

Deutsche Gesellschaft für
Geschichte und Theorie der Biologie

Annals of the History and Philosophy of Biology

Volume 13 (2008)

formerly Jahrbuch für
Geschichte und Theorie der Biologie



Universitätsverlag Göttingen



Manuscripts should be submitted to the managing editor. Submissions will be peer reviewed. The preferred language is English. Articles in German should be accompanied by a short (max. 1000 words) summary in English.

Managing Editor

Volker Wissemann

Justus-Liebig-Universität Giessen

Institut für Allgemein Botanik und Pflanzenphysiologie

AG Spezielle Botanik (Carl-Vogt-Haus)

Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ)

D-35392 Giessen

Germany

E-mail: Volker.Wissemann@bot1.bio.uni-giessen.de

Editors

Uwe Hoßfeld, Jena, Germany

Michael Ruse, Tallahassee, USA

Lennart Olsson, Jena, Germany

Volker Wissemann, Gießen, Germany

Editorial Board

Peter Bowler, Belfast, UK

Olaf Breidbach, Jena, Germany

Eve-Marie Engels, Tübingen, Germany

Christoph Friedrich, Marburg, Germany

Nick Hopwood, Cambridge, UK

David L. Hull, Evanston, USA

Thomas Junker, Frankfurt/Main, Germany

Kristian Köchy, Kassel, Germany

Ulrich Kutschera, Kassel, Germany

Jane Maienschein, Tempe, USA

Renato Mazzolini, Trient, Italy

Peter McLaughlin, Heidelberg, Germany

James R. Moore, Milton Keynes, UK

Kärin Nickelsen, Bern, Switzerland

Ronald L. Numbers, Wisconsin-Madison, USA

Wolf-Ernst Reif, Tübingen, Germany

Hans-Jörg Rheinberger, Berlin, Germany

Marsha L. Richmond, Detroit, USA

Robert Richards, Chicago, USA

Nicolas Robin, Jena, Germany

Alexander Rosenberg, Durham, USA

Nicolaas A. Rupke, Göttingen, Germany

Hans-Konrad Schmutz, Winterthur, Switzerland

Marcel Weber, Basel, Switzerland



Deutsche Gesellschaft für Geschichte und
Theorie der Biologie (Ed.)
Annals of the History and Philosophy of Biology Vol. 13 (2008)

Except where otherwise noted, this work is
licensed under a [Creative Commons License](#)



Annals of the History and Philosophy of Biology; Volume 13 (2008)
Universitätsverlag Göttingen 2009

Deutsche Gesellschaft für
Geschichte und Theorie der
Biologie (Ed.)

Annals of the History and
Philosophy of Biology
Vol. 13 (2008)

formerly Jahrbuch für Geschichte
und Theorie der Biologie



Universitätsverlag Göttingen
2009

Bibliografische Information der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliographie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

Managing Editor of the Annals of the History and Philosophy of Biology

Volker Wissemann

Justus-Liebig-Universität Giessen

Institut für Allgemein Botanik und Pflanzenphysiologie

AG Spezielle Botanik (Carl-Vogt-Haus)

Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ)

D-35392 Giessen

Germany

E-mail: Volker.Wissemann@bot1.bio.uni-giessen.de

Cover Picture: Friedrich Besemann: Leinekanal mit akademischem Museum und Graetzehaus. Aquarellierte Federzeichnung 1860. Graphische Sammlung des Städtischen Museums Göttingen

Layout: DGGTB

Cover Design: Kilian Klapp, Maren Büttner

© 2009 Universitätsverlag Göttingen

<http://www.univerlag.uni-goettingen.de>

ISSN 1863-0197

Annals of the history and philosophy of biology, Volume 13 (2008)

Contents

Preface.....	1
Christian Reiß, Uwe Hofffeld, Lennart Olsson, Georgy S. Levit & Oliver Lemuth Das autobiographische Manuskript des Entwicklungsbiologen Julius Schaxel (1887-1943) vom 24. Juli 1938 – Versuch einer Kontextualisierung	3
Thomas Junker The downfall of civilised nations in the light of biology: Erwin Baur´s Darwinian Doomsday Science (1922/32).....	53
Volker Wissemann Johannes Reinke (1839-1931) – Botany, a study of pure divine service	67
Mats E. Svensson Race, Racial Biology and Eugenics in Swedish School-books from the 19th and 20th centuries.....	79
Timothy J. Horder A history of evo-devo in Briain: Theoretical ideals confront biological complexity.....	101
Tina Roth, Ulrich Kutschera Darwin's hypotheses on the origin of domestic animals and the history of German shepherd dogs.....	175
Ernst Haeckel Das Weltbild von Darwin und Lamarck	189
Instructions for authors	

Preface

2009 is a Darwin Year, in which the bicentennial of his birth is celebrated. In this year, we publish volume 13 (2008) of the *Annals of the History and Philosophy of Biology*. In addition to the usual mix of themes among the contributed papers, we have decided to also publish a facsimile print as a bibliophilous present to celebrate the Darwin bicentennial. This is a reprint of a speech held by Ernst Haeckel on “The World-view of Darwin and Lamarck. On the occasion of the centennial of Darwin on 12 February 1909 in the Volkshaus in Jena“; one of the most important speeches held to celebrate the centennial of Darwin’s birth. It is not surprising that Haeckel in his exposition mostly concentrated on Darwin himself and his immediate precursor, Jean Baptiste de Lamarck. On the other hand, Darwin’s congenial partner Alfred Russel Wallace is only mentioned in one paragraph in the 39 pages long speech. Around 1900, it was common in the biosciences to talk about the “Theory of Lamarck and Darwin” and not the “Theory of Darwin and Wallace” as having solved the “creation question” once and for all.

Unfortunately publication of Volume 12 (2007) of the *Annals* has been delayed for several reasons. We are still grateful that it is now possible to deliver volume 12 and 13 at the same time.

From this volume and onwards, there has been a change of editor for biophilosophy. In past years, Kristian Köchy has been responsible for biophilosophy papers for *Annals*, and we would like to thank him for his efforts, he will remain in the editorial board. We are happy to announce that Michael Ruse, Florida State University, Tallahassee, USA is the new editor for biophilosophy, and we thank him for his willingness to take on this duty.

Jena, Gießen, Tallahassee in April 2009
The editors

Vorwort

Pünktlich zum Darwin-Jahr 2009 erscheint Band 13 (2008) der *Annals of the History and Philosophy of Biology*. Neben den gewohnt freien Beiträgen haben sich die Herausgeber entschlossen, den Lesern eine kleine bibliophile Festgabe zum aktuellen Darwin-Jubiläum mit beizugeben. Es handelt sich um einen Reprint der Festrede Ernst Haeckels über „Das Weltbild von Darwin und Lamarck zur hundertjährigen Geburtstagsfeier von Darwin am 12. Februar 1909 im Volkshaus zu Jena“; eine der zentralen Reden vor einhundert Jahren. Es überrascht kaum, dass sich Haeckel in seinen Ausführungen dabei vornehmlich auf den Jubilar und dessen unmittelbaren Vorläufer, Jean Baptiste de Lamarck bezieht, Darwins kongenialer Partner hingegen in nur einer einzigen Passage der 39 Seiten umfassenden Abhandlung gewürdigt wird. Um 1900 war es eben noch Gemeingut in den Biowissenschaften, von der „Lamarck-Darwinschen Theorie“ und nicht etwa „Darwin-Wallaceschen Theorie“ zu sprechen, die endgültig die große Schöpfungsfrage gelöst habe.

Leider hat sich die Publikation von Band 12 (2007) der *Annals* aus unterschiedlichen Gründen verschoben. Wir sind daher froh, dass es nun möglich ist Band 12 und 13 gleichzeitig zu veröffentlichen.

Mit diesem Band gibt es auch eine Veränderung in der Herausgeberschaft. In den vergangenen Jahren hat Kristian Köchy den Anteil der Biophilosophie in den *Annals* betreut, dem an dieser Stelle für sein Mitwirken in den letzten Jahren gedankt sei, er wird weiterhin als Editor mitarbeiten. Als neuer Herausgeber konnte Michael Ruse, Florida State University, Tallahassee, USA gewonnen werden. Herzlichen Dank für seine Bereitschaft.

Jena, Gießen, Tallahassee im April 2009
Die Herausgeber

Das autobiographische Manuskript des Entwicklungsbiologen Julius Schaxel (1887-1943) vom 24. Juli 1938 – Versuch einer Kontextualisierung¹

*Christian Reiß, Uwe Hofffeld, Lennart Olsson, Georgy S. Levit & Oliver
Lemuth*

Abstract. Personal notes, such as laboratory notebooks or, as in this case, an autobiography, are among the most seductive sources for the historian of science. Seductive, as they promise insights only rarely granted in the course of historiographical research and, at the same time, pose severe problems, when it comes to critical assessment of the sources. Autobiographies acuminate both sides in an especially drastic way. Whereas one can on the one hand hope for a look into the author's mind, on the other hand autobiographies are always written in retrospect and with a specific motivation concerning their content. Keeping this in mind, Schaxel's autobiography gives fascinating insights into an important but almost forgotten figure in the history of early 20th century biology. Schaxel was a highly ambivalent figure, in whose biography central themes of early 20th century science and culture meet. In contrast to older accounts, the autobiography is supposed to switch perspective and to let the author tell his story himself. That way, the picture given includes both Schaxel's life and the interpretation Schaxel choose for telling the story. Additionally, an important and almost lost and forgotten source for the history of

¹ Der Beitrag entstand im Rahmen eines von der DFG geförderten Forschungsprojektes zur Entwicklungsbiologie (Ho 2143/9-1). Unser besonderer Dank gilt den Mitarbeitern des Universitätsarchivs Jena, des Archivs der Universitätsbibliothek Leipzig sowie des Carl Zeiss Archivs für Ihre Unterstützung bei den Recherchen.

science should be made available. This original manuscript has been donated to the archive of the Ernst-Haeckel-House in Jena by Schaxel's widow, Deborah Schaxel, after her return from the Soviet Union. In the course of the years, the original manuscript disappeared under unknown circumstances, but a copy has survived.

1 Einleitung

Wissenschaftliche Autobiographien gehören zu den paradoxesten Quellengattungen der Wissenschaftsgeschichte. Einerseits eröffnen sie den Zugang zu einem Bereich, der in der Wissenschaftsgeschichte normalerweise unzugänglich ist, die Sicht des Wissenschaftlers auf sein eigenes Leben. Andererseits ist es gerade ihr Zustandekommen, das eine besonders intensive Form der Quellenkritik erfordert. Im Rahmen dieses Spannungsverhältnisses erzählt die Autobiographie immer ebensoviel über die Selbstwahrnehmung und Intention ihres Verfassers zum Zeitpunkt der Niederschrift, wie über das in ihr beschriebene Leben. Dies soll jedoch kein Plädoyer für den Nichtgebrauch von Autobiographien sein, genauso wenig wie für eine privilegierte Verwendung als Ort des Eigentlichen, Unverfälschten. Vielmehr stellen Autobiographien eine extrem spannende Quellengattung, die in gleicher Weise wie alle anderen Quellengattungen bei entsprechend kritischer Lektüre zum Verständnis der jeweiligen Person bzw. bestimmter Ereignisse beitragen können.

Im Rahmen der Veröffentlichung des autobiographischen Manuskripts des Biologen Julius Schaxel (1887-1943) wird im Folgenden ein entsprechender kontextueller Rahmen gegeben, der ein besseres Verständnis und die kritische Lektüre ermöglichen soll. Hierfür wird zuerst die Autobiographie im Kontext der bisherigen Arbeiten zu Julius Schaxel diskutiert und ihr Fundzusammenhang erläutert. Anschließend folgt eine kurze Einführung in die wissenschaftlichen Arbeiten und das Leben Schaxels, wobei hier das Hauptaugenmerk auf den Schnittpunkten zwischen seiner Wissenschaft und seiner politischen Arbeit gelegt wird.

2 Die Autobiographie im Kontext der bisherigen Arbeiten zu Julius Schaxel

Zusammen mit der von Erika Krauß herausgegebenen Korrespondenz zwischen Ernst Haeckel und Julius Schaxel stellt das autobiographische Manuskript den Kernbestand an Quellen zu Schaxels Leben dar (Krauß 1987). Wie wichtig diese für die Geschichtsschreibung zu Schaxel waren, lässt sich daran erkennen, dass die Darstellung der entscheidenden Momente in Schaxels Leben fast ausschließlich auf diesen Dokumenten beruhte (Fricke 1964, 1988, Krauß 1987). Neben diesen für die Schaxelrezeption zwischen 1945 und 1990 als zentral einzustufenden Arbeiten

existiert noch eine unüberschaubare Menge kleinerer Arbeiten, die allerdings nur Einzelaspekte zu Schaxels Leben und Werk herausgreifen und sich hierbei vorwiegend auf die in den zentralen Werken von Dieter Fricke, Erika Krauß und Heinz Penzlin entwickelte Narration stützen. Bedingt durch Schaxels politische Aktivität und die in seiner Autobiographie sehr eindrucksvoll sichtbare Selbststilisierung, wurde er in der DDR und vor allem in Jena zu einer lokalen Heldenfigur im Kampf für den Sozialismus interpretiert, hinter deren politischer Arbeit der Biologie Schaxel fast gänzlich verschwand. Erst Penzlin hat in zwei Arbeiten das wissenschaftliche Werk dann wieder eingehender bearbeitet, wobei er das Hauptaugenmerk auf Schaxels entwicklungsbiologische Arbeiten legte (Penzlin 1977, 1988).

Nach 1990 finden sich dann nur zwei Arbeiten zu Schaxel. Penzlin widmete Schaxel nochmals in seiner *Geschichte der Zoologie in Jena nach Haeckel (1909-1974)* ein Kapitel (Penzlin 1994), das direkt an seine Arbeiten vor 1990 anknüpfte, diesmal aber Schaxel in den Kontext der Geschichte des Zoologischen Instituts stellte. Im Jahre 1997 erschien mit Nick Hopwoods *Biology between university and proletariat: the making of a red professor* dann ein neuer argumentativer Ansatz der Schaxelinterpretation, der vornehmlich dessen politische Praxis ins Zentrum rückte und diese im Kontext verschiedener politischer und kultureller Strömungen der Weimarer Republik diskutierte (Hopwood 1997). Hopwood plädiert hier dafür, nicht prinzipiell zwischen den wissenschaftlichen und politischen Aspekten von Schaxels Wirken zu unterscheiden, sondern diese als die zwei Seiten ein und derselben Medaille zu betrachten. Hopwood legt den Schwerpunkt sich hierbei jedoch vor allem auf Schaxels politische Rolle innerhalb der Wissenschaft sowie seine gesellschaftspolitischen und populärwissenschaftlichen Positionen.

Aspekte, die in der bisherigen Geschichtsschreibung zu Schaxel nur wenig beachtet wurden, waren einmal seine theoretischen Arbeiten und seine Bedeutung für das Gebiet der theoretischen Biologie sowie ein Zusammendenken von Schaxels politischer mit seiner konkreten wissenschaftlichen Arbeitspraxis. Ein erster Versuch, in dieser Richtung zu argumentieren, war eine in Jena angefertigte Magisterarbeit *Experiment und Ontogenie. Die entwicklungsbiologischen Arbeiten des Haeckelschülers Julius Schaxel, 1918-1928* (Reiß 2006) sowie der Aufsatz „*No evolution, no heredity, just development—Julius Schaxel and the end of the Evo-Devo agenda in Jena, 1906–1933: a case study*“ (Reiß 2007). Im Rahmen der letztgenannten Arbeit wurde auch eine englische Übersetzung der Autobiographie veröffentlicht (Reiß et al. 2007).

Wie oben bereits angedeutet, beruhte die frühe Geschichtsschreibung zu Schaxel auf Quellen, die für sich genommen jeweils als problematisch einzustufen sind, da es sich bei ihnen um Selbstzeugnisse der zu untersuchenden Person handelte. Im Gegensatz zu den Briefen, deren Entstehungszusammenhang und Kontext relativ gut geklärt ist und deren Interpretationsrahmen durch die Kenntnis des Adressaten, Ernst Haeckel, schon eingeschränkt sind/waren, ist bei der Autobiographie mehr Vorsicht bei der Deutung und Interpretation geboten. Wie

Schaxel eingangs schreibt, ist der Text 1938 während eines Haftaufenthalts in der Lubjanka, dem sowjetischen Geheimdienstgefängnis in Moskau, entstanden. Schaxel beschränkt sich bei der Schilderung der Ereignisse auf den Zeitraum bis zu seiner Flucht aus Deutschland. Über seine Zeit in der Sowjetunion, wo er von 1933 bis zu seinem Tod 1943 lebte und arbeitete, ist sehr wenig bekannt. Somit ist auch unklar, warum er sich in Haft befand und was ihn zum Verfassen des Textes veranlasste.

Wie im Folgenden gezeigt wird, handelt es sich bei den beschriebenen Ereignissen auch um einen sehr spezifischen Ausschnitt aus Schaxels Leben, der sich vor allem mit seiner Arbeit als Biologe, seinem politischen und Liebesleben beschäftigt. Hierbei muss angemerkt werden, dass seine Arbeit als Biologe den chronologischen Rahmen vorgibt, in den die anderen Elemente eingebettet sind. In Anbetracht des speziellen Verlaufs der Schaxels Karriere bis 1933 genommen hat, wird in der Autobiographie die Tendenz zur Stilisierung zum ewig Missverstandenen sehr deutlich. Da es sich um ein Manuskript handelt, bleibt zu vermuten, dass Schaxel eine Erweiterung plante, die allerdings aus unbekanntem Gründen nicht zustande kam. Das Manuskript selbst wurde von seiner zweiten Frau, Deborah Schaxel, nach ihrer Rückkehr nach Deutschland zusammen mit einer Reihe weiterer Dokumente an das Archiv des Ernst-Haeckel-Hauses in Jena übergeben. Der Verbleib dieses Dokumentenbestandes war lange Zeit unklar und es ist H. Penzlin zu verdanken, dass zumindest eine Abschrift der Autobiographie erhalten geblieben ist, die er für eigene Recherchen zu seinen Arbeiten über Schaxel anfertigen ließ.

3 Die frühen Jahre

Julius Schaxel war – neben Heinrich Schmidt – der letzte persönliche Schüler Ernst Haeckels. Schaxel entstammte einer wohlhabenden Augsburger Kaufmannsfamilie und begann 1906 nach dem Abschluss des Realgymnasiums zunächst in München und später in Jena Zoologie, Botanik, Philosophie und Psychologie zu studieren. Im Jahr 1906, noch während seiner Augsburger Schulzeit, hatte er bereits Kontakt zu dem damals sehr bekannten Haeckel in Jena aufgenommen, um ihn nach einer Empfehlung für sein Studium zu befragen. Inspiriert zu diesem Schritt wurde Schaxel, wie so viele seiner Zeitgenossen, durch die Lektüre von Haeckels populärwissenschaftlichen Schriften, hier vor allem durch *Die Welträthsel* (1899), die sich zu jener Zeit ungeheurer Popularität erfreuten (Krauß 2005). Haeckel riet zu einem Studium in Jena. Da er zu diesem Zeitpunkt aber schon 74 Jahre alt war und auch sonst mehr die Rolle eines Mentors als eines wissenschaftlichen Lehrers spielte (Krauß 1991), begann Schaxel bald, sich andere Professoren als Lehrer zu suchen. Hier spielten vor allem der Physiologe Wilhelm Biedermann sowie der Botaniker Ernst Stahl eine entscheidende Rolle. Im Gegensatz zur traditionellen Morphologie, die am Zoologischen Institut unter

Haeckel und seinen Assistenten gelehrt wurde, standen diese einem stärker experimentell orientierten Ansatz aufgeschlossen gegenüber (Nyhart 1995, Hoßfeld und Olsson 2003). Wie Schaxel in seiner Autobiographie beschreibt, fand zu dieser Zeit in Jena auch sein erster Kontakt mit den Schriften von Marx und Engels statt. Hier spielte sein erster Vermieter Emil Höllein, späterer Reichstagsabgeordneter, eine wichtige Rolle. Wie im weiteren Lebensverlauf deutlich werden wird, sind das die drei bestimmenden Einflüsse in Schaxels Werdegang, 1. Haeckels Morphologie und sein Interesse an philosophischen Fragen der Biologie, 2. Biedermanns und Stahls Betonung des Experiments als empirischer Methode sowie 3. Hölleins politischer Einfluss.

Während Schaxel politisch erst nach dem Ersten Weltkrieg nennenswert in Erscheinung tritt, erfolgt seine vollständige Abwendung vom morphologischen Ansatz Haeckels bereits im Jahre 1909, als er für seine Doktorarbeit nach München zum Haeckelschüler Richard Hertwig (1850 – 1937) wechselte.² Ursprünglich sollte Schaxel ein von Haeckel schon frühzeitig für ihn vorgeschlagenes Thema zur Evolution der fünfstrahligen Echinodermen bearbeiten, für das er Material an verschiedenen meeresbiologische Stationen sammelte. In München angekommen, stellte sich das gesammelte Material aber als nicht geeignet heraus und so bearbeitete er ein Thema, das ihm Hertwig vorschlug.

Das Münchner Zoologische Institut zählte zu dieser Zeit zu den renommiertesten Forschungsanstalten für Zoologie und neben dem Institutsdirektor R. Hertwig waren es vor allem Richard Goldschmidt (1878 – 1958) sowie Franz Doflein (1873 – 1924), die die modernen Forschungsansätze im Institut verantworteten und hauptsächlich für die Betreuung der Studenten und Doktoranden zuständig waren. Hier lernte Schaxel neben neuen Techniken der Zytologie und der Histologie vor allem auch eine stärker auf die Kausalanalyse ausgerichtete Art der Fragestellung, die seine weitere Arbeit auszeichnen sollte und klar von der zoologischen Tradition in Jena unterschied. Er schloss seine Promotion mit dem Thema „*Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildung bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidienbildung bei Metazoen*“ im Juli 1909 ab.

Trotz der immer größer werdenden inhaltlichen Distanz blieb Schaxel weiter in engem Kontakt mit Haeckel und wollte auch nicht in München, sondern in Jena bei seinem Mentor promovieren. Allerdings hatte sich in der Zwischenzeit die Situation am Zoologischen Institut in Jena grundlegend verändert. Haeckel war 1909 emeritiert und seine Nachfolge hatte Ludwig Plate (1862 - 1937), Haeckels persönlicher Wunschkandidat für diese Position, angetreten (Levit und Hoßfeld 2006). Die Situation entwickelte sich jedoch nicht so wie von Haeckel geplant, der sich weiterhin um das gerade gegründete Phyletische Museum kümmern und ansonsten als graue Eminenz im Hintergrund wirken wollte (Krauß 1984, Penzlin 1994). Nach relativ kurzer Zeit entwickelte sich ein offener Konflikt mit Plate,

² Die einzigen Hinweise zu seiner politischen Aktivität vor 1918 sind in der Autobiographie zu finden.

über den Haeckel sich mit Schaxel auch in Briefen austauschte (Krauß 1987). Trotz dieser Schwierigkeiten und seiner persönlichen Aversion gegen Plate, entschloss sich Schaxel in Jena bei Plate zu promovieren und trat sogar kurzzeitig eine Stelle unter ihm an. Da Schaxel noch die Unterstützung seiner Eltern sicher hatte, war sein Ziel nicht eine bezahlte Stelle, sondern die Habilitation. Obwohl er über einen abermaligen Wechsel nach München zu Hertwig nachdachte, verblieb er in Jena. Ein möglicher Grund hierfür mag in der Freigiebigkeit in Bezug auf Professorentitel gelegen haben, für die die Universität Jena zu dieser Zeit bekannt war (Rasche 2005).

Nachdem er keinerlei Verpflichtungen mehr gegenüber einem Vorgesetzten hatte, konnte sich Schaxel ganz auf die Forschungen zu seiner Habilitationsschrift konzentrieren. Wie schon für seine Dissertation griff er hierbei auf Material von meeresbiologischen Stationen zurück, zu dessen Sammlung und Untersuchung er u.a. die Hochzeitsreise mit seiner frischvermählten Frau Hedwig nach Neapel an die dortige Zoologische Station genutzt hatte. Er blieb noch einige Zeit dem Chromidienthema aus seiner Dissertation, an dem auch R. Hertwig starkes Interesse hatte, treu. Seine Forschungen richteten sich schließlich aber immer stärker auf die Fragen der Ontogenese. Auf diesem Weg kam er wieder zurück zur Morphologie oder besser zu ihrem Gegenstand, der Form und damit in gewisser Weise auch zu Haeckel. Statt aber die vergleichende Methode Haeckels anzuwenden, wandte sich Schaxel immer stärker der von Wilhelm Roux begründeten Entwicklungsmechanik, also der experimentellen, kausalen Analyse der Formbildung, zu. Im Januar 1912 konnte er die Abhandlung *Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. Teil 1.: Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von Aricia foetida CLAP* als Habilitationsschrift einreichen, dem ersten von drei Teilen einer Publikationsfolge (Schaxel 1912, 1913, 1914). Die Folge zeigt, dass der Ansatz zwar noch zytologisch war, allerdings bereits die Entwicklung, also die Ontogenie, ins Zentrum der Aufmerksamkeit rückte. Nach erfolgreicher Probevorlesung zum Thema „Leben als Geschichte und Gesetz“ wurde Schaxel am 10. Mai 1912 die *Venia legendi* erteilt.

Bis zum Ersten Weltkrieg hielt er sich dann noch mehrere Male als Gastforscher an der von Anton Dohrn (1840-1909) eingerichteten Zoologischen Station in Neapel und 1913 auch an der Meereszoologischen Station auf Mallorca auf, um seine experimentellen Arbeiten zu vertiefen.

4 Theoretische Arbeiten

Neben der Hinwendung zu experimentell-praktischen Fragen der Ontogenese begann Schaxel im Rahmen seiner Habilitation auch mit der theoretischen Diskussion aktueller Ansätze der Ontogeneseforschung (Schaxel 1914). An dieser Stelle wird wieder Haeckels Einfluss deutlich, da Schaxel „unter Benützung der bei [Haeckel] gelernten Methode – der materiellen Untersuchung die kritische

Begriffsbestimmung beizufügen“ (Krauß 1987, p. 67), vorgeht. Hierbei konzentrierte sich Schaxel vor allem auf die Widerlegung des von dem Biologen und Philosophen Hans Driesch vertretenen Neovitalismus und insbesondere auf dessen Konzept des harmonisch-äquipotentiellen Systems (Mocek 1965). Im Anschluss an diese Kritik im dritten Teil seiner *Aricia*-Arbeit, entwickelte sich in der Zeitschrift *Biologisches Zentralblatt* eine Kontroverse zwischen Schaxel und Driesch (Driesch 1915, 1916; Schaxel 1916, 1917). Parallel zur öffentlichen Kontroverse begannen die beiden Wissenschaftler miteinander zu korrespondieren. So schrieb Schaxel am 8. April 1916 an Driesch: „Erst jetzt habe ich auf Umwegen Ihre Erwiderung in Sachen des harm-aequ. S. [harmonisch-äquipotentielles System: Anmerkung der Verf.] erhalten, wofür ich bestens danke. Ich werde mich im Biol. Centralbl. kurz dazu äußern. Ich glaube freilich nicht, Sie „überzeugen“ zu können; denn der Umstand, dass Sie ein im Wesentlichen fertiges biologisches System (des einzige gegenwärtig überhaupt vorhandene!) zu verteidigen haben, verleiht Ihnen dem erst suchenden Anfänger gegenüber eine allzu große Überlegenheit. Ich hoffe aber mit der Zeit an Stärke zu gewinnen“ (UBL, Nachlaß 250, Postkarte von Julius Schaxel an Hans Driesch vom 8. April 1916; Unterstreichungen im Original).

Wie dieses Zitat beweist, begreift Schaxel sich zu diesem Zeitpunkt noch als Anfänger auf dem Gebiet der Philosophie, die er auch im Nebenfach studiert hat. Allerdings ergab sich durch den Ausbruch des Ersten Weltkriegs und die damit einhergehende Unmöglichkeit weiterhin an den für seine Arbeit so wichtigen meeresbiologischen Stationen zu forschen, Gelegenheit zur intensiveren konzeptionellen Arbeit. Schon 1915 veröffentlichte Schaxel *Die Leistungen der Zelle bei der Entwicklung der Metazoen*, das eine konzeptionelle Synthese seiner bisherigen Arbeiten darstellt. Hier formulierte er auch zum ersten Mal seine eigene Theorie der Entwicklung, eine „ontogenetische Determinationstheorie in sukzessiven Akten“ (Mocek 1965, p. 173). In dieser verbleibt Schaxel im theoretischen Rahmen der Roux’schen Entwicklungsmechanik, ohne eine wirkliche Erweiterung anzubieten. Mocek charakterisierte Schaxels Theorie als „mehr beschreibend als kausal“ (ebd.). Trotzdem baute Schaxel seine Kritik an den bestehenden Theorien zur tierischen Ontogenese dahingehend aus, dass er nicht nur den Driesch’schen Neovitalismus, sondern ebenso die Entwicklungsmechanik nach Wilhelm Roux kritisierte (Schaxel 1917, Mocek 1965). Für ihn waren beide Theorien unzureichend, um das ontogenetische Geschehen richtig zu erfassen. So war für ihn die Entwicklungsmechanik theoretisch unausgereift und zu sehr in den überkommenen, mechanistischen Vorstellungen des 19. Jahrhunderts verwurzelt. Die Kritik am Neovitalismus war hingegen von grundsätzlicher Art. Die von Driesch postulierte Entelechie, ein immaterielles Prinzip idealistischer Prägung, war trotz der philosophischen Ausgereiftheit des Systems nichts womit der überzeugte Materialist Schaxel übereinstimmen konnte. Für ihn waren „Mechanismus und Vitalismus keine in schroffem Gegensatz stehenden Lehren [...] weil überhaupt nur eine Biotheorie den Anspruch begrifflicher Begründung

erhebt, eben Driesch's Bioautonomie. Mechanistisch lässt sich ihr nichts Gleichwertiges gegenüberstellen. Ich glaube nicht zu viel zu wagen, wenn ich Mechanismus und Vitalismus als Stimmungen und traditionelle Neigungen betrachte [...] Sie finden ihre historische Erklärung in der Person ihrer Autoren“ (Schaxel 1917, p. 194-195).

Seine kritische Analyse der Theorien der Ontogenese weitete Schaxel dann in den Kriegsjahren auf das gesamte Gebiet der Biologie aus und publizierte 1919 die *Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie*. Hier und vor allem in der zweiten, erweiterten Auflage, die 1922 erschien, weist er, aufbauend auf seine umfassende historisch-philosophische Analyse des zeitgenössischen Theoriebestandes der Biologie, auf Lücken hin und schlägt eine konzeptionelle Neuordnung des gesamten biologischen Theoriengebäudes vor. Das Buch kann als Programm für Schaxels Arbeit nach dem Ersten Weltkrieg angesehen werden. Als Konsequenz seiner Analyse gründete er die Schriftenreihe „Abhandlungen zur theoretischen Biologie“, die als Forum für die notwendige theoretische Neuausrichtung der Biologie dienen und Biologen, anderen Naturwissenschaftlern und Philosophen miteinander ins Gespräch bringen sollte (Laubichler 2001, Reiß 2007). Hier orientierte er sich sehr konkret am Beispiel der theoretischen Physik, die er auch in der Einleitung der ersten Auflage der *Grundzüge* als beispielhaft darstellte (Schaxel 1919, p. 4).

Schaxel war sich ferner bewusst, dass der Erfolg seines Vorhabens auch von der Einbindung etablierte Größen auf dem Gebiet abhängen würde, wie im Briefwechsel mit Hans Driesch deutlich wird, den er 1918 dazu überredete, ein Buch in der Reihe zu veröffentlichen. Driesch ging auf Schaxels Themenvorschlag ein und publizierte 1919 das Werk *Der Begriff der organischen Form*. Er notierte in diesem Zusammenhang: „So hoffe ich sehr, Sie werden mir Ihre hochgeschätzte Mitarbeit nicht versagen. [...] Wenn ich zum Schluß noch einen persönlichen Wunsch äußern darf, so ist es der, daß der viel gebrauchte und heute wenig scharf gefaßte Begriff der organischen Form vielleicht Ihrer Bearbeitung würdig wäre“ (UBL, Nachlaß 250, Brief von Julius Schaxel an Hans Driesch vom 13. Dezember 1918).

Die *Abhandlungen* waren durchaus ein Erfolg. Zwischen 1919 und 1931 erschienen 31 Monographien in der Reihe. Deren Autoren zeigten einmal die Bandbreite der *Abhandlungen* und zum anderen, dass Schaxel es geschafft hatte, sowohl etablierte Wissenschaftler wie auch junge, viel versprechende Forscher einzubinden. So zählten u.a. Hans Przibram, Paul Weiss, Valentin Haecker, Kurt Lewin, Ludwig Bertalanffy und Alexander G. Gurwitsch zu den Autoren. Weiterhin hatten Emil Abderhalden, Emanuel Radl, Wilhelm Roux, Hans Spemann und Sinai Tschulok Beiträge angekündigt.

5 Die *Anstalt für experimentelle Biologie*

Neben diesen theoretisch und vor allen organisatorischen Aktivitäten wollte Schaxel aber auch wieder selbst empirisch arbeiten, wobei er sich dabei wieder an den *Grundzügen* orientierte. Nach seiner Habilitation 1912 war Schaxel 1914 einer der Kandidaten für die gerade frei gewordene Ritter-Professur für Phylogenie, einem Extraordinariat am Zoologischen Institut, das vorher Johannes Meisenheimer (1873-1933) inne hatte. Hierbei ist anzuführen, dass Schaxel selbst nie zu phylogenetischen Themen im engeren Sinne gearbeitet hatte. Der erste Versuch der Besetzung, bei dem noch der junge Alfred Kühn (1885-1968) Favorit war, wurde durch Plate mittels Veto zugunsten seines Assistenten Albrecht Hase (1882-1962) verhindert. Für den zweiten Versuch wurde eigens eine „Kommission betr. Die Neubesetzung des Lehrstuhles für Phylogenetische Zoologie an der Universität Jena“ (UAJ, BA 926, Bl. 49) einberufen, die mit Ausnahme von Plate nur mit Haeckel nahe stehenden Professoren besetzt war. Hier wurde Hase aufgrund externer Gutachten (u.a. von Haeckels treuestem Schüler und Schaxels Lehrer R. Hertwig und dessen ehemaligem Assistenten Franz Doflein) vollständig von der Liste gestrichen und dafür mit Siegfried Becher und Schaxel zwei neue Kandidaten aufgenommen. Aufgrund des beginnenden Krieges und den Schwierigkeiten mit Plate, der sich durch den Ausschluss seines Assistenten übergangen sah, wurde das Berufungsverfahren ausgesetzt. Zu Schaxels Unterstützern gehörte auch Otto Binswanger, Professor für Psychiatrie, in dessen Labor in der Psychiatrischen Klinik Schaxel von 1914 bis 1916 gearbeitet und mit dem er auch einen Artikel publizierte hatte (Krauße 1987, p. 99; Binswanger und Schaxel 1917). Als das Berufungsverfahren für die Ritter-Professur 1916 wieder aufgenommen wurde, fehlte Schaxel auf der Kandidatenliste. Seine fehlende fachliche Eignung war über die Jahre zu offensichtlich geworden, da gerade in dieser Zeit seine endgültige Hinwendung zu entwicklungsmechanischen Fragestellungen erfolgte und „er sich nie mit phylogenetischen und vergleichend-anatomischen Fragen befasst“ hatte (UAJ, BA 926, Bl. 93).

Ab diesem Zeitpunkt war es für Schaxel praktisch aussichtslos, auf eine in Frage kommende Professur zu hoffen. Daher nutzte er nochmals den Einfluss Haeckels und dessen Netzwerk für ein Projekt, das genau auf seine Bedürfnisse zugeschnitten war. Im Jahr 1917 stellte er einen Antrag auf Förderung eines eigenen Forschungsinstituts bei der Stiftung der örtlichen Carl Zeiss-Werke (Wimmer 2005). Dieser wurde durch positive Gutachten seiner ehemaligen Lehrer Biedermann und Stahl sowie dem Professor für Anatomie und engen Haeckelfreund Friedrich Maurer unterstützt. Nach einigem inneruniversitärem Widerstand, der neben administrativen Problemen einmal mehr von Plate verursacht worden war, wurde Schaxels Antrag bewilligt und die „Anstalt für experimentelle Biologie“ am 1. Januar 1918 offiziell gegründet. Die Umstände dieses Erfolgs für Schaxel erlauben auch einen Blick in die Politik der Universität nach Haeckels Emeritierung. Biedermann, Stahl und Maurer gehörten alle zum

engen Kreis um Haeckel und standen damit Plate reserviert gegenüber. Biedermann und Stahl hatten durchaus auch inhaltliche Sympathien für Schaxels Projekt. Maurer war noch ganz in der morphologischen Tradition Haeckels und Carl Gegenbaurs (1826-1903), für die Jena bekannt war verwurzelt (Hoßfeld et al. 2003, Hoßfeld und Olsson 2003). Wie wenig seine Unterstützung des Antrages mit dem Inhalt zu tun hatte, wird deutlich, wenn man bedenkt, dass Maurer in seinem Institut mit Ludwig Gräper bereits einen Mitarbeiter hatte, der sich auch sehr stark für die Entwicklungsmechanik interessierte, von seinem Vorgesetzten allerdings keinerlei Unterstützung erfuhr (Gräper 2004, p.104).

Die Gründung der Anstalt war das letzte Mal, dass sich Schaxel derartiger Unterstützung erfreuen konnte. In der ersten Auflage der *Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie* von 1919, griff er die Wissenschaft Haeckels an, zu dem er zu diesem Zeitpunkt noch engen Kontakt pflegte. Trotz aller Würdigung der Person stellte Schaxel aus theoretischer Perspektive fest, dass Haeckels Theorien in Hinblick auf die neuesten Ergebnisse der Biologie veraltet und vor allem das biogenetische Grundgesetz einer genauen Prüfung nicht standhielt (Krauß 1987, p. 33). Daraufhin brach Haeckel, wie eine Notiz vom 1. Februar 1919 zeigt, den Kontakt ab (ebd., p. 32, 84). Haeckel hatte zwar das Buch nicht selbst gelesen, aber Maurer und sein „Eckermann“ Heinrich Schmidt (1874-1935) hatten ihm berichtet, dass „es »glänzend« geschrieben, mit dualistischer Metaphysik geschmückt, im Princip aber gegen die Morphologisch-historische Richtung ausgeführt“ sei (ebd., p. 85).

Schaxel hatte die Anstalt nicht nur zur Fortführung seiner ontogenetischen Arbeiten an Tieren gegründet, sondern wollte ihr, wie der Name „Anstalt für experimentelle Biologie“ verdeutlicht, einen breiteren Rahmen geben, der sich hauptsächlich am Experiment als Methode orientierte. Er schreibt dazu in seinem Antrag an die Carl Zeiss-Stiftung: „Die zoologischen Institute der deutschen Hochschulen haben der Hauptsache nach für Forschung und Lehre lediglich Einrichtungen, die systematische und morphologische Untersuchungen gestatten, während in den botanischen Anstalten neben der Systematik und Morphologie die Physiologie gepflegt wird. Seit nahezu 30 Jahre werden in Deutschland Anstrengungen gemacht auch der Zoophysiologie die Wege zu ebnen, insbesondere nach Erledigung der nötigen methodologischen Voraussetzungen die experimentelle Arbeitsweise einzuführen. Diese Bemühungen haben bisher bei uns nur geringe Förderung erfahren. Das Ausland, namentlich Amerika, hat die deutschen Anregungen dagegen in großzügiger Weise verwirklicht und wir sehen uns mehr und mehr von einer führenden Stellung in der Biologie verdrängt, wenn nicht überhaupt außerhalb des Wettbewerbs gestellt. Erst in letzter Zeit ist in dieser Hinsicht einige Besserung eingetreten. Von den drei Arbeitsgebieten der experimentellen Biologie, die gegenwärtig in Angriff genommen sind, hat die Vererbungswissenschaft in dem eben vollendeten „Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie“ und einem weiteren Institut für Zuchtlehre eine Pflegestätte gefunden. Auch im hiesigen zoologischen Institut sind Einrichtungen für diese Disziplin

vorhanden. Dagegen ist für das Gesamtgebiet der tierischen Physiologie, besonders für die Zweige, für deren Bearbeitung bereits hinreichende Grundlagen vorhanden sind, die sogenannte Entwicklungsmechanik und die Wissenschaft vom Verhalten der Tiere (objektive, analytische „Tierpsychologie“) noch wenig geschehen“ (CZA, Arch. 8427, ohne Nummerierung).

Schaxel teilte also die experimentelle Biologie in drei Bereiche ein: 1. die Vererbungswissenschaft, 2. tierische Physiologie und 3. Tierpsychologie. Die beiden letztgenannten Gebiete waren es auch, zu denen Schaxel in seiner Anstalt forschen wollte. Durch den Namen „Anstalt für experimentelle Biologie“ wollte er sich zudem von den schon in den *Grundzügen* diskutierten Problemen der Historizität biologischer Disziplinen und den damit einhergehenden Einschränkungen und Problemen lösen.

Für seine Forschungsvorhaben beantragte Schaxel deshalb umfassende finanzielle Mittel für Geräte, Räumlichkeiten und Angestellte. Zur Unterbringung der Anstalt wurden drei Räume im Gebäude der Veterinäranstalt von Karl-Friedrich Hobstetter (1875-1944) angemietet, in denen die Anstalt bis zu ihrer Auflösung 1934 verblieb. Schaxel engagierte zudem Marianne Steinle als wissenschaftliche Hilfsarbeiterin, der 1919 Hilde Böttner folgte. Des weiteren waren in der Anstalt Arbeitsplätze für Studenten vorgesehen. Von der offiziellen Gründung bis zum Beginn der Forschung sollten allerdings noch einmal fast zwei Jahre vergehen. Trotz seiner großangelegten Pläne hinsichtlich experimenteller Biologie, blieb Schaxel dem Thema Ontogenese treu. Diese wollte er am mexikanischen Molch Axolotl untersuchen.³ Daneben lässt sich nur noch eine Arbeit über Regeneration bei Phasmiden (Stabheuschrecken) finden (Schaxel und Adensamer 1923). Inwieweit auch an anderen Organismen gearbeitet wurde, lässt sich weder mit Publikationen noch in Archivquellen belegen.

6 Die Axolotl-Experimente

Der zentrale Versuchsorganismus war der Axolotl, mit dem auch alle Doktoranden der Anstalt bis Ende 1934 arbeiteten (Böhmel 1929; Haedecke 1929; Büttner 1930; Hentschel 1930). Neben der Einrichtung der Räumlichkeiten war sicherlich auch der Aufbau der eigenen Axolotlzucht dafür mitverantwortlich, dass die Anstalt erst Ende 1919 ihre Forschungstätigkeit aufnehmen konnte (Fig. 1).

³ Der Einfachheit halber wird in diesem Text ausschließlich der Begriff Axolotl verwendet, da sein derzeit gebräuchlicher wissenschaftlicher Name, *Ambystoma mexicanum*, erst 1963 von der International Commission on Zoological Nomenclature als definitiv festgelegt wurde. Vorher waren verschiedene wissenschaftliche Namen gebräuchlich und auch die Identifizierung der Spezies als solche war lange Zeit umstritten (Smith 1969).

Schaxel entschied sich für den mexikanischen Molch wahrscheinlich vor allem wegen dessen regenerativen Fähigkeiten. Bei Verletzung oder Verlust ganzer Körperteile oder Organe kann der Axolotl diese neu bilden. Diese Eigenschaft ist auf die neotenische Lebensform des Tiers zurückzuführen, d.h. der Axolotl verbleibt sein ganzes Leben im Larvenstadium, ohne die für die Fortpflanzung eigentlich notwendige Metamorphose durchzumachen. Trotz dieses Umstands, der die Art von den meisten anderen Amphibien unterscheidet, kann sich der Axolotl, allerdings in der Larvenform, fortpflanzen. Dieses Phänomen erlaubte es Schaxel, seine Art der Ontogeneseforschung auch an Objekten durchzuführen, die zum einen nicht im kleinen Larvenstadium waren und zum anderen nach den



Fig. 1 Julius Schaxel in seiner „Anstalt für theoretische Biologie“ umgeben von Axolotln

experimentellen Eingriffen noch längere Zeit weiterlebten. Entgegen vieler anderer Arbeiten über Regeneration, die das Phänomen eigenständig untersuchten und zu erklären versuchten, war es für Schaxel nur ein experimentelles Mittel zum theoretischen Zweck. So schrieb er 1921: „Die Regeneration ist kein Rätsel eigener oder neuer Art, sondern eingeschlossen in das [Rätsel] der Differentiation und Organisation überhaupt“ (Schaxel 1921, p. 88).

Auf Grund von Ereignissen, auf die später noch eingegangen wird, konnte Schaxel nur etwa drei Jahre, also von Ende 1919 bis Anfang 1923, Experimente durchführen. In dieser Zeit veröffentlichte er sieben Experimentalarbeiten (Schaxel 1921a, 1921b, 1922a, 1922b, 1922c, 1922d, 1923) sowie mit Wolfgang Adensamer,

die Arbeit über Phasmiden (Schaxel und Adensamer 1923). Grundsätzlich beziehen sich die Artikel zu den Experimenten am Axolotl immer auf die gleiche Experimentalreihe, haben aber, je nach Publikum, unterschiedliche Schwerpunkte. Als zentral kann die Arbeit *Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. Teil 1: Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration* angesehen werden, die Schaxel in einer weiteren, von ihm ins Leben gerufenen Schriftenreihe, den *Arbeiten aus dem Gebiet der experimentellen Biologie*, veröffentlichte. Diese Schriftenreihe war allerdings weniger erfolgreich wie die *Abhandlungen* und wurde schon nach drei Ausgaben, von denen nur zwei erschienen sind, wieder eingestellt.

Wenn man bedenkt, dass es sich hierbei um Schaxels erste experimentelle Veröffentlichung seit sieben Jahren und auch die erste zu seinen Axolotl-Experimenten handelt, dann ist der Inhalt durchaus bemerkenswert. Auf fast hundert Seiten stellte er nicht nur Ergebnisse seiner Experimente vor, sondern demonstrierte ebenso seine Vorstellung von der für die Biologie notwendigen Arbeit. Schaxel gab im ersten Kapitel einen kurzen Überblick über die Literatur und die „Grundauffassungen [...] wie sie im Regenerationsproblem Ausdruck finden“ sollte (Schaxel 1921a, p. 3). Im zweiten Kapitel unterzog er die zuvor vorgestellten Untersuchungen einer kritischen Prüfung, wobei er sowohl auf verschiedene Experimentalbefunde anderer Wissenschaftler als auch auf eigene theoretischer Überlegungen zurückgriff. Im dritten Kapitel, das mit „Neue Untersuchungen“ überschrieben war, wurden seine eigenen Ergebnisse dargestellt und ausgewertet, um anschließend „möglichst unbeeinflusst von suggestiven Theoremen den Tatsachen von Grund aus nachzugehen“ (ebd., p. 14). Er begann also schon in seiner ersten großen Veröffentlichung nach den *Grundzügen*, dass darin erarbeitete Programm in die Tat umzusetzen.

Schaxel wollte zudem konkret folgenden Fragen nachgehen: „Unter welchen Bedingungen finden nach den Verlusten des Körpers Bildungsvorgänge statt? Was veranlasst den Beginn der Bildungsvorgänge? Was hält sie in Gang? Was beendet sie?“ (ebd., p. 16). Hierfür sah er eine Reihe von operativen Eingriffen vor, die er nach folgendem Schema typisierte. Beim ersten Typ werden Teile entnommen, „Trennung des stofflichen Zusammenhangs“ (ebd., p. 17) und an anderer Stelle wieder eingepflanzt. Hier spricht er von Regeneration und Transplantation. Beim zweiten Typ „werden Teile ohne Trennung des stofflichen Zusammenhanges gegeneinander verlagert“ (ebd., p. 18). Drittens, bei der Explantation bzw. Gewebe- und Organkultur, werden die Teile entnommen und „in Medien verschiedener Art“ (ebd.) gebracht.

Für den ersten Teil der „*Untersuchungen*“ wurde nur „die Entfernung von Teilen“ (ebd., p. 18) vorgenommen, da hier die Regeneration untersucht werden sollte. Schaxel unterschied hier nochmals verschiedene Typen: der erste Typ ist die Extirpation, die „Wegnahme von ganzen Organsystemen“ (ebd.), die eine „funktionale und gestaltliche Geschlossenheit der Organe und Organsystem“ (ebd., p. 49) voraussetzt. Auf diese Weise sollen die „Regeneration und [...] [die] Potenzen der regenerierenden Zellen“ (ebd., p. 50) geprüft werden. Zweitens

nennt er die Amputation, die in der Wegnahme von Stücken von Organsystemen besteht. Als dritten Typ führt er die Exzision ein, „die dem Entnommenen Gleichartiges oder Ähnliches in der Wundumgebung“ (ebd., p. 18) zurücklässt, also Gewebe und Organe nur teilweise aus Organsystemen entfernt. Dieser Typ diente dazu, „die Art der Bildung nach der Exzision, ihre Beziehungen zum Restbestand, die Natur der Gebilde, ihre Einordnung in das Vorhandene, endlich den Vergleich mit dem Entnommenen mit wünschenswerter Genauigkeit in allen Einzelheiten“ (ebd., p. 22) durchzuführen.

Schaxel legte hier aber nicht nur bei den Operationstechniken großen Wert auf Präzision. Analog zum Instrumentarium von Techniken zur materiellen Manipulation definiert er ein Begriffsinstrumentarium, mit dessen Hilfe er „das Problem der Regeneration, seiner suggestiven Vorausdeutung entblößt, gliedern“ (ebd., p. 17) wollte. Er definierte sorgfältig die Begriffe, mit denen er später im analytischen Teil des Artikels arbeiten wollte, um unerwünschten Implikationen zu vermeiden. So löst er beispielsweise den Begriff der Potenz von der „aristotelischen Begrifflichkeit“ (ebd.), um ihn für seine Zwecke einzusetzen. Ihm ging es vor allem darum, dem Potenzbegriff die teleologische Bedeutung zu nehmen, die gerade im Vitalismus eine große Rolle spielte. Im anschließenden Ergebnisteil skizzierte er kurz die Entwicklung des Axolotls von der Eizelle bis zu dem Larvenstadium, um dann auf 65 Seiten die Ergebnisse seiner Experimente vorzustellen: „Der Darstellung stehen zwei Wege offen. Entweder sind die Operationsarten an den verschiedenen Körperteilen zu verfolgen oder die einzelnen Organsysteme, Organe und Gewebe auf ihr Verhalten nach verschiedenen Eingriffen zu prüfen. [...] Es wird [...] nur ein Teil der Versuchsergebnisse an ausgewählten Beispielen ihrer Bedingung und Entstehung nach erörtert. Dabei sind aus der Fülle des Vorliegenden besonders die Grenzfälle herausgehoben. Daß nicht eine vielleicht für möglich gehaltene Ordnung nach der »Regenerationsgüte« von vornherein versucht wird, versteht sich von selbst“ (ebd., p. 22).

Hier wird auch die Notwendigkeit deutlich, eingangs die Bedeutung der verschiedenen Begriffe und Operationstechniken zu definieren, da vor allem letztere für Schaxel eine Klassifikation ermöglichte. Der Ergebnisteil sollte nur die Ergebnisse darstellen und damit dem Ideal reiner Daten möglichst nahe kommen. Erst der vierten Teil des Kapitels, „Vorläufige Ergebnisse und neue Aufgaben“ hatte eine Zusammenfassung und Analyse der Ergebnisse unter theoretischen Gesichtspunkten zum Inhalt. Die Gliederung der Ergebnisse erfolgte also zuerst anhand des Operationstyps und dann innerhalb dieser Kategorien jeweils nach Organ oder Organsystem. Die Versuche wurden an Augen, den Extremitäten, dem Integument sowie an Milz und Leber durchgeführt. Schaxel begann die Darstellung immer mit einer kurzen Erläuterung des Ziels des Experiments. Dem schloss sich eine kurze Einführung in die Biologie des Organs an. Hierbei führte er neben morphologischen Merkmalen auch histologische und zytologische Charakteristika sowie physiologische Aspekte an. Nach einer kurzen Beschreibung der Operation

folgte die ausführliche Schilderung des Regenerationsverlaufs. Um einen gewissen Grad an Quantifizierung zu erreichen, bemühte sich Schaxel alles Messbare anzugeben. So führte er u.a. die Größe der entnommenen Teile, die genauen Untersuchungszeiträume, die Wassertemperatur und die Größe des Regenerats auf. Mit seinen Experimenten wollte er zusätzliche Kritikpunkte gegen das Konzept der Wiedererzeugung anführen, dessen mangelnde Schlüssigkeit er schon von theoretischer Seite und durch Arbeiten anderer Forscher gezeigt hatte. Ihm ging es dabei aber nicht nur um das Konzept als solches, sondern um die Haltung, die

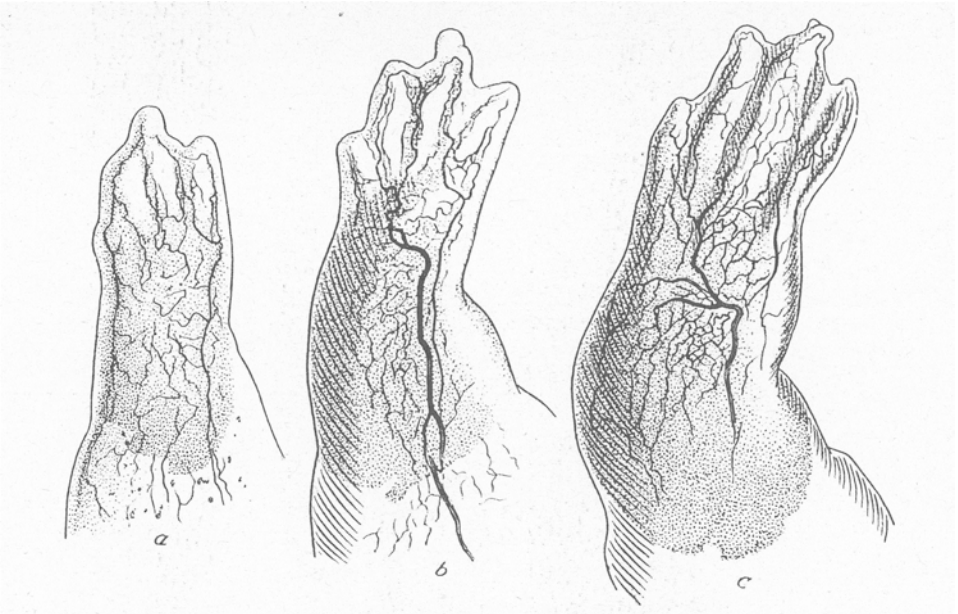


Fig. 2 Darstellung des Regenerationsverlaufs am Beispiel der „Differenzierung der Anlage nach Amputation der Oberarmmitte eines 140 mm großen Tieres.“ (Schaxel 1921a, p. 36)

hinter der Ausschließlichkeit mit der die Wiedererzeugung vertreten wurde und hinter der Betrachtung derartiger Phänomene stand. Schaxel stellte fest, dass der Blick des Betrachters immer „mehr auf das Endgebilde der Vorgänge und seine Bedeutung als auf den Verlauf der Erscheinungen und ihre Ursache gerichtet“ (ebd., p. 7) war. Er plädierte also für eine stärkere Inblicknahme des Entwicklungsablaufs. Dies versuchte er durch die Verwendung verschiedener Darstellungsformen im Text. Sowohl im Text, als auch als Tabelle oder als Abbildung finden sich Formen, die versuchen, den Ablauf des Formbildungsprozesses zu vermitteln und eben nicht nur statisch die „Endgebilde“ abzubilden (Fig. 2).

Im letzten Teil der Arbeit löste Schaxel dann die Frage nach der Wiedererzeugung auf. Seine eigenen Ergebnisse sowie die im zweiten Kapitel angeführten Beispiele

und Überlegungen führen ihn, unter der Prämisse „dem Vorgang [zu folgen], statt ihm deutend vor auszueilen“ (ebd., p. 87), zu dem Ergebnis, dass es „kein Vermögen der Wiedererzeugung gibt“ (ebd.). Der Ausgangspunkt war für ihn „der typische Zustand“ (ebd., p. 74). Der Begriff des Typischen, oder die „typisch-spezifische Ordnung“ (Schaxel 1922a, p. 500) blieb für ihn immer vage, da er es für unsicher erachtete, „ob es dergleichen im strengsten Sinne“ gab (Schaxel 1921a, p. 74). Mit diesem Begriffssystem schloss er an W. Rouxs Terminologie an, wie dieser sie u.a. in seinem Buch *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*“ von 1912 definierte. Wenn nun, durch „die Durchbrechung des typischen Ablaufs“ (ebd., p. 77), also durch experimentelle Manipulation, eine Ersatzbildung erzeugt wird, kann man nicht mehr von „typischen Stadien der Ontogenese“ (ebd.) sprechen. Es hat keine Wiedererzeugung des typischen stattgefunden, sondern eine Ersatzbildung, die „nach Anfang, Hergang und Ergebnis atypisch“ (ebd.) sind. Für Schaxel bestand das Problem darin, dass abseits des Regelfalls, durch das willkürliche Eingreifen von außen, aufgrund der veränderten Ausgangsbedingungen im Organismus „immer eine im Einzelfall zu bestimmende Besonderheit“ (ebd.) entstand. Trotzdem sollten die Ersatzbildungen in bestimmter Folge vor sich gehen, die Schaxel versuchte, aufzuklären.

Die Frage nach dem Typischen und dem Atypischen, also die Fragen nach der Wiedererzeugung oder der Neubildung, reichen auf eines der zentralen Probleme der Embryologie, wenn nicht sogar der Lebenswissenschaften zurück. Bei der Suche nach den Ursachen und Mechanismen der Formbildung stellte sich die Frage, ob die Formen schon im Ei angelegt sind oder eine „Formneuenstehung in der Ontogenese“ (Mocek 1998, p. 39) stattfindet (Olsson und Hoßfeld 2007). Für einen Präformisten ist die Regeneration eine Wiedererzeugung des bereits Angelegten, also eine Wiederherstellung der typischen Ordnung. Aus der Sicht der Epigenese gibt es dieses bereits Angelegte nicht. Die Form entsteht im Prozess der Entwicklung und ist bedingt durch das jeweilige Vorher und Nachher (Mocek 1998; Maienschein 1986). Wie Schaxel gezeigt hat, war dieser spezifische Zusammenhang nach Wundsetzung im Experiment nicht mehr gegeben.

Die Experimente an der Anstalt waren also nur ein Puzzelstück in Schaxels Plan für eine neue Biologie. Die *Untersuchungen über die Formbildung der Tiere* können hierbei als exemplarisch für das angestrebte Ziel angesehen werden. In einer, zugegebenermaßen etwas langen, Veröffentlichung verband Schaxel umfangreiche und detailliert beschriebene experimentelle Forschungsergebnisse mit seiner historisch-philosophischen Theoriekritik. Dennoch konnte sich Schaxel den Regeln und Mechanismen des wissenschaftlichen Betriebs nicht vollständig entziehen und so veröffentlichte er bis 1923 weitere sechs Artikel in verschiedenen Zeitschriften, die viel stärker der Struktur biologischer Aufsätze entsprachen. Das bedeutete vor allem, dass Schaxel experimentelle von theoretischen Inhalten stärker trennen und letztere insgesamt reduzieren musste.

Ein wichtiges Charakteristikum von Schaxels experimenteller Praxis bleibt noch hervorzuheben. Entgegen der aktuellen wissenschaftshistorischen

Vorstellung von der Experimentalpraxis als der Erzeugung von Neuem (Rheinberger 2006), hat er, in schon fast klassischer wissenschaftstheoretischer Diktion, vor allem Experimente anderer Wissenschaftler wiederholt, um sie für seine historisch-philosophische Theoriekritik zu verwenden. Neben dem kritischen Ansatz arbeitete er so auch weiterhin seine eigene Entwicklungstheorie, die er schon in *Die Leistungen der Zelle bei der Entwicklung der Metazoen* (Schaxel 1915) formuliert hatte. Allerdings machte sich sein Festhalten am alten Denkgerüst der Entwicklungsmechanik immer stärker bemerkbar. Neben Drieschs Ideen zur Regulation, die trotz ihrer vitalistischen Prägung großes Interesse erfuhren (Schurig und Nothacker 2004), stand ihm mit seiner Theorie, auch im Gegensatz zu Spemanns Determinationstheorie (Mocek 1965, p. 173), die in den folgenden Jahren immer größere Bedeutung bekommen sollte, ein anderes methodisches Rüstzeug zur Verfügung.

7 Die politische Wende 1923

Diese Lebensphase – der politischen Wende – erlebte Schaxel nicht als aktiver Biologe. Wie bereits mehrfach angedeutet, endete seine wissenschaftliche Arbeit mit der Ernennung zum Regierungsrat im Thüringischen Ministerium für Volksbildung (Weimar) im Oktober 1922. Im Jahr 1921 wurde in Thüringen eine linkssozialistische Regierung gewählt, die u.a. eine umfassende Bildungsreform anstrebte. Unter dem damaligen Minister für Volksbildung Max Greil (1877-1939) wurde nach der Pensionierung des Universitätskurators der Universität Jena die Stelle nicht neu besetzt und dafür Schaxel mit der Universitätsreform beauftragt. Das bedeutete für die Universität vor allem einen Verlust von Selbstbestimmung, da die zentrale Verwaltungsinstanz nicht mehr Teil der Universität war. Schaxel wurde bald auch selbst Zielscheibe der von Seiten der Jenaer Hochschullehrer vorgetragenen Angriffe gegen die von der sozialdemokratischen Landesregierung geplante Schulreform (Mitzenheim 1965, Tracy 1972, Häupel 1995) und die in diesem Zusammenhang angedachte Verlagerung der Volksschullehrerausbildung an eine neu zu gründende Pädagogische Fakultät der Jenaer Universität. Beim Gros der Jenaer Hochschullehrer stand das Vorhaben der SPD-USPD Minderheitsregierung, mit der Einheitsschule die sozialen Barrieren für die höhere Schulbildung und Universitätsausbildung zu beseitigen, von Anfang an in Misskredit. Nach dem durch Intervention der Reichsregierung in Thüringen am Ende des Krisenjahres 1923 erzwungenen Rücktritt der Regierung Frölich-Greil, an der sich für wenige Wochen die KPD beteiligt hatte, wurde Schaxel am 1. April 1924 von der nachfolgenden Regierung seinen Referentenpflichten entbunden. Rückblickend musste er feststellen: „Die Universität ist auch noch in der demokratischen Republik die Standesschule der Besitzenden, solange jedem Bürger nicht das gleiche Recht auf Bildung und nicht die Mittel zum Bildungserwerb zur Verfügung stehen.“ (Schaxel 1927). Vor allem in den Augen der Jenaer

Hochschullehrer hatte Schaxel mit seinem Eintreten für das sozialdemokratische Schul- und Hochschulreformprojekt die ungeschriebenen akademischen Standesregeln verletzt. Sein Jenaer Kollege, der Botaniker Otto Renner (1883-1960) behauptete später gar, nach den Ereignissen des Jahres 1923/24 jeglichen persönlichen Kontakt zu Schaxel abgebrochen zu haben (UAJ, BA 967, Bl. 12). Beim Wandeln auf „sozialdemokratischen Abwegen“ (Steinbach 2005, p. 202) wurde ein Hochschullehrer an einer deutschen Universität schnell zum einsamen Wanderer.

Schaxel war von diesen Ereignissen persönlich tief getroffen. Im gleichen Jahr verließ ihn zudem seine Frau, um als Psychoanalytikerin nach Wien zu gehen. Direkt an die Universität zurückzukehren war für Schaxel keine nahe liegende Option. Einmal scheint er durch die Ereignisse 1923 politisch endgültig radikalisiert worden zu sein und zum anderen musste er an der rechtskonservativen Universität mit einem wenig freundlichen Empfang rechnen. Stattdessen unternahm er in den folgenden Jahren einige Reisen, besuchte das Frankfurter Institut für Sozialforschung und folgte zweimal einer Einladung zum Besuch der Sowjetunion. Einmal handelt es sich um eine Forschungsreise, bei der anderen folgte er einer persönlichen Einladung zu den Feierlichkeiten zum 200jährigen Bestehen der russischen Akademie der Wissenschaften und ihrer Umwandlung in die Akademie der Wissenschaften der UdSSR (AdWUdSSR). Trotz der politisch schwierigen Lage wurden zu den Feierlichkeiten viele internationale Gäste eingeladen. Die meisten Einladungen gingen an Institutionen, im Besonderen an Universitäten und andere Akademien. Ihnen folgten ungefähr 100 Gäste. Zusätzlich erhielten 130 Wissenschaftler persönliche Einladungen. Zu ihnen zählte auch Schaxel (Komkov et al. 1981).

Außerdem gründete er die Zeitschrift *Urania: kulturpolitische Monatshefte über Natur und Gesellschaft*, eine proletarische Alternative zum bürgerlichen *Kosmos* (Hopwood 1996). Die Zeitschrift sollte der Arbeiterklasse einen eigenen Zugang zu Wissen und Bildung ermöglichen. Neben seiner Herausgebereigenschaft war er auch einer der aktivsten Autoren. Schaxels Veröffentlichungen zwischen 1923 und 1928 bestehen fast ausschließlich aus politischen oder populärwissenschaftlichen Arbeiten, und hier zum größten Teil aus Texten für die *Urania*. An diesem Umstand wird deutlich, wie weit sich Schaxel aus dem etablierten akademischen Kontext zurückgezogen hatte und nun versuchte, ein neues Publikum für eine neue Biologie zu etablieren (Hopwood 1997).

In die universitäre Biologie kehrte er offenbar erst im Jahr 1928 zurück. Schaxel begann wieder zu publizieren und betreute mehrere Promotionen an der Anstalt (Böhmel 1929; Haedecke 1929; Büttner 1930; Hentschel 1930). Neben seinen experimentellen Arbeiten knüpfte er auch wieder an seine theoretischen Interessen an. So trat er in Kontakt zur *Berliner Gesellschaft für empirische Philosophie* und damit zum weiteren Umfeld des *Wiener Kreises*. Schaxel veröffentlichte nach einem Vortrag mit dem Titel *Das Problem der Individualität vom Standpunkt der experimentellen Biologie* vor der *Berliner Gesellschaft für empirische Philosophie* (Erkenntnis

1930, p. 73) den Beitrag *Das biologische Individuum* (Schaxel 1930). Der Artikel erschien in der Zeitschrift *Erkenntnis*, die 1931 aus den *Annalen der Philosophie und philosophischen Kritik* hervorgegangen war und von Rudolf Carnap und Hans Reichenbach herausgegeben wurde. Diese Zeitschrift war gleichzeitig die Mitgliederzeitschrift der *Berliner Gesellschaft für empirische Philosophie* und des *Vereins Ernst Mach*, dem institutionellen Ort des *Wiener Kreises* (Reichenbach 1930).

8 Die Zeit nach 1933 und die Jahre in der Sowjetunion

Nach der Machtübernahme durch die Nationalsozialisten 1933 wurde Schaxel im Zuge des Gesetzes zur Wiederherstellung des Berufsbeamtentums aufgrund seines politischen Engagements am 24. März 1933 der Lehrauftrag für experimentelle Biologie entzogen. Nachdem er am 18. April 1933 in die Schweiz flüchtete, wurde er am 28. April durch die nationalsozialistische Landesregierung in Thüringen „beurlaubt“ und am 17. Juli 1933 als Leiter der Anstalt für experimentelle Biologie abgesetzt. Im Zuge der Aberkennung der deutschen Staatsbürgerschaft am 1. November 1934 erfolgte am 13. Dezember 1934 sogar die Aberkennung der Doktorwürde durch den Dekan der Jenaer Philosophischen Fakultät. Auf Nachfrage versicherte Otto Renner, dass dies nicht als „wissenschaftliche Disqualifizierung“ zu verstehen sei und es sich dabei „nur um die Aberkennung eines bürgerlichen Dekorums“ handle (UAJ, BA 967, Bl. 5). Schaxel antwortete gegen die Maßnahmen mit einem offenen Brief an die Mitglieder der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, in dem er nicht nur das ihm widerfahrene Unrecht, sondern auch das der mehr als Tausend aus Deutschland vertriebenen Hochschullehrer anklagte (UAJ, BA 967, Bl. 11). Nach dieser Stellungnahme war es Renner, der in enger Tuchfühlung mit dem Reichserziehungsministerium auch den Ausschluss Schaxels aus der Gesellschaft für Vererbungswissenschaft vorantrieb und um Verständnis für diese Maßnahme warb, da Schaxel durch seine öffentlichen Äußerungen die deutsche Wissenschaft beleidigt habe (UAJ, BA 967, Bl. 31-32). Der schon in den 1920er Jahren in die USA ausgewanderte deutsche Genetiker Walter Landauer (1896-1978) kommentierte die Vorgänge Renner gegenüber nur trocken, dass Renners Vorgehen „eine viel schlimmere Anklage gegen die Verhältnisse in Deutschland“ darstelle „als jene von Herrn Schaxel“ (UAJ, BA 967, Bl. 49-51).

Zum Beginn seiner Verfolgung war Schaxel allerdings nicht mehr in Deutschland, sondern an der Universität Genf an der dortigen „Station de Zoologie expérimentale“. Hier blieb er nur kurz und folgte einem Ruf an das Labor für evolutionäre Morphologie der Akademie der Wissenschaften der UdSSR nach Leningrad. Dort kam er nach einer Reise über Paris, Wien, Warschau und Riga am 1. Oktober 1933 an.

Die AdWUdSSR befand sich zu diesem Zeitpunkt im Umbruch von der zaristischen Gelehrtenengesellschaft hin zu einem an den Bedürfnissen der neuen

Sowjetunion orientierten Wissenschaftsbetrieb. Im Zuge der „Sowjetisierung“ der ehemaligen russischen Akademie der Wissenschaften erfolgte 1934 auch der Umzug von St. Petersburg nach Moskau und die Restrukturierung besonders im Bereich der biologischen Disziplinen. So wurde von Alexej N. Sewertzoff (1866–1936) das Labor für evolutionäre Morphologie mit dem ehemals unabhängigen Institut für Paläozoologie sowie der morphologischen Abteilung des Labors für experimentelle Zoologie und Morphologie der Organismen zum neuen Institut für evolutionäre Morphologie und Paläozoologie verbunden (Komkov et al. 1981; Levit et al. 2005). Schaxel zog am 15. Februar 1934 nach Moskau, wo er Leiter des Labors für Entwicklungsmechanik wurde. Als Sewertzoff 1936 starb wurde das Institut für evolutionäre Morphologie und Paläozoologie in ein Institut für evolutionäre Morphologie und eine Institut für Paläozoologie geteilt. Sewertzoffs Nachfolger am Institut für evolutionäre Morphologie wurde sein Schüler Ivan I. Schmalhausen (1884–1963) (Levit et al. 2006). Schmalhausen reichte als Mitglied der AdWUdSSR auch Schaxels Publikationen in den *Doklady Nauk* ein.

Neben den Publikationen ist, wie schon in Jena, wenig über Schaxels Arbeit in der Sowjetunion bekannt. In einem Text von 1937 erläutert er, sein „neues sowjetisches Laboratorium wird die experimentelle Basis für die mit der Praxis engverbundene theoretische Arbeit sein. Das schließt eine Spezialisierung auf allerengste Gebiete, eine Abkapselung und Selbstgenügsamkeit aus. Wir brauchen Beziehungen zur Morphologie, Physiologie, Oekologie, Phaenogenetik, Genetik, Phylogenie, ebenso wie zur Biochemie, Chemie und Physik. Diese Perspektive habe ich mit meinen Mitarbeitern unseren Aufgaben im Rahmen des dritten Fünfjahresplanes gegeben“ (Reinhardt 1983, p. 36).

Schaxel behielt in der Sowjetunion seinen Publikationsstil bei und veröffentlichte mehrere kurze Fachartikel mit neuen experimentellen Ergebnissen sowie theoretischen Folgerungen (Schaxel 1934a, b; Schaxel und Ivanova 1939a, b; Schaxel und Schneider 1939). Besonders Georg Schneider, der Koautor des letzten Artikels, ist hier von Interesse. Schneider kehrte nach Ende des Zweiten Weltkriegs nach Deutschland zurück und spielte eine kontroverse Rolle in der Wissenschaftsgeschichte der DDR, da er zu den Anhängern Trofim D. Lyssenkos zählte (Hoßfeld und Olsson 2002a, b; Hoßfeld 2007a). Seine Veröffentlichung über Parabiosestudien (Schaxel 1940) knüpft hier teilweise an und verbindet die Experimente gleichzeitig mit Schaxels Interesse an der Entstehung der Individualität, das er vor seiner Emigration schon in der Zeitschrift *Erkenntnis* diskutiert hatte. Unter Parabiosestudien verstand Schaxel Experimente, bei denen sehr junge Axolotllarven (Parasit) auf weiter entwickelte Individuen (Autosit) verpflanzt werden. Der Parasit ist mit dem Blutkreislauf des Autositen verbunden und entwickelt daher nie eine eigene Herz-, Eingeweide- oder Nierentätigkeit. Auf diesem Wege kann die Organentwicklung der beiden Individuen in Hinblick auf Gebrauch und Nichtgebrauch verglichen werden und im weiteren die Auswirkungen auf die gesamte Morphologie. Die so erzeugten Chimaeren wurden bis zu neun Jahre lang untersucht.

Die theoretisch orientierten Artikel, die Schaxel veröffentlichte, haben alle die Entwicklungsbiologie zum Thema. Darüber hinaus folgen sie seinem Ansatz einer historisch-kritischen Analyse der biologischen Theorien. Allerdings mit der Erweiterung um das Politische. Im Falle Schaxels bedeutet das eine marxistische Kritik der Biologie und damit die Analyse der Ursachen ihrer Krise (Hopwood 1997). Der erste theoretische Artikel über „Die ontogenetische Determination in ihren Beziehungen zur Genetik und Phylogenie“ betonte die enge Beziehung zwischen der Entwicklungsbiologie auf der einen Seite sowie der Genetik und der Phylogenie auf der anderen. Schaxel merkte an: „Von der gegenwärtigen Ontogenesis weist das durch die Endlichkeit der Einzelabläufe bedingte Wiederholungsgeschehen rückwärts in die Vorfahrscheinschaft und vorwärts in die Nachkommenschaft. Wir sehen, was ist, und an ihm, dass etwas war und sein wird. Es lockt die Vergangenheit und Zukunft aus dem Dunkel zu ziehen. Hinsichtlich der Vergangenheit kommen wir zu der Geschichte des Lebens (E. Haeckel). Die Vererbungsforschung bleibt nicht mehr wie der Mendelismus der ersten Jahrzehnte des Jahrhunderts bei der Feststellung gleichen Beharrens und gesetzmäßiger Kombinationen (V. Johannsen) stehen, sondern deutet in Verbindung mit der Zellforschung und der Entwicklungsphysiologie, besonders durch die experimentell erzeugten Mutationen der Gene (Muller bei *Drosophila*, Kühn bei der Mehlmotte, Nilsson-Ehle und Stadler bei der Gerste) auf den kumulativen Aufbau der Organismen in ihrer Stammesgeschichte“ (Schaxel 1937a, p. 934-935).

Schaxel argumentierte also, dass die neuesten Ergebnisse der Entwicklungsbiologie und der Genetik zusammen eine exaktere biologische Theorie ermöglichen würden. Er betonte aber auch: „Die Determinationsforschung in Verbindung mit Phänogenetik und Genetik weist den zeitweiligen Skeptizismus gegenüber der historischen Entwicklung der Lebewesen zurück. Sie zeigt auch, dass es falsch ist einen solchen Skeptizismus hinter sogenannter »reiner Naturwissenschaft« zu verbergen, wie es Heribert Nilsson mit den Worten tut: »What is the trend of Biology? Are we moving towards a new »ignorabimus«-conception? Certainly not. We are advancing to Biology as a exact science. Just as affinity in Chemistry or Mineralogy need not be based on the assumption that the elements have evolved from one another, from hydrogen to uranium, there is no more need of our basing the related series of biology on an evolution from amoeba to homo and so on.« Eine solche grobmechanistische Auffassung entspricht nicht den Tatsachen. Die ontogenetische Determination einerseits und die Genmutabilität andererseits beweisen die historische Natur der Organismen. Die Ontogenesis ist das Produkt der Phylogenesis“ (Schaxel 1937a, p. 935).

Der zweite Artikel „Über den Einfluß der Funktion auf die Formbildung“ bildete in gewissem Sinne den theoretischen Rahmen für seine Axolotl-Experimente in der Sowjetunion. Hier diskutierte er ein Thema, das schon in seinen Arbeiten aus der Jenaer Zeit anklang, aber nie ausformuliert wurde: der

Einfluss der Funktion auf die Ontogenese. Gerade in der Publikation mit G. Schneider und besonders in Schneiders eigenen Veröffentlichungen spielte diese Frage eine zentrale Rolle (Schneider 1940).

Seine letzte Publikation „Kritische Übersicht der Theorien der ontogenetischen Determination“ (Schaxel 1942) setzte seine bisherigen Arbeiten zur theoretischen Biologie fort und stellte nach langer Zeit die erste systematische Arbeit zu einem Gebiet der biologischen Theorien dar. Interessanterweise kehrte Schaxel hier zum analytischen Rahmen der *Grundzüge* zurück und vermied jegliche Form offen weltanschaulicher Terminologie. Vielmehr scheint es so, als ob Schaxel seine oft schwerfälligen Versuche einer dialektisch-materialistischen Biologie aufgegeben hätte und zurückgekehrt wäre zu der ihm näher liegenden Form. Interessanterweise ist der Aufsatz nicht in einer russischen Zeitschrift, sondern im Supplement der *Acta Biotheoretica*, der *Bibliotheca Biotheoretica*, die in Leiden verlegt wurde, erschienen.

Neben seiner wissenschaftlichen Arbeit setzte sich Schaxel, wie schon vor seiner Emigration, gegen das nationalsozialistische Regime in Deutschland ein und verkehrte im Kreis der Exildeutschen in Moskau. Unter seinen vielen Publikationen, die er in diesem Zusammenhang veröffentlichte, ist besonders „Nazi-Socialism and International Science“ hervorzuheben, ein Text, den er 1935 in *Nature* veröffentlichte und der 1936 ins russische übersetzt wurde (Schaxel 1935, 1936).

9 Politische Retrospektive II

War Schaxel bis 1918 vor allem wissenschaftlich hervorgetreten, so „outete“ er sich im Gründungsjahr der ersten deutschen Republik mit seinem (Wieder-)Eintritt in die SPD und dem kurzzeitigen Engagement im Jenaer Arbeiter- und Soldatenrat als Hochschullehrer, der die neuen Verhältnisse weniger als geistig-materiale „Enteignung“ und Katastrophe, sondern als echte Chance begriff. Es konnte daher nicht überraschen, wenn Schaxel die Hochschulpolitik und insbesondere die drängende Fragen nach einer rechtlichen und institutionellen Reform der deutschen Hochschulen aktiv verfolgte. Zusammen mit dem Jenaer Juristen und DDP-Mitglied Justus Hedemann gehörte Schaxel zu den Gründungs- und Vorstandsmitgliedern des in der Weimarer Zeit wortmächtigen Verbandes Deutscher Hochschulen (VDH). Er widmete sich der schon seit dem späten Kaiserreich an den Hochschulen schwelenden Privatdozent- und Nichtordinarienfrage (Oberdörfer 1994). Besonders die älteren, ordentlichen Professoren wehrten sich gegen jegliche Zugeständnisse und weitere Mitspracherechte von Privatdozenten und außerordentlichen Professoren an den Hochschulen. Schon am Vorabend des Ersten Weltkrieges gestaltete sich die materielle Situation für die unbesoldeten Privatdozenten an den deutschen Hochschulen als schwierig. Der Verband enttäuschte jedoch die in ihn gesetzten

Erwartungen und wurde schon zu Beginn der 1920er Jahre immer stärker zum Gremium der Besitzstandwahrung und Restauration an den Hochschulen (Laubach 1986).

Schaxel selbst formulierte in den 1920er Jahren als Gegenposition zu sozialdarwinistischen Theorien eine „dialektische Biologie“ und verwies auf symbiotische Lebensgemeinschaften in der Natur (Schaxel 1924, 1931, 1932). Ohne Frage sah er eine sozialistische Gesellschaft als einzig vernünftige Perspektive für den „Menschen der Zukunft“ (Schaxel 1929) (fig. 3). Wie zahlreiche deutsche Linksintellektuelle der Weimarer Zeit wurde Schaxel von der Euphorie für die junge Sowjetunion angesteckt und unternahm eine ausgedehnte Studienreise in das vermeintlich gelobte Land. Dort arbeitete er für kurze Zeit am Marx-Engels-Institut und nahm im Herbst 1925 – wie bereits angeführt – an den Feierlichkeiten anlässlich des 200-jährigen Bestehens der russischen Akademie der



Fig. 3 Titelblatt aus Schaxels „Menschen der Zukunft“ (Schaxel 1929)

Wissenschaften und ihrer Umwandlung in die AdWUdSSR teil. Nicht zufällig findet sich Schaxels Unterschrift unter dem „Aufruf deutscher Geistesarbeiter“, den auch andere Außenseiter der Weimarer Republik (Gay 1989) wie Albert Einstein, Kurt Tucholsky und Käthe Kollwitz unterzeichneten. Diese waren, wie sich bald zeigen sollte, in der Minderheit und während ein Teil der deutschen Hochschullehrer sich mehr oder weniger offen zum neuen nationalsozialistischen Staat bekannte, wurde Schaxel eben der Lehrauftrag in Jena u.a.m. entzogen und aberkannt.

Ein Schlaglicht auf die Mentalitäten und das mangelnde Unrechtsbewusstsein der akademischen Eliten während des Nationalsozialismus werfen aber die Vorgänge um die Rehabilitation der nach 1933 aus politischen oder „rassischen“ Gründen entlassenen Hochschullehrer. Nur auf Druck der Thüringischen Landesverwaltung erklärten sich die Vertreter der Universität 1945 bereit, die für sie wenig rühmlichen Maßnahmen zu revidieren. Der Jenaer Nachkriegsrektor

Friedrich Zucker forderte gar eine formale Entschuldigung Schaxels als Bedingung für eine Rehabilitation, da er der deutschen Wissenschaft Schaden zugefügt habe (UAJ, BB 165). Die Voraussetzung dafür war allerdings nicht mehr gegeben, denn Schaxel war nach offizieller Darstellung am 15. Juli 1943 im akademischen Sanatorium „Uzkoje“ bei Moskau an Lungenentzündung verstorben. Im sowjetischen Exil engagierte sich Schaxel im Nationalkomitee „Freies Deutschland“ und gehörte 1936 zu den Mitunterzeichnern des „Aufrufes für die deutsche Volksfront. Für Frieden, Freiheit und Brot“ und 1942 zum Aufruf „An die deutschen Professoren“. In der DDR fiel es dann dem entsprechend leicht, ihn für die akademische Traditionspflege zur Ikone eines „marxistischen Naturwissenschaftlers“ aufzubauen. Bereits am 23. März 1962 fand anlässlich des 75. Geburtstages von Schaxel – im Beisein der Witwe und der beiden Töchter – eine Gedenkfeier an der Universität statt (Hoßfeld 2007b). Und auch 25 Jahre später gedachte die Universität des „ersten Marxisten“ unter den deutschen Biologen mit einer Festveranstaltung. Heute allerdings lässt die Jenaer Universität den Namen Schaxel in der virtuellen Ruhmeshalle ihrer bedeutenden Persönlichkeiten ungenannt.⁴

10 Abdruck der Autobiographie

[I]

AUTOBIOGRAPHIE

Die mit Bleistift eng zweiseitig beschriebenen Blätter haben ihre Geschichte. Ich erhielt vom 4. bis 8. Mai 1938 in der kleinen Lubjanka 12 Papierblätter und einen Bleistift. Nach 60 Tagen konnte ich zum ersten Mal schreiben. Ich füllte ein Blatt mit dem lange vorher genau ausgedachten Entwurf des geplanten Buches "Die historische Auffassung der organischen Entwicklung und ihre Bedeutung für die Theorie und Praxis der Züchtung" aus. Auf ein anderes Blatt zeichnete ich verschiedene Entwürfe für wissenschaftliche Arbeiten, Erklärungen, Briefe und die A. auf. Dieses Blatt kam zu meinen Akten. Alles andere erhielt ich zurück.

In der Einzelzelle war es mir eine angenehme Erholung, in die Zukunft voraus zu eilen und in die Vergangenheit zurückzutauchen. Das Vermögen der Konzentration war ungewöhnlich stark. Vier Tage (am 5., 6., 7., 8. Mai) ging ich in meiner Jugend spazieren. In der Nacht zum 9. schrieb ich nur Stichworte. Das Papier war zu Ende. Einige Stunden später wurde ich in die große Lubjanka überführt. Beim Überlesen der A. habe ich beschlossen, bis auf wenige Ausmerzungen, die ich vornehmen will, alles zu lassen und gelegentlich, was nur in

⁴ http://www.uni-jena.de/bedeutende_personen.html (6.3.2006).

Stichworten geschrieben ist, auszuführen. Die Darstellung soll bis zur Einreise in die USSR reichen.

Zur Autobiographie gäbe es Quellen. Das meiste davon befand sich in meiner Jenaer Wohnung, Reichardtstieg 4. Es wurde bei der Konfiskation meines Eigentums von der Polizei beschlagnahmt. Was daraus geworden ist, weiß ich nicht. Mehr als 20 Tagebücher, die vom 16. Oktober 1906 bis Ende 1932 reichen, hat meine letzte deutsche Sekretärin Lotte Garbe im Februar 1933 [II] ihrem Freund, dem arbeitslosen Tischler Erich Stöckicht, in einem verschlossenen Koffer übergeben. Der Koffer wurde bei Bauern im Dorfe Großschwabhausen (9 km von Jena) versteckt.

Moskau, 24. Juli 1938.

Inhalt des alten Textes:

I. Charakter, Herkunft, Schulen.	1
II. Universitäten	7
III. Biologische Stationen	17
IV. Katheder und Institut	25
V. Politik	

(Schluß IV und V nur Stichworte).

Am 19. Sept. 38 schrieb ich nach dem Entwurf den Schluß von IV (S. 21 und 22 des Ms.).

[1]

A-r I)

Charakter, Herkunft, Schulen.

Auf dem schwächlichen Körper von mittlerem Wuchs (168 cm) sitzt ein lotringischer Ouerkopf, dessen frontaler Durchmesser etwas größer der sagittale ist (tête carée in der Sprache des Herkunftslandes.). Der asthenische Habitus hat im fünften Lebensjahrzehnt einige pyknische Züge bekommen. Die Augen sind blau. Das Haar war in der Kindheit blond und dunkelte nach. Jetzt ist es weiß und spärlich. Mein Bart wurde im Gefängnis weiß und struppig. Die Gesundheit war immer zart. Am meisten hat mich die nervöse Empfindlichkeit gequält, die mich

schon mit 28 Jahren zum Gebrauch und zeitweiligen Mißbrauch von Schlafmitteln führte. Dass der Kerl im Grunde recht zäh ist, hat die Überwindung einiger ernster Vergiftungen gezeigt. Ich war immer Hypertoniker.

Von den geistigen Eigenschaften möchte ich den analytischen Verstand in den Vordergrund stellen. Von frühester Zeit an versuchte ich, alle Dinge in ihre objektiven Bestandteile zu zerlegen. Als ich später Marxist wurde, kam dazu die Frage, welche gesellschaftlichen Bedingungen die Urteile der Menschen über die Dinge bewirkt haben. Ich war immer Aktivist. Ich muss am Geschehen teilnehmen, in den Ablauf der Ereignisse eingreifen, ihn wenn möglich bestimmen. Die stille Betrachtung ist mir fremd. Der Wille war von jeher stark, höchstens zuweilen durch bessere Einsicht gebändigt oder durch Müdigkeit gehemmt. Verzicht fällt mir am schwersten. Ich handle lieber grosszügig als kleinlich. Deshalb ist mein Liberalismus oft, [2] besonders in der Politik, gefährlich weit gegangen. Ein Mensch von solchem Charakter lebt einsam trotz allseitigen Beziehungen, die er mit Leichtigkeit anknüpft und löst. Viel Bewegung, wenig Ruhe und kein Beharren - immer aufs Neue muss die ganze Persönlichkeit eingesetzt werden.

Da meine Vorfahren Bauern und Handwerker waren, die ihren Standort wenig veränderten, lässt sich meine Herkunft in fünf Generationen leicht feststellen.

Mein Vater ist das 16. und letzte Kind des Wein- und Orgelbauers Joseph Schaxel in Herbolzheim (Baden). Da Joseph das Orgeln und die Musik mehr liebte als den Landbau, ist aus der Kleinbauernwirtschaft nichts geworden. Als mein Vater drei Jahre zählte, starb 1857 der Orgelbauer. Die Witwe, geb. Tränkle, Försterstochter aus dem Schwarzwald, hatte es schwer mit dem Aufziehen der Kinder, die herangewachsen sich in der Welt, einige in Amerika, verloren, ohne dass weiter von ihnen gehört wurde. Der kleine Julius, mein Vater, ging mit 14 Jahren in die Zigarrenfabrik und musste nach Feierabend noch Mist auf dem Kopf in den Weinberg tragen. Nach dem Kriege 1870/71 wurde Julius in Strassburg zum Militär eingezogen und 4 Jahre behalten. Schlecht war für ihn, dass alle älteren Brüder sich dem preussischen Drill durch die Flucht entzogen hatten, gut, dass er musikalisch war. Er wurde Signalist und später Trompeter in der Regimentskapelle. Nach der Entlassung diente er als Kaufmannsgehilfe in Freiburg i.B. und in Stuttgart. Anfang der Neunzigerjahre zog er nach Augsburg, wo er sich verheiratete und bis zu seinem Tode (1923) blieb. [3]

Meine Mutter, Pauline Eckhardt, stammt von Handwerkern ab, die alle im Kreise Schwaben gelebt haben und Handweber mit eigenen Webstühlen waren. Als die Textilindustrie dem Weben ein Ende machte, kamen andere Handwerke an die Reihe. Mein Grossvater mütterlicherseits war Spengler und Dachdecker. Sein Sohn, der Halbbruder meiner Mutter von des Grossvaters zweiter Frau, kam auch mit diesem Gewerbe nicht zurecht und erhängte sich.

Mein Vater war überaus gutmütig, leichtgläubig und liebte die Natur. Die Natürliche habe ich von ihm geerbt und anerzogen bekommen. Meine Mutter, die noch heute 76jährig lebt, ist streng, sehr zurückhaltend und scharf im Urteil über Menschen und Einrichtungen. Auch sie liebt die Natur. Nach ihr bin ich in der Hauptsache geraten.

Wir waren sechs Geschwister. Zwillinge und noch ein Kind starben im Säuglingsalter. Ich bin der Älteste. Mir folgt die Schwester, nach Wesen und Art dem Vater ähnlich. Sie ist in Deutschland verheiratet und hat einen Sohn. Träger des Namens Schaxel aus meiner Familie gibt es in Deutschland keine mehr. Unser Bruder Karl war der Jüngste. Er wuchs zu einem sehr kräftigen, sanften Jüngling heran und fiel, erst 17jährig im imp. Kriege, am 9.Mai 1915 bei St. Michel (Frankreich). Dort habe ich 1932 sein Soldatengrab gesehen.

Ich wurde am 24.Mai 1887 in Augsburg, Philippine Welserstrasse geboren. Neben meinem Geburtshaus steht das Welserhaus, davor das Denkmal des Banquiers Fugger und gegenüber das Fugger-Museum, ein grosses Raritätenkabinett, das von [4] römischen Ausgrabungen, über Becher, aus denen Kaiser und Könige getrunken, bis zu ausgestopften Vögeln alles mögliche Interessante enthält. Ich bin viel durch die nur wenig besuchten Räume gestreift. Bald zogen meine Eltern nach dem Ludwigsplatz, mit dem Augustusbrunnen, dem Perlachturm und dem Rathaus, das Zentrum des Renaissance-Augsburg. Der Platz heisst noch Eiermarkt, weil dort der Wochenmarkt stattfindet. Das lebende Geflügel, die Fische, die Blumen interessierten mich als Kind mehr wie die Renaissance-Bauten der alten Patrizier, an deren Stelle langweilige Kleinbürger getreten waren. An Sonntagen wurden auf einem Seitenteil des Marktes Hunde, Kaninchen, Meerschweinchen usw. verkauft. Das war noch interessanter als Gemüse und Butter.

Meine ganze Schulzeit verbrachte ich in Augsburg (1893-1906). Mit 6 Jahren kam ich in die Volksschule und blieb dort 4 Jahre. Wir waren 60 bis 70 Knaben in der Klasse und lernten die Elementarien. Die Luft war dumpf. Es roch schlecht. Im Hofe standen alte Kastanien, unter denen bei gutem Wetter die Knaben vor Schulbeginn und in den Pausen lärmten. Ich stand abseits.

Als 10jähriger ging ich 1897 in das Gymnasium zu St. Anna über, damals eine humanistische Anstalt alten Stils. Weder die Aufnahmeprüfung noch der Unterricht machten mir irgendwelche Schwierigkeiten. Ich lernte leicht. Dagegen missfielen mir die Unterrichtsgegenstände und die Unterrichtsweise mehr und mehr. Die Deklination von mensa und die Konjugation von amare wurde mir bald zum trostlosen Symbol der ewigen Wiederkehr des Gleichen. Die Aussicht, dass die tote lateinische [5] Sprache 9 Jahre lang im Mittelpunkt des Denkens stehen solle, schien mir ein Raub der Jugendjahre als kostbarer Lebenszeit. Ich denke heute nicht anders. Geradezu widerwärtig war mir der Religionsunterricht. Ihn erteilte ein alter evangelischer Pfarrer. Mit ihm begann ich zu streiten. Seiner

Behauptung, nur der Mensch bewege sich aufrechten Ganges auf zwei Beinen, begegnete ich mit dem Hinweis, dass jeder Gockel das auch tue. Seitdem legte der Greis keinen Wert mehr darauf, dass ich seine Ausführungen anhöre. Er schickte mich fort, für ihn Frühstück zu kaufen. Dass er dabei häufig vergass, mir Geld mitzugeben, nahm ich nicht übel. Ich war schon damals grosszügig. Eine gewisse Entschädigung gewährte mir die Naturkunde, obwohl die Bestimmung der Pflanzenarten nach dem Linné'schen System mir schon vom Anlegen eines Herbariums der Flora von Augsburg geläufig war. Als wir zu den Tieren übergingen, musste ich feststellen, dass diese in der humanistischen Welt keine Geschlechts- und Fortpflanzungsorgane besaßen.

Um meinen naturwissenschaftlichen Neigungen besser folgen zu können, besuchte ich von Tertia an das Realgymnasium, das damals noch keine Vorbereitungsklassen hatte. Wir bekamen mehr neue Sprachen, Mathematik, Physik, Chemie. Die Biologie fehlte auch hier. Mein Naturkundelehrer war in beiden Gymnasien derselbe, ein alter Jungeselle und Sonderling, frommer Katholik und die ständige Zielscheibe des Witzes meiner Mitschüler in ihren Flegeljahren. Mir tat der Alte oft leid.

Im Realgymnasium war ich bald Primus und Musterschüler, obwohl ich auf die Schularbeiten so wenig Zeit wie möglich verwendete. Ich las ungeheuer viel, Haeckel, Weisman, O.Hertwig, [6] Verworn, Darwin, den ich schon deutsch gelesen nun auch englisch; dann alles vom Friedrichshagener Kreis um Bölsche, ferner die Belletristik und Lyrik der Münchener und Berliner Gruppen. Auf Umwegen kam ich zu den Klassikern des Naturalismus, besonders zu Zola. Mit Gorki eröffnete sich mir eine neue Welt, die russische. An Tolstoi und Dostojewski, die ich dann entdeckte, konnte ich als Jüngling keinen Geschmack finden. Dem Idioten haben ich es bis heute nicht verziehen, dass er auf Seite 200 noch nichts gegessen hat. Ich hasse die Seelenschinder und Spintisierer.

Ich lernte und las ohne Anleitung. In den oberen Gymnasialklassen entfremdete ich mich den Eltern, der Schule und dem Augsburger Milieu immer mehr. Wenn ich nicht zuhause sass, las, exzerpierte, ging ich allein, ein Buch und ein Notizheft in der Hand, durch die Werbach- und Lechauen. Dort traf ich niemanden. Eines machte mich doch wieder menschlicher: mich begannen die Mädchen zu interessieren. Den physiologischen Vorgang, der mir theoretisch aus der Literatur gut bekannt war, zeigten mir praktisch zwei Waisenmädchen. Das Kleinbürgertum entnahm für wenig Geld dem Waisenhaus billige Haushaltskräfte. Babette und dann Emma vermittelten mir die Früchte ihrer frommen Erziehung. Das Lyrisch-Schwärmerische fand ich bei Töchtern der Bourgeoisie im Stadtgarten und auf dem Wall, einem alten halb öffentlichen, halb privaten Garten. Hatte ich lange solche Mädchen gemieden, jetzt suchte ich sie auf. Meine erste Liebe galt der Tochter eines meiner Lehrer. Unser Roman war harmlos. Wir tauschten Gedichte und Bücher. Ich war 14 Jahre und die Freundin 1 Jahr jünger. Sie hat später Schweres erleben müssen, als sie einen armen Offizier heiraten wollte. Ihr Vater kam bei Aufbringung [7] der Heiratskaution in hoffnungslose Geldschwierigkeiten

und erschoss sich am Grabe seiner Frau. Im Blitzlicht des Schusses sah ich soziale Misstände, Ungerechtigkeit und Roheit der bürgerlichen Gesellschaft. Dann kam noch eine Beobachtung. Auf jedem Gang aus der Stadt heraus musste ich durch die Vorstädte mit den Textilfabriken. In langen Zügen traf ich die Arbeiterinnen, besonders die Spinnerinnen. Müde gingen sie zur Arbeit, noch müder kamen sie, verbraucht und staubig, zurück. Alte und Junge, nicht wenige Schwangere, mit brennenden oder trüben Augen, hastig oder schleppenden Schrittes. Diese Frauen haben mir viele Fragen aufgegeben, auf die ich die Antwort erst später fand.

Als ich Haeckels Welträtsel gelesen hatte, schrieb ich dem Verfasser. Er lud mich ein, in Jena zu studieren. Zum ersten Mal wurde mir eine Richtung gewiesen. Im Frühsommer 1906 bestand ich das Abitur. Die mündliche Prüfung wurde mir erlassen. Ich reiste immerhin schon 19jährig, an den Bodensee. Ein leichter Schwarm am Tage mit einem Backfisch und derbere Freuden bei Nacht mit einer Kellnerin verschönten die Freiheit unter Sonne und Mond, in Luft, Wasser und Bett. Ich traf noch einmal die elterliche Familie im Allgäu, wollte aber lieber allein sein. Am 16. Oktober fuhr ich nach Jena.

A-r II)

Universitäten

Die Zeit meiner Hochschulstudien war ungewöhnlich und nach den überall geltenden akademischen Vorschriften ungesetzlich kurz. Die dauerte nicht einmal drei Jahre, in denen ich zum Teil gleichzeitig zwei Fakultäten an vier Universitäten in Deutschland, Schweiz und Frankreich besuchte, in den Ferien auch noch praktisch gearbeitet [8] und schliesslich auf Grund einer biologischen Dissertation die philosophische Doktor-Prüfung bestanden habe. Nach der mit so viel Zeitverlust verbundenen, erzwungenen Zurückhaltung der Schulen ging mein Drang nach vorwärts in ein stürmisches Jagen über. Es waren in der Tat Sturm- und Drangjahre. Mehr Mässigung wäre besser gewesen. Der 20jährige hat das nicht verstanden. Auch gab es niemand, der es ihm hätte erklären können.

Was in den Vorlesungen ex cathedra vorgetragen wurde, kannte ich schon aus Büchern, manchmal aus denen der Vortragenden selbst. Immerhin kommt im Vortrag die Lehrerpersönlichkeit stärker zur Geltung als im Buch. Ich war ein schlechter Vorlesungsbesucher. Mehr lernte ich aus Demonstrationen und praktischen Übungen. Ich sah vor allem am Objekt, was ich nur aus Wörtern und Bildern kannte. Meine Universitätsstudien und die dazwischenliegenden Reisen haben meine Eltern bezahlt. Ich hätte ihnen mehr Dankbarkeit zeigen müssen, als ich es getan habe; denn es ist ihnen nicht leicht geworden. Ich glaubte einfach zu nehmen, was mir das Bürgertum schuldig war.

Das Zentrum meiner Studien wie meiner späteren Forschungs- und Lehrtätigkeit war bis zum Verlassen Deutschlands Jena. Als Student fuhr ich in den Ferien nur ungern zur elterlichen Familie. Ich glaubte, meine Heimat müsse die Universität mit ihren Instituten und Bibliotheken sein.

Als ich im Herbst 1906 nach Jena kam, lag die Universität noch im Ferienschlaf. Vor Anfang November fängt die Arbeit nicht an. Haeckel freilich traf ich bereits in seiner Villa. Er sah aus wie der liebe Gott in der Kinderbibel und war auch so gütig, herzlich und den irdischen Dingen fern. Er riet mir, mich in der [9] philosophischen und medizinischen Fakultät zu immatrikulieren, mich mit Physik und Chemie, Anatomie und Physiologie, Zoologie und Botanik zu beschäftigen, sein Sonntags-Praktikum zu besuchen, spazieren zu gehen und zu zeichnen. Dann empfahl er mich an andere Professoren und erlaubte mir wiederzukommen, wann es mich gut dünke.

Ich ging zum Anatomen Maurer. Er entsetzte sich, dass ich beim Studienbeginn schon an die akademische Laufbahn denke und riet mir, Schiffsarzt zu werden. Daraufhin suchte ich keine anderen Professoren mehr auf.

Vom Hotel zog ich in eine Pension. Da es mir dort nicht gefiel, suchte ich ein Zimmer. Vom Fürstengraben aus, dem botanischen Garten gegenüber, sah ich einen Mann ein Schild am Fenster befestigen, dass er Zimmer zu vermieten habe. Der Mann war Emil Höllein, der spätere kommunistische Reichstagsabgeordnete. Bei ihm mietete ich zwei Zimmer, Jenergasse 11, nach dem Fürstengraben heraus. Höllein, der mich vom naturwissenschaftlichen Materialismus Haeckels zum Marxismus brachte, hat grösseren Einfluss auf mich genommen als alle Professoren. Schliesslich begann der Universitätsbetrieb. Die Zahl der Studenten lag damals noch unter 1000. Ich sah und hörte mir alles an. Dann teilte ich den Tag folgendermassen ein: Am Vormittag war ich in der Botanik, Anatomie und Zoologie. Am frühen Nachmittag arbeitete ich alle Vorlesungen nach den Lehr- und Handbüchern gründlich aus, ging auf den Forstweg spazieren, trank bei Grellmann Kaffee, ass um 6 Uhr zuhause zu Abend und sass dann oft bis zum anderen Morgen über Büchern bei meinem eigentlichen Studium. Ich las die Spezialliteratur in den Originalen. Frau Höllein stellte mir eine Rechnung für zuviel verbrauchtes Petroleum auf. Die Lampe tropfte. [10]

Bei Haeckel, der schon im 74. Lebensjahr stand, war ich öfter. Vor den Vorlesungen, die immer von 12 bis 13 Uhr stattfanden, zu kommen, war nicht zu empfehlen. Der alte Professor war dann voll innerer Erregung über das, was er gleich vortragen wollte. Er sprach frei über das trockene Thema der speziellen Zoologie, formte aber daraus mit Leidenschaft die Geschichte des Lebens auf der Erde. Die hohe Stimme zitterte nicht selten. An die Tafel wurden farbige Skizzen geworfen. Wandbilder, meist von Adolf Giltch nach Entwürfen Haeckels gemalt, kamen dann. Die Demonstrationen am Objekt waren spärlich. Haeckels ganz ungewöhnlich entwickelter Formensinn zauberte alles Gewünschte vor sein geistiges Auge. Der Zuhörer konnte dem hohen Gedankenschwung des Meisters nicht immer folgen. Das Sonntagspraktikum (das sogenannte kleine) überliess Haeckel mehr und mehr den jüngeren H. E. Ziegler, einem Weismann-Schüler, wie er es mit dem grossen Praktikum, dem ganztägigen, schon früher getan hatte. Persönliche Schüler hatte Haeckel ausser mir keine mehr; ich war der letzte. Schon

im ersten Semester drängt er mich zu einer Arbeit über die Abstammung der fünfstrahligen Echinodermen von bilateralen Urformen. Sie wurde nie vollendet.

Mein Wirt Höllein war privater Sprachlehrer. Er hatte wenig Schüler. Ausserdem übersetzte er einen Roman Zolas ins Deutsche. Wenn ich nachts über den Büchern sass, drang er ins Zimmer, den "Vorwärts" schwingend. Ich musste diesen und jenen Artikel anhören und Höllein's kritischen Kommentar dazu. Die regionalen sozialdemokratischen Organe wurden noch schärfer kritisiert. Haeckels zu allerhand bürgerlichen Konzessionen bereiter Materialismus genügte Höllein nicht. Ich begann ausser den Zeitungen die von K. Kautsky redigierte "Neue Zeit" zu lesen. Wie immer trieb es mich zu den [11] Quellen. So kam ich zu Marx und Engels. Ich trat der sozialdemokratischen Partei bei.

Das Winterhalbjahr verging rasch. In den Ferien blieb ich in Jena in die ungestörte Arbeit vertieft, ohne Freunde oder sonstigen Verkehr; aber ich merkte kaum, dass ich allein war. Meine Parteiangehörigkeit machte mir keine Arbeit. Die deutsche Sozialdemokratie wurde von einem besoldeten Funktionärapparat getragen. Die Verbindung mit den Massen war nicht lebendig. Was sich 1914, 1918 und am Kranken- und Sterbebett der Weimarer Republik zum Schaden der deutschen Arbeiterklasse verhängnisvoll auswirken sollte, war schon da. Die in der optischen Industrie beschäftigten Arbeiter, ziemlich gut bezahlt, pensionsberechtigt, vom Abbe'schen Statut geschützt, oft kleine Haus- und Gartenbesitzer, bildeten übrigens eine ausgesprochene Arbeiteraristokratie. Immerhin machte ich zum ersten Mal mit der Polizei Bekanntschaft.

In Jena lebten über 100 Emigranten der russischen Revolution 1905/06. Sie waren politisch unter sich durchaus nicht einig, stritten viel und lebten ärmlich. Sie waren wohl die eifrigsten Besucher der Zeisschen Lesehalle, wo es viele ausländische Zeitungen gab. Wir standen (1907) in der Agitation für die bevorstehenden Reichstagswahlen. Die Russen sollten sich nach dem Wunsch der deutschen Behörden an der Agitation nicht beteiligen. In Bürgel, einem kleinen Städtchen 15 km von Jena, verhaftete die Polizei einige Russen wegen Aufreizung zum Klassenkampf. Ich war einer der Bürgen, die die Partei den Behörden für das Wohlverhalten der Ausländer genannt hatte. Die Polizei griff mich mit auf und drohte mir, mich von der Universität zu jagen. Die Wahl brachte [12] der Sozialdemokratie eine Niederlage. Daraufhin liess man die russischen Studenten und mich in Ruhe. Mir war der Vorfall von Nutzen. Ich erfuhr Näheres über die russische Sozialdemokratie, ihre 1903 erfolgte Spaltung und hörte zum ersten Mal den Namen Lenin.

Im Sommer 1907 ging der Universitätsbetrieb weiter. Nach Jena kam eine Freundin Haeckel's: M.H. Es wurden Ausflüge gemacht auf die Ammerbacher Platte, über die Kernberghorizontalen zum Försterbrunnen, zu den Dornburger Schlössern. Wir kamen auch abends zusammen. Haeckel war ausgelassen wie ein Junge und der beste Marschierer. Er erzählte, was vor 40 und 50 Jahren war, und was er noch plane. Mir war es kaum fasslich, dass ein Menschenleben so enge Zeiträume umspannen können. M.H. rezitierte oft Gedichte von Goethe, was

unseren Olympier in Entzücken versetzte. Ich, obwohl 53 Jahre jünger, sah viel Düsteres voraus. Leider habe ich recht behalten.

Im August 1907 fuhr ich zur Familie nach Bernried am Ammersee. Wir wohnten als Mieter im katholischen Pfarrhaus am Eingang eines grossen Parkes. Ich liebe die bayrische Voralpenlandschaft mit ihrem raschen Wechsel von Heiterkeit und Ernst. Das liebliche Thüringen schien mir zu weich. Einige Wochen arbeitete ich nicht, trocknete keine Pflanzen, konservierte keine Tiere, las, und schrieb wenig. Nicht Eltern und Geschwister, auch nicht die schöne Gegend bewirkten die Wandlung. In Jena hatte ich mich um Frauen überhaupt nicht gekümmert. In Bernried lernte ich drei Schwestern kennen, zwei älter als ich, eine in meinem Alter, Töchter eines armen Vaters, Nichten eines reichen Onkels. Für einen Beruf hatten sie nicht genug gelernt. Zur "standesgemässen" [13] Heirat waren sie zu arm. So stand vor ihnen die im Bürgertum der Vorkriegszeit nicht seltene Perspektive, alter Jungfern und geduldeter armer Verwandter. Die Mädchen waren schön und klug. Meine wenig galante Aufklärung nahmen sie mit Humor auf. Wenn wir uns im Park sonnten, auf dem See Kahn fuhren oder am Ufer badeten, kamen wir oft darauf zurück. Die jüngste Schwester wollte abwarten, die mittlere zögerte, die älteste wurde meine Geliebte. Im Herbst kehrten die Schwestern nach München zurück und ich nach Jena. Wir schrieben uns noch. Getroffen haben wir uns nicht mehr.

Ich war traurig und stürzte mich in die Arbeit, um zu vergessen und um weiterzukommen. Beides gelang. Bis zum Frühjahr 1909 erledigte ich noch zwei Semester in Jena, arbeitete in Zürich und Paris auf den zoologischen Stationen in Villefranche-sur-mer (Riviera) und Vimereux (Pas de Calais). Dann siedelte ich nach München über, um am 1. Juli 1909 in Jena zu promovieren.

Von den zoologischen Stationen, wo ich selbständig zu forschen anfang, werde ich später sprechen. Bleiben die Städte.

Über Jena, wo ich das Wintersemester 1907/08, und das Sommersemester 1908 formell zubrachte, um die Semestermindestzahl zu erreichen, ist nur wenig zu sagen. Die dortigen Möglichkeiten waren erschöpft. Wohl leuchtete mir die Freundschaftssonne Haeckels, ich sah aber auch schon die scharfen Schatten in seinem langen Leben, über die er sich und andere hinwegtäuschen wollte, ohne es zu können. Ich näherte mich dem Botaniker Stahl und dem Physiologen Biedermann, zwei frühen Repräsentanten der neuen Biologie, die nicht nur Formen vergleicht, sondern Prozesse mit Hilfe des Experiments untersucht. Politisch wuchs ich als Kenner der marxistischen Lehre wohl schon über den eifrigen Propagandisten Höllein hinaus. [14] 10 Jahre später kamen wir wieder zusammen als, aktive Bekämpfer der klassenverräterischen Sozialdemokratie.

Zum 350ten Jubiläum bekam die Universität (1908) ein neues Gebäude. Der mittelalterliche Umzug der Professoren erinnerte an den Münchener Karneval. Ich lernte die "gnädigsten Erhalter" kennen, vier in Generalsuniform gesteckte Kleinfürsten. Am traurigsten wirkte unser "Rector magnificentissimus", der Weimarer Wilhelm Ernst, blaurot vor Verlegenheit angelaufen, Übrigens ein

reicher Mann aus russischer Erbschaft. Er hat später die Urkunde meiner Ernennung zum Professor unterzeichnet.

Als mich Haeckel im Frühling 1908 ans Mittelmeer schickte, riet er mir, unterwegs in Zürich bei Arnold Lang Halt zu machen. In kurzer Zeit lernte ich bei diesem überlegenen Kenner der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen sehr viel. Lang ging zur experimentellen Vererbungsforschung über und zum Umbau des prächtigen Biologiegebäudes, das heute die techn. Hochschule und Universität in Zürich ziert. Als Haeckel, nicht recht ernst, ein Jahr später Lang als seinen Nachfolger nach Jena rufen wollte, war der Schweizer dort viel zu fest verwurzelt und auch schon zu verbraucht. Er starb im November 1914.

In Nordfrankreich traf ich zwar Alfred Giard, dem mich Haeckel empfahl, nicht mehr lebend, wohl aber Maurice Caullery. Ich ging mit ihm in sein Institut d'Evolution des etres organises, 3 Rue d'Ulm, Paris. Caullery, ein feiner stiller Mann und glühender französischer Patriot sah in mir den Lothringer, was ihn nicht hinderte, mich im Kriege als "boche" zu beschimpfen. Ich war sicher ein stärkerer Kriegsgegner als er, wenn auch aus anderen Motiven. Im Aug. 1933 war ich wieder im Institut, das inzwischen die Rockefeller-Foundation neu gebaut hat. Es herrschte Totenstille dort. [15]

Nach München kam ich im Herbst 1908. Ich hatte nun schon eigene zoologische Erfahrungen und Pläne. Bei Richard Hartwig [sic], der sich von den älteren Schülern Haeckels am selbständigsten entwickelt hatte, durfte ich auf Verständnis hoffen, was ich bei Haeckel selbst bezweifelte, wenn ich nicht mit einer phylogenetischen Arbeit käme. Hertwig, dem damals der junge Richard Goldschmidt zur Seite stand, liess mich an seinen Chromidien-Arbeiten teilnehmen. Ich war ein guter Mikroskopiker und griff daher gern zu. So entstand meine erste Arbeit, die publiziert wurde: Morphologie des Eiwachstums bei den Ascidien, Vorlesungen besuchte ich in München nicht. Buchner, Trisch, Popoff, Kuschakewitsch und andere waren meine Studienkameraden. Wir arbeiteten fleissig und lebten nicht schlecht. Meine Neigung, mich abzusondern, setzte sich freilich auch hier durch. Es waren nicht die damals noch in voller Blüte stehenden Reize Münchens als Kunst- und Bilderstadt, die mich ablenkten. Städte wie Brüssel, Ostende, Paris, Nizza, Monte Carlo, Venedig hatten mir manche flüchtige Begegnungen mit Frauen gebracht. Ich war durch eine gute internationale Schule der Venus vulgivaga gegangen. In München lebte Emmy H., ein ausserordentlich geistreiches Mädchen, das ich schon als Gymnasiast kennen und schätzen gelernt hatte. Mehrere Male war ich kurz in München gewesen, um Emmy zu treffen. Mit ihr war der Plan besprochen ein halbes Jahr in München zu verbringen und das Angenehme mit dem Nützlichen zu verbinden. Ich fand Emmy etwas zerstreut und abgelenkt. Von ihrer Freundin Hedwig S. erfuhr ich dann, dass Emmy sich gut bürgerlich verheiraten wollte. Ich nahm das nicht tragisch, weil mir Hedwig auch gefiel. So kam ich doch zur Kunst, nämlich zu 60 Theater- und [16] Konzertabenden in 6 Monaten. Oft gingen wir danach lange durch die nächtlich stillen Strassen. Gern denke ich auch an die Ausflüge ins einsame Isartal zurück.

Bei Regenwetter besuchten wir die Museen. Hedwig war ein Jahr jünger als ich. Wir heirateten im Oktober 1909. wirklich dauerte unsere Ehe 10 Jahre, formell bis 1926, als wir uns nach gegenseitigem Übereinkommen scheiden liessen. Diese Ehe hat an meiner Arbeits- und Lebensweise nichts geändert. Das zeigt, wie wenig ich darnach strebte, im Familienglück Ruhe zu finden. Die Opfer, die Hedwig brachte, waren zweifellos viel grössere als meine. Ich konnte nicht anders.

Im Mai 1909 reiste ich nach Jena, um meine Promotion zum frühest möglichen Termin vorzubereiten. Dort hatte sich inzwischen eine Tragödie zugetragen. Bei einem Fall im Zimmer brach Haeckel den Gelenkkopf des linken Oberschenkels. Er konnte sich nur noch mühsam an Krücken fortbewegen. Dieser Sturz, der den 76jährigen der Möglichkeit beraubte, durch Täler und über Höhen zu wandern, liess ihn den oft erwogenen Rücktritt vom Amt plötzlich ausführen. Ohne sich mit seinen Freunden oder Kollegen zu beraten, bewog er unter Umgehung der Fakultät die Regierung, den Zoologen der Berliner landwirtschaftlichen Hochschule, Plate, nach Jena zu berufen. Jeder Personen- und Sachkenner hatte Haeckel abgeraten. Dieser Plate, nach Körperbau und Charakter ein unberechenbarer Defektmensch, hat Haeckel zehn Jahre lang unglaublich gequält. Haeckel glaubte einen "Monisten" zu bekommen und erhielt einen kleinlichen, bössartigen Monomanen. Plate trat sein Amt am 1. April an. Am [] April verlangte er von dem kranken Haeckel die [] des Instituts. Es kam zu hässlichen Auftritten. Der nicht [] Zwerg Plate beschuldigte den [17] gestürzten Olympier der Lüge und Unehrlichkeit. Er musste die Beleidigungen zurücknehmen; aber der üble Stänker hörte nicht auf zu stinken. Haeckel wurde das Ungeziefer nicht los, bis ihn der Tod erlöste. Nun einmal wieder in Jena, musste auch ich mich mit diesem Plate abfinden, zumal mich mein alter Lehrer unter Tränen des Zornes bat zu bleiben. Plate war überaus feig und ich begegnete dem Köter, wie es sich für diesen Herrn gehört. Meine Dissertationsschrift hat er gar nicht gelesen oder auf jeden Fall nicht verstanden. Er hat sie nur, weil er R. Hertwig fürchtete, als vorzügliche bezeichnet. Am 1. Juli fand die mündliche Prüfung statt, die ich in Zoologie/Botanik (Stahl) und Philosophie (Eucken, Bauch []) mit Auszeichnung bestand.

Als Dr. phil. kehrte ich nach München zurück, besuchte die Eltern in Augsburg, war mit H. in den Dolomiten. Im Herbst reisten wir ans Mittelmeer.

Biologische Stationen.

In der zweiten Hälfte meiner Studienzeit, als junger Doktor und Dozent war ich häufig und lang auf biologischen Meeresstationen. Ich zog den Süden vor: Villefranche-sur-mer, Monaco, Neapel, Balearen, Barcelona, Valencia, Malaga, war aber auch im Norden: Pas de Calais, Skagen. Dort führte ich meine ersten selbständigen Arbeiten aus und sammelte viel Material. Der Krieg machte diesen schönen Reisen ein Ende. Das kaiserliche Deutschland hatte nichts Anziehendes für einen ehrlichen Sozialisten, der [18] schweigen musste; denn mit Politik wollte

ich mich erst befassen, wenn ich mich auf meine Autorität als Wissenschaftler stützen konnte.

Die russische zoologische Station an der Bucht von Villefranche bei Nizza war in einem alten düsteren Bagno untergebracht. In der Mittelzelle zeigte man die eisernen Ringe, an denen angeblich früher die Gefangenen nachts angekettet wurden. Meine russischen Kollegen und ich bewegten uns frei. Durch jedes Fenster drang der wunderbare Duft der Blumenfelder und des Meeres. Prächtige Landausflüge nach Osten bis zur italienischen Grenze, nach Westen zu den Wäldern des Estérél oder landeinwärts in die Alpes maritimes lockten. Am meisten lockte mich das Meer. Ich kannte vorher nur die Ostsee von Laboe bei Kiel aus. Jetzt konnten sich meine Augen immer wieder an den Farben und Formen des Mittelmeeres sättigen. Das Medusenschöpfen mit dem Glas, wie es Haeckel mich gelehrt, vom Kahn aus, war das schönste Erlebnis am Morgen, das Meeresleuchten bei Nacht das prächtigste Feuerwerk. Die Widerspiegelung der Jahreszeiten in der Flora und Fauna des Meeres gab dem jungen Zoologen eine unerschöpfliche Quelle der Erkenntnis.

März und April 1908 war ich das erste Mal in Villefranche. Da ich in Nizza wohnte, fuhr ich täglich um den Mt. Boron herum über die Petite Corniche bis zur Recoursé über den Lapins (Alpins)-Kasernen. Schon das war schön. Ich nahm an den Fängen teil mit dem Schöpfeimer, dem Planktonnetz und der Dradge. Dann bearbeitete ich die Wunder des Meeres systematisch mit Messer, Schere und Mikroskop. Alles wurde gezeichnet, geordnet und aufgeschrieben, die wichtigste Literatur nachgesehen und notiert. So habe ich eine bessere Formenkenntnis erworben als viele andere experimentelle Kollegen, die sich nur mit ihren Versuchsobjekten abgeben. [19]

Von meinen Schülern habe ich später das Gleiche verlangt wie von mir. Ans Meer konnte ich sie freilich nicht führen, denn als ich Professor wurde, war der Krieg im vollen Gang und danach gab es erst recht keine Ruhe für lange Exkursionen. Vom Radiolar bis zum Haifisch habe ich alles Erreichbare präpariert. Oft stritt ich bei der Verteilung der täglichen Beute. Ich wollte zu viel haben. Ich wollte auch weiter heraus aus der Bucht ins offene Meer fahren, aber der alte Bootsführer sagte dann: "La prudence est la mère de la gagesse."

Vom Herbst 1909 bis zum Frühjahr 1910 war ich wieder in Villefranche. Ich sammelte Material über die Eibildung von Medusen, Siphonophoren und Echinodermen. Über Pelagia und kleine Mitteilungen schrieb ich noch auf der Station. Das andere Material verarbeitete ich in Jena. Diesmal hatte ich Gelegenheit, die Entwicklung vieler Meerestiere lebend zu beobachten. Die vergleichende Embryologie schien mir überaus verlockend; ich bin aber später bei der experimentellen geblieben. Sie gab mehr für die Theorie bei der Abwehr des Mechanismus und Vitalismus. Der Gedanke reifte, über die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen zu schreiben. Dazu war noch viel Arbeit zu tun, die ich für Neapel in Aussicht nahm. So führte ich sie auch aus. Vorübergehend nützte ich die im Musée océanographique in Monaco gegebenen Möglichkeiten.

Die Jacht "Alice" lag damals leider nur im Hafen. Der Fürst hatte häusliche Schwierigkeiten und war verstimmt. Mit H. sah ich die Vergnügungen der grossen Welt in der Cote d'Azur an. Für Geld war alles zu haben. [20]

In Neapel verbrachte ich das Jahr 1911 und den Frühling 1913. Unter den europäischen Meeresstationen nimmt die Stazione zoologica in der Villa nazionale den ersten Platz ein. Der Umfang und die Zweckmässigkeit ihrer Einrichtungen, die der Physiologie viel Raum gewähren und die seit meiner Anwesenheit noch erweitert worden sind, ihre vorzügliche Bibliothek und ihr internationaler Charakter sichern die Erhaltung der grossen Tradition. Die Veränderungen in der Folge des Krieges sind wieder ausgeglichen, wenn auch einige Staaten leider ihre Unterstützung noch versagen. Die Stazione musste ganz von den grossen Akademien erhalten und als mächtiger Repräsentant internationaler Wissenschaft die territoriale Gastfreundschaft Italiens geniessen.

1911 führte ich die cytologischen und experimentellen Untersuchungen an *Aricia* und *Asterias* aus, die ich 1913 ergänzte. Die Ergebnisse sind in den drei Mitteilungen über die cytologische Analysis der Entwicklungsvorgänge (1912-1914) niedergelegt und in den Leistungen der Zellen (1915) theoretisch verwertet. Neben dieser Hauptarbeit nahm ich die Neapler Fauna im Jahreslauf ebenso durch wie früher die von Villefranche. Viel Wert legte ich auf die Lebendbeobachtung in der Natur und im Aquarium. So kam ich zu Versuchen über das Verhalten von Medusen, Anneliden, Echiniden, Asteriden, Octopoden, Krustaceen [] usw., die ich nicht veröffentlicht, wohl aber in meinen Vorlesungen verwendet habe.

Die heissen Monate 1911 verbrachte ich in Capri, untermittags im verdunkelten Zimmer eingeschlossen und nach mikroskopischen Präparaten zeichnend. Erst gegen Abend ging ich über die Via Krupp zur [21] *tharina piccola* zum Bad im Meer. Dort traf ich Maxim Gorki mit seinen Freunden. Wir wurden bekannt, da Gorki in der meiner kleinen benachbarten grossen Villa lebte. Zu der literarischen kam die persönliche Verehrung. Meine Verbindung mit der russischen revolutionären Intelligenz wurde bekräftigt. Nach Capri kamen allerhand Besucher. Wir machten lustige Ausflüge auf Eseln nach Anacapri, erwarteten den Sonnenaufgang auf dem Monte Solare, umsegelten die ganze Insel. Sehr beliebt waren die Touren im Wasser, von Klippe zu Klippe schwimmend, besonders in der Gegend der Faraglioni. Neapel und Capri gehören zu meinen schönsten Erinnerungen.

Dass ich mich in der Stadt Neapel auch mit ihrer Unterwelt, ihren Frauen und dem, was damals noch unter dem Namen *Camorra* ging, bekannt machte, versteht sich von selbst. Vieles war schon für einträgliche Fremdenneppung hergerichtet (der Fremde ist *rico, avaro o stupido* - das muss ausgenutzt werden), einiges Originelle noch unter guter Führung zu treffen. Einmal bekamen wir Läuse, sehr oft Flöhe. Die waren echt.

Ende April 1913 brachte uns der Dampfer "Gneisenau" von Neapel zwischen Sardinien und Corsica hindurch nach Marseille. Die überaus lebhaft Kolonialhafenstadt Frankreichs zeigt nicht nur um den Vieux Port und die

Cannebrère, sondern auch auf der weiteren See- und Landseite viel Fesselndes. Ich hatte nur einige Tage Zeit und nahm mir vor, für länger wiederzukommen. Oft, wenn ich an einem düsteren Ort mich nicht wohl fühlte, zuletzt in der Emigration, seufzte ich: "Ach, könnte ich doch nach Marseille." Ich bin nicht mehr dort gewesen. [22]

Von Marseille ging die spanische Dampferlinie nach Palma de Mallorca (Balears). Mein Freund Oden de Buen, Direktor des ozeanographischen Instituts in Madrid, Katalane und katalanischer Republikaner, hatte mich auf seine Station biologica maritima nach Porto-Pi eingeladen. Ende 1937 hörte ich von dem schon hochbetagten Oden de Buen, dass ihn die Faschisten acht Monate eingesperrt hatten. Was weiter geschehen ist, weiss ich nicht. Oden de Buen hasste die Autokratien. Den deutschen Kaiser beschuldigte er, dass er bald einen Krieg anfangen würde, wenig mehr als ein Jahr später war es so weit. In Palma gab es zu meiner Zeit kaum Fremde, umso mehr versammelte Aristokraten mit oder schon ohne verschuldeten Grundbesitz, arme Städter und arme Bauern, schwarze Schweine und zahllose herumlungende Pfaffen. Viele Anekdoten darüber habe ich so oft erzählt, dass es mir zu langweilig ist, sie aufzuschreiben. Zwischen Palma und Porto-Pi verkehrte eine Bahn von Mauleseln gezogen. Dazwischen lagen die Orte El Tereno, wo ich eine Villa gemietet und eingerichtet hatte, und St. Catalina mit seinen vielen Stickerinnen, deren Väter oder Bräutigame in Südamerika waren, und die sich leicht in ihrer Verlassenheit trösten liessen. Ich durchstreifte mit Bahn und Maultierwagen die Insel in allen Richtungen. Dabei wurde ich mit dem drolligen toskanischen Erzherzog Ouis Salvador, einem Habsburger, bekannt. Er liess sich Haare und Nägel lang wachsen und gab sein Geld dafür aus, dass die Naturschönheiten im Norden der Insel erhalten blieben. Dicke Folianten hat er auf seine Kosten darüber drucken lassen. Er starb 1916 im Kriegsexil, einem Sanatorium bei Dresden. Bewegung in die Inselgesellschaft brachte der Besuch der spanischen Infantin Isabel, einer Matrone von zwei Zentnern. Es gab Theater bei grösster Hitze (die schlechteste Aufführung von Carmen in italienischer Sprache in Spanien) und Feuerwerk die ganze Nacht. An Sonntagen fanden Stiergefächte ohne Blut, in der Tierra de [23] corpus ein grosses recht blutiges statt. Immer war etwas los, wenn auch nur ein Banquet des konservativen Cortesangeordneten Maura. Immer holte man den []. Wir langweilten uns nicht. Beinahe hätte ich die Hahnenkämpfe vergessen, die mit Wetten verbunden waren. Die herrschende Oberschicht war ständig mit etwas Unproduktivem beschäftigt. Die Pächter mussten dafür das Geld aufbringen. Sie suchten es aus den Landarbeitern herauszuschinden. Selbstverständlich war die Mehrzahl der Bevölkerung analphabetisch, die Frauen fast alle auch bei den "feinen Leuten".

In der Station richtete ich mir eine Anlage mit fliessendem Seewasser ein, um meine Versuche an Clavelina, ihre Reduktion und Wiederauffrischung der Gewebe (veröffentlicht 1914) durchzuführen. Auf Wunsch Oden de Buens modernisierte ich die Station überhaupt, ebenso die von Barzelona, Valencia, Malaga. Wie die Stationen den Bürgerkrieg überdauert haben, weiss ich nicht. Spanien hat die

Anregungen Odon de Buens, der seine ganze Familie in den Dienst der Sache stellte (drei Söhne wurden Professoren), nicht verwirklichen können. Mein Besuch in Valencia verlief grossartig. Ich habe bei der Corridas der Foria 48 Stiere töten sehen, nicht aus Freude an den Farben von Sand und Blut, sondern um zu studieren, wie viel von der guten Kenntnis des Behavior des Stieres für die Banderillos und den Espada abhängt, damit das Spiel gelingt. Ich habe mich um alles gekümmert und kam in den Ruf eines Aficionada. Mehrere Stiere wurden mir gewidmet, eine kostspielige Sache, weil man dem Torero ein von dessen Ruf im Wert bestimmtes Geschenk zu machen pflegt. Wenn beim Corso auf der Alameda nach der Corrida eine Maja dir ihre roten Nelken aus dem Haar zuwirft, dann verspricht der Tag ganz glücklich zu enden. Das Versprechen sagen eben die Blumen der Maja. Der Kutscher im Sombrero weiss schon, wohin er den Wagen lenken muss. [24] Ein Jahr später begann der Krieg.

Aus Spanien reiste ich über Paris nach Jena, um aus der grossen bunten wieder in die kleine graue Welt zu treten.

Am Pas de Calais war ich August und September 1908, also noch als Jenaer Student. Ich wanderte von Ostende die Küste entlang zur französischen Grenze und weiter bis Vimereux und Pas de Calais, zur linken bald die Sanddünen, bald die steilen falaises, auf der anderen Seite der Manche, nur 27 km entfernt, schimmern in der Sonne die Kreidefelsen von Dover. Durch die Enge zwängt sich der warme Golfstrom. Die Äquinoktialstürme rufen gewaltige Fluten hervor, sodass zwischen Hoch-Tiefwasser eine grosse Niveaudifferenz besteht. Bei Ebbe kann man auf festem Sand, an tierreichen Tümpeln mit Fucus-Wiesen vorbei, kmweit hinausgehen. Man muss nur achten, vor der im Sturm mit Tosen und Donnern wie ein Wassergebirge hereinbrechenden Flut zurück zu sein. Die Station liegt einsam dort am Dünenrand. Ein alter Matrose versorgt sie. Das Meiste tut man selbst. Ich hatte es auf die lebendig gebärende Echinoide *Amphiura* abgesehen, die ich für die damals geplanten Echinodermen-Studien brauchte. Ich fand zu Tausenden Weibchen mit Jungen in der Bursae. Immerhin war das Ausgraben von Echinocardien, die sich durch ihre Atemlöcher verrieten, und die Beobachtung ihres Wiedereingrabens auch eine behavior-Studie. Die Planktonfischerei und das Dragden war mühselig, da wir das schwere Segelboot bei der einen Flut ins Wasser und bei der nächsten wieder herausbringen mussten. Ich lernte die schwere Arbeit der Küstenfischer kennen, die wenig Verdienst und viele Gefahren bringt.

Bewegte Fahrten machte ich auch im Sommer 1913 von Skagen an der Nordspitze Dänemarks aus, wo Skagerak und Kattegat zusammenfliessen. [25] Die Fischer hatt [sic] es auf Fludern abgesehen und waren von den grossen *Aurelia*, die sie im Netz fanden, weniger entzückt. Ich sammelte Material über die Eibildung der Medusen. Was sich sonst fand, nahm ich mit. Im Strandhotel Skagen, wo ich mit zwei Damen wohnte, sah ich, wie die kräftigen Skandinavier zwischen viel Butter, Seeluft und Aquavit den rechten Ausgleich suchten und meist fanden.

Nach dem Kriege habe ich leider nicht mehr in Meeresstationen gearbeitet. Andere Aufgaben und die Politik liessen mir dann keine Zeit. Die Weiträumigkeit des Sowjetstaates bietet wie kein anderes Land Vergleichsmöglichkeiten: Murmansk, Sebastopol, Astrachan, Wladiwostok. Die jungen Sowjetbiologen sollten sich nicht für beschränkte Laboratoriumsaufgaben spezialisieren, ehe sie nicht die in der Heimat möglichen grossen Vergleiche gezogen und die Mannigfaltigkeit des biologischen Geschehens am und im Meere, der stammesgeschichtlichen Wiege des Lebens, kennengelernt haben.

IV. Katheder und Institut

Meine Tätigkeit als Hochschullehrer und Anstaltsleiter fällt in die Zeit des Krieges, der Revolution, der lebensunfähigen Weimarer Republik, des Aufkommens des deutschen Faschismus und des Regimes seiner terroristischen Herrschaft. Meine bisher geübte Zurückhaltung war unmöglich geworden. Ich nahm an den politischen Ereignissen immer aktiveren Anteil, bis ich am 22. April 1933 Deutschland verliess. Der Übersicht halber will ich trotzdem die beiden innigverbundenen Seiten meines Wirkens getrennt schildern.

Da ich Jena nicht aufgeben wollte, musste ich acht Monate vom 1. April bis 30. November 1910 als Assistent am phyletischen Museum arbeiten. Mit Haeckel blieb ich eng verbunden und konnte einiges von seinen alten Plänen verwirklichen; der Mensch im Vergleich mit den Anthropoiden. Diese Schaustücke sind unverändert stehen geblieben. Am 1. Mai 1912 habilitierte ich mich, ohne dass der elende Plate widersprach, für Zoologie. Mit meinen Reisen ans Meer beschäftigt, [26] trug ich wenig vor. Bei meiner zweiten Reise nach Skandinavien war die dänische Grenze gesperrt. Der Krieg hatte begonnen. Ich blieb einige Zeit in Berlin und erlebte die schmachvolle Zustimmung der sozialdemokratischen Reichstagsfraktion zu den Kriegskrediten. Ich trat aus der Partei aus. In Jena fand ich Ruhe, mein lange vorbereitetes Buch über die Leistungen der Zellen zu schreiben. Es waren wenige Studenten an der Universität, aber doch genug, sodass ich mit Erfolg über das Verhalten der Tiere, über experimentelle Morphologie, über vergleichende Entwicklungsgeschichte usw. vortragen konnte.

Ich suchte und fand Fühlung mit oppositionellen Sozialdemokraten. Meine unterirdische Tätigkeit blieb unbemerkt. Da ich einige medizinische Kenntnisse besass, übertrug man mir die Leitung eines Reservelazarets. Weiter erhielt ich den Auftrag, in der Schweiz die Lager der dort internierten, von Frankreich ausgelieferten deutschen Kriegsgefangenen zu besuchen und schliesslich massgebend am Gefangenenaustausch mitzuwirken. So war ich von 1916 jedes Jahr einige Monate in der Schweiz. Das kam nicht nur den deutschen und französischen Gefangenen zugute, sondern auch den internationalen Beziehungen der zahlenmässig und an Einfluss wachsenden Opposition gegen alle Förderer und Verlängerer des Krieges. Ich musste freilich sehr vorsichtig sein. Ich konnte es unter dem Schutz meiner wissenschaftlichen Verbindungen in allen kriegführenden und zentralen Ländern. Die junge Intelligenz war nirgends so kriegsfreudig, wie es

die Patrioten des Kapitals überall behaupteten. Ich habe übrigens in Zürich in dem neuen Biologie-Institut auch wissenschaftlich gearbeitet.

Anfang 1916 wurde ich auf Vorschlag der philosophischen Fakultät und des Senats zum Professor ernannt. Das wäre schon früher der Fall gewesen, wenn nicht Plate durch allerhand Umtriebe es bei der Regierung zu verhindern versucht hätte. Aus der Zeitangabe sieht man, dass ich nicht, wie einige Provokateure behauptet haben, ein "roter" Professor, ein "Revolutionsgewinnler" bin, sondern (pardon!) ein grossherzoglicher. An der verlorenen deutschen Revolution war für einen Revolutionär nichts zu gewinnen.

Wenn ich in Jena war, arbeitete ich in einer Giebelkammer des phyletischen Museums. Vor mir hatte ich das Paradies mit seinem Bahnhof, aber ich wollte nicht unter dem Dach Plates bleiben und meinen Arbeiten überhaupt eine breitere Grundlage geben. Daher bereitete ich den Plan der Anstalt für experimentelle Biologie vor. An Staatsmittel war im Grossherzogtum Sachsen-Weimar nicht zu denken, wohl aber an die von Abbé geschaffene Zeiss-Stiftung. Die Geschäftsleitung von Zeiss und der Stiftungskommissar waren mit dem Plan einverstanden. Auf die Gutachten des Physiologen Biedermann, des Botanikers Stahl und des Anatomen Maurer nahm der Senat, nachdem Plate unter wüstem Schimpfen weggegangen war, ebenfalls den Plan einstimmig an. Am 8. November 1918 unterzeichnete der Staatsminister Rohde als letzte Instanz die Genehmigungsurkunde. Mein Lehrauftrag wurde auf allgemeine und experimentelle Biologie ausgedehnt. Mitten im Revolutionsgewühl wurde in dem Neubau der Veterinäranstalt, Dornburgerstr. 25, mit der Einrichtung begonnen. Durch die offenen Fenster drangen von der Strasse revolutionäre Lieder, gesungen von verbrüdereten deutschen, russischen und französischen Soldaten. Ich nahm das als gutes Zeichen; denn ich war selbst Mitglied des Arbeiter- und Soldatenrates. Für meine Universitätskollegen war ich nun freilich "entlarvt"; aber sie schwiegen, weil sie uns damals fürchteten. [28]

In der Anstalt begann ich mit den Regenerationsarbeiten an Axoloteln (erste Mitteilung 1921). Heimkehrende Kriegsstudenten waren meine ersten Schüler. Ich wurde an die Spitze aller deutschen Dozentenverbände und als einziger Linker in den neungliedrigen Vorstand des Verbandes deutscher Hochschulen gewählt. Ich blieb in diesen Ämtern drei Jahre (1919-1922), bis ich an die Stelle des Jenaer Universitäts-Kurators trat. Dazu kam eine geradezu gehetzte Vortrags- und Versammlungstätigkeit. Ich war viel unterwegs. Mich quälte die Einsicht, dass der deutschen proletarischen Bewegung die zentrale Leitung fehlte. Wir zersplitterten uns und mussten gegen die mit der sozialdemokratischen und gewerkschaftlichen Führung verbündete Reaktion unterliegen. Mit dem Mute der Verzweiflung kämpfte ich auf dem verlorenen Posten der Hochschulreform in dem sozialistischen Thüringen (dem neuen Staat aus 8 Fürstentümern) und Sachsen. Die Kommunisten und linken Sozialdemokraten gaben mir dann sogar ein Amt, eben die ins Volksbildungsministerium verlegte Kuratorstelle. Ich blieb ein General ohne Armee, umgeben von verlogenen Saboteuren und offenen Gegnern.

Der Reichswehreinmarsch am 8. November 1923 in Weimar und am 10. in Jena machte meinen Versuchen ein Ende. Die von mir ernannten Professoren blieben zwar im Amt, aber mir nicht treu. Als Professor blieb auch ich selbst. Ich liess mich beurlauben und reiste etwas später nach Moskau.

1925 nahm ich meine Lehr- und Vortragstätigkeit erst zeitweilig dann dauernd wieder auf. Meist arbeiteten etwa 10 Leute bei mir, Kandidaten für das Doktorexamen, Genie war keiner darunter, aber viele fleissige Leute. Man übertrug mir die Vorlesungen für die [29] Lehrerstudenten: allgemeine Biologie im Sommer, Anatomie und Physiologie des Menschen im Winter. Die gedrängte Darstellung gefiel mir.

Der Druck der Reaktion in Deutschland stieg mit der Wirtschaftskrise seit September 1929 in raschem Tempo. In Thüringen bekamen wir 1930 den ersten nationalsozialistischen Minister: Dr. Wilhelm Frick. Ich war ihm recht gut bekannt. Er schrieb in meine Personalakten: "Was macht der Kerl? Wozu brauchen wir den russischen Juden?" Das war die erste offizielle Erwiderung auf meine seit 1920 betriebene Bekämpfung der Rassentheorie. Zunächst freilich überlebte ich Frick in Thüringen. Die geringen Reste der deutschen Volkspartei (Stresemann) im Landtag ärgerten sich über Fricks Machtansprüche. Sie sondierten, ob die Kommunisten und Sozialdemokraten ein Misstrauensvotum gegen Frick unterstützen würden. Ich vermittelte das Einverständnis. Frick fiel. Das war der letzte Akt der parlamentarischen Demokratie im Kleinstaat. Ich gab mich keinen Illusionen hin.

Noch etwa zwei Jahre war ich Professor und Direktor in Jena. Sehr häufig erhielt ich Drohbriefe und andere gute Wünsche. Auf mein Auto flogen Steine. Die Haustüre war am Morgen mit Hakenkreuzen bemalt. In den Vorlesungen kam es zu keinen Störungen, obwohl Nationalsozialisten mit Abzeichen im Saale waren. Im März 1933 wurde mir das Abhalten von Vorlesungen verboten, zu einer Zeit, als gerade gar keine stattfanden; denn es waren Ferien. Die Urkunde meiner Entlassung aus dem Staatsdienst datiert vom 17. Juli 1933. Zu diesem Zeitpunkte war ich schon drei Monate an der Universität Genf in der Schweiz.

In den bewegten Jahren ging mein persönliches Leben ganz im öffentlichen auf. Ich sagte oft im Scherz: ich bin eine öffentliche Person. Deshalb ist wenig darüber zu sagen. Nur einige Frauen will ich hier, einige später erwähnen. [30]

Es bleibt noch von Haeckels letzten Jahren und seinem bitteren Ende zu sprechen. Der Krieg stürzte den alten, urteilslos gewordenen Mann in einen wüsten chauvinistischen Taumel. Er verfiel dem Fanatismus seiner Klasse und trat für den Kaiser Wilhelm ein, den er 22 Jahre vorher scharf brüskiert hatte. Damals feierte er den grollenden, in Ungnade gefallenen Bismarck auf dem Marktplatz in Jena. Jetzt machte er alle Exzesse der deutschen Professoren mit, die sich zu imperialistischen Zuhältern erniedrigten. Er unterzeichnete auch den schmachvollen Aufruf der 95. Der Revolution stand Haeckel in verbitterter Feindschaft gegenüber. Die Beziehungen mit mir brach er ab sobald er von meinem öffentlichen Auftreten erfuhr. Er wollte den "Bolschewiken" nicht mehr sehen. Nur durch allerhand Heimlichkeiten war es möglich, die Lebenshaltung des

kranken Gelehrten sicherzustellen. Er starb am 9 August 1919. Ich war gerade in der Schweiz. Aus meinen in der "Naturwissenschaftlichen Wochenschrift" erschienenen Nachruf hat die Redaktion alle politischen Bemerkungen gestrichen.

In den unruhigen Zeiten entfaltete ich eine rege literarische Produktion. 1919 erschien die erste, 1922 die zweite Auflage der "Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie". 1919 begründete ich die "Abhandlungen zur theoretischen Biologie", von denen bis 1923 20 Hefte erschienen. 1921 wurde das Referatenorgan "Zoologischer Bericht" organisiert. Das geschah auf meine Anregung im Auftrage der "Deutschen Zoologischen Gesellschaft", deren lebenslängliches Mitglied ich seit 1910 war. Aus politischen Gründen wurde ich 1924 aus der Redaktion, 1935 aus der Gesellschaft ausgeschlossen. Ich bereitete noch ein Buch über das "Verhalten der Tiere" vor, zu dessen Fertigstellung ich nicht mehr kam. 1924 gründete ich den Verlag "Urania", [31] der als proletarischer [] der Verbreitung natur- und gesellschaftswissenschaftlicher Kenntnisse in den breiten Massen dienen sollte. 1933 wurde der Verlag und seine Produktion verboten.

Die Schaffens- und Kampfzeit in Deutschland reicht ungefähr von meinem 25. bis zu meinem 45. Jahre. Die Beziehungen mit Frauen nahmen immer denselben Verlauf, der nie nachhaltige Wirkungen hinterliess. Er war ganz zum Schema meiner Erholung geworden. Mit dem zunehmendem Alter wurden die Freundinnen jünger. Es ging stets darum, den Neulingen die mehr oder weniger schönen Wunder der Welt zu zeigen. Niemand hat davon Schaden genommen. Nur eine Freundin, die blonde Else, war älter als ich, sogar um 12 Jahre. Zehn Jahre dauerte unsere immer gute, nie getrübt Beziehung, die mir sehr nützlich war. Von vielen Abschweifungen kehrte ich oft zu Else zurück, die, eine verheiratete Frau, mir ebensowenig treu war, wie ich ihr. Das Vermögen nie in die Tiefe zu gehen, nur das Schöne und Angenehme zu sehen und die Sicherheit des materiellen Lebens hielten die gesunde Frau ungewöhnlich lange jung. Während meiner Kommissarjahre war Hilde die jugendliche Geliebte. Meine erste Emigration trennte uns. Die Inflation brachte viele ausländische Studenten nach Jena, darunter manche Mädchen von östlichem Reiz. Als diese Episode schon zu Ende war, verband ich mich mit einer dieser Neugierigen. Solange ich mich in gehobener Stellung halten konnte, war alles gut. Meine zweite Emigration führte zum Bruch. Ich war als Knabe allein und bin es als Mann geblieben.

Literatur und Quellenverzeichnis

Binswanger, O.; Schaxel, J. (1917) Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Arterien des Gehirns. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten 58(1917), pp. 141-187.

Böhmel, W. (1929) Regeneration nach Entnahme von Skeletteilen beim Axolotl. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 115(1929), pp. 464-509.

- Büttner, H. (1930) Über wiederholte Extremitätenregeneration beim Axolotl. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie 48(1930), pp. 235-276.
- Driesch, H. (1915) Gibt es harmonisch-äquipotentielle Systeme? Biologisches Centralblatt 35, p. 545.
- Driesch, H. (1916) Noch einmal das „harmonisch-äquipotentielle System. Biologisches Centralblatt 36, p. 472.
- Driesch, H. (1919) Der Begriff der organischen Form. Bornträger, Berlin.
- Fricke, D. (1964) Julius Schaxel (1887-1943) Leben und Kampf eines marxistischen deutschen Naturwissenschaftlers und Hochschullehrers. Urania-Verlag, Leipzig [u.a.].
- Fricke, D. (1988) Julius Schaxel - Leben und Kampf eines marxistischen deutschen Hochschullehrers. In: Theoretische Grundlagen und Probleme der Biologie (Penzlin, H.; ed.) Friedrich-Schiller-Universität, Jena, pp. 45-54.
- Gay, P. (1989) Die Republik der Außenseiter : Geist und Kultur der Weimarer Zeit in 1918 – 1933. Fischer, Frankfurt a. M.
- Gräper, L. (2004) Ludwig Gräper. In: Buch der Docenten der Medicinischen Facultät zu Jena (Wiederanders, B.; Zimmermann S.; eds.) Jenzig-Verlag Gabriele Köhler, Golmsdorf b. Jena, pp. 101-105.
- Haedeke, M. (1929) Augentransplantationen beim Axolotl. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 64(1929), pp. 91-156.
- Häupel, B. (1995) Die Gründung des Landes Thüringen. Staatenbildung und Reformpolitik 1918-1923. Böhlau, Weimar [u. a.].
- Hentschel, J. (1930) Über Regeneration innerer Organe beim Axolotl. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie 48(1930), pp. 169-234.
- Hopwood, N. (1996) Producing a socialist popular science in the Weimar Republic. History Workshop Journal 41(1996), pp. 117-153.
- Hopwood, N. (1997) Biology between university and proletariat: the making of a red professor. History of science 35, pp. 367-424.
- Hoßfeld, U., Olsson, L., Breidbach, O. [eds.] (2003) Carl Gegenbaur and Evolutionary Morphology. Theory in Biosciences 122, Heft 2/3.
- Hoßfeld, U., Olsson, L. (2003) The History of Comparative Anatomy in Jena - An Overview. Theory in Biosciences 122 (2/3), pp. 109-126.
- Hoßfeld, U., Olsson L. (2002a) From the Modern Synthesis to Lysenkoism, and back? Science 297 (5578), pp. 55-56.

- Hoßfeld, U., Olsson, L. (2002b) Documenting Lysenkoism. *Science* 297 (5587), pp. 1646-1647.
- Hoßfeld, U. (2007a) Lyssenko versus Darwin: Georg Schneiders Vorlesungsmanuskript „Geschichte der Evolutionslehre“ von 1957. In: Couragierte Wissenschaft. Festschrift für Jürgen John zum 65. Geburtstag (Gibas, M., Stutz, R., Ulbricht, J. H.; eds.) Glaux-Verlag, Jena, pp. 246-273.
- Hoßfeld, U. (2007b): Traditionskultur in der Biologie. In: Hochschule im Sozialismus. Studien zur Friedrich-Schiller-Universität Jena (1945-1990) (Hoßfeld, U, Kaiser, T., Mestrup, H.; eds.) Böhlau-Verlag, Weimar (im Druck).
- Hoßfeld, U., Olsson, L. (2003) The Road from Haeckel: The Jena Tradition in Evolutionary Morphology and the Origins of “Evo-Devo”. *Biology and Philosophy* 18(2), pp. 285-307.
- Komkov, G.D., Levsin, B.V., Semenov, L.K. (1981) Geschichte der Akademie der Wissenschaften der UdSSR. Akademie-Verlag, Berlin.
- Krauß, E. (1984) Ernst Haeckel. Teubner, Leipzig.
- Krauß, E. (ed.) (1987) Julius Schaxel an Ernst Haeckel. 1906 – 1917. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- Krauß, E. (1991) Zur Frage der Schulbildung bei Ernst Haeckel (1834–1919). In: Wissenschaft und Schulbildung. Alma Mater Jenensis. Studien zur Hochschul- und Wissenschaftsgeschichte (Stolz, R., ed.) Heft 7, pp. 184–194.
- Krauß, E. (ed.) (2005) Der Brief als wissenschaftshistorische Quelle. Berlin, VWB-Verlag.
- Laubach, H.-Chr. (1986) Die Politik des Philologenverbandes im Deutschen Reich und in Preußen während der Weimarer Republik. Die Lehrer an höheren Schulen mit Universitätsausbildung im politischen und gesellschaftlichen Spannungsfeld der Schulpolitik 1918-1933. Lang, Frankfurt a. M.
- Laubichler, M. (2001) Mit oder ohne Darwin? Die Bedeutung der darwinschen Selektionstheorie in der Konzeption der Theoretischen Biologie in Deutschland von 1900 bis zum Zweiten Weltkrieg. In: Darwinismus und/als Ideologie (Hoßfeld, U., Brömer, R.; eds.) VWB, Berlin, pp. 229-262.
- Levit, G.; Hoßfeld, U., Olsson, L. (2004) The Integration of Darwinism and Evolutionary Morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936) and the Developmental Basis of Evolutionary Change. *Journal of Experimental Zoology, Part B: Molecular and Developmental Evolution* 302B (4), pp. 343-354.
- Levit G.S., Hossfeld U., Olsson L. (2006) From the “Modern Synthesis” to Cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) and his Research

- Program for a Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology. *Journal of Experimental Zoology* 306B, pp. 89–106.
- Levit, G., Hoßfeld, U. (2006) The Forgotten “Old-Darwinian” Synthesis: The Theoretical System of Ludwig H. Plate (1862-1937). *Internationale Zeitschrift für Geschichte und Ethik der Naturwissenschaft, Technik und Medizin (NTM)*, N.S. 14 (1), pp. 9-25.
- Maienschein, J. (1986) Preformation or new formation - or neither or both? In: A history of embryology (Horder, T. J., Witkowski, J., Wylie, C. C. ; eds.) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-108.
- Mitzenheim, P. (1965) Die Greil'sche Schulreform in Thüringen. Die Aktionseinheit der Arbeiterparteien im Kampf um die deutsche Einheitsschule in den Jahren der revolutionären Nachkriegskrise 1921-1923. Friedrich-Schiller-Universität, Jena.
- Mocek, R. (1965) Philosophische und wissenschaftshistorische Aspekte der Entwicklungsmechanik <Wilhelm Roux, Hans Driesch, Hans Spemann, Julius Schaxel>. Uni. Diss, Leipzig.
- Mocek, R. (1998) Die werdende Form: eine Geschichte der kausalen Morphologie. Basiliskenpresse, Marburg a. d. L.
- Nyhart, L.K. (1995) *Biology takes form. Animal Morphology and the German Universities, 1800–1900.* The University of Chicago Press, Chicago.
- Oberdörfer, E. (1994) Der Verband Deutscher Hochschulen in der Weimarer Republik. In: *Die deutsche Universität im 20. Jahrhundert. Die Entwicklung einer Institution zwischen Tradition, Autonomie, historischen und sozialen Rahmenbedingungen* (Strobel, K.; ed.) SH-Verlag, Vierow, pp. 69-88.
- Olsson, L., Hoßfeld, U. (2007) Die Entwicklung: Die Zeit des Lebens. Ausgewählte Themen zur Geschichte der Entwicklungsbiologie. In: *Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie* (Höxtermann, E., Hilger, H.; eds.). Rangsdorf, Natur & Text, pp. 218-243.
- Penzlin, H. (1977) Das wissenschaftliche Werk Julius Schaxels (24.März 1887 - 15.Juli 1943). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 26 (1977), pp. 1017-1037.
- Penzlin, H. (1988) Das wissenschaftliche Werk Julius Schaxels. In: *Theoretische Grundlagen und Probleme der Biologie* (Penzlin, H.; ed.) Friedrich-Schiller-Universität, Jena: pp. 19-44.
- Penzlin, H. (ed.) (1994) *Geschichte der Zoologie in Jena nach Haeckel (1909 - 1974).* Gustav Fischer, Jena.

- Rasche, U. (2005) Studien zur Habilitation und zur Kollektivbiographie Jenaer Privatdozenten 1835-1914. In: »Klassische Universität« und »akademische Provinz«. Studien zur Universität Jena von der Mitte des 19. bis in die dreißiger Jahre des 20. Jahrhunderts (Steinach, M.; Gerber, S.; eds.) Bussert und Stadeler, Jena Quedlinburg, pp. 129-191.
- Reichenbach, H. (1930) Zur Einführung. Erkenntnis 1(1), p. 1-3.
- Reinhardt, H. (1983) Julius Schaxel – Stationen seines Weges. Positionen seines Wirkens (2). Lehren und Forschen an der Akademie der Wissenschaften der UdSSR. Urania 59(11), pp. 34-39.
- Reiß, C. (2006): Experiment und Ontogenie. Die entwicklungsbiologischen Arbeiten des Haeckelschülers Julius Schaxel, 1918-1928. Magisterarbeit, FSU Jena.
- Reiß, C. (2007) No evolution, no heredity, just development—Julius Schaxel and the end of the Evo-Devo agenda in Jena, 1906–1933: a case study. *Theory in Biosciences* 126(4), pp. 155-164.
- Reiß, C., Springer, S., Hoßfeld, U., Olsson, L., Levit, G. S. (2007) Introduction to the autobiography of Julius Schaxel. *Theory in Biosciences* 126(4), pp. 165-175.
- Rheinberger, H.-J. (2006) Experimentalsysteme und epistemische Dinge. Eine Geschichte der Proteinsynthese im Reagenzglas. Suhrkamp, Frankfurt a, M.
- Roux, W. (ed.) (1912) Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Engelmann, Leipzig.
- Schaxel, J. (1909) Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildung bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Schaxel, J. (1912) Versuch einer cytologischen Analyse der Entwicklungsvorgänge: I. Die Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von *Aricia foetida* CLAP. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 34(1912), pp. 381-472.
- Schaxel, J. (1913) Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. Teil 2.: Die abnorme Furchung von *Aricia foetida* CLAP. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 35(1913), pp. 527-562.
- Schaxel, J. (1914): Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. Teil 3.: Die Eibildung, die normale und die abgeänderte Entwicklung von *Asterias*. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 37(1914), pp. 131-222.

- Schaxel, J. (1915) Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Gustav Fischer, Jena.
- Schaxel, J. (1916) Namen und Wesen des harmonisch-äquipotentiellen Systems. *Biologisches Centralblatt* 36, pp. 374–383.
- Schaxel, J. (1917) Mechanismus, Vitalismus und kritische Biologie. *Biologisches Centralblatt* 37, pp. 188–196.
- Schaxel, J. (1919) Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie. Gustav Fischer, Jena.
- Schaxel, J. (1921a) Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. Teil 1: Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration. *Arbeiten aus dem Gebiet der experimentellen Biologie*, Heft 1. Bornträger, Berlin.
- Schaxel, J. (1921b) Die Formregulation in der Entwicklung des Axolotls. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 26 (1921), pp. 23–24.
- Schaxel, J. (1922a) Über die Natur der Formvorgänge in der tierischen Entwicklung. *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* 50(1922), pp. 498–525.
- Schaxel, J. (1922b) Über die Herstellung von Chimären durch Kombination von Regenerationsstadien und durch Pfropfungssymbiose. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 27(1922), pp. 55–56.
- Schaxel, J. (1922c) Das Problem der Regeneration bei den Tieren und neue Versuche zu seiner Lösung. *Rivista di Biologia* 4(1922), pp. 203–218.
- Schaxel, J. (1922d) Über die Herstellung tierischer Chimaeren durch Kombination von Regenerationsstadien und Pfropfsymbiose. *Genetica. Nederl. Tijdschrift voor Erfelijkheidswetenschapen* 4(1922), pp. 339–362.
- Schaxel, J. (1923) Die Frage der Beeinflussung des Reises durch die Unterlage nach Propfung. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 28(1923), pp. 32–33.
- Schaxel, J. (1924) Darwinismus und Marxismus. (Ein Beitrag der wissenschaftlichen Voraussetzungen des Sozialismus). In: *Der lebendige Marxismus. Festgabe zum 70. Geburtstag von Karl Kautsky* (Jenssen, O.; ed.) Thüringer Verlags-Anstalt, Jena, pp. 485–500.
- Schaxel, J. (1927) *Reußische Volkszeitung* 13 (16.1.1927).
- Schaxel, J. (1929) *Menschen der Zukunft*. Urania-Verlagsanstalt, Jena 1929.
- Schaxel, J. (1930) Das biologische Individuum. *Erkenntnis* 1(1), pp. 467–492.

- Schaxel, J. (1931) Vergesellschaftung in der Natur. Urania-Verlagsgesellschaft, Jena.
- Schaxel, J. (1932) Das Weltbild der Gegenwart und seine gesellschaftlichen Grundlagen. Urania-Verlagsgesellschaft, Jena.
- Schaxel, J. (1934a) Zur Determination der Regeneration der Axolotl-Extremität. I. Transplantationen von Extremitätenstücken. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 4, pp. 174-175.
- Schaxel, J. (1934b) Zur Determination der Regeneration der Axolotl-Extremität. II. Transplantationen von Regenerationsstadien. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 4, pp. 246-248.
- Schaxel, J. (1935) Nazi-Socialism and International Science. *Nature* 136(3450), pp. 927-928.
- Schaxel, J. (1936) Nacional-socializm i mezdunarodniam nauka. *Priroda* 1936(1), pp. 6-7.
- Schaxel, J. (1937a) Die ontogenetische Determination in ihren Beziehungen zur Genetik und Phylogenie. *Bulletin de l'Academie des Sciences de l'URSS, Classe des Sciences mathematiques et naturelles* (1937), pp. 913-939.
- Schaxel, J. (1937b) Über den Einfluß der Funktion auf die Formbildung. *Fisiologičeskij žurnal SSSR im. J. M. Sečenova* 21, p. 590.
- Schaxel, J. (1940) Parabiosestudien. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 29, pp. 637-639.
- Schaxel, J. (1942) Kritische Übersicht über die Theorien der ontogenetischen Determination. *Bibliotheca biotheoretica* 1, pp. 99-142.
- Schaxel, J.; Adensamer, W. (1923) Über experimentelle Verhinderung der Regeneration bei Phasmoden. *Zoologischer Anzeiger* 56(1923), pp. 128-133.
- Schaxel, J., Ivanova, T. (1939a) Über den Begriff der Polarität der Konstitution in der experimentellen Morphologie. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 25, pp. 531-533.
- Schaxel, J., Ivanova, T. (1939b) Experimentelle Beiträge zur Frage der Polarität bei der Regeneration. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 25, pp. 534-537.
- Schaxel, J., Schneider, G. (1939) Die Einwirkung des Nervensystems auf die Regeneration der Gliedmaßen beim Axolotl. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 23, pp. 962-966.

- Schneider, G. (1940) Der Einfluss der Ernährungsfunktion des Darmes auf seine Formgestaltung. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS* 29, pp. 640-642.
- Schurig, V.; Nothacker, R. (2004) Die Entdeckung von Regulation und Selbstorganisation: das "harmonisch-äquipotentielle System" (Driesch 1902). In: *Von der "Entwicklungsmechanik" zur Entwicklungsbiologie - Beiträge zur 1. Jahrestagung der DGGTB. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie*, Bd. 10 (Höxtermann, E.; Kaasch, J.; Kaasch, M.; eds.) VWB, Berlin, pp. 177-194.
- Smith, H. M. (1969) The Mexican Axolotl: Some Misconceptions and Problems. *BioScience* 19(7), pp. 593-615
- Steinbach, M. (2005) „...durch jahrzehntelange Versumpfung jeglichen Halt verloren...“ Jenaer Privatdozenten zwischen Unabhängigkeit und Lebensnot. In: *"Klassische Universität" und "akademische Provinz" : Studien zur Universität Jena von der Mitte des 19. bis in die dreißiger Jahre des 20. Jahrhunderts* (Steinach, M, Gerber, S.; eds.) Bussert & Stadel, Jena, pp. 193-214.
- Tracy, D. R. (1972) Reform in the Early Weimar Republic: The Thuringian Example. *Journal of Modern History* 44, pp. 195-222.
- Wimmer, W. (2005) Das Verhältnis der Carl-Zeiss-Stiftung und Zeisswerke zur Universität bis 1933. In: *»Klassische Universität« und »akademische Provinz«. Studien zur Universität Jena von der Mitte des 19. bis in die dreißiger Jahre des 20. Jahrhunderts* (Steinach, M.; Gerber, S.; eds.) Bussert und Stadel, Jena, pp. 59-76.

Archives

Universitätsarchiv Jena (UAJ)
Archiv der Universitätsbibliothek Leipzig (UBL)
Carl Zeiss Archiv (CZA)

Address for correspondence

Christian Reiss
Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte
Boltzmannstr. 22
14195 Berlin
creiss@mpiwg-berlin.mpg.de

The downfall of civilised nations in the light of biology: Erwin Baur's Darwinian Doomsday Science (1922/32)

Thomas Junker

Abstract. The German botanist Erwin Baur (1875-1933) was one of the leading geneticists of his time. In 1927 he organized the *Fifth International Congress of Genetics* in Berlin. As early as 1924 he had demonstrated empirically and theoretically how the mutation concept of genetics can be combined with the theory of selection into a Darwinian model of evolution. With his work he anticipated and strongly influenced the Evolutionary Synthesis of the late 1930s and 40s. Baur was convinced that Darwinism can also explain the fall of ancient civilisations and that this insight can and must be used to prevent a similar fate for modern civilised nations. By changing the differential reproductive success of certain genotypes within a population civilisation itself destroys the prerequisites of its existence.

Fears of biological degeneration and its fatal consequences were among the most influential and politically powerful visions of disaster during the first half of the Twentieth Century. Since then the fear of degeneration has degenerated dramatically, lost most of its emotional strength and public attention. Occasional attempts to revive these ideas have remained more or less marginal. Herrnstein's and Murray's *Bell Curve* (1994), f.e. only briefly caught attention. Why was a vast majority of biologists a hundred or fifty years ago convinced that biological degeneration is a major problem and that eugenics is the answer? And why have

these concepts lost most of their appeal ever since? To explain the latter change two arguments have been suggested: 1) The idea of biological degeneration is flawed and has been *scientifically refuted*. 2) Eugenics as such or its historical connections with racial ideas and politics are *unacceptable from an ethical point of view*. The explanation that biological degeneration has lost its appeal because we have progressed scientifically as well as morally rings an optimistic and reassuring tone – but is it true?

A comparison of historical and recent notions of disaster suggests that the situation is less clear-cut. Interestingly the decline of eugenics has not affected other fears of disaster that are based on biological phenomena. What can be observed is not a general demise of biological ideas of disaster, but a shift of focus. The American ornithologist Jared Diamond, f.e. has recently argued that the collapse of many civilizations was due to their inability to recognize the limits of available environmental resources (Diamond, 2005). One of his favourite examples are the Easter Islands where Polynesians completely destroyed the original forest within several hundred years which subsequently led to a cultural breakdown and the reduction of the human population by two-thirds. In these cases – and modern civilization may very well be one of them – the problems arise because natural selection favours immediate fitness increase over behaviour that takes the long term availability of resources into account. Fears of an impending ecological disaster have only been matched by those of the complete destruction of humankind through nuclear war. Although the latter seems on the surface to be a physical and technical issue, it has been argued by Konrad Lorenz and others that in reality the dangerousness of the situation arises because humans have not developed biological adaptations that match their technical abilities (Lorenz, 1963).

For all these cases of disaster – eugenic, ecological or nuclear – biologists have identified one common problem: the cultural transmission of information led to a rapid improvement of human skills – from hunting techniques and weapons, to food production through agriculture and medical treatment – and a subsequent change of the environment, which did not grant enough time for adequate behavioural traits to evolve. These problems already set in on the level of hunter-gatherer societies who during prehistoric times drove a high proportion of the megafauna of all continents into extinction. With the onset of civilisation the discrepancy between technical skills, environmental changes and genetically determined instincts has further gained momentum and led to severe maladaptations of humans in numerous respects (Junker and Paul, 2009). This Darwinian argument has been employed to explain the origin of a variety of problems that occur in civilised nations from malnutrition and the spread of certain diseases to severe environmental hazards and the danger of extinction of humankind.

Darwinian eugenics

Like other scientific terms that became political catch-phrases ‘eugenics’ has been used in a wide variety of meanings that only loosely refer to Francis Galton’s original definition: „Eugenics is the science which deals with all influences that improve the inborn qualities of a race; also with those that develop them to the utmost advantage“ (Galton, 1904: 35). In 1883 Galton had introduced the term ‚eugenics’ with the following words: „We greatly want a brief word to express the science of improving stock, which is by no means confined to questions of judicious mating, but which, especially in the case of man, takes cognisance of all influences that tend in however remote a degree to give to the more suitable races or strains of blood a better chance of prevailing speedily over the less suitable than they otherwise would have had. The word eugenics would sufficiently express the idea“ (Galton, 1883: 24-25 n.; see Junker and Paul, 1999). On the following pages no attempt is made to give a general overview of these various meanings. I will rather focus on one particular test case that will help to identify some of the factors that explain the rise and fall of biological degeneration.

In 1922 the German botanist and geneticist Erwin Baur published a short (12 page) pamphlet with the title: *The downfall of civilised nations in the light of biology* (*Der Untergang der Kulturvölker im Lichte der Biologie*). In 1932 a revised and slightly enlarged version (17 pages) appeared in the right wing journal „Volk und Rasse“, and was reprinted in 1933 as a separate offprint. Starting point of Baur’s argument is the apocalyptic vision that a decline of science, art, religion, politics and economy is taking place that will lead to a break-down of modern civilization in the near future:

“When we look at the history of humankind, we see that all civilisations have collapsed after they have reached a certain high point of intellectual culture, governmental organisation and the whole economy. Frequently this collapse has occurred with dramatic speed. [...] We also notice that the details of the decline of science, art, religion, politics and economy have always been the same. And we see that in our current civilisation the matters are going along the same path” (Baur, 1933: 3).

Baur is convinced that this collapse is caused by biological factors. Before I outline his argument in detail, a short overview of his life and work shall give an impression of the social and scientific context of his ideas.

Erwin Baur – life and work

Erwin Baur (1875-1933) was a pioneer of genetics, mutation research and evolutionary biology (for biographical information on Baur see Schiemann, 1934; Jacobs, 1990; Hagemann, 2000; Junker, 2004). He was born in 1875 as the son of a pharmacist in Ichenheim, a village in southern Baden. Originally he studied

medicine and practised as a physician, but soon returned to his preferred field of interest – botany. In 1903 he completed his botanical dissertation at Freiburg university. He then became first assistant to Simon Schwendener at the Botanical Institute at Berlin university. In 1908 he initiated the publication of the internationally first journal devoted to genetics, the *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. After Schwendener's retirement in 1911 Baur accepted a professorship in botany at the Landwirtschaftliche Hochschule in Berlin. In the same year the first edition of his textbook *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre* was published, which became the most successful German language genetics textbook during the following decades.

In 1914 Baur was appointed head of a separate Institute for Genetic Research within the Landwirtschaftliche Hochschule. It was the first center for experimental and applied genetics in Germany. World War I and the ensuing economic problems delayed the construction of a new building, which was finally completed in 1923. In 1921 Baur had founded the *Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft* together with Carl Correns and Richard Goldschmidt. In the following years he planned and organized the *Fifth International Congress of Genetics* that took place in Berlin in 1927. Baur also served as its president. In 1929 he became director of the newly founded Kaiser Wilhelm Institute for Plant Breeding and Genetic Research at Müncheberg. In December 1933 he unexpectedly died from heart failure.

Baur was one of the leading geneticists of his time and one of the few who had a clear understanding of the relevance of genetics for the theory of evolution (Baur's contributions to the modern theory of evolution are discussed in Mayr and Provine, 1980; Junker and Hossfeld, 2002; Junker, 2004: 73-83). Early on he adopted T. H. Morgan's gene theory of inheritance and his experimental methodology. In particular he established the snapdragon, *Antirrhinum majus*, as a model organism for genetic research and as the botanical counterpart of *Drosophila*. Baur's genetics textbook *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre* was one of the most influential publications that prepared the ground for the modern theory of evolution in Germany. As early as 1919 (3rd/4th. ed.) he presented a theory of selection that was based on the latest findings of genetics and elementary ideas of population genetics. He was convinced that the quantity and diversity of mutations that occur in nature together with recombination produce a sufficient amount of genetic variability for selection.

In 1932 he published a documentation of his extensive genetic studies of natural populations of *Antirrhinum* in Southwest Europe. This was one of the first field studies in population genetics that took all relevant aspects into account: genetic variation, hybridization of populations, spatial and genetic isolation, and hybrid viability. As Mayr has remarked, „Population genetics had a brilliant beginning in plant science with Baur's work on the Spanish populations of *Antirrhinum*“ (Mayr and Provine, 1980: 280). In his experimental and theoretical publications Baur aimed at a genetic theory of selection and through his analysis of natural populations he pioneered the „Back-to-Nature“-movement that later

became a centre piece of the modern theory of evolution. With this work he anticipated and strongly influenced the Evolutionary Synthesis of the late 1930s and 1940s. Theodosius Dobzhansky and other Anglo-American architects frequently referred to Baur's crucial experimental work on the spontaneous overall mutation rate and the frequency of small mutations. Although the mutation rates given by him were later considered exaggerated, his pioneering work was widely acknowledged (see for example: Dobzhansky, 1937: 26, 46; Mayr, 1942: 67; Stebbins, 1950: 91).

Baur was not only a leading geneticist of his time, but also one of the most important representatives of the modernised Darwinism, that later became textbook knowledge under the name 'Synthetic theory of evolution' or 'Synthetic Darwinism'. From the standpoint of the modern theory of evolution Baur's Darwinian model as presented in his publications from the 1920s and 1930s is still basically correct. If this is the case, how can his notion of biological degeneration be scientifically refuted?

The downfall of civilised nations in the light of biology

Baur published various accounts of his ideas on biological degeneration. The versions differ quite conspicuously and it would be worth analysing the changes in detail. In the following account, however, I will focus on the common underlying argument (for Baur's ideas on eugenics and politics see Glass, 1981; Harvey, 1995; Kröner et al., 1994; Junker, 2000). A common feature of his presentations is that he never raises the question, *if* a general collapse of modern civilisation is actually imminent. He takes it more or less for granted and obviously has the feeling that his audience will follow him in this assessment. At first glance the origin and psychological strength of the feeling of disaster seem obvious: 1922 and 1932, the years of publication of his pamphlet *The downfall of civilised nations in the light of biology*, were both years of economic and political crisis not only in Germany, but in all industrialised nations. Interestingly, the economic and political crisis is not the primary cause for his notion of doom.

A closer look at Baur's papers reveals that he actually presents a historical argument or rather a historical analogy between his time and the end of the Roman empire (the decline of the Roman empire had fascinated historians for centuries; see f.e. Gibbon, 1776-88). This potential parallel with the antique world has great emotional force for Baur. With the retreat of classical education in recent decades this comparison has lost influence, but the paradigmatic character of the Greek and Roman culture for Nineteenth Century Western *Weltanschauung* can hardly be overestimated. Historical knowledge provides Baur with the fact that so far all civilisations have declined and collapsed after a certain time. Taking this for granted the questions remain what the major causes were and if the collapse of modern civilisation is already imminent.

This last point – the short time frame – is a weak point in Baur’s argument, especially because he himself frequently insists that the processes in question are long term events; he speaks of centuries (Baur, 1933: 8). According to his scientific theory the genetic decline envisioned by him must necessarily be a gradual, long term event. For Baur, who is a convinced Darwinian, selection is the driving force of evolution and evolution is gradual, because it is a populational phenomenon. Selection together with certain favourable mutations and environmental conditions has caused the evolution of an ape-like ancestor to modern *Homo sapiens*. If the environment changes other genotypes are favoured and evolution will change its direction. Civilisation, the greatest achievement of humankind, certainly is a new environment and will therefore modify selective pressures. As a consequence changes in the composition of the gene pool and the direction of evolution will ensue. So far this is a neutral natural phenomenon, but the specific selective pressures of civilisations have – according to Baur – the consequence that they stop and even reverse the evolutionary trend predominant in stone age hunter-gatherer societies towards greater mental capacity.

Which are the specific environmental conditions and selection pressures identified by Baur for civilised nations? What are the major factors that lead to a deterioration of the gene pool? In his papers Baur mentions a variety of factors most of which were widely discussed in the eugenics movement. The “great danger” according to Baur is systematic “negative selection of the best elements within a people” (Baur, 1914: 345). Interestingly Baur gives no definition of what constitutes the “best elements”. From his argument it is however possible to infer their main characteristics: They are physically and mentally healthy, not criminal or antisocial, and intelligent as well as enterprising above average. Baur assumes that these traits are mostly genetically determined. The main problem of all civilisations and the major reason for their ultimate decline is that they produce an environment that directly selects against these superior genotypes.

On a low level of civilisation the different genotypes are more or less evenly distributed within a people. After civilisation has risen to a certain height the division of labour leads to a stratification of society and the development of towns (Baur, 1933: 9). Now a double movement of the superior genotypes takes place: from the countryside into the towns and then up on the social ladder. Both overlapping movements change their environment and will on the average result in reduced fertility of their carriers. Social ambition, f.e. requires a change of habits, longer education and postponed marriage. In addition towns and cities do not provide an adequate environment for children. Through this process towns and cities have become “evolutionary traps” for the “best” elements (Baur, 1933: 10). Emigration can have a similar selective effect, because – on the average – the more intelligent and active individuals will leave the country.

If this Darwinian selection has gone unimpeded for a number of generations the quantitative amount of superior genotypes, which are necessary to maintain a high level of civilisation, is not reached anymore and the civilisation will collapse.

This process has gain momentum during the Nineteenth and Twentieth Century due to rapid urbanisation. Urbanisation again is caused by industrialisation, international division of labour and foreign trade, 'globalisation' in our terminology (Baur, 1933: 13).

To sum up: As soon as a people develops a higher civilisation with division of labour and the growth of towns the 'best' genotypes will automatically end up in social and local environments that disfavour reproduction. They will on the average have less children than the rural population that – again on the average – is less intelligent and enterprising. Through this mechanism civilisation and urbanisation cause the differential reproduction of certain genotypes: "Currently I don't see racial deterioration as the greatest danger, but the complete urbanisation of the European civilised nations, the strong migration from the rural areas and the certainty of gradual extinction caused by it" (Baur, 1933: 17).

A second, but minor factor of degeneration for Baur are *mutations* which occur in a state of nature as well as civilisation. Alcohol and other environmental hazards may increase the mutation rate but this only becomes a problem, because at the same time natural selection is reduced through modern medicine, hygienic measures and mild criminal law. According to population genetics lowered selection will lead to an accumulation of (mostly harmful) mutations and thus evolutionary deterioration. It is quite interesting that Baur mentions these classic eugenic arguments, but thinks that they are only of secondary importance. In 1914 f. e. he criticise the US-American sterilisation laws as ineffective, because they are applied to phenotypes and in many cases there is no close correlation to genotypes. More importantly, they distract attention from the "great danger" (Baur, 1914: 341-346).

Objectives and solutions

For Baur the Darwinian mechanism has the important consequence that the decline is *not inevitable*, but can be stopped. Oswald Spengler had argued in his famous book *The decline of the west* (1918-22) that the downfall of civilisations is inevitable, because civilisations have a life cycle like individual organisms. According to this model, progress as well as decline and death are due to an internal drive, a 'phylogenetic programme'. When applied to evolution this type of theory is called orthogenetic. In Baur's genetic Darwinism there is no place for an orthogenetic internal drive and accordingly he rejects Spengler's fatalism.

Baur's foremost objective is to conserve the traditional mixture of genotypes (and races), the current gene pool. According to his (and modern) population genetics there is no fundamental difference between individual variation within a population and geographical variation between populations (races). I. e. we find the same genotypes and mutations in different populations, the differences are mostly quantitative. The same is true for nations; Baur frequently maintains that all

European nations constitute genetic mixtures and not pure races. It is worth mentioning that this concept has a renaissance in recent studies of human populations based on Y chromosome markers (see for example Jobling and Tyler-Smith, 2003). What we don't find in modern studies, but in Baur's argument is the idea that the different mixtures of genotypes are the cause for the various national mentalities. In this context Baur strongly argues against plans to favour one specific genotype, especially the Nordic racial type. Blond hair, f.e., is interpreted by him as a genetic marker that is not linked to favourable traits like intelligence or endurance (Baur, 1936: 93-94).

In the case of the Jewish sub-population we find the same argument: Again the traditional percentage within the total population should be conserved. To achieve a stable condition Baur in this case suggests to compensate the low birth rate of German Jews through Jewish immigration from Eastern Europe. In general Baur's argument is mainly about individuals and their merit, and only insofar about social class or geographic variation (race) as the respective gene pools contain a higher percentage of superior genotypes. At least as long as he refers to the traditional European racial composition.

How can the process of genetic degeneration be stopped and the traditional gene pool be conserved? From Baur's argument it is clear that an environment has to be provided that increases the reproductive rate of the superior genotypes in proportion to the whole population. He first lists a number of positive, but accidental side-effects of social, economic and political change: 1) The wide availability of cheap contraceptive means for all parts of the population, because many 'genetically inferior' individuals are not interested in children. 2) The impoverishment of the educated middle-class, because it makes financial considerations about the splitting of the inheritance unnecessary. 3) The lowered reproductive rate of 'genetically inferior' individuals because of alcohol and drug abuse (Baur, 1933: 15-16). These accidental side-effects however are not sufficient and must be supplemented by organized eugenic measures. His suggestions for negative eugenics are more or less typical for his time. Basically the reproduction of strongly 'inferior' individuals should be prevented through detention and sterilisation. He specifically mentions mentally ill individuals and those with anti-social and criminal dispositions.

His suggestions for positive eugenics that will raise the reproductive rate of the superior genotypes are much more far-reaching. They include a change of economic policy, especially agricultural policy, and city planning. Their objectives should be: 1) One third of the population should be independent farmers and gardeners. 2) The majority of industrial workers should not waste away in huge apartment blocks, but live outside the big cities in their own houses with gardens. 3) Tax breaks for families with children should prevent their impoverishment. Through these measures the fatal connection between city life, social success and reduced reproduction can be broken: „Farmers and workers, who are independent and live in conditions fit for human beings, and workers who are connected with

the land through their own houses and their gardens must be the vital source of our nation” (Baur, 1933: 18).

Discussion

Baur was convinced that his fear of biological degeneration is a consequence of the most elaborated population genetics and evolutionary theory of his time. In his papers he explicitly refers to the scientific foundation of his argument by giving a short introduction into some of the basic theories, explaining what now is called the Hardy-Weinberg-equilibrium, the origin of mutations, Darwinian selection and other fundamental ideas. Although the basic factors of evolution can quite convincingly be identified in theory and in the laboratory it was and still is notoriously difficult to single out the relevant factors in a state of nature. This is because evolutionary change depends on a variety of factors – mutation, drift, sexual selection and natural selection, which responds to various environmental circumstances. The evidence to single out and identify exact selection pressures for specific genotypes within human populations is particularly circumstantial.

In contrast to the impression gained by a superficial reading Baur’s apocalyptic vision is *not* a direct response to the situation in which it was published. The blending of short-term stimuli with Baur’s long-term convictions is more or less superficial. Overall its style and content reminds more of the Nineteenth Century and resembles that of Darwin and Galton. A first short-term stimulus or immediate cause clearly was World War I and the ensuing political and economic crisis, which was particularly severe in Germany. The moral decay of traditional authorities – religion, family, nation, monarchy, science – and their loss of power after the socialist revolution in Russia and the foundation of the Republic in Germany have further contributed to this feeling of crisis. While f.e. the Surrealist movement has welcomed this as a chance for liberation, Baur’s reaction is conservative, even regressive. He wants to restore, at least in part, not only the pre-World War I, but even a pre-industrialisation and pre-civilisation way of life. The second short-term stimulus was the enormous public success of Oswald Spengler’s book *The decline of the west*. Baur accepts Spengler’s belief that the West is declining, but he thinks that his reasoning is based on a false understanding of evolution. As a Darwinian he disagrees with Spengler’s orthogenetic model and he particularly rejects the fatalism that comes with the idea of an internal drive.

Both short-term stimuli have on the surface formed and changed Baur’s idea of downfall, but they did not originally cause them. His general argument clearly dates back to the years before World War I. In the second edition of this genetics textbook from the year 1914 the arguments of his later doomsday papers are already present. What we find in 1922 and in 1932 is primarily a shift from academic to political style: radicalisation, popularisation, and simplification of argument are combined with an explicit right-wing political positioning and

suggestions for practical measures. Baur himself acknowledged that the post-World War I crisis is not the primary cause for his idea of collapse, when he expressed his expectation that the crisis will provide him with a more receptive audience (Baur, 1922: 258). In analogy to a similar phenomenon in biology we could speak of pre-adaptation: An organism has developed an insignificant trait that suddenly becomes important after the environment has changed.

How did Baur's long-term convictions originate? One of most important formative elements clearly is his scientific theory of evolution. When applied to populations of *Homo sapiens* his Darwinian model of evolution can easily be interpreted as differential reproduction of social classes and a certain amount of genetic determinism of behavioural traits. A second long-term cause was his classic education and historical knowledge. Especially the decline of Rome was an integral part of educated popular culture during the Nineteenth Century. Baur was convinced that Darwinism can explain the downfall of ancient civilisations and that this insight can and must be used to prevent a similar fate for modern civilised nations. As a third, although unacknowledged, cause his personal experience of rapid industrialisation and urbanisation has to be mentioned. His own career from a small town environment to Berlin is clearly paradigmatic for his philosophy of history. Again, he does not cherish the new opportunities, but emphasises their disadvantages.

If we compare Baur's ideas and experiences with our own time, we see a number of parallels but also differences that account for the decline of the idea of biological degeneration. On the scientific level some of Baur's particular assumptions have turned out to be dubious. Although the core of his Darwinian model of evolution is still textbook knowledge, his strong and far reaching genetic determinism certainly is not. Many biologists now emphasize the openness of the behavioural programme of humans and its cultural flexibility. The second point is that evolutionary change requires a rather extended time frame, at least much longer than the few decades or centuries envisioned by Baur. On the other hand humans are a biological species and selection will change their hereditary traits; mental capability is one of them. From the current ethical point of view Baur's eugenics is ambiguous: Most of his negative eugenics is today considered unethical. But his main concern, the call for a new agricultural policy, may be considered nostalgic, but hardly unethical. With regard to tax reductions or adequate housing for families the situation is even less controversial. Taken together my impression is that neither scientific nor ethical progress has played the major role in the demise of eugenics.

What then is the reason for the decline of biological degeneration and of eugenics as its solution? Looking at the currently popular notions of crisis mentioned in the beginning the very opposite of a decline of modern technical civilisation is now targeted as the major problem: The imminent dangers of nuclear war and the destruction of natural resources are a consequence of the success of civilisation on a global scale. Science and civilisation themselves are now regarded

as forces of doom. And this of course contradicts the notion of a downfall of modern civilisation because of the genetic deterioration of its carriers. And even if it is admitted, as many biologists would, that Baur's eugenic argument is basically valid, problems caused by overpopulation, the limited availability of resources and environmental pollution are much more pressing. If this argument is correct, the fears of biological degeneration have vanished, not because they turned out to be unfounded, but because they were eclipsed by the greater and more urgent dangers created by humankind during the second half of the Twentieth Century.

References

- Baur, E. (1911) Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Borntraeger, Berlin. 2d ed., Borntraeger, Berlin, 1914. 3th/4th ed., Borntraeger, Berlin, 1919.
- Baur, E. (1922) Der Untergang der Kulturvölker im Lichte der Biologie. Deutschlands Erneuerung 6, pp. 257-268.
- Baur, E. (1924) Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genetica 4, pp. 1-170.
- Baur, E. (1925) Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 37, pp. 107-115.
- Baur, E. (1932) Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinastrum*. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 63, pp. 256-302.
- Baur, E. (1933) Der Untergang der Kulturvölker im Lichte der Biologie. J. F. Lehmanns Verlag, München. Also published in: Volk und Rasse 7 (1932), pp. 65-79.
- Baur, E. (1936) Abriß der allgemeinen Variations- und Erblehre. In: Menschliche Erblehre, 4th ed. (Baur, E., Fischer, E., Lenz, F.; eds.) J. F. Lehmanns Verlag, München: pp. 1-94.
- Diamond, J. (2005) Collapse – How societies choose to fail or succeed. Viking, New York.
- Dobzhansky, T. (1937) Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- Galton, F. (1883) Inquiries into human faculty and its development. Macmillan, London.
- Galton, F. (1904) Eugenics: its definition, scope, and aims. In: Essays in eugenics (Galton, F.; ed.) Eugenics Education Society, London 1909, pp. 35-43.

- Gibbon, E. (1776-88) *The history of the decline and fall of the roman empire*. 6 vols. London.
- Glass, B. (1981) A hidden chapter of German eugenics between the two World Wars. *Proceedings of the American Philosophical Society* 125, pp. 357-367.
- Hagemann, R. (2000) *Erwin Baur (1875-1933) – Pionier der Genetik und Züchtungsforschung*. Kovar, Eichenau.
- Harvey, R. D. (1995) Pioneers of genetics: a comparison of the attitudes of William Bateson and Erwin Baur to eugenics. *Notes and Records of the Royal Society of London* 49, pp. 105-117.
- Herrnstein, R. J., Murray, C. (1994) *The bell curve: intelligence and class structure in American life*. The Free Press, New York.
- Jacobs, N. X. (1990) Baur, Erwin. In: *Dictionary of scientific biography*. Vol. 17, Suppl. II (Holmes, F.L.; ed.) Charles Scribner's Sons, New York, pp. 53-58.
- Jobling, M.A., Tyler-Smith, C. (2003) The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nature Reviews Genetics* 4, pp. 598-612.
- Junker, T. (2000) Synthetische Theorie, Eugenik und NS-Biologie. In: *Evolutionsbiologie von Darwin bis heute* (Brömer, R., Hoßfeld, U., Rupke, N.A.; eds.) Verlag für Wissenschaft und Bildung, Berlin, pp. 307-360.
- Junker, T. (2004) *Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950*. Basilisken-Presse, Marburg.
- Junker, T., Hossfeld, U. (2002) The architects of the evolutionary synthesis in national socialist Germany: science and politics. *Biology and Philosophy* 17, pp. 223-249.
- Junker, T., Paul, S. (1999) Das Eugenik-Argument in der Diskussion um die Humangenetik: eine kritische Analyse. In: *Biologie und Ethik* (Engels, E.-M.; ed.) Reclam, Stuttgart, pp. 161-193.
- Junker, T., Paul, S. (2009) *Der Darwin-Code: Die Evolution erklärt unser Leben*. C. H. Beck Verlag, München.
- Kröner, H.-P., Toellner, R., Weisemann, K. (1994) *Erwin Baur. Naturwissenschaft und Politik*. Max-Planck-Gesellschaft, München.
- Lorenz, K. (1963) *Das sogenannte Böse: Zur Naturgeschichte der Aggression*. Borotha-Schoeler, Wien.
- Mayr, E. (1942) *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.

- Mayr, E., Provine, W.B. (eds.) (1980) *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., London.
- Schiemann, E. (1934) Erwin Baur. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 52, pp. 51-114.
- Spengler, O. (1918-22) *Der Untergang des Abendlandes. Umriss einer Morphologie der Weltgeschichte*. 2 vols. C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, München.
- Stebbins, G. L. (1950) *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.

Address for correspondence:

Thomas Junker
Hermannstr. 11
60318 Frankfurt am Main
Thomas.Junker@uni-tuebingen.de

Johannes Reinke (1839-1931) – Botany, a study of pure divine service

Volker Wissemann

Abstract. Johannes Reinke was born on February 3, 1849 in Ziethen near Ratzeburg in northern Germany into a family with a long tradition of Lutheran belief. His father Theodor Reinke and both grandfathers were Lutheran priests in northern Germany, the Rhineland and Thuringia. His maternal grandfather was a direct alumnus of Schleiermacher and Hegel. Apart from theology and politics, his father had a preference for the study of nature, especially plants. This led to the situation, that even in primary school Reinke's knowledge of plants exceeded by far his teacher's ability. His mother supported Reinke's love of nature and remarked with a view of Humboldt's Cosmos, that nothing is more important for the world than natural scientists with religious belief. Despite an early love for plants, Reinke initially followed the family tradition and enrolled in theology at the University of Rostock. His favourite teacher was the theologian Krabbe who lectured on the history of christian philosophy. Yet soon he abandoned theology, not because of a crisis of belief, but to follow an inner calling to study natural history. He continued his academic education at the universities of Bonn, Berlin and Würzburg, with the greatest influence on him being exerted by Julius Sachs. After completing his habilitation in 1872, Reinke was appointed to the chair of botany at Göttingen (1879-1885) and subsequently at Kiel (1885-1921), establishing his fame as a botanist in the areas of systematics and physiology. Among his major scientific works was a textbook on general botany (1880) and the "Einleitung in die theoretische Biologie" 1911. By 1895 eye problems, believed to have been caused by his intense microscopical studies, prevented Reinke from continuing with hands-on scientific research. He now began to devote himself to bio-philosophical issues, bringing the values of his Lutheran Christianity to the question of the origin and meaning of life. An expert on micro-organisms, he held the vitalist conviction that the origin of life

from lifeless matter was due to a supernatural power, and in nature's wonders he saw proof of the existence of a deity. Since 1894 Reinke was a member of the "Preussisches Herrenhaus", the First Chamber of the Prussian Parliament (1855-1918), and he was sympathetic to the religious Keplerbund, which was founded to oppose the anti-religious programme of the materialistic Monistenbund, the latter headed by Jena University's self-declared Darwinist, Ernst Haeckel. Reinke attacked Haeckel in his "Haeckels Monismus und seine Freunde" (1907) accusing him of limiting freedom with his extremist anticlericalism. Monism - Reinke argued - would mean a return to barbarism, whereas traditional, Christian belief would guarantee a continued progress of intellectual culture and civil society. He made an effort to separate religious belief from scientific work, yet in the end Reinke admitted that his Christian values pervaded his oeuvre of over 500 publications, also his botany, the study of which to him had always meant more a divine service than pure daily work.

On 25th February 1931 death closed the eyes of the botanist, literate, politician, philosopher and lutheran Christ Johannes Reinke in Preetz (Holstein, northern Germany). A physical life was finished with a childhood of political, theological and biological education, a youth influenced by politics and the war against France 1870/71, a career as a phycologist and Professor of plant physiology, a long time of right and ripe age owing to illness with literature, philosophy, religious beliefs, political advice as a member of the Preussisches Herrenhaus, activist for the anti-Haeckelian Keplerbund and World War I.

In the dawn of World War II, Reinke left alone his apostles after he had spoken as if from Mount Sinai, with his more than 500 publications and a long fight for truth in science, humanities, religious beliefs, antibarbarism and vitalism. Born and educated in the mid 19th century, Reinke faced tremendous revolutions in public thought. By his death, time had nearly overrun him and his contemporaries, which were the last innocent generation before the -isms of Darwin and Haeckel took the world in assault, leaving the religious beliefs of scientists with a bitter taste of reactionary melancholy.

1 The man and his work

Johannes Reinke was born on February 3, 1849 in Ziethen near Ratzeburg in northern Germany into a family with a long tradition of Lutheran belief. His father Theodor Reinke and both grandfathers were Lutheran priests in northern Germany, the Rhineland and Thuringia. His maternal grandfather was a direct alumnus of Schleiermacher and Hegel (Reinke 1927, 66). Apart from theology and politics, his father had a preference for the study of nature, especially plants. This led to the situation, that even in primary school Reinke's knowledge of plants exceeded by far his teacher's ability. His father gave him the freedom to decide himself about whether to visit Sunday school, with the effect that Reinke attended

the service and loved the liturgy and his father's sermons (Reinke 1925a, 15). His mother supported Reinke's love of nature and remarked with a view of Humboldt's religious view in the Cosmos, that nothing is more important for the world than natural scientists with religious belief (Reinke 1925a, 30). This view was also held by his latin school teacher, the lutheran priest Burmester, who preached a Paleyan natural theology and despised Darwinism. Nevertheless, Reinke felt that school did not prepare him for an active life with a vivid religious faith, but Burmester and the priest Rußwurm, who taught his confirmation classes laid the foundation for Reinke's religious beliefs as a scientist (Reinke 1925a, 32). He participated in the German/French War in 1870/71, and these experiences consolidated his religious beliefs and his fight for humanity and tolerance in freedom.

Despite an early love for plants, Reinke initially followed the family tradition and enrolled in theology at the University of Rostock. His favourite teacher was the theologist Krabbe who lectured on the history of christian philosophy. However, he soon abandoned theology, not because of a crisis of belief, but to follow an inner calling to study natural history. He always felt that his life was marked by this intellectual dualism (Reinke 1927, 6), but for him a split between humanities, natural sciences and religious beliefs hardly existed.

His first botanical and most influential teacher was Johannes Roeper, a man of religious belief, son of a priest in northern Germany (Reinke 1925a, 35). Reinke continued his academic education at the universities of Bonn, Berlin and Würzburg, with a major influence on him being exerted by Julius Sachs. In 1875 Reinke married Anna Funke, but we have no information about her religious beliefs, or about the private life of the family. After completing his habilitation in 1872, Reinke was appointed to the chair of botany at Göttingen (1879-1885) and subsequently at Kiel (1885-1921), establishing his fame as a botanist in the area of the systematics and ecophysiology of algae, which he studied in the German part of the Baltic Sea. Among his major scientific works was a textbook on general botany (1880) and the "*Einleitung in die theoretische Biologie*" 1911.

By 1895 eye problems, believed to have been caused by his intense microscopical studies, prevented Reinke from continuing with hands-on scientific research. He now began to devote himself to bio-philosophical issues, bringing the values of his Lutheran Christianity to the question of the origin and meaning of life. Among his most important publications in this area were 1915a „*Die Welt als Tat*“, 1920 „*Kritik der Abstammungslehre*“ and 1925 "*Naturwissenschaft, Weltanschauung, Religion. Bausteine für eine natürliche Grundlegung des Gottesglaubens*".

An expert on micro-organisms, he held the vitalist conviction that the origin of life from lifeless matter was due to a supernatural power, and in nature's wonders he saw proofs of the existence of a deity, much in the tradition of Paleyan natural theology (Reinke 1901, 559). The existence of God was consequently Reinke's idealistic interpretation of nature, which he had to infer from his beliefs about the origin of living beings. The nature of organisms was the revelation of God and

Reinke could only understand life by assumption of the existence of intelligent vigour, his “Dominanten”. The question of what is the spirit and the purpose of life led him to believe in the existence of God.¹

Reinke established a third pillar from which to preach his Weltanschauungen and process in a historical retrospect his own experiences, which had manifested his religious beliefs. He considered to write a novel as a trilogy in which the history of his country was narrated. Under the pseudonym “Henning van Horst” he finished only the first two books, in 1896 the “Apostelfürsten” and in 1898 “Gardensee”, the history of the Thirty Years War. In the “Apostelfürsten” Reinke retold the fight of the Wenden against the Lower Saxonians. In fact, it described the fight of Christianity against heathendom, a story which for Reinke was vivid and actual program all through his life. Both books met with little response, and Reinke went back to his bio-philosophical and religious studies.

Since 1894 Reinke was a member of the “Preussisches Herrenhaus”, the First Chamber of the Prussian Parliament (1855-1918), and he joined the religious Keplerbund, which was founded to oppose the anti-religious programme of the materialistic Monistenbund, the latter headed by Jena University's self-declared Darwinist, Ernst Haeckel. Reinke attacked Haeckel in his *Haeckels Monismus und seine Freunde* (1907), accusing him of limiting freedom with his extremist anti-clericalism. Monism - Reinke argued - would mean a return to barbarism, whereas traditional Christian belief would guarantee a continued progress of intellectual culture and civil society. He made an effort to separate religious belief from scientific work, yet in the end Reinke admitted that his Christian values pervaded his oeuvre of over 500 publications (Kluge 1935)², also his botany, the study which to him had always meant more a divine service than pure daily work.

2 The religious beliefs of Johannes Reinke³

Johannes Reinke belongs to the group of scientists which -coming from a Christian tradition- blazed down on a generation of evolutionary biologists for which religious beliefs had become questionable, and in altercation with their own tradition looked for answers to questions for which the theology of their time could not give satisfying answers. These early evolutionary biologists believed that by evidence of causal relationships they would added up sense. But exactly that was hardly believable for Reinke. Causality, the “senselessness”, stands in contradiction to his experiences, his knowledge and his education. The baseline of Reinkes religious beliefs followed the statements of beliefs by the surgeon Carl Ludwig Schleich:

¹ "Unser Gefühl von der Einheit der Naturgewalten führt uns dabei zur Gottesidee“. J. Reinke cit. after Knauth 1912, 186.

² Kluge (1935): Kluge counted 502 publications by Reinke and 305 publication about Reinke.

³ For more details see: Cholodenko (1909), Knauth (1912) and Kluge (1935).

“All of my work and thinking aims to turn away man from materialism by acknowledging the “miracles in us” and to force them to accept other factors than money, politics, the fight for existence and the laws of heredity. I have become religious by the microscope and by [studying] nature and I want to add all I can to unify science and religion totally. A person who knows nature extensively and thoroughly must become religious and believe in metaphysic action. There are too many wonders of life and it is the duty of science to show, that even the most common and simple acts bear a concatenation of miracles.”⁴

However, Reinke was not a fundamentalist, he accepted the process of evolution, but causality as a principle of explanation for the origin of the first organisms was against his beliefs. For him creation was:

“the fact, that by the time when no life existed on earth, the first organisms developed from inorganic substances of the soil by forces, which were not present in these substances itself, but which acted upon them from the outside, similar to those forces which form iron and brass into machines, but are not present within these metals.”⁵

and furthermore

“For me creation acted within the framework of natural laws like the artificial synthesis of sugar, which also does not work on its own by just mixing water and carbonate. I believe that creation followed natural laws exactly as in inheritance and ontogeny.”⁶

With these two quotations, Reinke confessed himself as a typical example of a religiously based 19th century scientist confronted with Darwinian ideas. As a stalwart of natural theology in the tradition of William Paley⁷ the religious belief of

⁴ "Mein ganzes leidenschaftliches Streben geht aber dahin, an der Hand der „Wunder in uns“ die Menschen abzukehren vom öden Materialismus und sie zu zwingen, das Walten noch ganz anderer Mächte als Kapital, Politik, Daseinskampf und Erbgesetze anzuerkennen. Ich bin auf meine Art gläubig geworden durch das Mikroskop und das Naturbetrachten und will, was ich kann, dazu beitragen, Wissen und Religion ganz zu vereinen. Wer von der Natur vieles und gründlich weiß, der muß unbedingt gläubig an ein metaphysisches Walten werden. Der Wunder sind zu viele, und es ist eine der vornehmsten Aufgaben der Wissenschaft, zu erweisen, daß unsere gewohntesten Dinge, die scheinbar vertrautesten und simpelsten Vorgänge schon eine Kette von staunenswerten Offenbarungen und Geheimnissen enthalten.“ Schleich (n.d.: 309-310).

⁵ "die Thatsache, dass am Abschluss der Zeit, wo noch keinerlei Leben auf der Erdoberfläche sich regte, aus den unorganischen Verbindungen der Erdrinde die ersten Organismen entstanden sind durch Kräfte, die jenen unorganischen Stoffen nicht innewohnen, sondern die von aussen her auf sie einwirken mussten; gerade so wie die Kräfte, die Eisen und Messing zu Maschinen gestalten, nicht jenen Metallen eigenthümlich sind.“ Reinke (1901): 559

⁶ "Meines Erachtens hat sich die Schöpfung so gut im Rahmen der Naturgesetze vollzogen wie die künstliche Synthese des Zuckers, die auch nicht durch eine Mischung von Kohlensäure mit Wasser „von selbst“ vor sich geht. Ich bin der Meinung, dass bei der Schöpfung die Naturgesetze ebenso wenig durchbrochen wurden, wie bei der Vererbung und der individuellen Entwicklung aus dem Keim.“ Reinke (1901): 561

⁷ At the same place (Reinke 1901) quotes the example of the pocket watch, the same example as in Paley, W. (1802): *Natural Theology* – or evidences from the existence and attributes of the deity collected from the appearance of nature.

Reinke was neither Pantheism in which God is equal to nature (Reinke 1925b: 127-128), nor Deism in which the world and God are separated.⁸ Reinke himself uses the term "Theism", to describe his religious beliefs.⁹ He was deeply convinced, that behind nature God the almighty is omnipresent (Reinke 1925a: 440f.). However, for him natural scientists are not dependent on an acceptance of this religious belief for their work (Reinke 1925b: 99), but for a metaphysical Weltanschauung the assumption of God is indispensable (Kluge 1935: 127; Reinke 1925a: 440; Reinke 1925b: 139f.). Reinke saw himself more as an intermediary of his specific Weltanschauung than as a philosopher¹⁰, but from our view today this borderline is a fluid border. For him in cultural life only two Weltanschauungen were possible, a theistic model and an atheistic way of life (Reinke 1925b: 6f.). The prototype of atheistic Weltanschauung was "the German Darwin" Ernst Haeckel. For Reinke the atheistic view was unnecessarily limited by the restriction to non-metaphysical patterns and processes. He could not believe that behind nature nothing would exist. The aesthetics of nature, spirit and soul were for him signs of a supernatural power. His spiritual home was the Anti-Büchner writing by Krönig (1874). Fascinating, but completely unexploited, is the identification of Reinke with the text, and much more interesting with the faith of Krönig, who dictated the book through 7 years during which he lay paralysed in his bed to a writer, based on publications which were read out to him. Reinke in his books repeatedly points to these circumstances and poses Krönig's faith to his own history, which led him to develop his Weltanschauungen under similar but still different instances of his illness. Reinke got it straight, that his Weltanschauung as he understood it, was his own product, the reflexion of the sum of his experiences and appraised in the context of existing Weltanschauungen.

"The most important part in ones life is ones own work. To this work also belongs the Weltanschauung that developed by the study of the most important thinkers. My own Weltanschauung became an invaluable and loved property of my mind. I look at my Weltanschauung as a poetry in the sense, that the outer structure of a poem is a form, the clothes, of a kernel of truth. For me Weltanschauung is art because it is not science; mainly because we can not deny that even an illiterate is in the possession of a Weltanschauung. The Weltanschauung is the result, of the formation of inner and outer experiences and of the thinking about these experiences."¹¹

⁸ Reinke (1925a): 441: "Man hat vom Theismus den Deismus und den Pantheismus unterschieden. Diese beiden Lehren sind einseitige Auffassungen des Gottesbegriffs, deren erstere die überweltliche, deren letztere die innerweltliche Seite allein hervorhebt."

⁹ "Ich halte den Theismus für eine Synthese von Deismus und von Pantheismus und darum für eine Aufhebung des Gegensatzes beider." Reinke (1925a): 441.

¹⁰ Reinke (1925a): 406: „Ich habe stets gegen eine Verwechslung von Philosophie und Weltanschauung protestiert; letztere besitzt auch der einfachste Mann.“

¹¹ „Der wichtigste Teil des Lebenslaufs eines jeden ist sein eigenes Werk. Zu diesem Werke gehört auch die Weltanschauung, die in ernstem Nachdenken unter Berücksichtigung der Stimmen bedeutender Geister erarbeitet werden muß. [...] So ward mir die gewonnene Weltanschauung ein

In association with his natural theology Reinke develops a natural philosophy, which can best be characterised as a basal type of vitalism. He positions himself as a vitalist against the materialistic, mechanistic reductionism of his and our time.

“Biologists exist which act against vitalism because they believe to understand the sum of life mechanistically. I argue that these men are blind. They are vitalists as long as they admit that there is a difference between a living and a dead dog and until they are able to create living protoplasm by artificial synthesis from chemical substances.”¹²

However, his influence as a vitalist remained completely marginal. His main vitalistic and philosophical writings e.g. “*Die schaffende Natur, mit Bezugnahme auf Schopenhauer und Bergson*” (1919) and “*Kritik der Abstammungslehre*” (1920), which Reinke saw as a counterpart to Kant’s “*Kritik der reinen Vernunft*” (Reinke 1927: 83) trailed off unheard, and –until day- unvalued.

A central idea, which was already controversially discussed and abandoned in the first decade of the 20th century, was Reinke’s theory of “Dominanten”.¹³ To understand his theory we have to refer back to Reinke’s religious and scientific beliefs. For Reinke it was no problem to accept the coherence of organic nature as a product of a mechanistic tradition in which cells worked like machines (Reinke 1915: 319-346), but two assumptions set him in opposition to mechanistic monism. The first is, that Reinke thought that the very first creation could only be explained by a singular act of an intelligent supernatural power. Second, the usefulness of characters points towards a teleological process (Cholodenko 1909: 10). By exclusion of chance as a principle of explanation of teleological usefulness, Reinke proposed the existence of advisable vigour inherent and superimposed to organic systems, breathing new life into organisms by developmental regulation, the “Dominanten”. In contrast to selfaware vigour such as thinking, unconscious teleological vigour can be assigned to simply structured organisms, even cells. Even if Reinke could not explain how Dominanten act in the regulatory process of cell development, he argued that this is no reason to deny their existence (Cholodenko 1909: 12). Dominanten are not subject to energetic processes (Reinke 1915: 291), they have been created through the divine intelligence by the first inspiration of life. When the organisms die, the Dominanten disappear without a trace.

lieber, wertvoller Besitz. Ich betrachte sie als Dichtung in dem Sinne, daß die Form einer Dichtung das Gewand eines Wahrheitskerns ist. Die Weltanschauung gilt mir als Kunst, weil sie nicht Wissenschaft ist; denn auch einem Analphabeten ist der Besitz einer Weltanschauung nicht abzuerkennen. Sie ist Gestaltung der äußeren und inneren Erfahrung und des Nachdenkens über diese Erfahrung.“ Reinke (1925a): 388.

¹² „Es gibt Biologen, die sich gegen den „Vitalismus“ aussprechen, weil sie sich einbilden, die Gesamtheit der Lebenserscheinungen „mechanistisch“ begreifen zu können. Ich behaupte, daß solche Herren sich in Selbsttäuschung befinden; sie sind Vitalisten solange sie einräumen, daß zwischen einem lebendigen Hunde und einem toten ein Unterschied besteht, und bis es ihnen gelungen ist, durch künstliche Synthese aus chemischen Verbindungen lebendiges Protoplasma herzustellen.“ Reinke (1925a): 408.

¹³ most prominent in: Reinke (1915): 289ff.

Throughout life, the intelligent Dominanten guide and regulate the process of life within the functional constraints of the laws of nature (Reinke 1915: 291) by gene transcription and morphogenesis. Dominanten are inherent to and cannot exist without the system they regulate (non-energetic forces: Cholodenko 1909) but similar to energy, they become recognizable only at the level of the results (Reinke 1915a). In his “Grundlagen einer Biodynamik”, Reinke defined Dominanten as evolutionary developmental factors: “If we distinguish within a gene a “Dominante” (an impulse by v. Uexkuell) and a materialistic or better energetic substrate [...] then the gene will only work by the aid of the substrate. [...] Activation of a gene can only happen by the start of such an impulse” (Reinke 1922: 76). In 1922, after the publication of J. v. Uexkülls “Theoretische Biologie” in 1920 and R. Goldschmidts “Einführung in die Vererbungswissenschaft” in 1920, this view was neither new nor spectacular. What makes Reinke’s Dominantentheorie worth reconsidering is that very early in 1899 (Reinke 1927) he adopted Lotze’s old idea of “Powers of the second hand” (Reinke 1915a: 290) and developed it into a new and complete theory of gene regulation, ontogeny and morphology and so anticipated Goldschmidt and v. Uexküll. Today Reinke’s Dominanten would be a topic of Developmental Biology and Evo-Devo (Wissemann 2006), while in his own time his contemporaries accused him of being an idealist, but also a theoretical biologist inexperienced and superficially dealing with natural philosophy (Cholodenko 1909: 18ff; Knauth 1912: 180ff).

In 1912, Knauth writes: “Since the main topics of Reinke’s Naturphilosophie are based on biology, the depth and thoroughness of his reflection increase as much as he concentrates on his own discipline whereas the level of philosophy decreases with his occupation of topics marginal or peripher to his genuine interest.”¹⁴

The alliance of the different strands of Reinke’s life culminated most prominently in his famous talk from May 10, 1907 before the “Preussisches Herrenhaus” against the Monistenbund. As an influential scientist, convinced christian and vitalist, member of the Herrenhaus and Keplerbund, he used his political and official power to translate his personal crisis with Haeckel, Haeckelism and monism into a national crisis:

“Men of the prussian Herrenhaus, I beg for your attention for a subject of enormous importance, which in my opinion is of the uttermost importance for the whole human benefit of all generations. Since more than one year an organisation tries to turn down everything in social life (analogues to the social democrats on the field of capitalism) that is taught in schools and churches of all confessions, especially everything related to christian Weltanschauung. By no means science and scientific reality is considered by these forces. I do not want to talk about the

¹⁴ „Da der Schwerpunkt von Reinkes Naturphilosophie auf biologischem Gebiete liegt, nimmt die Tiefe und Gründlichkeit seiner Reflexion zu, je mehr er sich auf dieses sein Spezialfach konzentriert, während umgekehrt die Ufer seiner Philosophie immer seichter werden, je mehr er sich der Peripherie seines eigentlichen Interessenkreises nähert“ Knauth (1912): 200.

interest of the christian church and the christian school, I just want to fight for the truth of science instead of abandoning unscientifically the Weltanschauung we owe to Socrates, Plato and the christian philosophy. Men of the prussian Herrenhaus, the old Weltanschauung with its honest evolution of knowledge save our human culture whereas the materialistic monism of Haeckel directly leads back to barbarism.”¹⁵

At the end of his life Reinke sums up his thoughts about the fight against monism in his memoirs and it sounds like the motto of his life:

“It is necessary to fight for our intellectual property. It is a property which no enemy can destroy.”

He ends with a quotation from Johann Wolfgang von Goethe:

“The one who possesses art and science also has religion; the one who possesses neither art nor science ought to have religion.”¹⁶

3 Entanglement of religion with the scientific work of Reinke

Significantly, Reinke did not try –at least in his opinion and memoirs– to missionize and propagate his religious beliefs, his “Weltanschauung”, with the exception of the talks given explicitly on those topics (e.g. Reinke 1908). He wrote:

“In my official academic talks I have not touched my Weltanschauung, students have not learned whether I’m atheist or not. However I must admit that I believe these two points to be the poles of life.”¹⁷

He also claims in his 1925 book „Naturwissenschaft, Weltanschauung, Religion“:

¹⁵ „Meine hochzuverehrenden Herren, ich möchte mir heute die Aufmerksamkeit des Hohen Hauses für eine Angelegenheit von nicht geringer Wichtigkeit erbitten, die nach meinem Dafürhalten von größter Tragweite ist für das gesamte geistige Wohl der gegenwärtigen und der kommenden Generation. Es handelt sich um eine seit etwas mehr als Jahresfrist ins Leben getretene Organisation von Kräften, die analog dem Vorgehen der Sozialdemokratie auf wirtschaftlichem Gebiete, auf geistigem Gebiete umstürzend vorzugehen sich anschickt gegen das, was bisher in den Kirchen und Schulen aller Konfessionen gelehrt wird, insbesondere gegen die christliche Weltanschauung. [...] Von Wissenschaft und Wissenschaftlichkeit ist dabei keine Rede mehr. es liegt mir fern, hier über die Interessen der christlichen Kirche und der christlichen Schule, wie wir sie einmal besitzen, sprechen zu wollen, [...] mir liegt nur an einer Verteidigung wahrer Wissenschaft gegenüber dem Versuch, mit ganz unwissenschaftlichen Mitteln diejenige Weltanschauung über den Haufen zu rennen, die durch Sokrates, Plato und die Philosophie der christlichen Zeit [...] verkörpert wird. Meine Herren, die Hochhaltung der alten Weltanschauung mit ihrem ehrlichen Fortschritt des Wissens verbürgt uns die Aufrechterhaltung unserer geistigen Kultur, während der Materialistische Monismus Haeckels mir einen Rückfall in Barbarei zu bedeuten scheint.“ Reinke 1915b: 8-12.

¹⁶ „Es gilt den Kampf um unsere höchsten geistigen Güter. Sie sind ein Besitz, den uns kein Feind rauben kann.“ „Wer Kunst und Wissenschaft besitzt, der hat auch Religion; wer jene beiden nicht besitzt, der habe Religion“ Reinke 1925a: 483.

¹⁷ „In meinen amtlichen akademischen Vorträgen habe ich meine Weltanschauung nie berührt; aus ihnen haben die Studenten nie erfahren, ob ich Theist oder Atheist sei, und doch glaube ich, daß hier die Gegenpole aller Weltanschauungen liegen.“ Reinke 1925a: 391.

“Within the natural sciences there is as little place for the concept of God as there is on the army drill-ground. I could also have said: as in mathematics.”¹⁸

An examination of his scientific publications on natural history, with topics of plant physiology or plant systematics, makes it evident that this own judgement was more dream than reality. Nearly all publications have a more generalized part in which Reinke refers to the problem of Weltanschauung, Darwinism and Phylogeny. As early as 1880 he discussed Darwin's natural selection and struggle for life for the knowledge of the origin of life, and comes to the conclusion, that this theory is noteworthy to discuss, but in the first instance life was created by God (Reinke 1880: 151).¹⁹ Again in 1881, Reinke employed the Paleyan picture of a pocket watch to illustrate that it would never be possible to recreate life; for Reinke life is something characterised by a supernatural portion (Reinke and Rodewald 1881; VII). His firm belief, that biology is more than mechanics, and that the contrast between life and death is not accessible to the physiologists mind and experiments, crept into his publication on assimilation in legumes (Reinke 1897: 601-614). The problem of causality and, for the first time, the argument of the intelligent design is present although his organismic scientific publication about *Asparagus allies* (Reinke 1898; 245-272) in the most prominent way:

“In the formation of a plant I can by no means see any phenomenon which might be analogous to a chemical or a crystallisation process. For me the best and most direct analogy is that of a building in which stones, mortar, wood and iron integrate in a harmonic homogenous form by the unvisible influence of an intelligent designer. This intelligence is not visible, but therefore no less real and nobody would think to call this intelligence mystical.”²⁰

There are more passages in which the influence of his religious beliefs are mirrored in his organismic publications. However, in 1877 Reinke fell ill due to overexertion with his microscopic studies. After his convalescence, he had another 15 years to work experimentally as a botanist, interrupted by relapses. From 1895 he was completely unable to work experimentally and focused on his bio-philosophical studies. Although he still published numerous articles from his notes made during his active experimental research, he devoted himself to preach the unity of nature and God, and the responsibility of christian belief to save culture and society from the spectre of monistic anarchy and barbarism. With these activities he displayed himself as a Lutheran christian, accepting the responsibility for God's creation.

¹⁸ „innerhalb der Naturwissenschaften sei für den Gottesbegriff so wenig Platz wie im Exerzierreglement. Ich hätte auch sagen können: wie in der Mathematik.“ Reinke 1925b: 132.

¹⁹ Reinke (1880): 151.

²⁰ "In der Gestaltung der Pflanze vermag ich überhaupt keine Erscheinung zu sehen, welche einem chemischen Process oder einer Krystallisation analog wäre. Die nächstliegende und zweifellos am meisten zutreffende Analogie ist meines Dafürhaltens diejenige zu einem Bauwerk, bei welchem unter dem unsichtbaren Einfluss der Intelligenz des Architekten Steine, Mörtel, Holz und Eisen sich zu einheitlicher Form aneinander fügen. Diese Intelligenz ist unsichtbar, darum aber nicht weniger real, und niemand wird auf den Gedanken kommen, sie mystisch zu nennen.“ Reinke (1898): 270.

Well in line with this, Johannes Reinke understood his love Botany as a study of pure divine service.

References

- Cholodenko (Holodenko), D. (1909) Die teleologische Betrachtung in der modernen Biologie (Reinke, Driesch, Cossmann). Inauguraldissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Bern. Scheitlin, Spring & Cie, Bern.
- Kluge, M. (1935) Johannes Reinke's dynamische Naturphilosophie und Weltanschauung unter besonderer Berücksichtigung ihrer Herkunft aus der Botanik. Mit einer monographischen Bibliographie Johannes Reinke. S. Hirzel, Leipzig.
- Knauth, A. (1912) Die Naturphilosophie Johannes Reinkes und ihre Gegner. Verlagsanstalt vorm. G.J. Manz, Regensburg.
- Krönig, A.K. (1874) Das Dasein Gottes und das Glück des Menschen, materialistisch-erfahrungsphilosophische Studien, insbesondere über die Gottesfrage und den Darwinismus, über den Selbstbeglückungstrieb als Fundament der Lebensweisheit und praktischen Moral und über die Hauptlehren Kant's und Schopenhauer's. E. Staude, Berlin.
- Reinke, J. (1880) Lehrbuch der Allgemeinen Botanik mit Einschluss der Pflanzenphysiologie. Verlag von Wiegandt, Hempel & Parey (Paul Parey), Berlin.
- Reinke, J., Rodewald H. (1881) Studien über das Protoplasma I: Die chemische Zusammensetzung des Protoplasma von *Aethalium septicum*. (Reinke, J.; ed.), Untersuchungen aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Göttingen. Vol. II: Studien über das Protoplasma I-III. Paul Parey, Berlin.
- Reinke, J. (1897) Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen IV-VII. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 30, pp. 601-614.
- Reinke, J. (1898) Die Assimilationsorgane der Asparageen. Eine kritische Studie zur Entwicklungslehre III-VII. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 31, pp. 245-272.
- Reinke, J. (1901) Einleitung in die theoretische Biologie. Gebr. Paetel, Berlin
- Reinke, J. (1908) Naturwissenschaftliche Vorträge für die Gebildeten aller Stände. Eugen Salzer, Heilbronn.
- Reinke, J. (1915a) Die Welt als Tat. Umriss einer Weltansicht auf naturwissenschaftlicher Grundlage. Verlag Gebr. Paetel, Berlin.
- Reinke, J. (1915b) Haeckels Monismus und seine Freunde. J.A. Barth, Leipzig.

- Reinke, J. (1925a) *Mein Tagewerk*. Herder & Co. GmbH Verlagsbuchhandlung, Freiburg/Br.
- Reinke, J. (1925b) *Naturwissenschaft, Weltanschauung, Religion. Bausteine für eine natürliche Grundlegung des Gottesglaubens*. Herder, Freiburg/Br.
- Reinke, J. (1927) Johannes Reinke. In: *Die Philosophie der Gegenwart in Selbstdarstellungen* (Schmidt, R.; ed.) F. Meiner, Leipzig, pp. 65-100.
- Schleich, C.L., n.d. *Besonnte Vergangenheit. Lebenserinnerungen 1859-1919*. Vier Falkenverlag (Copyright 1920 Ernst Rowohlt-Verlag) (466.-516. Tausend der Gesamtauflage), Berlin.
- Wissemann, V. (2006) Johannes Reinke (1839-1931) and his “Dominanten” theory – an early concept of gene regulation and morphogenesis. *Theory in Biosciences* 124, pp. 397-400.

Address for correspondence:

Volker Wissemann
Justus-Liebig-Universität Giessen, Institut für Botanik,
Professur für Spezielle Botanik, Heinrich-Buff-Ring 38, Carl-Vogt-Haus,
D-35392 Giessen
Postanschrift: Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ), D-35392 Giessen
volker.wissemann@bot1.bio.uni-giessen.de
0049 (0)641-9935170

Race, Racial Biology and Eugenics in Swedish School-books from the 19th and 20th centuries

Mats E Svensson

Abstract. This essay reviews Swedish schoolbooks for their content on topics related to the concept of “racial biology” that at the one hand is associated with the description of the human races, at the other with eugenics. Books on geography from the late 19th century to the mid 20th century give the human races much attention. Dark-skinned races are generally depicted as mentally inferior to the white race, but the Polynesians are treated with high esteem. One author in the 1930’s and 1940’s is strongly influenced by the writings of H. F. K. Günther, who was a prominent racial theorist in Nazi Germany. Even the opinion that the Nordic race constitutes a “master race” is advocated in these schoolbooks, but in 1945 the most extreme aspects of the teaching are removed. In the 1950’s the interest in race in geography books declines. Biology books from the 1950’s onward explicitly dismiss claims as to the inferiority of certain races or the danger of racial admixture. Eugenics, however, is advocated in biology books from 1928 well into the 1970’s. The Swedish sterilization policy (1934–1975) is in many books described in considerable detail and defended (contrary to the conception that the issue was not publicly discussed from the 1950’s onwards). In the 1980’s the interest in eugenics has declined and it is not a topic when modern in utero diagnostics are dealt with.

The Swedish word for racial biology, “*rasbiologi*”, refers to a concept with a pair of connotations. On the one hand it refers to physical anthropology and is, not without reason, by many equated with “skull measurement”. On the other hand it is also used in the context of eugenics, which in Swedish originally often was called

“*rashygien*”, racial hygiene, similar to the German “*Rassenhygiene*”. The history of Swedish racial biology is tightly linked to the State Institute of Racial Biology in Uppsala, “*Statens institut för rasbiologi*”. This institute was founded in 1921 and ceased to exist in 1956, when it was incorporated into Uppsala University.¹ By that time, the name was outdated and did not reflect the activities at the institute very well; it was hence renamed “Department of Medical Genetics”; a more appropriate name for the department that also persisted until recently. The Institute for Racial Biology first undertook racial studies, including methods such as skull measurement, under Professor Herman Lundborg. However, still under the same name, the institute underwent a shift in direction to one less concerned with race, but in any case with a clear eugenic profile and a decisive influence on the Swedish sterilization policies of the time. The replacement in 1936 of Lundborg, who developed Nazi sympathies, by Gunnar Dahlberg appears at least in part to have been politically motivated.² Whereas Lundborg hence was a political antagonist to the strong Swedish Social Democratic party, Gunnar Dahlberg appears to have had a good relationship with the influential Social Democratic ideologists and subsequent Nobel Prize winners Gunnar and Alva Myrdal.³ As to “racial biology”, Gunnar Myrdal in “An American Dilemma” takes a clear stance against any biological motivation of racism in American society.⁴ However, in “*Kris i befolkningsfrågan*” (“Crisis in the population question”), Gunnar and Alva Myrdal express positive opinions concerning the benefits of eugenics to society.⁵ That Sweden did adopt an active sterilization policy 1935–1975, at least partly motivated by eugenics, has in the recent decades stirred a debate, sometimes with far reaching ideological implications as to the view upon the individual within the social welfare state. The debate has been held in articles and in books; it has inspired a movie and even a dance theatre performance as well, illustrating its impact on contemporary Swedish society. At present, racial biology, both in its older racist and later more refined eugenic versions are in any case virtually unanimously condemned. Given the indignation expressed in recent decades, it is interesting to get an idea of what the mainstream sources of information had to say on these issues in earlier decades and what opinions were prevailing. There was a debate in the press and in education in the 1920’s, but it has been claimed that there was silence on these matters from the 1950’s onward.⁶ Here, I review schoolbooks on geography and biology for their content on race, racial biology and eugenics up to just a few years before the “news” about Sweden’s history of racial biology appeared in media. The present investigation does not support the notion of a silence on eugenics in Swedish education from the 1950’s onward.

¹ For a review on Swedish racial biology (in Swedish), see Broberg & Tydén (2005).

² *Ibid.* pp. 48.

³ *Ibid.*

⁴ Myrdal (1996 (1944)), pp. 89.

⁵ Myrdal & Myrdal (1934).

⁶ Broberg & Tydén (2005), pp. 185.

The late 19th century schoolbooks on geography discuss the races of the world in quite some detail. In doing so, both physical and alleged mental characteristics are dealt with. Edvard Erslev (1824–1892) was professor in Aarhus, Denmark, and wrote several books on geography for different stages in school.⁷ In a textbook on general geography for the higher classes in school and for home studies, he points out that there is no consensus on the subject of racial classification, but he prefers a system based on Prichard's seven races.⁸ Erslev does not make a clear distinction between a classification based on race, as a biological concept, and one based on language. He states: "Upon division of the human race one does not only take physical characters into account [...] but also the languages."⁹ He then lists the peoples of the earth, "grouped according to their physical and linguistic kinship".¹⁰ It is interesting to note that Finns (including Estonians, Lapps and Magyars) in this classification are regarded as belonging to the same race as Mongols and Manchurians (for discussion, see below).

Of great importance in the history of the Swedish school system is Fridtjuf Berg (1851–1916) that among other contributions held the post as minister with responsibility for school issues.¹¹ He also authored a textbook in geography for the public school.¹² In this book, different peoples of the world are described, both in terms of physical appearance and of alleged mental characteristics. For example, the worst fault of the French, he teaches, is their vanity,¹³ whereas people from Montenegro are "wild and cruel".¹⁴ However, Berg does not express an opinion as to whether these national characters are purely cultural in origin or have some foundation in fundamental biological differences.

Another author of books on geography in the late 19th century is Ernst Carlson (1854–1909). Also in his books we find that physical and cultural characteristics are discussed with no clear distinction between cultural and biological traits.¹⁵ Carlson continues to be listed as author of thoroughly revised editions of "School geography in two courses" until the 1940's.¹⁶ In a late edition we do find a definition of race, based explicitly upon physical traits, called racial characteristics.¹⁷ However, it is also pointed out that different races have achieved different levels of cultural development. The treatment of Africans is strikingly racist: the black Africans are depicted as lazy, superstitious, chatty, and as having a love for

⁷ Nordisk familjebok: Encyklopedi och konversationslexikon (1965).

⁸ Erslev (1873), pp. 390.

⁹ Ibid.

¹⁰ Ibid.

¹¹ Husén (1990).

¹² Berg (1900).

¹³ Ibid. pp. 124.

¹⁴ Ibid. pp. 141.

¹⁵ Carlson (1887), Carlson (1887a).

¹⁶ Carlson et al. (1944), Carlson et al. (1946).

¹⁷ Carlson et al. (1944), pp. 76.

imitation.¹⁸ Further, it is claimed that they cannot be developed mentally after the age of 15 and that they remain childish their entire life. It is also stressed that black African cultures have never produced larger ships, buildings or a written language. The “negroes” are however said to have a good memory, as well as a vivid fantasy and to be gifted storytellers.¹⁹

A people treated with an even more pronounced disrespect are the Botocudos, a group of South American Indians; they are claimed to belong among the lowest people on the earth, and are even called “*ugly*” (italics in original).²⁰ On the other hand, Polynesians are discussed with high esteem both in Carlson’s book from 1887 and in 1946; this is also the case concerning their treatment by Erslev.²¹ It is claimed that these lighter-skinned peoples have shown a great capacity for adopting European habits, from café culture to religion. However, whereas the older books view this change as entirely positive, in 1946 it is said to be disastrous; disease and changing habits, along with admixture with other races, are posing serious threats to the survival of the Polynesians.²² It is worth noting that several authors point out that the Australian aborigines are suffering as a result of being superseded by European immigrants, some even that they may become extinct.²³ However, these are called “primitive” people, which might explain why their situation appears not to concern Carlson et al. (1946) in the same way as the faith of the Polynesians do.

The Finns and Sámi (“Lapps”) are in books from the late 19th century considered to belong to the Mongolian race.²⁴ This categorisation might be explained by the fact that their languages are unrelated to the Indo-European languages. However, it was also based in skull measurements. Sven Nilsson (1787–1883) put forward that the oldest shorter Stone Age crania from Sweden resemble those of the “Lapps”, further that they belonged to the Mongolian race and that the ancestors of ethnic Swedes with longer skulls later replaced them. Anders Retzius (1796–1860) developed Sven Nilsson’s work further; he introduced the terms brachycephaly (for the short “Mongolian” skulls) and dolichocephaly (for the long “Swedish” skulls).²⁵ This idea, that the Finns would be Mongolian thus influenced the Swedish schoolbooks. Eventually, in one book it is simply stated that the Finns belong to the white race, without an explanation why this, in a historical perspective, is considered necessary to point out.²⁶

¹⁸ The Swedish words used: “*pratsjuk*” and “*efterhärminningslust*”, Carlson et al. (1946), pp. 244.

¹⁹ Ibid. pp. 244f.

²⁰ Ibid. pp. 274–275.

²¹ Carlson (1887a), pp. 111, Carlson et al. (1946), pp. 226, Erslev (1873), pp. 376.

²² Carlson et al. (1946), pp. 226.

²³ Berg (1900), pp. 165, Carlson (1887a), pp. 109, Carlson et al. (1946).

²⁴ Carlson (1887), Erslev (1873).

²⁵ Uddenberg (2003).

²⁶ Nelson & Westin (1938), pp. 27–28.

An author with a clear and strong influence from racial biology is Sven Swedberg (1888–1972). He wrote a textbook in geography for the “Gymnasium”-level that first appeared in 1930/1931 (first and second parts, respectively) and then in revised second (1935/1936), third (1940/1945), and fourth (1945/1952) editions.²⁷ The first part also appears in a fifth edition (1950).²⁸

In these books, race is a central concept indeed and a clear distinction between race, as a biological concept, and purely cultural differences among peoples of the world is pronounced. Swedberg points out that “Race, groupings based on language, and peoples are in every-day parlance often confused”.²⁹ He explains the difference between these concepts. “A race is a group of humans, that through a, for itself characteristic combination of physical and mental traits is distinguished from every other group of humans and that always produce individuals of its particular kind”. A “people” (“*folk*”) is on the other hand considered to be equal to nationality.³⁰

Swedberg mentions the contributions of the Swedish anatomist Anders Retzius to methods that through measuring the relative proportions of human crania were considered to clarify the characteristic racial features. About one and a half page is devoted to the description of these techniques. Swedberg points out that the mental characteristics that distinguish one race from another are far harder to find. He leaves no doubt, however, as to the existence of such differences; his description of them is fairly detailed. Upon reading Swedberg’s text on the races of Europe, it becomes clear that he is strongly influenced by the German racial theoretician H. F. K. Günther (1891–1968, a. k. a. “Rasse-Günther”).³¹ For example, two illustrations in the text also appear in Günther’s “The racial elements of European history”: one map over the distribution of different races in Europe, and a picture showing the difference between dolichocephalic and brachycephalic skulls as well as broad and narrow faces.³² The classification of the European races also follows the nomenclature proposed by Günther: the Nordic, Western, Eastern, Dinaric, and East Baltic races. These races are described in long sections that show striking similarities in formulation to the corresponding passages by Günther.³³ The mental features of the Nordic race are described as follows (the following quote refers to the first three editions, 1930–1940, although in the editions of 1935 and 1940, the “Western race” is called the “Mediterranean race” and the “Eastern race” the “Alpine race”):

²⁷ Swedberg (1930), Swedberg (1931), Swedberg (1935), Swedberg (1936), Swedberg (1940).

²⁸ Swedberg (1950).

²⁹ “*Folk*” is the Swedish term used for “peoples” Swedberg (1930), pp. 39.

³⁰ *Ibid.*

³¹ Hossfeld (2005).

³² Günther (1925).

³³ *Ibid.*

“Among the mental features, that distinguish the Nordic race, prominence is given to power of judgment, love of truth, a marked concept of duty and ability to act. Individuals belonging to this race further are distinguished by a certain lack of insight into the nature of others, are upon social interaction withdrawn and do not readily express their emotions spontaneously in words and gestures. The ruling abilities of the Nordic race have been exemplified in many areas, in warfare and politics as well as, lately, in industry. Above all it will be exactly those traits that with such a power have drawn the people of the Nordic race to the cities. They have also a well-developed sense for nature, which have been of benefit to scientific research, where this race has made the greatest contribution in the field of natural sciences.”³⁴

Swedberg also lists the mental characteristics of the other European races:

“A distinguishing disposition [for the Western race] is passion and alertness. People within this race has in the field of the state shown limited interest in law and order and are pleased with change in conditions. Industriousness is not by far as developed as the wish to enjoy life. [...]

People of the Dinaric race are known for rough strength and straightforwardness, bravery and **self-consciousness**. They are good-natured and sociable, but also known for sudden bursts of anger and desire to fight. Like the Nordic race the Dinaric race is characterized by a warm feeling for nature. The Dinaric talent is not like the Nordic directed on leadership but is distinguished by a well-developed knowledge of mankind. [...]

[The eastern] race is distinguished by acquisitiveness, thrift, patience, perseverance and caution. The saved money after a busy life is a true ideal of happiness within this race. Individuals of the Eastern race live withdrawn among their families, and lack more pronounced ruling abilities and warlike inclinations. They are in general quiet subjects.

People of East Baltic race appear for strangers as reserved, brooding, suspicious and silent, seem easily contented, and persevere in a resolute industriousness. But in spite of the great industriousness the East Baltic lack success in business because of a disability to make decisions and a lack of sense of reality. He easily becomes a confused dreamer. The creative force of the Nordic race is missing. Sudden emotional change is a distinguishing disposition; the moment after unlimited wrath the East Baltic may show a great eagerness to reconciliation and to revel in noble feelings. He needs to be ruled, and may as a servant show the most absolute submission.³⁵

Because the above clearly adheres to the Nordic thought, advocated by H. F. K Günther and most central in the ideology of Nazi Germany, it is very interesting to

³⁴ Swedberg (1930), pp. 42, Swedberg (1935), pp. 46, Swedberg (1940), pp. 46.

³⁵ Swedberg (1930), pp. 42–45, Swedberg (1935), pp. 46–49, Swedberg (1940), pp. 46–49.

see to what extent the treatment of the European races has changed in the later editions of Swedberg's book. In 1945 Swedberg's description of the physical traits of the different races are virtually identical to those in the first edition. However, the description of the mental traits is thoroughly revised in 1945 as compared to the earlier editions from 1930–1940, although some similarities remain.

“People of [the Nordic race] are upon social interaction withdrawn and do not readily express their emotions spontaneously in words and gestures. Within the present distribution range of the Nordic race within Europe are coal resources that have given rise to the great European industrial region. This is perhaps the most prominent reason for the accumulation of people belonging to the Nordic race in the cities. [...]

A distinguishing feature [for the Mediterranean race] is passion and alertness.

People of Dinaric race are known for rough strength, straightforwardness and self-consciousness. They are good-natured and sociable, but also known for sudden bursts of anger and desire to fight.

[...]

[The Alpine race] is distinguished by thrift, patience, perseverance and caution. The saved money after a busy life is a true ideal of happiness within this race.

People of East Baltic race appear for strangers as reserved, brooding, suspicious and silent, seem easily contented, and persevere in a resolute industriousness.”³⁶

The parts removed are those most clearly connected to the Nordic thought: that the Nordic race has better ruling capacities than the other races. The more negative characteristics first attributed to the non-Nordic races are also removed. Further, the explanation to the accumulation of people belonging to the Nordic race in the cities is now said to be environmental circumstances, rather than intrinsic racial properties. Because the accumulation of people in the cities was a central theme in Günther's idea of the threatening extinction of the Nordic race, this must be considered an important distancing from the teachings of Günther. It is clear that in 1945, the Nordic race is no longer idealised, however Nazi Germany is not mentioned in this context. In the fifth edition from 1950 the discussion on physical racial characteristics appears unchanged, but now nothing at all is said about mental differences among the races of Europe.³⁷

Similar changes in the fourth edition as compared to the earlier editions are also evident in other parts of the text. A fairly long section deals with the history of the Nordic race: its origin in Scandinavia, its conquest of other parts of the world, and its admixture with other races. In the editions 1930–1940 the Nordic race is

³⁶ Swedberg (1945), pp. 46–49.

³⁷ Swedberg (1950), pp. 48f.

explicitly called a master race (“*bärskarras*”). The opinion of “some racial researchers” that not only the Roman and Hellenic empires, but also the Persian and Indian have been created by the Nordic race are mentioned, but said to be hard to prove. This section ends with the danger of Nordic extinction: “Eventually, however, the Nordic blood has been diluted. Not least, the warlike inclination and ruling nature of the race will have contributed to the annihilation, through losses in the battlefield.”³⁸ The discussed section remains in the edition from 1945, but the concept of a “master race” is removed. Formulations about the “warlike inclination, lust for adventure and ruling capabilities” of the Nordic race, as well as its “submission of other races”, proclaimed 1930–1940, are also removed in 1945. The above quoted section now reads: “Eventually, however, the Nordic blood has been diluted. Not least, losses in the battlefield will have contributed to this.”³⁹ This section in the editions from 1935 and 1940 conforms to the first edition (1930), and in the edition from 1950 it conforms to that from 1945.⁴⁰ In 1950 the two last sentences are removed, however, that 1930–1945 reads:

“Today *the birth rate is lower for the Nordic race than for other races*. People of Nordic race, such as the Swedish, are approaching the stage, where population decline may be expected.”⁴¹

The second part of Swedberg’s book deals with the world outside Europe and also here, race is discussed and fundamental changes may be noted between 1931 and 1952. The 1931 formulation: “The negroes stand on a higher cultural level than the so-called primitive people. Probably this is because the Negroes have acquired higher racial elements, e. g. from the Hamitic, belonging to the white race”,⁴² in 1952 is changed into: “It is likely that the Negroes have acquired other racial elements, e. g. from the Hamitic, belonging to the white race”.⁴³ Also other statements of the “negroes” as “primitive” have been removed; similar change in the text can be seen regarding the treatment of Australian aborigines. Fairly long descriptions of the mental characteristics of “negroes”, such as a “lack of creative power and fantasy” (the latter not consistent with statements above in Carlson, Rönholm & Moberg, on the alleged “vivid fantasy” of the very same race) are present 1931 but removed in 1952 (but they are still present in 1945).⁴⁴ The same is true for statements that “Negro states” degenerate without support from white people, and that American “negroes” that have become “culturally important” probably were the result of racial admixture.⁴⁵

³⁸ Swedberg (1930), pp. 45–46.

³⁹ Swedberg (1945), pp. 50.

⁴⁰ Swedberg (1935), pp. 49–50, Swedberg (1940), pp. 49–50, Swedberg (1950), pp. 51–52.

⁴¹ Swedberg (1945), pp. 50.

⁴² Original word for “racial element” is “*folkelement*”. Swedberg (1931), pp. 6.

⁴³ Swedberg (1952), pp. 7.

⁴⁴ Swedberg (1931), pp. 7, Swedberg (1945), Swedberg (1952).

⁴⁵ Swedberg (1931), pp. 7.

Swedberg distances himself further from race in the late 1950's, as a co-author of a new series of geography books for the "Gymnasium"-level; here, race is hardly mentioned at all. Telling is that the authors hope that the United Nations will contribute to "more accurate information about the peoples".⁴⁶

Race, however, continues to be discussed in textbooks on biology well into the 1980's; the word "negro" (" *neger* ") is still in use in 1984.⁴⁷ In a chapter on human genetics, appearing in a textbook in biology published in 1981, written by the well-known geneticist Arne Müntzing (who also wrote a university textbook on genetics), the European races discussed by Swedberg in 1930 (the Nordic, Alpine, East Baltic, Dinaric, and Mediterranean races) are still presented. An accompanying illustration however shows the "Sámi race" instead of the "East Baltic".⁴⁸ The biology books after World War II, in general condemn racism. The existence of race is not questioned; in one case it is even defended against the opinion held by "many leading within literature and politics", who "do not want to talk about human races at all".⁴⁹ However, many authors stress that it is not possible to say which race stands on a "higher" level than another.⁵⁰ Some authors are open to the possible existence of racial differences in psychological traits, but what these differences may be is not discussed.⁵¹ It is further stressed, by several authors, that existing differences cannot objectively or should not be linked with different human value.⁵² "Often hatred among races has its origin in ignorance and fear of what is different..." it is stated by Holmgren and Skye, 1967.⁵³ They claim that problems arising as a consequence of racial admixture are due to the prevailing cultural disapproval of racial admixture.⁵⁴ The admixture in itself is instead presented as potentially beneficial. Other authors discuss racial admixture as well.⁵⁵ One author even claims that historical research has shown that racial crossing preceded the origins of several antique cultures. However, it is also stated that some less beneficial combinations of characters may be the consequence of racial admixture as well.⁵⁶

A biology book, discussing race in accordance with the consensus outlined above, appears already in 1953 (Hammarsten et al.) less than a decade after quite opposite opinions were expressed in geography books. Here *racial biology* is also explained:

⁴⁶ Swedberg & Wennberg (1957), pp. 132–134.

⁴⁷ Nyholm, Suneson & Österlind (1984), pp. 181.

⁴⁸ Bernhardsson et al. (1981), pp. 46–48.

⁴⁹ Holmgren & Skye (1967), pp. 132.

⁵⁰ Ibid. pp. 131–132, Nyholm, Suneson & Österlind (1984), Suneson (1963).

⁵¹ Holmgren & Skye (1967), pp. 134, Nyholm, Suneson & Österlind (1974), pp. 139.

⁵² Holmgren & Skye (1967), pp. 132, Nyholm, Suneson & Österlind (1984), pp. 181, Suneson (1957).

⁵³ Holmgren & Skye (1967), pp. 131.

⁵⁴ Ibid. pp. 134.

⁵⁵ Suneson (1963). Bernhardsson et al. (1981), Holmgren & Skye (1967).

⁵⁶ Suneson (1963), pp. 65.

“Research on human heredity is often called racial biology. Sometimes, however, this term is narrowed and only applied to that branch of biology, which is occupied with the different human races. [...] ...however, the races are so admixed among each other, that one cannot in a satisfying way characterize their distinguishing features and even less identify the genes, that cause the differences among them. The claims, often expressed about foreign races’ more or less poor genes, the danger of racial admixture etc, must therefore be considered, in general, to be purely subjective judgments.”⁵⁷

While the classical racial biology hence is subject to some criticism, eugenics, here called “hereditary hygiene” (rather than the older “racial hygiene”) is very strongly advocated indeed:

“one should use [the knowledge about human heredity] to try to improve the inheritable composition of the people’s hereditary material or at least try to protect it from deteriorations. These efforts are usually comprehended under the concept of hereditary hygiene... [...] It is obvious, that one cannot straightforwardly on humans apply methods, practiced in plant and animal breeding... [...] Hence, one has above all focused on attempts to reduce the spreading of poor genes. In many countries persons are sterilized, that carry, from society’s point of view, obviously inappropriate genes... [...] This can be done without causing them any greater personal discomfort. However, one must proceed with the greatest caution [...] [One must] be completely sure that [the actions] are necessary and to the purpose. Also in our country, laws have been established with this purpose. A mentally ill or feeble-minded individual may not get married. If a person is suffering from such a mental illness, feeble-mindedness or other disturbance of the mental activities, that he because of this is not capable to take care of his children or can be assumed to, through his genes, spread his affection to his offspring, he shall be sterilized, also when he because of his condition is incapable to by himself give an approval to this measure.”⁵⁸

The problem that sterilization may not eradicate recessive alleles is discussed, however:

“Many have therefore given up hope as to the benefits of sterilization. It must be remembered, however that although you may not, through sterilization, completely eradicate a recessive deleterious gene it may greatly reduce the number carrying the gene. Further, one must consider the risk for the offspring in each individual case. [...]

Many of the measures, already undertaken by society for other reasons, act in a hereditary protective direction. In asylums, alcohol addict homes, prisons etc., inferior individuals are taken into custody, where they are taken cared of at public

⁵⁷ Hammarsten, Sefve & Pehrson (1953), pp. 53.

⁵⁸ Ibid. pp. 53–54.

expense. During the time when they in this way are isolated from interaction with other people, they are prevented from propagating their sick genes.”⁵⁹

Not only preventing the propagation of bad genes, but also promoting the good genes is advocated by the authors:

“From many directions, it has also been discussed the possibility of a positive hereditary hygiene that may promote the propagation of good genes.

One may ask, if this really is necessary. [...] ...is there now any reason to interfere in the natural evolution? On that question, the answer probably must be an unconditional yes. [...] We have learned from the theory of evolution that selection is of outermost importance to the evolution of a species. [...] In modern society it has however partly gained another direction, partly become neutralised. As an example [...] short-sightedness may be mentioned... [...] Today, minor refractive errors in the eye are of lesser importance from a selective perspective, since they may fairly well be neutralised by various glasses.

Weak and inferior individuals were in ancient times ruthlessly removed. If they could not make a living, they were let to succumb. In many regions, for example here in the Nordic, the newborns were scrutinized by the housefather. If he did not find them strong and well shaped enough, they were put out to die. These circumstances have now completely changed. Even very weak children are nowadays saved to life thanks to the progress of medical science... [...] and modern society above all tries to help those that have trouble to pull through. [...] Obviously, this is our simple duty. We must, however, make ourselves clear, that we hereby put the natural selection out of running and may contribute to a degeneration of the people, if we do not replace it with something else.”⁶⁰

It is further stated that in “society of today” there are “certain forces that act in such a direction that valuable genes are destroyed”.⁶¹ Especially the cities are said to be problematic. To the cities “capable and enterprising peoples” move, but “the human material in the larger cities for several reasons is deteriorated to a large extent”.⁶² Worry is also expressed that highly educated people postpone getting children and that this lowers the “prospect of propagation of the good genes”.

Finally, it is stated that indeed the Swedish people has become stronger and healthier. “We must, however, make our self clear that these beneficial changes in our public health are results of improvement of the environment and not of the genetic material in itself and therefore may under unfavourable conditions, for example after an unfortunate war, very fast disappear.”⁶³

⁵⁹ Ibid. pp. 54–55.

⁶⁰ “Out of running” in original reads “*ur spel*”. Ibid. pp. 56–57.

⁶¹ Ibid. pp. 57.

⁶² “The human material” in original reads “*folkaterialet*”. Ibid.

⁶³ Ibid. pp. 58.

Already in a book on evolution and genetics from 1928 we find similar thoughts.⁶⁴ Here, the “applications on man” of the laws of heredity are discussed over about two and a half pages:

“It is also obvious; that the experience now gained on the laws of heredity may play an important part, upon counteracting the spreading of heritable disease and to keep the race sound, thus concerning what is called racial hygiene. [...] It is hence important to know the genes that hide within the family with which one maybe wants to unite through marriage.”⁶⁵

It is worth noting that in this older text, “racial hygiene” is used, whereas in the 1950’s it was talked about “hereditary hygiene”. The section quoted above is said to be “In the interest of the individual”. Then follows a section marked: “In the interest of the state”.

“It is, to be sure, in the interest of the state and society, that the generations to come are not recruited from persons with hereditary disease, but as much as possible from the hereditary type best equipped. If the fecundity of the latter is weaker than that of the inferior, the quality of the population will decline. Of course, this is true for the mental as well as the physical properties. Strong arguments speak for the opinion that the destruction of the old civilized peoples was due to a taking over by the inferior elements through immigration from abroad and through declining nativity among the best equipped. As means for measures of the state hereby different possibilities have been discussed, for example lower taxes for heads of the household in proportion to the size of the family, etc., but the question is of a very intricate and also of a delicate nature, among other concerning respect for personal freedom. However, one must not be blind to the tremendous importance this issue has to society. It is certainly one of its greatest vital questions.”⁶⁶

The ethical problems in terms of a state that violates “personal freedom” to achieve these ends are put forward; it is worth noting, however that this is done in the context of measures (lowered taxes for some) that appear much less problematic than those actually to be implemented (in practice, forced sterilizations from 1935 onward).

“So far, the measures of the state have not appreciably been directed towards improvement of the hereditary type or the prevention of deterioration of the hereditary type. What has been done in social respect has concerned improvement of living conditions... [...] Such measures are very beneficial also from a race biological perspective, because it has, above all as it has contributed to the elevation of the lowest social classes, enabled the better genes of those classes to manifest themselves more than they otherwise would. These may thereby to a

⁶⁴ Ekman & Sefve (1928).

⁶⁵ Ibid. pp. 116–117.

⁶⁶ Ibid. pp. 117–118.

greater extent have been propagated to coming generations. Indirectly could hence improvement in the environment in some instances contribute to improvement in the genetic condition [...] but in other ways this good has nothing to do with the future improvement of the race or the people, what the inner and essential traits concern. And concerning the elevation of the so-called standard of living, this cannot exceed a certain limit without being disastrous to the future of the state. Here, the egotistic interests of the individual easily come in conflict with society's future interests.

We can end this chapter with the following short and apt expression by a famous race biologist: "The question, that determines the future of a people, is not mainly who bring up the new generation, but who give birth to it."⁶⁷

Some conceptual differences may be noted between the different texts from 1928 and 1953, respectively. Firstly, "racial hygiene" is in 1953 replaced by "hereditary hygiene" and racial biology is used with some reservation in 1953, as opposed to 1928. This may be explained by the already discussed retreat from racial theories after World War II. However the eugenic ideas as such are at least as strongly advocated in 1953 as in 1928, irrespectively to the change in terminology. In yet another biology textbook, from 1957, "Hitler's Germany" is mentioned as a "frightening example" of subjective discussions where the own race is considered to be particularly valuable.⁶⁸

The eugenic project of the Nazi regime obviously did not have a decisive negative effect on the propagation of eugenic ideas less than a decade later. In 1967 Uno Holmgren and Erik Skye in their book "Biologi för gymnasiet" do point out:

"The events during the second world war has brought about that certain individuals react very strongly against any talk of hereditary hygiene. At the same time one must keep in mind that the measures undertaken or that should be undertaken only serves to reduce the spreading of severe personal suffering."⁶⁹

However, the authors also put forward economic arguments: "[...] society must pay huge sums of money for the care of these people, in many cases completely helpless and incapable of any work. We have, fortunately, the opinion in this country that also the in this way sick citizens, as far as the resources suffice, shall get the best care and treatment."⁷⁰ The authors defend the Swedish sterilization policies and do describe them in quite some detail. They also present large pictures explaining how sterilization actually is performed. The figure legend explains: "The resistance against sterilization probably is due to a confusion of the operation with castration. Upon castration the gonads are removed, whereby the sexual drive is

⁶⁷ Ibid. pp. 118–119.

⁶⁸ Suneson (1957), pp. 65–66.

⁶⁹ Holmgren & Skye (1967a), pp. 202.

⁷⁰ Ibid.

lost. Sexual criminals may be cured from their sick inclination by letting themselves be castrated.”⁷¹

Although they are very positive to sterilization as a “weapon” (to use their own words) in hereditary hygiene they are also open for another approach: “In the future one might be able to cure or reduce all types of hereditary illnesses by medication”.⁷²

Holmgren and Skye also, in the present context, mention that birth control may save mankind from suffering and starvation, and that Sweden has been of great help in efforts concerning family planning in developing countries.⁷³ These authors also discuss the effect of war on the genetic constitution: “war leads to great impairments on the genetic material because many of the physically and psychologically best equipped individuals are killed”.⁷⁴ Such concerns also appear in Fritz Lenz’ *Menschliche Erblchkeitslehre und Rassenhygiene*, where an entire chapter is devoted to the issue: “*Die Auslesewirkung des Krieges*” (The selection effects of war).⁷⁵

Svante Suneson in 1957 (with a revised edition in 1963) writes on human heredity.⁷⁶ He first explains how genetic research on humans is conducted and points out that that the heredity of abnormal characters and distinct diseases are better known than that of “more normal” traits. He concludes that for “psychic retardation (different levels of low intelligence)” genetic factors play an important part, and this discussion ends with some thoughts on high intelligence: “In certain families highly developed talents are common, for example musical or scientific talent. That these traits are hereditary cannot be doubted. It would hence be strange if not also the more *normal talent* would be genetically dependent”.⁷⁷

Then follows a section on mental retardation (in 1963 the cause of “mongolism” is explained) and disease. The choice to discuss for example manic depression and schizophrenia in the context of genetics is interesting, since their genetic basis was poorly known. It hence cannot be the case that these diseases are chosen because they provide good examples of genetic disease. Rather it involves the type of traits that were among those most interesting from a eugenic point of view; this might motivate the great interest in these diseases in the present context. In 1957 (but not in 1963) the discussion of mental disease also deals with asocial behaviour and it is claimed that: “Certain studies on mono- and dizygotic twins have shown that genes are of importance as to the origin of *criminal behaviour*”.⁷⁸

Then the text continues with a discussion on race, some content of which already has been mentioned above. In 1957 this section is called “Racial biology”,

⁷¹ Ibid. pp. 204–205.

⁷² Ibid. pp. 201.

⁷³ Ibid. pp. 207.

⁷⁴ Ibid. pp. 203.

⁷⁵ Lenz, Fischer & Baur (1931).

⁷⁶ Suneson (1957), Suneson (1963).

⁷⁷ Suneson (1957), pp. 64, Suneson (1963), pp. 63.

⁷⁸ Suneson (1957), pp. 65.

in 1963 “The races of man”. The major points are that the main racial groups are easy to characterize (“white, negroes and Mongols”), whereas a search for pure races at least among the “civilized countries of Europe” is futile. The Nordic, Alpine, East Baltic, Dinaric and Mediterranean racial types are mentioned, but it is stressed that individual variation within different peoples (“*folk*”) is greater than among peoples. As mentioned above, the racial ideology of Hitler’s Germany is criticized and the potentially beneficial effects of racial crossings are mentioned. This is followed by a discussion on human population genetics. In 1963 this section includes a discussion on the potential danger of nuclear energy. In both editions we encounter the claim that natural selection is put out of the running due to medical and social progress:

“No matter how desirable this development [of society] may be seen to have been, it does have a negative side. In our modern culture natural selection is put out of the running. Even persons with severe heritable diseases may now, thanks to medical progress, often reach reproductive age. Hereby the genes for hereditary diseases may spread more among the population.”⁷⁹

In this context the claim, also encountered above that in old times, weak and defect children were put out to die is put forward in 1957, but removed in 1963. This book, as mentioned above, takes a positive stance on racial admixture (suggesting it may have been involved in the origin of empires in antiquity) and it is conversely disapproving of inbreeding: “extreme inbreeding also in humans [may] lead to a certain degeneration, of which examples have been seen in isolated areas of our country”.⁸⁰ This isolation is now broken, however, a statement that is followed by the only mentioning of “racial biology” in the 1963 edition: “from the direction of racial biology it has been proposed the idea, that the in our country continuing increase in the mean stature could be due to such a crossbreeding effect.”⁸¹

The following section on “Hereditary hygiene” starts with a discussion of social reforms, which may not seem to be tightly connected to eugenics for a present-day reader:

“Among the measures that from a hereditary hygienic point of view are desirable can be mentioned improvement of the studying youth’s educational situation and economical conditions to enable relatively early marriage. To find a solution to the burning housing situation will also be of importance in this context.”⁸²

As examples of negative hereditary hygiene are laws mentioned that regulate marriage (against “mental diseases, feeble-mindedness and certain types of

⁷⁹ Ibid. pp. 67, Suneson (1963), pp. 67.

⁸⁰ Suneson (1957), pp. 67–68, Suneson (1963), pp. 67.

⁸¹ Suneson (1957), pp. 68, Suneson (1963), pp. 67.

⁸² Suneson (1957), pp. 68, Suneson (1963), pp. 68.

epilepsy”), internment (against “individuals obviously dangerous to society and relapsed criminals”), as well as sterilization. Concerning Swedish sterilization policies it is said: “Sterilization is voluntary, but individuals that due to psychological disorder may not leave a valid consent may be sterilised as well”. In 1957 it is said that “The largest category of sterilized individuals are the feeble-minded, and concerning them one may count on that the measure results in an improvement of the population’s hereditary material”.⁸³ In a reprint from 1960 of the first edition “feeble minded” is replaced by “mentally retarded”.⁸⁴ It is still stated, however, that they constitute the main target for sterilization that is supposed to be of benefit to the people: “In other cases of sterilization it is mainly the concern of the individual persons, that is determining the approval of sterilization. The aim is to avoid that sick and defect children are born and to in this way prevent personal tragedies”.⁸⁵ In 1963 the part just quoted is removed and the discussion has undergone a major revision. Now it is said:

“The largest category of sterilized [persons] was earlier mentally retarded, and in these cases one counted on that the measure would contribute to an improvement of the people’s hereditary material. But concern for the individual persons is also an important reason for approval of sterilization. Most cases now belong to the category ‘medical indication concerning the woman’.”⁸⁶

In 1962, 33 persons were sterilized in Sweden on “eugenic indication”, 94 on “social indication” and 1558 on medical indication (that only applied to women). In 1956, 172 individuals were sterilized on eugenic indication and 1520 on medical indication. In the 1940’s the eugenic indication was much more common; in 1944, 1437 persons were sterilized on eugenic indication, and only 233 on medical indication.⁸⁷ Hence, the statement in the edition from 1957 appears already outdated with respect to the official reasons for sterilization (it might be worth mentioning that the medical indication often was motivated by the vague term “weakness” rather than physical disease, and the total number sterilized per year was fairly constant into the 1970’s).⁸⁸

In all editions of the discussed book by Suneson, it is stated that concerning sterilization of persons with mental disease, one must proceed with great caution. The reason for this is the notion that within such families one also finds highly developed talent. The limited efficiency of sterilization against recessives is discussed. Finally, the importance of hereditary counselling is stressed. Counselling

⁸³ Suneson (1957), pp. 69.

⁸⁴ Suneson (1960), pp. 69.

⁸⁵ Suneson (1957), pp. 69.

⁸⁶ Suneson (1963), pp. 68–69.

⁸⁷ Broberg & Tydén (2005).

⁸⁸ Ibid.

may convince persons that could be carriers of genes for disease to avoid having children, although they may not be subject to sterilization.⁸⁹

Suneson is co-author (together with Nyholm and Österlind) of subsequent biology textbooks that contain corresponding sections. These books appear with revised editions into the early 1990's, the time when the discussion of Sweden's history of racial biology and sterilization became a public issue. It is therefore interesting to follow how the treatment of the subject changes with time in these books.

The texts in the editions from 1967 and 1974, respectively, are very similar in content to that discussed above (for example the claim that racial crossing preceded the ancient empires is still there in 1974), although some changes do appear. The notion that natural selection is put out of the running among civilized people is still advocated in 1974.⁹⁰ Further in the editions of 1967 and 1974 a figure is added illustrating how a more reproductive section of the population may take over.⁹¹ A very similar picture also appears in Lenz' *Menschliche Erblchkeitslehre und Rassenhygiene*,⁹² and we also find it in Holmgren and Skye's book, discussed above.⁹³ In 1967 Nyholm, Suneson and Österlind accompany this figure with the following discussion: "In our country, like in many other countries, the fecundity differs between different social classes. To the extent that that social levelling is due to mean differences in genetic constitution, such a difference may lead to shifts in the gene pool".⁹⁴ This is changed in 1974, when it is instead said: "Of course it is desirable that such a selection does not let groups suffer, that possess a valuable genetic constitution, for example the most talented in society".⁹⁵ In the section "hereditary hygiene" it is however said that "previously, having a family late in life was often very prominent in academic professions, but under later years this condition has changed", something that may be explained by the fact that the reforms asked for above have now become reality: "improvement of the educational situation and economic conditions for talented youth to enable them having a family relatively early".⁹⁶

The section on hereditary hygiene is also changed in other ways both in 1967 and in 1974. The discussion in 1967 is very similar to that in 1963, with the very important difference that abortion now has been added as a method: "If the woman is the bearer of the gene, sterilization shall also be undertaken in connection with the abortion".⁹⁷ This is removed in 1974, when it is also explained

⁸⁹ Genetic counselling is also advocated in Bernhardsson et al. (1981).

⁹⁰ Nyholm, Suneson & Österlind (1974).

⁹¹ Nyholm, Suneson & Österlind (1967), pp. 166, Nyholm, Suneson & Österlind (1974), pp. 141.

⁹² Lenz, Fischer & Baur (1931).

⁹³ Holmgren & Skye (1967a), pp. 203.

⁹⁴ "Gene pool" in Swedish original reads "*genmassan*". Nyholm, Suneson & Österlind (1967), pp. 166.

⁹⁵ Nyholm, Suneson & Österlind (1974), pp. 141.

⁹⁶ *Ibid.* pp. 142.

⁹⁷ Nyholm, Suneson & Österlind (1967), pp. 167.

that the liberal laws from 1973 have now removed prohibition of marriage on hereditary hygienic grounds. The law on sterilization is still around however: “The sterilization is voluntary, but persons that because of mental retardation cannot approve of it, may further be ordered sterilization”.⁹⁸ In a reprint of the third edition from 1976 this has been changed. Although sterilization is still discussed under the heading “Hereditary hygiene” and the main outline of the text remains, the era of Swedish sterilization policies has now come to an end: “According to the law on sterilization that is in force in our country from 1976, every man and woman that is at least 25 years old and who self demands this, may be sterilized”.⁹⁹

In all editions discussed, the low efficiency of sterilization against recessives is pronounced however, but potential progress through new techniques is seen in 1974:

“The effect that sterilization may have on a population’s mean genetic constitution is very small. This is especially the case for recessive genes. If one could determine which persons are heterozygous bearers of the genes the situation would be different.

Lately, one has found that such heterozygote diagnostics is possible concerning several recessive diseases, above all those that involve defective enzymes. [...] The heterozygote diagnostics mentioned above should be of great importance in hereditary hygienic counselling.”¹⁰⁰

In the fourth edition of 1984 much of this has changed. There are still some similarities in the introductory, general parts of the section on human genetics. The header “Human population genetics” is still around but now deals with general principles of population genetics. Under “genetic counselling” (note the removal of the word “hereditary hygiene”) it is said, “people in search of advice may turn to a genetically trained medical doctor for genetic counselling”.¹⁰¹ Now, however, it is not refraining from having children, as in earlier decades, that might be the outcome of such a consultation. Amniocentesis and placental sampling are available that may show if the foetus has an undesired genetic defect or disease. “If the samples show such [chromosomal] abnormalities, the woman may decide whether she wishes to interrupt the pregnancy on these grounds”.¹⁰² In 1990, this section is moved to a completely different chapter than that on genetics.¹⁰³ Under “Foetal diagnostics” ultrasound, amniocentesis, placental sampling, and DNA analysis of the foetus are mentioned. With these methods genetic counselling in the older sense appears superfluous. Further, no eugenic, or hereditary hygienic, arguments are presented. This change is partly due to medical progress;

⁹⁸ Nyholm, Suneson & Österlind (1974), pp. 142.

⁹⁹ Nyholm, Suneson & Österlind (1976), pp. 142.

¹⁰⁰ Nyholm, Suneson & Österlind (1974), pp. 142.

¹⁰¹ Nyholm, Suneson & Österlind (1984), pp. 180.

¹⁰² Ibid.

¹⁰³ Nyholm, Suneson & Österlind (1990).

sterilization and similar measures have become redundant due to the improved in utero diagnostics. But there has also been a change in values; free abortion is now legal and socially accepted. Eugenics, on the other hand, appear as a clear violation of individual rights and this textbook appears at about the same time as the discussion in which racial hygiene is seen as a poorly known dark part in the history of the Swedish welfare state. A quote from 1984 may illustrate the changing attitude:

“There is no reason to deny the existence of differences among the races, as little as that we all are genetically different. But neither the race nor the individual may be evaluated on this ground. A society without individual variation would not function.”¹⁰⁴

Acknowledgments. Dr Bernt Skovdahl, Södertörn University, Sweden and Dr Tim Olsson are thanked for valuable comments and discussion. Prof. Lennart Olsson, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Germany, is thanked for very valuable comments on the manuscript and for giving me the opportunity to participate in this volume.

References

- Berg, F. (1900) Mindre lärobok i geografi för folkskolan: Med 128 kartor och bilder. Fritze, Stockholm.
- Bernhardsson, Y., Björse, S.-A., Müntzing, A., Bergström, J. (1981) Biologi för gymnasieskolan –Genetik, tillväxt och differentiering, evolution, etologi. 1. uppl. Esselte studium, Solna.
- Broberg, G., Tydén, M. (2005) Oönskade i folkhemmet : rashygien och sterilisering i Sverige. 2., utök. uppl. Dialogos, Stockholm.
- Carlson, E. (1887) Skolgeografi uti två kurser: Första kursen. Norstedt, Stockholm.
- Carlson, E. (1887a) Skolgeografi uti två kurser: Andra kursen. Norstedt, Stockholm.
- Carlson, E., Rönnholm, N., Moberg, O., Näsmark, K.E. (1944) Skolgeografi i två kurser. 19. uppl. Stockholm.
- Carlson, E., Rönnholm, N., Moberg, O., Näsmark, K.E. (1946) Skolgeografi uti två kurser. 23. uppl. Stockholm.
- Ekman, S., Sefve, I. (1928) Utvecklingslära och ärftlighetslära för de allmänna läroverken. Norstedt, Stockholm.
- Erslev, E. (1873) Lärobok i geografi för Sveriges folkskolor. : 2:a uppl. Stockholm,.

¹⁰⁴ Nyholm, Suneson & Österlind (1984), pp. 181.

- Günther, H.F.K. (1925) Europas raser. Almqvist & Wiksell, Uppsala.
- Hammarsten, O., Sefve, I., Pehrson, T. (1953) Utvecklings- och ärftlighetslära för det differentierade gymnasiet. 5. uppl. 2. tr., Läroböcker i biologi. Sv. bokförl. (Bonnier), Stockholm.
- Holmgren, U., Skye, E. (1967) Biologi för fackskolan. AVCarlsons, Stockholm.
- Holmgren, U., Skye, E. (1967a) Biologi för gymnasiet, årskurs 2, Na. AVCarlsons, Stockholm.
- Hossfeld, U. (2005) Geschichte der biologischen Anthropologie in Deutschland : von den Anfängen bis in die Nachkriegszeit. F. Steiner, Stuttgart.
- Husén, T. (1990) Berg, Fridtjuv. I: Nationalencyklopedin, (Marklund, K., ed.): Bokförlaget Bra Böcker, Höganäs.
- Lenz, F., Fischer, E., Baur, E. (1931) Menschliche Erblchkeitslehre und Rassenhygiene. Lehmanns Verlag, München.
- Myrdal, A., Myrdal, G. (1934) Kris i befolkningsfrågan. 2. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Myrdal, G. (1996 (1944)) An American Dilemma. 2 vols. Vol. 1. Transaction Publishers, Edison, NJ.
- Nelson, H., Westin, J. (1938) Lärobok i geografi för realskolan, kommunala mellanskolan och gymnasiets första ring. 2., omarb. uppl. Sv. bokförl. (Norstedt), Stockholm.
- Nordisk familjebok: Encyklopedi och konversationslexikon. (1965). Förlagshuset Norden AB, Malmö.
- Nyholm, K.-G., Suneson, S., Österlind, S. (1967) Biologi för gymnasiet 1. Esselte Studium, Stockholm.
- Nyholm, K.-G., Suneson, S., Österlind, S. (1974) Gymnasiebiologi 1. 3 uppl. Esselte Studium, Nacka.
- Nyholm, K.-G., Suneson, S., Österlind, S. (1976) Gymnasiebiologi. 3. uppl., 3. tr. Esselte studium, Solna.
- Nyholm, K.-G., Suneson, S., Österlind, S. (1984) Gymnasiebiologi 2. 4. uppl. Esselte studium, Solna.
- Nyholm, K.-G., Suneson, S., Österlind, S. (1990) Gymnasiebiologi 2. 5. uppl. Esselte studium, Solna.
- Suneson, S. (1957) Biologi. D. 4, Ärftlighetslära för ring IV4 och III° samt folkskoleseminarier. Sv. bokförl., Stockholm.

- Suneson, S. (1960) Biologi. D. 4, Ärftlighetslära för ring IV4 och III° samt folkskoleseminarier. 1, 3:e tryckningen. Sv. bokförl., Stockholm.
- Suneson, S. (1963) Biologi –D. 4, Ärftlighets- och utvecklingslära för ring IV4 och III° samt folkskoleseminarier / av Svante Suneson. 2. uppl. Sv. bokförl., Stockholm.
- Swedberg, S. (1930) Geografi för det differentierade gymnasiet –Första delen. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1931) Geografi för det differentierade gymnasiet –Andra delen. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1935) Geografi för det differentierade gymnasiet –Första delen. 2. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1936) Geografi för det differentierade gymnasiet –Andra delen. 2. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1940) Geografi för det differentierade gymnasiet –Första delen. 3. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1945) Geografi för det differentierade gymnasiet –Andra delen. 3. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1945) Geografi för det differentierade gymnasiet –Första delen. 4. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1950) Geografi för det differentierade gymnasiet –Första delen. 5. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S. (1952) Geografi för det differentierade gymnasiet –Andra delen. 4. uppl. Bonnier, Stockholm.
- Swedberg, S., Wennberg, A. (1957) Geografi för gymnasiet. Natur och kultur, Stockholm.
- Uddenberg, N. (2003) Idéer om livet –En biologihistoria. Vol. II. Natur och Kultur, Stockholm.

Address for Correspondence:

Mats E Svensson
Biology Education Centre
Uppsala University
Norbyvägen 14
SE-752 36
0046-(0)18 471 41 42
mats.svensson@ebc.uu.se

A History of Evo-Devo in Britain

Theoretical ideals confront biological complexity

Tim J. Horder

Abstract. This paper traces the history of conceptual schemes addressing the relation of embryology and evolution theory in the UK from the time of Darwin up to the present. The constant, but poorly defined, influence of the concept of recapitulation is particularly emphasised. Other concepts considered include; heterochrony, allometry, the organizer, fields, induction, morphogenesis and positional information. The interrelation of embryogenesis and evolution with genetics is a theme that runs throughout this historical account. The paper seeks to identify long-term historical forces that have shaped the ongoing development of the field of evo-devo. It is suggested that, as compared to other countries, no enduring tradition in experimental embryology took root in the UK and, perhaps as a result, theoretical approaches to the issues gained prominence. It is also argued that present-day evo-devo perspectives, in their UK manifestations, owe much to the influence of Waddington, particularly on the work of Wolpert. As a result of the long-term trends key aspects of the nature of embryogenesis (particularly morphogenetic cell movement and the role of germ layers) have become neglected, if not entirely forgotten. The paper seeks to emphasise the potential value of the concept of recapitulation in revealing pathways and mechanisms in the evolution of new morphological structures.

Preliminary observations

Although this paper is offered as an historical contribution I believe that history of science and science itself cannot be separated. As I have argued previously (Horder, 1998, 2001), the historian of science cannot possibly avoid grappling with

the scientific content of his subject matter: equally the working scientist is, often unwittingly, subject to powerful historical forces which determine the directions of his work. Given this belief, I have not hesitated to speak simultaneously as a working embryologist *and* as an historian of embryology in order further to explore the interrelations of the positions.

I will take “evo-devo” to refer to the question of how three domains among biological phenomena relate: (i) embryogenesis, (ii) genetics and (iii) the evolutionary process, including its outcome in phylogenesis. As will become evident, this general territory has been understood and formulated in many different ways during the course of the last two hundred years. The historical developments of genetics and of evolution theory have been relatively steady and unidirectional, and they are relatively well charted by historians. But, compared to these, embryology has remained *terra incognita* in both scientific and historical terms. Its role within biology has changed in complicated respects as biology in general advanced: this is the thread that I want to try to trace out in this paper. And yet no one should doubt that embryology must be key within biology; after all, evolving adult organisms are the products of their embryologies and each advance in phylogenesis must have been filtered through a succession of modified embryologies. Given this standpoint, I have not spared the reader from facing up to the complexity of data and issues relevant to the subject; if the subject of embryology is complex then it is inevitable that its history will also be complex.

Over drinks at a scientific congress one can well imagine the conversation turning to why colleagues in different countries seem to have subtle and unaccountable differences in approaches to science to one’s own. Initially this possibility would seem unlikely given today’s instant means of communication via the web, the globalisation of English as the scientific *lingua franca*, etc. Yet one still senses differences of approach that seem to run back deep into history: differences that are extraordinarily difficult to define or specify. The subject of national differences in science is, however, one that seems to be viewed with some suspicion by historians or sociologists of science, judging by the limited literature on the subject.¹ Mayr warns historians of two great dangers: firstly “Whiggishness” and secondly “Chauvinism” which “exaggerates the importance of whatever field or country a given scientist represents and tends to belittle the contribution of others” (Mayr and Provine, 1980, p. 1).

On the basis of the time span of the education and working life of a scientist, say of 50-60 years, only three generations separate us from the time of Ernst Haeckel, who did so much to dictate views on the subject of evo-devo. Given the

¹ For examples of comparative history, see: Radl, 1930, pp. 36-42; Ben David, 1971; Mayr and Provine, 1980; Kevles, 1980; Kohn, 1985 (Part 3); Glick, 1988; Numbers, 1998. On the continuing German tradition, see: Harwood, 1993; Levit and Meister, 2006. The International Journal of Developmental Biology regularly includes valuable historical items often focusing on national contributions: Special Issue (2000), Vol 44 (No 1) contains material on the history of embryology in Britain. See also: Editorial Commentaries in Horder et al., 1985, and Note 26 in Horder, 2001.

inertia of cultural attitudinal change it should perhaps be no surprise to find influences that take us back to the time, at the turn of the 19th century, when many foundational concepts and disciplinary sub-divisions in biology were first laid down. At that time it was probably easier to detect national differences. There are a few well-established examples, such as resistance to Darwinism (and genetics) in France (perhaps traceable to the earlier entrenched perspectives due to Lamarck or the strong influence of Cuvier (Willier et al, 1955, p. 17)). The situation in the USA is difficult to characterize because of the rapidity of change at that time and a dependence on ideas brought in by immigrants like Agassiz or returning young American biologists, many of whom spent formative times on research visits to Europe (Horder et al., 1985, p. 180).² The lively debate and diversity of views that resulted are well reflected, for example, in the Woods Hole lecture series (Maienschein, 1986) or in Morgan's fast changing and wide-ranging speculations covering evolution, cytology, development and genetics, which led up to the early dominance of the USA in genetics (Allen, 1978) and even an "evasion of embryological considerations by the formal American schools of genetics" (Oppenheimer, 1967, p. 37). Under the inspiring impetus of figures such as Kant and Goethe, Germany took over the dominant role in science, and especially biology, from France early in the 19th century, most obviously in terms of sheer weight of numbers of researchers. The early awareness and even centrality of problems of "form" - the main concern of "evolutionary morphology" which by the second half of the 19th century corresponded roughly to evo-devo - may explain why experimental embryology emerged as a primarily German creation while genetics had an impact in Germany markedly different from in the USA (Harwood, 1993). All the great names of German biology of that period cut their teeth on descriptive and comparative embryology. Germany led the way in the necessary technical advances in microscopy (Nyhart, 1995; Hopwood, 1999, 2002, 2007). But by the 1930s the German tradition was collapsing, as indeed was the parallel Russian tradition in evo-devo of Sewerzoff and Schmalhausen.

² In the USA many of the scientific debates at the end of the 19th century revolved around Whitman (who sought recapitulationist conclusions using cell lineage studies, while still being sceptical about cell theory) and a concentration on marine invertebrate embryos (being transparent, relatively yolk-free and rapidly developing such embryos lent themselves to cell lineage tracing, and eventually to study of nuclear (genetic) versus cytoplasmic determinants of pattern) (Baxter, 1976; Maienschein, 1978, in Laubichler and Maienschein, 2007; Benson, 1988). In contrast to vertebrates, such embryos often show determinate cleavage which correlates with differentiation (and morphogenesis) occurring precociously among small cell numbers; cell mechanics therefore dominates and such embryos display "mosaic" development. The chromosome theory of genetics emerged readily out of such material, especially through Wilson's influential work (Kevles, 1980). For alternative, more embryo-centred research traditions in the USA, see: Wourms, in Laubichler and Maienschein, 2007. Harrison's distinguished school of embryologists contrasted interestingly with the Spemann school: while also avoiding genetics, Harrison studied specific organ systems, rather than the whole embryo, and employed interpretative concepts similar to those of Bateson, D'Arcy Thompson or Needham. Despite the importance of Naples or Plymouth Marine Stations, European embryologists tended to be more interested in the chordates (especially *Amphioxus* and amphibia). Nyhart (1995) notes a divergence of emphasis in Germany; invertebrate embryology was concentrated in zoology departments, vertebrate embryology in anatomical and medical departments.

British biology in the 19th century is perhaps most commonly thought of as founded on “natural history” (as exemplified by expeditions, collecting, classifying, as opposed to laboratory studies), resulting in its late “professionalisation” compared to Germany.³ Although the biological scientific community was relatively small, international influences were strong and communication was extensive. Darwin corresponded with some 600 fellow biologists overseas (Burkhardt and Smith, 1985). Such influences can be readily traced, for example, from references quoted in papers published at the time.⁴ With the founding of Marine Stations (Naples in 1872; Benson, 1988) and the cross-national gatherings that resulted, even more important channels of communications allowed cross-fertilization of traditions. In this way the remarkable Francis Balfour became part of a truly international network of contacts.

Clearly generalizations and characterizations of these kinds should only be made, if at all, reluctantly and tentatively. But the UK perhaps provides an especially interesting case study in comparing historical approaches to evo-devo because it can be argued that, while largely echoing and illustrating trends that applied across the international community, perhaps more than any other (European) country, it has been involved in the most continuous and sustained series of significant and internationally influential contributions to this field throughout the last 200 years. The discoveries of Darwin and Crick are clear landmarks that stand out among a continuous flow of distinguished contributions. The historical continuity of conceptual change in the UK is the central theme of this study. I start in Part 1 with the period before World War 2. In Part 2, I consider post-war developments up to the present.

³ See: Kerr, 1907; Geison, 1978; Kevles, 1980; Allen, 1994. Whereas Morgan retreated from both embryology and evolution theory and followed the reductionist path towards genetics started by Weismann, Bateson’s style of genetic research can only be described as that of a naturalist. In other areas British biologists also resisted a purely reductionist approach; e.g. Sedgwick’s skepticism about cell theory (Hughes, 1959, Chap. 6), Hopkins’ “dynamic” view of biochemistry (Needham and Baldwin, 1949).

⁴ Although British embryologists occasionally published in foreign language journals in the later 19th century, their preferred journals were the *Annals and Magazine of Natural History*, *Journal of Anatomy*, *Quarterly Journal of Microscopic Science* or the journals of the Royal Society or the Zoological Society.

PART 1. TRADITIONS ESTABLISHED BEFORE WORLD WAR 2

1. The influence of recapitulation

(i) Darwin

In the case of biological thought in Britain, Darwin (1809-1882) provides an obvious and dominating focal point. How he was influenced by embryological considerations, and the consequences, have been much studied; here only the briefest account can be given. In the first half of the 19th century biological thought in Britain largely aped influences from the continent. Richard Owen (1804-1892), as a leading figure, stood for the approaches well established in Germany and France. Long before Darwin the parallelism of embryonic development and the “scale of beings” was a subject of considerable interest.⁵ Meckel and Serres had promoted the idea of “recapitulation” during the 1820s (Russell, 1916). Owen was important because, even before Darwin’s *“On the Origin of Species by Means of Natural Selection”* (1859), he set out at a new level of clarity the concepts of homology, analogy, body segmentation and archetype (Bauplan), which are absolutely central to all evolutionary discussions. Although mainly concerned with adult forms - Owen was primarily a comparative anatomist and palaeontologist - he was well aware of, and wrote on, von Baer’s laws (Richards, 1992; Rupke, 1994).⁶ T.H.Huxley (1825-1895) - with early interests in invertebrates

⁵ The most detailed and recent account of the history of the concept of recapitulation is Gould’s 1977 book. Representative of a large literature are: Russell, 1916; Ghiselin, 1969; Ospovat, 1981; Lenoir, 1982; Rehbock, 1983; Desmond, 1989; Richards, 1992. On the many precursors of the concept of “recapitulation”, see Kohlbrugge, 1911; Lovejoy, 1936. Temkin (1950) argues that embryonic development served as a model for the historical and transmutational thinking characteristic of Naturphilosophie.

⁶ On von Baer’s influence, see: Russell, 1916; “Von Baer’s Entwicklungsgeschichte (1828) became the exemplar for and totem of nineteenth-century embryology, not only because of its carefully executed descriptions of developmental details, but because of its comparative concerns, its extended theoretical sections, and its comprehensive interaction with some major works of von Baer’s contemporaries” (p. 132). “(V)on Baer’s extraordinary efforts to juxtapose the development of birds, reptiles, mammals - including humans - and some invertebrates established the importance of comparative embryology for anatomy, taxonomy, and eventually for the study of phylogenies. Above all, von Baer’s understanding of early development in terms of the dynamics of germ layer development provided a later generation the empirical grounds for establishing homologies and a powerful tool for focusing on exclusive mechanical processes of development” (Churchill, in Gilbert, 1991a, p. 12). For good accounts of von Baer’s 1828 classic text, see: Russell, 1916, Chapter IX; Gould, 1977, pp. 52-63; Churchill, in Gilbert, 1991a; Richards, 2008. Oppenheimer (1967, pp. 295-307) argues that von Baer contributed to an epigenetic, causal analysis of embryogenesis. Churchill suggests that von Baer anticipated His’ interest in the contribution of mechanics and tissue folding in embryogenesis; he also makes the point that, in this way, descriptive embryology can in itself be strongly indicative of causality: “Besides fashioning the cell theory, promoting the study of gametogenesis, and unveiling multiple modes of reproduction, descriptive embryology shaped zoology of the nineteenth-century in a fourth way. Pander, von Baer, and Rathke all visualized early

and primitive forms - had written a key paper on germ layers in 1849, considerably influenced by von Baer. He had translated passages from von Baer's (1792-1876) famous "*Entwicklungsgeschichte der Tiere: Beobachtungen und Reflexion*" (1828) into English in 1853 (Henfrey and Huxley, 1853). "Recapitulation"⁷, as promoted by Meckel, Serres, Oken, Muller, Agassiz and many others, proposed the parallelism of the phylogenetic scale and the stages of embryos. This viewpoint was actively opposed, particularly by von Baer.⁸

development in terms of the growth, movement, and wrapping around of germ layers. This, after all, was the essence of von Baer's new epigenesis" (Churchill, in Gilbert, 1991a, p. 17).

There is some uncertainty about how well known von Baer's writings were in Britain (Oppenheimer, in Glass et al., 1959). Ospovat (1981) argues that his theories became familiar around 1837-9, particularly through Muller's translated textbook and Owen; before that Darwin was an uncomplicated recapitulationist (pp. 151-2). The extent to which Darwin took von Baer (rather than Agassiz) as his authority has led to considerable disagreement among historians (Oppenheimer, 1967, pp. 221-2; in Glass et al., 1959). "*Indirectly* (my italics), he (Darwin) had been a student of von Baer and knew the latter had maintained that the embryos of diverse vertebrates were strikingly similar" (Churchill, in Gilbert, 1991, p. 18). In the *Origin* Darwin reports the story that embryos of related species cannot be told apart and can be mistakenly identified; he famously made a surprising error in attributing this story to Agassiz instead of von Baer (Oppenheimer, in Glass et al., 1959). This lack of clarity is in part explained because "Darwin himself was not a professional morphologist" (Russell, 1916, p. 247); moreover, Darwin only ever wrote relatively briefly on the topic and his views seem to have changed in the direction of Haeckelian recapitulation under the influence of Agassiz and Muller in the years after 1859 (Richards, 1992; Ghiselin, 1969, pp. 123-4). At times his view is indeed Haeckelian; "It is highly probable that within many animals the embryonic or larval stages show us, more or less completely, the condition of the progenitor of the whole group in its adult state" (Darwin, *Origin*, 6th ed., p. 395). "Embryology rises greatly in interest, when we look at the embryo as a picture, more or less obscured, of the progenitor, either in its adult or larval state, of all members of the same great class" (p. 396).

⁷ Given the often confused and varied meanings of the word "recapitulation" used in quotations throughout this paper, I use the term only loosely to embrace three quite distinct concepts. Haeckel was primarily and simply concerned to promote Darwinism by constructing phylogenies. Haeckel's version of recapitulation is, in principle, unambiguous; stages of embryogenesis are repetitions of the adult forms of the phylogenetic ancestors. In order that the earlier adult forms are retained in descendants, new ones must only be acquired by terminal addition during evolution. Von Baer's position is much less clear. "Von Baer's laws" (the four of them express more or less the same general idea) refer to a succession of appearances during development; first general features of the taxonomic group, followed then by increasingly more species-specific differentiation. Von Baer argued against the parallelism of embryonic stages and the *scala natura*; he also argued against Darwinian evolution, his position being one of defending a Cuvier-related idea of four fixed *embranchements* (i.e. major taxonomic groupings) unrelated by any form of evolution. Thus, strictly speaking, the implication is that all animal forms (and embryo stages) are divergent rather than related successively by ancestry. If Darwin had properly read von Baer this way he would have had to reject von Baer's laws. As for the third concept, Morgan helped to clarify the situation by introducing the word "repetition" (Morgan, 1903, p. 83) to identify, in contrast to von Baer's perspective, the idea of repetition of corresponding stages in the development of different species, perhaps reflecting the succession of the evolution of those stages. Morgan thought von Baer "misleading" (Morgan, 1932); "its truth ...(the Law of v.Baer)... has been seriously questioned" (Sedgwick, 1910, p. 175; see: Sedgwick, 1894, for detailed critique; see: Hughes, 1959 on Sedgwick). For Morgan's later views, see Rasmussen, 1991.

⁸ Gould (1977) describes the background to von Baer's position. Von Baer's detailed observations on embryonic development were powerful evidence against still prevailing ideas of preformation; they indicated epigenesis, even if this concept was as yet poorly understood. Regarding mechanisms, he believed development was teleologically driven by "Bildungskraft". He offered no clear explanation for the similarity of early embryos: only evolution theory could do that. The very real and often

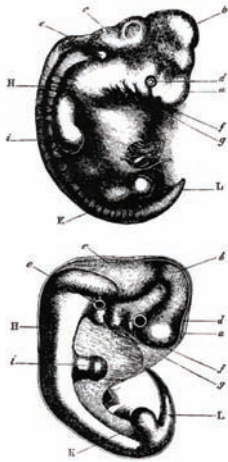


Fig. 1 Darwin published this diagram in order to demonstrate, in explicit form, the structural similarity of embryos in related species (human above, dog below), here shown at approximately comparable “pharyngula” stages. (From Darwin, “*The Descent of Man*”, 1871, p. 15).

“The publication of *The Origin of Species*’ ushered in a new era in the study of Embryology. Whereas, before the year 1859 the facts of anatomy and development were loosely held together by the theory of types, which owed its origin to the great anatomists of the preceding generation, to Cuvier, L. Agassiz, J. Muller and R. Owen, they were now combined together into one organic whole by the theory of descent and by the hypothesis of recapitulation which was deduced from that theory” (Sedgwick, 1910, p. 171). Darwin regarded the evidence of embryogenesis as exceptionally important (Oppenheimer, 1967, pp. 221-255; Ghiselin, 1969; Ospovat, 1981; Richards, 1992). As he said: “Embryology is my pet bit in my book”; “(S)econd in importance to none in natural history”; “embryology leads me to an enormous and frightful range”; “Embryology is to me by far the strongest single class of facts in favour of change of forms” (Oppenheimer, 1967, pp. 221-2). “Hardly any point gave me so much satisfactionas the explanation of theclose resemblance of the embryos within the same class” (Darwin, 1974, p. 74). (Fig 1) Ospovat (1981, pp. 156-7), Sloan (in Kohn, 1985) and Richards (1992, pp. 136-143) point out how, in a sense, shortly before 1859, Darwin was making

impressive similarity of the Bauplan phase across related species is liable to be exaggerated because much of the similarity is, of course, due to the relatively undifferentiated nature of the cells and the relatively few distinguishable features characteristic of early embryo morphology. It was this early similarity of form that most struck Darwin; above all this pointed to the notion of a unity of plan that was so important for Darwin.

One problem with getting von Baer’s position quite clear is that his views changed (Oppenheimer, 1967, p. 206-221). Although usually portrayed as against evolution, he probably believed in a degree of transformation (Lovejoy, in Glass et al., 1959, Chapter 15): “von Baer expressed belief in a limited amount of evolution”. “Imbued as he was with the idea of development von Baer saw in evolution a process essentially of the same nature as the development of the individual” (Russell, 1917, p. 229) Churchill concurs; “He argued, not against a limited parallel between the development of some structures and a taxonomic arrangement, but against the existence of a universal, uniserial hierarchy of all organic forms, which was traced in embryogenesis” (Churchill, in Gilbert, 1991a, p. 11). As Lovejoy (in Glass et al., 1959, Chapter 15) argues, von Baer’s anti-transmutation position was secondary to his overriding “vitalist” teleological position.

“embryological” observations in his own research; Ghiselin (1969, p. 125) suggests how he came near to the notion of paedomorphosis in his work on barnacle larvae during the 1850s (Richmond, 1988; Stott, 2003).

(ii) *Haeckel's influence*

“Haeckel went a step beyond Darwin, and exercised perhaps a more direct influence upon evolutionary morphology than Darwin himself” (Russell, 1916, p. 252). “Haeckel exerted a very great influence on his contemporaries. Neither Darwin nor Huxley alone would have succeeded in making the evolutionary theory the world-power that it became” (Radl, 1930, p. 144). “For nearly forty years Haeckel was the leading figure in biological science” (Radl, 1930, p. 145).⁹ Ernst Haeckel (1834-1919) was not only the leading proponent of Darwinism in Germany, but (from 1866, in his “*Generelle Morphologie*”) put the concept of recapitulation (which he later named “the Biogenetic Law”) at the centre of his scheme for biology. If, as he argued, successive stages of embryogenesis in an advanced species represented versions of the succession of its ancestral species, then this could not just be evidence for Darwinian evolution; it would also provide direct access to phylogenetic pathways. Just as the general notion of evolution was not original to Darwin, so too the notion of a parallelism between the *scala natura* and embryonic development long pre-dated Haeckel, but riding on the back of Darwinism, Haeckel could give it an entirely new explanatory significance.

It is not hard therefore to imagine the powerful attraction to work on comparative embryology that soon resulted. “Evolutionary morphology” now became absolutely pivotal within biology (Nyhart, 1995). Haeckel extended his arguments in 1872 by proposing (in the “gastraea” theory) that the germ layers of the vertebrate embryo represent the recapitulation of their invertebrate (coelenterate-grade) ancestor (Lankester, 1876; Grell, 1979; Churchill, in Horder et al., 1985, in Gilbert, 1991a; Bowler, 1996). T.H.Huxley’s 1849 paper had come close to anticipating the gastraea theory. Numerous papers in the British journals at the time (many by Huxley and Lankester) were devoted to an examination of Haeckelian themes. Ray Lankester (1847-1929) presented similar conclusions to

⁹ On Haeckel, see: Russell, 1916; Kelly, 1981; Krausse, 1987; Nyhart, 1995; Breidbach, 1998; Richardson and Keuck, 2002; Di Gregorio, 2005; Kleeberg, 2005; Hopwood, 2006; Otis, 2007; Gliboff, 2008; Richards, 2008. On the thinking behind the biogenetic law, see: Churchill, in Horder et al., 1985. Two of the older “standard” histories of biology (Nordenskiöld, 1928; Radl, 1930) take an indulgent (perhaps German-specific) view of Haeckel, linking him to the perceived inevitable decline of Darwinism at the time. On Haeckel’s influence, see especially: Oppenheimer, 1967, pp. 173-206; “Haeckel himself was never in any sense a professional embryologist” (Oppenheimer, 1967, p. 154). For Haeckel’s mature scientific theory in detail, see: Haeckel, 1910. Haeckel’s magnificent two-volume “*Generelle Morphologie*” (1866), in which his notion of recapitulation was first set out, has not yet been translated; it contains hardly any figures (and none at all of embryos) but a number of diagrams concerning biological structure, ideal morphological types and phylogenetic schemes (Russell, 1916, pp. 247-251). It derives directly from his earlier work, “*Radiolarians*” (1862) (Rinard, 1981; Di Gregorio, 2005; Churchill, in Laubichler and Maienschein, 2007). Extensive quotations and translations are available in Di Gregorio, 2005.

Haeckel's (Lankester, 1873), while (in 1870, 1876, 1877) independently making significant revisions to current interpretations of the meaning of the germ layers and homology, the terminology of which he revised. For many, embryology became the acid test of Darwinism.

It is clear from many accounts that Haeckel's influence cannot be separated from his domineering personality and his strong political involvements. Russell pinpoints "Haeckel's Prussian mania for organisation, for absolute distinctions, for iron-bound formalism" (Russell, 1916, p. 57). "He was ... a hard fighter who wielded a bludgeon - instead of a rapier, like Huxley" (Holmes, 1944, p. 142). Perhaps irreverently, his mission was dubbed "*Haeckelismus*". His heated debates with Wilhelm His and his ex-teacher Virchow were notorious.¹⁰ British biologists who visited him in Jena have left vivid impressions of him (Thomson, 1932; Lankester, see Lester, 1995). Thomson describes how Haeckel was once stoned in the streets. However, "When the excesses of Haeckel's biogenetic law, became clear by the mid-1870s, grumblings within the ranks of descriptive embryology itself were evident" (Churchill, in Gilbert, 1991a, p. 23).

(iii) *Francis Balfour*

The grumblings came to a particular focus in Cambridge, the university of Darwin, and revolved around Francis Maitland Balfour (1851-1882), "the sagacious English scientist" (Radl, 1930, p. 190). (Fig 2) Balfour was the brilliant student of Michael Foster, founder of the "Cambridge school of physiology" (Geison, 1978). Foster gave lectures on avian embryology at the time that Balfour was a Cambridge undergraduate (1870-73). Huxley became aware of Balfour's promise when the latter was still a school-boy at Harrow and had himself examined Balfour for a scholarship in his first undergraduate year; later he saw him as his natural successor (Desmond, 1997, p. 141).¹¹ By 1875 Balfour had taken over Foster's lectures and

¹⁰ In Germany part of the argument against Haeckel arose from Gegenbaur's personalized criticism of the value of embryological evidence as compared comparative anatomy ("Kompetenzkonflikt"; Nyhart, 1995, p. 263). There was apparently no equivalent conflict in Britain.

¹¹ T.H.Huxley was a powerful influence throughout British science (Desmond, 1989, 1994, 1997), both in his scientific publications (e.g., Huxley, 1849, 1875) and in the mapping of the careers of the next generation of biologists. Lankester and Foster had been teaching assistants under Huxley in undergraduate summer schools (Bowler, 1996, p. 36). On Foster's close relationship with Balfour, see Preface to Foster and Balfour, 1883; 1884, pp. 1-24; Blackman, 2007; and with Dohrn, see: Nyhart, 1995, p. 258; Bowler, 1996, pp. 160-161. The "Cambridge School of Animal Morphology" (Ridley, in Horder et al., 1985) was part of the Cambridge "school of physiology" led by Foster (Geison, 1978). Blackman (2007) explains the departmental structure. "Physiology" encompassed histology and aspects of morphology (for a late example, see: W.H.Gaskell's "The Origin of Vertebrates", 1908). Sedgwick (Balfour's favourite student according to Bowler) later left Cambridge for Imperial College, London, where Joseph MacBride, the last unreformed Haeckelian, was his student. Sedgwick's position on recapitulation remained cautious (Sedgwick, 1894, 1910; see also MacBride, 1914, pp. 20-21). For an overview on British embryology, see: Ridley, in Horder et al. 1985; Hall, 2000. Balfour's work coincided with (and contributed to) (Hughes, 1959; Hall, in Laubichler and Maienschein, 2007)) the development of a number of new techniques in microscopy, which up to that point had limited



Fig. 2 Francis Maitland Balfour (by courtesy of the Archivist, Trinity College, Cambridge).

was building up a formidable reputation and influence on students (Richmond, 1997, 2001; Blackman, 2007). “The publication in 1885 (*sic*) of Francis Balfour’s great treatise on *Comparative Embryology* marked the first attempt to establish on a scientific basis our knowledge of the development of the animal organism” (Jenkinson, 1913, Preface). “A very distinguished name in the sphere of evolution has been won by Francis Maitland Balfour ...a ‘Treatise of Comparative Embryology’ ...was of unrivalled importance at the time” (Nordenskiöld, 1928, pp. 530-1). On receiving a copy of Balfour’s book Darwin wrote: “I am proud to receive a book from you, who, I know will some day be a chief of the English Biologists” (Foster and Sedgwick, 1884, p. 23).¹²

Balfour’s great two-volume survey of comparative embryology - covering the entire animal kingdom - was the first such comprehensive treatment to be published in any language: in a different league compared to von Baer and Haeckel’s earlier attempts. It is in a notably different style from anything Haeckel wrote (see, Churchill in Laubichler and Maienschein, 2007). It is overwhelmingly a documentation of the known facts in accurate, and well-illustrated detail, often based on his own observations. It contains very little speculation, new terminology or system building; the only exceptions are sensible chapters on the “ancestral form of the chordata”, on “the mode of origin and homologies of the germinal layers” and on a taxonomy of larval forms. There are no phylogenetic trees. Haeckel is not openly discussed, but his influence is everywhere in evidence.¹³ The

scope and precision (Oppenheimer, 1967, pp. 173-205; Churchill, in Horder et al., 1985; Hopwood, 1999, 2002). For an excellent overview of Balfour’s work, see Churchill, 1970.

¹² “Since Balfour’s day embryology has travelled far.... (H)ardly any serious endeavour has so far been made in this country to review the fresh data or to revise or enlarge the general conclusions drawn by Balfour” (Jenkinson, 1913, Preface). In fact the next comparable compendium on comparative vertebrate embryology came 25 years later; Hertwig’s remarkable multi-author “Handbuch” occupied 5032 pages (in German; it has not been translated) compared to Balfour’s 1091 pages, which also covered the invertebrates. The relatively short texts by MacBride (1914) and Kerr (1919) could hardly compete. “(I)n many recent reviews of the literature ...(on head segmentation)... the importance of the work of Balfour seems to me to have been somewhat underestimated” (Goodrich, 1918, Quart. J. Mic. Sci. 63, p. 2). The same is clearly true of his Treatise; it is hardly mentioned, for example, in Bateson (1894), Kerr (1919) or Needham (1931). There is no better measure of the disastrous collapse of the subject, and the morphological methods associated with it, that followed Balfour’s death.

¹³ “Ontogeny is the short and rapid recapitulation of phylogenesis, determined by the physiological functions of heredity (propagation) and adaptation (nourishment)” (Haeckel, 1866, Vol. 2, p. 300, as quoted by Churchill, in Gilbert, 1991a, p. 19). As this statement indicates, Haeckel was well aware (in

most explicit statement on his own position on recapitulation is as follows: “It has long been recognised that the embryos and larvae of the higher forms of each group pass, in the course of their development, through a series of stages in which they more or less completely resemble the lower forms of the group”. To which the following footnote was added: “Von Baer who is often stated to have established the above generalization... really maintained a somewhat different view. He held that the embryos of higher forms never resembled the adult stages of lower forms but merely the embryos of such forms. Von Baer was mistaken in thus absolutely limiting the generalization, but his statement is much more nearly true than a definite statement of the exact similarity of the embryos of higher forms to the adults of lower ones” (Balfour, 1880-1, Vol. 1., p. 2).

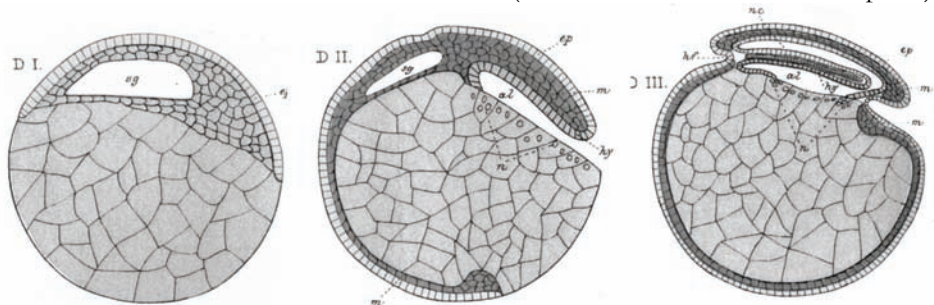


Fig. 3 An example representative of Balfour's attempts to show the comparability of early organizational features of embryos from across the entire chordate phylum. He identified, for example, the closing blastopore of the shark embryo with the amniote primitive streak (Balfour, 1880-1881, Vol 2, Fig 175). In this example he seeks to identify homologies in embryo forms by constructing a hypothetical intermediate type of embryo (here intermediate between shark and amphibian) at three critical stages. The labels include “segmentation cavity” (sg); “hypoblast” (hy); “cavity of alimentary canal” (al); “mesoblast” (m). (Balfour, 1874, Plate X).

partial answer to von Baer's earlier critique) that a simple recapitulation of adult forms was unable to account for all the facts; he recognized that a number of additional factors and deviations from strict recapitulation (named “caenogenetic”) needed to be taken into consideration (e.g., yolk structure, larval adaptations, relative shifts in time and space of embryonic parts; see Gould, 1977, p. 82; Churchill, in Laubichler and Maienschein, 2007). Balfour described such factors as “interfering”, Marshall as “falsifying” conditions (Marshall, 1893, pp. 29-31). The problem was always: how to distinguish non-arbitrarily between caenogenetic and genuinely recapitulatory features. Not only would the whole of development have to be accelerated or abbreviated (especially in metamorphosis of larval forms) to account for recapitulation; some stages may be dropped out altogether. Straightforward recapitulation does not explain the loss of organs during phylogenesis or organs reappearing as atavisms. Varying modes of gastrulation (especially by delamination) were a major challenge to the gastraea theory, which assumed invagination. Haeckel was a Lamarckian and a preformationist: for him, successively acquired embryo forms were the “mechanism of heredity”; the recognition of genes as the carriers of the products of previous generations would only later provide an entirely different perspective on inheritance. Balfour's careful approach is suggested in the following passage; “If the genealogical relationships of animals are to be mainly or largely determined on embryological evidence, it becomes a matter of great importance to know how far evidence of this kind is trustworthy. The dependence to be placed on it has been generally assumed to be nearly complete. Yet there appears to be no a priori reason why natural selection should not act during the embryonic as well as the adult period of life....” (Balfour, 1875, p. 207).

Balfour's cautiously critical, but sympathetic, stance is indicated as follows: "Since the theory of evolution became accepted as an established doctrine, the important bearings of Embryology on all morphological views have been universally recognised; but the very vigour with which this department of science has been pursued during the last few years has led to the appearance of a large number of incomplete and contradictory observations and theories" (Balfour, 1880-1, Preface, p. vi). (Fig 3)

Occasionally in history there are events of such decisiveness and magnitude that one can legitimately say that they "explain" subsequent events. One such is the death of Balfour, in a mountaineering accident in 1884, at the age of 30 (Blackman, 2004). "Embryology in Cambridge has never recovered from his untimely death" (Hughes, 1959, p. 16). He left behind a remarkably gifted "school" of researchers, many of whom contributed greatly to biology in succeeding years, but now they lacked the coherence and sense of direction that Balfour clearly possessed; they included D'Arcy Thomson (1860-1948), William Bateson (1861-1926), Raphael Weldon (1860-1906), John Budgett (1872-1904), Henry Osborn (1857-1935), John Graham Kerr (1869-1957), Adam Sedgwick (1854-1913), Arthur Shipley (1861-1927), Walter Heape, Richard Assheton (1863-1915), Joseph Lister, William Caldwell, Milnes Marshall (1852-1893).

There is no doubt that Haeckel's conceptual framework came under critical examination from the very start (Churchill, in Laubichler and Maienschein, 2007). But it was not easily discounted; after all Haeckel himself had carefully explained many of the more obvious senses in which literal repetition of adult forms was not possible.¹⁴ To quote one of Balfour's most astute students: "The more extensive knowledge which we have regarding embryological phenomena to-day serves on the one hand to confirm fully the truth of the general principle ... (of recapitulation)... and on the other hand to indicate how its working is interfered with by various disturbing factors" (Kerr, 1919, p. 490). In his textbook "*Vertebrate Embryology*" Marshall - in many respects Balfour's most accomplished successor - spells out systematically the ways in which literal Haeckelian recapitulation is "disturbed" (Marshall, 1893, pp. 29-31), but it is clear that he is arguing from a position that, fundamentally, accepts the reality of recapitulation (p. 24-33). Sedgwick, who succeeded Balfour in his post at Cambridge, is rather less clear; in a paper in 1894 he argues strongly against von Baer but leaves his views on Haeckel ambiguous.¹⁵ By 1894 Bateson argued that "It will, I think, before long be admitted that ...(the general proposition) ...that in the study of Development...(we may see)...the exact lines of Descent of particular forms... has failed" (Bateson, 1894, p. 8).

Perceptions of the situation as seen from outside Britain are interesting. E.B. Wilson reported "a revolt against the recapitulation theory which has assumed

¹⁴ see also FN 13.

¹⁵ see also FN 11.

formidable dimensions, especially in England, where within the year one leading morphologist has declared that “von Baer’s law falls to the ground” (Wilson, 1895, p. 105). “There can be no doubt, I think, that this...is leading to a distaste for morphological investigations of the type represented, for instance, by Balfour and his school, while the brilliant discoveries of the cytologists and experimentalists, supplemented by speculations of the Weismannian type, have set up a new tendency that gathers in force from day to day. ...No candid morphologist can deny that the responsibility for the present degradation of pure morphology must on the whole be laid at the door of speculative embryology, and is the result of too exclusive and indiscriminating a faith in the embryological criterion of homology and the recapitulation theory” (Wilson, 1895, p. 104).



Fig. 4 John Wilfred Jenkinson.

2. Searching for alternative approaches to embryology

Haeckel’s promotion of the notion of recapitulation coincided in time with a burgeoning of biological research generally; carried along on the basis of new techniques and the increasing understanding of the experimental method, biological research was becoming a major enterprise involving large numbers of professional, university-based scientists. Application of rigorous experimental methodologies within biology was being refined by such figures as Helmholtz, Pasteur, Roux, Bernard, often based on new instrumentation brought in from the physical sciences. Early steps towards a mechanistic, reductionist approach to living systems were emerging from mechanics, chemistry, histology, and cell theory. Biology was beginning to splinter into specialist sub-disciplines (Rainger et al., 1988).

The emerging discipline of *Entwicklungsmechanik* (experimental embryology) was initially almost entirely driven in Germany by ex-students of Haeckel, e.g. Roux, Driesch, the Hertwig brothers. British biologists were, by comparison, notably slow to take up the new approach to embryology, and Bateson’s resistance to the chromosome theory of genetics then emerging, especially in the USA, is probably typical of British attitudes to reductionism, cell theory and the structural basis of genetics at that period.¹⁶ The first generation of

¹⁶ On the complex history of early genetics in the UK, see: Coleman, 1970; Kevles, 1980; MacKenzie, 1981; Cock, 1983; Richmond, 2001; Cock and Forsdyke, 2008; Schwartz, 2008. Pioneering British contributors included Bateson (whose thinking in many respects paralleled D’Arcy Thompson’s (Newman, in Laubichler and Maienschein, 2007)), Garrod (“Inborn Errors of Metabolism”, 1923) and Pontecorvo (whose research paralleled the key work on the one gene-one enzyme concept of Tatum and Beadle). In the USA (cf. FN 2) genetics evolved rapidly: “No other field in biology has within recent years yielded such far-reaching and important results as the field of genetic work ...T.H.Morgan, in 1916 felt justified in stating: ‘I venture the opinion that the problem of heredity has

embryologists who could be said to have begun experimental approaches was led by Jenkinson (1871-1915) in Oxford and Assheton in London. (Fig 4) Both lost their lives in World War I alongside Geoffrey Smith, tutor to Julian Huxley. Jenkinson's two books, "*Experimental Embryology*" (1909) and "*Vertebrate Embryology*" (1913) show the potential that had been lost, as does Assheton's "*Growth in Length*".¹⁷ Again, in these books, Haeckelian speculation is avoided; an almost mathematical or geometric rigour is being sought wherever possible. One survivor of the war in particular, Julian Huxley, would carry over the tradition of allometry opened up by Smith (Churchill, in Huxley, 1993) and would soon become the leading British embryologist of the time. The account of evo-devo being given to Oxford undergraduates by Huxley's head of department, Goodrich (1868-1946), though critical, was still basically Haeckelian (Ridley, in Horder et al., 1985). (Fig 5)

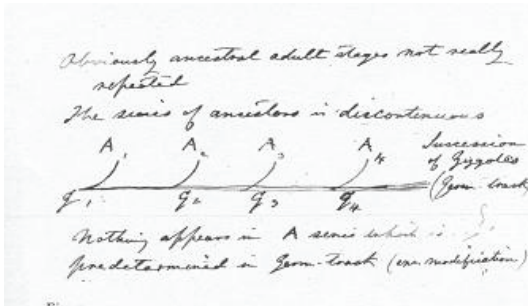


Fig. 5 Diagram included among notes for a student lecture in Oxford given by Goodrich, around 1917. It is making much the same point as Garstang (Fig 7). (From Ridley, in Horder et al., 1985).

been solved" (Mohr and Wriedt, 1919, p. 5). The success of Morganian genetics in the USA may help to explain the rejection of Goldschmidt's (*Entwicklungsmechanik*-style) physiological genetics (see, Gould, in Goldschmidt, 1982; Richmond, in Laubichler and Maienschein, 2007).

¹⁷ In addition to the deaths of Jenkinson, Smith and Assheton in WW1, Budgett died from a tropical disease acquired on a field trip (Kerr, 1907; Hall, 2001). Weldon, who took over from Lankester at Oxford (1899-1906), died aged 42. Marshall died, aged 41, as the result of a mountaineering accident. Geoffrey Smith, who taught Huxley, saw the problems as follows: "The doctrine that animals in the course of their development pass through or recapitulate the stages of their ancestral history.....has given rise to as much controversy as any biological theory. Von Baer, who is generally held responsible for this doctrine, did not enunciate it in this form"; "(T)he extension of this generalization to mean that the developmental stages represent actual adult animals, ...is open to very grave objections and is indeed only partially true in a few cases"; "it cannot be denied that embryonic and larval histories often throw a quite unique light upon the relationship of adult animals, which could not be guessed in any other way." (Smith, "Primitive Animals", 1911, pp. 58-9)). By 1924 Goodrich would write (Goodrich, 1924, pp. 145-6): "Haeckel's famous 'Biogenetic Law', ...not only captured the popular imagination, buthas for half a century greatly influenced embryological research, and has perhaps done more to delay the progress of sound views on phylogeny than any other modern speculation". Jenkinson (1909) was mainly concerned with standard *Entwicklungsmechanik* themes, but starts with an analysis of types of morphogenetic cell movement, which he relates to His in the following way: "The assumption by the cells of their definitive form, is only achieved after many changes have taken place in the position of the parts relatively to one another. ... (I)n 1874, His compared the various layers of the chick embryo to elastic plates and tubes; out of these he suggested that some of the principal organs might be moulded by mere local inequalities of growth. ...This analysis, however, deals only with the foldings of flat layers, and must be supplemented by a more exhaustive catalogue of the processes concerned in ontogeny, such as that more recently suggested by Davenport" (Jenkinson, 1909, pp. 3-4).

(i) D'Arcy Thompson and allometry

One outstanding product of the Balfour school was D'Arcy Thompson. He introduced a remarkably new and imaginative approach to the problems of biology in his *"On Growth and Form"* (1917; 2nd ed. 1942).¹⁸ One feature of this classic book is that it deals with the causality of growth and biological shape - its general theme is how biological systems acquire their morphological forms - while at the same time making almost no mention of embryology. Although it contains many diagrams, none is of an embryo above the stage of blastula formation. Thompson's apparent lack of interest in embryology or *Entwicklungsmechanik* can be measured by his failure to cover the Roux/Driesch preformation/epigenesis debate - in either edition of the book - or Spemann's organizer (in the second). Thompson seeks to explain biological form as the result of physical (especially mechanical) forces; his ideal was to encompass morphology in mathematical terms. His suspicion of matters of phylogeny and taxonomy (and even Darwinian evolution) is made clear, if only briefly. His concern is to show that form can be explained solely and completely in terms of forces operating in the here-and-now, rather than in evolutionary time. In the particularly influential and suggestive penultimate chapter, he presents his method of transforms (see Fig 6).

¹⁸ On D'Arcy Thompson and the impact of "On Growth and Form" (1917; second edition, 1942), see: Olby, in Horder et al., 1985; Horder, 2002a; Keller, 2002; Horder, 2005 and references therein. The book is so idiosyncratic that the exact nature of its influence is hard to define. It is probably useful to separate Thompson's penultimate chapter on transforms (which have an instant and dramatic appeal through the diagrams (Fig 6)) from the rest of the book. Thompsonian transforms appear to be offering a theory of evolutionary morphological change. Yet these are, at best, merely descriptive devices concerning adult forms; they have no basis in causal or even descriptive embryology and may actually be little more than very suggestive metaphors. While his concept of transforms remains particularly problematic (Horder, 2002a) D'Arcy Thompson's legacy in allometry remains secure (cf. FN 32). Huxley (1932) and Gould (1977) dedicate their books to him. Needham (1931) perhaps used him as a "model" (his book could almost be seen as the chemistry-inspired counterpart to Thompson's physics-inspired text). Thompson's influence is clear in Goldschmidt (1982) and Waddington (1956, 1962). Wolpert (in Waddington, 1970) also refers to Thompson, as do structuralists even now (Webster and Goodwin, 1996; Newman, in Muller and Newman, 2003). Olby (in Horder et al., 1985) identifies the way in which Thompson's approach anticipated and encouraged the development of a concern for macromolecules in Cambridge which was the lead up to the post-war development of cell biology (Bechtel, 2006) and the molecular revolution. The influence of D'Arcy Thompson's speculations is presumably in part explained by their apparently rigorous grounding in physics and maths, the Cambridge paradigms of good scientific methodology.

Despite his unreserved admiration of Thompson's book, Huxley was cautious in discussing the transforms; "The diagram, however, also illustrates the serious limitations of the method" (Huxley, 1932, p. 105); "the coordinate method, while of the utmost importance as affording a graphic and immediate proof of the need for postulating regularities in the distribution of growth throughout the body, is of little use for detailed analysis" (Huxley, 1932, p. 106). Reading between the lines, his holistic approach to morphological structure made Thompson skeptical of the concept of homology of specific structures, and therefore of taxonomy; likewise of genetics, Darwinian evolution and the tracing of phylogenies. He is seemingly indifferent to the importance of the vast data sources of comparative anatomy. Thompson's motivation may well go back to the approach first hinted at by His; both sought to explain biological structure in terms of physics and mathematics (Picken, 1956, 1960).

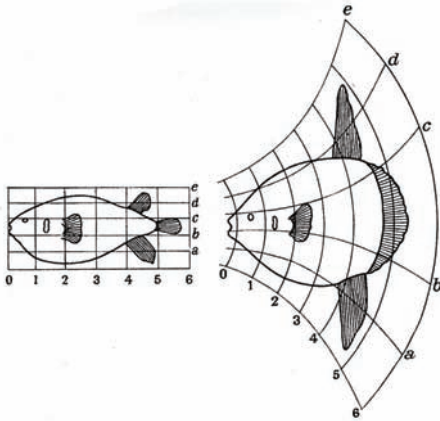


Fig. 6 An example of D'Arcy Thompson's transform concept, in this case showing how the morphologies of two species of fish (*Diodon* on left; *Orthogoriscus* on right) might be adequately accounted for through a process of coordinated geometric deformation. (From "On Growth and Form", 1917, Figs 381-2).

Perhaps the most important immediate outcome of Thompson's book was the increased impetus it gave Julian Huxley to further his interest in what would become known as allometry.¹⁹ This resulted in his classic "Problems of Relative Growth" (1932). Here Huxley was able to explain relatively complex changes in morphology across related species in terms of differential growth rates in parts of the embryo ("growth-gradients"). He argued that these were controlled by "rate genes", a concept that had emerged (possibly under the influence of Goldschmidt (Richmond, in Laubichler and Maienchein, 2007) from his earlier genetic work on *Gammarus* eye colour development (Ford and Huxley, 1927). In his 1932 book Huxley discusses recapitulation sympathetically (pp. 237-240). As he had put it in a

¹⁹ Julian Huxley's breadth of scientific interests - as befitted the inheritor of the Darwinian mantle - is so extensive (ranging from ecology, animal behavior, through endocrinology and growth-gradients in embryology to the study of rate genes) that he and the real focus of his objectives are hard to characterize; see: Baker, 1976; Churchill, in Keynes and Harrison, 1989, in Huxley, 1932/1993; Waters and van Helden, 1992; Dronamraju, 1993. Geoffrey Smith probably influenced Huxley towards allometry (Ridley, in Horder et al., 1985; Churchill, in Huxley, 1932/1993), but even Darwin had been thinking along such lines (Ghiselin, 1969, pp. 127-8). In the debates of the 1920s as to the relative role of genes, cytoplasm or external factors in development Huxley initially minimized the former (Wells et al, 1931); he continued to emphasize epigenetic plasticity in embryogenesis (as a direct explanation of adaptation). Huxley's early work (with Ford) on "rate genes" parallels the better known work of Goldschmidt and Schmalhausen (Gilbert in Adams, 1994; Richmond, in Laubichler and Maienchein, 2007). He was closely linked to Ford's work on ecological genetics (Hooper, 2002). His involvement in taxonomy (Huxley, 1940) was the result of the growing recognition of the difficulty of defining the "species" concept and the nature of the actual process of speciation (e.g. microevolution). His 1942 book, which first introduced the term "The Modern Synthesis", was an extension of this discussion in the context of genetics. (The issues raised in Huxley's 1940 book can be seen to have led eventually to the revolution in taxonomy known as cladistics: Hull, 1988; Vernon, 1993) The origins of the Modern Synthesis in Britain probably differ somewhat from the USA, where none of the leading contributors were or had been embryologists (the nearest being Sewall Wright) (cf. FN 25). Having such broad interests, it is hardly surprising that Huxley was strongly motivated towards achieving synthesis across increasingly divergent sub-disciplines in biology. This is especially clear in his 1954 edited volume; "(I)n the field of evolution, genetics has given its basic answer, and evolutionary biologists are free to pursue other problems. The extension of embryological studies to cover the whole process of individual ontogeny has reminded us that in a very real sense ontogeny is a necessary part of phylogeny, and that evolution must take account of the way in which the processes of individual development are canalized." (Huxley, 1954, p. 4).

remarkably clear and complete overview of biology at that time (Wells et al., 1931): “Tens of thousands of animals do recapitulate the past during their development” (p. 224).

(ii) *Garstang and de Beer; heterochrony as a mechanism*

One of the ways in which embryologists tried to rescue the concept of recapitulation from the many inconsistencies being reported was to regard each anatomical organ or region as undergoing recapitulation independently in its own development, the timing of which may vary (through heterochrony) in relation to the overall timing of other organs (Gould, 1977). It was this sort of consideration that led to the elaborate and painstaking tabulation of equivalences of organ development across species, as provided by Keibel’s *Normalentafeln* (1897-1938) (Hopwood, 2007). Only one British author contributed to this ambitious project (Kerr in 1907), although Beard (1896) had already begun a similar exercise.

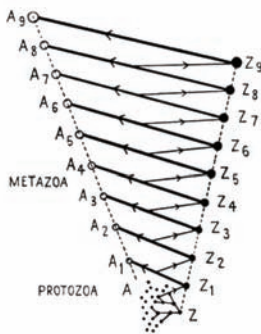


Fig. 7 Garstang’s way of depicting his cardinal counter-argument to Haeckel’s proposition that phylogeny is the “mechanical cause” of ontogenesis. Here Garstang shows how the reverse is true; adults of a phylogenetic series (A 1-9) are the products of their embryologies (lines linking Zs to As) and of their genomes (i.e. zygotes, Z 1-9). Moreover, the intervening processes of embryogenesis are each unique (because they start from a new zygote) and unconnected with ones earlier in the evolutionary series; they are not recapitulating features of ancestors. (The diagonal lines arrowed to the right indicate genome changes between evolving generations) (From Garstang, 1922, Fig 1).

A clear landmark in changing attitudes to recapitulation was a short book by Gavin de Beer, a pupil of Huxley, first published as “*Embryology and Evolution*” in 1930.²⁰ De Beer expressed his aims clearly enough in the following terms: “The

²⁰ On de Beer, see: Barrington, 1973; Brigandt, 2006; Horder, 2006. His interests followed Huxley’s closely until the late 1940s. His debts to Goodrich are made clear in de Beer, 1938, 1947. De Beer’s interest in heterochrony derives directly from Haeckel (Horder, 2002b). In part de Beer’s motivation for writing his 1930 book was probably to engage and rebut the latter-day, combative recapitulationist, Joseph MacBride (Churchill, in Laublichler and Maienschein, 2007). Since MacBride’s early attacks, de Beer’s book has rarely been reviewed or criticized: but see comments by Holmes, 1944; Crowson, in Barnett, 1958 and Lovejoy, in Glass et al., 1959, Chapter 13. The book influenced Shumway (1932) to write a largely supportive review of recapitulation (which in turn led to Holmes’ (1944) excellent review); Haldane (1932) also took up his ideas. (In his 1931 book Needham reviewed Garstang in detail but hardly mentions de Beer) What de Beer described as a mere “essay” (only 116 pages long) is commonly taken to be the definitive dismissal of Haeckel’s ideas. But, more accurately, he accepted that recapitulation could occur under certain circumstances: he saw it as a “half-truth” (De Beer, 1938, p. 57); it contains a “germ of truth” (p. 58). Two of his eight categories of deviations from Haeckelian recapitulation actually entailed Haeckelian recapitulation (see Fig. 8). Other than brief mentions of rate genes, he says little about genetics: his evidence is largely morphological in type. His examples, following Garstang (1922), are mainly from invertebrates, although he himself was a vertebrate embryologist. Larval forms (common among invertebrates) pose the greatest possible challenge to Haeckelian recapitulation; they bear little structural relation to the later adult and point to the potential for caenogenetic intercalations midway through development.

present essay is the outcome of a simmering revolt which has occupied me ever since the disillusionment which followed the realization that the theory of recapitulation was not all that it was claimed to be” (De Beer, 1930, Preface). “I made an attempt to show that after rejecting the theory of recapitulation, a much better synthesis could be made of our knowledge of embryonic development and evolutionary descent, opening up new fields for observation and co-ordination of studies in embryology, genetics, and evolution” (De Beer, 1958, Preface). Much influenced by the earlier work of Garstang based on marine larvae.²¹ (Fig 7) De Beer collected together and classified eight types of deviation from the Haeckelian ideal of recapitulation. Garstang’s idea of paedomorphosis in particular was the precise opposite of Haeckelian recapitulation. De Beer’s intention was presumably much as he stated it, but in his treatment of the subject he had highlighted one particular aspect of developmental change that seemed to underlie evolutionary change generally, namely “heterochrony”. (Fig 8) In his account this operated almost as a “mechanism” (with Huxleian concepts such as growth gradients, rate-genes, neoteny controlled by hormones, etc, in mind). De Beer’s book was widely taken to have laid down the scientific arguments that disposed of recapitulation more or less definitively. Through successive editions (which were hardly changed at all), it remained, under the new title of *“Embryos and Ancestors”*, the standard treatment of the subject until 1971.

De Beer’s book is difficult to read and evaluate; his arguments are more clearly summarized in de Beer, 1938. De Beer recognizes the notion of “repetition” (cf. FN 7) and Chapter 15 is devoted to it; “(T)he characters which appeared in the ontogeny of the ancestor tend to reappear in the ontogeny of the descendant” (De Beer, 1930, p. 101). But, confusingly, this central notion remains largely hidden; it is left to the end of the book, presumably because de Beer was merely taking it for granted in the earlier sections. The unfortunate effect is that the whole of the book’s emphasis is on heterochronic deviations at the expense of this core aspect of embryo recapitulation.

²¹ On Garstang, a product of the Oxford zoological school, see: Garstang, 1966. “(The Biogenetic Law) ...has inspired and still inspires much good work in Palaeontology, but, as a working hypothesis in Embryology, is admitted to have evoked little but controversy and confusion. This history alone renders it probable that the law is a mixture of sound and questionable elements, but the two have never been satisfactorily disentangled” (Garstang, 1922, p. 81); “As the old law was essentially morphological, I exclude from present consideration all bionomical.. (i.e. genetic)... and aetiological... (i.e. selection theory)... questions not directly involved” (Garstang, 1922, p. 81). Darwin’s work on barnacles had raised questions about the significance of larvae (Bowler, 1996, pp. 152-5, 198-200). In Garstang’s key paper (Garstang, 1922) his argument concerned primarily the question of whether marine invertebrate larvae (Young, 1990) represent ancestral forms (as initially urged by Müller, in “Für Darwin” (1864), and as largely endorsed by Balfour (1880-1)) or are the result of special adaptation (and even convergence) during this transitional development stage (as an example of caenogenesis). Garstang was struck by the “degenerate” nature of adult stages, which would conflict with recapitulationist predictions. Much of the impact of Garstang’s arguments (some anticipated by Lankester, 1890, and Sedgwick, 1894) came from the inference that a caenogenetic interpolation of a larval phase in the life history of an organism could be a route towards generated Bauplans for entirely new phyla - he named this mechanism “paedomorphosis”. This idea was often reiterated later by de Beer (e.g. as “Peter Pan” evolution).

(iii) The UK approach to Entwicklungsmechanik

The discovery of the organizer by Hans Spemann in 1921 (published in 1924) was rapidly recognized in Britain as a development of profound importance (Horder, 2001). It was a discovery that, when properly understood, finally resolved the classical quandaries of embryology. It showed that the entire pattern of the emerging embryo was subject to “regulation” and therefore that “preformation” was not a significant consideration - the embryo had to emerge on the basis of “epigenetic”²² mechanisms alone²³ - and it opened the way to a complete account

²² In past usage the term “epigenetic” covered both influences on development external to the organism and internal ongoing developmental factors above - or as contrasted with - the genetic level. For such usages, see: Chapter 13 of Huxley and de Beer, 1934; Goss, 1964, 1978. Now these considerations (reviewed in West-Eberhard, 2003; Gilbert and Epel, 2008) are addressed under a new terminology; e.g. “phenotypic plasticity”, “developmental plasticity”, “ecological morphology” (for history, see: Hall et al., 2004) These themes have in turn been closely related to “neo-Lamarckianism”, the Baldwin effect and genetic assimilation (Waddington, 1953a; Blacher, 1982; Weber and Depew, 2003). They have been strongly promoted by evolutionary psychologists (e.g., as “developmental systems theory”). “The literature on phenotypic plasticity has never been easy” (Via et al., 1995, p. 212). In recent times its meaning has changed; it now refers to molecular mechanisms modifying gene expression; “the prevailing emphasis now is on the regulatory mechanisms of gene activity, and new definitions of epigenetics are framed in the vocabulary of genetics....This has effectively removed the problem of embryology from generation from the discussion of epigenetics.” (Muller and Olsson, in Hall and Olson, 2003, p. 117).

For embryologists the all-important concept of epigenesis (which is to be contrasted with “preformation”) derives out of the following considerations;

(i) The problem of how to relate genes and development starts with a quandary that has been increasingly clear to experimentalists from at least the time of Weismann, namely that the (same) genetic endowment is complete in all the cells of a given organism. The issue then arises: how are different genes selected for expression in different parts of the embryo? To argue that this process is controlled by other genes leads to an infinite regress and begs the question of what is the basis of the selection. (Recent versions of this circular position are models that appeal to “regulatory”, “selector” or “control” genes). “Plasmagenes” (cf. FN 39) are no explanation because they themselves have to be explained.

(ii) To appeal to cytoplasmic factors segregated into different cleavage cells (factors often assumed to be built into the egg) offers only a limited solution: it is limited by the degree of spatial elaboration of those factors (usually assumed to be small) and has to account for differential gene expression in later added generations of cells. The issue was made redundant, at least for vertebrates, by Spemann. The organizer phenomenon proves (through the fact of embryonic “regulation”) that cells throughout the embryo differentiate (irrespective of their clonal origins from the egg) as the result of a signal from elsewhere in the embryo, i.e., from other cells.

(iii) The above two starting assumptions beg the further question of how the embryo builds up its full morphological complexity while at the same time growing and acquiring new cells, which means that diversity of position definition must be a cumulative property. (Each new cell is either totipotent (not just genomically totipotent but, as regeneration implies, in all respects) or shares its mother-cell’s already restricted potential)

(iv) Spemann’s work established two fundamental facts; (a) that up to gastrulation stages all cells in the vertebrate embryo are effectively totipotent, (b) that the solution to the problem of elaboration of organization from this essentially un-structured starting point lies in the “epigenetic cascade” (cf. FN 23). It is not enough just to say that embryogenesis is “epigenetic”: to appeal to “epigenetic factors” is mere vague gesturing unless these factors are defined.

²³ The basic mechanisms of epigenesis (cf. FN 22) became finally established by the Spemann school through the discovery in amphibian embryos of “embryonic induction” (first recognized in the initiation of lens formation under the influence of the eyecup) and the organizer. The organizer, which starts and effectively controls the entire developmental process, is the small region of the early

of the developmental laying-out of morphology and the experimental analysis of the nature of the responsible epigenetic factors based on induction and morphogenetic movement (Horder, 2001). Huxley published the first English-language account of the discovery in *Nature* in 1924.

Spemann's discovery caused British embryologists to adopt a similar experimental approach to embryology, though it was to prove short-lived. Around 1925 Huxley made a brief experimental attempt to examine the organizer as a form of gradient. By the late 1920s the subject was taken up in Cambridge by Conrad Waddington (1905-1977), who was soon to begin a collaboration with Joseph Needham (1900-1995)²⁴, already a strong campaigner for embryology, though very

embryo at the site of the invaginative movement of cells that constitutes "gastrulation" (the dorsal lip of the blastopore). This infolding of cell sheets creates the gut cavity and involves the whole extent of the future anatomy, from future anus up to future mouth. As a result of the morphogenetic tissue movement process that gastrulation primarily is, new cell juxtapositions are set up which allow the first inductions to occur; the invaginating gut epithelium causes (through a local inductive interaction with overlying ectoderm) the formation and positioning of the nervous system. By the late 1930s an elaborate and experimentally well-founded concept of an epigenetic cascade had been established; the gradual build up of organizational complexity could be explained in terms of a succession of inductive tissue-to-tissue interactions, the positioning and timing of which are, in each case, the result of prior morphogenetic juxtapositioning of the tissues involved (Saxen and Toivonen, 1962). Thus, the eye-cup cannot induce the lens until it itself is formed as the consequence of neural induction, itself the result of earlier gastrulation.

The collapse of the Spemann tradition in experimental embryology is analysed in Horder, 2001. The biochemical approach presupposed a simplistic view of the causality of inductions (i.e., as a single, instructional chemical signal); its failure is usually taken to be the main source of disillusionment with the Spemann research programme. One effect of the collapse was that it reinforced an emphasis on Spemann's already favoured notion of "fields"; how this ultimately vacuous concept emerged through a complex chain of experiments and arguments is detailed in Horder, 2001. In his original explanation of the organizer phenomenon Spemann envisaged two different mechanisms; a direct induction (as described above) and also the spreading action of a "field". Spemann knew, in general terms, that tissues underwent a simple, one-off folding in at the blastopore, but he almost certainly did not realize that they actively and continuously migrate from outside to inside at the dorsal lip. Only later with Vogt's work, published in 1929, was this first clearly revealed. Spemann's poor understanding of gastrulation explains the "error" in his thinking discovered by Hamburger (1988): most significantly, it would potentially explain why he favoured field explanations as opposed to purely inductive ones.

The concept of induction has recently become modified: as a result primarily of reliance on simplified model experimental systems, it has become merged with the concept of gradients. This obscures the distinctions between PI (positional information)- and induction- based theories of epigenesis; textbooks frequently describe both theories without recognizing their underlying incompatibility. The causation of tissue differentiation by local inductions has been demonstrated endless times throughout the embryo using only the classical surgical manipulations of experimental embryology: it is unnecessary, as Spemann's work shows, to know anything about the chemical/molecular signalling involved in order to prove inductive causality. Moreover, the second element in epigenetic cascades - tissue morphogenetic movements - is so fundamental and obvious a feature of all embryos that it is beyond questioning. "In future no account of our embryological knowledge can be considered well balanced unless it includes an adequate discussion of our growing understanding of the dynamic(e.g. morphogenetic movements) ... and causal ...(i.e. induction)... aspects of the phenomena." (Waddington, 1952, Preface).

²⁴ On Needham, see: Haraway, 1976; Witkowski, 1987; Abir-Am, in Gilbert, 1991a; Winchester, 2008. On the influence of Hopkins, see: Needham and Baldwin (1949). In Needham's "Chemical Embryology" (1931) the following numbers of citations are listed in the index; Thompson, 10;

much from a biochemist's angle. Recapitulation had been a significant theme in his massive "*Chemical Embryology*" (1931) (e.g. pp. 1629-1647). In 1934 Huxley and de Beer collaborated in writing an influential textbook, "*The Elements of Experimental Embryology*", which was largely aimed at describing the German findings to an English-speaking audience, explaining their implications, and promoting Huxley's preferred interpretation in terms of metabolic gradients and fields. Throughout the 1930s, as he had already anticipated in his 1931 book, Needham conducted an intensive search for the chemical nature of the organizer effect in amphibia, assisted by Waddington who was also pioneering parallel studies in the avian embryo.

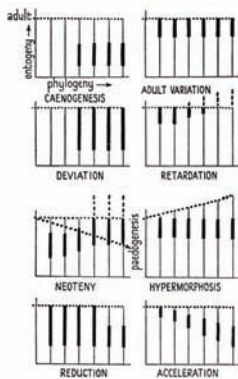


Fig. 8 De Beer's diagrammatic representation of his eight types of heterochronically varying relationships between ontogeny and phylogeny. The vertical lines represent embryonic development (running bottom to top); progressive changes during evolution are shown from left to right. The thick black denotes evolutionary novelties (i.e. a changing timing of events in ontogeny). "Acceleration" shows Haeckelian "pressing back" of the adult phase of an ancestor into earlier embryonic stages in descendants. "Hypermorphosis" shows a similar Haeckelian "recapitulatory" effect. "Neoteny" is (like paedomorphosis) the opposite of Haeckelian acceleration. (From de Beer, 1940, Fig 1).

Increasingly, as the ambitions for a chemical understanding of the organizer collapsed (Horder, 2001), the Cambridge group sought for new approaches to biological thinking, in which embryology was often used as an exemplar. One manifestation of the recognition of the importance of the new developments in embryology, tempered by unease as the problems began to accumulate through the 1930s, was the mainly London- and Cambridge-based "Biotheoretical Gathering", a discussion group that met between 1932-1938 (Abir-Am, 1987). Needham and Waddington were leading members. Huxley and de Beer seem not to have been included. Its initial agenda was perhaps best defined by Woodger's "*Biological Principles*" of 1929 and his 1930-1 review of the central problems of embryology, written in an over-elaborate, systematic style - founded on concern for the meaning and clarity of terminology and concepts, and aiming at the idealized rigour of maths, logic and especially set theory - that he had adopted from his excursions into philosophy. Woodger was primarily concerned with the problem of reductionism in relation to organicism; presciently he concentrated on the nature and status of genetics, while showing less interest in evolution. The fact that D'Arcy Thompson was such an influence on the Gathering (Abir-Am, 1987) is

Spemann, 27; Haeckel, 7; von Baer, 14; Balfour, 3-6. Axial gradients are cited 6 times and reviewed in a 24-page section; the organizer 7 times (reviewed in 10 pages). Fields are not indexed at all.

perhaps adequately explained by the way that he offered a rigorous methodology and reduction of biological organization to physics and maths (Olby, in Horder et al., 1985). Needham's "*Order and Life*" (1936) (dedicated to the Gathering) captures beautifully the approach they developed and the prospects that they now saw for a new reductionist approach to biology based on macromolecules and the newly arriving technologies for studying them. (Fig 9) Looking back over that period Needham mused that: "Embryology in particular has been theoretically backward since the decay of the evolution theory as a mode of explanation. Embryologists of the school of F.M. Balfour thought that their task was accomplished when they had traced a maximum number of evolutionary analogies in the development of an animal. ...But this strictly evolutionary dominance in embryology did not last on into the twentieth century. The unfortunate thing is that nothing has so far been devised to put in its place" (Needham, 1943, p. 158).

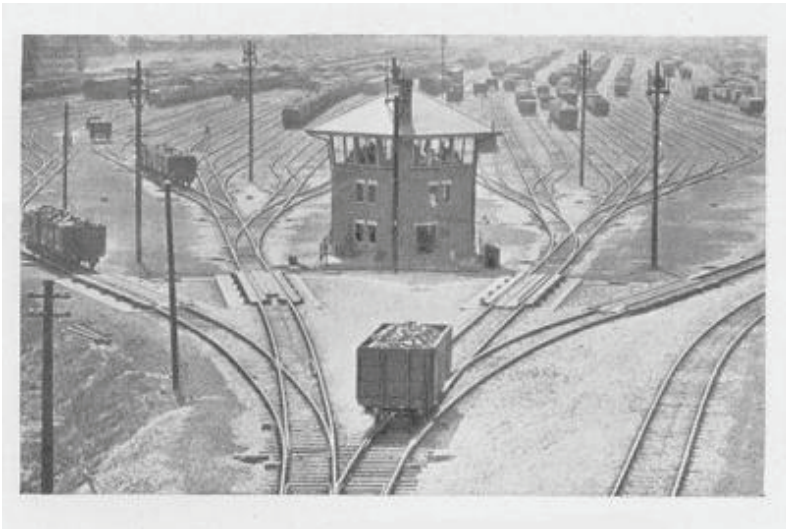


Fig. 9 "Whitemoor Marshalling Yard, L.N.E.R". Waddington used this as a mechanical analogy to illustrate the epigenetic cascade. "The first point, which you see just in front of the nearest two trucks in the picture, is the primary organization centre and shunts off one set of trucks to the left, to become skin, and another to the right to become neural plate". Needham used the same picture (Needham, 1936). This is an early version of Waddington's pictorial image of the "epigenetic landscape" (Yoxen, in Horder et al., 1985; Gilbert, 1991b). (From Waddington, 1935, Fig 25)

(iv) *Embryology's "dark age"; the rise of genetics and the coming of the Modern Evolutionary Synthesis*

Research in the classic tradition of evolutionary morphology had not entirely ceased. Indeed some of its highest achievements were produced during the 1930s,

for example the extraordinary gathering together and ordering of data of Goodrich's "*Studies on the Structure and Development of Vertebrates?*" (1930) or de Beer's "*The Development of the Vertebrate Skull*" (1937) (Waisbren, 1988). Being mainly considerations of adult comparative morphology in the light of descriptive embryology (but free of the recapitulation straightjacket) and wary of using germ layers as evidence of homology (see discussions in de Beer, 1937) or evidence from experimental embryology, these studies largely avoided phylogenetic or taxonomic issues. Both take up Balfour's theory of head segmentation as a key theme, for example in the application of homology in embryogenesis.

However, during the 1930s a number of trends converged powerfully within biology that would marginalize embryology. It was a period of rapid conceptual change. The most marked trend was a resurgence of evolution theory, after a period of neglect and doubt (Bowler, 1988), driven prominently by the achievements of population genetics (i.e., the work of Fisher, Ford and Haldane).²⁵ This coincided with an increasing recognition that the embryo was the product of genetic factors, rather than cytoplasmic (Sander, in Horder et al., 1985). While both fully aware of the claims of the embryologists, Bateson (1922) and Haldane (1932) had started to map out a general genetic approach to evolution. The culmination, in 1942, was Huxley's "*Evolution: The Modern Synthesis?*", the leading statement and summation of the British approach to integrative trends also occurring in the USA.

²⁵ "(P)erhaps the most astonishing aspect of the evolutionary synthesis was the rapidity with which it spread through most countries except France. Several conferences on evolution had been held in the 1920s and early 1930s....but all such meetings ended in virtually total discord". (But with regards to the Princeton Conference of 1947); "If such a meeting had been held fifteen years earlier there would have been bitter argumentsNothing of the sort happened at Princeton" (Mayr, in Mayr and Provine, 1980, p. 42). The standard historical account of the Modern Synthesis (Mayr and Provine, 1980) has recently been disputed (Love, 2003; Amundson, 2005; Levit and Meiser, 2006). In the British manifestation of the Synthesis traditional macroevolutionary themes of comparative anatomy, phylogenesis and taxonomy (Huxley, 1940), all revolving around issues of homology (Brigandt, 2003), were still important alongside new understanding of microevolution based on population genetics - particularly for Huxley and de Beer, less obviously for Waddington. De Beer's (1930) concern with taxonomic classes (linked to his interest in paedomorphosis as the basis for evolution of new phyla (cf. FN 21) is evident in his Table on p. 89. Discussions of homology increasingly pinpointed the uncertain basis of embryological criteria of homology (i.e., germ layer derivation of structures); e.g. by Oppenheimer (1940) (Oppenheimer, 1967, pp. 256-294) and by de Beer (in De Beer, 1937; De Beer, in Huxley, 1940). In 1951 de Beer added new chapters on homology to the new edition of his 1930 book.

Huxley's inclination was again and again to seek integrative linkages across diverse aspects of biology (cf. FN 19). I have pointed to the role of Huxley's embryological background in his 1942 Synthesis text (Horder, 2006). Huxley's way of conceptualizing embryogenesis was one, crucial, aspect of the way in which he achieved the integration of the Modern Synthesis. His embryological assumptions made it possible for him to neglect the detailed complexities of embryonic development - they were replaced by abstractions such as growth-gradients, rate genes and allometry - while also allowing him to explain recapitulation and macroevolutionary trends, and to successfully account for orthogenesis. Whatever doubts Huxley retained about Haeckelian themes, de Beer's 1930 coup-de-grace against recapitulation made it easier for him to leave them behind. Throughout his writings Huxley rarely mentions heterochrony (in which, indeed, he had been involved through his early studies of neoteny in axolotl) despite his close collaborations with de Beer; but allometry and heterochrony were in many respects interchangeable (cf. FN 32). For other perspectives on the period of the Synthesis in Britain, see Vernon, 1993; Hooper, 2002.

In the shadow of Darwin and his grandfather, T.H. Huxley, Julian Huxley had always centred his many research interests around the theme of evolution. In a typically compendious and wide-ranging synthetic treatment, Huxley shows how all the phenomena of evolution can be explained in Darwinian terms and how genetics can potentially provide an adequate basis for them.

These trends in general biology were emerging at precisely the time when a sense of deep pessimism descended on the experimental embryologists. This was largely the result of the complexities emerging in the understanding of the organizer, particularly damaging being the dashing of the high reductionist hopes of explaining it in chemical terms. Saxen and Toivonen (1962) characterized the mood of the 1940s as “depressed and inactive”. The efforts of the Cambridge chemists came to nothing and the disillusionment was such that they left the field of embryology; by 1938 Needham had given up any active interest in embryology - and was to become the renowned historian of Chinese science (Winchester, 2008) - while Waddington left for the USA in 1938 to become a *Drosophila* geneticist (working with Dunn, Stern, Sturtevant and Dobzhansky). In 1934 Huxley had tied his perspectives on growth-gradients and rate genes to the organizer discovery; his diminishing interest in embryology thereafter perhaps reflects the general disgruntlement. De Beer shared in the awakening interest in phylogeny, taxonomy and evolution theory by writing a series of papers on homology. The Spemann school also disbanded; none of Spemann’s associates continued his line of work as such (Horder, 2001, p. 110). Despite the brilliance of the work of the Spemann school, embryology as a subject had, by the time of the Second War, descended into a barren “dark age” from which it only slowly recovered.

SOME INTERIM CONCLUSIONS

In this section I want to stand back and more closely identify the main features of the conceptual frameworks so far referred to and comment, in particular, on the historical influences and forces that might explain them.

(i) Attitudes to Haeckelian recapitulation

“The recapitulation episode offers a classic instance of the fashions that so frequently and pervasively sweep the sciences and doubtlessly most intellectual pursuits” (Coleman, 1971, p. 82). But the later decline of “Haeckel’s notorious ‘biogenetic law’ ” (Rasmussen, 1991, p. 51) is perhaps even more interesting and important. “Its collapse (was) so spectacular, that the entire subject became taboo” (Gould, 1977, p. 2). “Few scientific ideas have been responsible for so much confused and vituperative controversy. The underlying issues are still not generally understood” (Ghiselin, 1969, p. 122).

Haeckel came to be judged in harsh terms: “The historian finds sections in standard embryology textbooks that single out the biogenetic law for special attack” (Churchill, in Mayr and Provine, 1980, p. 114). “Embryologists as a community were eager to dispatch the biogenetic law in both its descriptive and causal meanings not once, not twice, but over and over again at the time when the modern synthesis was brought together by genetics and students of natural populations” (Churchill, in Mayr and Provine, 1980, p. 115). “He has been much disputed - now praised to the skies, now vilely abused. As a matter of fact, it is not at all easy to grasp the true value of his life’s work” (Nordenskiöld, 1928, p. 506). “For many years Ernst Haeckel’s name has been one of the most familiar of red rags” (Thomson, 1932, p. 158). De Beer refers to Haeckel’s “puerile notion”; “Seldom has an assertion like that of Haeckel’s “theory of recapitulation”, facile, tidy, but plausible, widely accepted without critical examination, done so much harm to science” (De Beer, in Barnett, 1958, p. 159). Oppenheimer refers to: “Such a silly invention as the *gastraea*” (Oppenheimer, 1967, p. 151). “The seduction of embryology by a fanatic who expressed himself even metaphorically in terms of magic represents a darker chapter in its history than any of its earlier or later retreats to mere metaphysics lacking such taint of the mystic” (Oppenheimer, 1967, p. 154). It is a common practice to hint at his scientific malpractice in distorting of evidence in his published diagrams.²⁶ It is striking how, even in distant retrospect and particularly as voiced and exemplified by historians, Haeckel has been able to generate real emotion. Haeckel’s personality in itself, rather than just the merits of his theory, has been an issue.

In the light particularly of Gould’s historical analysis, Rasmussen (1991) has asked: “What brought about (the) utter collapse of Haeckel’s once-mighty law?” (Rasmussen, 1991, p. 52). The demise of Haeckelian recapitulation coincided with (and may even have contributed to) a retreat from Darwinism (Bowler, 1988); they were closely associated, especially perhaps on the European continent. Gould (1977) offers several explanations, one being that it simply became “unfashionable” as part of the “revolt from morphology”. Gould seems to favour the idea that it became theoretically “untenable” (or was “disproved” (p. 202)) in the light of genetics and experimental embryology; he is less convinced that it became undermined by the accumulation of anomalies and internal contradictions. Rasmussen is mildly critical of Gould; he sees recapitulation theory continuing into the 1930s while *Entwicklungsmechanik* emerged in parallel as a largely separate enterprise. Both Garstang (1922) and de Beer (1930) used “internal” evidence to rebut Haeckel rather than new types of arguments from the laboratories, and Churchill (in Laubichler and Maienschein, 2007), in reviewing these various historical explanations, argues that use of internal evidence was the major factor.

²⁶ For accounts and assessments of Haeckel’s supposed adjustment of diagrams, see Richardson and Keuck, 2002; Hopwood, 2006; Richards, 2008. Haeckel was a skilled artist; his diagrams played a crucial role in his published presentations. On other factors shaping Haeckel’s reputation, see: Gliboff, 2008; Richards, 2008.

“(D)e Beer, like Garstang, was arguing for a rehabilitated morphology.” (Rasmussen, 1991, p. 79).

Not only is the vehemence of the attacks mounted against Haeckelian recapitulation remarkable: given such opposition, it is also remarkable that the concept remained influential in biology for so long. Its continuation as an actively discussed theory well into the 1930s was, no doubt, partly due to the fact that there was no other remotely comparable way to putting descriptive embryology into a broader biological framework. “(I)t (recapitulation) was not destined to be replaced by another theory treating heredity, development, and origins as part of the same problem. Rather, with the demise of this unifying theory, the combined approach it represented also died” (Rasmussen, 1991, pp. 51-2). But it would be more accurate to say that it *never* really disappeared. Its very notoriety as a famously “failed concept” doubtless helped to perpetuate it. As Gould was painfully aware when he reintroduced the subject in 1977, it was a subject that few biologists dared even to discuss in public any more, and yet few doubted that it was at least “partly true” (Gould, 1977, pp. 1-2).

(ii) *Von Baer’s or Haeckel’ laws?*

“The greatest obstacle to understanding my theme is the lamentable confusion that exists in the literature between the ideas of von Baer and the strikingly different theory that generalizes Haeckel’s recapitulation to encompass all directions of heterochronic change” (Gould, 1977, p. 2). Alongside the undoubted longstanding confusion,²⁷ there has been a tendency to prefer the von Baerian position over the Haeckelian (see: De Beer, 1930, Preface; Gould, 1977, pp. 3-4).²⁸ But, as

²⁷ (cf. FN 7, 8)

²⁸ A tendency to favour von Baer over Haeckel (dubbed by Lovejoy a “back to von Baer” trend) is quite often seen in later assessments of recapitulation, as has been noted by Shumway, 1932, p. 98; Gould, 1977, p186; Gliboff, 2008. De Beer (1930) encourages the trend in his Preface. So, according to Radl, did Darwin: “He (von Baer) was famous as the discoverer of the theory of Meckel and Serres - the very theory that he had always opposed. It was Darwin who gave him the new fame.” (Radl, 1930, p. 134). The two positions seem to have been treated as though these are necessarily mutually exclusive and the only two positions available. The degree of confusion that has arisen in connection with such distinctions is truly remarkable. Given his high reputation as a descriptive embryologist, Von Baer’s supposed position might indeed have appeared more objectively secure than the speculative theories of Haeckel. But, as we have seen (cf. FN 7) his position is not really comparable with Haeckel’s and it does not equate to “repetition”. Any number of attempts have been made retrospectively (and potentially Whiggishly) to say what von Baer really meant: Kohlbrugge (1911) and Meyer (1935) review various misreadings of von Baer.

Historians may sometimes be as confused as scientists. Oppenheimer (in Glass et al, 1959) questions Darwin’s knowledge of von Baer, connecting this with his limited ability to read German. In the same volume, Lovejoy seems to challenge those who emphasize von Baer at Haeckel’s expense. The varied views of historians are discussed by Richards (1992, pp. 111-115). As the authoritative and long influential historian, E.S. Russell, said, while only adding to the confusion; “It is convenient to use his (Haeckel’s) term for it - the biogenetic law (Biogenetische Grundgesetz) - to distinguish it from the laws of Meckel-Serres and von Baer, with which it is so often confused.” (Russell, 1916, p. 253). “It is an ancient scandal that Haeckel in citing von Baer’s conclusions to support his own theory

Rasmussen argues, for some time von Baer was taken to be a lineal precursor of Haeckel: “the concept that von Baer’s ideas were quite different (from Haeckel’s) did not become influential until late in the period of the biogenetic law’s decline” (Rasmussen, 1991, p. 51). This retrospective tendency to resurrect and laud von Baer over Haeckel (dubbed “Back to von Baer” by Lovejoy, in Glass et al., 1959, p. 442) was one aspect of the many ways in which Haeckel’s speculations were undermined. What is surprising is that the tendency seems to have been encouraged by some later historians of the subject (e.g. Oppenheimer, in Glass et al., 1959). In what amounts almost to a retrospective rewriting of the time course of events, too much may have been read into von Baer’s understanding and into the precise meaning of his famous four laws.²⁹ Haeckel well knew, understood and partly (though tendaciously) addressed the position that von Baer was taken to be promoting.

(iii) *Haeckelian recapitulation as a benchmark concept*

A more sympathetic assessment of Haeckel would emphasize how his ideas were not unique to him; they were a re-statement of the concept of a parallelism of embryonic stages and the hierarchy of animal forms (*Scala natura*) that had long been discussed.³⁰ But with Haeckel there was one difference. The impact and high expectation generated by Haeckel’s theories were inseparable from the impact of Darwinism itself, for which Haeckel’s arguments were often taken as the single most powerful supporting evidence. In the immediate wake of Darwinism Haeckel’s presentations offered the tantalizing prospect of the most direct (literal) evidence of phylogenesis itself. Moreover, given the prevailing assumption of Lamarckianism and in the absence of any modern conception of genetics, embryo stages provided a “theory of heredity”. The initial success of Haeckel’s speculations and the general force of their impact therefore probably need no further analysis. His theory had the wholly beneficial effect of putting embryology centre stage in biology and of triggering the intense efforts that underlay the classic era of descriptive, comparative embryology. The resulting massive body of published work remains a permanent and largely unimprovable storehouse of data.

In judging the arguments that raged throughout the period we have been considering, we must constantly bear in mind the primitive state of understanding of biological systems. Von Baer had argued that living organisms could be explained by an all-encompassing teleomechanistic “*Bildungskraft*” (Lenoir, 1982). Techniques of microscopy set limitations (see: Churchill, in Horder et al, 1985, in Gilbert, 1991a (which includes good accounts of what germ layers meant at the

deliberately suppressed the fourth” (Shumway, 1932, p. 93). “Haeckel has a bad reputation largely because people have believed what reactionaries have written about him.” (Ghiselin, 1969, p. 123).

²⁹ (cf. FN 7)

³⁰ (cf. FN 5)

time)). The cell concept, for example, first broached around 1840, was only gradually becoming understood.

Holmes remarks on how the situations before and after the *Origin* were “different intellectual worlds” (Holmes, 1944, p. 139). Haeckel’s schema had the great virtues of clarity, simplicity and apparent direct appeal to a vast body of evidence. In the immediate aftermath of 1859 this conceptual framework was the only one on offer, which could provide a form of “explanation” for the phenomena of embryogenesis and for the role and place of embryos in biology. Its deficiencies were many and obvious from an early stage. Haeckel himself realised the main ones; he introduced the concept of heterochrony by way of explanation for the exceptions and anomalies he recognized (e.g. caenogenesis to account for variations at the earliest stages of development).³¹ The very simplicity of Haeckel’s basic propositions not only made them straightforward to grasp and memorable: it also laid them open to attack. In this way his concept of recapitulation was both a benchmark and a constant provocation to other embryologists to escape its influence.

(iv) The trend towards experimental and reductionist biology

From the start, the crude simplicities of Haeckel’s methods were already being overtaken by many trends elsewhere in biology. Alternative ways of considering the phenomenology and biological significance of embryogenesis emerged in an initially haphazard way, in part in direct reaction to recapitulation, but more importantly as the result of a mounting sense that biological phenomena could be approached experimentally in much the same way as the physical sciences. The spirit of reduction and causal analysis was inspired by 19th century physiology and facilitated by application of new techniques borrowed from the more advanced physical sciences. Von Baer had already seen embryogenesis in mechanistic causal terms (Oppenheimer, 1967, pp. 295-307) and experimental approaches to reproduction and embryogenesis were not uncommon *throughout* the 19th century (Cole, 1930). Haeckel certainly claimed to be a mechanist. But the first really distinctive and original statement of this position, Wilhelm His’ “*Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, Briefe an einem befreundeten Naturforscher*” in 1874, was explicitly a repost to Haeckel’s theories and it opened eyes to an alternative way of seeing the embryo as a mechanical entity. As His (1868) had begun to recognize in the 1860s, the folding and shaping of tissues could be explained not phylogenetically but as physical cause and effect in the here-and-now of the living individual embryo. This was an overt (and even exaggerated) attack on Haeckel. The *Entwicklungsmechanik* research program self-consciously formulated by Roux (starting in 1878-81) was however the product of Haeckel’s own students; His did not found a school. The eventual, consequential triumphs of the

³¹ (cf. FN 13)

Spemannian experimental approach using the amphibian embryo had an incidental but important side-effect. They reinforced a fundamental evo-devo divide that was inevitably opening up between those interested in considerations on the evolutionary time scale, or “final” causes, and those interested in the here-and-now, proximate causes and reductionist mechanisms (Raff, 1996; Wourms, in Laubichler and Maienschein, 2007).

“My historical thesis then is simply this: the very success of causally directed embryological research steered embryologists away from a fresh appraisal of the causal connection between phylogeny and ontogeny” (Churchill, in Mayr and Provine, 1980, p. 121). As Rasmussen (1991) put it: “a sort of gestalt-shift occurred in which preexisting nineteenth-century evidence against the biogenetic law became freshly convincing” (p. 70). By contrast the Haeckelian method of studying embryos would have seemed increasingly stagnant and old-fashioned. In the wake of these doubts and deficiencies, morphological methods in general (both comparative anatomy and the microscopic study of embryos) became anathema to forward-looking, younger biologists. All of the new developments in biology could be, and were, readily turned into critiques of Haeckel. The issue extended to one of scientific methodology; experimental rigour as compared to speculation. Nonetheless, the following quotations capture the awareness that there were severe limitations to existing knowledge and understanding. “Unfortunately a more intimate acquaintance with the facts has made it abundantly clear that development is no mere repetition of the ancestral series... The facts thus remain unexplained, as in truth it was only to be supposed that they would” (Jenkinson, 1909, p. 12). “(T)he doctrine of recapitulation has had a rather curious history. Recapitulation represents no simple principle deducible from some more general law. It is, rather, a conglomerate effect of heterogeneous causes. We shall no doubt know more of at least some of these causes when the causal factors of embryonic development are better understood than they are today” (Holmes, 1944, pp. 152-3). “Morphology will not recover exactitude of outlook until it is entirely freed from the hypnotic influence of Haeckel’s terminology” (Garstang, 1922, p. 99).

(v) Escape from biological reality into abstract theory

With the benefit of hindsight, one cannot help being struck by the extent of the methodological change that had occurred in the half-century since Haeckel’s time. A generation of biologists who, in the cases of Huxley, Waddington and de Beer, were well aware of the complexities of embryological phenomenology and structure were nonetheless seemingly able to encompass it all by means of abstract concepts - such as allometry, heterochrony, gradients, fields, etc³² - of remarkable

³² Allometry is defined by Gould (1977) as “change in shape correlated with increase or decrease in size .. (in) ontogeny (or) phylogeny”. For history, see: Strauss, in Huxley, 1993; Gayon, 2000. Depending on the allometric rules operating, different body regions may grow at the same rate (“isometry”) or according to different rates. Allometric phenomena represent a considerable

generality and abstruseness. When one considers the sophistication and detailed examination of evidence contained in Huxley and de Beer's "*The Elements of Experimental Embryology*" (1934), Needham's "*Biochemistry and Morphogenesis*" (1942) or Waddington's "*The Epigenetics of Birds*" (1952), not to mention the classic compendia of descriptive embryology represented by Goodrich's "*Studies on the Structure and Development of Vertebrates*" (1930) or de Beer's "*The Development of the Vertebrate Skull*" (1937) one begins to realize how poorly oriented embryologists must then have felt. Meanwhile, the concept of recapitulation was far from forgotten. Despite the many counter-arguments, it had certainly not been disproved - none of the criticisms was decisive. Many embryologists, including de Beer, clearly accepted that it was "partially true".³³

There were many reasons that embryology entered a dark age. Even allowing for the oversimplifications underpinning our present understanding of the events of the Modern Synthesis, embryology had become increasingly irrelevant in the

challenge of our understanding of development; they are measures of the overall interdependence and coordination of the differential growth of structures, sometimes on a large scale (even the whole organism), often at the level of specific organs. An element of arbitrariness is involved in establishing reference points for the organs or regions considered. The method is essentially descriptive (as confirmed by its preferred mathematical formulation) and does not readily connect to underlying mechanisms. However, some of the mechanisms controlling growth are known (Goss, 1964, 1978; Bryant and Simpson, 1984; Edgar, 2006); e.g., local and general growth factors (including hormones), effects of use and disuse. Size-matching of surrounding structures after one part (such as an eye) is relatively reduced or enlarged reveals locally interactive mechanisms. Thus allometric effects are likely to be the summation of multiple developmental causes. Typically allometric analyses are applied to later stages of development where multiple, function-based adaptive factors are likely to dominate: their use in truly "embryonic" stages is rare.

The concept of heterochrony is also widely used to describe evolutionary changes in morphology; summarizing de Beer, Gould (1977) defines it as "phyletic change in the onset or timing of development". The concept originated with Haeckel, but later changed in meaning: i.e., from serving a descriptive towards an explanatory role. For history, see: Raff, 1996; Gould, 1992b; Horder, 2002b. Changes in developmental timing are common (and are a side effect of many embryological processes) but whether - in contrast to allometry - the concept refers to any conceivable underlying causal mechanisms of any explanatory value is a moot point. For critiques, see: Raff, 1996; Gould, 2000; Horder, 2002b.

The concepts of allometry and heterochrony have different historical origins and areas of application, and yet both were used by de Beer (through paedomorphosis) and Huxley to explain macroevolutionary change and novelty. As descriptors of developmental change they are operationally closely similar and are often conflated (Klingenberg, 1998). "Much of the literature on heterochrony deals with growth and allometry" (Raff, 1996, p. 278). De Beer and Gould both started from an early interest in allometry and moved on to an interest in heterochrony, perhaps because heterochrony is more readily applicable to earlier stages of development. Both concepts involve the time dimension; allometry because it concerns rates of growth. Both can be attributed, and reduced, to control by rate genes. Neither begins to address "novelty"; they only concern variations to existing structure and form. "Heterochronic changes are regulatory effects - they represent a change in rate for features already present" (Gould, 1977, p. 4). In practice the two concepts (which serve in effect as one-dimensional operational transforms) have closely similar implications in that they both explain away the complexity of embryogenesis (Horder, 2006).

³³ Passing statements about the "grain of truth" in the concept of recapitulation are common; "No matter how we deride the naivete of Haeckelian recapitulation, and however we redefine the mechanisms that connect evolution and development, there is a shadow of truth in the idea." (Raff, 1997, p. 255).

sense that its place and standing within biology was ever more obscure, in the face of the priorities of much broader, more successful and self-confident developments in surrounding areas of biology. Moreover, it had suffered two fundamental collapses at the methodological level; first the morphological method, now chemistry, on which entirely reasonable high hopes had been pinned as the main avenue for advance. By the end of the 1930s the mood had swung finally against the vague claims of organicism; a new confidence in reductionism and the concrete certainties of macromolecules was asserting itself. The low standing of embryology was not so much the result of the successes of the coming Modern Synthesis or even the continuing mysteriousness of the organizer, but of the consciousness among embryologists of their methodological failures in their quest to understand the nature of embryogenesis.

PART 2. THE EMERGENCE OF EVO-DEVO

The vacuum created by the rejection of the morphological approach to embryology had, of course, to be filled. Virtually all of the leading biologists at the turn of the 19th century had been trained in the morphological tradition: we have seen the wide variety of alternative approaches that they went on to take in attempts to explain the phenomena of embryogenesis. By the end of the 1930s the perceived relationships of our three areas of primary concern - evolution, embryology and genetics - were well on the way to becoming fundamentally rearranged. Whereas Haeckel had juxtaposed embryology and evolution in direct relation, now evolution was increasingly equated with genetics.

Up to the 1940s developmental genetics had made little progress and had had minimal impact on embryologists. As Dunn remarked, "It seems fair to say that no well-supported general theory of the manner in which genes control morphogenetic processes in development had been attained by 1939" (Dunn, 1965, p. 184). Dunn is probably alluding to the way in which Goldschmidt's efforts from the 1920s in this direction had been systematically resisted (Gould, in Goldschmidt, 1982). Even less recognized was the parallel work of Ford and Huxley (Richmond, in Laubichler and Maienschein, 2007). A review in 1941 by Sewell Wright demonstrates the deflection of interest in the direction of genetic mechanisms and population genetics: "Among the most interesting problems in physiological genetics is that of the control of developmental patterns by a system of genes" (pp. 520-1), but he manages to exclude it entirely from his review.

It was experimental embryology, particularly as practiced by the Spemann school, that had established epigenesis as the foundational approach to embryogenesis, at least in the vertebrates. Spemann's discovery of the organizer was universally recognized as the key if only it could be properly understood.³⁴

³⁴ (cf. FN 23)

And yet the final outcome was little short of disastrous; the failure to identify it in chemical terms seemed almost to have confirmed the mysteriousness of the organizer concept; a taint of vitalism (Jenkinson, 1911) - or at least a vague organicism - surrounded it (Horder, 2001). Spemann himself stood by his field-based interpretation of the organizer even though he had the opportunity to correct a crucial error, which underpinned his original thinking.³⁵

This second part of the paper is concerned with the gradual recovery of a scientific engagement with embryonic development after the depredations of the 1940s and with the recent emergence of “evo-devo”. Regarding these historical developments in the UK Waddington occupies a uniquely central position and I use him as my primary focus. Given my aim of studying the historical continuities in thought, Waddington’s scientific career is of considerable interest; it spans the pre-war highpoint of the discovery of the organizer and the slow return to interest in embryology in the post-war period.

1. Post-WW2 trends in biology in the UK

In an essay on how embryology might emerge from its woeful, post-war state, the guiding spirit of the Biotheoretical Gathering, Joseph Woodger, made a latter-day plea for the appropriate use of concepts and warned of a worrying change of emphasis. “(My) remarks are intended to show that we cannot place the whole burden of finding the missing key hypotheses of embryology on the shoulders of biochemists and X-crystallographers” (Woodger, in Danielli and Brown, 1948, p. 364). “A hypothesis which emerged unscathed by the tests of biochemists and X-ray crystallographers,... might be of the greatest interest to general physiology, but would be of no immediate avail to embryology” (p. 361). “(A)n ultimate, long-term objective, for the biological sciences is this: that we should learn to construct our biological statements with the help of ... (the) vocabulary of mathematics *augmented* by the addition of the constant set-designations of biology” (p. 357).

In 1938 Waddington left Cambridge for the USA with the aim of learning *Drosophila* genetics. The result was an early genetics textbook (“*An Introduction to Modern Genetics*”, 1939). Following his return to Edinburgh in 1945 after war service, Waddington strove increasingly to apply his new perspectives to development. In a pioneering and well-known textbook, “*Principles of Embryology*” (1956),³⁶ he quite explicitly (Preface and Chapter 1) aims to set the agenda for

³⁵ (cf. FN 23)

³⁶ Waddington’s scientific career (Robertson, 1977; Yoxen, in Horder et al, 1985) connects early organizer studies, the speculations of the Biotheoretical Gathering and the full post-war impact of genetics. On his tangential involvement in the Modern Synthesis, see: Waddington, 1939, 1953b; Gilbert, in Gilbert, 1991a, 1991b, 2000; see also a critique by Polikoff, 1981. In the four IUBS symposia (“Towards a Theoretical Biology”) of 1966-1970 he still sought to resolve biological problems in ways that recall the Biotheoretical Gathering. His thinking can be traced through his many book-length texts (e.g., Waddington, 1939, 1940, 1952, 1956, 1957, 1962). Waddington was notably concerned with word meanings and had a penchant for coining new terms (e.g., competence,

embryology as a whole.³⁷ He is clearly attempting to build the appropriate bridges between the three “evo-devo” domains (Fig 10). “Embryology at the present time is in a betwixt-and-between state. It can no longer be wholly satisfied to operate in terms of the ‘complex components’ (such as organisers, fields and the like), which were discovered in the first successful experimental forays ...It seems probable then that the most fundamental embryological theories of the immediate future will be phrased largely in terms of genes.” (Waddington, 1956, p. vi). “(I)t is already clear that little progress can be made towards an understanding of the causal mechanisms of evolution without the aid of genetics and to a lesser extent of embryology” (p. 4). “(W)hatever the immediate operations of genes turn out to be,

epigenetics, individuation, creod, genetic assimilation (Gilbert, 2000)). He emphasized the word “epigenetics”, as in “The Epigenetics of Birds” (1952) or the title of Chapter 10 in his 1956 book; “The epigenetics of the embryonic axis”. Lovtrup’s text (“Epigenetics”, 1974), inspired by Woodger, followed his usage. Waddington’s favourite concept of the “epigenetic landscape” (Fig 10), like that of “canalisation”, links (by analogy) the choice points created by the epigenetic nature of development to the selection options underlying evolutionary change (his other concept of “genetic assimilation” refers to its genetic basis). Like Thompsonian transforms the concept elides developmental, genetic and evolutionary change. The “reaction norm” concept is noticeably similar (Schichling and Pigliuchi, 1998; Sarkar, 1999).

A related aspect of Waddington’s theoretical contributions was the drawing of conceptual distinctions. Needham promoted a “dissociative” approach to developmental phenomena, categorically distinguishing growth, differentiation and metabolism (Needham, 1933). In 1933 Waddington began to distinguish between “evocation” and “individuation-fields” in the phenomenon of embryonic induction (Waddington and Schmidt, 1933; Needham et al, 1934); see: Waddington, 1952, pp. 95-128, for full historical account. The distinction arose in part from the finding by Needham and Waddington that a variety of non-biological chemical agents could mimic the organizer. This type of finding led embryologists to emphasize “fields” i.e. the effects of the broader context (and self-organization) of the responding tissue and consequently to minimize the organizational role of the inducing stimulus itself (the “evocator” which was straightforwardly biochemical in nature, as opposed to fields that were thought of in biophysical terms (Waddington, 1956, p. 190); “a dead graft might evocate, but it could not individuate” (Waddington, 1956, p. 194). His 1940 book (“Organisers and Genes”) had focussed on the subject of induction. Waddington frequently returned to the subject of fields (Horder, 2001); “the word ‘field’, is, of course, a very vague one.” (Waddington, 1962, p. 180). In the light of the pre-war failures, evocation was of diminishing interest. By 1956 individuation was seen as having two quite distinct aspects; morphogenesis and “pattern formation” (or “regionalisation”). “Pattern” or “Pattern formation” are terms that were probably introduced for the first time into embryology by Waddington in the 1930s. “Morphogenesis” (the visible anatomical separation and delimiting of an organ), a term reviewed in Waddington, 1970, pp. 193-196, partly reflects the categorization of phenomena that was occurring in the new sub-discipline of “cell biology” (e.g., cell motility, adhesion, control of mitosis, often studied *in vitro* in single cells; Dawes-Hoang and Weischaus, 2001).

In spite of the pre-war disillusionment, Waddington remained clear about its importance; “There were, of course, foreshadowings in earlier years of Spemann’s discoveriesbut ..they were so slight, and their importance so little understood even by their authors, that they serve rather to illuminate the magnitude of Spemann’s advance than to dim its lustre” (Waddington, 1956, p. 173); “The discovery of the organizer gave embryologists for the first time the power to control the direction in which an embryonic tissue develops, and to do this by means of a mechanism which operates during normal development” (pp. 176-7).

In his last presentations (Waddington, 1972, pp. 107-141) his focus is still on “pattern-fields” but especially on the concept of “form” (a distinctly Thompsonian word) and, perhaps in an oblique swipe at Wolpert, he seems to reject the value of the concept of “information”.

³⁷ A closely parallel agenda-setting text happened to appear simultaneously in the USA: “The Analysis of Development” (Willier et al., 1955).

they most certainly belong to the category of developmental processes and thus belong to the province of embryology”(p. 5). The main available source of evidence on developmental genetics was, of course, the long-established tradition of collecting and generating congenital abnormalities; the classification of syndromes and establishment of pedigrees had resulted in compendious medical texts, with similar studies on mice. But as the careful work of Gruneberg showed (Gruneberg, in Danielli and Brown, 1948) it was only very rarely that this painstaking research method would lead back to insights on embryological mechanisms, let alone lead to a definitive cause and effect analysis.

Waddington’s book reflects trends already evident in, for example, the “Growth” symposium of the British Society for Experimental Biology in 1948 (Danielli and Brown, 1948), which demonstrates an almost modern range of approaches, including a number of genetic perspectives. The burgeoning of interest in matters developmental at that time is also signalled by the founding, in 1953, of the first British-based journal to be devoted to embryology, the European- oriented *Journal of Embryology and Experimental Morphology* (edited by Waddington’s ex-student, Michael Abercrombie), whose agenda is set out in the Preface to Volume 1.

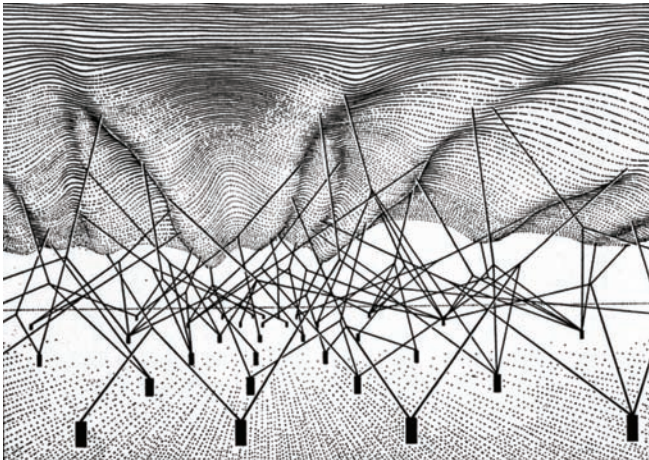


Fig. 10 The final published version of Waddington’s “epigenetic landscape” (shown in upper part of diagram); here he anticipates the complexity of the genetic networks underlying the developmental epigenetic processes. “The pegs on the ground represent genes; the strings leading from them the chemical tendencies which the genes produce”. (From Waddington, 1957, Fig 5).

But there was now a growing awareness of the need to explain supra-molecular structural organization, a dimension that, as Sander points out (Sander, in Horder et al., 1985), had been somehow lacking up to that period. This was the dawning era of “cell biology” (Fell, 1960; Dawes-Hoang and Weischaus, 2001; Bechtel, 2006). Pontecorvo noted (1958, p. 5); “So far there is a certain reluctance...to giving structure to the chemical processes within the cell”. But, as Waddington noted, “There is today in America a great flowering of developmental cell biology as well as of genetics. To an outsider it is perhaps surprising that there is not more contact between the two fields in this country” (Waddington, 1962, p. viii). By the 1950s (and owing much to Spemannian embryologists such as Holtfreter (Picken, 1960)) cell biology was becoming a distinct discipline in its own right, and

Waddington's extensive coverage reflects this (Waddington, 1956 (Chapters XVI-XIX), 1962). Morphogenetic cell movement fell under its umbrella - this came to be seen as a problem of cell-to-cell affinity and adhesion. Cleavage was addressed not as a problem in embryo mechanics, but as a problem of cell biology (e.g. based on plasmagones, mitosis and spindle orientation).

As befitted a textbook for a wide readership, Part 1 of *Principles of Embryology* dutifully covers descriptive embryology in a comparative context (jumping uneasily between a taxonomic treatment and an organ-systems format) and classical Spemannian experimental embryology. But in Part 2 ("The fundamental mechanisms of development") Waddington is free to come into his own; here he is returning to the speculations, concerns and uncertainties of the Biotheoretical Gathering. And, not unexpectedly, the nearest he gets to a summing up of his view of the organization of embryogenesis is to return to D'Arcy Thompson, which forms the final section of his treatment of pattern formation (pp. 432-3). If one searches for Haeckelian themes one discovers only the following; "The type of analogical thinking which leads to theories that development is based on the recapitulation of ancestral stages or the like no longer seems at all convincing or even interesting to biologists. ...Recapitulation, in all the forms in which it occurs, remains an important phenomenon, but it appears nowadays as a series of problems for evolutionary theory to discuss rather than as an explanation of developmental processes" (Waddington, 1956, p. 10). This was a treatment typical of the time; short, guarded, but accepting an element of validity in the concept. Most notable of all is the very fact that recapitulation had not been forgotten.

Waddington did not live to see the two main developments that would most shape the evo-devo of today. I now briefly consider the most easily identifiable forces that from 1977 have determined current thinking, before returning to consider Waddington's lasting influence in the UK.

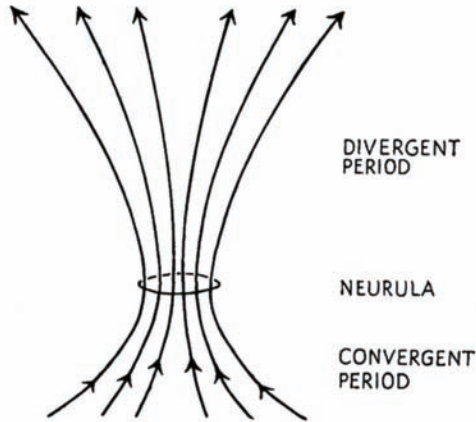


Fig. 11 Medawar's depiction of what would later be known as the egg-timer or hour-glass aspect of embryogenesis. In related species at the "pharyngula", "neurula" or "Bauplan" stages embryos are closely similar, but they later diverge in structure as species-specific differentiation builds up. The early Bauplan stages are conserved in evolution (and therefore retained in common across related species) because they are essential causal prerequisites for later developmental events. But yet earlier developmental stages may vary among the same species; variation due, for example, to the requirements of egg yolk storage or membrane formation, can occur provided they are compatible with conservation of the Bauplan stage. This was recognized by Haeckel but apparently not in von Baer's arguments. Others referring to the egg-timer effect include; Needham, 1931; Waddington, 1952, p. 39; 1956, p. 9; Richardson et al., 1997; Raff, 1996. (From Medawar, 1954, Fig 1)

2. International trends towards the new "evo-devo"

(i) Stephen J. Gould

Gould's *"Ontogeny and Phylogeny"* (1977) was a landmark in the history of evo-devo³⁸ because it suddenly and forcefully reminded biologists of the agenda that had been

³⁸ In the 1977 book that has dominated evo-devo in many respects, Gould's treatment of the subject is doubly simplifying: firstly, he is only concerned with heterochrony; secondly, he simplifies de Beer's eight categories down to only two types of heterochronic change (retardation or acceleration). In effect (by omitting alternative considerations) he reduces all evolutionary change to these two processes. (Gould treats Haeckelian recapitulation as if it equates merely to an acceleration of development) "I believe that a study of heterochrony represents the most fruitful way to extract information about regulation from classical data of macroevolution and morphology" (Gould, 1977, p. 5). He unconvincingly backs up his two-way distinctions by correlating them with types of life cycle. Although, like de Beer, he sees heterochrony as controlled by "regulatory genes", his coverage of genetics is cursory. The book includes hardly any consideration of the standard phenomena of embryogenesis as such; for example, gastrulation or germ layers. Gould (1992a) later evaluated the impact of the book. In his major survey of his life's work (Gould, 2002) there is almost no discussion of recapitulation or heterochrony (of which he had become increasingly critical; Gould, 2000) and he returns to a focus on allometry and to D'Arcy Thompson, his earliest research interests (see; "Allometry in ontogeny and phylogeny" (Biological Reviews, 1966, 41, p. 587) initially aided by direct contacts with Julian Huxley (see: Acknowledgements in the 1966 paper; Dronamraju, 1993, p 283).

ignored for so long. From a most unexpected direction it presented recapitulation as a central theme for evolutionists. One of its many surprising aspects was that, though the author was an American palaeontologist, it stemmed from the British embryological tradition. It was largely a re-statement of de Beer's "*Embryos and Ancestors*".

As Gould noted, the concept had never really been forgotten, if only because this strikingly simple and appealing idea was still recalled, and often illustrated, in every school-boy text: it was so vividly depictable in pictorial form (even if it remained unclear which of the three senses of recapitulation was being illustrated). But another part of its enduring fame was as a cautionary tale: there remained a lingering question mark about its origins through doubtful scientific practices. Gould's book gave a new start and legitimacy to consideration of recapitulation and related themes. The fact that the first half of the book was devoted to a substantial historical review, followed in Part 2 by a new presentation of the current scientific issues, probably added to its effectiveness and authority. One senses the risks that Gould was taking in discussing such subjects: "I treat a subject currently unpopular" (p. 1), a subject in "current limbo" (p. 2). It was to be "a book about parallels between ontogeny and phylogeny" (p. 1). However, almost from the start he defines his approach specifically and narrowly: "this book is primarily a long argument for the evolutionary importance of *heterochrony*" (p. 2). Part 2, which is presented as an original scientific contribution, is in effect a re-working of de Beer's account - even though this may not appear immediately obvious. This is implied in the way that Gould ends his historical account with Garstang at around 1930 and launches his new "clock model" (which he describes as a simplification of de Beer's 1930 formulation: "The reduction of de Beer's categories of heterochrony to acceleration and retardation" (p. 221)) with a detailed description of de Beer's contribution (pp. 221-228). "(De Beer) brought embryology into the developing orthodoxy by attacking Haeckel's theory of recapitulation as inconsistent with modern evolutionary theory. For more than forty years, his book dominated English thought on the relationship between ontogeny and phylogeny" (Gould, 1977, p. 222). "De Beer (wrote) the short book that would form the basis for modern ideas on embryology and evolution.... De Beer's books ...dominated the field" (Gould, 1992b, pp. 164-5). Like de Beer and Huxley, Gould seeks to explain heterochrony in terms of genes, in his case

Given his own background as a palaeontologist, his main impact was probably on evolutionists and taxonomists rather than molecular biologists or embryologists.

In contrast to de Beer (1930), Gould chooses not to employ the clarifying word "repetition" (cf. FN 20; Gould, 1977, p. 186) but retains the word "recapitulation", apparently using it loosely to cover all three related concepts discussed in FN 7. A dismissive review of Gould's book by Lovtrop (1978) provoked him to respond defensively (Gould, 1979). Passages such as the following do suggest that Gould had not quite overcome the usual conceptual difficulties; regarding "The confusion between von Baer and Haeckel... both theories permit inferences about ancestors from the embryonic stages of descendants - their utility in reconstructing phylogenetic trees does not differ very much." (Gould, 1977, p. 3).

cursorily described as “regulatory genes”. But, unlike de Beer, Gould - despite the conceptual gymnastics - leaves one with the distinct impression that recapitulation is real and common. “I develop a new context for considering the evolutionary importance of recapitulation and paedomorphosis” (Gould, 1977, p. 8).

The book remains in print after 40 years. Mayr, for one, seemed to have regarded Gould’s stated aims as unmet: “The thesis of heterochrony as the explanation of recapitulation was widely adopted after 1977 ... (i.e. due to Gould’s influence) .., But does this completely explain recapitulation? It seems to me that it does not. ... To say that a particular ontogenetic stage was recapitulated because of retardation or acceleration fails to explain why such a change in timing had been favored by natural selection” (Mayr, 1994, p. 228).

There can be little question but that Gould’s book has been, and remains, immensely and internationally influential, not just in generating new interest among evolutionists in the long-forgotten biological issues of heterochrony as an evolutionary mechanism (e.g. Horder, 2002b; Zelditch, 2001) but in reminding biologists of, and in endorsing, the concept of recapitulation.

(ii) *Molecular biology leads towards “evo-devo”*

To what extent Gould triggered or signalled the trend toward evo-devo is very hard to say, but a second source is entirely clear, namely the juggernaut of molecular biology. Clearly seen emerging before the war from a focus on macromolecules, and the result of long-term and internationally spread developments involving large numbers of contributors, one of the first successes of the molecular revolution was, effectively, to take over genetics. This convergence may be said to have started with Watson and Crick. Using microorganisms, Jacob and Monod’s work provided the first insights into the “control” of gene expression. Britton and Davidson’s model generalized from this. The implications of the new molecular approaches for embryology were particularly clearly set out in Davidson’s *“Gene Action in Early Development”* (1968) and by Gurdon (1974). One early application of molecular techniques was in identifying egg-derived cytoplasmic factors controlling development (sometimes termed “plasmagenes”³⁹), particularly relevant in organisms such as the sea-urchin which show “mosaic development”. Hadorn (1961) reviewed early explorations in higher organisms.

Two distinct trends in the use of these molecular techniques could increasingly be detected. On the one hand the ever-richer source of molecular sequencing data has been employed powerfully in the fields of taxonomy, phylogeny, biogeography, variation and speciation (e.g. Avise, 1993; Holland, 1999; Hedges, 2002)). In parallel and largely independently, molecular probes and genetic manipulations

³⁹ On plasmagenes, see: Waddington, Mather, Spiegelman (in Danielli and Brown, 1948); Waddington, 1956 (Chapter 18); Sapp (in Gilbert, 1991a).

have been used directly to observe, analyse and intervene in embryogenesis: e.g. *in situ* hybridization studies, knockouts, etc. Apart from the Waddington school, the early British contributors included Wigglesworth and Lawrence. Lewis had first begun to elucidate the homeobox complexes in *Drosophila* as “pattern controlling” genes in 1978 (Lewis, 1994), but it was only in the mid-1980s that this work began, with revelatory results, to be extended across other species, including vertebrates (Sander, in Horder et al., 1985; Lawrence, 1992, pp. 210-218; Ashburner, 1993; Lewis, 1994; Gehring, 1998; Morange, 1998; Robert, 2001).⁴⁰ The molecular revolution had rapidly unearthed almost undreamt-of details about the foundations of biological structure, function and evolution. Driven often by the availability of techniques, molecular biology initially had its own agenda, namely to provide a reductionist analysis of genetic and cell biological mechanisms. When, eventually, the new source of data began to be applied - almost unintentionally - to evolutionary, phylogenetic and developmental themes, it often approached them in subtly new ways and in ways that were dictated by the nature of the techniques involved.

The implications of molecular biology for evo-devo are only now beginning to become clear, and it would be premature to attempt a detailed and considered historical perspective (but see: Haraway, 1976; Abir-Am, 1987; Morange, 1998; Beurton, 2000; de Chadarevian, 2002; Schwartz, 2008). For these reasons I have only given a very brief account here.

(iii) *Evo-devo*

The contrast between the approach taken by Gould and developments deriving from molecular biology is stark. The sorts of difficulties that arise in trying to combine them can be illustrated, for example, by the work of Richardson.⁴¹ Gould was, after all, a palaeontologist and his Haeckelian-style analysis would appeal primarily to the traditional concerns of evolutionists. Although Gould’s book and

⁴⁰ For a standard overview of *Hox* genes, see Gehring, 1998; Burke, in Hall and Olson, 2003, p. 183; Nusslein-Volhard, 2006.

⁴¹ A particular trigger for Richardson’s work was a paper (Slack et al., 1993) in which expression patterns of homologous *Hox* molecules were used to define a vertebrate “zootype”, e.g. the phylotypic or Bauplan phase shared at one stage across all embryos of the phylum: “genes involved in pattern formation have been identified, and these genes often show strikingly similar patterns of expression in different species.” (Richardson, 1995, p. 412). In questioning the value and meaning of the phylotypic concept, Richardson presented evidence - through direct morphological observations on a cross-section of vertebrate species - that the cross-species similarities among embryos of corresponding (“pharyngula”) stages are less than was commonly assumed. “Our study also highlights the dangers of drawing general conclusions about vertebrate development from studies of gene expression in a small number of laboratory species.” (Richardson et al., 1997, p. 91). In an interesting linking across of work based on *Hox* genes and Gouldian arguments, Richardson concludes that the species differences are the result of heterochronic modifications. The somewhat unsatisfactory outcome of Richardson’s attempts to combine concepts of such diverse origins and implications is heightened by his perpetuation of a personalized approach to Haeckelian recapitulation; he has written a number of papers and newspaper articles on Haeckel’s supposed fraud and trial (cf. FN 26).

the discovery of the homeobox were close in time, they had originated out of entirely different and independent backgrounds: they took a considerable time to merge. The merging process can be identified as starting in the early 1980s: for example among the papers in four conference volumes; Brenner et al. 1981, Bonner, 1982, Goodwin et al., 1983, Wake and Roth, 1989. The ambitions and difficulties involved are well seen in a series of new textbooks, starting with Raff and Kaufman (1983).⁴²

The term “evo-devo” came into common currency during the later 1990s and it seemed to signal the growing recognition of the need to build the newer molecular evidence into both evolution and developmental biology in some sort of coherent synthesis (Horder, 1989). The self-same molecular structure or DNA sequence was simultaneously a passive recorder of the results of evolution (i.e., as markers of phylogenetic history through being the carriers of heredity and accumulated evolutionary change), while at the same time being a mediator of here-and-now causality in each generation (i.e., as an active determinant of embryogenesis in individual organisms). The fundamental evo-devo divide seemed, at least superficially, to have been bridged once again! The emerging prospects of the “new” subject area can be traced through the many programmatic publications of such leading lights as Hall, Muller, Newman or Wagner.

3. Historical continuities in the British context

The nature of Waddington’s undoubtedly influential contribution is hard to pin down, mainly because his interests were, like Julian Huxley’s, so broad. From his Olympian altitude, Waddington must have been seen in his time as trying to keep all three evo-devo areas together; he counted both as a respected embryologist and also as a professional geneticist of some standing. His often-recycled concept of epigenetic landscapes perhaps best captures his overall approach to linking embryology to genetics and evolution (Fig 10). Yet he was rarely seen as associated with the Modern Synthesis and only after Waddington’s time did the results of the molecular biological revolution seriously impinge on the nascent area of evo-devo.

In the period since Waddington’s time biology has moved on vastly, as outlined above. But it is my contention that the way the central evo-devo issues have been played out can be traced though the career and contribution of a key figure in Britain, the leading embryologist, Lewis Wolpert; and moreover that this provides a clearer view of the nature of Waddington’s influence and its consequences for evo-devo. To a perhaps surprising extent Wolpert’s contribution can be seen as the culmination of the thinking that Waddington exemplified. These

⁴² The perspectives and objectives of the new evo-devo are well seen in the first of a new generation of texts; Raff and Kauffman’s “Embryos, Genes and Evolution: the developmental-genetic basis of evolutionary change” (1983). The diversity of themes and lack of coherence and comprehensiveness that marks the field is well illustrated here; see also: Hall (1992) or the syllabus outlined in the Introduction to Hall and Olson (2003) and realized in the coverage of items in that book.

long-term continuities and influences can be identified by tracing the logic, terminology and conceptual distinctions that are documented in the published literature.

(i) Waddington and the historical chain

Waddington lived through the period of forty years onwards from the height of the organizer work in which he was intimately involved. We can trace the development of his conceptual perspectives back to his first experimental work on the avian organizer, which led to his distinction between “evocation” and “individuation” as aspects of the inductive process. Significantly, Waddington coined the term “individuation-field”: this linking of the term “field” with “individuation” carries important implications given that Waddington was at the time (1932-3) visiting Germany and interacting closely with the Spemann school.

Hamburger (1988), Spemann’s erstwhile research assistant, and Horder and Weindling (in Horder et al., 1985; Horder, 2001) have drawn attention to a previously unappreciated feature of the discovery of the organizer. In interpreting the meaning of his momentous discovery, Spemann simultaneously offered two entirely different explanations, one being induction (for example, of the neural plate by the invaginating endoderm) as part of a broader concept of an epigenetic cascade,⁴³ the other based on the field-type theories⁴⁴ that he had consistently favoured from his earliest work in embryology - originally expressed in terms of “assimilative growth” spreading across the embryo like a wave or gradient. As Hamburger pointed out, Spemann was suffering from “profound misunderstanding” (Hamburger, 1988, p. 30). His “erroneous interpretation” (p. 32) was probably the result of the fact that “gastrulation was poorly understood at the time” (p. 32).⁴⁵ “Spemann’s error” (p. 33) played a significant part in leading on

⁴³ (cf. FN 22, 23)

⁴⁴ On the field concept, see: Waddington, 1956, pp. 23-28; Horder, 2001. “(T)he term “field” is used to emphasize the coordinated and integrated character of the whole complex of processes.” (Waddington, 1956, p. 416); “pattern formation and morphogenesis are typical examples of field phenomena, since they involve processes which are both extended throughout a region of space and which also have a certain unity” (p. 25).

⁴⁵ Remarkable evidence of the difficulties associated with integrating morphogenesis into a comprehensive and coherent understanding of embryogenesis comes from Hamburger’s admission that, much to his own evident surprise, he had only spotted Spemann’s “error” some fifty years after the event. “I was....intrigued by the denouement of the strange case of mistaken identity which had escaped me, although I had studied this paper many times in the past.” (Hamburger, 1988, p. 34). Referring to Spemann’s preference for the field concept in explaining the organizer effect, he says; “One is puzzled not just by the inconsistency but by the undisguised preference for the incorrect interpretation.” (p. 33). As Hamburger then goes on to show, Spemann seems to have misunderstood the full morphogenetic significance of the dorsal lip of the blastopore and indeed was working on the assumption of a false fate map (cf. FN 23). Morphogenetic cell movements often require verification by the techniques of lineage tracing or “fate mapping” (see: Horder, 2001, Note 34). “(T)he application by Vogt of the method of marking groups of cells by vital dyes revealed the extent and importance of morphogenetic movements which take the form of tissue streams, thus opening our eyes to the limitations of the older techniques of comparing a sequence of stages, each fixed as an

to the development of the concept of fields (Horder, 2001). By the time of his renowned 1935 book (*“Embryonic Development and Induction”*) Spemann could start his comprehensive account of the organizer work with Vogt’s fate map of the gastrulating amphibian embryo, but this retrospectively misrepresents the relevant sequence of events in that, at the time of the organizer discovery (1921), this was unanticipated: Vogt’s famous fate maps only became available eight years *after* that time. Hence the original error.

Understanding this apparently trivial historical sequence of events is important because, in his early notion of the “individuation-field”, Waddington was following Spemann in appealing to the field concept to explain the complexities of the organizer.⁴⁶ By 1939, following his new involvement with genetics, he began to equate the “individuation-field” with “pattern genes” (e.g. in Waddington, 1939).⁴⁷ By 1956 he further refined his concept of individuation, now speaking of “the two aspects of individuation - morphogenesis and pattern formation” (Waddington, 1956, p. 416). In *“New Patterns in Genetics and Development”* (1962) Waddington spells out his categorical separating apart of “morphogenesis”⁴⁸ and “pattern formation”

instantaneous cross-section of the continuous process of development.” (Waddington, 1952, Preface).

⁴⁶ (cf. FN 23)

⁴⁷ As early as 1935 Waddington was connecting the word “pattern” with “individuation-fields” (e.g., in Chapter 6 of “How Animals Develop”, entitled “The development of pattern”). In 1939 he connects pattern with genes as follows; “The category of pattern genes is introduced because it makes it impossible to forget this most fundamental problem ... (“For instance, how the characteristic arrangement of tissues in a limb can be explained in terms of physico-chemical entities...”) ... We shall class genes as pattern genes when they affect some pattern of a supra-molecular order, and usually quite large in relation to the whole organism.” (Waddington, 1939, pp. 156-7). The chapter titles of the 1939 book indicate its scope. Chapter 9 is entitled “The genetic control of pattern”; Chapter 12, “The genetic nature of taxonomic differences”; Chapter 13, “Evolutionary mechanisms”. He associates individuation-fields with pattern genes on pp. 140-141. By the time of his 1970 volume he appears to avoid the term “pattern”. From the start, Waddington appears to have seen “individuation” and “field” as essentially interchangeable; both covered pattern formation and morphogenesis.

⁴⁸ The term “morphogenesis” is hard to define (Horder, 2001, Note 12). In this paper I take it loosely to refer to the derivation, movement and later organizational shaping of cells in aggregates (as in cleavage, growth through mitosis, gastrulation, neurulation, formation of specific organs by epithelial invagination or branching, etc): Waddington’s use of the term is broad and loose (Waddington, 1970, pp. 193-196). “I agree with Waddington when he says; ‘The elements into which we should attempt to analyse the pattern of a developing organ are movements’ (Waddington, 1940). Embryology is, in fact, the branch of physiology which deals with morphogenetic movements, and a great many of our current embryological generalizations take the form of asserting under what conditions certain morphogenetic movements take place” (Woodger, 1948, p. 361). The subject of morphogenetic cell movements has often been ignored or misunderstood in general theories of embryogenesis, or, in Waddington’s case, partitioned off conceptually from other considerations. Its crucial importance in Spemann’s thinking has already been pointed out, as has the all-important interconnectedness of induction and morphogenesis in the epigenetic cascade (cf. FN 22, 23). It appears that a continuing failure (one could almost call it a resistance) to see these two aspects as an integrated whole goes back deep into the history of embryology. Ebert (1955) remarks on the disregard of movement in a key text in developmental biology. Tissue movements have often been overlooked in preference to “growth” (Abercrombie, 1977; Horder, 2001, Note 52). Wilhelm His had argued strongly for the role of differential growth in explaining tissue shape and size; D’Arcy Thompson may well have derived his viewpoint in part from His (Picken, 1956, 1960, pp. 458-9). Allometry seeks to explain both size

in considerable detail. In Chapters 3-5 he discusses morphogenesis, which he defines as: “the assumption of a definite shape by a mass of material which we are treating without separately distinguishable parts” (Waddington, 1962, p. 2). Chapter 6 deals separately with pattern formation: “processes in which we wish to distinguish different spatial parts within the developing system” (p. 2). Waddington’s choice of illustrative examples reveals the origins of, and associations behind, his two categories: primarily *Drosophila*-based studies and other evidence from genetics in the case of “pattern formation”; primarily amphibian gastrulation and associated cell biology (e.g., differential cell adhesion, extracellular matrix, as pioneered by Holtfreter in particular) for “morphogenesis”.

(ii) *Wolpert’s debt to Waddington*

Developmental biology in the UK experienced a marked reorientation - and a considerable renewal of interest among biologists - as a result of Wolpert’s work and theories. As explained in my earlier paper (Horder, 2001, pp. 116-7), Wolpert owed much to Waddington. He first presented his “positional information” (PI) model at a series of IUBS theoretical biology meetings arranged by Waddington in 1966-1970 (Wolpert, in Waddington, 1970) and, as it happened, these were the occasion of Waddington’s last pronouncements on evo-devo themes.⁴⁹

and morphological pattern solely in these terms (cf. FN 32). Spemann’s most significant successor, Johannes Holtfreter, held an ambivalent position on the involvement of morphogenetic cell movements until the 1960s (Horder, 2001, pp. 112-113; his emphasis had become deflected into side issues such as mechanisms of cell affinity or adhesion).

Morphogenetic cell movements and morphogenesis can be viewed as mechanical processes. In going from a single (fertilized egg) cell the earliest stages of embryogenesis must be dominated by the primarily mechanical accompaniments and consequences of cell division and the geometrical deployment of early, essentially similar blastomeres (which are often large and affected by variable yolk content). The (holoblastic, teloblastic, etc) effects on cleavage of yolk masses and formation of cavities (such as the blastocoel) must reflect physical forces to a significant degree (see: Picken, 1960; Berrill, 1961 for further discussion covering mechanical aspects of blastocoel formation, gastrulation, epithelial/mesenchymal transitions, folding and branching in organogenesis, extensions of single cells such as nerve axons). “Balfour’s laws” described some of the simple determinants of cell division orientation in successive cleavage stages (Waddington, 1956, p. 58; Galis and Sinervo, in Hall and Olson, 2003). Compared to chemistry, genetics and molecular biology mechanical considerations appear mundane and non-specific, but they must inevitably play their part, especially at early embryonic stages.

Mechanics and morphogenetic tissue movements are an essential aspect of epigenetic causality (cf. FN 22, 23): they are key to the “logic” of the setting up of the entire epigenetic cascade because (through the successive clonal origins of mitotic cells and the structure of the folding and migrating epithelia from which many tissues and organs derive) they occur in continuity: all cells in the embryo are linked in the morphogenetic process because of their derivation through these continuous processes. This ensures integration of the events of epigenesis and components of the Bauplan structure. Many field and gradient phenomena may reflect the dynamics of morphogenetic processes (Horder, 2001), as may the phenomenon of embryonic regulation which points to large-scale mechanisms for defining or redefining cell organization (Horder, 1976).

⁴⁹ In his first publication on positional information Wolpert defines the aims of his new model as follows; “It (the proposed model) must provide a simple and reliable means of translating genetic information into very specific spatial patterns of differentiation. Secondly, the theory should be a universal one. It seems most unlikely that the mechanisms whereby genetic information is translated

Waddington was not just the author of the best available British texts on embryology (Waddington, 1956, 1957, 1962) to which Wolpert often refers. Waddington's influence on Wolpert can be traced more explicitly in what are possibly the most important conceptual assumptions that underlie his theory of development. This influence can be tracked through the terminology he uses and, even more significantly, in the conceptual distinctions he relies upon. It is particularly revealing to follow his use of the terms "pattern" or "pattern formation".

Biological logic⁵⁰ dictates that in order to differentiate appropriately, an embryonic cell must receive a signal about its position. In vertebrates, which gene is switched on in the cell does not depend on any prior features of the receiving cells, all of which are at first, in effect, equivalently capable of detecting and responding to all possible signals. Further clarification requires a careful analysis of what is meant by "position" in the embryo: according to the evidence of induction,

into spatial patterns will differ widely either within an organism or between organisms....(C)onsidering the universality of the genetic code and of genetic processes" (Wolpert, in Waddington, 1970, p. 199). Wolpert follows Waddington explicitly in separating "pattern formation" from "morphogenesis": he rarely uses the word "field" and even less "individuation". Regarding "pattern" he also follows Waddington in relying on evidence largely based on *Drosophila* (i.e., Stern's studies of genetic mosaics: see: Waddington, 1962, pp. 123, 193-5) and additionally on the experiments of Spemann and Schotté (see: Waddington, 1956, p. 221). He uses both as evidence for the "universality" of signals defining position: an incidental effect is the disregarding of species differences. (The use of tissue grafting between species (pioneered by Born and Harrison - later continued by Hadorn (Baltzer, 1955; Hadorn, 1961) - had made possible many key discoveries including that of the organizer (Horder, 2001)) Wolpert initially invoked the notion of "pre-pattern" (Sander, in Horder et al., 1985) without, however, explaining how this itself was set up. The concept was sharply criticized in Waddington (1972, pp. 117-125, 143-5). On the possible origins of his use of the term "information", see: Horder, 2001, p. 115. Wolpert's use of the word "information" relates especially to the notion of DNA as a store of information.

Wolpert's model appears to entail a number of potential circularities and as yet unsubstantiated assumptions. Regarding the "universal" position-defining system, when and how are its boundaries set up; when and how from this starting point do the boundaries of secondary sub-fields (such as the fore- and hind-limb fields) arise within it, particularly given that they themselves are claimed to be equivalent (i.e., interchangeable) position-defining systems? These unexplained aspects of the model become all the more problematic given that the boundaries of the embryo are constantly changing due to growth and changing cells numbers. How is the PI coordinate system compatible with morphogenetic cell and tissue movement - as in gastrulation and neurulation - given that this will continually be changing the relative positions of the PI system and the receiving cells? Wolpert (e.g. Wolpert, 1989) later attempted to explain induction, as the transfer of positional information from one tissue to the next; by acknowledging dominance of one tissue over its neighbour, this formulation undermines the original arguments for PI. For his latest views, see: Richardson, 2009.

Perhaps the most notable feature of Wolpert's earliest presentations of his model was his cursory dismissal of the evidence for the epigenetic cascade. "I regard the misuse of concepts of induction as a major feature preventing progress in understanding pattern formation" (Wolpert, 1971, p. 184); "Induction and its related concepts, which have so dominated embryological thinking, have completely obscured the problems of pattern formation by emphasizing the information coming from some other tissue rather than the response in the tissue which gives rise to the pattern... (finally referring to)... the failure of induction theory to consider the problem of spatial organization" (Wolpert, 1970, pp. 202-3). For a critique of PI, see: Horder 1976, 2001; Keller, 2002; Waddington and Hamburger both had reservations (see: Horder, 2001, p. 116; Hamburger, 1988, pp. 171-2).

⁵⁰ (cf. FN 22)

as worked out most fully by the Spemann school, local cell-to-cell signals are necessary and sufficient. But according to the PI model we must envisage a long-distance, globally integrated set of cues able to define position overall. “The basic idea of positional information is that there is a coordinate system with respect to which the cells have their position specified. The cells then interpret their positional value by differentiating in a particular way” (Wolpert, 1989, p. 3). Wolpert’s model consists of two elements: firstly, the initial setting up of position-defining coordinates and, secondly, the reading out of their position by cells which results in their appropriate, patterned, differentiation. The position-defining mechanism itself is commonly assumed to be a diffusing chemical gradient, values of which define intervening positions between the boundaries of the embryo as a whole or of parts within it. As depicted in his metaphor of the “French Flag”, Wolpert’s PI concept treats the problem of embryogenesis as though it concerns a static (usually two-dimensional) cell sheet.

On the basis of the terminology and the affinity of key concepts, it is hard to avoid the conclusion that Wolpert took up the concept of pattern formation as a starting assumption from Waddington, “Pattern” and “pattern formation” feature not only in the texts, but also in the titles of all Wolpert’s earliest PI papers. Moreover, he contrasts this with “morphogenesis” in the same way as Waddington. “A useful...distinction between form and pattern (cf. Waddington, 1962), is that form involves cell movement and changes in shape...whereas pattern does not involve changes in shape or cell movement, but rather the specification of spatial differences. ...Pattern formation will usually precede cell movement since it is necessary to specify which cells will move, and where” (Wolpert, 1971, p. 184). At the very foundation of Wolpert’s model is the fact that he focuses solely on “pattern formation” while separating it off from, and largely ignoring, morphogenesis. His conceptual debt to Waddington is summed up in Wolpert’s early statement: “(T)he French Flag is an individuation field” (Waddington, 1970, p. 214).

Throughout his writings Wolpert only briefly mentions the organizer and induction. This is perhaps understandable on one level, given what was probably generally believed about the failed enterprise of pre-war experimental embryology. However, when he speaks of “the failure of inductive theory to consider the problem of spatial organization” (Wolpert, in Waddington, 1970, p. 203) he seriously misrepresents the situation. The creation of spatial organization is just what Spemann’s epigenetic cascade is all about: for example, the locating of the lens is the result of induction by the eye-cup; the central nervous system is the result of induction by the underlying mesendoderm. As I argued when first reviewing PI (Horder, 1976), we face a situation where there are two fundamentally opposed approaches to the general problem of the emergence of organized structure during embryogenesis. It is therefore noteworthy that Wolpert spends so little time discussing or criticizing the issues or arguments relating to induction, morphogenesis or the organizer (Horder, 2001, p. 118), but it is clear that he did

later come to recognize the distinction and the incompatibility between his model and one based on induction: Table 2 in his 1989 paper explicitly contrasts the two models in a way that implies that his model is fundamentally different. Waddington certainly never doubted the basic facts of induction; “in the individuation of the nervous system a process of induction is very clearly involved and the pattern of the nervous system is partly derived from that of the underlying mesoderm” (Waddington, 1956, p. 56).

(iii) The implications of Wolpert’s model

Wolpert’s concept of positional information represents a specific and new way of understanding the nature of embryos and embryogenesis. Whatever the precise historical origins of his model, there can be little doubt about how it epitomises the lines of thought arrived at by Waddington. Out of the field concept Waddington had arrived at the concept of the formation of pattern on a genetic basis: Wolpert’s PI is simply an explicit model of pattern formation. The model ignores the intervening epigenetic events and processes of embryogenesis: it is essentially a “one-process” or “single-step transform” view of development. All that is required is a reading out by cells of their position, leading directly to a switching on of the appropriate gene expression. All the explanatory burden is put directly on to the genome in the sense that the genome must discriminate levels in the PI gradient in order that positions can be translated into specific elements of cellular pattern differentiation. It is everywhere apparent in Wolpert’s early papers that he is seeking a developmental mechanism that has the explanatory power, the fundamental nature and the “universality” to match DNA and the genetic code itself. His intention to link development directly with genetics is clear; “For me, the most significant contribution to the study of pattern formation over the last thirty years comes from the work of Stern on genetic mosaics and the concept of pre-pattern” (Wolpert, in Waddington, 1970, p. 220).⁵¹ But Wolpert can refer embryogenesis directly to the genome only because he has detached matters of pattern from any consideration of the involvement of intervening cell-to-cell interactions and morphogenetic cell movements.

Wolpert’s model was initially presented in bold and simple terms, as described above, without qualifications, without considering alternatives or how the model could be fully tested, and without considering its inherent contradictions.⁵² The model not only originated out of a barely disguised rejection of classical experimental embryology, but - even more worryingly - it appears to be incompatible with the very essence of embryogenesis: that it is an epigenetic process. In so far as the model relies on direct reference to the genome it is an

⁵¹ (cf. FN 49)

⁵² (cf. FN 49).

example of “genetic preformationism”.⁵³ Induction itself may involve complicating complexities (e.g. Fisher and Grainger, 2004) but the reality of morphogenetic cell movements (such as are seen in gastrulation, neurulation or the evagination of the eye-cup) cannot be called into question: they are everywhere easily observable in embryos. Throughout his writings Wolpert rarely discusses morphogenesis or how it might fit with the PI model. Morphogenetic cell movements are a critical consideration for the model because they would make impossible the necessary maintenance of a stable PI gradient. Whereas the PI model assumes that phenomena like morphogenesis and cellular differentiation can be treated merely as *secondary consequences* of prior pattern formation, cell movements are integral parts of the chain of causality that is the epigenetic cascade; the morphogenetic process of outgrowth of the eye-cup is, for example, the *cause* of the locating of, and the switching on of gene expression in, the lens.

⁵³ Molecular biology yielded many successes in the field of cell biology (Bechtel, 2006). It has thrown light on some areas of embryogenesis too; for example, in revealing the astonishing phylogenetic conservation of molecules involved in switching developmental patterns (e.g., *Hox* as controllers of segmentation, *Pax* as mediators of eye formation (Gehring, 1998)). But the challenge for an exclusively molecular conceptual framework is how it can avoid the trap of “genetic preformationism”; i.e. being driven into the position that each adult character is seen as programmed one-to-one by its own corresponding element of genetic information (Horder, 1993a). (The need to escape any such reasoning is being made ever more clear: we now know how very few genes are sufficient to programme even an advanced organism) The epigenetic cascade provides the solution: it can gradually build up structural complexity on the basis of the relatively few genes required only to programme the epigenetic processes. In the reverse of the Wolpertian position, the epigenetic processes of the embryo, in effect, control expression in the static structure of the genome in the sense that it is they that specifically determine the time and location of gene expression, rather than other genes.

As is evident in the new evo-devo, we have fallen into the trap of regarding the molecular and genetic accounts of biological phenomena as ultimate and in themselves complete or sufficient. But could it not be claimed that this perspective is as restrictive as, say, the Haeckelian perspective? The danger is that *all* aspects of embryogenesis come to be seen in purely molecular terms - not just in its genetic basis but also regarding higher-level phenomena - when they are reduced to molecular mechanisms, as they are in invoking gradients. One can legitimately question how much our knowledge of the molecular detail has added to Waddingtonian developmental genetics in our understanding of the broader issues. It could be argued that, given the enormous complexity of molecular detail now discovered and documented, this detracts from attending to some key biological problems: the prospects of integrating this detail satisfactorily into a full and coherent explanation of a higher-level phenomenon like gastrulation seem remote. Even more remote is the prospect that the exclusively molecular viewpoint can take into account the role of functional interactions at the level of the whole organism, as revealed in phenotypic plasticity, or of environmental influences external to the organism. For a recent defence of reductionism, see: Rosenberg, 2006; for anti-reductionist arguments, see: Rosenberg, in Hull and Ruse, 2007; for broad reviews, see: Van Regenmortel and Hull, 2000.

As descriptions of an organism, molecular-level and higher-level accounts (such as physiological or morphological ones) formally “correspond”, but the difficulty is that they are not usually mutually translatable. Higher-level descriptions and analyses may provide better and entirely adequate accounts for many purposes; sometimes they are the only way in which we can detect important phenomena within biology. A full understanding and characterization of the nature of embryonic systems above the molecular-level may readily yield real benefits; e.g., as a biologically rational guide to the relative importance of different characters used in taxonomy, and in interpreting and evaluating explanations for evolutionary novelties and transitions, particularly in pointing to the likely Bauplan of ancestral forms (Horder, 1989, 1994).

Paradoxically perhaps, Wolpert's model minimizes the relevance of embryology for evolutionary or phylogenetic considerations because it assumes and emphasizes the "universality" of PI within and across species,⁵⁴ Wolpert has only rarely written on evolution (e.g. Wolpert, 1994), but this is not so surprising for someone who believes that evolution (even though requiring embryogenesis) is a matter only of genetics. The model has little to say about evolutionary change, novelty or adaptation, other than appealing to change at the genome level. More recently, in revealing the unexpectedly small number of genes in the total genome of a given species and the degree of homology of genes among species, molecular biology makes it increasingly difficult to see how the genome can encode the complexity of positional specificities required on the model.

Wolpert's model was much influenced by the molecular revolution already glimpsed at in the 1960s, but it predates the application of molecular biology to development, which really began in earnest around 1985, especially with the widening understanding of the *Hox* genes. It is therefore all the more significant that the two areas of biological concern soon came to mesh symbiotically together. Today's molecularly based embryologists readily embrace PI because the model on the one hand refers directly to genes, and on the other to long-distance gradients (themselves implying molecular explanations). Of course it is impossible to say how influential PI was for the work of molecular biologists, but due to their shared close reference to molecular genetics, the two frameworks combine neatly in a mutually supporting way. It was presumably this synergy which explains the tacit, widespread and unquestioning acceptance of the concept of positional information in modern evo-devo thinking. Wolpert's new concept successfully became the foundation for much of the work of embryologists in Britain and has now apparently been adopted internationally. As routinely spelt out in current textbook accounts, such as Gilbert's standard "*Developmental Biology*", it is now built into the assumptions of the great majority of biologists.

SOME FINAL CONCLUSIONS

The most general point that I hope to have demonstrated is the extent to which historical forces have driven biology along a path which has resulted in a quite extraordinary situation, namely that our understanding of embryogenesis has been reduced to little more than molecular genetics (Fig. 12). Through neglect over a long period the corpus of descriptive and classical experimental embryological work has, in a way that is by now not realized, been lost to view. Embryogenesis is so central an aspect of biological systems that the discipline of embryology inevitably has relevance to most other disciplines in biology, but it is one that

⁵⁴ (cf. FN 49)

historically has suffered fragmentation and marginalization.⁵⁵ We have identified three phases: reaction against Haeckelian recapitulation, collapse of chemical embryology, and take over by molecular biology. Historically, genetics and to a great extent evolution theory (including taxonomy and phylogenetics) advanced relatively straightforwardly and increasingly autonomously, largely because they had their own distinctive methods and areas of relevance. Whereas Haeckel was unambiguously seeking to relate the domains of evolution and embryology, the modern discipline of “evo-devo” is in many respects a misnomer; it is almost entirely concerned with evolution and molecular genetics rather than development. Despite the wishful thinking, the necessary balanced integration of the three interrelated domains has been repeatedly subverted, often through capture of embryological issues by surrounding disciplines.

⁵⁵ “The heterogeneous area of embryology is a particularly good example of a jumble of interlocking aspirations and convictions. It covered an extraordinary range of closely definable and seemingly quite independent sub-fields, ...Each in isolation possessed its own specific goals and working assumptions: collectively the spectrum encompassed by them all cut across a grid of scientific norms and methods broad enough to include descriptive natural history at one side and experimental biochemistry at the other” (Churchill, in Mayr and Provine, 1980, p. 112). As Garstang pointed out (Fig 7), each step in evolution requires a transition through the domains of genetics and of embryogenesis. It can be argued that the loosely defined domain of embryology is uniquely central within biology: all other biological considerations have to be translated through the filter of the embryo; new genes and new adult forms only evolve in the context of an evolving succession of embryos.

But even though they are interdependent each of these three domains (and one might add molecular genetics as a fourth) is associated with its own, quite different data and concept sets; each is investigated by its own techniques and observational methods. Many of the conceptual problems touched on in this paper arise from the difficulties of formulating concepts that link the four domains. There can be no doubt that we need higher-level abstract concepts (such as heterochrony, gradients, homology, gastrulation, pharyngula, germ layer, natural selection) as useful generalizations and also as cognitive and heuristic tools. It would, however, be a mistake to think of any of these types of concepts as “principles” or “laws” in the way familiar from the physical sciences. Evolution is inherently opportunistic: this means that phenomena in the biological realm are potentially infinitely varied within very few limits - evolutionary variation is in a sense only significantly limited by the structure of DNA, terrestrial physics and chemistry, environmental selective forces, population sizes and sufficient time. As I have pointed out (Horder, 1994) whatever “truth” in captured by biological concepts of the kind earlier referred to it is always “partial”.

Whether or not such concepts serve as generalizations or explanations for a set of facts or observations, they necessarily become remote from any direct relation to actual biological facts, because of the sheer complexity and multiplicity of potentially relevant facts. When it comes to attempting realistic linkages across the broad domains of biology they may become seriously misleading, as we have seen in the case of the various meanings of recapitulation. The concept of homology (there is no more crucial concept in the evolutionary sciences) illustrates the issues of “partial truth” particularly clearly (Horder, 1989, 1994). For recent considerations, see: Dickinson, 1995; Bolker and Raff, 1996; Butler and Saidel, 2000; Gilbert and Bolker, 2001; Wheeler, in Wagner, 2001; Brigandt, 2003; Muller and Newman, 2003; Wagner, 2007; on the embryological criterion of homology: Balzer, 1955; Oppenheimer, 1967, pp. 256-294. De Beer (1971) argued that there were no unambiguous measures of homology at either the anatomical, the embryological or the genetic levels (Horder, 2006). Spemann had expressed similar reservations (Laubichler, 2000).

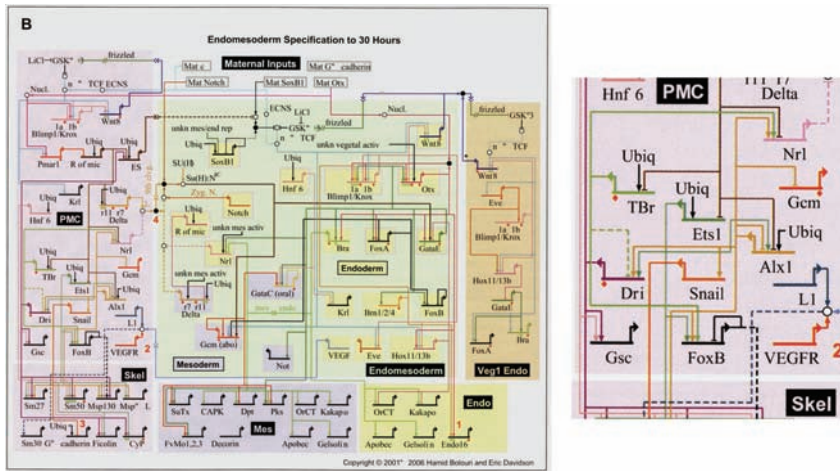


Fig. 12 An example of today's conception of "gene regulatory networks". Davidson defines these as; "the system level organization of the core genomic regulatory apparatus and how this is the locus of causality underlying the twin phenomena of animal development and animal evolution" (p. 2). This example, chosen from many available, shows one selected portion of the genome and the switches involved in one aspect of development, in this case "the (sea urchin) endomesoderm network, as a view from the genome". (Modified from Davidson, 2007, Fig 4.2.B; with the author's kind permission)

The concept of positional information symbolizes precisely the trends in biology gradually building up during the twentieth century and their effects. Wolpert's model can be seen as the culmination of a long and continuous series of attempts to arrive at a conceptual framework which would not only "explain" embryogenesis but would also position the subject within the context of the rest of biology.

(i) *How distinctive have trends been in Britain?*

My account has identified a series of prominent contributors, each leading lights in British biology of their time, each associated with a specific conceptual framework, each of which implied a certain "model" of how the evo-devo relationship should be understood and explained. If one can pick out one tentative generalization about what has been distinctive in Britain in this area of biology it is that Britain has lacked any sustained tradition of *experimental* embryology - certainly when compared to the German *Entwicklungsmechanik* tradition culminating in the Spemann school, or to the American schools associated with Harrison, Lillie or Wilson and Morgan. An experimental tradition takes time to build up because it requires the necessary combination of staff, students and laboratory facilities, financial support and technical back up: the German tradition demonstrated all these features. Given their sophisticated awareness of the complexities of embryogenesis, both functionally and structurally, it is difficult not to be puzzled

by the contrast of the ultimately empty, abstract, theoretical conceptual frameworks into which Huxley and de Beer, for example, allowed themselves to retreat.⁵⁶ By their own admissions, it was partly a case of lacking the staying power or aptitude for experimental work. The experimental approach contrasts in obvious ways with the requirements of a theoretical approach, which is perhaps best undertaken, independently, by the single individual worker. But with the freedom of manoeuvre that theoretical work makes possible, there comes the possible down-side of being too broad, too thinly spread or too out of touch with the complexities of real data. Scientists from neighbouring disciplines can relatively easily switch into embryology, especially if they are theoreticians or generalists and, by virtue of their original skills, they can bring extra kudos in the eyes of long-term laboratory embryologists: e.g., Needham, as a biochemist; Waddington, trained as a geologist; Wolpert, originally an engineer. The two contrasting modes of research are discussed by Harwood, 1993; Lawrence, 2004.

The theoretical, model-building method seems to have achieved a rather elevated in Britain. The biologists I have discussed were often remarkable for their brilliance and influence: some of them well known for their scientific writings for the non-specialist, and some even having high public profiles. By the end of his career Waddington could clearly bring a considerable sense of authority to his encouragement of theoretical approaches to biology. But the best token of all this is the degree of the influence D'Arcy Thompson seems to have exerted. One has to remark on the way in which leading biologists of each generation have been powerfully drawn to him. Perhaps, in the absence of alternatives he *seemed* to bridge the evo-devo divide. Equally his methodology must have appealed to the theoretically inclined.

(ii) The importance of the historical continuities

The overall objective of this paper has been to demonstrate how historical forces operating over long periods of time can have unsuspected and powerful effects on the direction and focus of later scientific perspectives. Although many of the leading concepts discussed here had complex and international origins, it is

⁵⁶ As we have indicated, the priorities, aims, assumptions and patterns of thought of embryologists at any one time can often be captured in their most favoured theoretical concepts. Nothing is more fundamental and consequential than the scientist's underlying conceptual framework; it determines what questions are asked, what new hypotheses are formulated and finally what sorts of experiments and observations are next undertaken. On the current role of theory in embryology, see Lawrence, 2004. When, as sometimes, key concepts are imported from physics or maths (Pontecorvo, 1958; Nijhout, 1990; Keller, 2002) (e.g., fields, Thompsonian transforms) or chemistry (e.g., gradients, morphogens), it can remain unclear whether they are more than analogies or mere metaphors. Other theoretical concepts that we have reviewed above are more like re-descriptions than explanations (e.g., allometric growth gradients, heterochrony, epigenetic landscapes, reaction norms). Despite their varied origins and inherent assumptions, these types of concepts all boil down to the same thing; they all treat embryogenesis as a one-process "transform".

relatively easy to show their continuity in the comparatively small British embryological community.

We have identified one enduring influence in the distinctive approach to cross-species morphologies created by D'Arcy Thompson. It led on to Huxley's development of the fully-fledged discipline of "allometry". De Beer's focus on the concept of heterochrony derives directly from Haeckel but, despite its differences, it ends up playing a similar role to allometry in the largely coherent perspectives of Huxley and de Beer by the time of the Modern Synthesis.⁵⁷ As has become clear, despite the century that separates us, Haeckel's influence has remained a surprisingly potent force and links us back to Darwin's times. Another important continuity can be seen in the gradual drift towards reduction and abstraction that we have charted in the case of Waddington and Wolpert. Their thinking can in turn be traced back through Spemann to ideas current around 1900 (Horder, 2001). The developments leading to the new evo-devo have been largely the result of efforts trans-nationally spread across the large number of contributors to the now massive body of molecular biological knowledge. However, the figure of Lewis Wolpert typifies many aspects of the trends involved and helps us to point to the long-term historical continuities behind them, particularly in the specific context of the UK.

These are examples of the general proposition that historical causal chains, as described in this paper, are generated due to the fact that each scientific generation necessarily builds on the assumptions, methods and priorities of the immediately preceding one. Successive generations are always at risk of adopting the assumptions of their mentors without fully checking how these assumptions were originally arrived at and whether they had been adequately justified.

(iii) What has been lost?

It requires a historical viewpoint to reveal the sorts of trends we have identified, and in so doing to recall what has been lost during the scientific progression. Historical considerations or awareness are, understandably, far removed from the normal practices of the typical professional scientist. On the other hand, professional historians can hardly be expected accurately to judge current developments at the scientific level; they are as caught up by changing fashion as scientists (Fell, 1960).⁵⁸ As scientific knowledge gets ever more complex and voluminous it can only get harder to recognize and question historical debts. The historical perspective comes into its own - and indeed becomes essential - in being able to reveal long-term historical continuities, which may be so gradual that they can go unnoticed by the participants at any one time.

⁵⁷ (cf. FN 32)

⁵⁸ (cf. FN 28)

In seeking out what has been lost, one is better able to reveal in a clear light how blinkered one's perspective may have become, and even to open up new avenues perhaps already implicit in older perspectives. One overall purpose of this paper has been to highlight how morphogenetic considerations have gradually become lost to view. Morphogenesis requires one to face up to the essentially epigenetic character of embryogenesis. Furthermore, it (together with induction and cellular differentiation) provides the explanatory basis for linking embryogenesis to supra-molecular, tissue level realms including adult structure itself. This linkage is essential if we are to complete the full account of the evolutionary mechanism; i.e. that genes themselves are only selected and modified by virtue of their contributions to embryogenesis and adult structure, and that their survival through natural selection and interaction with the environment of the organism depends on the repeated cycle of embryogenesis leading up to adult structure. Morphogenetic considerations, in particular, help to show how the kernel of truth in the notion of recapitulation promoted by Haeckel can be identified and restored to its central place in evo-devo (cf. Appendix).

REFERENCES

- Abercrombie, M. (1977) Concepts in morphogenesis. Proc. Roy. Soc. Lond. B199, pp. 337-344.
- Abir-Am, P.G. (1987) The Biotheoretical gathering, trans-disciplinary authority and the incipient legitimisation of molecular biology in the 1930s: new perspective on the historical sociology of science. Hist. Sci. 25, pp. 1-70.
- Adams, M.B. (1994) The Evolution of Theodosius Dobzhansky: essays on his life and thought in Russia and America. Princeton University Press, Princeton.
- Allen, D.E. (1994) The Naturalist in Britain: a social history. Princeton University Press, Princeton.
- Allen, G.E. (1978) Thomas Hunt Morgan, The Man and his Science. Princeton University Press, Princeton.
- Amundson, R. (2005) The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-Devo. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ashburner, M. (1993) In: The Development of *Drosophila melanogaster*. (Bate, M., Martinez-Arias, A., eds.) Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor.
- Ashton, R. (1916) Growth in Length. Embryological essays. Cambridge University Press, Cambridge.
- Avisé, J.C. (1993) Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman and Hall, New York.

- Baker, J.R. (1976) Julian Sorell Huxley. 1887-1975. *Biog. Mem. Fell. Roy. Soc.* 22, pp. 207-238.
- Balfour, F.M. (1975) A comparison of the early stages in the development of vertebrates. *Quart. J. Mic. Sci.* 15, pp. 207-226.
- Balfour, F.M. (1880-1) *A Treatise on Comparative Embryology*. 2 Vols. MacMillan, London.
- Baltzer, F. (1955) *Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution*. *Rev. Suisse Zool.* 57, pp. 451-477.
- Barnett, S.A. (ed.) (1958) *A Century of Darwin*. Heinemann, London.
- Barrington, E.J.W. (1973) Gavin Rylands de Beer, 1899-1972. *Biog. Mem. Fell. Roy. Soc.* 19, pp. 65-93.
- Bateson, W. (1894) *Materials for the Study of Variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. MacMillan, London.
- Bateson, W. (1922) Evolutionary faith and modern doubts. *Science* 55, pp. 55-61.
- Baxter, A.L. (1976) Edmund B. Wilson as a preformationist: some reasons for his acceptance of the chromosome theory. *J. Hist. Biol.* 9, pp. 29-57.
- Beard, J. (1896) *On Certain Problems of Vertebrate Embryology*. Fischer, Jena.
- Bechtel, W. (2006) *Discovering Cell Mechanisms. The creation of modern cell biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ben-David, J. (1971) *The Scientist's Role in Society. A Comparative Study*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Benson, K.R. (1988) The Naples Stazione Zoologica and its impact on the emergence of American marine biology. *J. Hist. Biol.* 21, pp. 331-341.
- Berrill, N.J. (1961) *Growth, Development, and Pattern*. Freeman, San Francisco.
- Beurton, P. (2000) *The Concept of the Gene*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Blacher, L.I. (1982) *The Problem of the Inheritance of Acquired Characters*. AmerindPub, New Delhi.
- Blackman, H. (2004) A spiritual leader? Cambridge zoology, mountaineering and the death of F.M. Balfour. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.* 35, pp. 93-117.
- Blackman, H.J. (2007) The natural sciences and the development of animal morphology in late-Victorian Cambridge. *J. Hist. Biol.* 40, pp. 71-108.

- Bolker, J.A., Raff, R.A. (1996) Developmental genetics and traditional homology. *BioEssays* 18, pp. 489-494.
- Bonner, J.T. (ed.) (1982) *Evolution and Development*. Dahlem Conference, No. 22. Springer, Berlin.
- Bowler, P.J. (1988) *The Non-Darwinian Revolution: Reinterpreting a historical myth*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Bowler, P.J. (1996) *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Renaissance of Life's Ancestry, 1860-1940*. Chicago University Press, Chicago
- Breidbach, O. (1998) *Art Forms in Nature: the prints of Ernst Haeckel*. Prestel, Munich.
- Brenner, S., Murray, J.D., Wolpert, L. (eds.) (1981) Theories of biological pattern formation. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 295, pp. 425-617.
- Brigandt, I. (2003) Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: the radiation of a concept. *J. Exp. Zool (Mol. Dev. Evol.)* 299B, pp. 9-17.
- Brigandt, I. (2006) Homology and heterochrony: the evolutionary embryologist Gavin Rylands de Beer (1899-1972). *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 306B, pp. 317-328.
- Bryant, P.J., Simpson, P. (1984) Intrinsic and extrinsic control of growth in developing organs. *Quart. Rev. Biol.* 59, pp. 387-415.
- Burkhardt, F., Smith, S. (eds.) (1985) *A Calendar of the Correspondance of Charles Darwin, 1821-1882*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Butler, A.B., Saidel, W.M. (2000) Defining sameness: historical, biological, and generative homology. *BioEssays* 22, pp. 846-853.
- Churchill, F.B. (1970) Francis Maitland Balfour. In: *Dictionary of Scientific Biography*, Vol. 1 (Gillespie, C.C.; ed.) Scribner, New York, pp. 420-422.
- Cock, A.C., Forsdyke, D.R. (2008) "Treasure your Exceptions". *The Science and Life of William Bateson*. Springer, Berlin.
- Cock, A.G. (1983) William Bateson's rejection and ultimate acceptance of chromosome theory. *Ann. Sci.* 40, pp. 19-59.
- Cole, F.J. (1930) *Early Theories of Sexual Generation*. Clarendon Press, Oxford.
- Coleman, W. (1970) Bateson and chromosomes: conservative thought in science. *Centaurus* 15, pp. 228-314.
- Coleman, W. (1971) *Biology in the Nineteenth Century. Problems of Form, Function, and Transformation*. Wiley, New York.

- Danielli, J.F., Brown, R. (eds.) (1948) *Growth in relation to Differentiation and Morphogenesis*. 2nd Symposium of the Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Darwin, C. (1974) *An Autobiographical Fragment*. Oxford University Press, Oxford.
- Davidson, E.H. (1968) *Gene Action in Early Development*. Academic Press, New York.
- Davidson, E.H. (2006). *The Regulatory Genome. Gene regulatory networks in development and evolution*. Academic Press, Amsterdam.
- Dawes-Hoang, R.E., Weischaus, E.F. (2001) Cell and developmental biology- a shared past, an intertwined future. *Devel. Cell* 1, 27-36.
- De Beer, G.R. (1930/1940/1951/1958) *Embryology and Evolution*. (2nd -4th editions entitled "Embryos and Ancestors"). Clarendon Press, Oxford.
- De Beer, G.R. (1937) *The Development of the Vertebrate Skull*. Clarendon Press, Oxford.
- De Beer, G.R. (1938) *Evolution: essays on aspects of evolutionary biology presented to Professor E.S. Goodrich on his seventieth birthday*. Clarendon Press, Oxford.
- De Beer, G.R. (1947) Edwin Stephen Goodrich, 1868-1946. *Obit. Not. Fell. Roy. Soc.* 5, pp. 477-490.
- De Beer, G.R. (1971) *Homology; an unsolved problem* (Oxford Biology Reader, No 11). Oxford University Press, London.
- De Chadarevian, S. (2002) *Designs for Life: molecular biology after World War II*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Desmond, A. (1989) *The Politics of Evolution. Morphology, Medicine, and Reform in Radical London*. University of Chicago Press, Chicago.
- Desmond, A. (1994) *Huxley: the Devil's Disciple*; (1997) *Huxley: Evolution's High Priest*. Michael Joseph, London.
- Dickinson, W.J. (1995) *Molecules and morphology: where's the homology?* *Trends in Gen.* 11, pp. 119-121.
- Di Gregorio, M.A. (2005) *From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith*. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen.
- Dronamraju, K.R. (1993) *If I am to be remembered. The Life and work of Julian Huxley with selected correspondance*. World Scientific, Singapore.
- Dunn, L.C. (1965) *A Short History of Genetics*. McGraw-Hill, New York.

- Ebert, J.D. (1955) Review; Analysis of Development (Willier et al, 1955). *Quart. Rev. Biol.* 30, pp. 401-403.
- Edgar, B.A. (2006) How flies get their size: genetics meets physiology. *Nat. Gen. Rev.* 7, pp. 907-915.
- Fell, H.B. (1960) Fashion in cell biology. *Science* 132, pp. 1625-1627.
- Fisher, M., Grainger, R.M. (2004) Lens induction and determination. In: *Development of the Ocular Lens* (Lovicu, F.J.; ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 27-47.
- Ford, E.B., Huxley, J.S. (1927) Mendelian genes and rates of development in *Gammarus Chevrouxi*. *Brit. J. Exp. Biol.* 5, pp. 112-134.
- Foster, M., Balfour, F.M. (1883) *The Elements of Embryology*. MacMillan, London.
- Foster, M., Sedgwick, A. (1884) *The Works of Francis Maitland Balfour*. London.
- Garstang, W. (1922) The theory of recapitulation; A critical re-statement of the Biogenetic Law. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 35, pp. 81-101.
- Garstang, W. (1966) *Larval Forms and other zoological verses*. Blackwell, Oxford.
- Gayon, J. (2000) History of the concept of allometry. *Am. Zool.* 40, pp. 748-758.
- Gehring, W.J. (1998) *Master Control Genes in Development and Evolution: The Homeobox Story*. Yale University Press, New Haven.
- Geison, G.L. (1978) *Michael Foster and the Cambridge School of Physiology. The Scientific Enterprise in late Victorian society*. Princeton University Press, Princeton.
- Ghiselin, M.T. (1969) *The Triumph of the Darwinian Method*. University of California Press, Berkeley.
- Gilbert, S.F. (ed.) (1991a) *A Conceptual History of Modern Embryology*. Plenum Press, New York.
- Gilbert, S.F. (1991b) Epigenetic landscaping. Waddington's use of cell fate bifurcation diagrams. *Biol. and Phil.* 6, pp. 135-154.
- Gilbert, S.F. (2000) Diachronic biology meets evo-devo: C.H.Waddington's approach to evolutionary developmental biology. *Am. Zool.* 40, pp. 729-737.
- Gilbert, S.F., Bolker, J.A. (2001) Homologies of process and modular elements of embryonic construction. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 291B, pp. 1-12.
- Gilbert, S.F. and Epel, D. (2008) *Ecological Developmental Biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution*. Sinauer, Sunderland, MA.

- Glass, B., Temkin, O., Straus, W.L. (eds.) (1959) *Forerunners of Darwin 1745-1859*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Gliboff, S. (2008) *H.G.Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism: a study in translation and transformation*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Glick, T.F. (1988) *The Comparative Reception of Darwinism*. University of Chicago Press, Chicago.
- Goldschmidt, R. (1982) *The Material Basis of Evolution*. (Reprint of 1940 edition with historical introduction by S.J.Gould). Yale University Press, New Haven.
- Goodrich, E.S. (1924) *Living Organisms: an account of their origin and evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- Goodwin, B.C., Holder, N., Wylie, C.C. (eds.) (1983) *Development and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goss, R.J. (1964) *Adaptive Growth*. Logos Press, London.
- Goss, R.J. (1978) *The Physiology of Growth*. Academic Press, New York.
- Gould, S.J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Gould, S.J. (1979) On the importance of heterochrony for evolutionary biology. *Syst. Zool.* 28, pp. 224-226.
- Gould, S.J. (1992a) Ontogeny and phylogeny - revisited and reunited. *BioEssays* 14, pp. 275-279.
- Gould, S.J. (1992b) Heterochrony. In: *Keywords in Evolutionary Biology* (Keller, E.F., Lloyd, E.A.; eds.). Harvard University Press, Cambridge, MA, pp 158-165.
- Gould, S.J. (2000) Of coiled oysters and big brains: how to rescue the terminology of heterochrony, now gone astray. *Evol. and Devel.* 2, pp. 241-248.
- Gould, S.J. (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*. Belknap, Cambridge, MA.
- Grell, K.G. (1979) Die Gastraea-Theorie. *Med.-historisches Journal* 14, pp. 275-291.
- Gurdon, J.B. (1974) *The Control of Gene Expression in Animal Development*. Clarendon Press, Oxford.
- Hadorn, E. (1961) *Developmental Genetics and Lethal Factors*. Methuen, London.
- Haeckel, E. (1910) *The Evolution of Man* (5th German ed.). Watts, London.

- Haldane, J.B.S. (1932) The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. *Am. Nat.* 66, pp. 5-24.
- Hall, B.K. (1992) *Evolutionary Developmental Biology*. Chapman and Hall, London.
- Hall, B.K. (2000) Balfour, Garstang and de Beer: the first century of evolutionary embryology. *Am. Zool.* 40, pp. 718-728.
- Hall, B.K. (2001) John Samuel Budgett (1872-1904): In Pursuit of *Polypterus*. *Bioscience* 51, pp. 399-407.
- Hall, B.K., Olson, W.M. (eds.) (2003) *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Hall, B.K., Pearson, R.D., Muller, G.B. (2004) *Environment, Development, and Evolution. Towards a Synthesis*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Hamburger, V. (1988) *The Heritage of Experimental Embryology. Hans Spemann and the Organizer*. Oxford University Press, New York.
- Haraway, D.J. (1976) *Crystals, Fabrics, and Fields. Metaphors of Organicism in Twentieth-Century Developmental Biology*. Yale University Press, New Haven.
- Harwood, J. (1993) *Styles of Scientific Thought. The German Genetics Community, 1900-1933*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hedges, S.B. (2002) The origin and evolution of model organisms. *Nat. Rev. Genet.* 3, pp. 838-849.
- Henfrey, A., Huxley, T.H. (eds.) (1853) *Scientific Memoirs, selected from the Transactions of Foreign Academies of Science, and from Foreign Journals, Natural History*. Taylor and Francis, London.
- Hertwig, O. (ed.) (1906) *Handbuch der Vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Fischer, Jena.
- His, W. (1868) *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei*. Vogel, Leipzig.
- His, W. (1874) *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einem befreundeten Naturforscher*. Vogel, Leipzig.
- Holland, P.W.H. (1999) The future of evolutionary developmental biology. *Nature* 402 (Suppl), pp. C41-44.
- Holmes, S.J. (1944) Recapitulation and its supposed causes. *Quart. Rev. Biol.* 18, pp. 319-331.

- Hooper, J. (2002) *Of Moths and Men. Intrigue, tragedy and the peppered moth.* Fourth Estate, London.
- Hopwood, N. (1999) Giving body to embryos: Modelling, mechanisms and the microtome in late nineteenth-century anatomy. *Isis* 90, pp. 462-496.
- Hopwood, N. (2002) *Embryos in Wax: Models from the Ziegler Studio, with a reprint of "Embryological Wax Models" by Freidrich Ziegler.* Whipple Museum, Cambridge.
- Hopwood, N. (2006) Pictures of evolution and charges of fraud: Ernst Haeckel's embryological illustrations. *Isis* 97, pp. 260-301.
- Hopwood, N. (2007) A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology. *Int. J. Devel. Biol.* 51, pp.1-26.
- Horder, T.J. (1976) Pattern formation in animal development. In: *The Developmental Biology of Plants and Animals* (Graham, C.F., Wareing, P.F.; eds.). Blackwell Scientific Publishers, Oxford, pp. 169-197.
- Horder, T.J. (1989) Syllabus for an embryological synthesis. In: *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates.* Dahlem Conference, No.45. (Wake, D.B., Roth, G.; eds.). John Wiley & Sons, Chichester, pp. 315-348.
- Horder, T.J. (1993a) The chicken and the egg. In: *Experimental and Theoretical Advances in Biological Pattern Formation* (Othmer, H.G., Maini, P.K., Murray, J.D.; eds.) NATO Symposium ASI 259. Plenum, New York, pp. 121-148.
- Horder, T.J. (1993b) Three glimpses of evolution. In: *Formation and Regeneration of Nerve Connections* (Sharma, S.C., Fawcett, J.W.; eds.) Birkhauser, Boston, pp. 222-238.
- Horder, T.J. (1994) Partial truths: a review of the uses of concepts in the evolutionary sciences. In: *Models in Phylogeny Reconstruction* (Scotland, R.W., Siebert, D.J., Williams, D.M.; eds.) Clarendon Press, Oxford, pp. 65-91.
- Horder, T.J. (1998) Why do scientists need to be historians? *Quart. Rev. Biol.* 73, pp. 175-187.
- Horder, T.J. (2001) The organizer concept and modern embryology: Anglo-American perspectives. *Int. J. Devel. Biol.* 45, pp. 97-132.
- Horder, T.J. (2002a) Thompsonian Transformations. In: *Encyclopaedia of Life Science*, Vol 18. Nature Publishing Group, London, pp. 260-264.
- Horder, T.J. (2002b) Heterochrony. In: *Encyclopaedia of Life Sciences.* Vol 8. Nature Publishing Group, London, pp. 625-30.

- Holder, T.J. (2005) D'Arcy Wentworth Thompson, *On Growth and Form*, First Edition (1917) In: *Landmark Writings in Western Mathematics 1640-1940*. (Grattan-Guinness, I.; ed.) Elsevier, Amsterdam, pp. 823-832.
- Holder, T.J. (2006) Gavin Rylands de Beer: how embryology foreshadowed the dilemmas of the genome. *Nat. Rev. Genet.* 7, pp. 892-898.
- Holder, T.J., Witkowski, J.A., Wylie, C.C. (eds.) (1985) *A History of Embryology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hughes, A. (1959) *A History of Cytology*. Abelard-Schuman, London.
- Hull, D.L. (1988) *Science as a Process. An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. Chicago University Press, Chicago.
- Hull, D.L., Ruse, M. (2007) *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huxley, J.S. (1932 (1993)) *Problems of Relative Growth*. (Methuen, London, 1932). Reprinted in 1993 with historical introduction by F. B. Churchill). John Hopkins University Press, Baltimore.
- Huxley, J.S. (ed.) (1940) *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Huxley, J.S. (1942) *Evolution: The Modern Synthesis*. George Allen and Unwin, London.
- Huxley, J.S. (ed.) (1954) *Evolution as a Process*. George Allen and Unwin. London.
- Huxley, J.S., De Beer, G.R. (1934) *The Elements of Experimental Embryology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huxley, T.H. (1849) On the anatomy and affinities of the family of medusae. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 139, pp. 413-434.
- Huxley, T.H. (1875) On the classification of the animal kingdom. *Quart. J. Mic. Sci.* 15, pp. 52-56.
- Jenkinson, J.W. (1909) *Experimental Embryology*. Clarendon Press, Oxford.
- Jenkinson, J.W. (1911) Vitalism. In: *Studies in the History and Method of Science*. (1917-1921) (Singer, C.; ed.). Clarendon Press, Oxford. pp. 59-78.
- Jenkinson, J.W. (1913) *Vertebrate Embryology comprising the early history of the embryo and its foetal membranes*. Clarendon Press, Oxford.
- Keller, E.F. (2002) *Making Sense of Life. Explaining biological development with models, metaphors, and machines*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Kelly, A. (1981) *The Descent of Darwin: the popularization of Darwinism in Germany 1860-1914*. North Carolina University Press, Chapel Hill.

- Kerr, J.G. (ed.) (1907) *The Work of John Samuel Budgett*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kerr, J.G. (1919) *Textbook of Embryology; Vertebrates*. MacMillan, London.
- Kevles, D.J. (1980) Genetics in the United States and Great Britain 1890-1930. A review with speculations. *Isis* 71, pp. 441-455.
- Keynes, M., Harrison, G.A. (eds.) (1989) *Evolutionary Studies: a centenary celebration of the life of Julian Huxley*. MacMillan, London.
- Kleeberg, R. (2005) *Theophysis: Ernst Haeckel's Philosophie der Naturganzen*. Köln, Böhlau.
- Kleinenberg, N. (1886) Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. *Zeit. wiss. Zool.* 44, pp. 212-224.
- Klingenberg, C.P. (1998) Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73, pp.79-123.
- Kohlbrugge, J.H.F. (1911) *Das Biogenetische Grundgesetz: Eine historische Studie*. *Zool. Anz.* 38, pp. 447-453.
- Kohn, D. (ed.) (1985) *The Darwinian Heritage*. Princeton University Press, Princeton.
- Krause, E. (1987) *Ernst Haeckel*. Teubner, Leipzig.
- Lankester, E.R. (1870) On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Series 4)* 6, pp. 34-43.
- Lankester, E.R. (1873) On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origins of vascular and lymph systems. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Series 4)* 11, pp. 321-328.
- Lankester, E.R. (1876) An account of Professor Haeckel's recent additions to the gastraea-theory. *Quart. J. Mic. Sci.* 16, pp. 51-66.
- Lankester, E.R. (1877) Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and the significance of the germ-layers. *Quart. J. Mic. Sci.* 17, pp. 399-441.
- Lankester, E.R. (1890) *The Advancement of Science. Occasional essays and addresses*. MacMillan, London.
- Laubichler, M.D. (2000) Homology in development and the development of the homology concept. *Am. Zool.* 40, pp. 777-788.
- Laubichler, M.D., Maienschein, J. (eds.) (2007) *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution*. MIT Press, Cambridge, MA.

- Lawrence, P.A. (1992) *The Making of a Fly: the genetics of animal design*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Lawrence, P.A. (2004) Theoretical embryology: a route to extinction? *Curr. Biol.* 14, pp. R7-8.
- Lenoir, T. (1982) *The Strategy of Life. Teleology and mechanics in nineteenth century German biology*. Reidel, Dordrecht.
- Lester, J. (edited by P.J. Bowler). (1995) *E. Ray Lankester and the making of modern British biology*. British Society for the History of Science.
- Levit, G.S., Meister, K. (2006) The history of essentialism vs Ernst Mayr's "Essentialism Story": a case study of German idealistic morphology. *Theory in Biosc.* 124, pp. 281-307.
- Lewis, E.B. (1994) Homeosis: the first 100 years. *Trends Gen.* 10, pp. 341-343.
- Love, A.C. (2003) Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary and developmental biology. *Biol. and Phil.* 18, pp. 309-345.
- Lovejoy, A.O. (1936) *The Great Chain of Being*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Lovtrop, S. (1978) On von Baerian and Haeckelian Recapitulation. *Syst. Zool.* 27, pp. 348-352.
- MacBride, E.W. (1914) *Text-book of Embryology. Vol 1. Invertebrata*. MacMillan, London.
- MacKenzie, D. (1981) *Statistics in Britain 1865-1930: the social construction of scientific knowledge*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Maienschein, J. (1978) Cell lineage, ancestral reminiscence, and the biogenetic law. *J. Hist. Biol.* 11, pp.129-158.
- Maienschein, J. (ed.) (1986) *Defining Biology. Lectures for the 1890s*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Marshall, A.M. (1893) *Vertebrate Embryology. A Text-book for students and practitioners*. Smith, Elder and Co., London.
- Mayr, E. (1994) Recapitulation reinterpreted: the somatic program. *Quart. Rev. Biol.* 69, pp. 223-232.
- Mayr, E., Provine, W. (eds.) (1980) *The Evolutionary Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Medawar, P.B. (1954) The significance of inductive relationships in the development of vertebrates. *J. Emb. Exp. Morphol.* 2, pp.172-174.

- Meyer, A.W. (1935) Some historical aspects of the recapitulation idea. *Quart. Rev. Biol.* 10, pp. 379-396.
- Mohr, O.L., Wriedt, C. (1919) A new type of hereditary brachyphalangy in man. *Carnegie Inst. Pub.* 295, pp. 1-64.
- Morange, M. (1998) *A History of Molecular Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Morgan, T.H. (1903) *Evolution and Adaptation*. MacMillan, New York.
- Morgan, T.H. (1932) *The Scientific Basis of Evolution*. Norton, New York.
- Muller, G.B., Newman, S.A. (eds.) (2003) *Origination of Organismal Form: Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Needham, J. (1931) *Chemical Embryology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Needham, J. (1933) On the dissociability of the fundamental processes in ontogenesis. *Biol. Rev.* 8, pp. 180-223.
- Needham, J. (1936) *Order and Life*. Yale University Press, New Haven.
- Needham, J. (1942) *Biochemistry and Morphogenesis*. (New introduction in second printing, 1956) Cambridge University Press, Cambridge.
- Needham, J. (1943) *Time the Refreshing River*. George Allen and Unwin, London.
- Needham, J., Baldwin, W. (1949) *Hopkins and Biochemistry, 1900-1994*. Heffer, Cambridge.
- Needham, J., Waddington, C.H., Needham, D.M. (1934) Physico-chemical experiments on the amphibian organizer. *Proc. Roy. Soc. B* 114, pp. 393-422.
- Nijhout, H.F. (1990) Metaphors and the role of genes in development. *BioEssays*. 12, pp. 441-446.
- Nordenskiöld, E. (1928) *The History of Biology*. Tudor Publishing, New York.
- Nüsslein-Volhard, C. (2006) *Coming to Life. How genes drive development*. Yale University Press, New Haven.
- Numbers, R.L. (1998) *Darwinism comes to America*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Nyhart, L.K. (1995) *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities. 1800-1900*. Chicago University Press, Chicago.
- Oppenheimer, J.M. (1967) *Essays in the History of Embryology and Biology*. MIT Press, Cambridge, MA.

- Ospovat, D. (1981) *The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1838-1859.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Otis, L. (2007) *Müller's Lab.* Oxford University Press, Oxford.
- Picken, L. (1956) The fate of Wilhelm His. *Nature* 178, pp. 1162-1165.
- Picken, L. (1960) *The Organization of Cells and other Organisms.* Clarendon Press, Oxford.
- Polikoff, D. (1981) C.H.Waddington and modern evolutionary theory. *Evol. Theory* 5, pp.143-168.
- Pontecorvo, G. (1958) *Trends in Genetic Analysis.* Columbia University Press, New York.
- Radl, E. (1930) *The History of Biological Theories.* Oxford University Press, Oxford.
- Raff, R.A. (1996) *The Shape of Life. Genes, development, and the evolution of animal form.* University of Chicago Press, Chicago.
- Raff, R.A., Kaufman, T.C. (1983) *Embryos, Genes, and Evolution: The developmental-genetic basis of evolutionary change.* MacMillan, New York.
- Rainger, R., Benson, K.R., Maienschein, J. (eds.) (1988) *The American Development of Biology.* University of Pennsylvania Press, Philadelphia.
- Rasmussen, N. (1991) The decline of recapitulationism in early twentieth-century biology: disciplinary conflict and consensus on the battleground of theory. *J. Hist. Biol.* 24, pp. 51-89.
- Rehbock, P.H. (1983) *The Philosophical Anatomists.* University of Wisconsin Press, Madison.
- Richards, R.J. (1992) *The Meaning of Evolution. The morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's Theory.* University of Chicago Press, Chicago.
- Richards, R.J. (2008) *The Tragic Sense of Life. Ernst Haeckel and the struggle over evolutionary thought.* University of Chicago Press, Chicago.
- Richardson, M. K. (1995) Heterochrony and the phylotypic period. *Devel. Biol.* 172, pp. 412-421.
- Richardson, M. K. (2009) Diffusible gradients are out- an interview with Lewis Wolpert. *Int. J. Devel. Biol.* 53, pp. 659-662.
- Richardson, M.K., Hanken, J., Gooneratne, M.L., Pieau, C., Raynaud, A., Selwood, L., Wright, G.M. (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the

- vertebrates: implication for current theories of evolution and development. *Anat. Emb.* 196, pp. 91-106.
- Richardson, M.K., Keuck, G. (2002) Haeckel's ABC of evolution and development. *Biol. Rev.* 77, pp. 495-528.
- Richmond, M.L. (1988) Darwin's study of the cirripedia. In: *The Correspondence of Charles Darwin* (Burkhardt, F., Smith, S.; eds.), Vol 4. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 388-409.
- Richmond, M.L. (1997) "A Lab of One's Own": The Balfour biological laboratory for women at Cambridge University, 1884-1914. *Isis* 88, pp. 422-445.
- Richmond, M.L. (2001) Women in the early history of genetics. William Bateson and the Newnham College Mendelians, 1900-1910. *Isis* 92, pp. 55-90.
- Rinard, R.G. (1981) The problem of the organic individual: Ernst Haeckel and the development of the Biogenetic Law. *J. Hist. Biol.* 14, pp. 249-275.
- Robert, J.S. (2001) Interpreting the homeobox: metaphors of gene action and activation in development and evolution. *Evol. and Devel.* 3, pp. 287-295.
- Robertson, A. (1977) Conrad Hal Waddington. *Biog. Mem. Fell. Roy. Soc.* 23, pp. 575-622.
- Rosenberg, A. (2006) *Darwinian Reductionism. Or, how to stop worrying and love molecular biology.* University of Chicago Press, Chicago.
- Rupke, N. A. (1994) *Richard Owen. Victorian Naturalist.* Yale University Press, New Haven.
- Ruse, M., Hull, D.L. (eds.) (2007) *Cambridge Companion to the Philosophy of Biology.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Russell, E.S. (1916) *Form and Function.* Murray, London.
- Sarkar, S. (1999) From the *Reaktionsnorm* to the adaptive norm: the norm of reaction 1909-1960. *Biol and Phil.* 14, pp. 235-252.
- Saxen, L. and Toivonen, S. (1962) *Primary Embryonic Induction.* Logos, London.
- Schichling, C.D., Pigliuchi, M. (1998) *Phenotypic Evolution - a reaction norm perspective.* Sinauer, Sunderland, MA.
- Schwartz, J. (2008) *In Pursuit of the Gene; from Darwin to DNA.* Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Sedgwick, A. (1894) On the law of development commonly known as von Baer's Law; and on the significance of ancestral rudiments in embryonic development. *Quart. J. Mic. Sci.* 36, pp. 35-52.

- Sedgwick, A. (1910) The influence of Darwin on the study of animal embryology. In: *Darwin and Modern Science* (Seward, A.C.; ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 171-184.
- Shumway, W. (1932) The recapitulation theory. *Quart. Rev. Biol.* 7, pp. 93-99.
- Slack, J.M.W., Holland, P.W.H., Graham, C.F. (1993) The zootype and the phylotypic stage. *Nature* 361, pp. 490-492.
- Stott, R. (2003) *Darwin and the Barnacle*. Faber and Faber, London.
- Temkin, O. (1950) German concepts of ontogeny and history around 1800. *Bull Hist. Med.* 24, pp. 227-246.
- Thomson, J.A. (1932) *The Great Biologists*. Methuen, London.
- Thompson, D'Arcy W. (1917) *On Growth and Form*. (Second edition, 1942). Cambridge University Press, Cambridge.
- Van Regenmortel, M.H.U., Hull, D.L. (eds.) (2000) *Promises and Limits of Reductionism in the Biomedical Sciences*. Wiley, Chichester.
- Vernon, K. (1993) Desperately seeking status: Evolutionary Systematics and the taxonomists' search for respectability 1940-60. *Brit. J. Hist. Sci.* 26, pp. 207-227.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schichling, C.D., Van Tienderen, P.H. (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Evol. Ecol.* 10, pp. 212-217.
- Waddington, C.H. (1935) *How animals develop*. George Allen and Unwin, London.
- Waddington, C.H. (1939) *An Introduction to Modern Genetics*. Allen and Unwin, London.
- Waddington, C.H. (1940) *Organisers and Genes*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Waddington, C.H. (1952) *The Epigenetics of Birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Waddington, C.H. (1953a) The "Baldwin Effect", "Genetic Assimilation", and "Homeostasis". *Evolution* 7, pp. 386-387.
- Waddington, C. H. (1953b) Epigenetics and evolution. In: *Evolution* (Brown, R., Danielli, J.F. eds). 7th Symposium of the Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 186-199.
- Waddington, C.H. (1956) *Principles of Embryology*. George Allen and Unwin, London.

- Waddington C.H. (1957) *The Strategy of the Genes. A discussion of some aspects of theoretical biology.* George Allen and Unwin, London.
- Waddington, C.H. (1962) *New Patterns in Genetics and Development.* Columbia University Press, New York.
- Waddington, C.H. (ed.) (1968, 1969, 1970, 1972) *Towards a Theoretical Biology.* IUBS Symposia Vol 1 (1968), Vol 2 (1969), Vol 3 (1970), Vol 3 (1972). Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Waddington, C.H., Schmidt, G.A. (1933) Induction by heteroplastic grafts of the primitive streak in birds. *W. Roux Arch. f. Entw. Mech. Org.* 128, pp. 522-563.
- Wagner, G.P. (ed) (2001) *The Character Concept in Evolutionary Biology.* Academic Press, San Diego.
- Wagner, G.P. (2007) The developmental genetics of homology. *Nat. Rev. Genet.* 8, pp. 473-479.
- Waisbren, S.J. (1988) The importance of morphology in the evolutionary synthesis as demonstrated by the contributions of the Oxford group: Goodrich, Huxley, and de Beer. *J. Hist. Biol.* 21, pp. 291-330.
- Wake, D.B., Roth, G. (eds.) (1989) *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates.* Dahlem Conference, No.45. John Wiley & Sons, Chichester.
- Waters, C.K., van Helden, A. (eds.) (1992) *Julian Huxley. Biologist and Statesman of Science.* Rice University Press, Houston.
- Weber, B.H., Depew, D.J. (2003) *Evolution and Learning; the Baldwin Effect Reconsidered.* MIT Press, Boston.
- Webster, G., Goodwin, B. (1996) *Form and Transformation. Generative and relational principles in biology.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Wells, H.G., Huxley, J.S., Wells, G.P. (1931) *The Science of Life.* Cassell, London.
- West-Eberhard, M.J. (2003) *Developmental Plasticity and Evolution.* Oxford University Press, New York.
- Willier, B.H., Weiss, P.A., Hamburger, V. (eds.) (1955) *Analysis of Development.* Saunders, Philadelphia.
- Wilson, E.B. (1895) The embryological criterion of homology. In: *Biological Lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Hole.* Ginn and Co., Boston. pp. 101-124.
- Winchester, S. (2008) *Bomb, Book and Compass: Joseph Needham and the Secrets of China.* Viking, London.

- Witkowski, J.A. (1987) Optimistic Analysis - chemical embryology in Cambridge 1920-42. *Med. Hist.* 31, pp. 247-268.
- Wolpert, L. (1971) Positional information and pattern formation. *Curr. Topics Devel. Biol.* 6, pp. 183-211.
- Wolpert, L. (1989) Positional information revisited. *Devel. (Suppl)*, pp. 3-12.
- Wolpert, L. (1994) The evolutionary origin of development: cycles, patterning, privilege and continuity. *Devel. (Supp)*, pp.79-84.
- Woodger, J.H. (1930/1) The concept of “organism” and the relation between embryology and genetics. *Quart. Rev. Biol.* 5, pp. 1-22; pp. 438-463, Vol 6, pp.178-207.
- Wright, S. (1941) The physiology of the gene. *Physiol. Rev.* 21, pp. 487-527.
- Young, C.M. (1990) Larval ecology of marine invertebrates: a sequicentennial history. *Ophelia* 32, pp.1-48.
- Zelditch, M.L. (ed.) (2001) *Beyond Heterochrony. The Evolution of Development.* Wiley-Liss, New York.

Acknowledgments. My thanks go to Drs N. Hopwood and K. J. Morris for comments on an early draft of this paper.

APPENDIX

The underlying validity of the concept of recapitulation

(i) Putting the concept in a modern biological context.

In the light of the complex and convoluted history described in this paper, it is apparent that the way in which we understand the nature of embryogenesis can affect our approach to evolutionary matters. One way in which to illustrate what has been lost as a result of the above described chain of historical events is to return to the concept of recapitulation and its elucidation in morphogenetic phenomena. When so many distinguished embryologists in the past have suspected that there is a partial truth behind the notion, there is surely unfinished business here.

As we have seen (FN 7, 28), the traditional simplistic approach to the problem of recapitulation, which revolves around comparing and contrasting the von Baerian and Haeckelian concepts, all too easily leads to confusions. The term “repetition” (FN 7, 20) probably captures the most important aspect of

“recapitulation”, but is rarely used. I make the following points as background to identifying the way in which the concept of “recapitulation” can validly be applied;

(a) Haeckel’s claims are easily countered given today’s understanding of basic biology. If embryogenesis was a literal and complete repetition of evolving *adult* forms it would necessarily have to be the result of changes *only* at the end of development (i.e., “terminal addition”; only that mechanism would preserve intact the adult forms represented in earlier embryonic stages), but it is now abundantly clear that evolutionary change is usually by elaboration, loss of structure (e.g. the tail or pronephros secondarily degenerate), and especially by substitution (e.g. limbs replace fins, body scales transform into teeth). We can now safely say that *all* stages of embryonic development are potentially open to evolutionary change.

(b) On the other hand recapitulation is a feature that, in principle, necessarily arises as a possibility as a consequence of the causal relations that are the essence of the epigenetic nature of embryogenesis. A sequentially causal relation in ontogeny must usually reflect a corresponding sequence in phylogeny because the causal conditions had to be in place in the ancestor before the new, causally-dependent feature could evolve: the new feature could not have evolved independently earlier. Due to the foundational nature of the earliest stages in embryogenesis they are relatively invariant (hence the similarity of embryos and of the Bauplan of the phylum, e.g., the pharyngula phases of vertebrate embryos): they are highly conserved in later evolution because any change at this stage would have major, multiple, and usually non-adaptive consequences, through the epigenetic cascade, at later stages.

(c) The superficially paradoxical situation also arises that the very earliest stages of development are often found to be more variable than intermediate (pharyngula) stages. But it makes biological sense that eggs and larval stages should be open to evolutionary adaptations, provided that they allow - and lead on to - a more invariant intermediate Bauplan stage of organization (Fig. 11). Thus the argument in (b) above is not affected. On these grounds “larval forms” (so important to Garstang, for example) may be less reliable indicators of evolutionary paths than the basic determinants of the chordate pharyngula, such as germ layers, gastrulation or neurulation.

(d) Moreover, it is to be expected that *transitory causal processes* underlying the Bauplan are what will tend to be most conserved, while leaving structural details and final cellular differentiation, by comparison, variable and flexible. In terms of epigenetic causality the morphogenesis of epithelia (such as germ layers) will tend to show stability because such processes depend on a continuity and interdependence in the causality of the epithelial movements and organization.

(e) Modern molecular sequencing evidence provides abundant support for the possibility of recapitulatory phenomena during epigenetic morphogenesis in revealing high degrees of conservation of *some* genes and their products across species. Ironically however, the wide commonality of stable molecules across phyla means that they become less relevant as a source of evidence for the tracing of

evolutionary paths. This evolutionary invariance is probably especially true for molecules controlling Bauplan stages; such molecules will probably control developmental *processes* (such as morphogenetic cell movement) rather than *end-state cell differentiation*.

(ii) *An example*

The basic relation of development and evolution can be pinpointed in the following way. In order to fulfill the familiar and obvious requirements of reproduction and genetic assortment, any given generation of a multicellular organism starts from a single cell (the fertilized egg). During evolution every linearly preceding generation of organism also had to start from the single-cell stage, for the same reasons. It follows then that the egg cell ultimately retains and repeats the unicellular stage from which all multicellular organisms must have evolved. Although, of course, successive generations of single-cell stages will have differed greatly in structural or molecular detail, we can conclude that this “*level of organization*” was conserved (and therefore recapitulated) throughout later evolution. A similar inherent relation of evolution and development will apply well beyond the single-cell stage because the daughter cells of the egg which go on to make the embryo will be themselves limited in how they can set about the task of embryogenesis.

Consider the formation of the retina of the eye. In vertebrates the retina forms from an infolding of the optic vesicle, which generates the optic cup. The optic vesicle forms by an out-folding of the forebrain neural epithelium, a part of the neural epithelial plate that is earlier derived - through induction by the underlying mesendoderm of the archenteron formed by gastrulation - from the ectoderm, which itself was originally formed as the outer of two epithelial “germ layers” derived from the loose collection of cells directly arising by mitotic cell-division from the egg. This is all part of the epigenetic causal cascade and therefore, as expected, prevention of any of the prior stages of this sequence of events results in failure of formation of the retina. The fact that an equally complex and *indirect*, but closely comparable, derivation of the retina normally occurs in all vertebrates strongly suggests that this is the only path available for eye formation in vertebrates, given the nature of the cellular starting conditions of the embryo and the properties and capacities of embryo cells. Being derived by simple mitosis from the egg, attainment of structural organization (from which definitive organs can later derive) must *necessarily* be by way of initially simple steps. The germ layer epithelia represent the first such organizational stage.

How then does this relate to the route of evolution of the eye?

(a) The evidence of the evolutionary record indicates that, as we see in ancestral chordates such as *Amphioxus* which lack eyes, a basic central nervous system (CNS) evolved before the eye. Clearly, possession of an eye without a pre-existing CNS to process visual information would make no evolutionary sense.

Similarly, evolution of a chordate type of CNS can hardly have occurred until the evolution of a suitable means of nutrition (i.e., of a gut): the occurrence of a form of gastrulation among virtually all invertebrates suggests this evolved very early. Evidently, the eye evolved only once basic elements in chordate structure such as these had been built up.

(b) In order to evolve, the processes of eye formation would need to emerge in small steps, each of which would have had to confer selective advantage on organisms at each evolutionary stage. The epithelial continuity through which the eye derives from the neural ectoderm shows how this condition could have been met; i.e. by a gradual and increasing out-folding from the forebrain region. The structure of the light-sensitive rods and cones of the retina shows how light sensitivity (and therefore the first steps in eye out-folding) could well have arisen within the original primitive CNS (Horder, in Goodwin et al., 1983, 1993b). The constant connection between CNS and eye that this pattern of development ensures, determines that the eye automatically has later structural and functional connection to the CNS, via the connecting optic nerve.

(c) The above-described morphogenetic route to eye formation could only have evolved by means of modifications available to the embryos of the remote chordate ancestors, as set by the nature and capabilities of their tissues. It follows that, as part of the general epithelium-based organization of the early ancestral chordate embryo, the eye could only have been formed by suitable folding modifications to the forebrain neural plate.

Putting all these lines of evidence together, one can conclude, firstly, that the morphogenetic path of eye formation can only be explained as the product of its gradual evolution, and, secondly, that the responsible evolutionary path is repeated in the development of the eye, and includes *aspects* of structure that obtained in the succession of *adults* of ancestral forms. To this extent recapitulation *does* occur. However, as with the egg (and the pharyngula as a whole, since its structure is largely derived through epithelial transformations), what is repeated (or “recapitulated”) is *organization* of structure (i.e., epithelial morphogenesis) rather than identical structures (FN 53). According to what I have called the “continuity principle” (Horder, in Goodwin et al., 1983, p. 339; 1989, p. 343), just as the causal and structural continuity of the epithelium cannot be broken during embryogenesis if an eye is to form, so too in the succession of ancestors an unbroken continuity of modifications of levels of organization must have occurred. Thus in this way one can see how the often-suspected “grain of truth” in Haeckel’s claims is borne out and explained. We have shown how and why aspects of *organization* that one can see in the *adults* of ancestors can be expected to be conserved and repeated in the embryos of descendent species.

(iii) The general relevance of germ layers and morphogenesis

We now see why morphogenesis is so important in considerations of recapitulation. The detailed morphogenetic, cellular and genetic foundations, potentialities and manifestations of developmental processes can, and do, differ among species (at the cell level, forms of differentiation can evolve, as can inductive signalling (Horder, in Goodwin et al., 1983)) while still preserving “organization”. Epithelial sheets (of which the germ layers are key examples) have a special significance - as illustrated in the case of the eye - because during morphogenesis they remain in continuity in causal terms and must have done so throughout the succession of embryos in earlier evolution. The morphogenetic processes manifested in epithelia are “homologies of developmental process” and they result in, and explain, “homologies of levels of organization”, which contribute to the structure of the chordate Bauplan (see also: Muller, in Muller and Newman, 2003, pp. 51-69). (Other, non-epithelial, tissues (e.g., neural crest, blood vessels) commonly originate from epithelia and derive their initial positions on this basis, but eventually behave in discontinuous ways and their products may show little evolutionary repetition and uncertain degrees of structural homology across species). In these terms we may arrive at the most reliable, and biologically well-founded, measures of homology.

The evolutionary significance and interest of concepts such as “germ layers” is not now of prominent concern despite the current enthusiasm for evo-devo. As a consequence of Haeckel’s gastraea theory, the germ layers had once taken on a particular and exaggerated importance in the evo-devo literature. Because there are consistently only three distinct germ layers it is a temptation to equate them across species, but this simple homologising is deceptive. The particular way in which the germ layers are arranged and indeed derived in continuity from each other (e.g., hypoblast from epiblast, mesoderm from gastrulating endoderm) varies according to circumstances (e.g. in gastrulation via a blastopore or a primitive streak): being transitional from cleavage stages, they will reflect the great variations in cellular organization at earlier developmental stages (Picken, 1960, pp. 486-89). In the chordates, experimental embryology confirms (by way of regulatory phenomena) that up to the germ layer stage all cells - being clonally derived by mitosis from the egg - are equivalent and totipotent (FN 22, 23). In order for organized structure to emerge from this initially unorganized cell grouping, these cells must build up ordered structure through initially simple stages: in chordates gastrulation is the key morphogenetic process which directly establishes much of the Bauplan organization, including (a) formation of mesoderm out of the initial two layers (epiblast and hypoblast) already organizing as epithelia; (b) creating an anteroposterior body axis; (c) creating the future gut cavity and anus. Given this central role it is not surprising that gastrulation (and blastula formation that makes it possible) is a general, though variably manifested, phenomenon.

Only by way of such transitional early organizational stages can later levels of anatomical complexity emerge through processes, such as induction, which require interactions between tissues that are already organized and distinct. An important, fundamental and direct outcome of the continuous epithelial process of gastrulation is segmentation based on formation of somites. Many features of the pharyngula (e.g., branchial arches, pronephros, early limb-buds) are initially obligatory accompaniments of, and dependent on, this segmental organization: like somites themselves, as structures they may be transitory and they may sometimes disappear, but as organizational features, they are conserved in evolution because later epigenetic events depend on them.

A better understanding of recapitulatory phenomena thus has the potential to provide a limited, biologically rational basis for linking genetics, cell biology, embryogenesis and evolution. It is likely to be most revealing within the chordates: in relating them back to invertebrate ancestors the arguments may well become tenuous.

A number of early embryologists got close to explaining the basis of recapitulatory phenomena as an inevitable consequence of epigenetic causality; Kleinenberg (1886) seems to have been the first. "It is thus formative dependence of one organ, or set of organs, on another that confers on Vertebrate ontogeny its marked recapitulative character" (Garstang, 1922, p. 91). Authors elaborating this theme have included; Marshall, 1893; Needham, 1931; 1942 (p. 319); Medawar, 1954 (see Fig 11); Horder, 1976, 1983; in Goodwin et al., Mayr, 1994. Balfour (quoted in Thomson, "*The Science of Life*", 1899, p. 136) offered an explanation for recapitulation in terms of the functional, adaptive need to retain early nutritive (yolk) stages. Rasmussen (1991) summed up the situation as follows; "Actually the Darwinian interpretation of Von Baer's laws, suggesting that early embryonic features of a modern organism resemble embryonic features of a more primitive ancestor, amounts to the same thing as the biogenetic law to the degree that primitive adult organisms resemble their own embryos" (p. 51). Morgan (1903) and Russell (1916, pp. 256-7) would probably have agreed.

Address for correspondence:

Timothy J. Horder
Department of Physiology, Anatomy and Genetics (Le Gros Clark Building)
South Parks Road
Oxford, OX1 3QX
United Kingdom
e-mail: tim.horder@dpag.ox.ac.uk
phone: 01865 272189

Darwin's Hypotheses on the Origin of Domestic Animals and the History of German Shepherd Dogs

Tina Roth & Ulrich Kutschera

Abstract. Charles Darwin devoted the first chapter of his book *On the Origin of Species* (1859) to the principles and products of artificial selection and concluded that this process is analogous to natural selection in the wild. With respect to the origin of the domestic dog (*Canis familiaris*), Darwin suggested that several canid species provided ancient founder populations for this phenotypically diverse mammal. In contrast to Darwin, the geologist Charles Lyell argued in 1859, with reference to the work of the zoologist Thomas Bell, that all breeds of the domestic dog are derived from one species, the grey wolf (*Canis lupus*). In this article we show that Darwin's analogy between artificial and natural selection was correct: domestication involves large, heritable phenotypic changes in an animal species over many subsequent generations and hence represents a rapid evolutionary process. We deduce the "Bell-Lyell" hypothesis and document that the grey wolf is indeed the immediate ancestor of the domestic dog. In his book on the *Expression of the Emotions in Man and Animals*, Darwin (1872) described the behaviour of a half-bred German Shepherd. Based on these observations, we summarize the history of this new breed of dog that originated in 1899. We conclude that quantitative data on body mass and other parameters, documented in a series of breeding records published between 1922 and 2002, may yield insights into the dynamics of this ongoing microevolutionary process.

1 Introduction

In June 1858, the botanist Joseph Hooker (1817–1911) and the geologist Charles Lyell (1797–1875) communicated two short manuscripts to the *Linnean Society of*

London, which dealt with similar subjects, i.e., the struggle for existence (or life) in natural populations of organisms that may result, over thousands of subsequent generations, in the transmutation of species. These “Darwin-Wallace”-papers, which were read on July 1st 1858 in the absence of the authors, were both inspired by a book of Robert Malthus (1766–1834) on the growth of human populations with respect to limited resources. Charles Darwin (1809–1882) was working on a long manuscript entitled “Natural Selection”. This work was more than two-thirds complete when he received a letter from Alfred Russell Wallace (1823–1913). On these pages, which became known as the “Ternate-Essay”, the struggle for existence in populations of free-living animals was described in detail. However, Darwin’s key-term, “natural selection”, was not mentioned in this short manuscript of Wallace.

In his sections of the joint article that was published a few weeks later, Darwin (1858) described the results of artificial selection by man and concluded that this has been the main agent in the production of domestic races of animals such as



Fig. 1 The association between humans and canids. During the first half of the 19th century, domestic dogs of unspecified breed were used throughout Europe by poor people as “work horses” (adapted from an anonymous drawing, ca. 1846).

sheep and cattle. A comparative analysis of the classic Darwin-Wallace publications revealed that, according to Darwin (but not in the opinion of Wallace 1858), the analogy between artificial and natural selection was of central importance, notably in Darwin's subsequent 1859-book *On the Origin of Species* (Kutschera 2003, 2008; Smith and Beccaloni 2008).

In this article we describe and analyze Darwin's concepts on animal breeding with special reference to the evolution and domestication of the dog (Fig.1).

2 Pigeons and dogs: Darwin versus Lyell

In the first Chapter of his book *On the Origin of Species* (1859), Darwin described the variation in populations of domestic animals and plants. In the middle of this chapter, he argued that it is best to study some special group of organisms and therefore decided to focus on domestic pigeons. To become familiar with these animals, Darwin bought and kept on his farm-estate home at Down, southeast of London, every British breed available at that time. Fifteen domestic varieties that fanciers had "created" by selective breeding were cultivated in a dovecote at Down. Based on his observations and results from foreign sources, Darwin (1859) concluded that the common opinion of the naturalists of his time was correct, namely, that all these varieties have descended from one free-living species, the rock pigeon (*Columbia livia*). In his subsequent monograph on *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, Darwin (1868) provided more detailed evidence for his general conclusions (Fig. 2).



Fig. 2 Varieties of domestic pigeons that differ significantly with respect to their morphology, colour and behaviour. Charles Darwin's conclusion that all breeds descended, with modification, as a result of artificial selection from the free-living rock pigeon (Columbia livia) has been confirmed by subsequent investigators (adapted from Darwin 1868).

Today we know that Darwin's hypothesis on the origin of domestic pigeons was correct (Daniel 2008). Moreover, the author of this article provided facts to support the theory that feral pigeons (*Columbia livia*), the free-living descendants of artificially selected, domesticated rock-pigeons, represent the re-constituted wild

phenotype of this taxon. In addition, Daniel (2008) summarized data indicating that natural selection, i.e., the exposition of the domesticated variety to their ancestral selective pressure, may be the process that led to the rapid re-occurrence of the “wild” phenotype in populations of free-living feral pigeons. However, more work is required to further test this hypothesis.

With respect to the domestic dog (*Canis familiaris*), the British naturalist suggested that “several wild species of Canidae have been tamed and that their blood, in some cases mingled together, flows in the veins of our domestic breeds” (Darwin 1859, p.10). In contrast to his conclusions as to the origin of domestic pigeons, in this case Darwin (1859) did not take into account the opinions of his most prominent peers. In an important monograph on British vertebrates by Thomas Bell (1782–1880), the zoologist who investigated and described reptiles that Darwin had collected during his voyage with the *Beagle* (1831–1836), facts that point to another hypothesis are summarized as follows: “... the Dog and Wolf will readily breed together, and their progeny is fertile ... A point of considerable importance in the question of identity of species is the period of gestation. This circumstance is so invariable in individuals of the same species, and so rarely the same in those which are distinct ... the (gestation) period of the Jackal is fifty-nine days, whilst that of the Wolf is sixty-three days, the same as that of the common Dog” (Bell 1837, p.197–198).

One of Darwin’s mentors and friends, Charles Lyell, referred to Bell’s opinion quoted above and to Bell’s hypothesis that “all the various races of dogs have descended from one common stock, of which the wolf is the original source”. The famous author of a classic textbook on Geology (Lyell 1830–1833) tried to convince the author of the *On the Origin of Species* that this assumption should be mentioned in Darwin’s book: “The admission which I least like among your familiar illustrations is that while the various pigeons have descended from one stock the dogs have come from two or more species” (Letter, 21. Nov.1859, Charles Lyell to Darwin, DaCoPro 2008). In the first edition of the *Origin of Species* (1859), Darwin wrote “I do not believe, ... , that all our dogs have descended from any one wild species” (Darwin 1859, p. 17). In the second and all subsequent editions, this sentence was enlarged as follows: “I do not believe ... that the whole amount of difference between the several breeds of the dog has been produced under domestication; I believe that some small part of the difference is due to their being descended from distinct species” (Darwin 1872a, p. 31).

Today we know that wolves (*Canis lupus*) are the ancestors of all domestic dogs, which are assigned to a separate species (*Canis familiaris*) (Vila et al. 1997, Parker et al. 2004). Since, according to these authors, the wild species coyote (*C. latrans*) and wolf (*C. lupus*) diverged about one million years ago it is likely that the first dogs originated as early as 100 000 years before the present. Archaeological evidence suggests that during the late Pleistocene, humans and tamed wolves may have coexisted and that the change around 14 000 years ago from nomadic hunter-gatherer societies to sedentary agricultural populations resulted, owing to new

selective pressures, in marked phenotypic changes of the tamed wolves so that domestic dogs evolved. These results show that Darwin's speculations were wrong and that the "Bell-Lyell hypothesis" concerning the monophyletic origin of domestic dogs is supported by a large body of empirical evidence.

3 Animal domestication as an evolutionary process

In contrast to Darwin (1858, 1859, 1868, 1872a), Wallace (1858, 1889) argued that domesticated animals are no "model systems" for the elucidation of evolutionary processes that occur under natural conditions. In his "Ternate essay", he wrote that "no interference as to varieties in a state of nature can be deduced from the observation of those occurring among domestic animals. ... Domestic animals are abnormal, irregular, artificial; they are subject to varieties which never occur and never can occur in a state of nature: their very existence depends altogether on human care" (Wallace 1858, p. 61). In his monograph entitled *Darwinism*, Wallace (1889) repeated his arguments against Darwin's assumption that artificial selection, i.e., the traditional breeder's approach, may be viewed as analogous to processes that occur in wild populations of animals and plants under the action of the selective forces of nature.

Can artificial selection be interpreted as "human-directed evolution", as suggested by Darwin (1858, 1859, 1868, 1872a) or were the arguments of Wallace (1858, 1889) correct?

Decades of research led to the conclusion that artificial selection is in fact nothing else than "human-directed evolution", as suggested by Darwin. Conner (2003) summarized the evidence for this interpretation of animal- and plant-breeding experiments and distinguished between two approaches. In the conventional version of artificial selection, a phenotypic trait of interest is measured in a sub-population of domesticated organisms, and the individuals with the most extreme phenotypic features are bred to produce the next generation. This experiment can answer the question of how rapidly a trait will evolve under a defined strength of selection. The second approach has been called "controlled natural selection" (Conner 2003), a strategy also known as "natural selection in a controlled environment". Here, the experimenter does not decide which individuals survive and reproduce, as is done in artificial selection, but rather imposes a defined environmental treatment, such as a temperature- or light regime, and lets the animals reproduce in this environment for several generations.

Many examples for rapid human-induced evolution under defined conditions are described in the literature on animal- and plant breeding research (Endler 1986, Bell 1997). One striking case study, the marked change in skull morphology of a purebred race of the domestic dog (*Canis familiaris*), is depicted in Fig. 3. The modern bullterrier shown in Fig. 3 A has a typical skull morphology that distinguishes this dog breed from most other domesticated varieties of the species

C. familiaris. A series of representative skulls of purebred bullterriers, collected between 1931 and 1976, a time interval which corresponds to only about 20 *C. familiaris*-generations, documents a rapid and gradual change in key anatomical features (Fig. 3). Moreover, the authors of this study (Fondon and Garner 2004) provided evidence for the molecular basis of this sustained evolutionary process. An analysis of the Runx-2 DNA-repeats (runt-related transcription factor 2-genes) in tissue samples of the 1931 bullterrier revealed a more intermediate allele ($Q_{19} A_{14}$) than was found in modern bullterriers ($Q_{19} A_{13}$).

In summary, this genetic analysis led to the general conclusion that frequent heritable length mutations in gene-associated, non-coding tandem repeats can generate large morphological variation on which breeders artificial selection can act. Moreover, the morphological data summarized in Fig. 3b indicate that there exists a continuum between micro- and macroevolution in mammals, as proposed by the “expanded synthetic theory of biological evolution” (Junker and Hoßfeld 2001, Carroll 2001, Simons 2002, Gould 2002, Kutschera and Niklas 2004, Kutschera 2005, Mayr 1963, 2001, Levit et al. 2004). However, as pointed out by Fondon and Garner (2004), the question of how widely this molecular mode of evolutionary change documented here in small, closed gene pools of domestic dogs is established in natural populations remains to be answered.

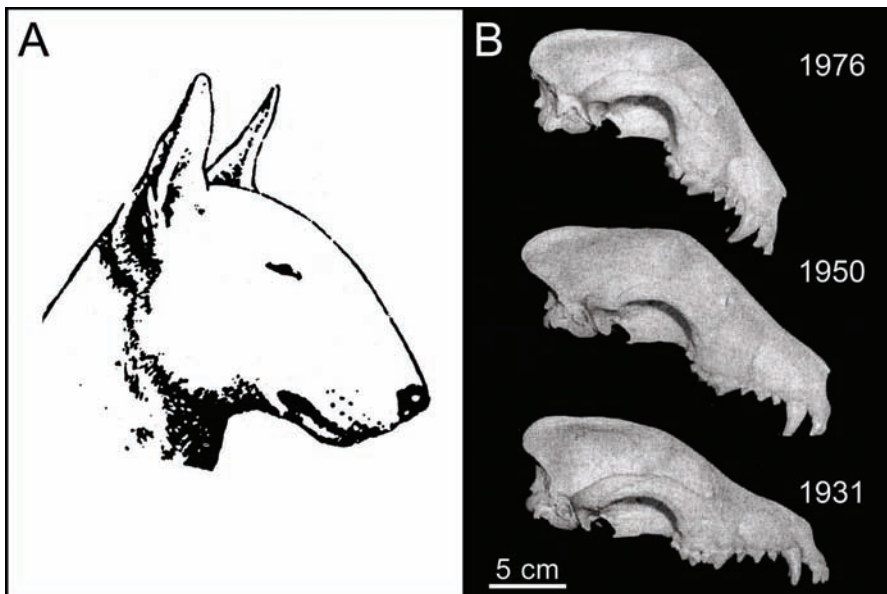


Fig. 3 Phenotypic evolution of the purebred bull terrier. Morphology of the head of a modern individual of this dog breed (ca. 1990) (A) and skulls from 1931, 1950 and 1976 (B). It is apparent that the characteristic facial features of this race evolved gradually over subsequent generations of artificial selection (adapted from Fondon and Garner 2004).

4 Charles Darwin, Herbert Spencer and the German shepherd dog breed

In one of his lesser-known books entitled *The Expression of the Emotion in Man and Animals*, Darwin (1872b) refers to Herbert Spencer (1820–1903), who coined the phrase “survival of the fittest” that was included by Darwin in later editions of his *Origin of Species* (compare Darwin 1859 vs. 1872a). In several of his writings, Spencer had described and analyzed the feelings of man. His concepts and interpretations are quoted in the “Introduction” of Darwin’s (1872b) account. With respect to the belief in supernatural creations of animals and plants, he pointed out that “All the authors who have written on Expression, with the exception of Mr. Spencer –the great expounder of the principle of Evolution– appear to have been firmly convinced that species, man of course included, came into existence in their present condition” (Darwin 1872b, p. 10). After referring to the flight of certain breeds of the pigeon (Fig. 2) and the books of Spencer, Darwin (1872b) described three general principles of expression, which he illustrated by the description of “the lower animals”, such as dogs and cats, as follows: “When a dog approaches a strange dog or man in a savage or hostile frame of mind he walks upright and very stiff; his head is slightly raised, or not much lowered; the tail is held erect and quite rigid; the hairs bristle, especially along the neck and back; the pricked ears are directed forwards, and the eyes have a fixed stare: These actions ... follow from the dog’s intention to attack its enemy” (Darwin 1872b, p. 50–51). To illustrate this behaviour, Darwin depicted a half-bred shepherd dog, which is shown in two states (Fig. 4 A, B). After a detailed description of two “carnivorous lower animals” (i.e., dogs and cats), he speculated that “In these cases of the dog and cat, there is every reason to believe that the gesture both of hostility and affection are innate or inherited; for they are almost identically the same in the different races of the species, and in all the individuals of the same race, both young and old” (Darwin 1872b, p. 57). This remarkable general conclusion has been corroborated by subsequent studies of the behaviour of dogs and cats. Darwin (1872b) interpreted his observations on domestic mammals in the light of evolution, and he was right.

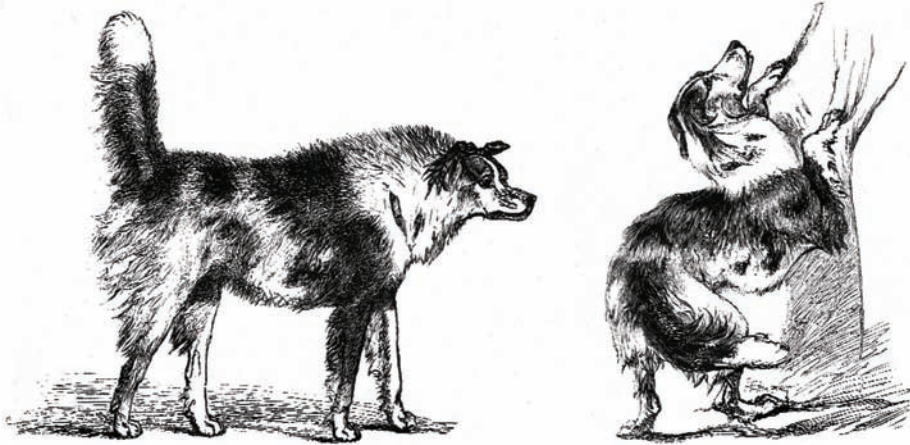


Fig. 5 Drawing of a half-bred shepherd dog that approaches another dog with hostile intentions (A) and the same individual caressing his master (B) (adapted from Darwin 1872b).

5 Origin and history of the German Shepherd dog



Fig. 4 Max von Stephanitz (1864–1936) was an ex-cavalry captain and former student of the Berlin Veterinary College. In April 1899, he founded the Society of the German Shepherd Dog. Photograph of the first German Shepherd, Horand von Grafrath. This male individual is recorded as the founding father of a breed, known as German Shepherd dogs.

During the 19th century, a variety of sheep dogs with phenotypes similar to the British individual depicted in Fig. 4 were widely known throughout Germany for their unique physical and mental qualities (i.e. strength), obedience and intelligence. In 1899, Captain Max von Stephanitz (1864–1936) (Fig. 5) purchased an individual,

named “Hektor Linksrhein”, which represented to him the ideal combination of features necessary for intelligent, loyal working dogs. “Hektor”, which was re-named by von Stephanitz “Horand von Grafrath” (Fig. 5), was the product of several generations of selective breeding and was therefore declared to be the first true German Shepherd. As a result, in April 1899 “Horand von Grafrath’s” owner founded the “Verein Deutscher Schäferhunde, SV (Society for the German Shepherd Dog) and the male individual opened the society’s unofficial register. In Volume 1 of the official German Shepherd breeding register (“Körbuch für Deutsche Schäferhunde”) (Fig. 6), published in 1922, “Horand” is listed and depicted as the male founding father of this new breed of dog and his owner, von Stephanitz, wrote a long “Preface”.

Immediately after the foundation of the “SV”, “Horand” was bred with Shepherd dogs of desirable traits that were owned by other members of the society. Despite the fact that “Horand” fathered many pups, his most fertile “son” was “Hektor von Schwaben”. As documented by the breeding register (KBDS 1922) (Fig. 6), “son Hektor” was another of his father’s offspring to produce the unusually fertile male “Beowulf”, who, throughout his life, fathered a total of 84 surviving puppies. Most of them were produced through deliberate inbreeding with “Hektor’s” other offspring. Likewise, “Beowulf’s” progeny were inbred and this population of genetically related Shepherds represents the stock from which all German Shepherds originate. A comparison of the first breeding register of 1922 (Fig. 6) with that published eight decades later (2002) may yield quantitative data (body size and -mass, etc.) on the lines of descent of the two distinct branches of the modern German Shepherd bloodline, the ideal show- and the robust working dogs. Such a detailed comparative analysis (KBDS 1922, Fig. 6 vs. KBDS 2002) is beyond the scope of this historical account of dog breeding, which was written with reference to Darwin’s concepts and contributions on this topic.

Finally, it should be noted that, since ca. 1930, the German Shepherd became not only one of the world’s most popular companion dogs, but also one of the most widely employed breeds for use as a “workhorse” for man. The tasks of the extant progeny of “Horand” (Fig. 6) include police work, jobs in the military and scent-work roles (narcotics- and explosive detection, cadaver searching etc.). From an evolutionary perspective it is remarkable that such a small inbreeding founder population (ca. 6 breeding lines, i.e. one founding “father” and several “mothers”) gave rise to a dog breed with an average life span of 11 to 12 years that displays features such as intelligence, fearlessness, obedience, mental health and physical strength. It should be noted that effective population sizes of only about 10 adult individuals have been reported for some rare freshwater invertebrates in isolated habitats (Elliott 2008). However, some dog breeds provide good examples for non-beneficial breeding results. For instance, many so-called pedigree breeds have serious anatomical and physiological deficiencies, such as progressive retina atrophy which is common in English Mastiff dogs (Kijas et al. 2002). With reference to the case study of Fondon and Garner (2004) summarized above we

want to point out that the molecular basis of the German Shepherd dog breeding program, that originated with the concept and work of Captain Max von Stephanitz (Fig. 5), is largely unknown and therefore under investigation in our laboratory.

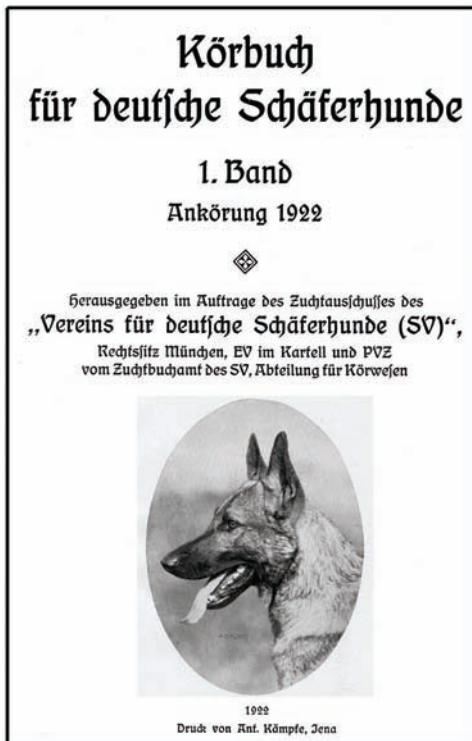


Fig. 6 Title page of Volume 1 of the breeding register published in 1922 by the Society of the German Shepherd Dog. Horand von Grafrath (Fig. 5) was the first mammal added to this ongoing list of dogs selected for breeding (courtesy of the Verein Deutscher Schäferhunde, München).

6 Conclusions

Animal domestication can be interpreted as human subjugation of wild mammals. It is commonly suggested that Stone Age hunters and gatherers started to isolate individuals of a suitable species from free-living populations and then selectively bred them to exaggerate desirable traits and eliminate unfavourable ones in a process known as artificial selection. Darwin (1858, 1859, 1868, 1872a) interpreted domestic animals as examples of artificial selection by man, analogous to natural selection in the wild. Wallace (1858, 1889), on the other hand, did not accept this conclusion and regarded domestic mammals as artefacts created by man. Several lines of evidence indicate that Darwin's view, which was to a large extent based on his extensive studies of domestic pigeons (Fig. 2), was correct, i.e., animal domestication is in fact an evolutionary process that may even be reversible

(Conner 2003, Fondon and Garner 2004, Daniel 2008). However, Darwin's conclusions as to the origin of the domestic dog were wrong and Lyell's hypothesis, which was based on Bell's observations, was right: the grey wolf is the ancestor of all domestic dog breeds known today. In response to the selection pressure of a new ecological niche, i.e., a domestic association with humans, wolves gradually evolved into dogs. We conclude that a detailed analysis of the breeding records, which contain data on body size etc. (Körbücher, Fig. 6) of one popular dog breed –the German Shepherd– may yield insights into the dynamics of this ongoing evolutionary process. Our first look into these detailed records was promising, but the exact kinetics of changes in body mass etc. over the course of 80 years of dog breeding are not yet known.

Acknowledgments. We thank the Verein für Deutsche Schäferhunde for the provision of the Körbücher 1922 to 2002 and Prof. J. M. Elliott (Biological Freshwater Association, Cumbria, UK) for helpful comments on the manuscript.

References

- Bell, G. (1997) *Selection. The Mechanism of Evolution*. Chapman & Hall, New York.
- Bell, T. (1837) *A History of British Quadrupeds, including the Cetacea*. John van Voorst, Paternoster Row, London.
- Carroll, S. B. (2001) Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature* 409, pp. 1102 – 1109.
- Conner, J. K. (2003) Artificial selection: a powerful tool for ecologists. *Ecology* 84, pp. 1650–1660.
- DaCoPro (2008) Darwin Correspondence Project, Letter 2540a. www.darwinproject.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-2540a.html
- Daniel, S. O. L. (2008) Artificial selection, naturalization, and fitness: Darwin's pigeons revisited. *Biol. J. Linn. Soc.* 93, pp. 657–665.
- Darwin, C. (1858) On the tendency of species to form varieties, and on the perpetuation of varieties and species of natural means of selection. I. Extract from an unpublished work on species, II. Abstract of a letter of C. Darwin, Esq., to Prof. Asa Gray. *J. Proc. Linn. Soc. London* 3, pp. 45–53.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Darwin, C. (1868) *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. 2 Vols. John Murray, London.

- Darwin, C. (1872a) *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 6th ed. John Murray, London.
- Darwin, C. (1872b) *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. John Murray, London.
- Elliott, J. M. (2008) Population size, weight distribution and food in a persistent population of the rare medicinal leech, *Hirudo medicinalis*. *Freshwater Biol.* 53, pp. 1502–1512.
- Endler, J. A. (1986) *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Fondon, J. W., Garner, H. R. (2004) Molecular origins of rapid and continuous morphological evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, pp. 18058–18063.
- Gould, S. J. (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, Harvard.
- Junker, T., Hoßfeld, U. (2001) *Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte*. Wissenschaftliche Bundesgesellschaft, Darmstadt.
- KBdS (1922) *Körbuch für deutsche Schäferhunde*. 1. Band: Ankörnung 1922. Druck von Ant. Kämpfe, Jena.
- KBdS (2002) *Körbuch für deutsche Schäferhunde*. Band 2002: Ankörnung 2002. Druck von J. P. Himmer GmbH, Augsburg.
- Kijas, J. W., Cideciyan, A. V., Aleman, T. S., Pianta M. J., Pearce-Kelling, S. E., Miller, B. J., Jacobson, S. G., Aguirre, G. D., Acland, G. M. (2002) Naturally occurring rhodopsin mutation in the dog causes retinal dysfunction and degeneration mimicking human dominant retinitis pigmentosa. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, pp. 6328–6333.
- Kutschera, U. (2003) A comparative analysis of the Darwin-Wallace papers and the development of the concept of natural selection. *Theory Biosci.* 122, pp. 343 – 359.
- Kutschera, U. (2005) Predator-driven macroevolution in flyingfishes inferred from behavioural studies: historical controversies and a hypothesis. *Ann. Hist. Phil. Biol.* 10, pp. 59–77.
- Kutschera, U. (2008) Darwin-Wallace principle of natural selection. *Nature* 453, p. 27.
- Kutschera, U., Niklas, K. J. (2004) The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* 91, pp. 255 – 276.

- Levit, G. S., Hoßfeld, U., Olsson, L. (2004) The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikajevich Sewertzoff (1866 – 1936) and the developmental basis of evolutionary change. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 302 B, pp. 343 – 354.
- Lyell, C. (1830–1833) *Principles of Geology, being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surfaces, By Reference to Causes now in Operation*. Vols. 1–3. John Murray, London.
- Mayr, E. (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. (2001) *What Evolution is*. Basic Books, New York.
- Parker, H. G., Kim, L. V., Sutter, N. B., Carlson, S., Lorentzen, T. D., Malek, T. B., Johnson, G. S., DeFrance, H. B., Ostrander, E. A., Kruglyak, L. (2004) Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science* 304, pp. 1160–1164.
- Simons, A. M. (2002) The continuity of microevolution and macroevolution. *J. Evol. Biol.* 15, pp. 688 – 701.
- Smith, C. H., Beccaloni, G. (Eds.) (2008) *Natural Selection and Beyond: The Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford University Press, Oxford.
- Vila, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorin, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., Crandall, K. A., Lundeberg, J., Wayne, R. K. (1997) Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276, pp. 1687–1689.
- Wallace, A. R. (1858) On the tendency of species to form varieties, and on the perpetuation of varieties and species of natural means of selection. III. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *J. Proc. Linn. Soc. London* 3, pp. 53–62.
- Wallace, A. R. (1889) *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection with some of its Applications*. MacMillan&Co., London and New York.

Address for correspondence:

U. Kutschera
Institute of Biology
University of Kassel
Heinrich-Plett-Str. 40
D-34109 Kassel, Germany
kut@uni-kassel.de

Ernst Haeckel

Das Weltbild von
Darwin und Lamarck

Ernst-Haeckel-Haus
der Universität
(Archiv und Schau)
Jena, Berggasse 7

12. Februar 1909.



„Freudig war, vor vielen Jahren,
Eifrig so der Geist bestrebt,
Zu erforschen, zu erfahren,
Wie Natur im Schaffen lebt.
Und es ist das ewig Eine,
Das sich vielfach offenbart;
Klein das Große, groß das Kleine,
Alles nach der eignen Art.
Immer wechselnd, fest sich haltend,
Nah und fern, und fern und nah;
So gestaltend, umgestaltend —
Zum Erstaunen bin ich da.“

Goethe.

(Parabase, aus „Gott und Welt“.)

Das Weltbild von Darwin und Lamarck

Festrede

zur Hundertjährigen Geburtstag-Feier von

Charles Darwin

am 12. Februar 1909

gehalten im Volkshause zu Jena

von

Ernst Haeckel

Ernst-Haeckel-Haus
der Universität
(Archiv und Schau)
Jena, Berggasse 7

LEIPZIG

Alfred Kröner Verlag

1909

Ernst Haeckel-Haus
 der Universität
 (Fisch- und Schau)
 Jena, Berggasse 7

Hochansehnliche Festversammlung!

Das hohe Fest der Wissenschaft, das uns heute hier zusammengeführt hat, wird gleichzeitig an zahlreichen Orten der gebildeten Welt feierlich begangen. Nicht allein an den meisten Universitäten und Akademien des alten Europa, sondern ebenso in Asien und Afrika, in Amerika und Australien, sind heute viele gelehrte Gesellschaften, Naturforscher und Philosophen, Lehrer und Ärzte, Freunde der Aufklärung und Förderer der Wahrheit versammelt, um einmütig den hundertjährigen Geburtstag von Charles Darwin zu feiern.

Kein anderer großer Schriftsteller hat in der zweiten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts so tief in den inneren Entwicklungsgang des menschlichen Geistes eingegriffen, hat so viel zur Begründung unserer modernen Weltanschauung beigetragen, wie es diesem gewaltigen englischen Naturphilosophen zu tun beschieden war. Als 1859 sein epochemachendes Hauptwerk, „Über die Entstehung der Arten im Tier- und Pflanzenreich“, erschien, hatte Darwin bereits sein fünfzigstes Lebensjahr überschritten; so reif war diese Frucht seines zwanzigjährigen Denkens und Forschens, daß sie schon in kürzester Zeit ihren anregenden und teilweise umwälzenden Einfluß auf alle Gebiete menschlicher Erkenntnis zu äußern begann. Und doch war der weltbewegende Grundgedanke

— 6 —

desselben, die Theorie von der beständigen Umbildung aller Lebensformen, keineswegs neu; schon 50 Jahre früher, im Geburtsjahr Darwins selbst, hatte der geistreiche französische Naturphilosoph Jean Lamarck ihn in eine klare und feste Form gegossen, in seiner bewunderungswürdigen „Philosophie zoologique“ (Paris 1809). Allein dieser kühne Versuch war seiner Zeit viel zu weit vorausgeeilt und wurde in den Kreisen der strengeren Naturforschung bald vergessen.

Erst im Laufe der letzten dreißig Jahre hat sich Lamarcks Werk, und zwar in zunehmendem Maße, die verdiente Anerkennung gewonnen, die ihm seine Zeitgenossen versagten. Es hat sich sogar in neuester Zeit eine extreme Schule des „Lamarckismus“ gebildet, welche seine Bedeutung übertreibt und zu seinen Gunsten den „Darwinismus“ herabsetzen will. Selbst zwei moderne Schulen, die sich als „Neolamarckismus“ und „Neodarwinismus“ gegenüberstehen, kämpfen gegenwärtig um den Vorrang. Da nun außerdem auch noch andere Epigonen besondere Richtungen der Entwicklungslehre vertreten und im Kampfgewühle derselben oft beträchtliche Staubmassen das sonnenklare Licht der Wahrheit verdunkeln, wird es zweckmäßig sein, wenn wir heute unseren Blick vor allem auf die Werke und die Personen der beiden großen Heerführer lenken, die wir gleichzeitig hier zu feiern das Recht und die Pflicht haben. Worin besteht denn eigentlich das große Reformwerk von Lamarck und Darwin? Und in welchen Richtungen unterscheiden sich die beiden Geisteshelden?

Kurz, in zwei Worte zusammengefaßt, ist das Hauptverdienst der Lamarck-Darwinschen Theorie die endgültige Lösung der großen „Schöpfungsfrage“,

— 7 —

die wissenschaftliche Beantwortung des uralten Problems: „Wie sind die unzähligen Arten von Tieren und Pflanzen, die unsere Erde bevölkern, in die Welt gekommen? Wie sind die vielen zweckmäßigen Einrichtungen ihrer Organisation entstanden? Und woher ist der Mensch selbst gekommen, das vollkommenste aller organischen Wesen?“

So lange es denkende Menschen auf diesem Erdball gibt — oder richtiger ausgedrückt: Seitdem sich das Nachdenken des Menschen über sein Wesen und sein Verhältnis zur Natur langsam entwickelt hat, ist die Beantwortung jener großen Schöpfungsfrage in der verschiedensten Weise versucht worden; gewöhnlich durch die anthropistische Hypothese eines persönlichen Schöpfers. Dieser „allweise, allgütige und allmächtige Gott“ sollte für die Erschaffung einer jeden einzelnen Art einen „Schöpfungsplan“ entworfen und ihn mit zweckentsprechenden Mitteln technisch ausgeführt haben. Bald wurde dabei der menschenähnlich denkende und arbeitende Schöpfer mit einem phantasiereichen Dichter verglichen, der die wunderbaren Erzeugnisse seiner Einbildungskraft aus reinem Geiste erschuf; bald mit einem kunstreichen Welten-Baumeister, der mit vollendeter Technik seine komplizierten Maschinen zusammensetzte und ihnen seinen lebendigen Odem einhauchte. Noch 1859 konnte der berühmte Louis Agassiz sagen: „Jede einzelne Tier- und Pflanzen-Art ist ein verkörperter Schöpfungsgedanke Gottes.“ Bekanntlich ist die besondere Form dieses Schöpfungs-Mythus, welche sich im ersten Buche Moses findet, durch die Ausbreitung der Bibel zur Weltherrschaft gelangt und wird noch heute in den meisten Schulen frühzeitig den Kindern als zweifellose Wahrheit eingepägt.

— 8 —

Durch Linné fand sie (1735) auch Eingang in dessen grundlegendes Natursystem.

Seine bedeutungsvolle Definition des Art-Begriffes lautete: „Es gibt so viel verschiedene Spezies, als ursprünglich verschiedene Formen vom unendlichen Wesen erschaffen worden sind“.

Diesen und anderen mythologischen Schöpfungssagen gegenüber hatten schon sechs Jahrhunderte vor Christus mehrere Häupter der bewunderungswürdigen jonischen Naturphilosophie den Versuch gemacht, die Entstehung der Erde und ihrer Organismen auf natürlichem Wege zu erklären, durch die Annahme einer selbständigen Entwicklung der Materie; so vor allem Anaximenes, später Heraklit und Empedokles. Allein diese ersten Keime einer naturgemäßen Entwicklungstheorie und einer darauf begründeten monistischen Naturphilosophie wurden bald unterdrückt durch die Ausbreitung der dualistischen „Geistesphilosophie“, die im vierten Jahrhundert vor Christus von Plato und seiner transzendenten Ideenlehre ausging. Sie gewann durch ihre Verknüpfung mit dem christlichen Dogmengebäude bald die weiteste Geltung und erhielt sich bis zum Beginne des neunzehnten Jahrhunderts.

Diesen herrschenden Anschauungen trat zuerst vor hundert Jahren Jean Lamarck bestimmt entgegen. Er behauptete, daß alle Organismen, die unseren Erdball gegenwärtig beleben, von älteren, davon verschiedenen Arten früherer Erdperioden abstammten und daß sie aus diesen durch allmähliche Umbildung entstanden seien. Das war der bedeutungsvolle Grundgedanke der neuen Abstammungslehre (Deszendenz-Theorie) oder Umbildungslehre (Transformismus). Als die wichtig-

— 9 —

sten Faktoren dieses beständigen langsamen Umbildungsprozesses erkannte Lamarck die Anpassung und die Vererbung. Die allgemeine Veränderlichkeit oder Variabilität aller organischen Formen, der Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe, gestattet durch Anpassung an neue Lebensbedingungen ihre weitgehende Umbildung (Transformation); anderseits ist die konservative Vererbung bestrebt, die von Eltern und Voreltern übertragenen Eigenschaften bis zu einem gewissen Grade beständig zu erhalten. Bei der beständigen Wechselwirkung, welche zwischen den beiden physiologischen Tätigkeiten der Vererbung und Anpassung stattfindet, ist von höchster Bedeutung die progressive oder transformative Vererbung, die vielumstrittene „Vererbung erworbener Eigenschaften“.

Da Lamarck von dem einheitlichen Zusammenhang aller Naturerscheinungen fest überzeugt war, da er eine ununterbrochene Kette zusammenhängender Entwicklung von den niedrigsten bis zu den höchsten Lebensformen annahm, konnte er vernünftigerweise auch den Menschen davon nicht ausschließen. Mit klarem Scharfblick hatte er bereits 1794 die natürliche Einheit des Wirbeltierstammes erkannt, der die vier höheren Klassen des damals herrschenden Linnéschen Systems umfaßt, die Fische, Amphibien, Vögel und Säugetiere. Ihnen stellte er die beiden niederen Klassen, Insekten und Würmer, als Wirbellose gegenüber. Alle Merkmale des Körperbaues, durch welche sich die Säugetiere von den übrigen Wirbeltieren unterscheiden, besitzt auch der Mensch. In der Klasse der Säugetiere selbst aber stehen ohne Zweifel die Affen und Halbaffen dem Menschen am nächsten; deshalb hatte sie schon Linné 1735 mit ihm in

der Ordnung der Menschenartigen (Anthropomorpha) oder Herrentiere (Primates) vereinigt. Folgerichtig zog Lamarck daraus den Schluß, daß auch ihr Ursprung gemeinsam sein müsse, und daß das Menschengeschlecht im Laufe sehr langer Zeiträume durch allmähliche Umbildung aus einer vielgestaltigen Stufenleiter von Säugetieren hervorgegangen sei. Als die ältesten Wurzeln aber dieses vielverzweigten Stammbaumes betrachtete er niederste Tiere einfachster Art, durch Urzeugung aus anorganischer Materie entstanden.

Diese Ansichten von Lamarck, die wir heute als Grundpfeiler unserer modernen Entwicklungslehre betrachten, und welche die alte Schöpfungslehre beseitigten, erregten zwar bei ihrem Erscheinen vor hundert Jahren vielfaches Aufsehen; sie eilten aber ihrer Zeit so weit voraus und wurden von den herrschenden Autoritäten (voran dem großen Cuvier) so energisch bekämpft, daß sie bald nahezu vergessen wurden. Als dann fünfzig Jahre später Charles Darwin sie von neuem aufnahm, und, mit ganz anderen Hilfsmitteln arbeitend, von anderen Gesichtspunkten ausgehend, sie in kurzer Zeit zu weitester Geltung brachte, erschien die ganze Abstammungslehre als eine völlig neue Theorie, die vielfach kurzweg als Darwinismus (im weiteren Sinne!) bezeichnet wurde. Im Verlaufe weniger Jahre machte sich ihr gewaltiger Einfluß im Gesamtgebiete der Wissenschaft geltend.

Der auffällige Gegensatz zwischen dem Mißerfolge Lamarcks und dem reichen Erfolge Darwins erklärt sich zunächst durch die glänzenden Fortschritte der Naturwissenschaft, welche in das fruchtbare, zwischen beiden liegende halbe Jahrhundert fallen. In diesem

— 11 —

merkwürdigen Zeitraum entstand eine ganze Reihe von biologischen Disziplinen, welche die Aufgaben und Ziele der Lebenswissenschaft unendlich erweiterten. Schon in die ersten Dezennien des neunzehnten Jahrhunderts fällt die Begründung der vergleichenden Anatomie und Paläontologie durch Cuvier. 1828 veröffentlichte Carl Ernst von Baer seine klassische Entwicklungsgeschichte der Tiere, gegründet auf „Beobachtung und Reflexion“. 1838 schufen Schleiden und Schwann die Zellentheorie und öffneten dadurch die Einsicht in den inneren feineren Bau des Tier- und Pflanzenkörpers. 1833 erschien das klassische Lehrbuch der Physiologie, durch welches der große Johannes Müller die Lebenserscheinungen auf physikalische und chemische Gesetze zurückführte. Gleichzeitig wurde durch zahlreiche überraschende Entdeckungen unsere Kenntnis vom Körperbau und Leben, von der Entwicklung und Verwandlung besonders der niederen Tiere und Pflanzen außerordentlich gefördert. So häufte sich in der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts ein ungeheures empirisches Material von Kenntnissen an, von denen Darwin 1859 zur Stütze seiner Theorien den ergiebigsten Gebrauch machen konnte, während sie seinem Vorgänger Lamarck noch gefehlt hatten.

Das großartige Gebäude der Entwicklungslehre, dessen Umriss der geniale Griff von Lamarck 1809 mit einemmale in die Welt gesetzt hatte, glich dem eisernen Gerüste eines gewaltigen Palastes, von dessen höchsten Zinnen das erstaunte Auge des denkenden Naturforschers eine entzückende Übersicht über das einheitliche Weltbild genoß. Aber die zahlreichen Säle dieses monistischen Museums und die langen Korridore, die sie in vielen Stockwerken verbanden, waren großen-

— 12 —

teils leer. Der skeptische Beobachter sah sich vergebens nach den empirischen Beweisgründen um, welche die kühnen Hypothesen des weitblickenden Baumeisters durch handgreifliche Tatsachen stützen sollten. Durch die hohen offenen Fenster stürmten von allen Seiten die Zweifel und Bedenken herein, welche einerseits die Kritik der Vernunft, andererseits die Selbstgewißheit des traditionellen religiösen Glaubens den neuen Lehren des Transformismus gegenüber stellten.

Ganz anders gestaltete sich der wundervolle massive Bau der Entwicklungslehre, welchen jenem schimmernden Phantasiepalast von Lamarck gegenüber fünfzig Jahre später Charles Darwin errichtete. Er füllte die weiten Räume seines Museums mit Tausenden von anschaulichen Objekten, welche der Bienenfleiß der neuen, inzwischen entstandenen biologischen Wissenschaftszweige gesammelt hatte. Tausende von Beobachtungen und Versuchen aus allen Zweigen der modernen Biologie lieferten nun die handgreiflichen, jeden klar denkenden Forscher überzeugenden Beweise für das stolze und festgegründete Hypothesengebäude der Deszendenztheorie. Außerdem aber füllte Darwin mit erfahrener Meisterhand die weite Lücke aus, welche Lamarck darin noch offen gelassen hatte. Durch die Aufstellung seiner Selektionstheorie — der ihm eigenen „Zuchtwahllehre“ — löste er das große Rätsel von der mechanischen Entstehung der zweckmäßigen Organisation; er erledigte zuerst befriedigend die dunkle, bisher noch von niemand beantwortete Frage: „Wie können die verwickelten, offenbar für einen bestimmten Lebenszweck zusammenwirkenden Einrichtungen im Körperbau der Tiere und Pflanzen von selbst entstanden sein, ohne daß eine be-

wußte Schöpferkraft oder ein zielbewußtes metaphysisches Prinzip dabei mitwirkte?“ Die klare und überzeugende Antwort auf diese schwierigste Frage der Naturphilosophie ist eben die Selektionstheorie, der Darwinismus im engsten und eigentlichsten Sinne.

Wenn wir als das höchste und letzte Ziel aller unserer wissenschaftlichen Arbeiten die Gewinnung eines klaren und einheitlichen Weltbildes betrachten, und wenn wir in dieser Hinsicht die allgemeinsten Ergebnisse der riesigen Lebensarbeit unserer beiden bahnbrechenden Meister vergleichen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Ziel für beide Begründer dasselbe war. Das höchste Streben von Lamarck ebenso wie von Darwin war darauf gerichtet, die natürlichen Ursachen für die wundervollen Erscheinungen der organischen Natur zu erkennen, die uns überall umgeben — „*Rerum cognoscere causas.*“ Die Allmacht des unbeugsamen Naturgesetzes sollte erwiesen werden gegenüber den althergebrachten mystischen Vorstellungen von der technischen Arbeit eines persönlichen Schöpfers. Dieselbe Gesetzmäßigkeit in der historischen Entwicklung der Erscheinungsketten, welche für die anorganische Natur, in der Astronomie und Geologie, längst nachgewiesen war, sollte nun auch für die gesamte organische Natur geltend gemacht werden, für die stufenweise Entwicklung der gesamten Pflanzenwelt und Tierwelt, und für den Menschen an deren Spitze. Indem so die natürliche Einheit des Weltbildes nachgewiesen wurde, führte die Naturphilosophie von Darwin und Lamarck zum reinen Monismus.

Die Wege, auf denen Lamarck und Darwin, unabhängig voneinander, zur Konstruktion ihres einheit-

— 14 —

lichen Weltbildes gelangten, waren völlig verschieden, zum Teil sogar entgegengesetzt. Schon vor 20 Jahren hat Arnold Lang in einem Vortrage, den er hier in Jena „Zur Charakteristik der Forschungswege von Lamarck und Darwin“ hielt, gezeigt, wie sich dieser Gegensatz erklären läßt: einerseits aus den verschiedenen Geistesanlagen und inneren Charakterzügen der beiden großen Naturphilosophen, anderseits aus ihrem ganz verschiedenen Lebenslaufe und äußeren Arbeitsbedingungen. Trotzdem war beiden gemeinsam der Charakter des Autodidakten; beide erwarben sich ihre ausgedehnte und tiefgründige Naturerkenntnis nicht durch regelmäßige akademische Studien, nicht durch Vergraben in eine umfangreiche Literatur, sondern durch unmittelbare Anschauung der Naturerscheinungen selbst und durch unbefangenes Nachdenken über ihre Ursachen. Beide Forscher blieben so bewahrt vor manchen Irrtümern und Vorurteilen, welche der Autoritätsglaube im gewöhnlichen regulären Gange des akademischen Studiums mit sich zu führen pflegt; sie wurden dadurch befähigt, ihre eigenen neuen Wege selbständig einzuschlagen und ganz neue Pforten der Erkenntnis zu öffnen.

Jean Lamarck wurde am 1. August 1744 zu Bazentin in der Picardie geboren, als das elfte Kind des Barons Pierre de Monet, Ritter von Lamarck. Der Vater, der nur ein sehr bescheidenes Vermögen besaß, bestimmte ihn für den Dienst der Kirche und brachte ihn bei den Jesuiten von Amiens unter. Die dortige klerikale Erziehung war ihm aber so zuwider, daß er gleich nach dem Tode des Vaters, 1760, aus dem Kloster austrat und nach dem Beispiele seiner älteren Brüder sich zur französischen Armee nach Westfalen begab. Hier zeichnete

sich der 17jährige Jüngling in einem Gefecht bei Lippstadt so aus, daß er sofort zum Offizier befördert wurde. Nach dem bald erfolgten Friedensschluß wurde er in Garnison nach Toulon und Monaco geschickt. Hier erregte die herrliche Pflanzenwelt der Riviera sein lebhaftes Interesse, und er stürzte sich eifrig in die systematische Botanik. Als er dann, infolge von Erkrankung pensioniert, nach Paris übersiedelte, dehnte er diese Studien im dortigen Pflanzengarten aus und wurde mit Buffon bekannt. In kurzer Zeit vollendete er hier sein erstes großes Werk, die dreibändige *Flore Française*, „die Mutter aller späteren Floren, die zum leichten Bestimmen der Pflanzen und zur Übersicht des Systems dienen“. Nachdem dieses Werk unter Buffons Protektion 1778 (im Todesjahre von Linné) erschienen war, wurde Lamarck in die Pariser Akademie der Wissenschaften aufgenommen. Der intime vieljährige Verkehr mit dem geistreichen Buffon — einem der ersten Naturforscher, die an der Beständigkeit der Arten zu zweifeln wagten — wird vielleicht den ersten Keim der Abstammungslehre in Lamarck gelegt haben. Sie befestigte sich in ihm durch die ausgedehnten systematischen botanischen Studien der folgenden 20 Jahre. In einem umfangreichen Werke von 12 Bänden, einem Teile der großen *Encyclopédie méthodique*, gab Lamarck die Charaktere von 2000 Pflanzengattungen und illustrierte sie durch 900 Kupferstiche; von dem Ertrage dieser mühsamen Arbeiten fristete er sein nicht vom Glück begünstigtes Leben.

So war Lamarck als berühmter Botaniker 50 Jahre alt geworden, ohne doch in Paris eine feste Stellung erlangen zu können. Da öffnete sich ihm die Gelegenheit, an dem neu gegründeten Museum für Naturgeschichte

— 16 —

eine Professur für Zoologie, und zwar für Naturgeschichte der niederen Tiere, zu erhalten. Auch in dieses neue, ihm bisher wenig bekannte Gebiet, arbeitete er sich mit solchem Eifer und Talent ein, daß er nach einjähriger Vorbereitung schon 1794 seine zoologischen Vorlesungen beginnen konnte. Sein erster glücklicher Griff dabei war die Unterscheidung der Wirbeltiere von den Wirbellosen, sowie die Einteilung der letzteren in eine größere Anzahl von verschiedenen Klassen. Die ausgedehnten systematischen Forschungen über dieses große Gebiet fanden ihren Abschluß in den sieben Bänden der berühmten „Naturgeschichte der wirbellosen Tiere“ (1816 bis 1822).

Viele Tausende von Tier- und Pflanzenarten hatte Lamarck durch eigene kritische Untersuchung genau kennen gelernt und bei den Bemühungen, sie in die Fächer des Systems, in die Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen einzuordnen, sich überzeugt, daß ein inneres Band wirklicher Verwandtschaft sie alle verbindet. Das natürliche System gewann so bei ihm zuerst die Bedeutung eines hypothetischen Stammbaums der Organismen. Da er nicht nur die lebenden Arten miteinander verglich, sondern auch die ausgestorbenen Formen, die in früheren Perioden der Erdgeschichte gelebt hatten, zu ihnen in Beziehung brachte, gelangte er zu der Überzeugung, daß die letzteren die wirklichen Vorfahren der ersteren seien. Dadurch geriet er in scharfe Opposition zu Cuvier, der das herrschende Dogma von der Spezies-Konstanz hartnäckig verteidigte und überdies durch seine sonderbare Lehre von den Katastrophen der Erde und der wiederholten Neuschöpfung ihrer Bewohner der Deszendenztheorie jeden Boden entzog. Seiner hohen Autori-

— 17 —

tät gegenüber vermochten die weitgehenden Hypothesen von Lamarck keine Geltung zu gewinnen. Er beschloß sein arbeitsreiches Leben 1829 in dem hohen Alter von 85 Jahren in dürftigen Verhältnissen, noch dazu in den letzten 10 Jahren erblindet.

Völlig verschieden gestaltete sich der Lebenslauf und Bildungsgang von Charles Darwin. Am 12. Februar 1809 zu Shrewsbury als Sohn eines angesehenen und wohlhabenden Arztes Robert Darwin geboren, wurde er von diesem schon im 17. Lebensjahr, zusammen mit einem älteren Bruder, nach Edinburgh geschickt, um Medizin zu studieren. Allein der dortige Unterricht war so jämmerlich und die Abneigung des angehenden Mediziners gegen Anatomie und Krankensäle so groß, daß er diesen Beruf schon nach zwei Jahren aufgab. Er bezog dann die Universität Cambridge, um Theologie zu studieren und sich auf den angenehmeren Beruf des Landpfarrers vorzubereiten. Aber auch dafür vermochte er keine tiefere Neigung zu gewinnen. Er benutzte seine Zeit mehr zur Pflege seiner allgemeinen körperlichen und geistigen Ausbildung, besonders aber zu Exkursionen, auf denen er sich mit Reiten und Jagen, Sammeln von Käfern und anderen Naturobjekten beschäftigte. Das theologische Studium nahm ihn nur wenig in Anspruch; er bestand zwar nach drei Jahren das erste Examen und wurde Baccalaureus Theologiae; aber eingehender Vertiefung in theologische und philosophische Probleme war er abhold.

Um so wichtiger wurde für Darwin in Cambridge der nahe persönliche Umgang mit mehreren ausgezeichneten Lehrern, vor allem mit dem lebenswürdigen Botaniker Henslow. Durch ihn gewann er auf gemeinsamen

— 18 —

botanischen Exkursionen das tiefere Verständnis für das Pflanzenleben, sowie für die systematische Unterscheidung der Arten. Henslow, der selbst zugleich streng gläubiger Theologe war, erkannte richtig, daß in dem jungen Darwin mehr Talent zu einem tüchtigen Naturforscher als zu einem gewöhnlichen Landpfarrer stecke. Er veranlaßte ihn auch, sich am Schlusse seiner dreijährigen Studienzeit noch mit Geologie zu beschäftigen und an einer geologischen Exkursion in das westliche England, unter Führung von Professor Sedgwick, teilzunehmen. Hierbei gewann Darwin Geschmack und Einsicht für das Fach, in dem er bald darauf so fruchtbare eigene Tätigkeit entfalten sollte. Aber zu einem entscheidenden Entschlusse über seine Zukunft konnte er nicht kommen.

So stand der 22 jährige Darwin am Schlusse seiner akademischen Studien, ohne ein bestimmtes Lebensziel erreicht zu haben. Da traf ihn ganz unerwartet die Einladung zu einer mehrjährigen Reise um die Welt, welche mit einem Schlage ihn in die richtige Bahn lenken und sein ganzes epochemachendes Lebenswerk bestimmen sollte. Die englische Regierung hatte eine Expedition ausgerüstet für die Aufgabe, die noch ungenügend bekannten südlichsten Küsten von Südamerika, sowie verschiedene Punkte der Südsee genau zu erforschen und kartographisch aufzunehmen. Der ausgezeichnete Führer des Forschungsschiffes, das den Namen „Beagle“ (Spürhund) trug, Kapitän Fitzroy, wünschte einen jungen Naturforscher mit an Bord zu nehmen, der diese vorzügliche Gelegenheit zum Sammeln von Naturalien benutzen sollte, und auf Empfehlung von Professor Henslow wählte er dazu Darwin.

Die Weltreise des „Beagle“ dauerte nahezu fünf Jahre (vom Dezember 1831 bis Oktober 1837); die erste und größere Hälfte davon entfiel auf die Ostküste und später die Westküste von Südamerika. Darwin konnte in diesem merkwürdigen Erdteile viele und weite Landreisen selbständig ausführen, während die Schiffsoffiziere mit Küstenaufnahmen beschäftigt waren. Besonders wichtig wurde nachher der Besuch der Galápagos-Inseln und der zahlreichen Korallen-Inseln der Südsee. Die seltsamen Formen der letzteren, die ringförmigen Atolle und wallartigen Küstenriffe, über deren Entstehung sich viele Naturforscher vergebens den Kopf zerbrochen hatten, erklärte der junge Darwin durch eine geniale Theorie, die ihn zuerst als selbständigen Naturforscher berühmt machte. Auf der weiteren Reise wurden auch Neuseeland und Australien berührt, später das Kap der Guten Hoffnung und Sankt Helena, zuletzt wieder die Küste Brasiliens bei Bahia.

Darwin selbst hat diese fünfjährige Weltreise mit Recht als das glücklichste Ereignis seines Lebens gepriesen. Aber die Umstände, unter denen er sie ausführte, waren auch höchst eigentümlich. Seine naturwissenschaftliche Vorbildung war, trotz seines frühzeitig entwickelten Enthusiasmus für Naturbetrachtung und Naturaliensammeln, höchst mangelhaft und unsystematisch, in keinem einzigen Zweige streng durchgeführt. Seine Kenntnis der Literatur und der technischen Arbeitsmethoden war sehr beschränkt. Aber diese empfindlichen Mängel wurden bald aufgewogen durch den eisernen Fleiß, den er an Bord des Schiffes zu ihrer Ausfüllung entwickelte, durch eine seltene Beobachtungsgabe und Originalität der persönlichen Auffassung und durch die

rege Vielseitigkeit und Tiefe seiner geistigen Interessen. Das ausführliche Tagebuch, das er mit größter Gewissenhaftigkeit führte, lieferte später die Grundlage für sein hochinteressantes Werk: „Reise eines Naturforschers um die Welt“, welches dem klassischen Reisewerk seines Vorbildes, Alexander von Humboldt, an die Seite gesetzt wurde.

Nach der glücklichen Rückkehr von der gefährvollen, vielen Wechselfällen unterworfenen Weltreise verlebte Darwin zunächst sechs Jahre teils in London, teils in Cambridge, um deren wissenschaftliche Ergebnisse im Verein mit einer Anzahl ausgezeichneten Fachgenossen zu verarbeiten. Allein die außerordentlichen Strapazen der fünfjährigen Reise, und besonders der unaufhörliche Kampf mit der widerwärtigen Seekrankheit, hatten seine Gesundheit so zerrüttet, daß er gezwungen wurde, sich von dem unruhigen und aufreibenden Leben in London ganz zurückzuziehen. Nachdem er sich 1839 verheiratet hatte, kaufte er sich im Herbst 1842 ein Landgut in dem kleinen Dorfe Down, in der Nähe von Bromley in der Grafschaft Kent (mit der Eisenbahn kaum eine Stunde von London entfernt). Auf diesem lieblichen Landsitze, dessen Gärten und Wiesen, Felder und Wälder seinem feinen Natursinne eine stetige Quelle reinsten Genusses und vernunftgemäßer Offenbarung bildeten, verbrachte Darwin in stiller Zurückgezogenheit, begünstigt von einem glücklichen und behaglichen Familienleben, die letzten vierzig Jahre seines Daseins. Hier konnte er, abgeschieden von dem rastlosen Treiben und den vielen Zerstreuungen der Weltstadt, seine ganzen Kräfte ungestört auf die Lösung des großen Rätsels verwenden, auf das er schon im Beginn der Weltreise

— 21 —

durch seine originellen Beobachtungen in Südamerika hingelenkt worden war, auf die Frage von der natürlichen „Entstehung der Arten“ — oder kurz: die Schöpfungsfrage.

Dieses Hauptproblem der Entwicklungslehre hatte Lamarck, gestützt auf die ausgedehntesten systematischen Forschungen und morphologischen Vergleichen, wesentlich auf deduktivem Wege zu lösen versucht, durch Synthese und Reflexion. Er erkannte im natürlichen System der unzähligen Tier- und Pflanzenarten ihren hypothetischen Stammbaum und suchte die Abstammungs-Verhältnisse der größeren Gruppen von den einfachsten Infusorien bis zum Menschen hinauf zu erkennen. Indem er als weitschauender Naturphilosoph seine Entwicklungstheorie auf das Naturganze ausdehnte, aber seine umfassenden Hypothesen durch die ungenügenden empirischen Beweismittel des damaligen Beobachtungskreises nicht genügend zu stützen vermochte, verlor er sich in luftigen Spekulationen, die keine Anerkennung fanden.

Ganz anders verfuhr fünfzig Jahre später Darwin. Er ging aus von der unmittelbaren Erfahrung, daß alle Tier- und Pflanzenarten variieren und daß eine scharfe Grenze zwischen Art und Spielart, zwischen Spezies und Varietät nicht zu finden ist. Gestützt auf seine geologischen und chorologischen Beobachtungen in Südamerika, gelangte er zu der Überzeugung, daß die eigentümlichen, heute dort lebenden Säugetiere aus den ähnlichen, aber spezifisch verschiedenen Formen, die daselbst in früheren Zeiten lebten, durch Umbildung entstanden sein müßten. Die Fragen dieser Transformation suchte er nun durch induktive Forschung zu beantworten,

durch exakte Analyse und physiologisches Experiment. Zu diesem Behufe studierte er jahrelang auf das sorgfältigste die Umbildung der Arten, welche der Mensch durch künstliche Züchtung seit Jahrtausenden an den Haustieren und Kulturpflanzen hervorgebracht hat. Als erfahrener Gärtner und Landwirt und speziell als umsichtiger Taubenzüchter lernte Darwin die speziellen Bedingungen und Erfolge des künstlichen Züchtungsprozesses genauer kennen als irgendein früherer Naturforscher. Er war sogar der erste Physiologe, der sich in die verwickelten theoretischen Verhältnisse desselben, die aus der Praxis längst bekannt waren, kritisch vertiefte. Als die wichtigste umbildende Kraft erkannte er die Zuchtwahl oder Selektion, die Benutzung auserlesener Individuen zur Nachzucht. Als er dann durch einen glücklichen Zufall (1838) das berühmte Werk des Nationalökonom Malthus über: „Die Bedingungen und die Folgen der Volksvermehrung“ in die Hand bekommen hatte, entdeckte er den gewaltigen „Kampf ums Dasein“ — das große züchtende Prinzip, welches in der freien Natur beständig die allmähliche Umbildung der Formen ebenso unbewußt leitet, wie sie im Zustande der Domestikation bewußt durch den zwecktätigen Willen des Menschen geleitet wird.

Ogleich nun Darwin schon 1838 die Grundzüge seiner Selektionstheorie festgestellt hatte, konnte er sich doch mehr als zwanzig Jahre lang nicht entschließen, sie zu veröffentlichen. Zwar hatte er tausende und abertausende von Beobachtungen und Mitteilungen gesammelt, die zu ihrer Stütze dienen sollten; er wollte aber immer noch mehr empirische Beweise beisammen haben, um seine Theorie auf möglichst breiter Erfahrungsbasis un-

erschütterlich zu begründen. So wäre er vielleicht überhaupt nicht zu ihrer Publikation gelangt, wenn nicht 1858 ein unerwarteter Zwischenfall ihn direkt dazu gezwungen hätte. Ein ausgezeichnete systematischer Zoologe, Alfred Wallace, der jahrelang in den Urwäldern von Südamerika und in den Wildnissen des malayischen Archipels umhergestreift war, sandte an Darwin selbst ein Manuskript ein, in dem ähnliche Gedanken enthalten waren, scharfsinnige Betrachtungen „über die Neigung der Varietäten, in unbestimmter Weise von dem ursprünglichen Typus abzuweichen“. Darwin teilte dieses Manuskript zweien seiner besten und berühmtesten Freunde mit, dem Geologen Charles Lyell und dem Botaniker Josef Hooker. Beide kannten Darwins Arbeiten seit langer Zeit und bestanden nun darauf, daß in den Proceedings of the Linnean Society gleichzeitig (am 1. Juli 1858) ein Auszug aus Darwins Arbeiten und das eingesandte Manuskript von Wallace veröffentlicht wurden.

Dem dringenden Rate dieser beiden Freunde folgend, entschloß sich nun Darwin endlich, eine kurzgefaßte Darstellung seiner Theorie baldigst folgen zu lassen. Schon im Jahre 1844 hatte er einen Abriß derselben (im Umfang von 230 Seiten) niedergeschrieben. Aber die Sammlung von Beobachtungen und Mitteilungen wuchs bald dergestalt an, daß ein großes Werk von vielen Bänden daraus zu werden drohte. Als ein Auszug dieses großartig entworfenen Hauptwerkes, das niemals vollständig geworden ist, erschien nun im November 1859 das epochemachende Buch: „Über die Entstehung der Arten im Tierreich und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung, oder die Erhaltung der vervollkommneten

Rassen im Kampfe ums Dasein“. Es wurde in wenig mehr als Jahresfrist niedergeschrieben. Die deutsche Übersetzung von Bronn erschien 1860. Unter den zahlreichen Schriften, welche Darwin in den folgenden zwanzig Jahren noch veröffentlichte und welche in einer deutschen Gesamtausgabe von 13 Bänden erschienen, sind die wichtigsten: 1868 das zweibändige, äußerst inhaltreiche Werk über „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“ und 1871: „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl“. Ein physiognomischer Anhang des letzteren erschien 1872 unter dem Titel: „Der Ausdruck der Gemütsbewegungen beim Menschen und bei den Tieren“.

Weniger allgemein bekannt als diese Hauptwerke Darwins sind seine geistvollen und originellen botanischen Arbeiten: über die Befruchtung der Orchideen (1862), über die verschiedenen Formen der Blüten (1877), über kletternde Pflanzen (1864), über insektenfressende Pflanzen (1875), über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung (1876) u. a. Aber auch auf ganz anderen Gebieten der Biologie hatte Darwin schon viel früher eine Fülle von wichtigen neuen Beobachtungen mitgeteilt und sie durch originelle Gedankenverbindungen zu erklären versucht. Dahin gehört vor allem das bewunderungswürdige Werk über die Entstehung der Korallenriffe, das zuerst seinen hohen Ruf als Naturforscher begründete (1842); ferner die grundlegende Monographie der Cirripeden — einer Ordnung von fest-sitzenden Krebstieren, die früher sehr irrtümlich beurteilt und selbst von Cuvier noch für Weichtiere gehalten worden waren. Nichts beweist aber mehr die Vielseitigkeit dieses umfassenden Genius als die Tatsache, daß

er auch auf den entfernter liegenden Gebieten der Geologie und Geographie vielfach anregend und bahnbrechend arbeitete. Ja gerade diese weitblickenden Forschungen, die er schon im Anfang seiner Weltreise begann, mit ungenügenden Vorkenntnissen ausgestattet, aber um so mehr vorurteilsfrei und originell, lieferten den großartigen Hintergrund für sein einheitliches Weltbild.

Südamerika fesselt hier in erster Linie unsere Aufmerksamkeit, jenes wundervolle Land, welches auch für Darwins großen Vorgänger und leuchtendes Vorbild, Alexander von Humboldt, nicht nur der Ausgangspunkt seiner besonderen Forschungen, sondern auch seiner allgemeinen Naturanschauung geworden ist. Betrachten wir diesen merkwürdigen Erdteil in gewohnter Weise, so wie ihn jedes Kind im geographischen Schulunterricht kennen lernt, so erscheint er nur als die südliche Hälfte von Amerika, von einem der sogenannten fünf Erdteile. Wir brauchen aber nur in der Geschichte der Erde ein wenig zurückzugehen und uns von der Gegenwart in die vorhergehende sogenannte „Tertiärzeit“ zu versetzen, um eine ganz andere Ansicht zu gewinnen.

Die Tertiärzeit oder das zänozoische Zeitalter der Erde ist der jüngste, nächstliegende und kürzeste von den vier oder fünf Hauptabschnitten, in welche die moderne Geologie die organische Erdgeschichte einteilt. Viele Millionen Jahre — jedenfalls mehr als hundert — sind verflossen, seitdem das organische Leben auf unserem Planeten begann und sich durch unzählige Verwandlungen hindurch bis zur gegenwärtigen Gestaltung entwickelte. Eine bestimmte Berechnung der einzelnen großen Abschnitte derselben, entsprechend der Dicke der Schichten der Erdrinde, die während derselben aus dem Meere ab-

gelagert wurden, ist nicht möglich. Wenn wir aber auch nur nach der bescheidensten Schätzung in runder Zahl hundert Jahrmillionen für ihre ganze Dauer annehmen, so fällt die größere Hälfte (etwa 52) auf den ungeheuren Zeitraum, in dem die ältesten, archozoischen Schichten abgelagert wurden (vom Laurentium und Algonkium bis zum Cambrium); aus diesem ganzen Schichtenkomplex sind noch keine Reste von versteinerten Wirbeltieren bekannt. Dann folgte das paläozoische oder primäre Zeitalter (etwa auf 32 Millionen Jahre geschätzt); da treten zuerst im Silur versteinerte Fische auf, die Stammformen aller folgenden Wirbeltiere. Es folgen im Devon die Lurchfische, im Carbon die ältesten landbewohnenden Wirbeltiere, salamanderähnliche Amphibien (Stegoccephalen), im Perm die ältesten Amniontiere. Dagegen fehlen noch alle Spuren der höchst entwickelten Klasse, der Säugetiere. Diese erscheinen erst im Beginn der Sekundärzeit oder des mesozoischen Zeitalters, währenddessen die Schichten der Trias, Jura und Kreide abgelagert wurden (zusammen auf etwa elf Millionen Jahre geschätzt). Indessen sind alle diese älteren Mammalien-Reste noch sehr spärlich und gehören nur kleinen, unansehnlichen Formen der niedersten Ordnungen an, den Monotremen und Marsupialien. Die vielgestaltige Entfaltung der Säugetierklasse fand erst in dem nachfolgenden zänozoischen oder tertiären Zeitalter statt, das viel kürzer war, vielleicht nur drei bis vier Millionen Jahre, nach neueren Schätzungen allerdings das Doppelte oder noch mehr.

Die großen Fortschritte der modernen Geologie haben uns in den Stand gesetzt, uns ein allgemeines Bild von der Oberfläche unserer Erde im Beginn der Tertiärzeit,

— 27 —

also vor mindestens 3 Millionen von Jahren, zu entwerfen. Die eozäne Erdkarte ist von unserer modernen so verschieden, daß es schwer hält, sich hineinzudenken. Die Verteilung von Wasser und Land, die Ausdehnung der Ozeane und Kontinente, war völlig anders als jetzt. Die ungeheuren Gebirgsketten, welche gegenwärtig die Physiognomie unserer fünf Erdteile in erster Linie bestimmen, die Alpenkette in Europa, der Atlas in Afrika, der Himalaya in Asien, die Kordilleren in Amerika, existierten noch nicht; sie alle sind infolge langsamer Erhebung von Falten der erstarrten Erdrinde, unabhängig von vulkanischen Katastrophen, erst während der Tertiärzeit entstanden. Ein riesiger zusammenhängender Kontinentalgürtel bedeckte wie eine Kappe die arktische Zone; die nördlichsten Teile von Europa, Asien und Nordamerika standen Hunderttausende von Jahren in ununterbrochenem Zusammenhang, so daß vielfache Wanderungen der landbewohnenden Tiere und Pflanzen von Osten nach Westen und umgekehrt stattfinden konnten. Hingegen war Südamerika ein selbständiger Kontinent, durch ein breites und tiefes Mittelmeer von Nordamerika getrennt; erst viel später, in der jüngsten Tertiärzeit, trat er mit ihm durch die Hebung von Zentralamerika in Verbindung.

Bereits in der vorhergehenden Kreideperiode war Australien von dem übrigen Festlande abgeschnitten worden und auch später isoliert geblieben. So erklärt sich der uraltertümliche Charakter der landbewohnenden Fauna und Flora, den dieser Erdteil bei seiner Entdeckung bot. Abgesehen vom Menschen und seinem steten Begleiter, dem Hunde, sowie einigen kleineren, durch Fliegen oder Schwimmen zu Wanderungen besonders

befähigten Säugetieren — sämtlich erst später eingewandert — fehlten in Australien damals alle Plazentaltiere, alle jene höheren und vielgestaltigen Säugetiere, die erst in der Tertiärzeit die Weltherrschaft gewannen; Raubtiere und Huftiere, Nagetiere und Herrentiere. Die eingeborene Mammalien-Bevölkerung von Australien bestand nur aus Vertretern der niedrigsten Ordnungen: Monotremen und Marsupialien; das sind jene älteren Ordnungen, zu denen auch die ausgestorbenen Säugetiere gehörten, deren versteinerte Reste sich im Jura von Europa, Asien und Amerika finden. Ihre ältesten, kleinsten und niedrigsten Stammformen liegen in den oberen Schichten der Trias-Formation, im Keuper begraben.

Während mehrerer Millionen Jahre gab so in der älteren und mittleren Tertiärzeit die räumliche Isolierung des großen, damals wahrscheinlich viel weiter ausgedehnten, südamerikanischen Kontinentes, die Gelegenheit zur Entwicklung selbständiger Formengruppen, die der übrigen Welt fehlten. Noch heute ist Südamerika ausgezeichnet durch den Besitz mehrerer höchst eigentümlicher Familien von altertümlichen Säugetieren, besonders Westaffen, Nagetieren und Zahnarmen (Gürteltieren, Ameisenfressern und Faultieren). Dieselben Gruppen sind aber auch versteinert in den diluvialen und den darunter liegenden Tertiärschichten desselben Erdteils zu finden, vertreten durch ähnliche, aber verschiedene, zum Teil riesengroße Formen. Auf Darwin machte es den tiefsten Eindruck, als er selbst dort Ausgrabungen mit reichem Erfolge anstellte und ausgestorbene Gürteltiere (Glyptodon) und Faultiere (Megatherium) von der Größe eines Rhinoceros und Elephanten entdeckte. Unwillkürlich drängte sich ihm der Gedanke eines direkten Zu-

— 29 —

sammenhanges zwischen diesen fossilen Riesen und den ähnlich gestalteten Zwergen der Gegenwart auf — beide ausschließlich auf diesen Erdteil beschränkt. Dieser Zusammenhang konnte nur ein genetischer sein; die heute noch lebenden Gürteltiere und Faultiere mußten die verkümmerten Nachkommen derselben, charakteristisch gestalteten Familien sein, die in früheren Zeiten dieselben Gegenden in jenen erstaunlichen Koloßformen bewohnt hatten.

Diese genetischen Gedankenverbindungen, die ersten Keime von Darwins eigener Deszendenztheorie, erhielten weitere Begründung durch die vielseitigen chorologischen und geologischen Beobachtungen, die der eifrige junge Naturforscher auf seinen Wanderungen durch Südamerika während eines Zeitraumes von $3\frac{1}{2}$ Jahren machte (vom April 1832 bis zum Oktober 1835). Durch unmittelbare eigene Beobachtung lernte Darwin, längs der Ostküste Südamerikas hinabwandernd, die verschiedensten Zonen und Klimate, die größten Gegensätze der Landschaft und Bevölkerung kennen, von den üppigen Urwäldern Brasiliens zu den ungeheuren Grassteppen Argentiniens, von diesen Pampas weiter hinab zu den Einöden von Patagonien und den undurchdringlichen Wäldern des Feuerlandes; den wüsten Falklandinseln und der berühmten Magellanstraße. Dann wieder längs der Westküste bis zum Äquator aufsteigend besuchte er das südliche, zentrale und nördliche Chile, den wilden Archipel der Chonosinseln und Chiloë, überstieg die gewaltige Kette der Kordilleren und erforschte die öden Bergwerke von Peru. Ogleich nun diese Gegenden in bezug auf Klima und Lebensbedingungen die auffallendsten Unterschiede zeigen, bleibt dennoch der Charakter

— 30 —

ihrer Fauna und Flora in vielen Beziehungen derselbe; verschiedene aber naheverwandte Arten derselben Familien ersetzen einander in den verschiedenen Breiten; auch diese Erscheinung erklärt sich nur mit Hilfe der Deszendenztheorie und Migrationstheorie.

Von ganz besonderer Bedeutung für diese wurde aber der Schlußakt der langen Südamerika-Reise, der Besuch der einsamen Galápagos-Inseln (im September und Oktober 1835). Dieser merkwürdige Archipel, aus fünf größeren und zehn mittleren und vielen kleineren Inseln bestehend, liegt unter dem Äquator, gegen 600 Meilen von der Westküste Südamerikas (von Ecuador) entfernt. Die Gebirgsmasse dieser Inseln, die sich bis gegen 4000 Fuß Höhe erhebt, ist rein vulkanischer Natur und erst in neuerer Zeit aus dem Schoße des pazifischen Ozeans emporgestiegen; über 2000 einzelne Kraterberge lassen sich unterscheiden. Die organische Bevölkerung dieser öden, früher von Menschen selten besuchten Inseln ist höchst eigentümlich. Die Mehrzahl der Tier- und Pflanzenarten ist eingeboren und findet sich sonst nirgends; sogar die einzelnen Inseln sind teilweise durch den Besitz besonderer Arten ausgezeichnet. Aber alle diese Spezies sind mehr oder weniger nahe mit ähnlichen Arten verwandt, welche die benachbarte, 600 Meilen entfernte Küste des Festlandes von Ecuador bewohnen. Es kann kein Zweifel bestehen, daß alle diese „eingeborenen“ Bewohner der Galápagos-Inseln von anderen Arten abstammen, die erst in neuerer Zeit von der Westküste Amerikas eingewandert und durch Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen der einzelnen Inseln spezifisch umgebildet worden sind.

Von hohem Reize ist die Schilderung dieser ori-

— 31 —

ginellen Beobachtungen und der daran geknüpften Schlußfolgerungen, die Darwin selbst in seinem Reisetagebuch gibt. Schritt für Schritt läßt sich hier der strenge induktive Charakter seiner mustergültigen Forschungsweise verfolgen, das ängstliche Bestreben, überall Massen von sicher beobachteten Tatsachen zu sammeln, und doch anderseits der weite und klare philosophische Blick, der die ursächlichen Beziehungen dieser mannigfaltigen, oft scheinbar isolierten Erscheinungen zu erkennen strebt. Das tief sinnige Wort von Goethe: „Es kommt alles auf die Beziehungen an“ — ist in Darwins Forschungen tatsächlich der Leitstern geblieben. Dasselbe gilt ja eigentlich auch von seinem großen Vorgänger Lamarck, aber freilich in anderem Sinne. Bei dem großen französischen Naturphilosophen war in erster Linie das umfassende morphologische Verständnis der verwandten Gestalten bestimmend, zu welchem ihn seine vieljährigen systematischen Untersuchungen von unzähligen Tier- und Pflanzenarten geführt hatten, und das beständige Bestreben, sie möglichst naturgemäß, d. h. ihrer wahren „Verwandtschaft“ entsprechend, in die gewaltige Registratur des „Natürlichen Systems“ einzuordnen. Hierbei mußte der deduktive Charakter seiner Spekulationen um so mehr hervortreten, zu je höheren Stufen seiner Naturbetrachtung er sich erhob. Dagegen besaß Lamarck weder Neigung und Talent, noch Anregung und Gelegenheit zu jenen überwiegend physiologischen Untersuchungen, die Darwin namentlich in späteren Jahren zur exakten Begründung seiner Selektionstheorie anstellte und vielfach experimentell stützte.

So verschieden nun auch in diesen und anderen Beziehungen die Forschungswege der beiden Begründer der

Abstammungslehre waren, begegneten sie sich doch nicht nur in den höchsten allgemeinen Zielen, sondern auch in vielen wichtigen besonderen Fragen. Von diesen ist keine bedeutungsvoller, als das Problem vom Ursprung des Menschen — die „Frage aller Fragen“, wie sie Huxley 1863 genannt hat.

Mit voller Klarheit und Sicherheit erklärte Lamarck schon vor hundert Jahren, daß es nur eine richtige Antwort auf diese Frage gebe, und daß diese durch die Abstammungslehre bereits gegeben sei. Wenn alle höheren Tiere sich ursprünglich aus niederen entwickelt haben, so muß dieser Satz auch für das höchstentwickelte Wirbeltier, den Menschen, gelten. Da aber der Mensch, wie schon 1735 Linné erkannt hatte, im gesamten Körperbau unter allen Säugetieren den Affen am nächsten steht, da er im System der Herrentiere (Primates) von diesen nicht getrennt werden kann, so ist die Hypothese durchaus gerechtfertigt, daß der Mensch ursprünglich durch Umbildung aus einer Reihe von menschenähnlichen Affen entstanden ist. Lamarck erörtert auch bereits in sehr scharfsinniger Weise den wahrscheinlichen Gang dieses Transformations-Prozesses. Er nimmt an, daß zunächst die Angewöhnung an den aufrechten Gang (— der ja auch bei noch heute lebenden Menschenaffen zeitweilig versucht wird —) die Sonderung der vorderen und hinteren Gliedmaßen herbeigeführt habe; vorn entwickelten sich Greifarme und Hände, hinten Waden und platte Fußsohlen. Der aufrechte Gang hatte die freiere Umschau, die höhere Entwicklung der Sinne und des Gehirns zur Folge. Die Herrschaft über die Natur, welche die Anthropoiden dadurch erlangten, wurde verstärkt durch ihre sozialen Gewohnheiten, die Bil-

ding von Gesellschaften, in denen die Mitteilung ihrer Gedanken und Neigungen zur allmählichen Ausbildung der Sprache führte. Die weitere Artikulation der Sprache hatte wieder eine höhere Entwicklung des Gehirns zur Folge, und so entstand zuletzt als dessen höchste Tätigkeit die Vernunft. Auch diese vollkommenste Seelenfunktion ist langsam durch stufenweise Entwicklung entstanden; sie ist in Wahrheit eine physiologische Arbeit der Gehirnzellen, und als solche zuletzt auf physikalische Verhältnisse zurückzuführen.

Genau dieselbe Auffassung des großen „Menschen-Problems“ wie bei Lamarck, finden wir auch bei Darwin; sobald er sich (— schon im Jahre 1838 —) von der Veränderlichkeit der Arten und von der gemeinsamen Abstammung formverwandter Spezies fest überzeugt hatte, war er nicht in Zweifel, daß dieses allgemeine Gesetz auch auf den Menschen seine Anwendung finden müsse. Er fürchtete aber mit Recht, daß das allgemein herrschende Vorurteil gegen die tierische Abstammung des Menschen auch für die Annahme seiner allgemeinen Deszendenz-Theorie hinderlich sein werde. Als er daher deren Grundzüge 1859 in seinem Hauptwerk veröffentlichte, beschränkte er sich darauf, im Schlußkapitel die wichtigsten Folgeschlüsse zu berühren und dabei den kurzen Satz einzuschalten: „Licht wird auch fallen auf den Ursprung des Menschen und seine Geschichte“. Aber selbst diese geheimnisvolle Andeutung erschien dem deutschen Übersetzer, Bronn, so bedenklich, daß er sie wegließ. Erst nachdem 1863 der kühne Thomas Huxley in seinen gedankenreichen drei Vorlesungen über „die Stellung des Menschen in der Natur“ die morphologischen, embryologischen und paläontologischen Beweise für die verhaßte „Abstammung

— 34 —

des Menschen vom Affen“ überzeugend klargelegt hatte, und nachdem auch Karl Vogt, Ludwig Büchner und andere sich in gleichem Sinne geäußert hatten, entschloß sich Darwin, in einem selbstständigen Werke seine Ansichten darüber zu entwickeln; dieses gedankenreiche Buch erschien 1871 unter dem Titel: „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl“. Dieser letztere Gegenstand, ein besonderes Kapitel seiner Selektions-Theorie, gab Darwin wieder Gelegenheit, die Fälle seiner vielseitigen biologischen Kenntnisse, im Verein mit dem Reichtum seiner originellen Ideenverknüpfungen, im glänzendsten Lichte zu zeigen. Dasselbe gilt auch für das physiognomisch-psychologische Werk über den „Ausdruck der Gemütsbewegungen beim Menschen und bei den Tieren“, welches im Jahre 1872 erschien.

Die hohe allgemeine Bedeutung dieser anthropologischen Werke Darwins liegt besonders darin, daß er in ihnen offen und rückhaltlos seine einheitliche oder monistische Auffassung des menschlichen Organismus bekannte. Ebenso wie jedes einzelne Organ unseres Körpers sich als ein Erbstück von unseren affenartigen Säugetier-Ahnen nachweisen läßt, ebenso hat sich auch seine gesamte Seelentätigkeit aus den niederen Vorstufen dieser letzteren stufenweise entwickelt. Die „Seele“ des Menschen ist kein besonderes übernatürliches Wesen, sondern die Summe seiner Gehirnfunktionen; und ebenso wie der verwickelte Wunderbau unseres menschlichen Gehirns sich morphologisch von einer langen Kette aufsteigender Entwicklungsstufen unserer tertiären Säugetierahnen ableiten läßt, ebenso ist auch physiologisch unsere Geistestätigkeit aus der psychologischen Stufenleiter der letzteren hervorgegangen. Das gilt nicht allein für die niederen

Sinnes- und Verstandes-Tätigkeiten, sondern auch für die höheren Gehirnfunktionen der Vernunft und des Gemütes; auch unsere feinsten moralischen Eigenschaften sind ursprünglich aus den sozialen Instinkten tertiärer Säugetiere hervorgegangen.

Zur Vermeidung vielfach noch herrschender Mißverständnisse und zur Beseitigung altgeheiliger Vorurteile ist es wichtig, bei dieser Gelegenheit daran zu erinnern daß die verhaßte „Affen-Abstammung des Menschen“ noch heute vielfach ganz falsch aufgefaßt wird. Erstens ist es ganz sicher, daß keine einzige von den lebenden Affenformen (— auch nicht die menschenähnlichsten, Gorilla und Schimpanse, Orang und Gibbon —) als direkter Vorfahre des Menschen gelten kann; sie sind sämtlich einzelne Ästchen eines vielverzweigten Stammbaums, dessen meiste Äste längst abgestorben sind. Zweitens ist es aber für die außerordentliche Tragweite dieser phyletischen Erkenntnis und insbesondere für ihre philosophischen Folgerungen ganz gleichgültig, ob wir die besondere Stammlinie des Menschengeschlechts weiter oben oder weiter unten, in geringerem oder in größerem Abstände von dem gemeinsamen Primatenstamm abgehen lassen.

Das wichtigste allgemeine Ergebnis der zahlreichen genauen Untersuchungen über die Naturgeschichte der Säugetiere ist die Überzeugung der Einheit ihres Stammes, die jetzt fast alle Zoologen und Anatomen (— mit vereinzelt skeptischen Ausnahmen —) teilen. In vielen wichtigen Merkmalen ihres Körperbaues stimmen alle Mammalien — trotz der großen Manigfaltigkeit äußerer Körperform — völlig überein; ihre Haut trägt Haare und Milchdrüsen; ihre Brusthöhle (Lunge und Herz enthaltend)

ist von der Bauchhöhle (in der Magen, Leber und Dünndarm liegen) durch ein Zwerchfall vollständig getrennt, während beide Höhlen bei den übrigen Wirbeltieren noch zusammenhängen; das Kiefergelenk der letzteren ist nicht so stark umgebildet wie bei den Mammalien; auch die Gaumenfalten, der Kehldeckel, die Kniescheibe u. a. sind Körperteile, die nur den Säugetieren zukommen. Wir müssen daraus auf den monophyletischen Ursprung aller Säugetiere schließen, von den niedersten Monotremen und Beuteltieren bis zu den Affen und Menschen hinauf; und dieser wichtige Schluß wird bestätigt durch die Paläontologie. Die ältesten Säugetierreste, die wir kennen, sind in der oberen Trias (im Keuper) gefunden worden; sie gehören kleinen Formen an, deren Gestalt etwa zwischen Eidechse und Maus die Mitte hielt, weshalb man sie heute vielfach als „Molchmäuse“ bezeichnet. Auch in der folgenden Juraperiode bleiben die fossilen Reste noch spärlich und unbedeutend, ebenso in der jüngeren Kreide. Erst in der nachfolgenden Tertiärzeit beginnt jene reiche Entfaltung der vielgestaltigen Säugetierklasse, welche für diesen jüngsten Zeitraum der organischen Erdgeschichte charakteristisch ist.

Wenn wir uns die auffällige Verschiedenheit der lebenden Säugetiere vor Augen halten und besonders die mannigfaltige Form ihrer Bewegungsorgane und ihres Schädels, so erfüllt uns mit immer neuem Staunen, daß trotzdem ihr inneres Knochengestänge überall in gleicher Weise aus denselben Stücken zusammengesetzt ist.

Die kurzen Beine der kriechenden Mäuse und Spitzmäuse, die langen Laufbeine der schnellfüßigen Raubtiere und Huftiere, die gedrunghenen Grabschaukeln der Maulwürfe und Wühlmäuse, die breiten Schwimfflossen der

— 37 —

Robben und Walfische, die verlängerten Finger in den Flughäuten der Fledermäuse, die schlanken Kletterbeine der Halbaffen und Affen, die gesonderten Arme und Beine des Menschen — sie bestehen alle aus denselben Knochen-Gruppen; ihre Unterschiede sind bloß durch verschiedene Größe und Form der einzelnen Teile bedingt, und deren Ursache ist das verschiedene Wachstum, in Anpassung an die verschiedenen Lebensbedingungen und Gewohnheiten. Die Gemeinsamkeit ihrer inneren Struktur ist nur durch Vererbung von gemeinsamen Stammformen erklärbar. Das wurde ebenso von Lamarck wie von Darwin klar erkannt; und beide stimmen auch darin überein, daß sie dabei das größte Gewicht auf die transformative Vererbung legen, auf die vielbestrittene „Vererbung erworbener Eigenschaften“.

Aber schon Jahrzehnte vorher, und ohne von Lamarck etwas zu wissen, war durch ähnliche Studien in der vergleichenden Anatomie hier in Jena unser größter Dichter und Denker, Wolfgang Goethe zu ähnlichen Anschauungen gelangt. Es ist viel darüber gestritten worden, inwieweit Goethe als wirklicher Vorläufer von Darwin angesehen werden kann. Aber so viel steht jetzt fest, daß die Morphologie, wie sie Goethe zuerst hier 1807 nannte, die vergleichende Formenlehre, uns überall zur Erkenntnis einheitlicher Entwicklungsgesetze hinführt. Ebenso in seiner „Metamorphose der Pflanze“, wie in seiner „Wirbeltheorie des Schädels“ ist der gemeinsame Grundgedanke unserer modernen Entwicklungslehre offenbar, die Entstehung der mannigfaltigen Gebilde aus gemeinsamen einfachen Urformen. Und daß Goethe aus diesem allgemeinen Entwicklungsgesetze auch den Menschen nicht ausschloß, ergibt sich unzwei-

deutig aus dem unermüdlichen Eifer, mit dem er jahrelang den Schädel des Menschen und der übrigen Säugetiere vergleichend studierte; die glänzenden Früchte dieser Studien, auf die Goethe mit Recht stolz sein konnte, waren die Entdeckung des Zwischenkiefers beim Menschen — hier auf unserer Anatomie in Jena ausgeführt — und die berühmte „Wirbeltheorie des Schädels.“

Diese bewunderungswürdigen biologischen Studien von Goethe, die er schon als Studiosus juris in Straßburg begann und über sechzig Jahre hindurch mit lebendigem Interesse verfolgte, lieferten den festen, realen Untergrund, auf welchem der größte deutsche Genius sein ideales einheitliches Weltbild aufbaute. In seiner klaren monistischen Weltanschauung sind die Begriffe von Gott und Natur untrennbar verknüpft; und wenn wir in den erhabensten Dichtungen von Goethe uns an den unvergleichlichen Offenbarungen seines tief religiösen Gemütes erbauen, so beruht das auf ihrer Harmonie mit unserem modernen Monismus. Das ist dieselbe pantheistische Religion, die schon vor 300 Jahren Giordano Bruno und Baruch Spinoza gelehrt hatten und die durch unsere moderne Entwicklungslehre erst ihre volle empirische Begründung erlangt hat. Bruno sagt von dieser „Weltseele, die das ganze Weltall erfüllt und erleuchtet: „Ein Geist findet sich in allen Dingen, und es ist kein Körper so klein, der nicht einen Teil der göttlichen Substanz in sich enthielte, wodurch er beseelt wird“.

Ebenso legt Spinoza seiner allumfassenden universalen Substanz die beiden fundamentalen Attribute der Ausdehnung (Materie) und des Denkens (Geist) bei. Nachdem die Gesetze von der Erhaltung des Stoffes und

der Kraft jetzt sicher nachgewiesen sind, vereinigt unser Monismus beide im „Substanz-Gesetz“.

Die großen Grundzüge dieses klaren, einheitlichen Weltbildes sind bei Goethe dieselben wie bei Lamarck und Darwin, obgleich seine Ausführung im einzelnen bei diesen drei Naturphilosophen vielfach verschieden ist. Gemeinsam ist ihnen vor allem das Endergebnis ihres tiefgründigen Denkens, daß ein großes einheitliches Entwicklungsgesetz das Gesamtgebiet der Natur beherrscht, und daß auch der Mensch, als deren vollkommenstes Produkt, von diesem Gesetz nicht ausgeschlossen ist. Durch seine Anerkennung gewinnen wir jene umfassende kosmologische Perspektive, welche unseren forschenden Geist über die Schranken von Zeit und Raum erhebt; wir werden dadurch von den Irrtümern und Vorurteilen der traditionellen, dualistischen und anthropistischen Weltanschauung befreit. Kopernikus hatte den geozentrischen Irrtum widerlegt, daß die Erde der feststehende Mittelpunkt der Welt sei. Darwin zerstörte das anthropozentrische Dogma, daß der Mensch der vorausbestimmte Mittelpunkt des Erdenlebens und die übrige Natur nur zu seinem Dienste erschaffen sei. Wohl aber dürfen wir es als den höchsten Vorzug des Menschen rühmen, daß seine höher entwickelte Vernunft ihn allein befähigt, sich ein beglückendes, klares und einheitliches Weltbild auf Grund der Naturerkenntnis zu entwerfen; und wir dürfen schließlich mit Goethe sagen:

„Was kann der Mensch im Leben mehr gewinnen,
 Als daß sich Gott-Natur ihm offenbare:
 Wie sie das Feste läßt zu Geist verrinnen,
 Wie sie das Geisterzeugte fest bewahre.“

Phyletische Tabellen

des Verfassers zur Erläuterung seiner eigenen Auffassung
vom hypothetischen Stammbaum des Menschen.

Abgedruckt aus: Ernst Haeckel, Über unsere gegen-
wärtige Kenntniss vom Ursprung des Menschen.
Leipzig, Alfred Kröner Verlag. 10. Auflage. 1908.

(Die nähere Begründung dieser stammesgeschichtlichen Hypothesen
enthält des Verfassers Schrift über: Unsere Ahnenreihe (Pro-
gonotaxis hominis); kritische Studien über Phyletische Anthropologie.
Festschrift zur 350 jährigen Jubelfeier der Universität Jena, am
30. Juli 1908. Mit 6 Tafeln. Jena, Gustav Fischer).

Erläuterung der Ahnenreihe (Progonotaxis) des Menschen.

In den nachstehenden phyletischen Tabellen (S. 44, 45) ist neben jeder Stufe der Ahnenreihe (1—30) rechts diejenige Gruppe von lebenden Organismen der Gegenwart angegeben, welche die nächsten Verwandten der hypothetischen Ahnen enthält. In den drei schmalen Spalten daneben (rechts) ist von jeder der drei phylogenetischen Urkunden der relative Wert angedeutet, welchen dieselbe (bei dem gegenwärtigen Zustande unserer empirischen Kenntnisse) für die Begründung der betreffenden phyletischen Hypothese besitzen dürfte. In der ersten Spalte:

Paläontologische Urkunde, bedeutet:

- gänzlichen Mangel an versteinerten Resten,
- ☞ daß dieselben selten und unbedeutend,
- ☒ daß sie in mäßiger Fülle bekannt und wichtig,
- ☒☒ daß sie reichhaltig und bedeutungsvoll sind.

Ontogenetische Urkunde (zweite Spalte), bedeutet:

- ? daß ihr phylogenetischer Wert zweifelhaft,
- ! daß er gering oder vieldeutig,
- !! daß er bedeutungsvoll, und endlich
- !!! daß er höchst wichtig und lehrreich ist.

Morphologische Urkunde (dritte Spalte), bedeutet:

- I daß die vergleichende Anatomie nur wenig,
- II daß sie viel historische Auskunft gibt,
- III daß sie sehr viel über die Phylogenie aussagt.

System der Primaten oder Herrentiere.

(NB. + bedeutet ausgestorbene Formen, — V noch lebende Gruppen, — © die hypothetische Stammform. Vgl. meine Natürliche Schöpfungsgeschichte, 11. Aufl. 1909, Vortrag 27; Anthropogenie, V. Aufl. 1903. Vortrag 23.)

Ordnungen	Unterordnungen	Familien	Gattungen
<p>I. Prosimiae Halbaffen (<i>Hemipitheci</i> vel <i>Lemures</i>) Orbita von der Temporal-Grube durch einen Knochenbogen unvollständig getrennt. Uterus duplex oder bicornis. Placenta diffusa indecidua (meistens). Großhirn relativ klein, glatt oder schwach gefurcht.</p>	<p>1. Lemuravida (<i>Palalemures</i>) Alte Halbaffen (Generalisten) Ursprünglich Krallen an allen oder den meisten Fingern, später Übergang zur Nagelbildung. Tarsus primitiv.</p> <p>2. Lemurogona (<i>Neolemures</i>) Moderne Halbaffen (Spezialisten) Gewöhnlich alle Finger mit Nägeln (ausgenommen die zweite Hinterzehe). Tarsus modifiziert.</p>	<p>1. Pachylemures + (<i>Hyposodina</i>) Dent. (44) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{4}{4} : \frac{3}{3}$ Primitive Dentur</p>	<p><i>Archiprimas</i> © <i>Lemuravus</i> + Alt-Eozän <i>Pelycodus</i> + Alt-Eozän <i>Hyposodus</i> + Jung-Eozän</p>
		<p>2. Necrolemures + (<i>Anaptomorpha</i>) Dent. (40) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{1}{1} : \frac{3}{3}$ Reduzierte Dentur</p>	<p><i>Adapis</i> + <i>Plesiadapis</i> + <i>Necrolemur</i> +</p>
		<p>3. Autolemures V (<i>Lemurida</i>) Dent. (36) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{3}{3} : \frac{3}{3}$ Spezialisierte Dentur</p>	<p><i>Eulemur</i> <i>Hapalemur</i> <i>Lepilemur</i> <i>Nycticebus</i> <i>Stenops</i> <i>Galago</i></p>
		<p>4. Chirolemures V (<i>Chiromyida</i>) Dent. (18) = $\frac{1}{1} : \frac{0}{0} : \frac{1}{0} : \frac{3}{3}$ Rodentien-Dentur</p>	<p><i>Chiromys</i> (Krallen an allen Fingern, excepto Halluce)</p>
<p>II. Simiae Affen (<i>Pitheci</i> vel <i>Pithecales</i>) Orbita von der Temporal-Grube durch ein Knochen-Septum vollständig getrennt. Uterus simplex, pyriformis. Placenta discoida, decidua. Großhirn relativ groß, stark gefurcht.</p>	<p>3. Platyrrhinae Plattnasige Affen <i>Hesperopithecica</i> Westaffen (Amerika) Nasenlöcher seitlich, mit breitem Septum, Drei Prämolaren.</p> <p>4. Catarrhinae Schmalnasige Affen <i>Eopithecica</i> Ostaffen (Arctogaea) Europa, Asien u. Afrika Nasenlöcher vorn, mit schmalen Septum. Zwei Prämolaren. Nägel an allen Fingern.</p>	<p>5. Arctopithecica V Dent. (32) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{3}{3} : \frac{2}{2}$ Nur am Hallux ein Nagel</p>	<p><i>Hapale</i> <i>Midas</i></p>
		<p>6. Dysmopithecica V Dent. (36) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{3}{3} : \frac{3}{3}$ Nägel an allen Fingern</p>	<p><i>Callithrix</i> <i>Nyctipithecus</i> <i>Cebus</i> <i>Myceles</i> <i>Ateles</i></p>
		<p>7. Gynopithecica V Dent. (32) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{2}{2} : \frac{3}{3}$ Meist mit Schwanz und Backentaschen. Kreuzbein mit 3 oder 4 Wirbeln.</p>	<p><i>Cynocephalus</i> <i>Cercopithecus</i> <i>Inuus</i> <i>Semnopithecus</i> <i>Colobus</i> <i>Nasalis</i></p>
		<p>8. Anthropomorpha V Dent. (32) = $\frac{2}{3} : \frac{1}{1} : \frac{2}{2} : \frac{3}{3}$ Ohne Schwanz und ohne Backentaschen. Kreuzbein mit 5 Wirbeln</p>	<p><i>Hylobates</i> <i>Satyru</i> <i>Pitropithecus</i> + <i>Gorilla</i> <i>Anthropithecus</i> <i>Dryopithecus</i> + <i>Pithecanthropus</i> + <i>Homo</i></p>

Progonotaxis des Menschen.

Erste Hälfte:

Ältere Ahnen-Reihe, ohne fossile Urkunden, vor der Silur-Zeit.

Haupt-Stufen.	Stammgruppen der Ahnen-Reihe	Lebende Verwandte der Ahnen-Stufen	Pali-ontologie	Onto-genie	Mor-phologie
1.—5. Stufe: Protisten-Ahnen Einzellige Organismen 1—2: Plasmodome Protophyten 3—5: Plasmophage Protozoen	1. Monera (Plasmodoma) Ohne Zellkern	1. Chromacea (<i>Chroococcus</i>) <i>Phycochromacea</i>	O	! P	I
	2. Algalia Einzellige Algen Mit Zellkern	2. Paulotoma <i>Palmellacea</i> <i>Eremosphaera</i>	O	! P	I
	3. Lobosa Einzellige (Amoebina) Rhizopoden	3. Amoebina <i>Amoeba</i> <i>Leucocyta</i>	O	!!	II
	4. Infusoria Einzellige Infusionstiere	4. Flagellata Eulagellata Zoomonades	O	P	II
	5. Blastozades Vielzellige Hohlkugeln (Coenobia)	5. Cataliacta <i>Magosphaera</i> , <i>Volvocina</i> <i>Blastula!</i>	O	!!!	III
6.—11. Stufe: Wirbellose Metazoen-Ahnen 6—8 Cölenterien, ohne After und Leibeshöhle 9—11: Vermalien, mit After und mit Leibeshöhle	6. Gastraeodes Mit zwei Keimblättern Urdarmtiere	6. Gastrula <i>Hydra</i> , <i>Olynthus</i> <i>Pemmatodiscus</i>	O	!!!	III
	7. Platodes I <i>Platodaria</i> (Ohne Nephridien)	7. Cryptococlea (<i>Convoluta</i>) (<i>Proporus</i>)	O	P	I
	8. Platodes II <i>Platodinia</i> (Mit Nephridien)	8. Rhabdococlea (<i>Vortex</i>) (<i>Monotus</i>)	O	P	I
	9. Provermalia (Urwurmtiere) <i>Rotatoria</i>	9. Gastrotricha <i>Trochozoa</i> <i>Trochophora</i>	O	P	I
	10. Frontonia (<i>Rhynchelminthes</i>) Rüsselwürmer	10. Enteropneusta <i>Balanoglossus</i> <i>Cephalodiscus</i>	O	P	I
	11. Prochordonia Chordawürmer Mit Chorda!	11. Copelata <i>Appendicularia</i> Chordula-Larven!	O	!!	II
12.—15. Stufe: Monorrhinen-Ahnen Älteste Wirbeltiere, ohne Kiefer und ohne paarige Gliedermaßen, mit unpaarer Masenbildung	12. Acrania I Ältere Schädellose (Prospondylia)	12. Larven von Amphioxus	O	!!!	II
	13. Acrania II Jüngere Schädellose	13. Leptocardia Amphioxus (Lanzelot)	O	!	III
	14. Cyclostoma I Ältere Rundmäuler (Archicrania)	14. Larven von Petromyzon	O	!!!	II
	15. Cyclostoma II Jüngere Rundmäuler	15. Marsipobranchia Myxinoides Petromyzontes	O	!	III

Progonotaxis des Menschen.

Zweite Hälfte:

Jüngere Ahnen-Reihe, mit fossilen Urkunden, im Silur beginnend.

Perioden der Erdgeschichte	Stammgruppen der Ahnen-Reihe	Lebende Verwandte der Ahnen-Reihe	Paläontologie	Ontogenie	Morphologie
Silurische Periode	16. <i>Selachii</i> Urfische <i>Proselachii</i>	16. <i>Notidanides</i> <i>Chlamydoselachus</i> <i>Heptanchus</i>	I	!!	III
		17. <i>Ganoïdes</i> Schmelzfische <i>Proganoides</i>	II	!	II
Devonische Periode	18. <i>Dipneusta</i> Lurchfische <i>Paladipneusta</i>	18. <i>Neodipneusta</i> <i>Ceratodus</i> <i>Protopterus</i>	I	!!	
Karbonische Periode	19. <i>Amphibia</i> Lurche <i>Stegocephala</i>	19. <i>Phanerobranchia</i> <i>Salamandrina</i> (<i>Proteus</i> , <i>Triton</i>)	III	!!!	III
		20. <i>Rhynchocephalia</i> Ureidechsen <i>Hatteria</i>	III	!!	II
Trias-Periode (Mesoz. I)	21. <i>Monotrema</i> Gabeltiere <i>Promammalia</i>	21. <i>Ornithodelphia</i> <i>Echidna</i> <i>Ornithorhynchus</i>	I	!!!	III
Jura-Periode (Mesoz. II)	22. <i>Marsupialia</i> Beuteltiere <i>Prodidelphia</i>	22. <i>Didelphia</i> <i>Didelphys</i> <i>Perameles</i>	I	!!	II
Kreide-Periode (Mesoz. III)	23. <i>Malleotheria</i> Urzottentiere <i>Prochoriata</i>	23. <i>Insectivora</i> <i>Erinaceida</i> (<i>Ictopsida</i> +)	II	!	I
Alt-Eozän-Periode	24. <i>Lemuravida</i> Ältere Halbaffen Dent. 3. 1. 4. 3.	24. <i>Pachylomures</i> (<i>Hyopodus</i> +) (<i>Adapis</i> +)	III	!P	II
Neu-Eozän-Periode	25. <i>Lemurogona</i> Jüngere Halbaffen Dent. 2. 1. 4. 3.	25. <i>Autolomures</i> <i>Eulemur</i> <i>Stenops</i>	II	!P	II
Oligozän-Periode	26. <i>Dymopithecä</i> Westaff n Dent. 2. 1. 3. 3.	26. <i>Piatyrrhinae</i> (<i>Anthropops</i> +) (<i>Homunculus</i> +)	I	!	II
Alt-Miozän-Periode	27. <i>Cynopithecä</i> Hundsaffen (geschwänzt)	27. <i>Paplorompha</i> Papstaßen <i>Cynocephalus</i>	I	!	III
Neu-Miozän-Periode	28. <i>Anthropoides</i> Menschenaffen (schwanzlos)	28. <i>Hylobatida</i> <i>Hylobates</i> <i>Satyrus</i>	I	!!	III
Pliozän-Periode	29. <i>Pithecanthropi</i> Affemmenschen (Alalil, sprachlos)	29. <i>Anthropithecä</i> <i>Anthropithecus</i> <i>Gorilla</i>	II	!!!	III
Pleistozän-Periode	30. <i>Homines</i> (<i>Loquaces</i> , sprechend)	30. <i>Weddales</i> <i>Australneger</i>	I	!!!	III

Instructions for Authors

Ann Hist Phil Biol reports research results from all fields of history of sciences written in English or German. Manuscripts must be of general interest and not only addressed to specialists, Contributions from all over the world are welcome. *Ann Hist Phil Biol* preferentially publishes research and review papers (of up to 25 printed pages maximum) that will be reviewed with high priority.

Papers will be accepted that have not been published previously. Concise presentation is required. Although the nonspecialist reader should be kept in mind when abstracts, introductions and discussions are written, lengthy review-type introductions and speculative discussions should be avoided. Diffuse and repetitive style should be avoided. Illustrations and tables should be limited to the truly essential material.

Length of Papers

Papers should not exceed 25 printed pages. One printed page in the journal (without figures and tables), usually has about 600 words or 3000 characters.

References: About 22 references usually fill one printed page.

Arrangement

Title page: The first page of each paper should indicate: The title, the author's names and affiliations, a short title for use as running head, the name, address, e-mail address, phone and fax number of the corresponding author.

Abstract: All articles must be accompanied by an english abstract of up to 450 words.

Tables

Each table should be typed on a separate sheet, numbered with arabic numerals and accompanied by a short instructive title line. Each table must be referred to in the text.

Figures and Graphics

Please do not embed any tables and/or figures in the text document.

Figures and graphics should be submitted separately in digital form.

Colour illustrations can be published if necessary and if the author makes a contribution to the additional printing costs.

References

References should be quoted in the text as follows:

1. One author:

“... as described by Darwin (1859).”

“... as given in the published article (Darwin, 1859).”

2. Two authors:

“... as described by Darwin and Huxley (1860).”

“... as given in the published article (Darwin and Huxley, 1860).”

3. Three or more authors:

Darwin, Huxley & Haeckel (1861): use name of first author with: Darwin et al., 1861.

List of references

References in the article should be listed at the end of the paper in strict alphabetic order, i.e., firstly by the name of the first author, then by the name of the second author. Order should be by year of publication if all authors and their sequence are identical for more than one reference. If the first author and the year of publication are the same for more references, small letters behind the year must be used both in quotations in the text and in the list of references to allow unambiguous allocation of each reference. Format of references is as follows:

Articles in Journals with one, two or more authors:

Darwin, C. (1859) Instructions for apes. *Ann. Hist. Phil. Biol.* 1, pp. 1, pp. 1–9.

Darwin, C., Huxley, T.H. (1859) Additions to instructions for apes. *Ann. Hist. Phil. Biol.* 1, pp. 1, pp. 10–19.

Darwin, C., Huxley, T.H., Haeckel, E. (1859) What is biology? Some evolutionary aspects on additions to instructions for apes. *Ann. Hist. Phil. Biol.* 1, pp. 1, pp. 20–191.

Articles in multiauthor books:

Fi, X., Ferti, G. (2006) Instructions for more apes. In: How to write a high quality manuscript for *Ann Hist Phil Biol* (Gossi, P., Fam, E., Her, O.; eds.) Salana Press, Göttingen, Jena: pp. 48-52.

Books:

Gossi, P., Fam, E., Her, O. (2006) How to write a high quality manuscript for *Ann Hist Phil Biol*. Salana Press, Göttingen, Jena.

Reprints

The author(s) receive(s) a PDF-file free of charge and are permitted to post it Open Access on their personal website or an institutional repository if they disclose the original source.

Contents

Preface	1
Christian Reiß, Uwe Hoßfeld, Lennart Olsson, Georgy S. Levit & Oliver Lemuth: Das autobiographische Manuskript des Entwicklungsbiologen Julius Schaxel (1887-1943) vom 24. Juli 1938 – Versuch einer Kontextualisierung	3
Thomas Junker: The downfall of civilised nations in the light of biology: Erwin Baur's Darwinian Doomsday Science (1922/32)	53
Volker Wissemann: Johannes Reinke (1839-1931) – Botany, a study of pure divine service	67
Mats E. Svensson: Race, Racial Biology and Eugenics in Swedish School-books from the 19th and 20th centuries	79
Timothy J. Horder: A history of evo-devo in Britain: Theoretical ideals confront biological complexity	101
Tina Roth, Ulrich Kutschera: Darwin's hypotheses on the origin of domestic animals and the history of German shepherd dogs	175
Ernst Haeckel: Das Weltbild von Darwin und Lamarck	189
Instructions for authors	



The name DGGTB (Deutsche Gesellschaft für Geschichte und Theorie der Biologie; German Society for the History and Philosophy of Biology) reflects recent history as well as German tradition. The Society is a relatively late addition to a series of German societies of science and medicine that began with the „Deutsche Gesellschaft für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften“, founded in 1910 by Leipzig University’s Karl Sudhoff (1853–1938), who wrote: „We want to establish a ‚German‘ society in order to gather German-speaking historians together in our special disciplines so that they form the core of an international society...“. Yet Sudhoff, at this time of burgeoning academic internationalism, was „quite willing“ to accommodate the wishes of a number of founding members and „drop the word German in the title of the Society and have it merge with an international society“. The founding and naming of the Society at that time derived from a specific set of historical circumstances, and the same was true some 80 years later when in 1991, in the wake of German reunification, the „Deutsche Gesellschaft für Geschichte und Theorie der Biologie“ was founded. From the start, the Society has been committed to bringing studies in the history and philosophy of biology to a wide audience, using for this purpose its *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie*. Parallel to the *Jahrbuch*, the *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* has become the by now traditional medium for the publication of papers delivered at the Society’s annual meetings. In 2005 the *Jahrbuch* was renamed *Annals of the History and Philosophy of Biology*, reflecting the Society’s internationalist aspirations in addressing comparative biology as a subject of historical and philosophical studies.

