

Die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Eine phylogenetische Studie

von

Dr. Wilhelm Breitenbach.



Die größte geistige Errungenschaft dieses Jahrhunderts ist nach meinem Dafürhalten die zu immer allgemeinerer Ausdehnung gelangende Anerkennung und Würdigung der Idee einer Entwicklung. Gerade der Gedanke einer Entwicklung des Vollkommeneren aus dem weniger Vollkommenen ist es, der dem ganzen Jahrhundert, vornehmlich aber der zweiten Hälfte desselben, ein ganz eigenartiges Gepräge aufdrückt. Es ist jetzt die schönste und höchste Aufgabe des Forschers, nicht allein des Naturforschers, die Entwicklung jeder Erscheinung zu verfolgen, um so erst zum richtigen Verständnis der Erscheinung zu gelangen. Und welche Erfolge sind nicht schon jetzt, besonders in den organischen Naturwissenschaften, durch dieses Streben erzielt worden! Seit dem reformatorischen Auftreten von Charles Darwin ist, wie wir alle wissen, die Naturwissenschaft eine andere geworden. Seitdem durch die Selektionstheorie die Deszendenztheorie unumstößlich fest begründet erscheint, finden wir in der Entwicklungsgeschichte wohl immer am besten die Lösung der unendlich zahlreichen Rätsel, welche uns die organische Natur in Hülle und

Fülle darbietet. Ein solches Rätsel, zugleich eins der interessantesten, ist die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung; mit diesem Problem sollen sich die nachfolgenden Zeilen beschäftigen.

Da die geschlechtliche Fortpflanzung im allgemeinen erst bei höher organisierten Wesen, bei echten Tieren und Pflanzen, auftritt, während sie den auf niedriger Stufe der Ausbildung stehenden Wesen, also namentlich den Protisten, fast durchweg fehlt, so kann sie kein ursprüngliches Verhalten sein, sondern muß sich, gerade so wie die höheren Lebewesen aus niederen entstanden sind, im Laufe der Zeit aus einer einfacheren Form der Fortpflanzung entwickelt haben. Diese einfachere Form der Fortpflanzung ist die ungeschlechtliche.

Die Deszendenztheorie verlangt, daß zwischen der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbindende Mittelglieder vorhanden seien. Das ist auch in der That der Fall, so daß uns die Stappen des Weges, den die Entwicklung durchlaufen hat, um von der einfachen ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu der vollkommensten Form, der geschlechtlichen, zu gelangen, noch heute in genügender Vollständigkeit vorliegen. Es wird im folgenden aber nicht meine Aufgabe sein,

alle diese Verbindungsglieder ausführlich zu beschreiben und zu einer kontinuierlichen Entwicklungsreihe zusammenzustellen, sondern ich will vielmehr zu zeigen versuchen, wie diese einzelnen Formen aus einander entstanden sind, aus einander entstehen mußten.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung besteht im wesentlichen darin, daß irgend ein Teil des mütterlichen Organismus, sei es ein Teil einer Zelle, eine einzelne Zelle oder ein Zellentkomplex, sich ablöst und durch Wachstum zu einem dem mütterlichen gleichen Organismus sich entwickelt. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sind zwei solcher sich ablösender Elemente erforderlich, und ein neuer Organismus kann sich erst dann entwickeln, wenn diese beiden Teile mit einander verschmolzen sind. Nach diesen Definitionen scheint zwischen den beiden Hauptformen der Fortpflanzung ein scharfer Gegensatz zu bestehen. Versuchen wir uns a priori eine Zwischenstufe zu konstruieren, so würde man dieselbe wohl am einfachsten so charakterisieren können: Ein neuer Organismus entsteht in der Regel aus dem Verschmelzungsprodukt zweier Keimelemente, er kann aber auch aus einem derselben selbständig, ohne vorherige Kopulation, sich bilden. In der That giebt es, wie wir bald erfahren werden, in der jetzigen Lebewelt noch eine solche Art der Fortpflanzung. Die im folgenden zu beantwortende Frage würde nun die sein: Wie entstand aus einer Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die erste Andeutung einer geschlechtlichen Differenzierung, und weshalb trat dies ein?

Um diese Frage beantworten zu können, müssen wir uns zunächst die unge-

schlechtliche Fortpflanzung etwas näher ansehen. Wir unterscheiden am einfachsten drei Formen derselben, die Teilung, Knospung und Sporenbildung. Von der Parthenogenese sehen wir hier völlig ab, da dieselbe ohne allen Zweifel kein ursprüngliches Verhältnis ist, sondern vielmehr ein abgeleitetes, sekundäres. Die primitivste Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist die Teilung; aus dieser ist nach einer Richtung hin die Knospung, nach einer andern Richtung die Sporenbildung hervorgegangen.

Die Vermehrung durch Teilung ist dadurch charakterisiert, daß das betreffende Individuum als solches durch den Prozeß der Teilung selbst zu Grunde geht, indem es in eine Anzahl völlig gleichwertiger Stücke zerfällt, die jedes mit der Fähigkeit begabt sind, durch Wachstum das ursprüngliche Individuum zu regenerieren. Bei der Knospung wächst ein beschränkter Teil des Organismus stärker als alle andern, erhebt sich dadurch von der Oberfläche des Mutterorganismus, entwickelt sich zu einem diesem ähnlichen Wesen und kann eventuell erst frei werden, wenn schon die Organisationshöhe der Mutter erreicht ist. Bei der Sporenbildung lösen sich einzelne Zellen aus dem gemeinsamen Zellenverband des vielzelligen Organismus los, ohne daß sie irgendwie schon die Organisation der Mutter erkennen ließen. Diese einzelnen Zellen, die Sporen, entwickeln sich durch Wachstum, gefolgt von Zellvermehrung und Differenzierung, zu einem neuen Individuum.

Die Beziehungen dieser drei Arten der ungeschlechtlichen Vermehrung zu einander lassen sich in präziser Weise so ausdrücken:

I. Bei der Teilung sind die Teilpro-

dukte gleichwertig und gleichalterig, koordinirt. Ein Verhältnis von Mutter und Kind existirt nicht.

II. Bei der Knospung und Sporenbildung besteht das Verhältnis von Mutter und Kind. Spore und Knospe sind mit dem Mutterorganismus nicht gleichwertig und gleichalterig, sie sind demselben subordinirt.

1) Die Knospe wird erst in einem weit vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung selbständig.

2) Die Spore ist als solche selbständig.

Die geschlechtliche Fortpflanzung ist aus der Sporenbildung entstanden. Bei einer einfachen Fadenalge wollen wir uns den Vorgang etwas näher ansehen. Ein solcher Algenfaden besteht aus einer großen Anzahl in einer Reihe hinter einander gelegener Zellen von bekannter Beschaffenheit. Zur Zeit der Fortpflanzung teilt sich der Inhalt einer Zelle in mehrere Stücke. Bald darauf platzt die Zellwandung an einer Stelle auf, und die kleinen Tochterzellen gelangen in das umgebende Wasser. Hier schwimmen sie mit Hilfe von zwei langen, lebhaft schwingenden Cilien eine Zeit lang frei als sogenannte Schwärmsporen umher. Später kommen sie zur Ruhe, sinken zu Boden, setzen sich mit dem die Cilien tragenden Körperende an irgend einen Gegenstand an, wachsen schnell und bilden durch wiederholte Zweiteilungen eine neue Alge.

Eine andere Fadenalge, die von Dodel-Port genau untersuchte *Ulothrix zonata**) führt uns die erste Andeutung einer geschlechtlichen Differenzierung vor Augen. Zunächst pflanzt sich *Ulothrix* in der eben geschilderten Weise auf ungeschlechtlichem Wege durch Schwärmsporen

fort. Der Inhalt einer Zelle zerfällt durch doppelte Zweiteilung in vier Zellen. Diese vier Tochterzellen verlassen, mit Cilien versehen, als Schwärmsporen die Mutterzelle, schwimmen eine Zeit lang frei im Wasser umher, setzen sich fest und bilden eine neue Alge.**) So ist die Fortpflanzung dieser Algen im Winter. Im Frühjahr und Sommer hingegen zerfällt der Inhalt einer Zelle in eine große Anzahl von Stücken, die dann natürlich auch kleiner sind, als die vorhin genannten Schwärmsporen. Aber aus jeder dieser kleinen Schwärmsporen entwickelt sich nicht direkt wieder eine neue Pflanze, vielmehr kann man unter dem Mikroskop beobachten, daß zwei solcher kleiner Sporen aufeinander zuilen, sich mit dem die Cilien tragenden Ende ihres Körpers aneinanderlegen und nach und nach vollständig sich vereinigen. Aus dem Verschmelzungsprodukt dieser beiden kleinen Schwärmer geht erst wieder eine neue Generation hervor.**)

Wenn nun aber einmal eine dieser Schwärmsporen aus irgend einem Grunde nicht mit einer andern zur Kopulation kommt, was wird dann aus derselben? Sie setzt sich nach einiger Zeit fest und beginnt — zu keimen. Aber die so entstehenden jungen Keimpflanzen sind so schwach, daß sie meistens sehr frühzeitig zu Grunde gehen. In seltenen Fällen können sie sich indes auch normal entwickeln. Aus diesen Beobachtungen an *Ulothrix* lernen wir im wesentlichen folgendes: Außer der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch große Schwärmsporen findet sich auch geschlechtliche durch Kopulation zweier kleiner Schwärmsporen. Al-

*) U. a. D., S. 221, Fig. 1.

**) U. a. D., S. 226, Fig. 2.

*) Verq. Kosmos, Bd. I, S. 219 ff.

ein es ist nicht absolut notwendig, daß dieselben mit einander kopuliren, um eine neue Pflanze zu erzeugen, wohl aber ist es besser, wenn sie es thun, denn unterlassen sie es, so ist Gefahr vorhanden, daß die neue Pflanze zu Grunde geht, ehe sie Nachkommen hat hinterlassen können.

Einen Schritt weiter führen uns die Algen aus der Familie der Konjugaten. Hier findet nicht mehr Vermehrung durch ungeschlechtliche Schwärmsporen statt, sondern zwei ganze Zellen konjugiren. Zwei Zellen benachbarter Fäden legen sich aneinander, die Wandungen der Zellen brechen an dieser Stelle auf, so daß zwischen den Zellen eine freie Kommunikation besteht. Dann wandert der Inhalt der einen Zelle in die andere über, die Protoplasmanmassen verschmelzen mit einander; das Produkt ist eine Keimspore, welche nach einiger Zeit der Ruhe einer neuen Pflanze das Leben giebt.

Zwischen den beiden betrachteten kopulirenden Elementen, sowohl bei *Ulothrix* als in dem letzten Falle, ist kein morphologischer Unterschied wahrzunehmen; wir können morphologisch nicht entscheiden, welches Element männlich, welches weiblich ist. Physiologisch ließe sich das allenfalls feststellen; man würde dann diejenige Zelle, deren Inhalt in die andere übergeht, männlich, die zweite weiblich nennen. Indessen wir finden auch schon bei Algen einen morphologischen Unterschied zwischen den Geschlechtselementen, so bei *Vaucheria*. Diese Alge stellt einen schlauchförmigen Körper dar, der nur aus einer einzigen, langen Zelle besteht. Zur Zeit der Fortpflanzung bilden sich besondere Brutzellen. An einzelnen Stellen des Schlauches nämlich entstehen seitliche Vorsprünge, welche sich durch eine Scheidewand von der Mutter-

zelle trennen. Das gesammte Protoplasma des einen dieser Behälter wird zum weiblichen Geschlechtselement, zum Ei. Das Protoplasma eines benachbarten Behälters zerfällt in zahlreiche sehr kleine, je mit zwei Cilien versehene Stücke, männliche Geschlechtselemente oder Spermazellen. Wenn die Geschlechtselemente reif sind, öffnen sich die Brutzellen an ihrer Spitze, die Spermazellen treten hervor und gelangen in die weibliche Zelle. Sie dringen in das Innere des Eies ein und das Protoplasma beider verschmilzt mit einander. Das Produkt ist eine Keimspore, welche nach einiger Zeit der Ruhe ein neues Individuum erzeugt.

Mit diesen Beispielen können wir es genug sein lassen. Zusammengefaßt, ergiebt sich folgende Entwicklungsreihe:

- 1) Ungeschlechtliche Vermehrung durch Schwärmsporen.
- 2) Ungeschlechtliche Vermehrung durch große Schwärmsporen und geschlechtliche Vermehrung durch kopulirende, kleine Schwärmsporen. Die Kopulation ist nicht absolut notwendig.
- 3) Geschlechtliche Vermehrung durch Konjugation. Die konjugirenden Elemente sind morphologisch nicht verschieden.
- 4) Geschlechtliche Vermehrung durch morphologisch differente Elemente, Spermazelle und Eizelle.

Welche ursächlichen Elemente sind thätig gewesen, um diese vier Modifikationen der Fortpflanzung auseinander entstehen zu lassen? Diese nun präzise gestellte Frage wollen wir zu beantworten suchen, und zu diesem Zwecke betreten wir vorläufig ein scheinbar weit entlegenes Gebiet, um uns hier mit den nötigen Werkzeugen auszurüsten.

Eine der schönsten, weil schwierigsten,

aber auch am genauesten durchgeführten Arbeiten von Charles Darwin ist für mich unstrittig das Buch „Über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich“. Da wir die Hauptergebnisse dieser sehr bedeutsamen Arbeit Darwins als Grundlage für unsere Auseinandersetzung notwendig gebrauchen, so müssen wir uns mit denselben kurz bekannt machen. Zunächst ist aber zu bemerken, daß sich die Darwinschen Versuche nur auf höhere Blumenpflanzen beziehen. Unter Selbstbefruchtung verstehen wir die Befruchtung einer Blüte mit eigenem Blütenstaub. Unter Fremdbefruchtung oder Kreuzbefruchtung verstehen wir die Befruchtung einer Blüte mit Pollen einer andern Blüte (derselben Art natürlich), sei es derselben Pflanze, sei es einer andern Pflanze.

Das Hauptergebnis der gesammten Versuche ist nach Darwin der Satz: „Kreuzung ist im allgemeinen vorteilhaft und Selbstbefruchtung schädlich.“ Einige andere für uns wichtige Sätze sind die folgenden: 1) Pflanzen, welche viele Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt sind, werden durch Kreuzung mit einem frischen Stock kräftiger und fruchtbarer. 2) „Werden Pflanzen derselben Art viele Generationen hindurch unter möglichst gleichen Lebensbedingungen erhalten und von Generation zu Generation durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt, so gewährt eine darauf folgende Kreuzung zwischen denselben wenig oder gar keinen Vorteil.“ *) 3) Pflanzen, welche viele Generationen hindurch sich nur durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt haben, erleiden durch fernere Selbstbefruchtung vielleicht

keine erhebliche Abnahme der Fruchtbarkeit und Kräftigkeit mehr.

Weshalb ist Kreuzung im allgemeinen vorteilhaft, Selbstbefruchtung schädlich? Mit positiver Gewißheit läßt sich diese Frage zwar nicht beantworten, wohl aber mit großer Wahrscheinlichkeit. Bei der Selbstbefruchtung stammen die beiden Geschlechtselemente aus einer Blüte; sie sind also denselben Lebensbedingungen ausgesetzt gewesen. Bei der Fremdbefruchtung hingegen sind die Geschlechtselemente verschiedenen Blüten angehörig; sie haben also unter dem Einfluß verschiedener Lebensumstände gestanden. Demnach ist auch die physiologische Differenz zwischen den Elementen der letzteren Art unstrittig eine größere, als die zwischen den Elementen ersterer Art. Darwin selbst sagt: „Die Vorteile einer Kreuzung sind nicht Folge irgend einer mysteriösen Kraft bei der bloßen Vereinigung zweier verschiedener Individuen, sondern davon, daß derartige Individuen während der früheren Generationen verschiedenen Bedingungen ausgesetzt worden sind, oder daß sie in einer gewöhnlich spontan genannten Art und Weise so variiert haben, daß in beiden Fällen ihre sexuellen Elemente in einem gewissen Grade differenziert worden sind.“ Damit eine vorteilhafte Einwirkung der Geschlechtselemente auf einander statthabe, ist es notwendig, daß ein gewisser Grad von Verschiedenheit zwischen denselben bestehe. Diese Differenz hat sowohl nach unten wie nach oben ihre Grenzen; werden diese überschritten, so findet entweder gar keine Einwirkung oder eine geradezu schädliche statt. Je größer aber zwischen diesen beiden Extremen die physiologische Differenz der Geschlechtselemente ist, um so vorteil-

*) Kosmos, Bd. I, S. 62.

hafter können sie auf einander einwirken, um so günstigere Resultate liefert daher auch die Kreuzung. Je weniger groß die Differenz ist, um so weniger stark ist die gegenseitige Einwirkung, um so schädlicher ist Selbstbefruchtung.

Alle die unendlich mannigfachen, oft kaum wahrnehmbaren Differenzen in den Geschlechtselementen, die wir selbstverständlich an den Elementen selbst nicht erkennen können, sondern nur an den aus ihrer Vereinigung sich ergebenden Folgen, sind, soviel wir wissen, wesentlich bedingt durch die Verschiedenartigkeit der Lebensumstände, welche auf dieselben eingewirkt haben. Worin aber diese feinen Differenzen selbst bestehen und wie sie sich im Einzelnen herausgebildet haben, das ist uns zur Zeit noch völlig räthelhaft und wird uns auch schwerlich so bald bekannt werden. Aber wenn wir auch die Ursachen der Differenzen in den Geschlechtselementen nicht kennen, so kennen wir doch ihre Wirkungen und diese dürfen wir dann ja wohl ungeschweht zu weiteren Schlussfolgerungen benutzen.

Wenden wir also die von Darwin bei höheren Pflanzen gewonnenen Resultate auf unsere Frage nach der ersten Entstehung der geschlechtlichen Differenzirung an. Ehe dies mit Erfolg geschehen kann, bedarf es einer kleinen Erläuterung, auf deren Anerkennung viel Gewicht zu legen ist. Die Selbstbefruchtung hat eine fortwährende Regeneration desselben Individuums zur Folge. Das neue Individuum kann man also gewissermaßen als einen Teil des alten ansehen. Die Selbstbefruchtung ist demnach (bei Übertragung auf die ungeschlechtlichen Algen) der Fortpflanzung durch einzelne Schwärm-

sporen zu vergleichen. Bei der Fremdbefruchtung dagegen entsteht das neue Individuum aus der Vereinigung von Theilen zweier verschiedener Individuen. Die Fremdbefruchtung würde also der Kopulation zweier Schwärmsporen verschiedener Algenfäden entsprechen, während die Vereinigung zweier Schwärmsporen eines Fadens ebenfalls als Selbstbefruchtung aufgefaßt werden müßte.

Ursprünglich, d. h. wenn wir nur so weit zurückgreifen, bestand also ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Schwärmsporen, also beständige Regeneration desselben Individuums, entsprechend der Selbstbefruchtung. Da diese Art der Fortpflanzung schon viele Generationen hindurch thätig gewesen war, so hatte sie nach einem der oben angeführten Sätze keinen direkten Nachteil mehr. Nehmen wir nun an, daß gelegentlich zwei solcher Schwärmsporen aufeinander stießen und sich vereinigten. Daß sie aufeinander stießen, ist bei der großen Zahl durcheinander wirbelnder Schwärmsporen selbstverständlich, daß sie gelegentlich mit einander verschmolzen sind, ist ebenfalls keine gewagte Annahme. Die Sporen haben ja keine besondere feste Hülle, sondern nur eine etwas konsistentere Oberflächenschicht, und es giebt ja auch amöboide Schwärmer, z. B. bei den Schleimpilzen.

Werden Pflanzen derselben Art viele Generationen hindurch denselben Lebensbedingungen ausgesetzt und von Generation zu Generation durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt, so gewährt eine darauffolgende Kreuzung zwischen denselben wenig oder gar keinen Vorteil. Wenn daher demselben Individuum (Algenfaden) entstammende Schwärmsporen mit einander kopulirten, so würde das nur von ganz

untergeordneter Bedeutung sein; die aus dieser Kopulation hervorgehenden Nachkommen würden sich gar nicht oder doch nur höchst unbedeutend von den auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten unterscheiden. Diese Art der Fortpflanzung bot demnach der natürlichen Auslese keinen genügenden Angriffspunkt.

Ganz anders aber wurde die Sache, wenn zwei Schwärmsporen mit einander kopulirten, welche ihren Ursprung in verschiedenen Individuen hatten. Pflanzen, welche viele Generationen hindurch fortwährend durch Selbstbefruchtung sich fortgepflanzt haben, werden durch Kreuzung mit einem frischen Stock kräftiger und fruchtbarer. Bei der eben angenommenen Kopulation fand nun aber eine solche Kreuzung statt; die aus derselben sich entwickelnden Nachkommen waren also kräftiger und fruchtbarer als ihre ungeschlechtlich entstandenen Genossen; sie werden also, wenn sie mit den letzteren in Konkurrenz treten, denselben überlegen sein. Hat sich aber einmal die Kopulation von Schwärmsporen verschiedener Individuen als vorteilhaftere Fortpflanzungsart erwiesen, so wird sie auch sehr bald durch natürliche Zuchtwahl fixirt werden. Da aber diese neue Fortpflanzungsart zur Erhaltung der Spezies nicht absolut notwendig war, so konnte sie die ältere auch nicht gänzlich verdrängen, sondern beide blieben unter Umständen neben einander bestehen. Einen solchen Fall haben wir in *Ulothrix zonata*.

Auf die angedeutete Weise können wir uns, wie ich meine, die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung überhaupt mit Benutzung allgemeiner, an höheren, geschlechtlich differenzirten Pflanzen erschlos-

sener Sätze in ganz ungezwungener Weise verständlich machen. Gleich beim ersten Aufdämmern sehen wir aber schon einige Begleiterscheinungen der sexuellen Differenzirung auftreten, welche einer besonderen Erklärung bedürfen. Wir erinnern uns, daß die kopulirenden Schwärmsporen von *Ulothrix* kleiner sind als die nicht kopulirenden. Wie ist diese Erscheinung zu verstehen? Man darf wohl unbedenklich annehmen, daß die Fortpflanzungselemente eines Organismus eine gewisse, für jede Art oder jedes Individuum aber ganz bestimmte Größe haben müssen, bei verschiedener qualitativer Beschaffenheit. Diese Größe darf bei sich gleichbleibender Qualität, d. h. bei denselben physiologischen Eigenschaften der Substanz nach unten nicht überschritten werden; nach oben braucht sie nicht überschritten zu werden. Nehmen wir einmal an, die nicht kopulirenden großen Schwärmer hätten für *Ulothrix* gerade das richtige Maß. Wären dann die kopulirenden Schwärmer ebenso groß, so würde durch die Kopulation die Masse der Sporen verdoppelt werden; auf der anderen Seite aber wäre die Hälfte des Zeugungsmaterials unnütz verschwendet worden. Wenn allerdings auch die aus Kopulation entstehenden Pflanzen stärker wären, wie die ungeschlechtlich erzeugten, so ist doch andererseits zu bedenken, daß sie nur halb so zahlreich sind wie die letzteren, und ob die aus der Kopulation resultirenden Vorteile so bedeutend sind, daß sie die Hälfte der Individuen überflüssig machen, möchte nicht so leicht zu sagen sein. Überdies treten diese Vorteile ja auch nur ein, wenn die Schwärmer verschiedener Individuen kopulirten. War dies nicht der

Fall, so war die Kopulation in diesem Falle sicherlich ein Nachteil, eben weil sie die Hälfte der Schwärmer unnütz vernichtete.

Ganz anders aber stellen sich die Chancen, wenn wir annehmen, daß sich der Inhalt einer Zelle, statt in vier, etwa in acht Stücke teilte. Kopulierten diese Schwärmsporen, so war unter übrigens gleichen Bedingungen die Anzahl der entstehenden Pflanzen dieselbe wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, und diese Pflanzen genossen außerdem noch die bedeutsamen Vorteile der Kreuzung. Diejenigen Pflanzen, welche kleinere und in Folge dessen zahlreichere Schwärmsporen erzeugten, hatten also bei sich gleich bleibenden Zahlenverhältnissen, bei richtiger Kopulation, die kräftigsten und fruchtbarsten Nachkommen; sie waren also ihren Konkurrenten im Kampfe ums Dasein entschieden überlegen. Natürliche Zuchtwahl wird demgemäß diese Abänderungen fixieren und weiterbilden. Von diesem Gesichtspunkte aus wird es leicht verständlich, weshalb die kopulirenden Schwärmsporen kleiner sind und kleiner sein müssen, wie die nicht kopulirenden. Selbstverständlich hat die Kleinheit der kopulirenden Schwärmer eine bestimmte untere Grenze. Das Produkt zweier kopulirender Schwärmer darf kleiner sein, als ein einzelner nicht kopulirender Schwärmer; denn wir sehen, daß sogar unter Umständen ein einzelner kleiner, gewöhnlich kopulirender Schwärmer ungeschlechtlich eine, wenn auch meistens nicht normale, Pflanze hervorbringen kann. Allerdings sind die so erzeugten Pflanzen meistens sehr schwach und entwickeln sich nur in Ausnahmefällen normal, so daß wir doch auch wieder erkennen, daß die Größe eines kleinen

Schwärmers überschritten werden muß, wenn die Art den Kampf ums Dasein erfolgreich durchfechten soll. Natürliche Zuchtwahl bestimmte also mit eiserner Notwendigkeit die untere und obere Grenze der Größe der kopulirenden Elemente. Diejenigen Organismen, welche zu kleine Schwärmsporen erzeugten, gingen zu Grunde, da diese zu kleinen Elemente die Fortpflanzung nicht besorgen konnten. Diejenigen Organismen, welche übermäßig große Schwärmsporen produzierten, konnten entsprechend viel weniger Nachkommen hinterlassen, also hatten sie im Kampfe ums Dasein mit einem zwar gleich starken, aber dabei weit zahlreicheren Feinde zu thun und mußten daher im Laufe der Zeit gleichfalls unterliegen.

Wenn so die geschlechtliche Fortpflanzung entstanden war und wenn sich herausgestellt hatte, daß sie bedeutende Vorteile vor der ungeschlechtlichen voraus hatte, weshalb ist nicht die letztere bei denjenigen Organismen, welche wie *Ulothrix* schon geschlechtlich differenzirt sind, geschwunden? Ich brauche nur an einen der oben genannten Darwinschen Sätze zu erinnern, und das Problem ist gelöst. Dieser Satz lautet: „Pflanzen, welche viele Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung sich fortgepflanzt haben, erleiden durch fernere Selbstbefruchtung wahrscheinlich keine erhebliche Abnahme ihrer Fruchtbarkeit mehr.“ Da also die weitere Fortpflanzung auf ungeschlechtlichem Wege nicht gerade schädlich war, so konnte sie auch nur ganz allmählich verdrängt werden. Übrigens möchte ich hier noch ein anderes Moment geltend machen. Bei *Ulothrix* findet geschlechtliche Vermehrung durch kleine kopulirende Schwärmer im

Frühling und Sommer, ungeschlechtliche Vermehrung durch große, nicht kopulierende Schwärmsporen im Winter statt. Im Winter mag vielleicht die Energie der Lebensprozesse nicht so groß sein, daß die Teilung des Inhaltes einer Zelle zur Bildung kleiner zahlreicher Schwärmer führt, während das im Sommer leicht der Fall ist. Fände nun aber mit den großen, weniger zahlreichen Schwärmsporen auch im Winterkopulation statt, so würde ersichtlicher Weise die Zahl der entstehenden Individuen bedeutend vermindert sein gegenüber der Vermehrung im Sommer oder bei nicht stattfindender Kopulation. Eben weil die Kopulation großer Schwärmer keine merklichen Vorteile, wohl aber große Nachteile im Gefolge hat, ist sie durch natürliche Zuchtwahl nicht fixirt worden, und so sehen wir *Ulothrix* im Winter sich ungeschlechtlich fortpflanzen. Die trotzdem noch etwa entstehenden Nachteile werden dann im Frühling durch eintretende Kreuzung leicht beseitigt oder gar überkompensirt.

Wir wenden uns nun zu der schwierigen Frage, ob die ersten geschlechtlich differenzirten Organismen Hermaphroditen oder Gonochoristen waren, d. h. ob ursprünglich die beiden kopulierenden Elemente von einem Individuum oder von getrennten produziert worden sind. Bekanntlich nehmen die Zoologen fast ganz allgemein das erstere an, während man auf botanischer Seite fast ebenso allgemein der zweiten Ansicht huldigt. Sehen wir einmal zu, ob wir nicht auch hier vielleicht auf Grund der von Darwin experimentell gefundenen Sätze über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung bestimmte Anhaltspunkte gewinnen können!

Ganz ursprünglich können selbstverständlich die ersten geschlechtlich differenzirten Organismen sowohl Hermaphroditen als auch Gonochoristen gewesen sein; denn es ist gar kein triftiger Grund vorhanden, anzunehmen, daß nur Kopulation zwischen Schwärmsporen stattfand, welche demselben Individuum entstammten, oder nur zwischen solchen, welche in verschiedenen Individuen entstanden waren. Man könnte höchstens auf den Gedanken kommen, daß die aus getrennten Individuen herrührenden Schwärmsporen wegen ihrer größeren physiologischen Differenz ein bedeutendere Anziehungskraft auf einander ausgeübt hätten und infolge dessen leichter zur Kopulation gekommen wären wie die Schwärmer eines Individuums. Allein diese fast psychischen Verhältnisse dürfen hier doch wohl nicht so ohne weiteres geltend gemacht werden, da sie zu dunkel sind; und mit einer solchen Anziehungskraft hat es auch seine eigene, nämlich zunächst unverständliche Bewandnis. Wir wollen daher diesen Punkt ganz fallen lassen und lieber annehmen, daß sowohl einem Individuum als auch mehreren entstammende Schwärmsporen mit einander kopulirten. Was dann aber die unausbleibliche Folge sein mußte, wissen wir schon, so daß wir uns kurz fassen dürfen. Eine Kopulation von Schwärmern desselben Individuums hatte kaum Vorteile vor der gewöhnlichen ungeschlechtlichen Fortpflanzung voraus. Wenn dagegen mit der Kopulation eine Kreuzung getrennter Individuen verbunden war, so war das allerdings von großer Bedeutung, denn die Nachkommen wurden kräftiger und fruchtbarer. Die erste Art der Kopulation, ohne Kreuzung getrennter Individuen, hatte keine Vor-

teile, stand also auch nicht unter dem fördernden Einfluß der Naturauslese, während die zweite Art der Kopulation, mit Kreuzung getrennter Individuen, diesem Einfluß in hohem Maße ausgesetzt war. Demgemäß erlangte sie über erstere sehr bald das Übergewicht und konnte sie fast völlig verdrängen, so daß sie gewissermaßen, wie auch Fritz Müller meint, nur noch als Nothbehelf geblieben ist.

Endlich wollen wir uns noch die Entstehung der bedeutenden morphologischen Unterschiede zwischen Ei und Spermazelle klar zu machen suchen. Die drei wichtigsten dieser Unterschiede sind im allgemeinen folgende: die Eizellen sind bedeutend größer, aber weniger zahlreich als die Spermazellen und nicht beweglich. Die Spermazellen sind sehr viel kleiner, aber weit zahlreicher als die Eizellen und frei beweglich. Da zur Zeit des ersten Auftretens der geschlechtlichen Differenzierung beide Sexualelemente frei beweglich waren, so muß die Eizelle ihre freie Beweglichkeit später aufgegeben haben, und dies ist dann das ursächliche Moment für das Zustandekommen der beiden anderen Unterschiede gewesen. Eine höchst einfache Betrachtung macht das sofort klar. Wenn die Eizelle sich nicht mehr bewegte, so mußten die Spermazellen dieselbe gewissermaßen aufsuchen. Bei dieser Gelegenheit wird aber eine noch weit größere Anzahl von Spermazellen (früheren Schwärmsporen) ihr Ziel nicht erreichen, als früher, wo auch die Eizellen (ebenfalls Schwärmsporen) frei im Wasser sich herumtummelten. Demgemäß hatten diejenigen Individuen, welche die meisten Spermazellen erzeugten, die meisten Chancen für eine Kreuzung mit

einem anderen Individuum auf ihrer Seite. Dieses Kleinerwerden der Spermazellen im Zusammenhange mit ihrem Zunehmen an Zahl konnte bis zu einem beträchtlichen Grade weitergehen, wie wir das ja in der That sehen.

Wollte ich nun meinen Gegenstand in der einmal begonnenen Weise zu Ende führen, d. h. wollte ich zu zeigen versuchen, wie alle die mannigfachen Arten der geschlechtlichen Fortpflanzung aus der ersten primitiven Art entstanden sind, so dürfte ich nicht mehr allgemein verfahren, sondern müßte Tierreich und Pflanzenreich gesondert vornehmen. Ich hätte dann zu erklären, wie der Monözismus, Diözismus und Triözismus, der Dimorphismus und Trimorphismus, ferner die Proterandrie und Proterogynie u. s. w. sich allmählich herausbildeten. In der Pflanzenwelt, namentlich in der höheren Blumenwelt, ist diese Aufgabe eine verhältnismäßig leichte. Dank den ausgezeichneten Arbeiten von Ch. Darwin, Fritz und Hermann Müller und Anderen sind wir mit den wunderbaren Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten ziemlich genau bekannt geworden, und eben von diesem Gesichtspunkte aus lassen sich mit Zugrundelegung der Darwinschen Sätze von den Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung die genannten Fragen in befriedigender Weise lösen. Ich verweise dieserhalb namentlich auf die neueren Arbeiten H. Müllers im „Kosmos“. Im Tierreich dürften diese Verhältnisse schwieriger sein, doch glaube ich, daß auch hier vor allen Dingen die Darwinschen Sätze in den Vordergrund gestellt werden müßten. Davon vielleicht später einmal.