² L. V. BERTALANFFY, Theoretische Biologie, 2. Bd., Stoffwechsel, Wachstum (Berlin 1942).

¹ J. HUXLEY, Problems of relative growth (London, 1932).

² J. S. HUXLEY und G. TEISSIER, Biol. Zbl. 56, 381 (1936).

³ W. GOETSCH, Naturwiss. 25, 803 (1937). Vgl. auch die Forschungen von W. GOETSCH über Vitamin T. Österr. Zool. Z. 1 (1946); Exper. 3, 326 (1947) (Anm. b. d. Korr.).

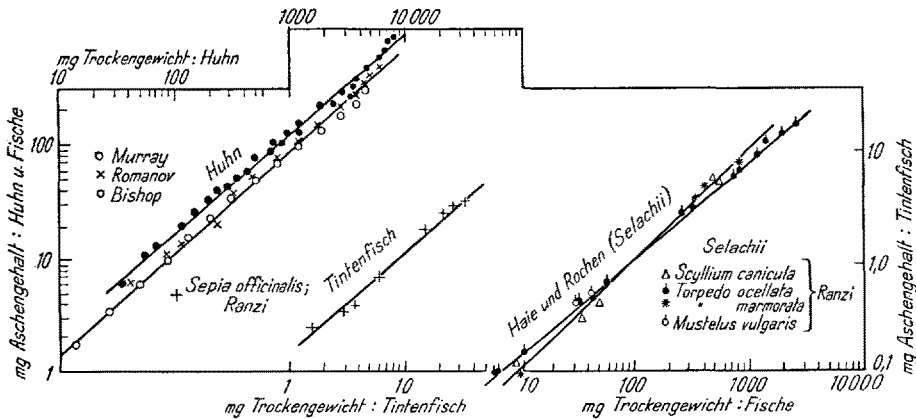


Abb. 10. Allometrie der chemischen Veränderungen während der Entwicklung: Aschengehalt im Verhältnis zum Trockengewicht bei Huhn, Tintenfisch und Selachiern. Man beachte die gleiche Neigung der allometrischen Geraden bei den systematisch weit entfernten Formen; dies besagt, daß den chemischen Veränderungen während der Entwicklung trotz den Verschiedenheiten der morphologischen Form, der Ernährungsfaktoren, der absoluten Größe und Entwicklungszeit ein einheitlicher «chemischer Bauplan» zugrunde liegt. (Nach NEEDHAM¹).

auch relativ zum Körper vergrößert. Derartige Proportionsveränderungen finden wir in der tierischen Entwicklung sehr häufig und die Formwandlungen während der postembryonalen Entwicklung gehen in erster Linie auf sie zurück; das sie beherrschende Gesetz ist das der Allometrie. Die organische Form, jenes biologische Problem, das einer quantitativen Erfassung anscheinend am wenigsten zugänglich ist, erscheint daher durch relativ einfache quantitative Gesetze beherrscht.

Das Gesetz der Allometrie gilt nicht nur für morphologische, sondern auch für biochemische, physiologische und stammesgeschichtliche Wachstumsvorgänge (vgl. HUXLEY, a.a.O. und die neuere Zusammenfassung bei v. BERTALANFFY²). Der Organismus erleidet während seiner Entwicklung Veränderungen der chemischen Zusammensetzung; so nimmt etwa der Wassergehalt ab, der Trockensubstanzgehalt zu, wenn etwa der menschliche Embryo bis zu 97% aus Wasser besteht, beim erwachsenen Menschen aber nur ein Wassergehalt von etwa 60% vorliegt. Auch für diese Wandlungen der chemischen Zusammensetzung gilt das Allometriegesetz (NEEDHAM¹). Dabei ist bemerkenswert, daß die Neigung der allometrischen Linien in Hinblick auf bestimmte chemische Komponenten bei systematisch weit entfernten Formen die gleiche ist (Abb. 10); dies besagt, daß den chemischen Veränderungen während der Entwicklung ein einheitlicher chemischer Bauplan zugrunde liegt. Eine andere physiologische Anwendung der Allometrie haben wir bereits in der Frage der Größenabhängigkeit des Stoffwechsels kennengelernt. Allgemein gesprochen ist die allometrische Analyse «das beste Hilfsmittel, eine tiefere Einsicht in die gesetzmäßigen Beziehungen sowohl des Organismus zur Umwelt wie auch der physiologischen Teilgeschehnisse in ihm selbst» zu gewinnen (KLATT). So hat die Anwendung dieses Prinzips beispielsweise bei

der Analyse der Hirnentwicklung in der Tierreihe, der Abhängigkeit der Größe der inneren Organe und der Herz- und Atemrhythmen von der Körpergröße, bei der Bewertung von Proportionen (Indizes) für systematische und anthropologische Zwecke und in vielen anderen Fragen zu wesentlichen Einsichten geführt.

Noch ein anderes interessantes Problem steht hiermit im Zusammenhang. Zweifellos stellt die Polarität, d.h. qualitative oder quantitative Unterschiede entlang einer Achse, ein grundlegendes Merkmal wohl jedes sich entwickelnden Systems dar. Einblicke in diese polare Gliederung ergeben sich insbesondere in dreifacher Weise. Erstens sind oft *qualitative Differenzierungen* entlang einer polaren Achse sichtbar festzustellen. Ein Beispiel dafür ist die für viele tierische Keime charakteristische Anordnung qualitativ verschiedener Plasmasorten, die wie der orangerote Ring des Seeigelkeimes keine, oder wie die Plasmabezirke des Molluskenkeimes ausgesprochene determinative Bedeutung als organbildende Regionen besitzen können. Zweitens entwickelte CHILD¹ die Lehre von den «*physiologischen*» Gradienten: er betrachtete axiale Abstufungen quantitativer Natur als Grundlage der verschiedenen Manifestationen der Polarität. Solche Gradienten lassen sich als Empfindlichkeitsgradienten feststellen (verschiedene Ansprechbarkeit der Körperregionen gegenüber schädigenden Agenzien), als Stoffwechselgradienten (sich in Abstufungen der Atmung und verwandter Vorgänge manifestierend) und endlich als Entwicklungsgradienten, die sich in Abstufungen der Potenz zur Bildung markanter Organe zu erkennen geben, z.B. bei Planarien in der ungleichen Fähigkeit der einzelnen Körperregionen, einen Kopf zu regenerieren. Nach CHILD stimmen die genannten, physiologischen Gradienten in ihrem Verlauf prinzipiell überein; er schloß daher, daß ein allgemeines physiologisches Differential die gemeinsame Ursache für die Verschiedenheiten der Empfindlichkeit, des Stoffwechsels und

¹ J. NEEDHAM, Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 9, 79 (1934).

² L. V. BERTALANFFY, Theoretische Biologie, 2. Bd., Stoffwechsel, Wachstum (Berlin 1942).

¹ C. M. CHILD, Protoplasma (Berlin) 5, 447 (1929).

der Formbildungspotenzen sei. Drittens endlich kann man *Wachstumsgradienten* (HUXLEY) feststellen: kein Organ wächst gleichmäßig über seine ganze Erstreckung, sondern das Wachstum erscheint in Form eines Gradienten abgestuft, der durch die Allometrie-konstanten der einzelnen Teile gekennzeichnet werden kann. Es ist eine wichtige Frage, ob den Unterschieden des Wachstums solche des Stoffwechsels und anderer physiologischer Eigenschaften zugeordnet werden können. Was die physiologischen Gradienten nach CHILD anbelangt, so zeigen bei Planarien (v. BERTALANFFY¹), die wegen der Möglichkeit einer quantitativen Fest-

Kritik der Gradiententheorie. Auch ein einfacher Organismus, wie *Planaria*, erscheint nicht im Sinne CHILDS durch einen einheitlichen physiologischen Gradienten, sondern durch eine Vielzahl quantitativ abgestufter, physiologischer Unterschiede gekennzeichnet. Als neuartige Erscheinung ergab sich, und zwar im Bereiche der sog. «direkten» Methode von CHILD, eine Gradientenumkehr, indem der Zerfall beim Übergang von höheren zu schwächeren Konzentrationen von antero-posteriorer Richtung in die entgegengesetzte übergeht. Der CHILDSche Begriff des «zweiten Zooids» bei Planarien konnte durch die Untersuchung nicht bestä-

tigt werden. Im Hinblick auf das quantitative Gesetz der Wirkung der untersuchten Agenzien ergab sich eine der Adsorptionsisotherme entsprechende Dosiswirkungsbeziehung ($tc^a = b$), mit t = Zeit, c = Konzentration, a und b = Konstanten, wobei die Kurve in zwei Abschnitte zerfällt, die einen Wechsel des Wirkungsmechanismus anzeigen: in hochkonzentrierten Lösungen tritt eine gerbungsartige Proteinreaktion auf, die der erwähnten Gleichung mit $a > 1$ folgt; in verdünnteren histolytischer Zerfall mit $a < 1$, vermutlich auf eine Adsorption als Primärreaktion zurückgehend. Der Übergang von der einen zur anderen Reaktion liegt bei etwa $1/1000$ molarer Konzentration (Abb. 11b). Ferner wurde eine quantitative Definition und Differenzierung des Begriffes der «Toxizität» vorgeschlagen, die der Pharmakologie zur Diskussion gestellt wird und hinsichtlich derer auf die ausführliche Publikation (SCHREIER, a. a. O.) verwiesen sei.

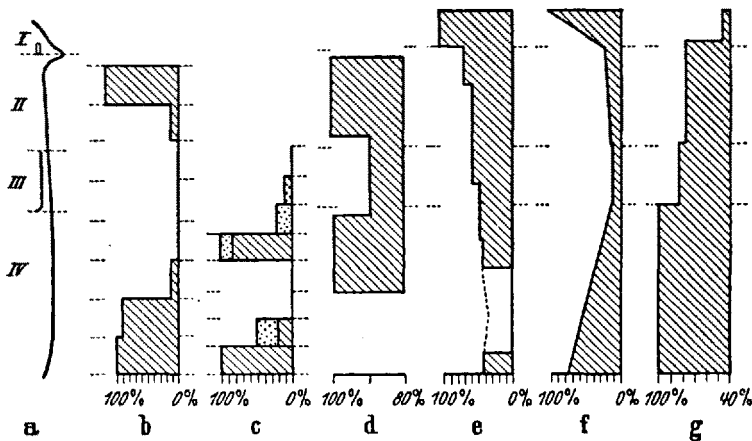


Abb. 11a. Vergleich der Gradienten des Planarienkörpers (nach v. BERTALANFFY¹). a Schema der Körperregionen; b Gradient der Kopf- und Ganzbildungsaktivität bei Teilung in Achtel nach CHILD; c Gradient der Regenerationsaktivität der in Achtel zerteilten postpharyngealen Region nach CHILD; d Gradient des O₂-Verbrauches nach HYMAN; e Gradient der Empfindlichkeit gegen destilliertes Wasser nach BUCHANAN; f Gradient der Empfindlichkeit gegen Alkohol nach eigenen Versuchen; g Wachstumsgradient (Wachstumsprofil), konstruiert nach den Allometrie-konstanten der einzelnen Regionen nach eigenen Versuchen.

legung der einzelnen Gradienten sich auch in dieser Hinsicht als «Modelltiere» empfehlen, die CHILDSchen und die Wachstumsgradienten geradezu entgegengesetzten Verlauf (Abb. 11a). Man muß schließen, daß auch in einem einfachen Organismus, wie einer Planarie, nicht ein einheitlicher Gradient, sondern eher ein Bündel polarer Abstufungen in nur lockerer Korrelation vorliegt.

In einer neueren Untersuchung (SCHREIER, im Druck; v. BERTALANFFY, HOFFMANN-OSTENHOF, SCHREIER; HOFFMANN-OSTENHOF, v. BERTALANFFY, SCHREIER²); wurde an *Planaria gonocephala* in einer umfangreichen Versuchsreihe (11 verwendete Chinone in über 70 Konzentrationen) quantitativ 1. die CHILDSche Theorie, 2. die Gesetzmäßigkeiten von Giftwirkungen geprüft. Diese quantitative Untersuchung ergab, neben anderen Resultaten, insbesondere eine einschneidende

sichtlich derer auf die ausführliche Publikation (SCHREIER, a. a. O.) verwiesen sei.

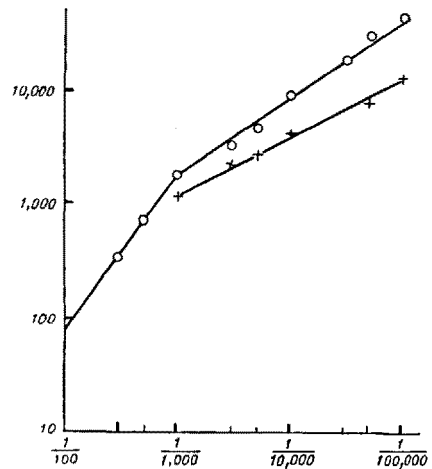


Abb. 11b. Kurven der Todeszeiten bei *Planaria gonocephala* auf Chinonwirkung (O = p-Benzochinon, x = p-Naphthochinon). Zu beachten der Knick in der Kurve des p-Benzochinons (nach SCHREIER)¹. Ordinate: Zeit in Sekunden; Abszisse: molare Konzentration.

¹ L. V. BERTALANFFY, Biol. generalis (Wien) 15, 1 (1941).
² L. V. BERTALANFFY, O. HOFFMANN-OSTENHOF und O. SCHREIER, Nature 158, 948 (1946). – O. HOFFMANN-OSTENHOF, L. V. BERTALANFFY und O. SCHREIER, Mh. für Chemie 79 (1948). – O. SCHREIER, Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums XI: Die schädigende Wirkung verschiedener Chinone auf *Planaria gonocephala* DUG. und ihre Beziehung zur CHILDSchen Gradiententheorie, Österr. Zool. Z. (im Druck).

¹ L. V. BERTALANFFY, O. HOFFMANN-OSTENHOF und O. SCHREIER, Nature 158, 948 (1946).

Wir wollen noch auf ein weiteres Problem hinweisen, nämlich die Anwendung der angedeuteten Gesichtspunkte auf den *Menschen*. Das nachembryonale Wachstum des Menschen setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, nämlich 1. der Volumenzunahme und 2. der Proportionsverschiebung. So nimmt zum Beispiel beim Neugeborenen der Kopf etwa $\frac{1}{4}$ der Körperlänge ein, beim Erwachsenen aber nur $\frac{1}{8}$; der Kopf zeigt also im Verhältnis zum Gesamtkörper langsames Wachstum, negative Allometrie; umgekehrt zeigen die Beine positive Allometrie. Aus dieser Betrachtungsweise ergeben sich zwei wesentliche Einsichten, nämlich erstens die Erkenntnis, daß Größenzunahme und Proportionsverschiebung nicht zwei nebeneinanderlaufende Prozesse, sondern notwendigerweise verknüpft sind; zweitens ergibt sich eine kausale Erklärung für diese Proportionsverschiebungen, die im Zusammenhang mit der Zunahme der absoluten Körpergröße erfolgen. Auch die *Konstitutionstypen* des Menschen können von diesem Standpunkt aus betrachtet werden. Bekanntlich hat KRETSCHMER¹ zwei Haupttypen der menschlichen Konstitution unterschieden: den schlanken leptosomen oder leptomorphen Typ und den behäbigen Pyknomorphen — ein psychophysischer Gegensatz, der am raschesten durch die Gegenüberstellung des dünnen, spottenden Mephisto und des dicken, gemütlichen Falstaff illustriert werden kann. Diesen Typen der körperlichen Konstitution entsprechen bekanntlich psychologische und psychopathologische Symptome: die Neigung des Leptomorphen zu Schizophrenie; des Pyknikers zu zyklotymem Irresein. CONRAD² hat gezeigt, daß diese Typen mit der Abstimmung der Wachstumsprozesse zusammenhängen: die Typen sind nach ihm «ein Bündel von miteinander korrelierten Wachstumsprinzipien». Die Formulierungen, zu denen CONRAD, von der Konstitutionslehre KRETSCHMERscher Schule ausgehend, gelangt, zeigen vielfach eine geradezu frappante Übereinstimmung mit jenen, die sich aus der biologischen Analyse des Wachstums ergeben, und die in der Konstitutionslehre auftretenden Probleme scheinen geradezu nach einer Anwendung der modernen Verfahren der Wachstumsanalyse, insbesondere der Allometrie und der bald zu besprechenden Koordinatentransformation, zu rufen; diesbezügliche Untersuchungen sind von uns geplant (vgl. auch v. BERTALANFFY³).

Es ist eigentlich sehr merkwürdig, daß sich die Formwandlungen der Organismen zumindest in einer außerordentlich großen Anzahl von Fällen auf ein so einfaches quantitatives Gesetz bringen lassen, wie es die Allometrie ist; denn von vornherein würde man eher erwarten, daß gegenüber dem Problem der organischen

Formbildung und den komplizierten, ihr zugrunde liegenden Vorgängen eine quantitative Formulierung aussichtslos wäre. Das allometrische Wachstum ist zunächst ein Fall des in der Entwicklungsphysiologie als grundlegend bekannten «Prinzips der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten», das hier zu einem quantitativ faßbaren Ausdruck gelangt. Die Begründung der im Allometriegesetz ausgesprochenen Abstimmung der Wachstumsgeschwindigkeiten liegt in dem Konkurrenzkampf, in welchem alle Teile eines Organismus miteinander stehen: von dem vom Gesamtkörper assimilierten Material sucht sich jedes Organ einen Anteil anzueignen, und es ist dazu nach Maßgabe der ihm zukommenden Wachstumsfähigkeit in der Lage, die in der Verhältniszahl des allometrischen Wachstums zum Ausdruck kommt. So bedeutet das Prinzip der Allometrie eine quantitative Formulierung und physiologische Begründung des klassischen, morphologischen «*Gesetzes des Gleichgewichts der Organe*» (GOETHE, GEOFROY ST. HILAIRE), welches besagt, daß im normalen Organismus ein bestimmtes Verhältnis der einzelnen Organe vorhanden ist und daß andererseits Überentwicklung eines Organs die Entwicklung anderer Organe hemmt. Daß auch die Phänomene der Kompensation, der funktionellen Hypertrophie und ähnliches von hier aus ihre Begründung erfahren, sei nur kurz angemerkt (vgl. dazu auch RENSCH¹).

4. Die Bedeutung von Wachstumsvorgängen für die Stammesentwicklung

In Kürze sei noch ein dritter Problemkomplex skizziert, nämlich die Auswirkung der Wachstumsgesetze auf die stammesgeschichtliche Entwicklung (vgl. v. BERTALANFFY² und auch RENSCH³). Wenn die Körperform eines Tieres durch ein Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten bestimmt ist, so werden erbliche Veränderungen dieser Abstimmung nichts anderes als stammesgeschichtliche Wandlungen bedeuten. In der Tat können wir einen wichtigen Satz aufstellen: *Proportionsänderungen, die auf Änderungen in der Abstimmung der Wachstumsgeschwindigkeiten zurückgehen, machen einen erheblichen Teil der stammesgeschichtlichen Umwandlungen innerhalb eines gegebenen Bauplans aus.* Dieser Satz könnte an zahlreichen Beispielen ausgeführt werden, von denen wir etwa die bekannte Entwicklungsreihe des Pferdes herausgreifen. Wir finden sie vor allem durch drei Momente gekennzeichnet: erstens durch die auch sonst in der Stammesentwicklung vielfach geltende Regel der stammesgeschichtlichen

¹ E. KRETSCHMER, Körperbau und Charakter. Handbuch der Erbiologie des Menschen, herausgegeben von G. JUST, Bd. 1 (Berlin 1940).

² K. CONRAD, Der Konstitutionstypus als genetisches Problem (Berlin 1941).

³ L. V. BERTALANFFY, Z. Rassenkunde 13, 277 (1943).

¹ B. RENSCH, Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 14, 180 (1939); J. Ornithol. 88 (1940). Vgl. auch: R. GOLDSCHMIDT, Physiological Genetics (New York 1938); The Material Basis of Evolution (New Haven, London and Oxford, 1940). J. HUXLEY, Evolution. The Modern Synthesis (4th ed. London 1945) (Anm. b. d. Korr.).

² L. V. BERTALANFFY, Biol. generalis (Wien) 15, 1 (1941); Theoretische Biologie. 2. Bd.: Stoffwechsel, Wachstum (Berlin 1942).

³ B. RENSCH, Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 14, 180 (1939); Biol. generalis (Wien) 17 (1943).

Größenzunahme, in diesem Falle von dem etwa fuchs- großen *Eohippus* zum modernen, großen Pferde; zweitens die Reduktion der Zehenanzahl von der ursprünglichen Fünfzehigkeit bis zum Übrigbleiben der einzigen Mittelzehe; drittens die Verlängerung des Gesichtsschädels. Daß diese Wandlungen im wesentlichen Proportionsänderungen bedeuten, können wir uns durch eine hübsche Darstellungsmethode veranschaulichen, die bis auf DÜRER zurückgeht und in unserer Zeit von D'ARCY THOMPSON entwickelt wurde. In seiner Proportionslehre hat DÜRER das, was wir heute Konstitutionstypen nennen würden, durch Veränderung der Maßstäbe anschaulich gemacht (Abb. 12). Die Transformation nach THOMPSON² sei am Beispiel der Pferdeentwicklung gezeigt (Abb. 13). Wenn man die Gestalt eines Organs, z.B. den Schädel von *Eohippus*, in ein Koordinatennetz einzeichnet, so kann man diese Gestalt durch eine Transformation der Koordinaten in die eines anderen verwandten Tiere, z.B. dem modernen Pferde zukommende, umwandeln, und die dabei konstruierten Zwischenformen entsprechen den stammesgeschichtlich gefundenen. Die Koordinatentransformation ist eine wertvolle exakte, leider bisher in der Paläontologie noch kaum benutzte Methode zur Aufstellung und Revision stammesgeschichtlicher Reihen; sie dürfte insbesondere geeignet sein, zweifelhafte Formen in exakter Weise aus stammesgeschichtlichen Reihen auszuschalten, indem diese bei der Transformation aus der theoretisch konstruierten Reihe ausfallen³.

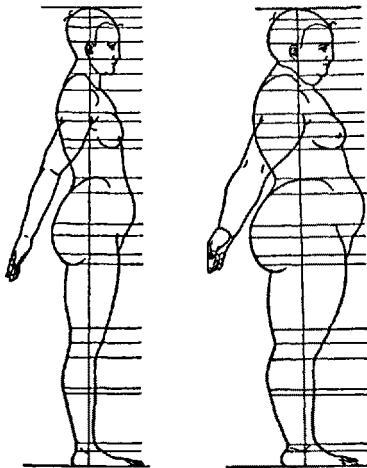


Abb. 12. «Koordinatentransformation». (Nach DÜRER¹).

Genauere Untersuchung zeigt, daß das Gesetz, welches z.B. die Umwandlung des Pferdeschädels beherrscht, wieder jenes der Allometrie ist, indem mit zunehmender Körpergröße die Schnauzenregion als posi-

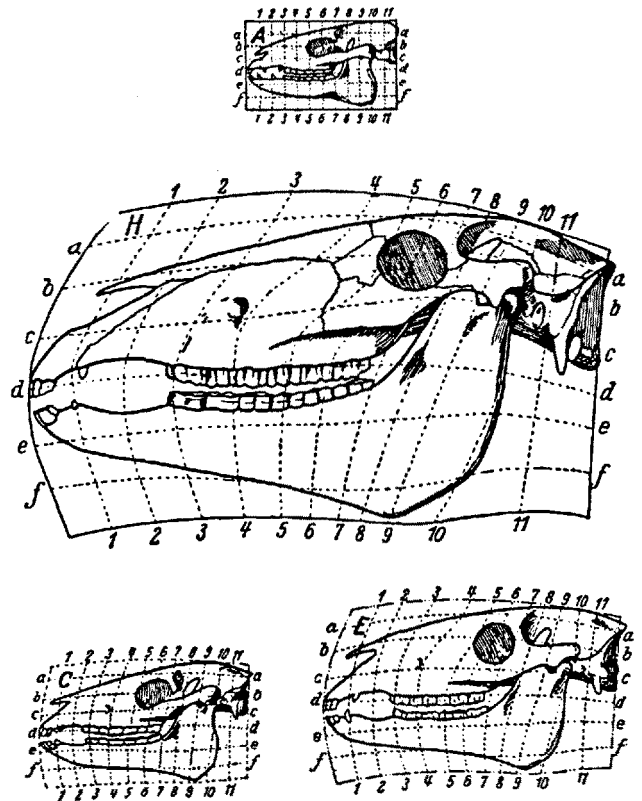


Abb. 13. Die stammesgeschichtliche Entwicklung des Pferdeschädels, dargestellt durch Koordinatentransformation. Der Schädel von *Hyracotherium* wurde in ein einfaches Kartesisches Koordinatensystem eingezeichnet (A) und dieses unter gleichzeitiger Vergrößerung stufenweise transformiert, so daß (H) das dem modernen Pferde (*Equus*) entsprechende Koordinatennetz bei richtigem Größenverhältnis darstellt. Durch Interpolation ergeben sich theoretische Zwischenformen, von denen hier C und E abgebildet sind; diesen theoretischen Zwischenformen entsprechen die fossilen Schädel von *Mesohippus* bzw. *Protohippus*. (Nach THOMPSON⁴).

tiv allometrischer Teil nicht nur absolut, sondern auch relativ vergrößert wird (ROBB³) (Abb. 14). Nun trägt diese fortschreitende Verlängerung des Pferdeschädels *anscheinend* einen zweck- und anpassungsmäßigen Charakter. Sie erlaubt, die breiten Mahlzähne des Pferdes, die für die Pflanzennahrung so geeignet erscheinen, im Kiefer unterzubringen. Tatsächlich ist aber diese Entwicklung einfach das Resultat des exakt faßbaren Gesetzes der Allometrie, und man hat in diesem Sinne gesagt, daß hundert Millionen Jahre der Entwicklung des Pferdeschädels durch eine einfache arithmetische Formel beherrscht sind; einfach dadurch, daß die Pferde im Laufe ihrer Stammesentwicklung größer wurden, hat sich jene *anscheinend* so «zweckmäßige» Proportionsänderung herausgebildet.

Fälle wie die Pferdereihe sind nun Musterbeispiele der Gerichtetheit der Stammesentwicklung, der *Orthogenese*. Wir können daher feststellen, daß die Orthogenese nicht etwa eine mystische Kraft darstellt, sondern einem exakten Gesetz gehorcht. Gerade die wich-

¹ D'ARCY W. THOMPSON, *On growth and form* (Cambridge, 1917).
² R. C. ROBB, *J. Genetics* 31, 39 (1935); 33, 267 (1936); 34, 477 (1937).

¹ A. DÜRER, *Vier Bücher von menschlicher Proportion* (Nürnberg 1528).
² D'ARCY W. THOMPSON, *On growth and form* (Cambridge, 1917).
³ Über die Bedeutung und die Grenzen quantitativer Analyse, besonders im Hinblick auf die Schädelform, vgl. W. KLATT, *Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform*, *Biol. generalis* (Wien) (im Druck) (Anm. b. d. Korr.).

tigsten orthogenetischen Reihen sind in wesentlichem Ausmaße nichts anderes als Proportionsänderungen, die sich nach dem Prinzip des allometrischen Wachstums vollziehen. Ferner können wir feststellen, daß diese Entwicklungsreihen an sich in bezug auf Funktion und Zweckmäßigkeit indifferent sind. Sie können zu funktioneller Höherentwicklung führen — dieser Fall gilt beispielsweise für die Pferde und die gleich zu erwähnende Größenzunahme des Gehirns. Sie können aber ebensogut in Sackgassen der Entwicklung führen. Dies gilt z.B. für die Entwicklung der Huftiergruppe der Titanotherien, die im Sinne des Allometriegesetzes zu immer größeren Formen mit immer mäch-

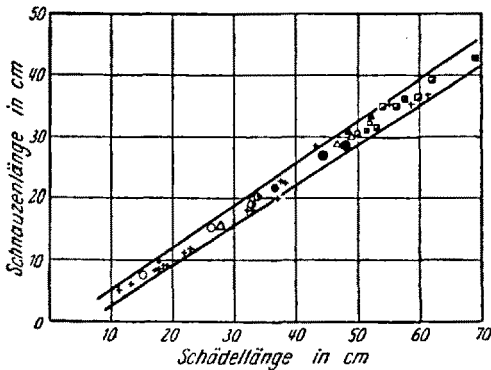


Abb. 14. Die stammesgeschichtliche Umbildung des Pferdeschädels. Das wichtigste Kennzeichen der in Abb. 13 gezeigten Proportionsverschiebung ist die zunehmende Verlängerung der Schnauzenregion bei steigender Körpergröße. Diese Änderung unterliegt einem einfachen Gesetz: mit zunehmender Schädellänge nimmt die Schnauzenlänge linear zu, und zwar in gleicher Weise sowohl bei der stammesgeschichtlichen Entwicklung von *Eohippus* bis *Equus* als auch in der embryonalen Entwicklung des modernen Pferdes. In diesem Falle zeigt sich also in quantitativer Form die von HAECKEL im «biogenetischen Grundgesetz» ausgesprochene Wiederholung der Stammesin der Keimesgeschichte.

- + = ausgestorbene und Ahnenformen;
- △ = moderne Wildpferde, offen: für Zebrajungtiere, schattiert: für erwachsene Zebraarten, schwarz: für Kiang;
- = erwachsene Hauspferde verschiedener Rassen;
- = junge Hauspferde, offen: für Stadien vor der Geburt, schattiert: für Neugeborene, schwarz: für Jungpferde. (Nach ROBB¹).

tigeren Hörnern führte (HERSH²), oder für die des Riesenhirsches, wo das Geweih als positiv allometrisches Organ mit steigender Körpergröße schließlich monströse Dimensionen erreichte. Es gilt hier ein Prinzip der Ausnutzung: es ist nicht die Anpassung an die Lebensbedingungen, welche jene Orthogenese hervorbringt; sondern umgekehrt: weil eine orthogenetische Entwicklung eingetreten ist, kann sich eventuell eine andere höhere Leistung einstellen.

Zumindest in gewissen Fällen sind erbliche Wachstumsänderungen, wie sie den von uns betrachteten stammesgeschichtlichen Entwicklungsreihen zugrunde liegen, in erblichen Abänderungen des *hormonalen Systems* begründet. Bei den Säugetieren werden ja das Wachstum und die Körperproportionen weitgehend

durch die Abstimmung der Hormone gesteuert, wie zum Beispiel die Akromegalie zeigt. Änderungen in der Abstimmung der Hormone können jedoch nicht nur individuellen und phänotypischen, sondern auch erblichen Charakter tragen. Ein Beispiel dafür sind die bekannten Hypophysenzwergmäuse, bei denen durch ein rezessives Gen Unterfunktion der Hypophyse und Zwergwuchs bedingt ist, welcher letzterer durch Verabreichung von Vorderlappenhormon aufgehoben werden kann. Wahrscheinlich sind auch viele stammesgeschichtliche Veränderungen durch Änderungen des hormonalen Gleichgewichts bedingt oder doch wesentlich mitbedingt.

Dies läßt sich an der wichtigsten Abstammungslinie zeigen, an der *stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen*. Von dem hier gewonnenen Standpunkt erscheint diese zu einem wesentlichen Ausmaß als ein Wachstumsproblem, wobei besonders drei Momente hervorgehoben werden können.

Das erste ist die in der Reihe der Säugetiere fortschreitende und im Menschen kulminierende, relative *Vergrößerung des Gehirns*. Nach der bekannten Theorie von DUBOIS (vgl. z.B. die zusammenfassende Darstellung von VERSLUYS¹) setzt sich diese aus zwei Komponenten zusammen: nämlich erstens der relativen Vergrößerung des Gehirns mit zunehmender Körpergröße im Sinne der Allometrie, indem bei verschiedenen großen, nahe verwandten Formen die Hirngröße annähernd proportional der Körperoberfläche (genauer: mit einer Potenz $5/9$ des Gewichtes) zunimmt; zweitens der fortschreitenden «Zephalisation», indem beim Übergang von einer stammesgeschichtlichen Gruppe zur nächsthöheren eine Verdoppelung der dem betreffenden Körpergewicht zukommenden Hirngröße erfolgen soll, so daß sich also die (auf gleiche Körpergröße bezogenen) Hirngewichte und Zahlen der Nervenzellen bei Spitzmaus, Maulwurf, primitiven Huftieren, Menschenaffen, Mensch wie 1:2:4:8:16:64 verhalten. Die Theorie von DUBOIS ist heute nicht als völlig gesichert anzusehen; daß aber auch hier exakt faßbare Gesetzmäßigkeiten walten, dürfte keinem Zweifel unterliegen.

Das zweite Moment ist die von BOLK so genannte *Retardierung*, die Erscheinung, daß die menschliche Entwicklung infolge hormonaler Umstimmungen in einer Reihe von Merkmalen gegenüber der der Menschenaffen verzögert erscheint. Beispielsweise ist der Schädel des Schimpansenkindes weit menschenähnlicher als der des erwachsenen Schimpansen mit seiner mächtigen Prognathie, den starken Augenbrauenwülsten usw. Andererseits ist Prognathie beim Menschen ein Symptom der durch Überfunktion der Hypophyse bedingten Akromegalie. Ähnlich kann hinsichtlich anderer Merkmale — wie des Rückganges der Körperbehaarung, der Verzögerung des Körperwachstums, der späten Geschlechtsreife — infolge Störungen der

¹ R. C. ROBB, J. Genetics 31, 39 (1935); 33, 267 (1936); 34, 466, (1937).

² A. H. HERSH, Am. Naturalist 68, 537 (1934).

¹ J. VERSLUYS, Hirngröße und hormonales Geschehen bei der Menschwerdung (Wien 1939).

betreffenden Hormondrüsen beim Menschen ein affenähnlicher Zustand wieder hervortreten. Wenngleich die BOLKSchen Begriffe der «Retardierung» und «Fötalisation» und der damit verwandte der «Proterogenese» von SCHINDEWOLF derzeit stark diskutiert werden, unterliegen doch die eben angeführten sachlichen Feststellungen keinem Einwand.

Das Gesagte führt zu einem dritten Moment, welches bei der früher beschriebenen quantitativen Behandlung des Gesamtwachstums besonders deutlich zum Ausdruck kommt. Wenn, wie ausgeführt, die angegebenen Gesetze des Wachstums für sehr verschie-

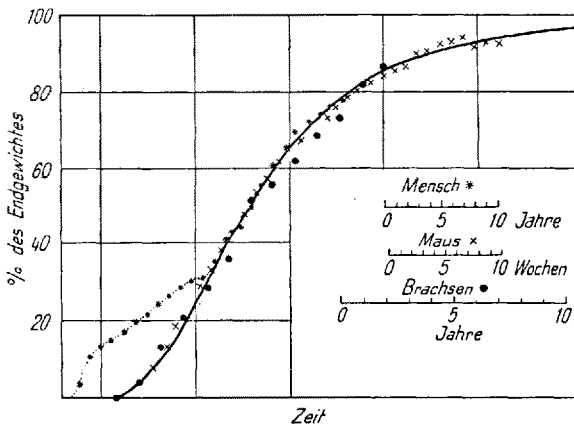


Abb. 15. Vergleich der Wachstumskurven des Menschen, der Maus und des Brachsen. (Nach v. BERTALANFFY¹). Die Wachstumskurven des Brachsen und der Maus zeigen die für Gewichtskurven charakteristische S-Form; beim Menschen hingegen erscheint ein Wachstumszyklus vorgebaut, so daß in der Jugendperiode eine Verlängerung und Verzögerung des Wachstums gegeben ist. Sie ist es, die dem Menschen seine lange Jugendperiode und damit die Möglichkeit der geistigen Entwicklung gibt.

dene Organismen zutreffend sind, dann ist es möglich, den Wachstumsverlauf aller dieser Tiere auf der gleichen Kurve abzubilden, wobei nur die Maßstabeinheiten der Zeit und der Körpergröße verschieden gewählt werden müssen (Abb. 15). Die *Wachstumskurve des Menschen* aber fällt aus der der übrigen Tiere heraus; hier erscheint nämlich ein Wachstumszyklus vorgebaut, so daß das menschliche Wachstum erheblich verlängert und verzögert erscheint. Diese Verlängerung ist freilich schon bei dem in Zyklen zerfallenden Wachstum der Säugetiere angedeutet, aber diese Entwicklung kulminiert eben beim Menschen mit seiner im Ver-

gleich zu anderen Organismen als «abnorm» zu bezeichnenden Wachstumskurve. Diese abnorme Wachstumskurve des Menschen ist hormonal gesteuert, wie pathologische Fälle, frühzeitiger Riesenwuchs und Pubertas praecox bei Hypophysenüberfunktion usw. zeigen. Diese hormonale Veränderung der Wachstumskurve aber gibt dem Menschen durch die Verzögerung der Geschlechtsreife seine lange Jugendzeit mit ihrer Möglichkeit des Lernens; dieser an sich unscheinbare Unterschied in der Wachstumskurve ist es schließlich, der die geistige Entwicklung und die menschliche Kultur möglich macht.

An diesem Beispiel vermögen wir auch zu ermessen, wie der besprochene Mechanismus der Artwandlung ein solcher ist, der gerade das Grundproblem der Stammesentwicklung, die ganzheitliche und anscheinend zweckmäßige Umgestaltung, einem Verständnis näherbringen kann.

Die gegebene Übersicht dürfte gezeigt haben, daß die hier ausgeführten Betrachtungsweisen eine tiefere Einsicht in zahlreiche biologische Probleme und eine Synthese vieler biologischer Phänomene versprechen. Sie vermögen zwischen der Physiologie des Stoffwechsels und dem Phänomen des Wachstums eine Brücke zu schlagen; wesentliche Momente der organischen Formbildung erscheinen quantitativen Gesetzmäßigkeiten zugänglich; grundlegende Probleme der Stammesentwicklung, wie das der Orthogenese, des Entstehens ganzheitlicher Artwandlungen, aber auch des biogenetischen Grundgesetzes usw. werden in eine neue Beleuchtung gerückt. So können wir von dem hier skizzierten Gebiet in Zukunft sowohl weitere wichtige Einsichten wie auch praktische Folgerungen erwarten.

Summary

The author gives a survey on the theory developed by him on organic growth. He succeeds in proving a relation between metabolism and growth. His hypothesis can be expressed by a simple differential equation. In the group of the metazoa, three different types of metabolism are found which can be distinguished from the point of view of the relation between oxygen consumption and body-weight. Growth formulas may be deduced for the different types of metabolism which are in good accordance with the empirical growth curves. The importance of growth principles for morphogenesis is stressed. It may be concluded that significant phenomena of the ontogenetic and phylogenetic process may be interpreted as manifestations of growth principles and may thus be submitted to a quantitative analysis.

¹ L. v. BERTALANFFY, *Theoretische Biologie*. 2. Bd.: Stoffwechsel, Wachstum (Berlin 1942).