

Thomas W. Holstein 

Von der Entwicklungsbiologie zum Neovitalismus

Die Bedeutung der Forschung von Hans Driesch für die moderne Biologie

Mit Klaus Tanner verbinden mich viele Begegnungen aus unserer gemeinsamen Heidelberger Zeit. Dies war die auch für unsere Alma Mater spannende Zeit der Exzellenzinitiative. Wir waren zwischen 2010 und 2015 Fellows am Marsilius-Kolleg der Universität, einem als *Institute for Advanced Studies* eingerichteten interdisziplinären Kolleg zur Förderung des Dialogs zwischen den verschiedenen Forschungsrichtungen am Wissenschaftsstandort Heidelberg. Über die Fächergrenzen hinweg haben sich hier enge Beziehungen entwickelt, wie auch zwischen uns. Für mich war es beeindruckend zu lernen, Welch profunde Kenntnis biologischer Prozesse Klaus Tanner besitzt, gepaart mit einem scharfen wissenschaftstheoretischen Ansatz und seinem theologischen Hintergrund. Zu den von Klaus Tanner in diesem Rahmen initiierten Projekten gehörte zuvorderst die von ihm koordinierte Projektgruppe EURAT (Ethische und rechtliche Aspekte der Totalsequenzierung des menschlichen Genoms) und deren 2013 veröffentlichte Stellungnahme. Hier wurden Leitlinien formuliert, die für die heutige medizinische Forschung und Therapie in unserem Land unverzichtbar sind, vergleichbar zu den Stellungnahmen der Zentralen Ethik-Kommission für Stammzellforschung (ZES), die Klaus Tanner von 2011 bis 2019 auf Bundesebene leitete.¹

Zusammen konnten wir im Marsilius-Kolleg 2014 eine Sommerakademie zum Thema Synthetische Biologie ausrichten, zu einem noch heute spannenden Thema, das für uns und andere zum Ausgangspunkt weiterer Treffen wurde. Offenkundig ist, dass es bei diesem Thema um etwas Grundsätzliches im Verständnis der Naturwissenschaften geht, will man die Entstehung und Entwicklung belebter Natur verstehen. Die Grundfrage ist die nach der Emergenz, das heißt, worin sich Lebensprozesse auszeichnen und wie sich die Biologie als »Wissenschaft vom Leben« von den anderen Naturwissenschaften wie Chemie und Physik unterscheidet. Behandelt wurde die Frage bereits von Hans Driesch (1867–1941), einem der bedeutendsten Biologen seiner Zeit, der

1 Vgl. den Beitrag von Anthony Ho im vorliegenden Band.

in seinen Heidelberger Jahren um die Jahrhundertwende 1900 die experimentelle Forschung aufgab und sich dem Neovitalismus zuwandte.

Mit Klaus Tanner teile ich mein Interesse für diese Fragestellung und die Forscher, die sie an der Schwelle des 19. Jahrhunderts bearbeiteten, insbesondere an Hans Driesch. Die Entwicklungsbiologie befand sich damals an einem wichtigen Wendepunkt, der in verschiedene Richtungen führte: (I) Fortsetzung der Analyse der Entwicklung durch experimentelle Ansätze (Ablation, Transplantation, chemische Interferenz), (II) genetische Analyse mit Mutanten nach der Entdeckung der Chromosomen und der Wiederentdeckung der Mendelschen Kreuzungsexperimente sowie (III) theoretische Analyse der Entwicklungsprozesse mit dem Ziel, die Biologie als Grundlagenwissenschaft (gleichberechtigt neben Physik und Chemie) zu definieren. Driesch wählte den dritten Weg, der ihn zum Neovitalismus führte. Es wäre lohnend, die Kongruenz der neovitalistischen Thesen von Driesch mit dem heutigen Kenntnisstand der Biowissenschaften zu vergleichen, würde aber den Rahmen dieser Skizze sprengen.

1 Genetik und experimentelle Embryologie

Die heutige Biologie und Medizin sind ohne die Genetik und deren molekulare Grundlagen nicht vorstellbar.² Auf Grundlage der Expression bestimmter Gene können heute Aussagen zum Repertoire der Proteine einer Zelle und deren Eigenschaften getroffen werden. Ziel der Biologie und der Entwicklungsbiologie im Besonderen ist letztlich, die Entwicklung eines Organismus in allen seinen Dimensionen von der Befruchtung bis zum Tod zu verstehen.

Der Ansatz der Molekulargenetik ist im Kern mechanistisch. Die Suche nach der genetischen Steuerung von Entwicklungsprozessen beruht auf der Suche nach bestimmten Genen oder Genprodukten und ihrer Interaktion. Möglich wurde dies einerseits durch die Entdeckung der Nukleinsäuren (Deoxynukleinsäuren oder DNS) 1869 durch den Chemiker Friedrich Miescher (1844–1895) und deren Strukturbestimmung 1953 durch James D. Watson (geb. 1928) und Francis H. C. Crick (1916–2004). Zum anderen durch

² Viele Lebensbereiche sind heute von der molekularen Genetik durchdrungen. Nicht nur die Genome nahezu aller Organismen sind prinzipiell verfügbar, sondern auch die von Individuen. In der Medizin werden so auf Grundlage der Ganz-Genom/Exom-Sequenzierung neue therapeutische Ansätze und personalisierte Behandlungsstrategien möglich: MICHAEL MENZEL u. a., »Benchmarking Whole Exome Sequencing in the German Network for Personalized Medicine«, in *Eur J Cancer* 211 (2024): 114306, <https://doi.org/10.1016/j.ejca.2024.114306>.

die Chromosomentheorie der Vererbung durch Theodor Boveri (1862–1915), Edmund B. Wilson (1856–1939) und Thomas H. Morgan (1866–1945), die die Chromosomen als Träger der Erbinformation identifizierten und damit ein zelluläres Verständnis der Mendelschen Genetik ermöglichten.³ Als einer der Begründer der Genetik wurde Morgan 1935 für die Chromosomentheorie der Vererbung mit dem Nobelpreis ausgezeichnet. Der mechanistische Ansatz gilt aber auch für die Identifizierung und Klassifizierung von Genen, welche die ersten Schritte der Entwicklung steuern oder die homeotischen Mutationen, beides konnte auch an der Fliege gezeigt werden.⁴ Für diese Meilensteine der Genetik wurde der Nobelpreis verliehen, 1933 an Morgan und 1995 an Lewis/Nüsslein-Volhard/Wieschaus.

Am Anfang der Aufklärung von Entwicklungsprozessen standen jedoch Experimente zur Embryonalentwicklung und Regeneration. Auch wenn die experimentelle Embryologie (auch als Entwicklungsphysiologie bezeichnet) oft als mechanistisch beschrieben wird, so geht ihr Ansatz doch immer von der Ganzheit des Organismus aus. Sie befasst sich mit Strukturen, die fehlen oder sich noch im Embryonalstadium befinden, und betrachtet den Organismus immer als Ganzes. Dies gilt für die frühen Studien über die Regeneration von *Hydra* durch Abraham Trembley (1710–1784) bis hin zu den Experimenten von Hans Spemann (1869–1941) über die frühe Entwicklung von Amphibien, bei denen bestimmte Gewebe die Eigenschaft eines Organismus besitzen.⁵

Methodisch wurde ein großer Teil der Ergebnisse der experimentellen Embryologie durch Ablations- oder Transplantationsexperimente erzielt, bei denen die morphogenetischen Eigenschaften eines bestimmten Gewebes getestet werden, insbesondere das Phänomen der Induktion. Wenn Gewebe an eine ektopische Stelle eines Wirtes transplantiert wird, kann getestet werden, ob das transplantierte Gewebe in der Lage ist, das Differenzierungsschicksal des Wirtsgewebes zu steuern. Im Falle der Achsenbildung in der frühen Embryogenese (Gastrulation) hat das Gewebe sogar die Eigenschaft eines Organisators, der eine komplette Körperachse induzieren kann. Für diese *Entdeckung des*

3 JULIAN S. HUXLEY, »The Mechanism of Mendelian Heredity«, in *Nature* 113 (1924): 518–520; THOMAS H. MORGAN, »Localization of the Hereditary Material in the Germ Cells«, in *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1,7 (1915): 420–429.

4 EARL B. LEWIS, »A Gene Complex Controlling Segmentation in *Drosophila*«, in *Nature* 276 (1978): 565–570; CHRISTIANE NÜSSLEIN-VOLHARD und ERIC WIESCHAUS, »Mutations Affecting Segment Number and Polarity in *Drosophila*«, in *Nature* 287 (1980): 795–801.

5 HANS SPEMANN und HILDE MANGOLD, »Über die Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren«, in *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.* 100 (1924): 599–638; ABRAHAM TREMBLEY, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes*, hg. von Jean und Herman Verbeek, Leiden 1744.

Organisator-Effektes in der Embryonalentwicklung erhielt Spemann 1937 den Nobelpreis.

Die zellulären und molekularen Grundlagen des Organisator-Effekts blieben lange Zeit ein Rätsel und konnten erst in den letzten Jahren zunächst genetisch aufgeklärt werden. Dazwischen liegen Jahrzehnte der Suche nach den zugrundeliegenden Molekülen und Mechanismen. Hervorzuheben ist auch, dass Morgan seine Arbeiten aber mit experimenteller Embryologie und Regenerationsbiologie begann,⁶ lange bevor er sich *Drosophila* und den genetischen Experimenten zuwandte.⁷ In Morgans Forschungen manifestiert sich somit ein Wendepunkt in der Entwicklungsbiologie, der ihn von der experimentellen Embryologie zur Genetik führte, mit deren Hilfe er konsequent die genetischen Grundlagen der Entwicklung untersuchte, sobald ein geeignetes Tiermodell für die Genetik zur Verfügung stand. Dies sollte jedoch zu einem Bruch zwischen experimenteller Embryologie und Genetik führen, der erst mehr als ein halbes Jahrhundert später überwunden werden konnte, nicht zuletzt durch die Erkenntnisse der molekularen Evolutionsbiologie, die eine hohe genomische Konservierung über Stammesgrenzen hinweg nachwies und den Vergleich von Entwicklungsprozessen sogar zwischen Fliege und Mensch ermöglichte.

2 Drieschs Seeigel-Experimente

Sehr großen Einfluss auf Morgan hatte Driesch mit seinen Experimenten. Beide unterhielten auch zeitlebens einen intensiven Austausch durch Korrespondenz und persönliche Besuche. Was ist das Besondere an Drieschs Experimenten und warum haben sie noch heute einen so großen Einfluss auf die Biologie, dass sie bis in die Gegenwart in den Lehrbüchern der Biologie und Entwicklungsbiologie detailliert beschrieben und diskutiert werden? August Weismann (1834–1914) hatte in seinem Keimplasma-Modell postuliert, dass es nach der ersten Zellteilung der befruchteten Eizelle zu einer Trennung der Determinanten kommt, wenn man die Blastomeren trennt.⁸ Wilhelm Roux (1850–1924) testete Weismanns Hypothese, indem er eine der Blastomeren

6 THOMAS H. MORGAN, *Regeneration*, New York und London 1901.

7 THOMAS W. HOLSTEIN, »The Role of Cnidarian Developmental Biology in Unraveling Axis Formation and Wnt Signaling«, in *Dev Biol* 487 (2022): 74–98; DERS., »The Significance of Ethel Browne's Research on *Hydra* for the Organizer Concept«, in *Cells Dev* 178 (2024): 203907.

8 AUGUST WEISMANN, *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen: Zugleich als Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe*, Jena 1883.

im Zweizellstadium mit einer Injektionsnadel abtötete und feststellte, dass sich nur eine Hälfte des Embryos entwickelte, was auf eine autonome Spezifizierung schließen ließ.⁹ Driesch kam jedoch in seinen Experimenten mit Seeigeln zu gegenteiligen Ergebnissen. Er trennte die Blastomeren und jede Blastomere eines 2-zelligen Embryos entwickelte sich zu einer vollständigen Larve.¹⁰ Ebenso entwickelten sich die isolierten Zellen, wenn die Blastomeren aus 4- oder 8-zelligen Embryonen stammten. Dieses Ergebnis unterschied sich klar von den Vorhersagen von Weismann und Roux, nach denen jede Blastomere nur einen Teil der zukünftigen Larve bilden sollte.

Die Experimente zeigen eine hohe Regulationsfähigkeit des Embryos und liefern gleichzeitig den Beweis, dass das Schicksal einer Zelle von dem ihrer Nachbarzellen abhängt. Die Interaktionen und Induktion zwischen den Zellen sind hierbei entscheidend, nicht das Zellschicksal durch einen zytoplasmatischen Faktor. Diese und andere Experimente zeigen laut Driesch auch, dass das Potenzial einer isolierten Blastomere größer ist als sein tatsächliches Schicksal (im Sinn der gebildeten Zelltypen). Driesch schloss daraus, dass der Seeigel-embryo ein *harmonisches Äquipotential-System* darstellt, in dem alle potentiell unabhängigen Teile zusammenwirken, um einen einzigen Organismus zu bilden. So weitreichend die Schlussfolgerungen dieser Experimente sind, so einfach waren sie in ihrer Durchführung, was Driesch auch eindrucksvoll in seinen späten Lebenserinnerungen geschildert hat:

Ich selbst führte meinen Plan aus, das Roux'sche Froschexperiment am Seeigelkeim zu wiederholen. Kannte ich doch die Vorteile gerade dieses Keimes, der glashell ist, sich sehr rasch entwickelt und Beobachtungen im Leben ohne jede Präparation zulässt, und wusste ich doch aus den freilich nur auf Zellphysiologisches gerichteten Unternehmungen der Gebrüder Hertwig und Boveri, dass der Seeigelkeim sehr widerstandsfähig ist und sehr kräftige Eingriffe überlebt.

Ich trennte also durch Schütteln in einem kleinen Glasrohr die beiden ersten Furchungszellen voneinander, oder tötete auch durch eben dieses Verfahren die eine von ihnen ab: aus der überlebenden, bzw. aus beiden voneinander getrennten Zellen erhielt ich dann, durchaus gegen meine Erwartung, jeweils einen

⁹ WILHELM ROUX, »Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo V: Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte«, in *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin* 114 (1888): 246–291.

¹⁰ HANS DRIESCH, »Entwickelungsmechanisches«, in *Anatomischer Anzeiger* 7 (1892): 584–586.

ganzen verkleinerten »Pluteus« wie die freilebende Larve des Seeigels genannt wird – (der nicht-zoologische Leser denke hier an die Kaulquappe oder die Raupe). Die isolierte Zelle furchte sich zwar, wie sie es im Verbande mit ihrem Genossen getan hatte, gab also ein halbes Furchungsbild in Form einer halben Hohlkugel; aber dann schloss sich diese zu einer kleinen Ganzkugel, die sich, als ob sie die normale »Blastula«, nur verkleinert, wäre, entwickelte. Das war das Gegenteil von Roux' Ergebnis, das Gegenteil auch zu Weismanns embryogenetischer Theorie, nach der die individuelle Entwicklung auf Grund einer gegebenen materiellen Struktur verlaufen sollte, deren einzelne Abschnitte durch die Furchung auf einzelne Zellen verteilt wurden. Nach dieser Lehre hätten die isolierten Furchungszellen des Seeigelles je einen halben Pluteus liefern müssen, sie taten es aber nicht. – Ich selbst war so verblüfft über mein Ergebnis, dass ich immer noch an einen Versuchsfehler dachte, und mich erst durch sehr viele Versuche, die immer, unter größten Kautelen ausgeführt, das selbe Resultat ergaben, von der Endgültigkeit meines Experimentalresultates überzeugen ließ.¹¹

3 Drieschs Vita

Heidelberg spielte für Drieschs Wechsel von der experimentellen zur theoretischen Biologie und dem Neovitalismus eine signifikante Rolle.¹² Es handelte sich um einen bedeutenden Standort für die experimentelle Zell- und Entwicklungsbiologie um die Jahrhundertwende, wo der Zoologe Otto Bütschli (1848–1920) sich unter anderem mit dem Chemismus des Zytoplasmas beschäftigte und zahlreiche Forscher angezogen hatte, deren führende Arbeiten noch heute für die experimentelle Embryologie stehen, wie zum Beispiel Richard B. Goldschmidt (1878–1958) und Viktor Hamburger (1900–2001).

11 DERS., *Lebenserinnerungen: Aufzeichnungen eines Forschers und Denkers in entscheidender Zeit*, München und Basel 1951, 74.

12 Goldschmidt promovierte 1902 bei Bütschli in Heidelberg, wurde Direktor am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (1919–1935), musste nach seiner Ausbürgerung durch die Nationalsozialisten 1935 in die USA emigrieren, wo er Professor an der UC Berkeley und Mitglied der National Academy of Sciences wurde. Hamburger war Student in Heidelberg und promovierte bei Spemann in Freiburg, emigrierte nach der sog. Machtergreifung der Nationalsozialisten in die USA, wo er Professor an der Washington University in St. Louis und Mitglied der National Academy of Sciences wurde. Herbst studierte und promovierte wie Driesch bei Haeckel, ging mit Driesch nach Heidelberg, wo er Nachfolger von Bütschli wurde und 1935 emeritierte. Er stimmte sich gegen die Entlassung von Clara Hamburger und wird von Goldschmidt als Gegner des Nationalsozialismus beschrieben: MICHAEL ELSTNER, *Jenseits der Entwicklungsphysiologie: Curt Herbst im Spiegel seiner Korrespondenz mit Hans Driesch*, Diss., Ulm 2013.

Auch Driesch hatte einen Hintergrund in der vergleichenden Anatomie und Embryologie. Er studierte in Jena, wo er 1889 bei Ernst Haeckel (1834–1919) über Hydroidpolypen promovierte. Hier traf er auch Curt Herbst (1866–1946), der wie er aus wohlhabendem Haus stammte, was beiden schon früh umfangreiche Forschungsreisen ermöglichte, so an die *Stazione Zoologica di Napoli* und die *K.K. Zoologische Station Triest*. Dort entstanden Drieschs berühmte Seeigel-experimente, aber auch Arbeiten von Herbst zum Einfluss von Salzen (LiCl) auf die Frühentwicklung. Beide gingen 1900 nach Heidelberg. Driesch wurde Privatdozent für Naturphilosophie und Mitglied der Naturwissenschaftlich-Mathematischen Fakultät. Herbst habilitierte sich bei Bütschli und wurde später dessen Nachfolger.

Mit Unterstützung des Philosophen Wilhelm Windelband (1848–1915) gelang es Driesch, 1911 in die philosophische Fakultät zu wechseln.¹³ Nach einem Ordinariat für Philosophie in Köln (1920) ging Driesch 1921 an die Universität Leipzig, wo er bis zu seiner durch die Nationalsozialisten erzwungenen Emeritierung 1933 blieb.¹⁴

4 Drieschs Bedeutung für die Biologie

Im Folgenden wird vor allem Bezug genommen auf Richard Goldschmidt, Viktor Hamburger und Curt Herbst, Forscher, die Driesch sehr gut kannten, sowie auf Drieschs posthum erschienene Lebenserinnerungen.¹⁵ Die Einschätzung der wissenschaftlichen Verdienste von Hans Driesch durch Goldschmidt und Hamburger sind eindeutig.¹⁶ Ihre Einordnung lässt auch heute keine Zweifel an der Bedeutung von Drieschs Experimenten aufkommen. Goldschmidt vergleicht sogar Drieschs Experimente mit denen von Spemann und ordnet Driesch als den bedeutenderen, originelleren und »wirklichen Bahnbrecher in der Biologie« ein.¹⁷

13 CURT HERBST, »Hans Driesch als experimenteller und theoretischer Biologe«, in *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* 141 (1942): 111–153.

14 ELSTNER, *Jenseits der Entwicklungspsychologie*.

15 DRIESCH, *Lebenserinnerungen*.

16 RICHARD GOLDSCHMIDT, *Portraits from Memory: Recollections of a Zoologist*, Seattle 1956; VIKTOR HAMBURGER, *The Heritage of Experimental Embryology: Hans Spemann and the Organizer*, New York 1988.

17 »In den neunziger Jahren hatte die Entwicklungsphysiologie ihren glänzenden Aufschwung genommen. W. Roux war ihr Begründer; er hörte aber bald mit der experimentellen Arbeit auf und befasste sich nur noch rein theoretisch mit ihr. Ihr eigentlicher Initiator war dagegen Hans Driesch zusammen mit seinem anderen Ich, Curt Herbst. [...] Driesch war es vor

Für Hamburger ist der Kern der Organisator-Experimente von Spemann und seiner Doktorandin Hilde Mangold die Rolle der Induktion.¹⁸ In der Gastrulation der Amphibienentwicklung wird gezeigt, wie gewebeartig organisierte kleine Kollektive embryonaler Zellen der dorsalen Urmundlippe an ektopischer Stelle eine ganze Körperachse induzieren können (siehe oben), wobei dieser Induktion wiederum eine ganze Hierarchie von weiteren Induktionsereignissen zugrunde liegt.¹⁹ Auch heute noch ist dies die Grundlage unserer Erklärungsmodelle zu der geordneten Entstehung von Körperachsen und Organen in der Embryonalentwicklung und Regeneration. Bemerkenswerterweise wurden ganz ähnliche Organisator-Experimente bereits 15 Jahre zuvor veröffentlicht, die an dem einfachen Süßwasserpolypen *Hydra* durchgeführt wurden.²⁰ Wichtiger als die Priorität ist vielleicht, dass sie von einer Studentin durchgeführt wurden, die in dem Labor von Morgan und Wilson arbeitete.²¹ Wir wissen heute auch, dass an den Induktionsvorgängen bei der Organisator Bildung in beiden Fällen der evolutiv hoch konservierte Wnt-Signalweg zentral beteiligt ist, was auf ähnliche molekulare Mechanismen hinweist.²²

allem der der Kausalanalyse zum Durchbruch verhalf. Noch heute, da die Entwicklungsphysiologie längst zum Allgemeingut aller Biologen geworden ist, sind wir Nutznießer der bedeutenden Erkenntnisse von Driesch der als großer Experimentator und tief schürfender Denker so Hervorragendes leistete, dass er seiner Zeit weit voraus war. [...] In den späteren Jahren scheint dann Drieschs Bedeutung durch die allgemeine Anerkennung, die dem Lebenswerk Spemanns zuteilwurde, in den Schatten gestellt worden zu sein. Ich glaube jedoch, dass Driesch der bei weitem größere Analytiker, der unabhängiger Geist und darüber hinaus, durch seine kühnen Experimente und Ideen, auch der wirkliche Bahnbrecher war.« GOLDSCHMIDT, *Portraits from Memory*, 65 [Übersetzung Elisabeth de Lattin, Hamburg 1959].

18 SPEMANN und MANGOLD, *Über die Induktion*.

19 »Die allgemeinen Themen der ›abhängigen Differenzierung‹, die von Roux in den 1880er Jahren formuliert worden waren, und der embryonalen Induktion lagen in der Luft. In der Tat waren einige von Spemanns Zeitgenossen in theoretischen Fragen bereits weiter als er. Ich denke dabei insbesondere an Driesch und seinen Freund Curt Herbst. Nach einer Reihe brillanter Experimente an Seeigel-Eiern hatte Driesch 1894 (im Alter von 27 Jahren) eine ausgefeilte *Analytische Theorie der organischen Entwicklung* ausgearbeitet, in der die Rolle des Zellkerns und des Zytosplasmas, induzierende chemische Reize und andere grundlegende Probleme und Mechanismen mit großer Klarheit diskutiert wurden.« HAMBURGER, *Heritage*, 14 [Übersetzung TWH].

20 ETHEL N. BROWNE, »The Production of New Hydranths in *Hydra* by the Insertion of Small Grafts«, in *J. Exp. Zool.* 7 (1909): 1–37.

21 HOLSTEIN, *The Significance of Ethel Browne's Research*.

22 Ebd.

5 Drieschs Hinwendung zur Theoretischen Biologie und zum Vitalismus

Wie von Hamburger geschildert, waren Driesch und Herbst in der theoretischen Durchdringung der Induktionsexperimente Spemann weit voraus, wenn es überhaupt sein Ziel war, hier zu einer kohärenten Theorie zu kommen. Sowohl Driesch als auch Herbst veröffentlichten zwischen 1890 und 1900 wissenschaftstheoretische Studien, in denen erstmals eine Theorie der organischen Entwicklung ausgearbeitet war und zugleich auch die offenen Fragen nach den zugrundeliegenden Mechanismen thematisiert wurden.²³ Ziel ihrer experimentellen Arbeiten war eindeutig ein *mechanistisches* Verständnis der Induktions- und Regulationsvorgänge in der Embryogenese von Organismen, wie es auch von Hamburger und zuletzt von Sander betont wurde.²⁴

Gleichzeitig waren dies auch die entscheidenden Jahre der Hinwendung Drieschs zum Neovitalismus. Seine Arbeiten tragen programmatische Titel: *Die Maschinentheorie des Lebens*,²⁵ *Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge – Ein Beweis vitalistischen Geschehens*,²⁶ *Die organischen Regulationen – Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens*.²⁷ Die Gründe für die Wende in seiner

23 HANS DRIESCH, *Analytische Theorie der organischen Entwicklung*, Leipzig 1894; CURT A. HERBST, *Formative Reize in der tierischen Ontogenese: Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung*, Leipzig 1901.

24 »Herbst, who deserves credit as the first practitioner of chemical experimental embryology – he made some notable discoveries in his studies of the effects of ions on sea urchin development – had published his theoretical Programmschrift (manifesto) on *Formative Stimuli in Animal Ontogeny* in 1901, the same year in which Spemann's first study appeared. It is an extensive and systematic survey of developmental mechanisms. A crucial issue in the approach of both Driesch and Herbst is well formulated by the latter: ›to establish the occurrence of formative stimuli which are exerted from one part of the embryo to another, and to demonstrate eventually the possibility of a complete resolution of the entire ontogenesis into a sequence of such inductions‹ (Herbst, 1901, p. 2). One should not be taken aback by the use of the antiquated term ›formative stimulus‹, which had been taken over from Rudolf Virchow and from botanists of the middle of the last century. Mechanists like Herbst had long divested it of its mystical overtones and used the term synonymously with ›inductor‹.« HAMBURGER, *Heritage*, 14–15; KLAUS SANDER, »Hans Driesch the Critical Mechanist: Analytische Theorie der organischen Entwicklung«, in *Roux' Archives of Developmental Biology* 201 (1992): 331–333.

25 HANS DRIESCH, »Die Maschinentheorie des Lebens«, in *Biologisches Centralblatt* 16 (1896): 353–368.

26 DERS., *Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge: Ein Beweis vitalistischen Geschehens*, Leipzig 1899.

27 DERS., *Die organischen Regulationen: Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens*, Leipzig 1901.

Forschung schildert Driesch in seinen *Lebenserinnerungen* prägnant.²⁸ Danach sei mechanistisch nicht erklärbar, warum in seinen Regenerationsexperimenten die Potenzen des Gewebes (er spricht von Elementen) nach »beliebiger Zerstückelung« immer viel größer seien als dessen prospektive Bedeutung. Die bei dieser Regulation wirksamen Prozesse, die stets »das Ganze« regenerieren, sieht er als zentrale Komponenten eines »harmonisch-äquipotentiellen Systems des Organischen«. Und Driesch formuliert als Kern seiner Argumente für eine Abkehr von mechanistischen Erklärungen:

War es denkbar, dass eine gegebene Anordnung der Materie des Eies oder bei Restitution des Erwachsenen eine präformierte »materielle Struktur« [...] die letzte Grundlage der Lokalisation dieses Geschehens sei, wie eine »teleologisch-mechanistische« Einstellung das fordern musste; eine Struktur auf deren gegebener Grundlage sich alles Einzelgeschehen physikalisch-chemisch abspielte? Nein – das war unausdenkbar! Denn eine gegebene Struktur, eingestellt auf die Lieferung eines bestimmten Endziels bleibt doch nicht was sie war, wenn man ihr beliebige Teile nimmt oder ihre Teile beliebig verlagert.

Diese Gedanken sind 10 Jahre nach Drieschs Tod 1941 veröffentlicht worden. Zur Zeit ihrer Niederschrift war die Rolle der DNA als Träger der Erbinformation erst ansatzweise²⁹ und die mit der DNA verbundenen molekulargenetischen Prozesse der Proteinbiosynthese (Transkription und Translation sowie Genregulation) noch nicht einmal ansatzweise bekannt. Mit unseren heutigen Kenntnissen der molekularen Prozesse in der Entwicklung und Evolution kann Drieschs Paradoxon durchaus mechanistisch erklärt werden. Der DNA kommt die Rolle einer *präformierten materiellen Struktur* zu, die in den Entwicklungsprozessen aktiviert wird, diese steuert, die aber auch Grundlage von strukturellen Veränderungen ist. Diese Veränderungen bilden über Generationen hinweg ein evolutives Gedächtnis, das uns mit den einfachsten Lebensformen verbindet.

Man kann spekulieren, ob diese für Driesch unüberwindbaren Hürden ihn dazu bewegten, seine experimentellen Arbeiten nicht fortzusetzen und warum er nicht – wie Morgan – eine Wende hin zur Genetik einschlug. Der auf Aristoteles zurückgehende Vitalismus, dem zufolge Organismen auch von einer lebendigen Kraft geformt werden, brachten ihm jedenfalls umfassende

28 DERS., *Lebenserinnerungen*, 109.

29 OSWALD T. AVERY, COLIN M. MACLEOD und MACLYN MCCARTY, »Studies on the Chemical Nature of the Substance Inducing Transformation of Pneumococcal Types«, in *Journal of Experimental Medicine* 79 (1944): 137–158.

Kritik der biologischen Welt ein, die bei den Vertretern der Genetik noch schärfer war als bei den experimentell arbeitenden Biologen.

Ausgangspunkt seiner naturphilosophischen Schule des Neovitalismus und der Entelechie-Theorie ist jedoch, dass Lebensvorgänge durch spezifische biologische Ordnungsprinzipien bestimmt werden. In einer Arbeit, die noch vor Drieschs ersten neovitalistischen Arbeiten 1893 erschienen ist, versuchte er eine Theorie der Biologie zu formulieren und der Biologie einen eigenständigen Platz neben der Physik und Chemie als anerkannte und selbstständige Grundlagenwissenschaft zuzuweisen.³⁰

In der *Philosophie des Organischen*,³¹ seinem naturphilosophischen Hauptwerk, fasst er im ersten Teil die Ergebnisse der *Analytischen Biologie* zusammen und begründet im Kontext von Deszendenz- und Vererbungslehre die Eigenständigkeit des Lebens. Im zweiten Teil wird die Philosophie des Organischen entwickelt, die im Wesentlichen eine Ableitung der aristotelischen Entelechie-Lehre ist und verschiedenste funktionelle Ebenen des Organischen darstellt. Die Entelechie ist dabei treibende Kraft alles Organischen, die Form und Funktion der verschiedenen Lebensformen bestimmt. Aber welcher Art ist dieser Faktor? Hier setzt die Kritik der meisten Biologen an. Ludwig von Bertalanffy (1901–1972), der wie Driesch aus der Entwicklungsbiologie und Morphologie kam und als Pionier der Systemtheorie gilt, hat in seinem Hauptwerk *Modern Theories of Development* als Haupteinwand gegen Drieschs Neovitalismus vorgebracht, dass dessen Entelechie-Hypothesen keinen Erklärungswert hätten.³² Dieser Einwand will ernstgenommen sein, weil Bertalanffy einen fächerübergreifenden holistischen Ansatz verfolgte. In seinem Ansatz der theoretischen Biologie setzte er sich mit der Gestalttheorie und den Grundlagen der organischen Biologie auseinander und führte das Konzept der emergenten Evolution ein,³³ obwohl dessen molekulare Grundlagen erst in Ansätzen erkennbar waren.

30 HANS DRIESCH, *Die Biologie als selbstständige Grundlagenwissenschaft*, Leipzig 1893.

31 DERS., *Philosophie des Organischen*, Bd. 1 und 2, Leipzig 1909; DERS., *Philosophie des Organischen: Gifford-Vorlesungen gehalten an der Universität Aberdeen in den Jahren 1907–1908*, Leipzig 1921.

32 »The chief objection to vitalism is that its ideas are so extremely deficient in explanatory value. Driesch has repeatedly been charged with the purely negative characterization of his entelechy. The entelechia morphogenetica is neither substance nor energy, nor a constant; it is not spatial but acts into space; it is said to be ›unimaginable‹, it can only be ›conceived‹. The entelechia psychoidea, which is involved in instinct, is an entity which, although not a psyche, can only be discussed in psychological analogies. Driesch himself must admit that the definition of entelechy is merely a complicated system of negations.« LUDWIG VON BERTALANFFY, *Modern Theories of Development: An Introduction to Theoretical Biology*, London 1933, 43.

33 Ebd.

6 Evolution und Emergenz: Biologie-spezifische Ordnungsprinzipien

Die Frage nach der Emergenz ist für Beschreibung und Abgrenzung der Systemeigenschaften von Physik, Chemie und Biologie zueinander noch immer aktuell. Gibt es gegenüber der physikalischen und chemischen Ebene Eigenchaften biologischer Systeme, die grundsätzlich neu sind und nicht alleine durch die Summe ihrer (chemischen und physikalischen) Eigenschaften erklärt werden können? Diese Frage, die Driesch zunächst auf der Ebene der Frühentwicklung von Organismen stellte, gilt auch für andere Ebenen biologischer Prozesse, von der zunehmenden Komplexität der Baupläne von Organismen bis hin zum »intelligenten« Verhalten bestimmter Tiere. In allen Beispielen sind emergente Prozesse mit der Evolution der Organismen verbunden. Wir haben heute ein detailliertes Wissen über die molekularen Grundlagen evolutionärer Prozesse und über die Schlüsselrolle, welche die Organisation der DNS bei der Entwicklung und Evolution der Organismen spielt.

Die DNS ist einerseits Träger der genetischen Information, andererseits unterliegt sie einer ständigen Veränderung durch Mutationen. Dadurch entsteht auf organismischer Ebene das Potential, durch Selektion und Anpassung neue Systemeigenschaften herauszubilden. Die Tatsache, dass die komplexesten Organismen über die Kontinuität ihrer DNS mit den evolutionär ältesten Organismen verbunden sind, zeigt, dass emergente Phänomene auf der Ebene der DNA und im evolutionären Kontext zu einer höheren Komplexität der Organismen geführt haben. Diese Eigenschaft biologischer Systeme unterscheidet sich grundlegend von chemischen und physikalischen Prozessen.

Mit dem Fortschritt der Sequenzierung ganzer Genome (1976 des Bakteriophagen MS2, 1995 des Bakteriums *Haemophilus influenzae* und 2000/2002 des Menschen) wurden bald Hypothesen entwickelt, um die vorherrschende Evolutionstheorie um entwicklungsbiologische Perspektiven zu erweitern.³⁴ Pioniere waren Conrad H. Waddington (1905–1975), Rupert Riedl (1925–2005) und Stephen J. Gould (1941–2002) mit ihren programmatischen Werken.³⁵ Vertreter des Neodarwinismus wie Ernst Mayr (1904–2005) konnten mit ihrem rein populationsgenetisch orientierten Ansatz einer *Synthetischen Theorie* keine Erklärung für Evolutionsphänomene finden, denen statische Phänomene (zum

34 GÜNTER P. WAGNER und MANFRED D. LAUBICHLER, »Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Body Plans and Evolvability«, in *J. Exp. Zool.* 302B (2004): 92–102.

35 Conrad H. Waddington, *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*, London 1957; Rupert Riedl, *Die Ordnung des Lebendigen: Systembedingungen der Evolution*, Hamburg 1975; Stephen Jay Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge, MA u. a. 1977.

Beispiel Merkmalshomologie) oder dynamische Phänomene (zum Beispiel Koadaptation, Heteromorphose, Atavismus) zugrunde liegen.³⁶ In allen Fällen handelt es sich um gerichtete Phänomene der Makroevolution, das heißt evolutive Prozesse, die über die Artgrenzen hinweg zum Beispiel die Identität großer Taxa wie Vögeln und Säugetiere erklären.

Riedls Hypothese war, dass im Laufe der Evolution neue Merkmale entstehen, die aber im Kontext von Merkmalen, die zum Zeitpunkt ihrer Entstehung bereits vorhanden waren, funktionsfähig sein müssen. Neue Merkmale können ihrer Entwicklung von bereits vorhandenen Merkmalen abhängen, wodurch die Belastung (*Bürde*) für die phylogenetisch ältere Merkmale zunimmt, die weniger wahrscheinlich verloren gehen oder verändert werden. Diese negative Rückkopplung wirkt als Selektion nicht durch die Umwelt, sondern durch systemische Bedingungen, die durch die Organisation des Organismus entwickelt wurden. Das Ergebnis ist ein »nachahmend organisiertes System von Geninteraktionen«, was unter anderem auch erklärt, warum konservativere Merkmale tendenziell phylogenetisch ältere Merkmale sind.³⁷ Es zeigt auch Wege auf, wie in der Evolution zunehmende Komplexität entsteht indem zum Beispiel in der Augenentwicklung eine Vielzahl neuer Gene entsteht, die von ancestralen Kontrollgenen abhängen.³⁸

Eine neue Aktualität erhält das Thema der Emergenz durch die Synthetische Biologie, die mit neuen Technologien versucht, Steuerungswege in biologischen Systemen zu rekonstruieren und zu nutzen. Solche Ansätze in den Lebenswissenschaften sind erst durch die Kenntnis der evolutiven Konservierung von Lebensvorgängen möglich geworden, die vor der Entdeckung der DNA kaum vorstellbar war.

ORCID®

Thomas W. Holstein  <https://orcid.org/0000-0003-0480-4674>

³⁶ RUPERT RIEDL, *Die Ordnung des Lebendigen*, Hamburg und Berlin 1975; DERS., »Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution«, in *Quarterly Review Biology* 52 (1977): 351–370.

³⁷ DERS., *Ordnung*; DERS., *Order*.

³⁸ WALTER J. GEHRING, »New Perspectives on Eye Development and the Evolution of Eyes and Photoreceptors«, in *J Hered* 96 (2005): 171–184.