

Ueber
die Dauer des Lebens.



Ein Vortrag

von

Dr. August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.

DEPARTMENT OF ZOOLOGY

LIBRARY

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1882.

V o r w o r t.

Der vorliegende Vortrag wurde auf der deutschen Naturforscherversammlung zu Salzburg am 21. September 1881 gehalten, im Wesentlichen so, wie er hier abgedruckt ist. Nur wenige längere Darlegungen sind eingeschoben worden, die beim mündlichen Vortrag der gebotenen Kürze halber hatten wegfallen müssen und die deshalb auch im ersten Abdruck der Rede in den Verhandlungen der 54^{ten} Naturforscherversammlung nicht enthalten sind.

Weitere Einschaltungen wären ohne wesentliche formelle Umgestaltung nicht thunlich gewesen und so habe ich unter Anderm auch darauf verzichtet, einen Zusatz in den Text aufzunehmen, der eigentlich besser dorthin gehörte, als in den „Anhang“, wo er jetzt als achter Abschnitt desselben steht. Er füllt eine Lücke aus, die der angedeuteten Rücksicht halber im Text gelassen worden war, indem er versucht, eine Erklärung für den normalen Tod der Gewebe-Zelle zu geben, eine Erklärung, die verlangt werden muss, wenn andererseits behauptet wird, dass die einzelligen Organismen auf ewige Dauer eingerichtet sind.

Die übrigen Zusätze des „Anhangs“ enthalten theils

weitere Ausführungen theils Belege der im Text dargelegten Ansichten, vor Allem eine Zusammenstellung der mir bekannten Beobachtungen über die Lebensdauer einiger Thiergruppen. Viele und wohl mit die genauesten Daten verdanke ich der brieflichen Mittheilung hervorragender Special-Forscher. So hatte Herr Dr. Hagen in Cambridge (Amerika) die Freundlichkeit mir seine Erfahrungen über Insekten verschiedener Ordnungen mitzutheilen, Herr W. H. Edwards in West-Virginia und Herr Dr. Speyer in Rhoden die ihrigen über Schmetterlinge. Herr Dr. Adler in Schleswig sandte mir Angaben über die Lebensdauer der Gallwespen, die dadurch noch besondern Werth besitzen, dass sie von sehr genauen Beobachtungen der Lebensverhältnisse begleitet sind und so eine direkte Prüfung der Faktoren zulassen, von denen ich die Lebensdauer hauptsächlich abhängig glaube. Sir John Lubbock in London und Herr Dr. August Forel in Zürich hatten die Güte, mir ihre Beobachtungen über Ameisen mitzutheilen und Herr S. Clessin in Ochsenfurth die seinigen über einheimische Land- und Süßwasser-Mollusken.

Wenn ich diese werthvollen Mittheilungen hier zusammen mit dem, was ich aus der Litteratur über Lebensdauer zusammentragen konnte und dem Wenigen, was ich selbst an Beobachtungen darüber besitze, veröffentliche, so hoffe ich damit die Anregung zu weiteren Beobachtungen auf diesem noch äusserst spärlich bebauten Felde zu geben. Die Ansichten, welche ich in diesem Vortrage entwickelt habe, basiren auf einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Thatsachen, wenigstens

soweit es die Lebensdauer der Arten betrifft. Je mehr sichere Daten hinzukommen, je genauer zugleich mit der Dauer des Lebens auch die Verhältnisse des Lebens festgestellt werden, um so sicherer werden auch unsere Ansichten über die Ursachen begründet werden können, welche die Dauer des Lebens bestimmen.

Neapel, d. 6. December 1881.

Der Verfasser.



Hochgeehrte V ersammlung!

Wenn ich mir heute erlauben darf, Ihnen einige Gedanken über die Dauer des Lebens darzulegen, so kann ich kaum besser beginnen als mit einem einfachen, aber inhaltschweren Wort von Johannes Müller. Dasselbe lautet:

„Die organischen Körper sind vergänglich; indem sich das Leben mit einem Schein von Unsterblichkeit von einem zum andern Individuum erhält, vergehen die Individuen selbst.“

Lassen wir die allgemeine Richtigkeit dieses Satzes einstweilen dahingestellt, so ist doch so viel ausser Zweifel, dass das Leben des Individuums seine natürlichen Grenzen hat, wenigstens bei all den Thieren und Pflanzen, welche der nicht naturforschende Mensch zu beobachten gewohnt ist.

Es ist aber auch weiter ausser Zweifel, dass diese Grenzen sehr verschieden weit gesteckt sind, je nach der Thier- oder Pflanzenart. Der Unterschied ist so augenfällig, dass er auch im Volksmund längst seine Formulirung gefunden hat. Nach Jakob Grimm sagt

ein mittelhochdeutscher Spruch: „Ein Zaun (könig) währt 3 Jahr, ein Hund 3 Zaunalter, ein Ross 3 Hundsalter, ein Mann 3 Rossalter, macht 81 Jahre. Der Esel erreicht 3 Menschenalter, die Schneegans 3 Eselsalter, die Krähe 3 Gänsealter, der Hirsch 3 Krähenalter, die Eiche 3 Hirschesalter.“

Danach würde der Hirsch ein Alter von 6000 Jahren, die Eiche ein solches von 20,000 Jahren erreichen; der Spruch beruht also wohl nicht auf einer sehr exakten Beobachtung, aber der allgemeine Sinn desselben, dass die Dauer der Lebewesen eine sehr verschiedene sei, ist richtig.

Da liegt denn die Frage nahe, worauf wohl diese grosse Verschiedenheit beruht, warum den Individuen die süsse Gewohnheit des Daseins in so verschiedenem Maasse zugemessen ist?

Man wird zunächst geneigt sein, darauf zu antworten: auf der körperlichen Verschiedenheit der Arten, auf Bau und Mischung, und in der That laufen alle Erklärungsversuche, welche bisher aufgetaucht sind, auf diese Vorstellung hinaus.

Dennoch genügt diese Erklärung nicht. Allerdings muss in letzter Instanz die Ursache der Lebensdauer im Organismus selbst liegen, da sie sich nicht ausserhalb desselben befinden kann, allein Bau und Mischung, kurz die physiologische Constitution des Körpers, sind nicht die einzigen Momente, welche die Dauer des Lebens bestimmen. Das erkennt man sofort, wenn man versucht, die vorliegenden Thatsachen aus diesen Momenten allein abzuleiten.

Zunächst kommt hier in Betracht: die Körpergrösse. — Die längste Lebensdauer von allen Organismen der Erde besitzen die grossen Bäume. Die Adansonien der Capverdi'schen Inseln sollen 6000 Jahre alt werden. Unter den Thieren sind es auch wiederum die grössten, welche das höchste Alter erreichen, der Walfisch lebt sicherlich einige Jahrhunderte, der Elefant wird 200 Jahre alt und es hält nicht schwer nach abwärts eine Reihe von Thieren aufzuführen, bei welcher die Lebensdauer ungefähr parallel der Körpergrösse abzunehmen scheint. So lebt das Pferd 40 Jahre, die Amsel 18, die Maus 6 Jahre, viele Insekten nur ein Paar Wochen.

Sieht man sich aber etwas genauer um, so findet man, dass dasselbe Alter von 200 Jahren, welches der Elefant erreicht, auch von viel kleineren Thieren, wie Hecht und Karpfen, erreicht wird; 40 Jahre alt wird ausser dem Pferd auch die Kröte und die Katze, und die etwa faustgrosse See-Anemone wird über 50 Jahre alt, wie schliesslich das Schwein und der Flusskrebs dieselbe Lebensdauer von 20 Jahren besitzen, obwohl letzterer nicht den 100^{sten} Theil des Gewichtes vom Schwein erreicht.

Es ist also jedenfalls nicht die Körpergrösse allein, welche das Lebensmaass bestimmt. Dennoch besteht eine Beziehung zwischen beiden; das grosse Thier lebt wirklich schon deshalb, weil es gross ist, länger als ein kleines; es hätte überhaupt gar nicht zu Stande kommen können, wenn ihm nicht eine längere Lebensdauer bewilligt werden konnte.

Niemand wird glauben, dass der Kolossalbau eines

Elefanten in 3 Wochen aufgerichtet werden könnte, wie der einer Maus, oder gar in 1 Tag, wie der einer Fliegenlarve. Die Tragzeit eines Elefanten dauert nicht viel weniger als 2 Jahre und die Jugend desselben etwa 24 Jahre!

Aber auch das erwachsene, grosse Thier braucht mehr Zeit als das kleine, um die Erhaltung der Art zu sichern. Leuckart und später Herbert Spencer haben schon betont, dass die ernährenden Flächen des Thiers mit seiner Grösse nur im Quadrat, die Masse desselben aber im Kubus zunimmt. Daraus folgt, dass, je grösser das Thier ist, um so schwieriger und langsamer kann es einen Ueberschuss von Nahrung über den Verbrauch hinaus assimiliren, um so langsamer kann es sich fortpflanzen.

Wenn aber auch im Allgemeinen gesagt werden kann, dass Wachstums- und Lebensdauer bei grossen Thieren grösser sind, als bei kleinen, so besteht doch kein festes Verhältniss zwischen beiden und Flourens war im Irrthum, wenn er glaubte, die Lebensdauer betrage stets das Fünffache der Wachstumsdauer. Beim Menschen mag dies zutreffen, wenn wir seine Wachstumsdauer auf 20, seine Lebensdauer auf 100 Jahre ansetzen, aber schon bei zahlreichen andern Säugethieren stimmt es nicht. So lebt das Pferd 40, ja 50 Jahre — wenigstens kommt das letztere Alter kaum seltner vor als beim Menschen das Alter von 100 Jahren; mit 4 Jahren aber ist das Pferd erwachsen, seine Lebensdauer beträgt somit das 10 — 12fache seiner Wachstumsdauer.

Das zweite, rein physiologische Moment, welches die

Lebensdauer beeinflusst, ist die Raschheit oder Langsamkeit, mit welcher das Leben dahinfließt, kurz ausgedrückt: das Tempo des Stoffwechsels und der Lebensprocesse.

In diesem Sinne sagt Lotze in seinem Mikrokosmos: „Grosse und rastlose Beweglichkeit reibt die organische Masse auf und die schnellfüßigen Geschlechter der jagdbaren Thiere, der Hunde, selbst die Affen stehen an Lebensdauer sowohl dem Menschen, als den grösseren Raubthieren nach, die durch einzelne kraftvolle Anstrengungen ihre Bedürfnisse befriedigen“ — „die Trägheit der Amphibien gestattete dagegen auch den kleineren unter ihnen eine grössere Lebenszähigkeit“.

Ganz gewiss ist etwas Richtiges an dieser Bemerkung. Dennoch wäre es ein grosser Irrthum, wollte man glauben, dass Schnellebigkeit nothwendig auch kürzeres Leben bedinge. Die schnelllebenden Vögel haben trotzdem alle eine relativ sehr lange Lebensdauer, wie nachher noch genauer zu zeigen sein wird, sie erreichen, ja übertreffen darin die trägen Amphibien gleicher Körpergrösse. Man darf sich den Organismus nicht als einen Haufen Brennstoff vorstellen, der um so früher zu Asche zusammensinkt, je kleiner er ist und je rascher er brennt, sondern als ein Feuer, in das immer neue Scheite hineingeworfen werden können, und das so lange unterhalten wird, als es eben nöthig ist, mag es nun schnell oder langsam brennen.

Nicht dadurch, dass der Körper rascher verzehrt wird, kann Schnellebigkeit unter Umständen auch kürzeres Leben im Gefolge haben, sondern dadurch, dass

der schnellere Ablauf der Lebensprocesse auch die Lebensziele, die Reife, die Fortpflanzung rascher erreichen lassen, dadurch dass der Organismus rascher seinen Zweck erfüllt.

Wenn ich von Zwecken rede, so meine ich es nur bildlich und stelle mir keineswegs die Natur bewusst arbeitend vor. Aber es ist eine kurze und bequeme Ausdrucksweise, bei der man ja durchaus nicht zu vergessen braucht, dass die scheinbaren Zwecke in Wahrheit oder wenigstens doch in erster Linie nur nothwendig und unbewusste Wirkungen der vorhandenen Naturkräfte sind. Wir können der figürlichen Redewendungen nicht entbehren, wenn wir nicht geschmacklos ins Breite gehen wollen, und so bitte ich im Voraus, mir diese und ähnliche Licenzen noch öfters gestatten zu wollen.

Wenn ich vorhin die Lebensdauer in eine gewisse Beziehung zur Körpergrösse setzte, so hätte ich gleich noch ein Moment hinzufügen können, welches in ähnlicher Weise wirkt, nämlich die Complication des Baues. Zwei Wesen von gleicher Körpergrösse erfordern doch eine ungleiche Zeit zu ihrer Herstellung, wenn sie von ungleicher Organisationshöhe sind. Es gibt niederste Thiere, Wurzelfüsser, welche einen Durchmesser von $\frac{1}{2}$ Mm. erreichen, also grösser sind, als viele Insekteneier. Dennoch theilt sich eine Amöbe unter günstigen Umständen innerhalb 10 Minuten in 2 Thiere, während kein Insektenei sich unter 24 Stunden zum jungen Thier gestaltet. Die grosse Menge von Zellen, die hier

aus der einen Eizelle hervorgehen muss, erfordert zu ihrer Bildung mehr Zeit.

So sehen wir, dass in der That die eigene Constitution des Thieres seine Lebensdauer mit bestimmen hilft, wenigstens nach der einen Seite hin, nach abwärts, indem sie das Minimum von Dauer festsetzt, unter welches nicht herabgegangen werden kann, soll das Thier überhaupt in reifem Zustand zu Stande kommen. Damit ist aber nur ein Theil der Lebensdauer gegeben, denn als diese haben wir das Maximum von Zeit zu betrachten, während der ein Thierkörper ausdauern kann.

Nun hat man allerdings bisher immer angenommen, dass eben dieses Maximum auch ausschliesslich von der Constitution des Thiers bestimmt würde, allein dies ist ein Irrthum. Die Stärke der Feder, welche die Lebensuhr treibt, hängt keineswegs blos von der Grösse der Uhr ab, oder dem Material, aus welchem sie gemacht ist — oder um aus dem Bilde zu kommen: die Lebensdauer wird nicht allein durch die Grösse des Thieres, die Complicirtheit seines Baues und die Raschheit seines Stoffwechsels bestimmt. Einer solchen Auffassung stellen sich Thatsachen ganz bestimmt und entscheidend entgegen.

Wie wollten wir es von diesem Standpunkte aus erklären, dass die Weibchen und Arbeiterinnen der Ameisen mehrere Jahre leben, während die Männchen kaum ein Paar Wochen ausdauern? Beide Geschlechter unterscheiden sich weder durch Körpergrösse irgend erheblich, noch durch Complication des Baues, noch durch das Tempo des Stoffwechsels, sie sind

nach allen diesen drei Richtungen als identisch anzusehen und dennoch solch ein Unterschied in der normalen Dauer des Lebens!

Ich werde später wieder auf diesen und ähnliche Fälle zurückkommen, für jetzt scheint mir damit jedenfalls soviel bewiesen, dass die physiologischen Verhältnisse sicherlich nicht die einzigen Regulatoren der Lebensdauer sein können, dass sie allein es nicht sind, welche die Stärke der Feder der Lebensuhr bestimmen, dass vielmehr in Uhren von nahezu gleicher Beschaffenheit Federn verschiedner Stärke eingesetzt werden können.

Das Gleichniss hinkt, indem im Organismus keine besondere Kraft angenommen werden kann, die die Dauer desselben bestimmt, aber es trifft zu, indem es anschaulich macht, dass die Lebensdauer vorwiegend durch etwas von aussen Kommendes dem Organismus aufgezwungen wird. Die äussern Bedingungen des Lebens sind es, welche dem Organismus gewissermaassen die Feder einsetzen, die seine Dauer bestimmt, oder besser, die ihn selbst zu einer Feder von bestimmter Stärke machen, welche nach bestimmter Zeit ihre Spannkraft verliert.

Um es kurz zu sagen, so scheint es mir nicht zweifelhaft, dass die Lebensdauer wesentlich auf Anpassung an die äussern Lebensverhältnisse beruht, dass sie normirt, d. h. verlängert oder verkürzt werden kann, je nach dem Bedürfniss der betreffenden Art, dass sie genau durch denselben mechanischen Regulationsprocess geregelt wird, durch den auch der

Bau und die Funktionen des Organismus seinen Lebensbedingungen angepasst werden.

Nehmen wir einmal an, es sei so und fragen wir, wie müsste sich die Lebensdauer der Thiere dann gestalten?

Zunächst wäre vorauszuschicken, dass bei der Regulirung der Lebensdauer lediglich das Interesse der Art in Betracht käme, nicht etwa das des Individuums. Das ist für Jeden selbstverständlich, der überhaupt einmal den Selectionsprozess durchgedacht hat und ich brauche mich dabei nicht aufzuhalten. Es ist für die Art an und für sich gleichgültig, ob das Individuum länger oder kürzer lebt, für sie kommt es nur darauf an, dass die Leistungen des Individuums für die Erhaltung der Art ihr gesichert werden. Diese Leistungen bestehen in der Fortpflanzung, in der Hervorbringung eines für den Bestand der Art genügenden Ersatzes der durch Tod abgehenden Individuen. Sobald das Individuum seinen Beitrag zu diesem Ersatz geleistet hat, hört es auf, für die Art Werth zu haben, es kann zur Ruhe gehen, es hat seine Pflicht erfüllt. Nur dann behält es noch länger Interesse für die Art, wenn Brutpflege hinzukommt, wenn die Aeltern ihre Sprösslinge nicht bloß einfach in die Welt setzen, sondern auch noch eine Zeit lang für sie sorgen, sei es, dass sie dieselben nur beschützen, sei es, dass sie sie zugleich auch ernähren, oder schliesslich sie noch in höherer Weise zum selbstständigen Leben heranziehen, indem sie sie unterrichten. Letzteres kommt nicht bloß beim Menschen vor, sondern — wenn

auch in viel geringerem Grad bei Thieren; die Vögel lehren ihren Jungen das Fliegen.

Wir werden also erwarten müssen, dass im Allgemeinen das Leben die Fortpflanzungszeit nicht erheblich überdauere, es sei denn, dass die betreffende Art Brutpflege ausübe.

So finden wir es auch in der That. Alle Säugethiere, alle Vögel überleben ihre Fortpflanzungszeit, auf der andern Seite hört bei allen Insekten das Leben mit der Fortpflanzung auf, mit einziger Ausnahme der Arten mit Brutpflege und auch bei niedern Thieren ist dies der Fall, soweit wir urtheilen können.

Damit ist indessen noch nicht die Lebensdauer selbst gegeben, sondern nur ihr relativer Endpunkt. Die Dauer selbst wird einmal davon abhängen, wie lange das Thier zur Reife braucht, also von der Länge der Jugendzeit und zweitens von der Dauer der Reifezeit, d. h. davon, wie lange Zeit das Individuum braucht, um die für die Erhaltung der Art nöthige Anzahl von Nachkommen zu liefern. Grade dieser Punkt wird nun aber sehr wesentlich mitbestimmt durch die äussern Lebensbedingungen.

Es gibt keine Thierart, die nicht der Zerstörung durch Zufälligkeiten ausgesetzt wäre, durch Hunger oder Kälte, durch Dürre oder Nässe, oder schliesslich durch Feinde, sei es dass sie als förmliche Raubthiere, sei es dass sie als Schmarotzer, oder als epidemische Krankheiten auftreten. Wir wissen ja auch, dass diese zufälligen Todesursachen nur scheinbar, und jedenfalls nur in Bezug auf das einzelne

Individuum wirklich zufällige sind, dass sie aber in Wahrheit mit der grössten Regelmässigkeit viel zahlreichere Individuen zerstören, als durch den natürlichen Tod zu Grunde gehen. Sind ja doch Tausende von Arten in ihrer Existenz auf die Zerstörung anderer Arten angewiesen, kann man doch z. B. die Myriaden kleiner Kruster, welche unsre Seen bevölkern, gradezu als Fischnahrung bezeichnen.

Es lässt sich nun leicht einsehen, dass das einzelne Individuum um so mehr — *ceteris paribus* — dieser Zerstörung durch Accidentien ausgesetzt ist, je länger die Zeit seines natürlichen Lebens dauert. Je länger also das Individuum braucht, um die für den Bestand der Art erforderliche Nachkommenzahl zu produciren, um so zahlreichere Individuen werden durch Accidenz sterben, ehe sie ihre Pflicht gegen die Art ganz erfüllt haben. Es folgt daraus einmal, dass die Zahl der von dem einzelnen Individuum zu leistenden Nachkommen um so grösser sein muss, je länger seine Fortpflanzungszeit ist; es folgt aber weiter noch der auf den ersten Blick überraschende Satz, dass die Tendenz der Natur nicht etwa darauf ausgeht, den Individuen im reifen Zustand ein möglichst langes Leben zu sichern, sondern im Gegentheil dahin, die Fortpflanzungs- und damit also auch die Lebensdauer so kurz zu normiren, als nur immer möglich. Doch bezieht sich dies nur auf Thiere, nicht auf Pflanzen.

Dies klingt sehr paradox, aber die Thatsachen erweisen es als richtig. Zunächst scheinen allerdings die

zahlreichen Fälle einer bedeutend langen Lebensdauer dieses Resultat der Deduktion zu widerlegen, der Widerspruch löst sich aber bei näherem Zusehen.

So besitzen die Vögel im Allgemeinen eine auffallend lange Lebensdauer. Selbst die kleinsten einheimischen Sänger leben 10 Jahre lang, Nachtigall und Amsel 12—18 Jahre, ein Eiderganspaar wurde 20 Jahre lang auf demselben Nistplatz beobachtet und man glaubt, dass diese Vögel gegen 100 Jahre alt werden können; ein Kukur, der an einem etwas fehlerhaften Ruf kenntlich war, wurde 32 Jahre nacheinander in demselben Waldbezirk gehört. Sumpf- und Raubvögel werden noch viel älter, sie sehen zum Theil die Geschlechter der Menschen kommen und gehen. So erzählt Schinz von einem Lämmergeyer, den man oft auf einem Felsblock mitten im Eismeer bei Grindelwald sitzen sah und den die ältesten Männer von Grindelwald in ihrer Jugend schon auf der nämlichen Stelle bemerkt hatten. Ein weissköpfiger Geyer der Schönbrunner Menagerie hielt sich 118 Jahre lang in Gefangenschaft und von Adlern und Falken hat man mehrfache Beispiele, dass sie weit über 100 Jahre alt werden. Wer kennt endlich nicht A. von Humboldt's Aturen-Papagey, von dem die Indianer sagten, man verstehe ihn nicht, weil er die Sprache des untergegangenen Aturen-Stammes spreche?

Es fragt sich nun: Inwiefern kann diese uns lang erscheinende Lebensdauer dennoch als die kürzeste aufgefasst werden, welche möglich war, als das mögliche Minimum?

Mir scheint, dass hier hauptsächlich 2 Momente in Betracht kommen, einmal der Umstand, dass die Brut der Vögel einer grossen Zerstörung ausgesetzt ist und zweitens, dass ihr auf den Flug berechneter Körper eine grosse Fruchtbarkeit ausschliesst.

Viele Vögel legen nur 1 Ei, wie die Sturmvögel, Taucher, Lummen und andre Seevögel und brüten, wie überhaupt die meisten Vögel, nur 1 Mal im Jahr; andre legen 2 Eier, wie viele Raubvögel, Tauben, Kolibri's; nur schlechte Flieger, wie die Hühner und Fasanen bringen eine grosse Anzahl von Eiern hervor, d. h. gegen 20; aber grade bei diesen ist die Brut sehr der Zerstörung preisgegeben. Ueberhaupt gibt es wohl keine Vogelart, bei der dies gar nicht der Fall wäre. Selbst bei dem mächtigsten unsrer einheimischen Raubvögel, dem Steinadler, den alle Thiere fürchten und dessen an der Felswand hängender Horst jedwedem Raubgesindel unzugänglich ist, geht nicht selten schon das Ei durch Nachfröste und späten Schnee zu Grunde und später im Winter hat der junge Vogel den grimmigsten Feind, den Hunger, zu bestehen. Bei den meisten Vögeln ist aber schon das kaum gelegte Ei zahlreichen Nachstellungen lebendiger Feinde ausgesetzt, Marder und Iltis, Katzen und Eulen, Bussarde und Raben stellen ihnen nach. Dazu kommt dann später noch die Zerstörung der hilflosen Jungen durch dieselben Feinde, der Kampf mit Kälte und Hunger im Winter, oder aber die vielfachen Gefahren beim Ziehen über Land und Meer, die grade die jungen Vögel unbarmherzig decimiren.

Direkt lässt sich die Höhe der Zerstörung nicht er-

mitteln, aber auf indirektem Wege kann man sich ein ungefähres Bild davon machen. Nehmen wir mit Darwin und Wallace an, dass bei den meisten Arten eine gewisse Stabilität in der Zahl der gleichzeitig lebenden Individuen eingetreten ist, so zwar, dass auf einem bestimmten Wohngebiet die Zahl der Individuen sich innerhalb eines grösseren Zeitraums annähernd gleich bleibt, so brauchte man nur die Fruchtbarkeit einer Art zu kennen und ihre durchschnittliche Lebensdauer, um daraus die Zerstörungsziffer zu berechnen. Leider kennt man das Durchschnittsalter des reifen Vogels kaum für irgend eine Art mit Genauigkeit. Nehmen wir aber einmal an, dasselbe betrage für eine Art 10 Jahre und diese bringe jährlich 20 Eier hervor, so würden also von den 200 Eiern, welche während der zehnjährigen Lebensdauer gelegt würden, 198 zu Grunde gehen und nur 2 wieder zu reifen Vögeln werden. Oder setzen wir — um ein konkretes Beispiel zu nehmen — die durchschnittliche Lebensdauer des Steinadlers auf 60 Jahre, seine Jugendzeit — sie ist nicht genau bekannt — auf 10 Jahre und lassen wir ihn zwei Eier jährlich hervorbringen, so würde also ein Paar in 50 Jahren 100 Eier legen, von denen aber nur 2 wieder zu erwachsenen Vögeln heranwachsen; ein Adlerpaar würde also durchschnittlich nur alle 50 Jahre dazu gelangen, ein Paar Junge gross zu ziehen. Diese Berechnung wird eher hinter der Wahrheit zurückbleiben, als sie übertreiben; sie genügt aber, um klar zu machen, dass in der That die Zerstörung der Brut eine sehr hohe Ziffer erreichen muss bei den Vögeln (1.).

Wenn dies aber feststeht, und zugleich die Frucht-

barkeit aus physikalischen und andern Gründen nicht gesteigert werden darf, dann gibt es kein andres Mittel für die Erhaltung der Vogelarten, als ein langes Leben. Wir haben somit dasselbe als eine Nothwendigkeit erkannt.

Ich habe vorhin schon darauf hingewiesen, dass grade die Vögel sehr deutlich zeigen, wie die rein physiologischen Verhältnisse durchaus nicht ausreichen zur Erklärung der Lebensdauer. Obgleich bei allen Vögeln das Leben rascher pulsirt, die Bluttemperatur höher ist als bei den Säugethieren, übertreffen sie diese doch bei Weitem an Lebensdauer. Nur die Riesen unter den Säugethieren, wie Walfisch, Elefant, erreichen oder übertreffen vielleicht noch die langlebigsten Vögel; vergleicht man aber nach dem Körpergewicht, so sind die Säuger überall im Nachtheil. Selbst so grosse Thiere, wie Pferd und Bär überschreiten nicht ein Alter von 50 Jahren, der Löwe wird etwa 35 Jahre alt, das Wildschwein 25, das Schaf 15, der Fuchs 14, der Hase 10, das Eichhörnchen und die Maus 6 Jahre (2). Nun wiegt aber selbst der mächtige Steinadler nicht mehr als 9 bis höchstens 12 Pfund! steht also dem Gewicht nach zwischen Hasen und Fuchs, die er aber Beide um das Zehnfache an Lebensdauer übertrifft.

Dies findet seine Erklärung einerseits in der viel grösseren Fruchtbarkeit der kleinen Säugethiere — man denke an Maus, Kaninchen, Schwein — andererseits in der viel geringeren Zerstörung der Jungen bei den grösseren Säugern. Das für die Erhaltung der Art nöthige Minimum von Lebensdauer ist

ein weit kleineres, als bei den Vögeln. Auch hier sind wir freilich von einer präzisen Berechnung der Zerstörungsziffer noch weit entfernt; aber es lässt sich doch einsehen, dass allein schon die intrauterine Entwicklung den Säugern einen grossen Vortheil gegenüber den Vögeln gewährt; bei ihnen kann die Zerstörung der Jungen doch erst mit deren Geburt beginnen, bei den Vögeln beginnt sie schon während der Embryonalentwicklung. Dazu kommt dann noch weiter, dass viele Säuger ihre Jungen noch lange Zeit vor Feinden beschützen.

Ich muss darauf verzichten, näher ins Einzelne einzugehen, oder gar etwa sämtliche Klassen des Thierreichs darauf durchzugehen, ob und inwiefern sie mit den hier aufgestellten Principien übereinstimmen. Es wäre übrigens zur Stunde auch noch gänzlich unausführbar, alle, oder auch nur die meisten Klassen des Thierreichs zu dieser Untersuchung heranzuziehen, weil unsre Kenntnisse über die Lebensdauer der Thiere höchst dürftige sind. Das Interesse an biologischen Studien hat in neuerer Zeit sehr zurückstehen müssen hinter dem an den morphologischen Problemen. Sie finden deshalb in den neueren Hand- und Lehrbüchern der Zoologie fast oder wirklich Nichts über die Lebensdauer der Thiere und selbst monographische Behandlungen einzelner Klassen, wie z. B. der Amphibien, Reptilien, ja selbst der Vögel enthalten darüber recht wenig. Steigt man nun gar zu den niedern Thieren hinab, so hört fast Alles auf. Ueber das Alter der Echinodermen habe ich nicht eine einzige bestimmte Angabe finden können und bei den meisten Würmern, Crustaceen und Coelenteraten (4) steht

es nicht besser. Bei manchen Molluscen ist allerdings die Lebensdauer sehr gut bekannt, da sich das Alter derselben an ihren Schalen erkennen lässt (5), allein zu unsern Zwecken müsste auch noch eine genaue Kenntniss der Lebensverhältnisse, der Fruchtbarkeit, der Beziehungen zur übrigen Thierwelt und vieles Andre bekannt sein und daran fehlt noch Vieles.

Am meisten sichere Daten nach beiden Richtungen hin liegen wohl bei den Insekten vor und auf diese möchte ich deshalb noch Ihre Aufmerksamkeit etwas specieller lenken.

Zunächst die Dauer des Larvenlebens! Sie ist sehr verschieden und hängt hauptsächlich von dem Nährwerth und der leichteren oder schwierigeren Herbeischaffung der Nahrung ab. Die Larven der Bienen entwickeln sich in 5—6 Tagen zur Puppe und sie werden bekanntlich mit Substanzen von hohem Nährwerth gefüttert, mit Honig und Blütenstaub und brauchen keine Kraft dran zu setzen, um ihrer Nahrung habhaft zu werden, die dicht vor ihnen aufgeschichtet liegt. Nicht viel länger brauchen die Larven mancher Schlupfwespen die parasitisch in andern Insekten und zwar von den Geweben und Säften ihrer Wirthe leben und auch die Larven der Schmeissfliege beanspruchen nur 8—10 Tage zu ihrer Verwandlung in die Puppe, obgleich sie doch ziemliche Ausgaben an Bewegung machen müssen, wenn sie unter der Haut oder in den Geweben des todten Thieres sich fortbohren, von dessen Substanz sie leben. Bis auf 6 Wochen und mehr verlängert sich die Larvenzeit bei den blattfressenden Raupen der Schmetter-

linge, entsprechend dem geringeren Nährwerth der Blätter und der grösseren Ausgabe für Muskelbewegung. Bei solchen Raupen schliesslich, welche vom Holz leben, dauert die Larvenzeit 2—3 Jahre! so beim Weidenspinner und der Holzwespe.

Aber auch die vom Raube lebenden Larven bedürfen einer längeren Zeit zum Aufbau ihres Körpers, da sie nicht nur seltner ihrer allerdings nahrhaften Beute habhaft werden, sondern auch grosse Anstrengungen machen müssen, um dieselbe zu erreichen. So dauert bei den Larven der Libellen die Larvenzeit 1 Jahr, bei manchen Eintagsfliegen 2 oder 3 Jahre.

Alles dies ergibt sich aus bekannten physiologischen Principien ganz von selbst, setzt aber voraus, dass die Lebensdauer sehr dehnbar ist, dass sie nach Bedürfniss verlängert werden kann, sonst hätten überhaupt räuberische oder holzfressende Larven nicht entstehen können im Verlaufe der phyletischen Entwicklung des Insektenstammes.

Nun würde man aber sehr irren, wollte man etwa glauben, es bestehe eine Reciprocität zwischen der Dauer des Larvenlebens und der des reifen Insektes, der sog. Imago, als wäre etwa den Insekten gleicher Grösse und Schnellebigkeit auch das gleiche Maass von Gesamt-Lebensdauer zugemessen und was davon der Larvendauer zugelegt werde, falle von der Imago-Dauer hinweg und umgekehrt. Daran ist gar nicht zu denken, wie allein schon die Thatsache beweist, dass bei Bienen und Ameisen Männchen und Weibchen die gleiche Dauer des Larvenlebens, aber

eine um Jahre differirende Dauer des Imago-Lebens aufweisen.

Das Imago-Leben ist im Allgemeinen ein sehr kurzes, nicht nur endet es mit der Fortpflanzung — wie vorhin schon kurz erwähnt wurde — sondern die Periode der Fortpflanzung ist auch eine sehr kurze — ja man kann sagen, eine möglichst kurze (3).

Die Maikäfer-Larve frisst vier Jahre lang die Wurzeln der Pflanzen ab, ehe sie zum Käfer wird und diese so mühsam errungene, so complicirt gebaute Gestalt des reifen Insektes hat ein sehr vergängliches Dasein; der Käfer stirbt etwa einen Monat nach dem Verlassen der Puppe. Und dies ist nicht einmal ein extremer Fall. Die meisten Tagschmetterlinge leben kürzer, und unter den Spinnern gibt es manche, wie z. B. Arten der Sackträger (Psychiden), die nur wenige Tage, ja solche mit parthenogenetischer Fortpflanzung, welche weniger als 24 Stunden leben. So ziemlich das Aeusserste in Lebenskürze leisten aber einige Arten von Eintagsfliegen, die nicht länger als 4—5 Stunden im Imago-Zustand leben. Gegen Abend schlüpfen sie aus der Puppenhülle, sobald ihre Flügel erhärtet sind, erheben sie sich in die Luft, die Fortpflanzung geht vor sich, sie lassen sich aufs Wasser hernieder, sämmtliche Eier werden auf 1 Mal ausgestossen und das Leben ist zu Ende, das Thier stirbt!

Das kurze Imago-Leben der Insekten lässt sich nun aus den vorhin entwickelten Principien ganz wohl verstehen. Die Insekten gehören zu den auch im reifen Zustand am meisten verfolgten Thieren, zu den-

jenigen, auf welche eine Menge anderer Thiere als Nahrung angewiesen sind; sie gehören aber zugleich auch zu den fruchtbarsten Thieren, zu denjenigen, welche oft in kurzer Zeit eine erstaunliche Menge von Eiern zu produciren im Stande sind. Da konnte wohl keine bessere Einrichtung für die Erhaltung der Art getroffen werden, als möglichste Kürzung des Lebens durch möglichste Beschleunigung der Fortpflanzung.

Diese allgemeine Tendenz musste nun freilich je nach den Umständen in sehr verschiedenem Grade zur Ausführung gelangen. Das erreichbare Minimum von Fortpflanzungszeit, also zugleich von Lebensdauer hängt von einer Menge zusammenwirkender Verhältnisse ab, die ich unmöglich alle aufzählen könnte. Schon die Art der Eiablage hat darauf einen Einfluss. Lebten die Larven der Eintagsfliegen an irgend einem seltneren und zerstreut wachsenden Kraut, anstatt in dem Schlamm der Gewässer, so würden ihre Imagines nothwendig länger leben müssen, denn sie müssten dann, wie die Schwärmer, oder viele Tagschmetterlinge ihre Eier einzeln, oder in kleinen Gruppen über ein weites Gebiet zerstreut ablegen; dazu gehört aber Zeit und Kraft! Sie könnten dann auch keine verkümmerten Mundtheile haben, sondern müssten sich ernähren, um Kraft für die weiten Flüge zu bekommen. Möchten sie nun als Räuber leben, wie die Libellen, oder als Honigsauger, wie die Schmetterlinge, immer würde ihre eigne Ernährung wiederum Kraft und Zeit in Anspruch nehmen und eine abermalige Verlängerung ihres Lebens erfordern. So finden wir denn auch, dass Libellen und die

pfeilschnell dahinschiessenden Schwärmer häufig sechs bis acht Wochen, ja vielleicht länger noch leben.

Es kommt dabei aber noch der andre Umstand in Betracht, dass keineswegs alle Insekten schon reife Eier enthalten, wenn sie aus der Puppe schlüpfen; bei vielen Käfern und Schmetterlingen reifen sie erst während des Imago-Lebens, meist auch nicht alle auf ein Mal, sondern in Parthien. Dies hängt wiederum einerseits von der Grösse des Nahrungsvorraths ab, der während des Larvenlebens in dem Insekt aufgespeichert werden konnte, andererseits aber auch noch von ganz andern Verhältnissen, z. B. vom Flugvermögen. Insekten, welche einen raschen und ausdauernden Flug besitzen müssen, wie Schwärmer und Libellen, können nicht mit einer grossen Menge gleichzeitig gereifter Eier belastet werden; hier muss also eine langsame Reifung der Eier eintreten und damit zugleich eine Verlängerung der Lebensdauer. Bei Schmetterlingen kann man fast Schritt für Schritt verfolgen, wie sich das Flugvermögen mindert, sobald es die sonstigen Lebensbedingungen zulassen und nun die Eier rascher reifen und die Lebensdauer sich verkürzt, ja schliesslich bis auf ein Minimum verkürzt. Nur zwei Stadien aus diesem Entwicklungsprocess mögen erwähnt werden.

Als die höchste Ausbildung des Schmetterlingstypus sind wohl ohne Zweifel die besten Flieger, wie die meisten Schwärmer und viele Tagschmetterlinge zu betrachten; sie besitzen nicht nur die Flugwerkzeuge in höchster Vollkommenheit, sondern auch die Organe der Er-

nahrung, vor Allem den charakteristischen Schmetterlingsrüssel.

Es gibt nun Spinner, deren Männchen fast ebensogut fliegen wie die Schwärmer, während die Weibchen ihre grossen Flügel nicht mehr zu eigentlichem Flug benutzen können, weil ihr Körper durch eine Unmasse gleichzeitig gereifter Eier viel zu sehr belastet ist. Solche Arten, wie z. B. die sog. Dachdecker, *Agria Tau* können ihre Eier nicht weit umher zerstreuen, sondern sie legen sie alle an ein und denselben Fleck. Dass sie dies ohne Schaden für ihre Brut thun können, hat darin seinen Grund, dass ihre Raupen auf Waldbäumen leben, auf deren jedem auch noch viel mehr Raupen Futter fänden, als ein Weibchen hervorbringt. Sobald die Begattung erfolgt ist, werden die Eier abgelegt und kurze Zeit darauf stirbt das Thier am Fusse desselben Baums, unter dessen moosbewachsenen Wurzeln es den Winter über seinen Puppenschlaf gehalten hat; es lebt wohl selten mehr als 3—4 Tage. Die Männchen aber, welche im Walde umherschwärmend die viel seltneren Weibchen aufsuchen müssen, leben sicherlich*) viel länger, gewiss 8—14 Tage.

Die Weibchen der Sackträger oder Psychiden, ebenfalls Spinner, legen auch ihre Eier auf einer Stelle ab; da die Gräser und Flechten, von denen die Raupen leben, dicht am Boden wachsen, so erhebt sich auch das eierlegende Weibchen nicht über denselben, ja es bewegt

*) Anm. Diese Annahme beruht auf der Beobachtung ihrer Flugzeit; direkte Beobachtungen über die Lebensdauer dieser Art sind mir nicht bekannt.

sich überhaupt nicht von der Stelle, sondern bleibt träge in seiner Puppenhülle, legt in diese die Eier ab und stirbt, sobald dies geschehen ist. In Zusammenhang damit sind denn auch die Flügel bei den Weibchen völlig verkümmert und ebenso die Mundtheile, während die Männchen ganz wohl entwickelte Flügel besitzen.

Tritt nun auch die Abhängigkeit der Lebensdauer von den äussern Lebensbedingungen in diesen Fällen schon scharf genug hervor, so gibt es doch noch schlagendere Beweise dafür in den schon öfters kurz erwähnten staatenbildenden Insekten.

Bei Bienen, Wespen, Ameisen, Termiten ist die Dauer des Lebens verschieden nach dem Geschlecht, die Weibchen leben lang, die Männchen kurz und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Grund davon lediglich in einer Anpassung an die äussern Lebensbedingungen zu suchen ist.

So wird die Bienenkönigin, bekanntlich das Weibchen des Stockes, 2—3 Jahre, öfters aber auch 5 Jahre alt, während die männlichen Bienen, die Drohnen, höchstens 4—5 Monate leben. Bei den Ameisen ist es Sir John Lubbock gelungen, Weibchen und Arbeiterinnen sieben Jahre lang am Leben zu erhalten, ein für die Insekten ganz unerhörter Fall, während die Männchen nie länger lebten, als einige Wochen (3).

Das Letztere lässt sich daraus verstehen, dass die Männchen weder Futter eintragen, noch am Bau des Stockes mithelfen. Ihr Nutzen für den Staat hört mit dem einmaligen Hochzeitsflug auf und es lässt sich so

vom Nützlichkeitsstandpunkt aus leicht verstehen, dass ihre Lebensdauer nicht verlängert wurde (7).

Ganz anders bei den Weibchen! An und für sich ist eine möglichst lange Fortpflanzungszeit und damit eine sehr grosse Fruchtbarkeit vortheilhaft für die Erhaltung einer Art; es musste nur bei den meisten Insekten davon Abstand genommen werden, weil die Fähigkeit, lang zu leben nutzlos wird, wenn thatsächlich doch alle Individuen viel früher ihren Feinden zum Opfer fallen. Hier ist das anders. Wenn die Bienenkönigin vom Hochzeitsflug zurückgekehrt ist, bleibt sie im Innern des Stockes bis zu ihrem Tod, ohne ihn jemals zu verlassen. Dort aber ist sie vor Feinden und andern Gefahren beinahe völlig gesichert; Tausende von stacheltragenden Arbeiterinnen beschützen sie, nähren und wärmen sie, kurz es ist die grösste Wahrscheinlichkeit, dass sie ihr normales Lebensende erreichen wird. — Ganz ähnlich verhält es sich mit den weiblichen Ameisen; in beiden Fällen lag kein Grund vor, auf den Vortheil zu verzichten, den eine lange Fortpflanzungszeit der Art gewährt (6).

Dass nun auch hier thatsächlich eine Verlängerung des Lebens eingetreten ist, geht schon daraus hervor, dass die muthmasslichen Vorfahren der Bienen und Ameisen, die Pflanzenwespen, in beiden Geschlechtern nur kurz leben. Dem gegenüber bilden die Eintagsfliegen einen ebenso unzweifelhaften Fall von Verkürzung des Lebens. Nur bei einigen wenigen Arten von ihnen ist das Leben so kurz, wie ich es vorhin geschildert habe, bei den meisten Arten dauert

es länger, einen bis mehrere Tage. Dass nun die extremen Fälle mit nur wenigen Stunden Lebensdauer nur die äussersten Spitzen einer auf Verkürzung des Lebens gerichteten Entwicklungsreihe sind, beweist der Umstand, dass eine dieser Arten (*Palingenia*) heute nicht einmal mehr ihre letzte Puppenhaut abstreift, sondern als sog. *Subimago* die Fortpflanzung ausführt.

So ist es denn wohl nicht zu bezweifeln, dass die Lebensdauer eine variable Grösse ist, die nicht allein von den physiologischen Verhältnissen bedingt, sondern die wesentlich mit durch die äussern Lebensbedingungen normirt wird. Mit körperlichen Umgestaltungen einer Art, mit Ausbildung neuer Gewohnheiten kann und wird sich in den meisten Fällen auch die Lebensdauer ändern.

Fragen wir nach dem mechanischen Vorgang, durch welchen Verlängerung und Verkürzung zu Stande kommen, so werden wir zunächst auf den Selectionsprocess verwiesen. Wie jede körperliche Eigenschaft individuellen Schwankungen unterworfen ist, so auch die Lebensdauer; wir wissen ja vom Menschen her auch, dass Langlebigkeit erblich ist; sobald nun die längerlebenden Individuen einer Art im Vortheil sind im Kampf ums Dasein, werden sie allmähig zur herrschenden Race werden und umgekehrt.

Soweit ist die Sache ganz einfach, allein das ist doch nur der äussere Mechanismus und es fragt sich, welche inneren Vorgänge denselben begleiten und möglich machen.

Dies führt nun gradewegs auf eines der schwierigsten Probleme der ganzen Physiologie, auf die Frage

nach dem Grunde des Todes. Denn erst, wenn wir wissen, aus welchem Grunde der normale Tod überhaupt eintreten muss, können wir weiter danach forschen, aus welchem Grunde er früher oder später eintritt, welche Veränderungen in den Eigenschaften der Theile nöthig sind, damit das Leben verkürzt oder verlängert werde.

Die Veränderungen des Organismus, welche zum normalen Tode führen, die sog. Involutionsveränderungen, sind am genauesten beim Menschen studirt. Wir wissen, dass mit fortschreitendem Alter sich bestimmte Veränderungen der Gewebe einstellen, welche ihre Funktionirung beeinträchtigen, dass diese sich mehr und mehr steigern und schliesslich entweder direkt zum sog. normalen Tod führen oder indirekt den Tod herbeiziehen, indem sie den Organismus unfähig machen, geringen äussern Schädlichkeiten Widerstand zu leisten. Diese Altersveränderungen sind von Burdach und Bichat an bis zu Kussmaul so vortrefflich geschildert worden und sind so bekannt, dass ich hier nicht näher auf sie einzugehen brauche.

Fragt man sich nun, worauf diese Veränderung der Gewebe beruhen könne, so sehe ich keine andre Antwort als die, dass die Zellen, welche die lebendige Grundlage der Gewebe bilden, sich durch den Gebrauch, also durch die Funktionirung abnutzen. Dies ist nun aber in doppelter Weise denkbar, je nachdem man annimmt, dass die Zellen der Gewebe während des Lebens dieselben bleiben, oder aber, dass sie wechseln

und dass zahlreiche Generationen von ihnen sich während des Lebens ablösen.

Nach dem heutigen Stand unsers Wissens scheint es mir kaum noch fraglich, dass die erste Annahme nicht mehr haltbar ist. Millionen von Blutzellen gehen im Blute fortwährend zu Grunde und werden durch neue ersetzt, auf allen innern und äussern Flächen des Körpers werden unausgesetzt zahllose Epithelzellen abgestreift und neue wieder gebildet, die Thätigkeit vieler und wahrscheinlich aller Drüsen geht mit Zellwechsel einher, zum Theil besteht sogar ihr Sekret aus abgestossenen und aufgelösten Zellen, für Knochen und Bindegewebe, sowie für den Muskel ist ebenfalls konstatiert, dass die zelligen Elemente desselben wechseln können und so bliebe nur das Nervengewebe als zweifelhaft übrig. Doch auch hier liegen schon Thatsachen vor, die auf einen normalen, wenn auch vielleicht langsamen Wechsel der histologischen Elemente deuten. Ich glaube, man kann den Satz heute schon vertreten — und er hat ja auch schon Vertreter gefunden — dass die Lebensprocesse der höhern, d. h. vielzelligen Thiere mit einem Wechsel der morphologischen Elemente der meisten Gewebe verbunden sind.

Dieser Satz aber legt es nahe, die Ursache des Todes nicht in der Abnutzung der einzelnen Zellen, sondern in einer Begrenzung der Vermehrungsfähigkeit der Zellen zu suchen, sich vorzustellen, dass der Tod deshalb eintritt, weil die verbrauchten Gewebe sich nicht ins Unendliche fort von

Neuem wiederherstellen können, weil die Fähigkeit der Körperzellen, sich durch Theilung zu vermehren, keine unendliche ist, sondern eine begrenzte (8).

Damit soll natürlich keineswegs gesagt sein, dass die unmittelbare Todesursache je in diesem mangelnden Zellersatz läge, es wird vielmehr der Tod immer viel früher eintreten, als die Zellen in ihrer Fortpflanzungsfähigkeit ganz erschöpft sind, wie denn leise, funktionelle Störungen schon dann eintreten müssen, wenn der Ersatz der verbrauchten Zellen langsamer und ungenügend zu werden beginnt.

Es ist überhaupt nicht zu vergessen, dass dem Tode durchaus nicht immer eine Involutions-, eine Alters-Periode vorhergeht. Bei vielen niedern Thieren lässt sich dies schon aus der Schnelligkeit schliessen, mit welcher der Tod unmittelbar nach der höchsten Leistung des Organismus, der Fortpflanzung, eintritt. Viele Schmetterlinge, die Eintagsfliegen und andre Insekten sterben unmittelbar nach der Eiablage; sie sterben an Erschöpfung. Wie beim Menschen in seltenen Fällen der Tod durch heftigen Affect eintritt — Sulla soll an heftigem Zorn, Leo X. an heftiger Freude gestorben sein —, wie hier die psychische Erschütterung eine übermässige, nicht wieder ausgleichende Erregung des Nervensystems hervorruft, so muss wohl bei jenen Thieren die heftige Anstrengung eine solche übermässige Erregung setzen. Jedenfalls steht fest, dass, wenn aus irgend einem Grunde diese Anstrengung nicht eintritt, das Thier auch noch eine

kurze Zeit lang weiter lebt, und man kann deshalb nur uneigentlich hier von normalem Tode reden, wenn man darunter das ohne Katastrophe eintretende Ende versteht; die Katastrophe ist freilich in diesen Fällen zur Regel geworden (9).

Stellen wir uns nun einmal auf den Boden der eben vorgetragenen Hypothese, so würde sich zunächst ergeben, dass die Zahl der Zellgenerationen, welche aus der Eizelle hervorgehen können, für jede Art eine normirte — wenn auch vielleicht innerhalb sehr weiter Grenzen normirte — ist und dass in ihr das Maximum von Lebensdauer gegeben ist, welches die Individuen der betreffenden Art erreichen können. Die Verkürzung der Lebensdauer einer Art müsste dann davon abhängen, dass die Zahl der Zellgenerationen, welche sich folgen können, herabgesetzt würde und umgekehrt müsste die Verlängerung auf einer Vermehrung der möglichen Zellgenerationen beruhen.

Bei den Pflanzen muss es wirklich so sein, denn wenn eine einjährige Pflanze zur perennirenden wird, — und dies kann geschehen — so wird dies wohl nur unter Bildung neuer Triebe d. h. zahlreicher neuer Zellgenerationen vor sich gehen können. Beim Thier ist der Vorgang unscheinbarer, weil dabei keine sichtbar neuen Theile entstehen, sondern nur an die Stelle abgenutzter Bausteine neue eingeschoben werden. Bei der Pflanze werden die alten Bausteine beibehalten und nur mit neuen überbaut; die alten Zellen verholzen und neue übernehmen die Funktionen des Lebens.

Die Frage nach der Nothwendigkeit des Todes im Allgemeinen lässt sich allerdings auch von diesem Standpunkt aus zunächst noch nicht tiefer und sicherer erfassen, als vom rein physiologischen, und zwar einfach deshalb, weil wir überhaupt nicht wissen, worauf es beruht, dass eine Zelle sich 10, 1000 oder 100,000 Mal hintereinander theilen muss und dann mit der Fortpflanzung aufhört. Man kann nur sagen, wir sehen keinen Grund, warum diese Fähigkeit der Vermehrung nicht auch unendlich sein und dadurch dem Organismus eine ewige Dauer ermöglichen könne, so wie man vom rein physiologischen Standpunkt aus sagen wird, wir sehen keinen Grund, warum der Organismus nicht auch ewig fort funktioniren könnte.

Nur vom Nützlichkeitsstandpunkt können wir allerdings die Nothwendigkeit des Todes verstehen, denn dieselben Argumente, welche vorhin für die Nothwendigkeit einer möglichsten Lebenskürzung sprachen, lassen sich mit einer geringen Veränderung auch für die allgemeine Nothwendigkeit des Todes anführen.

Nehmen wir an, irgend eine der höheren Thierarten besitze die Fähigkeit, ewig fortzuleben, so würde dies doch von keinerlei Nutzen für die Art sein. Denn gesetzt auch, ein solches unsterbliches Individuum entginge auf unbegrenzte Zeit allen sein Leben geradezu zerstörenden Zufälligkeiten, eine kaum zulässige Annahme, so würde es doch unausbleiblich heute an diesem, in 10 Jahren vielleicht an jenem Theil seines Körpers eine kleine Schädigung erleiden, die nicht wieder in integrum zu restituiren wäre und es würde somit, je

länger es lebte, um so unvollkommener, krüppelhafter werden und um so weniger die Zwecke der Art erfüllen können. Die Individuen nutzen sich äusserlich ab durch die Berührung mit der Aussenwelt und schon allein deshalb ist es unerlässlich, dass sie fortwährend wieder durch neue, vollkommnere Individuen ersetzt werden, auch wenn sie innerlich die Fähigkeit besässen, ewig fortzuleben.

Es erhellt daraus einerseits die Nothwendigkeit der Fortpflanzung, andererseits aber auch die Zweckmässigkeit des Todes, denn abgenutzte Individuen sind werthlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie Besseren den Platz wegnehmen. Nach dem Selectionsprincip muss sich deshalb das Leben der Individuen — angenommen ihre ursprüngliche Unsterblichkeit — um soviel verkürzt haben, als davon für die Art nutzlos war, es muss sich auf diejenige Länge reducirt haben, welche die günstigste Aussicht für die möglichst grosse, gleichzeitige Existenz lebenskräftiger Individuen bot.

Damit nun, dass der Tod als eine zweckmässige Einrichtung nachgewiesen wird, ist aber noch lange nicht bewiesen, dass er auch nur auf Zweckmässigkeitsgründen beruht; er könnte ja auch auf rein innern, in der Natur des Lebens selbst liegenden Ursachen beruhen, so etwa wie das Schwimmen des Eises auf dem Wasser uns als eine zweckmässige Einrichtung erscheint, obwohl sie lediglich auf der molekularen Constitution des Eises beruht und nicht darauf, dass sie zweckmässig ist. Das ist ja offenbar auch die Vorstel-

lung von der Nothwendigkeit des Todes, die man bisher allgemein gehegt hat.

Ich glaube nun allerdings nicht an die Richtigkeit dieser Vorstellung; ich halte den Tod in letzter Instanz für eine Anpassungserscheinung. Ich glaube nicht, dass das Leben deshalb auf ein bestimmtes Maass der Dauer gesetzt ist, weil es seiner Natur nach nicht unbegrenzt sein könnte, sondern weil eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmässiger Luxus wäre. Auf der vorhin dargelegten Cellular-Hypothese des Todes fussend würde ich sagen: Nicht deshalb, weil die Zelle an und für sich, d. h. ihrer innern Natur nach eine unbegrenzte Fähigkeit sich fortzupflanzen nicht besitzen kann, hört der Organismus schliesslich auf, den Abgang an Zellmaterial zu ersetzen, sondern deshalb, weil ihm diese Fähigkeit verloren ging, als sie nicht mehr nöthig war.

Ich glaube, dass sich diese Ansicht, wenn auch nicht gradezu beweisen, doch sehr wahrscheinlich machen lässt.

Man werfe mir nicht ein, dass man vom Menschen, oder von irgend einem höhern Thier ganz ebensogut sagen könne, sein Tod resultire mit Nothwendigkeit aus seiner physischen Natur, als man vom Eis sagen kann, seine specifische Leichtigkeit resultire aus seiner physischen Natur. Dies gebe ich natürlich vollkommen zu. Zwar hoffte noch John Hunter, gestützt auf die Erfahrungen der Anabiose, es werde gelingen durch abwechselndes Erfrieren und Wiederaufthauen das Leben des Menschen ins Unendliche zu ver-

längern, und der Veroneser Oberst Aless. Guaguino band seinen Zeitgenossen das Märchen auf, in Russland gebe es ein Volk, welches regelmässig alle Jahr am 27. Nov. stürbe, um am 24. April wieder aufzuwachen — aber im Ernst kann nicht im Geringsten bezweifelt werden, dass die höhern Organismen, so wie sie nun einmal sind, den Keim des Todes in sich tragen, es fragt sich nur, warum und aus welchen Motiven sie so geworden sind und da glaube ich, muss der Tod nur als eine Zweckmässigkeits-Einrichtung, als eine Concession an die äussern Lebensbedingungen, nicht als eine absolute, im Wesen des Lebens begründete Nothwendigkeit aufgefasst werden.

Der Tod, d. h. die Begrenztheit der Lebensdauer ist nämlich gar nicht — wie immer angenommen wird — ein allen Organismen zukommendes Attribut. Es gibt eine grosse Zahl von niedern Organismen, die nicht sterben müssen. Wohl sind auch sie zerstörbar; Siedhitze, Kalilauge, Gifte tödten sie, aber so lange die für ihr Leben nöthigen Bedingungen vorhanden sind, so lange leben sie; sie tragen also die Bedingungen ewiger Dauer in sich. Ich spreche hier nicht nur von den Amöben und niedern, einzelligen Algen, sondern auch von viel höher organisierten einzelligen Thieren, wie den Infusorien.

Es ist neuerdings öfters von dem Theilungsprocess der Amöben die Rede gewesen und ich weiss wohl, dass er meistens so aufgefasst worden ist, als sei das Leben des Individuums beschlossen mit seiner Theilung, als entstünden aus ihm nun 2 neue Individuen, als falle

hier Tod und Fortpflanzung zusammen. In Wahrheit kann man aber doch hier nicht von Tod reden! wo ist denn die Leiche? was stirbt denn ab? Nichts stirbt ab, sondern der Körper des Thiers zertheilt sich in zwei nahezu gleiche Stücke, von nahezu gleicher Beschaffenheit, von denen also jedes dem Mutterthier vollkommen ähnlich ist, von denen jedes, wie dieses, weiter lebt und sich später, wie dieses, wieder in zwei Hälften theilt. Hier kann doch höchstens in figurlichem Sinn von Tod die Rede sein.

Wir haben auch keinen Grund zu der Annahme, dass die beiden Theilstücke innerlich verschieden beanlagt seien, so etwa, dass das eine nach einiger Zeit absterben müsste, und nur das andre weiter lebte. Es ist kürzlich eine Thatsache beobachtet worden, die jeden solchen Gedanken ausschliesst. Bei *Euglypha*, einem beschalteten Wurzelfüsser, und bei mehreren andern der gleichen Gruppe sieht man, während die Theilung schon fast beendet ist, die beiden Hälften aber noch durch eine Brücke zusammenhängen, dass die Zellsubstanz der beiden Thiere in Rotation geräth und nun wie ein Strom eine Zeit lang durch beide Theilhälften hindurchgeht. Es findet also eine vollständige Mischung der Substanz beider Thiere statt, ehe sie sich definitiv von einander trennen (10).

Man kann auch nicht einwenden, wenn das Mutterthier auch nicht eigentlich sterbe, so verschwinde es doch als Individuum. Ich kann auch dies nicht zugeben, wenigstens in keinem andern Sinn, als in welchem auch der Mann von heute nicht mehr dasselbe

Individuum ist, wie der Knabe von vor 20 Jahren. Auch beim Heranwachsen des Menschen bleibt weder die Form, noch die Mischung genau dieselbe; die Materie wechselt ohnehin fortwährend. Stellen wir uns eine Amöbe mit Selbstbewusstsein begabt vor, so würde sie bei ihrer Theilung denken: „ich schnüre eine Tochter von mir ab“, und ich zweifle nicht, dass jede Hälfte die andre für die Tochter und sich selbst für das ursprüngliche Individuum ansehen würde. Dieses Criterium der Persönlichkeit fällt nun freilich bei den Amöben fort, aber es bleibt, was, wie mir scheint, das Entscheidende hier ist, nämlich die Continuität des Lebens in gleicher Form.

Wenn nun wirklich zahlreiche Organismen existiren, welche die Möglichkeit ewiger Dauer in sich tragen, so fragt es sich zunächst, ob denn diese Thatsache vom Standpunkte der Zweckmässigkeit zu verstehen ist. Wenn der Tod für die höheren Organismen eine nothwendige Anpassung darstellt, warum nicht auch für die niedern? werden sie nicht durch Feinde decimirt? erleiden sie keine Defecte? nützen sie sich nicht ab in der Berührung mit der Aussenwelt? Allerdings werden auch sie von andern Thieren verzehrt, dagegen kommt eine Abnutzung des Körpers nicht in dem Sinn vor wie bei den höhern Organismen: Sie sind zu einfach dazu! Erleidet ein Infusorium einen kleineren Substanzverlust, so stellt es sich oft vollständig wieder her, ist aber die Zerstörung allzu gross, so stirbt das Thier eben ab. Die Alternative wird deshalb hier immer die sein: Vollkommene Integrität oder vollkommener Unter-

gang. Uebrigens können wir von der Beantwortung dieser Fragen ganz absehen, denn es leuchtet ein, dass sich ein normaler, d. h. aus innern Ursachen eintretender Tod bei diesen niedern Organismen überhaupt gar nicht einrichten liess. Bei allen Arten wenigstens, deren Theilung mit einer Vermischungs-Rotation des gesammten Zellkörpers verbunden ist, müssen die beiden Theilhälften ihrer Qualität nach gleich sein. Da nun eine von ihnen erfahrungsgemäss die Fähigkeit zu unbegrenztem Leben in sich trägt und tragen muss — soll die Art überhaupt erhalten bleiben —, so muss sie auch die andre Hälfte besitzen.

Aber gehen wir weiter! — Da die vielzelligen Thiere und Pflanzen aus den einzelligen hervorgegangen sein müssen, so fragt es sich nun, wie denn diesen die Anlage zu ewiger Dauer abhanden gekommen ist?

Dies hängt nun wohl mit der Arbeitstheilung zusammen, die zwischen den Zellen der vielzelligen Organismen eintrat und dieselben von Stufe zu Stufe zu immer complicirterer Gestaltung hinleitete.

Mögen auch vielleicht die ersten vielzelligen Organismen Klümpchen gleichartiger Zellen gewesen sein, so muss sich doch bald eine Ungleichartigkeit unter ihnen ausgebildet haben. Schon allein durch ihre Lage werden einige Zellen geeigneter gewesen sein, die Ernährung der Kolonie zu besorgen, andre die Fortpflanzung zu übernehmen. Es musste sich so ein Gegensatz zweier Zellgruppen bilden, die man als so-

matische und propagatorische, als Körperzellen und Fortpflanzungszellen bezeichnen könnte. Der Gegensatz war nicht von Anfang an ein absoluter, er ist es sogar bis heute noch nicht. Bei niedern Metazoen, wie bei den Polypen, ist den somatischen Zellen das Vermögen der Fortpflanzung in so hohem Grade zu eigen geblieben, dass eine kleine Anzahl von ihnen im Stande ist, sich zum ganzen Organismus zu completiren, ja dass auch ohne Verletzung durch sog. Knospung neue Individuen gebildet werden können. Es ist ja auch bekannt, dass bei vielen weit höheren Thieren noch ein hohes Regenerationsvermögen erhalten geblieben ist, dass der Salamander den abgeschnittenen Schwanz, oder Fuss neu bildet, die Schnecke die abgeschnittenen Fühler und Augen u. s. w.

Die beiden Zellgruppen des Metazoen-Körpers trennten sich aber immer schärfer von einander, je mehr die Komplikation des Baues sich steigerte. Sehr bald überwogen die somatischen Zellen sehr bedeutend an Masse über die propagatorischen und gliederten sich immer mehr und mehr nach dem Princip der Arbeitstheilung in immer schärfer gesonderte, specifische Gewebsgruppen. Je mehr dies geschah, um so mehr ging ihnen die Fähigkeit verloren, grössere Stücke des Organismus zu reproduciren, um so mehr also concentrirte sich das Vermögen der Fortpflanzung des Gesamt-Individuums in den propagatorischen Zellen.

Daraus folgt aber durchaus nicht, dass den somatischen Zellen die Fähigkeit unbegrenzter Zellfortpflanzung hätte verloren gehen müssen, sie hätte sich nur,

nach den Gesetzen der Erbllichkeit, auf die Hervorbringung ihres Gleichen, d. h. derselben, specifisch differenzirten Gewebszellen beschränkt halten müssen.

Wenn uns nun aber die Thatsache des normalen Todes zu lehren scheint, dass sie ihnen dennoch verloren gegangen ist, so kann der Grund dazu nur ausserhalb des Organismus gesucht werden, d. h. in den äussern Lebensbedingungen und wir haben ja gesehen, dass sich der Tod als Anpassungserscheinung sehr wohl begreifen lässt. Den Propagationszellen konnte die Fähigkeit unbegrenzter Vermehrung nicht verloren gehen, andernfalls würde ein Erlöschen der betreffenden Art eingetreten sein, dass sie aber den somatischen Zellen mehr und mehr entzogen wurde, dass sie schliesslich auf eine bestimmte, wenn auch sehr grosse Zahl von Zellgenerationen beschränkt wurde, erklärt sich aus der Unmöglichkeit, das Individuum vor Unfällen absolut zu schützen, und der daraus resultirenden Hinfälligkeit desselben. Bei einzelligen Thieren war es nicht möglich, den normalen Tod einzurichten, weil Individuum und Fortpflanzungszelle noch ein und dasselbe waren, bei den vielzelligen Organismen trennten sich somatische und Propagationszellen, der Tod wurde möglich und wir sehen, dass er auch eingerichtet wurde.

Ich habe versucht, den Tod auf eine beschränkte Vermehrungsfähigkeit der somatischen Zellen zurückzuführen und davon gesprochen, dass dieselbe auf eine bestimmte Anzahl von Generationen normirt zu denken sei für jedes Organ und für jedes Gewebe des Körpers.

Sie werden nicht von mir zu hören verlangen, auf welchen feinsten molekularen und chemischen Eigenschaften der Zelle die Dauer ihrer Fortpflanzungsfähigkeit beruhe; das hiesse nichts Anderes, als die Lösung der Erblchkeitsfrage von mir verlangen, an der wohl noch manche Generation von Naturforschern zu arbeiten haben wird. Kann man doch heute noch kaum wagen, auch nur den Versuch einer wirklichen Erklärung der Vererbung anzutreten. Aber Sie können von mir allerdings den Nachweis verlangen, dass überhaupt der Modus und die Quantität der Fortpflanzung in der specifischen Natur der Zelle selbst begründet ist und keineswegs etwa bloß von ihrer Ernährung abhängt.

Virchow hat in seiner Cellularpathologie schon betont, dass die Zelle nicht nur ernährt wird, sondern dass sie sich aktiv ernährt. Nun! wenn es also von innern Zuständen der Zelle abhängt, ob sie dargebotene Nahrung aufnimmt, so muss es auch denkbar sein, dass innere Zustände vorkommen, durch welche sie verhindert wird, noch ferner Nahrung aufzunehmen und damit auch sich noch ferner durch Theilung zu vermehren.

Die moderne Embryologie gibt uns in der Eifurchung und in den auf sie folgenden Entwicklungserscheinungen zahlreiche Beispiele davon an die Hand, dass in den Zellen selbst der Grund ihrer Fortpflanzungsweise liegt. Warum theilt sich bei der Furchung gewisser Eier die eine Furchungshälfte noch einmal so rasch, als die andere, warum vermehren sich die Zellen des Ektoderm's oft so viel schneller, als die des Ento-

derm's, warum ist nicht nur das Tempo, sondern auch die Zahl der Zellen — soweit wir sie überhaupt verfolgen können — eine fest bestimmte? warum findet an jeder Parthie des Keims die Zellvermehrung in eigenthümlicher Stärke und Schnelligkeit statt, so dass grade solche Vorsprünge, Falten, Einstülpungen u. s. w. gebildet werden, wie sie zur Anlage der Organe, zur Differenzirung der Gewebe, schliesslich zum Aufbau des Embryo führen? Hier kann kein Zweifel sein, dass der Grund aller dieser Erscheinungen im Innern der Zellen selbst liegt, dass in der Eizelle selbst und in allen ihren Abkömmlingen die Tendenz zu ganz bestimmter, ich möchte sagen specifischer Art und Stärke der Vermehrung liegt. Und was hätten wir für einen Grund, diese anererbte Tendenz nur bis zur Herstellung des Embryo wirksam zu glauben? warum sollte sie in den Zellen des jungen Thiers und später des reifen nicht ebenso vorhanden sein? Geben uns doch die Erscheinungen der Vererbung, die bis in das späte Alter hinaufreichen, Zeugniss genug dafür, dass eine solche Tendenz zu specifischer Zellvermehrung auch dann noch immer maassgebend ist für die Gestaltung des Organismus.

Nur eine Consequenz aber von dieser Anschauung ist es, wenn man auch das Ende der in den Geweben residirenden Fortpflanzungstendenzen wesentlich auf innere Gründe bezieht, wenn man in dem normalen Tod des Organismus das von vornherein normirte, weil anererbte Ende des Zelltheilungs-

processes sieht, dessen Anfang die Furchung gewesen ist.

Gestatten Sie mir hier noch einen Vergleich zu ziehen! Der Organismus ist nicht nur der Zeit nach begrenzt, sondern auch dem Raum nach; er lebt nicht nur bloß eine bestimmte Zeit lang, sondern er erreicht auch nur eine bestimmte Grösse. Viele Thiere sind lange vor ihrem natürlichen Ende ausgewachsen, und wenn man auch von manchen Fischen, Reptilien und niedern Thieren sagt, sie wüchsen, solange sie lebten, so ist darunter doch so wenig zu verstehen, dass sie ewig wachsen, als dass sie ewig leben könnten. Es ist überall eine Maximal-Grösse gesetzt, welche erfahrungsgemäss nicht überschritten wird; die Mücke erreicht niemals die Grösse des Elefanten, und der Elefant niemals die Grösse des Walfisches.

Worauf beruht dies? stellt sich etwa ein äusseres Hemmniss dem weitem Wachsthum entgegen? Gewiss nicht! Oder ein inneres?

Sie werden mir vielleicht darauf mit den gesetzmässigen Beziehungen zwischen Flächen- und Massenzwachsthum antworten und es ist ja nicht zu läugnen, dass diese Verhältnisse in der That maassgebend sind für die Normirung der Körpergrösse. Ein Käfer kann nicht in der Grösse des Elefanten ausgeführt werden, weil er so nicht lebensfähig sein würde; allein ist dies der Grund, warum ein bestimmtes Individuum von Käfer die übliche Grösse seiner Art nicht überschreitet? Probirt gewissermaassen jedes Individuum erst, wieweit es wachsen darf, damit seine Verdauungsflächen noch hinreichend

resorbiren können zur Ernährung seiner Masse? oder hört es auf zu wachsen, weil seine Zellen in Folge der erreichten Grösse nicht mehr stark genug ernährt werden können? Die gelegentlich unter den Menschen vorkommenden Riesen beweisen, dass der Bauplan des Menschen auch in grösserem Maassstab, als dem gewöhnlichen ausführbar ist. Hinge überhaupt die Körpergrösse in erheblichem Betrag von der Ernährung ab, so müsste man ja Riesen und Zwerge künstlich machen können. Wir wissen aber im Gegentheil, dass die Körpergrösse sich sehr deutlich in den Familien forterbt, somit hauptsächlich auf Vererbung beruht beim einzelnen Individuum, nicht auf Ernährung.

Alles deutet darauf hin, dass die Grösse des Individuums im Wesentlichen schon von vornherein bestimmt ist, dass sie schon in der Eizelle *potentia* enthalten ist, aus der das Individuum sich entwickelt.

Da wir nun ferner wissen, dass das Wachsthum des Thiers nur in geringem Grad auf dem Wachsthum der einzelnen Zelle, zumeist aber auf der Vermehrung der Zellen beruht, worauf anders könnte die Begrenzung des Wachsthums bezogen werden, als auf eine Normirung der Zellvermehrung nach Zahl und Tempo? Wie wollte man es anders erklären, dass das Thier aufhört zu wachsen, lange ehe es das physiologisch mögliche Maximum seiner Art erreicht hat und ohne dass zugleich seine Lebensenergie im Ganzen abnimmt?

In vielen Fällen wenigstens folgt die höchste physische Leistung, die Fortpflanzung, dem Grössenwachs-

thum erst nach, ein Umstand, der schon Johannes Müller bewogen hat, die Hypothese zur Erklärung des normalen Todes zurückzuweisen, welche besagt „dass die unorganischen Einwirkungen das Leben allmählig aufreiben“. Wäre dies der Fall, so meint er, „dann müsste die organische Kraft vom Anfang eines Wesens an schon abzunehmen anfangen“ — was sich doch nicht so verhält*).

Wenn nun aber weiter gefragt wird, wie kommt die Eizelle dazu, grade auf die Hervorbringung einer bestimmten — wenn auch in weiten Grenzen schwankenden — Zahl von Zellgenerationen normirt zu sein, so kann jetzt auf das Verhältniss der Fläche zur Masse, kurz auf die physiologischen Zweckmässigkeiten-Verhältnisse verwiesen werden. Daraus dass eine bestimmte Grösse für die Ausführung eines bestimmten Bauplans am günstigsten war, ergab sich ein Selectionsprocess, der für jede Art zur Feststellung einer in weitem oder engeren Grenzen schwankenden Durchschnittsgrösse führte. Diese vererbt sich nun von Geschlecht auf Geschlecht, und die einmal festgestellte Norm liegt schon im Keim eines jeden Individuums.

Wenn sich dies nun so verhält — und ich glaube fast, dass nichts Wesentliches dagegen eingewandt werden kann —, so haben wir in der räumlichen Beschränkung des Individuums genau den analogen Vorgang vor uns, wie ich ihn der zeitlichen Begrenzung zu Grunde

*) Johannes Müller, Physiologie, Bd. I, p. 31. Berlin 1840.

legte, ja die letztere, die Lebensdauer, beruht sogar auf derselben Zellenwucherung, deren stürmischer Anfang zur Erreichung der Körpergrösse führte, die sich aber dann in mässigerem Tempo noch weiter fortsetzt. Auch im ausgewachsenen Thier geht die Zellfortpflanzung noch fort, aber sie übersteigt nicht mehr den Abgang an Zellen, sondern bildet zuerst eine Zeit lang noch den vollen Ersatz für dieselbe, um dann noch weiter herabzusinken. Der Abgang wird nun nicht mehr genügend ersetzt, die Gewebe funktionieren mangelhaft, der Tod bereitet sich vor und tritt endlich von einem der drei grossen sog. Atria mortis her ein.

Ich gebe natürlich vollständig zu, dass die tatsächliche Basis für diese Hypothese noch fehlt; es ist eine reine Annahme, dass die Altersveränderungen der Gewebe auf einem mangelnden Zellersatz beruhen, aber man wird zugeben, dass diese Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnt durch die Möglichkeit, die räumliche und zeitliche Begrenzung des Organismus aus einem Princip abzuleiten. Jedenfalls wird man nicht sagen können, die der Eizelle zugeschriebene Fähigkeit einer nach Zahl und Rhythmus normirten Zellfortpflanzung sei eine willkürliche Annahme. Die gleiche Durchschnittsgrösse einer Art beweist ihre Richtigkeit.

Ich habe bisher fast nur von Thieren gesprochen, kaum noch von Pflanzen. Ich würde es auch wohl dabei haben bewenden lassen müssen, wenn nicht zufällig grade jetzt eine Abhandlung von Hildebrand erschienen wäre, welche — wohl zum ersten Male — die

Lebensdauer der Pflanzen einer genauen Untersuchung unterzieht.

Das Hauptresultat, zu welchem der Verfasser gelangt ist, stimmt sehr gut zu den Ansichten, welche ich mir erlaubte, Ihnen heute darzulegen. Hildebrand zeigt nämlich, dass auch bei den Pflanzen die Lebensdauer keine unveränderliche Grösse ist, dass sie auch hier durch die Lebensbedingungen erheblich verändert werden kann. Er zeigt, dass im Laufe der Zeiten und unter veränderten Lebensbedingungen eine einjährige Pflanze zur perrnirenden oder vieljährigen werden kann und umgekehrt eine mehrjährige zur einjährigen. Die äussern Momente, welche die Dauer beeinflussen, sind aber hier wesentlich andre, wie sich nicht anders erwarten lässt, wenn man die ganz verschiedenen Existenzbedingungen von Pflanzen und Thieren erwägt. Während bei der Lebensdauer des Thiers die Zerstörung des reifen Individuums eine wesentliche Rolle spielt, sind die Pflanzen, wenn sie überhaupt einmal emporgewachsen sind, in ihrer Existenz ziemlich gesichert, ihre Hauptzerstörungsperiode fällt in ihre erste Jugend und hat somit wohl auf den Grad ihrer Fruchtbarkeit, nicht aber auf die Lebensdauer direkten Einfluss. Hier wirken mehr die klimatischen Verhältnisse, hauptsächlich der periodische Wechsel von Sommer und Winter, oder von Dürre und fruchtbarer Regenzeit entscheidend.

Leider gestattet die Zeit nicht, die interessanten Resultate Hildebrand's specieller darzulegen und diesen Vergleich näher durchzuführen.

Gemeinsam ist jedenfalls Pflanzen wie Thieren die

Abhängigkeit der Lebensdauer von den äussern Existenzbedingungen, gemeinsam ist ihnen, dass nur die höheren, die vielzelligen Formen mit ausgebildeter Arbeitstheilung den Keim des Todes in sich tragen, während die niedern, einzelligen Organismen noch potentia unsterblich und ewig sind; gemeinsam ist aber auch allen höheren Organismen der unsterbliche Kern der Propagationszellen, der freilich nur einen schwachen Trost dafür gewährt, dass das, was sich als Individuum fühlt, untergeht. Mit Recht spricht daher Johannes Müller in dem am Anfang meines Vortrags citirten Ausspruch nur von einem „Schein von Unsterblichkeit“, mit welchem ein Individuum sich in das folgende fortsetzt. Was übrig bleibt, was Dauer hat, ist hier nicht das Individuum selbst, nicht der Zellkomplex, der sich als Ich fühlt und vorstellt, sondern eine seinem Bewusstsein fremde Individualität niederer Ordnung, eine einzelne, von ihm losgelöste Zelle.

Ich könnte hier schliessen, wenn ich mich nicht gern noch mit wenigen Worten vor einem Missverständniss schützen möchte.

Ich habe wiederholt von einer ewigen Dauer gesprochen, einerseits der einzelligen Organismen, andererseits der Propagationszellen. Ich habe damit zunächst nur eine unserm menschlichen Auge unendlich erscheinende Dauer bezeichnen wollen. Es sollte damit der Frage nach dem tellurischen oder kosmischen Ursprung des irdischen Lebens nicht vorgegriffen werden. Von der Entscheidung dieser Frage aber würde es offenbar abhängen, ob wir die Fortpflanzungsfähigkeit

jener Zellen als wirklich ewig, oder nur als ungeheuer lang anzusehen haben, denn nur, was anfangslos ist, kann und muss auch endlos sein.

Die Annahme eines kosmischen Ursprungs hat nur dann Sinn, wenn man damit die Urzeugung überhaupt beseitigen zu können glaubt; eine blossе Verschiebung derselben auf irgend einen fernen Weltkörper würde unsre Einsicht nicht fördern. Man muss sich dann schon zu dem Satz: *omne vivum e vivo* entschliessen, zu der Vorstellung, dass Leben nur vom Leben kommt und von jeher gekommen ist, dass die organischen Körper ewig sind, wie die Materie überhaupt.

Die Erfahrung ist bis jetzt ausser Stande, hier zu entscheiden; weder wissen wir, ob Urzeugung den Anfang des Lebens auf der Erde bildete, noch haben wir irgend einen direkten Anhalt dafür, ob der Entwicklungsprocess der Lebewelt auf der Erde sein Ende in sich selbst trägt, oder ob ihm nur durch äussere Gewalt dereinst ein Halt geboten werden wird.

Ich bekenne, dass für mich die Urzeugung trotz aller Misserfolge, sie zu erweisen, immer noch ein logisches Postulat ist. Das Organische, als eine ewige Substanz, dem Unorganischen als einer gleichfalls ewigen Substanz an die Seite gestellt ist mir eine undenkbare Vorstellung und zwar deshalb, weil das Organische fortwährend ohne Rest in das Unorganische aufgeht. Wenn nur das Ewige, Unzerstörbare auch anfangslos ist, dann muss das Nichtewige, Zerstörbare einen Anfang gehabt haben. Nun ist aber das Organische gewiss nicht ewig und unzerstörbar in dem absoluten

Sinn, in welchem wir behaupten, dass die Materie ewig und unzerstörbar sei. Vielmehr können wir nach Willkür jedes organische Wesen tödten und zu unorganischer Masse auflösen. Es ist das keineswegs dasselbe, als wenn wir einem Stück Kreide ein Ende dadurch bereiten, dass wir es mit Schwefelsäure übergiessen; hier ändert sich nur die Form, die unorganische Materie bleibt; wenn wir einen Wurm mit Schwefelsäure übergiessen, oder einen Eichbaum verbrennen, so verwandeln sie sich nicht in ein andres Thier oder eine andre Pflanze, sondern sie verschwinden gänzlich als organische Wesen und lösen sich auf in unorganische Bestandtheile. Was aber gänzlich in unorganische Materie aufgehen kann, das muss auch aus ihr herkommen, muss seine endliche Wurzel in ihr haben. Das Organische könnte — so scheint mir — nur dann als ein Ewiges gelten, wenn es zwar wohl in seiner aktuellen Gestalt, nicht aber in seinem Wesen als Organisches zerstört werden könnte. Daraus würde folgen, dass das Organische einmal entstanden sein muss und weiter, dass es auch dereinst ein Ende haben wird. Danach müssten wir den einzelligen Organismen und den Propagations-Zellen der Metazoen und Metaphyten ewige Dauer der Fortpflanzungsfähigkeit im eigentlichen Sinn des Wortes absprechen, wenn wir ihnen auch — nach unserm Maassstab gemessen — eine ungeheuer lange Dauer zugestehen dürfen.

Doch wer will sagen, er habe in diesen schwierigen, letzten Fragen das Richtige getroffen? und wenn es selbst so wäre, wer könnte glauben, damit das Räthsel des Lebens gelöst zu haben? Stände es fest, dass einst

Urzeugung stattgefunden haben muss, so stellte sich sofort die neue Frage ein, wie war sie möglich? wie ist es zu denken, dass die uns todt scheinende unorganische Materie zu den wunderbaren Combinationen des lebenden Protoplasmas zusammentrat, zu jenem geheimnissvollen Stoff, der Fremdes aufnehmen und in seine eigne Substanz umwandeln, der wachsen und sich vermehren kann?

So stossen wir denn — wie auf allen Gebieten menschlicher Forschung — so auch bei der Frage nach Leben und Tod zuletzt auf Probleme, die uns für jetzt wenigstens noch unlösbar gegenüberstehen. Doch nicht der Besitz der vollen Wahrheit, sondern das Forschen nach ihr ist unser Theil, befriedigt, erfüllt unser Leben, ja beseligt.





ANHANG.
ZUSÄTZE UND NACHWEISE.



1. Lebensdauer der Vögel.

Hierüber ist weniger Sicheres bekannt, als man glauben sollte, wenn man die Menge von Ornithologen, ornithologischen Vereinen und Zeitschriften in Betracht zieht. Allerdings war es für mich unmöglich und auch für meinen Zweck unnöthig, alle Notizen, die darüber hier und da zerstreut vorhanden sein mögen, aufzusuchen und es gibt deren gewiss noch viele, die mir unbekannt geblieben sind; aber eine Zusammenstellung der bekannten und sicheren Beobachtungen scheint noch zu fehlen und so darf es vielleicht als ein kleiner Anfang dazu betrachtet werden, wenn ich die wenigen Daten, welche mir zugänglich waren, hier folgen lasse:

Die kleineren Singvögel leben 8—18 Jahre und zwar die Nachtigall in Gefangenschaft höchstens 8 Jahre (nach Andern auch länger), die Amsel in Gefangenschaft 12 Jahre, im Freien Beide länger. Eine „Bastardnachtigall nistete 9 Jahre nacheinander in demselben Garten“ (Naumann, Vögel Deutschlands p. 76).

Kanarienvögel halten in Gefangenschaft 12—15 Jahre aus (Naumann p. 76).

Raben sollen in Gefangenschaft gegen 100 Jahre ausgedauert haben (Naumann Bd. I, p. 125).

Elstern halten 20 Jahre in Gefangenschaft aus, leben im Freien „ohne Zweifel“ viel länger (l. c. p. 346).

Papageyen „wurden in Gefangenschaft 100 Jahre alt und darüber“ (l. c. p. 125).

Der Kukuk; das im Text angeführte Beispiel, in welchem ein Exemplar 32 Jahre lang beobachtet wurde, findet sich bei Naumann p. 76.

Das Haushuhn lebt 10—20 Jahre, der Goldfasan 15 Jahre, der Truthahn 16 Jahre (Oken, Naturgeschichte, Vögel p. 387).

Die Taube lebt 10 Jahre (ebendasselbst).

Der Steinadler; „im Jahr 1719 starb in Wien ein solcher, der 104 Jahre vorher gefangen worden war“ (Brehm, Leben der Vögel p. 72).

Ein Falke (die Art ist nicht angegeben) soll 162 Jahre alt geworden sein (Knauer, siehe: „Der Naturhistoriker“ Wien, Jahrgang 1880).

Ein weissköpfiger Geyer, der 1706 gefangen worden war, starb in der Menagerie zu Wien (Schönbrunn) im Jahr 1824, lebte also 118 Jahre in Gefangenschaft (ebendasselbst).

Das Beispiel vom Lämmergeyer, welches im Text angeführt ist, steht bei „Schinz“ Vögel der Schweiz p. 196.

Die Saatgans; nach Naumann (l. c. p. 127) „muss sie 100 Jahre alt werden und darüber“ (wirkliche Beweise dafür fehlen aber noch); in Gefangenschaft wurde eine, die angeschossen war, 17 Jahre lang gehalten.

Schwäne „sollen 300 Jahre gelebt haben“ (?) (Naumann l. c. p. 127).

Es leuchtet ein, dass Beobachtungen über die Lebensdauer der Vögel im Freien nur selten gemacht werden können, ja meistens Glücksfälle sind, die nicht provocirt wer-

den können; um so mehr wäre es zu wünschen, dass alle derartigen Fälle gesammelt würden.

Nachdem indessen einmal die Bedeutung des langen Lebens für die Vögel klar gelegt ist, als eine Compensation ihrer geringen Fruchtbarkeit und der enormen Zerstörung ihrer Brut, wird man auch, ohne die Lebensdauer einer Art direkt beobachtet zu haben, dieselbe ungefähr wenigstens erschliessen können, wenn man die Fruchtbarkeit der Art und ihre Zerstörungsziffer kennt; in Bezug auf letztere kann freilich auch meist nur eine ganz ungefähre Schätzung stattfinden.

Wenn man z. B. hört, welch kolossale Massen von Meer-vögeln auf den Felseninseln und Klippen der nördlichen Meere im Sommer brüten, und zugleich weiss, dass fast alle diese Vögel jährlich nur ein, höchstens zwei Eier legen und einer sehr starken Zerstörung ihrer Brut ausgesetzt sind, so ist man zu dem Schluss berechtigt, dass dieselben ein sehr langes Leben besitzen, also sehr oft das Brutgeschäft wiederholen können. Denn ihre Zahl vermindert sich nicht; Jahr für Jahr bedecken unschätzbare Mengen dieser Vögel die Felswände von unten bis oben, Millionenweise sitzen sie dort zusammen und erheben sich, wenn aufgeschreckt, gleich einer enormen dichten Wolke in die Luft. Selbst an solchen Stellen, welche alljährlich vom Menschen ausgebeutet werden, scheint ihre Zahl nicht merklich abzunehmen, vorausgesetzt, dass die Vögel dadurch nicht allzu-sehr beunruhigt und dadurch veranlasst werden, andere Brut-plätze aufzusuchen. Auf der kleinen schottischen Insel St. Kilda werden alljährlich über 20,000 Junge und eine Unzahl von Eiern des grossen Tölpels (*Sula*) vom Menschen gesammelt und obgleich dieser Vogel nur 1 Ei jährlich legt und 4 Jahre braucht, um heranzuwachsen, so vermindert

sich seine Zahl dort dennoch nicht¹⁾. „Von den Brutplätzen der Insel Sylt werden alljährlich etwa 30,000 Möven- und 20,000 Seeschwalbeneier ausgeführt“²⁾, und es scheint, dass auch hier bei „planmässigem“, ein Vertreiben der Vögel vermeidendem Einsammeln keine Verminderung derselben bisher eingetreten ist.

Die Zerstörung der Brut bei den hochnordischen Vögeln geht übrigens durchaus nicht bloß vom Menschen aus, sondern von den verschiedensten Raubthieren, Säugethieren, wie Vögeln; ja die Masse der sich auf den Klippen drängenden Vögel bringt allein schon vielen Jungen und Eiern den Untergang, indem sie vom Felsen hinabgedrängt werden; nach Brehm ist der Fuss eines solchen Vogelbergs stets „mit Blut und Leichen bedeckt“.

Solche Vögel müssen also ein hohes Alter erreichen, sonst wären sie längst ausgestorben; das Minimum von Lebensdauer, welches die Art zu ihrer Erhaltung fordert, ist ein hohes.

2. Lebensdauer der Säugethiere.

Die im Text enthaltenen Angaben hierüber sind verschiedenen Quellen entnommen, theils Giebel's „Säugethieren“, theils Oken's Naturgeschichte, theils Brehm's „Illustriertes Thierleben“ und einem Aufsatz von Knauer im „Naturhistoriker“, Wien 1880.

3. Lebensdauer der reifen Insekten.

Was mir darüber an sicheren Daten bekannt ist, folgt hier in kurzer Zusammenstellung. Ich sehe dabei natürlich ganz ab von der scheinbaren Verlängerung des Imago-

1) Oken, Naturgeschichte, Stuttgart 1837, Bd. IV, Abth. 1.

2) Brehm, Leben der Vögel, p. 278.

Lebens durch Winterschlaf. Es gibt fast in allen Insekten-Ordnungen Arten, welche im Herbst ausschlüpfen, aber erst im nächsten Frühjahr sich fortpflanzen. Diese Zeit der Ueberwinterung kann nicht als eigentliches Leben gerechnet werden; entweder ist dasselbe hier durch Gefrieren des Thieres momentan ganz aufgehoben (Anabiose Preyer)¹⁾, oder es ist doch nur eine *vita minima* mit Herabsetzung des Stoffwechsels auf das äusserste Minimum.

Das Folgende macht durchaus nicht den Anspruch, Alles oder auch nur das Meiste von dem zu enthalten, was in der ungeheuern entomologischen Litteratur zerstreut zu finden sein könnte und noch viel weniger Alles, was einzelne Entomologen darüber privatim wissen; es kann deshalb nur als ein erster Versuch betrachtet werden, als ein Kern, um den sich die Hauptmasse von Thatsachen erst später ansammeln soll. Ueber die Larvendauer ist es nicht nöthig, specielle Angaben anzuführen, da hierüber in allen entomologischen Werken viele und genaue Beobachtungen niedergelegt sind.

I. Orthopteren.

Gryllotalpa. Die Eier werden im Juni oder Juli gelegt, nach 2—3 Wochen schlüpfen die Jungen aus, überwintern und sind im Mai oder Juni geschlechtsreif. „Wenn das Weibchen seine Eier gelegt hat, fällt sein Leib zusammen und seine Lebenszeit erstreckt sich dann nicht mehr viel über einen Monat.“ — „Nachdem aber dergleichen Weiblein älter oder jünger sind, nachdem bleiben sie auch länger am Leben und daher werden einige derselben auch noch im Herbst gefunden“ (Rösel, Insektenbelustigungen,

1) „Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme“, Populäre Vorträge, Berlin 1880; siehe den „Anhang“.

Bd. II, p. 92). Rös el glaubt, dass das Weibchen die Eier bis zum Ausschlüpfen bewache, woraus sich dann allerdings sein Ueberleben der Eiablage um einen Monat sehr gut erklärte. Ob die Männchen früher sterben, wird nirgends erwähnt.

Gryllus campestris, ist im Mai reif und singt von Juni bis in den Oktober, „wo sie sämtlich sterben“ (Oken, Naturgeschichte, Bd. II, Abth. 3, p. 1527). Schwerlich leben die einzelnen Individuen während des ganzen Sommers, wahrscheinlich greifen hier, wie bei *Gryllotalpa*, die Lebenszeiten der früher und später reifenden Individuen übereinander.

Locusta viridissima und *verrucivora* wird Ende August reif, legt in der ersten Hälfte des September die Eier in die Erde und stirbt dann. Wahrscheinlich lebt das einzelne Weibchen im reifen Zustand nicht über vier Wochen. Ob die Männchen bei dieser und andern Locustiden kürzer leben, ist nicht bekannt.

Locusta cantans fand ich zahlreich von Anfang bis gegen Ende September; die gefangenen starben nach der Eiablage; wahrscheinlich leben die Männchen kürzer, da sie gegen und nach Mitte September sehr viel seltner sind, als die Weibchen.

Acridium migratorium, „nach dem Legen sterben sie“ (Oken, Naturgeschichte).

Termes, die Männchen leben wahrscheinlich nur kurz, doch fehlen noch Versuche darüber, die Weibchen „scheinen mitunter 4—5 Jahre zu leben“, wie ich einer brieflichen Mittheilung von Herrn Dr. Hagen in Cambridge Mass. entnehme.

Ephemeriden. Ueber *Ephemera vulgata* sagt Rös el (Insektenbelustigungen Bd. II, der Wasserinsekten 2^{te} Klasse, p. 60 u. f.): „Ihr Flug fängt mit Untergang der Sonne an

und endigt sich noch vor Mitternacht, wann der Thau zu steigen anfängt.“ — „Die Paarung geschieht meist Nachts und dauert nur kurz. Sobald diese Insekten ausgeschlüpft sind (Nachmittags oder Abends), so sieht man sie zu Tausenden fliegen; sie paaren sich sogleich und sind des andern Tages alle todt. Doch währt ihr Ausschließen mehrere Tage, so dass, wenn der gestrige Schwarm todt ist, man heute gegen Abend einen neuen aus dem Wasser kommen sieht.“ — „Sie lassen ihre Eier nicht nur ins Wasser fallen, sondern wo sie sich hinsetzen, Bäume, Busch, Erde. Vögel, Forellen und alle Fische stellen ihnen nach.“

Herr Dr. Hagen schreibt mir:

„Nur bei einigen Arten ist das Leben so kurz; so bei *Palingenia*, wo die Weibchen nicht einmal die Häutung der Subimago abwarten, — ich denke, es ist noch nie eine Imago gesehen worden. Das Imago-Männchen, oft noch mit halber Subimago-Haut, begattet das Subimago-Weibchen und sofort wird der Inhalt beider Ovarien ausgestossen und das Leben ist zu Ende; es ist wohl möglich, dass die Geburt sogar durch Ruptur der Bauchsegmente erfolgt.

Libellula. „Alle Libellen leben als Imago Wochen lang und sind nicht gleich, sondern erst nach einigen Tagen begattungsfähig.“

Lepisma saccharina; ein Individuum lebte 2 Jahre lang in einer Pillenschachtel, ob von *Lycopodium*-Staub oder ganz ohne Nahrung? ¹⁾

II. Neuropteren.

Phryganiden „leben im Imago-Zustand — wahrscheinlich, ohne Nahrung zu sich zu nehmen — gewiss eine Woche, wenn nicht mehr“ (briefliche Mittheilung von

1) Entomolog. Mag. Vol. I, p. 527. (1833.)

Hrn. Dr. Hagen). *Phryganea grandis* enthält nach neuesten Untersuchungen¹⁾ niemals Nahrung im Darm, meist Luft, so dass der vordere Theil des Chylusmagens ganz aufgebläht davon ist.

III. Strepsipteren.

Die Larve braucht zu ihrer Entwicklung etwas weniger Zeit, als die Bienenlarve, in die sie sich eingehohlet hat; Puppendauer 8—10 Tage. Die heftig umherflatternden Männchen leben nur 2—3 Stunden, die Weibchen jedenfalls mehrere Tage; möglicherweise lassen sie sogar die Begattung erst zu, wenn sie 3—5 Tage alt sind; die lebendig gebärenden Weibchen scheinen nur ein Mal Junge zu produciren und dann abzusterben; bekanntlich steht es noch nicht fest, ob sie sich etwa auch durch Parthenogenese fortpflanzen. (Siehe v. Siebold, Ueber Paedogenesis der Strepsipteren, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Tom. XX. 1870).

IV. Hemipteren.

Aphis; Bonnet (Observations sur les Pucerons, Paris 1745) hielt ein parthenogenetisches Weibchen von *Aphis evonymi* von Geburt an 31 Tage, während welcher es 95 Junge hervorbrachte; Gleichen hielt parthenogenetische Weibchen von *Aphis mali* 15—23 Tage lang.

Aphis foliorum ulmi.

Die Stammutter einer Kolonie, die im Mai aus dem überwinterten Ei schlüpft, ist Ende Juli 2''' lang, lebt also mindestens 2 $\frac{1}{2}$ Monate. (De Geer, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten, 1783. III, p. 53.)

Phylloxera vastatrix; die Männchen sind blos „ephemere Geschlechtsorganismen, es fehlt ihnen Rüssel und

1) Imhof, Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima*. Inaug. Diss. Aarau 1881.

Darm und sie sterben sofort nach der Befruchtung der Weibchen.

Pemphigus terebinthi, sowohl männliche, als weibliche Geschlechtsthiere sind flügellos und ohne Rüssel, können keine Nahrung aufnehmen und leben in Folge dessen nur ganz kurz, viel kürzer als die parthenogenetischen Weibchen derselben Art. (Derbès, Note sur les aphides du pistachier térébinthe, Ann. scienc. nat. Tom. XVII, 1872.)

Cicaden; trotzdem viele ausführliche Beschreibungen der Lebensgeschichte der Cikaden aus dem vorigen und vorletzten Jahrhundert existiren, konnte ich doch nur über eine Art einigermaassen bestimmte Angaben über die Lebensdauer des reifen Insektes finden. P. Kalm sagt von der nordamerikanischen *Cicada septemdecim*, die zuweilen in ungeheuren Massen auftritt, dass „nach 6 Wochen alle verschwunden waren“ und Hildreth gibt die Lebensdauer der Weibchen auf 20—25 Tage an. Dies stimmt auch ganz wohl damit, dass die Cikaden mehrere Hundert Eier (Hildreth gibt an: 1000) ablegen, von denen je 16—20 in einen ins Holz gebohrten Kanal geschoben werden; die Weibchen brauchen also Zeit zur Eiablage. (Oken, Naturgeschichte, 2^{ter} Bd. 3^{te} Abtheilung p. 1588 u. f.)

Acanthia lectularia; über die Bettwanze liegen keine Beobachtungen vor, aus welchen die normale Lebensdauer zu entnehmen wäre; dagegen mancherlei Angaben, welche zeigen, dass sie ungemein lebenszäh sind, wie es für Parasiten wünschenswerth ist, deren Nahrungsaufnahme und dadurch auch deren Wachsthum und Fortpflanzung den grössten Unregelmässigkeiten ausgesetzt ist. Sie können unglaublich lange hungern und die höchsten Kältegrade ertragen. Leunis (Zoologie p. 659) erzählt von einem in eine Schachtel eingesperrten und dort vergessenen Weibchen,

welches nach 6 Monaten Hungerns nicht nur noch lebte, sondern sogar von einem Kranz ebenfalls lebender Jungen umgeben war. Göze fand Wanzen in den Vorhängen eines alten, 6 Jahre lang nicht benutzten Bettes; „sie sahen aber aus, wie weisses Papier“; ich habe selbst einen ähnlichen Fall beobachtet; die ausgehungerten Thiere waren ganz durchsichtig. De Geer stellte Wanzen in dem kalten Winter 1772 (bis — 33° C.) in ein ungeheiztes Zimmer; sie brachten den ganzen Winter in Erstarrung zu, lebten aber dennoch im Mai wieder auf. (De Geer Bd. III, p. 195 und Oken, Naturgeschichte, 2. Bd. 3. Abth. p. 1613.)

V. Dipteren.

Pulex irritans; vom Floh sagt Oken (Naturgesch. Bd. 2, Abth. 2, p. 759): „sind die Eier gelegt, so erfolgt der Tod nach 2 oder 3 Tagen, wenn man sie auch gleich Blut saugen lässt“. Wie lange der Floh lebt vom Ausschlüpfen aus der Puppe bis zur Begattung resp. Eiablage, ist nicht angegeben.

Sarcophaga carnaria, die weibliche Fliege, stirbt 10—12 Stunden nach dem Ausschlüpfen der lebendiggeborenen Jungen; die Zeit vom Ausschlüpfen aus der Puppe bis zur Geburt der Jungen wird nicht angegeben. (Oken nach Réaumur Mém. p. s. à l'hist. Insectes. Paris 1740—48. IV.)

Musca domestica, die gemeine Stubenfliege, beginnt mit der Eiablage im Sommer 8 Tage nach dem Ausschlüpfen; sie legen mehrmals. (v. Gleichen, Geschichte der gemeinen Stubenfliege, Nürnberg 1764.)

Eristalis tenax. Diese grosse Fliege lebt bekanntlich als Larve in Mistjauche und wurde schon von Réaumur als Rattenschwanzlarve beschrieben und abgebil-

det. Ich hielt ein kürzlich ausgeschlüpftes Weibchen vom 30. August bis zum 4. Oktober in einem geräumigen mit Gaze verschlossenen Glase. Das Thier lernte sich sehr bald in seinem Gefängniss geschickt umher bewegen, ohne Fluchtversuche zu machen; es summte lustig in Spiraltouren umher und nährte sich reichlich von dem dargebotenen Zuckerwasser. Vom 12. September an aber schwärmte es nicht mehr umher, sondern flog nur, wenn es aufgescheucht wurde kurze Strecken weit. Ich glaubte schon, dass sein Ende herannahe, allein die Sache klärte sich in andrer Weise auf; die Fliege legte am 26. September ein grosses Packet Eier ab und am 29. ein zweites ebenso grosses. Vermuthlich verhindert die Schwere der in Massen reifenden Eier das Thier an ausdauerndem Flug. Die Eiablage ist aller Wahrscheinlichkeit nach hier bedeutend verzögert worden, weil die Begattung ausblieb. Am 4. Oktober erfolgte der Tod, die Fliege hatte also 35 Tage gelebt. Leider konnte ich den Gegenversuch, wie lange ein mit Männchen versehenes Weibchen lebt, bisher nicht anstellen.

VI. *Lepidopteren.*

Ueber diese Ordnung verdanke ich besonders den Herren W. H. Edwards in Coalburgh, W. Virginia und Hofrath Dr. Speyer in Rhoden werthvolle briefliche Notizen¹⁾.

Ueber die Lebensdauer der Imagines im Allgemeinen schreibt mir der Letztere:

„Es ist mir unwahrscheinlich, dass irgend ein Schmetterling im Imago-Zustand ein volles Jahr am Leben bleibt. Im August kommen überwinterte Stücke nur als Seltenheiten

1) Anm. Herr Edwards hat inzwischen diese mir brieflich gemachten Angaben mit ausführlichen Belegen publicirt. Siehe: „On the length of life by butterflies.“ Canadian Entomologist 1881, p. 205.

vor (bei spätem Eintritt der Sommerwärme); so einmal eine ganz verflogene *Vanessa cardui* (Entomolog. Nachrichten, 1881, p. 146).

Auf meine Frage, ob es feststehe, dass gewisse Falter keinerlei Nahrung, auch keine Flüssigkeit zu sich nehmen, oder überhaupt keine Mundöffnung mehr besitzen, was als ein Zeichen äusserster Anpassung der Lebensdauer an die einmalige und rasche Eiablage zu betrachten wäre, antwortete mir Herr Dr. Speyer:

„Die flügellosen Weibchen der Psychiden scheinen gar keine Mundöffnung zu haben, wenigstens konnte ich bei *Psyche unicolor* (*graminella*) keine solche finden; sie verlassen auch den Sack vor dem Tode nicht, nehmen also gewiss nicht einmal Wasser zu sich. Dasselbe ist der Fall mit den flügellosen Weibchen von *Heterogynis*, mit *Orgyia ericae* und wohl mit allen Weibchen der Gattung *Orgyia* s. str.; wahrscheinlich auch bei *Heterogynis*- und *Psyche*-Männchen (nach getrockneten Exemplaren). „Ich habe nie bemerkt, dass die bei Tage fliegenden Saturniden, Bombyciden und andere rüssellose Falter sich an feuchten Stellen niedergelassen oder sonst wässrige Stoffe geleckt hätten und bezweifle, dass sie es thun. Leckorgane scheinen sie nicht zu besitzen.“

Auf meine Frage, ob es für irgend welche Schmetterlinge festgestellt sei, dass die beiden Geschlechter eine verschiedene Lebensdauer besitzen, erwiederte Herr Dr. Speyer, dass ihm darüber keine Beobachtungen bekannt seien.

Bestimmte, auf direkter Beobachtung einzelner Individuen basirte Beobachtungen über die Lebensdauer von Schmetterlingen besitze ich nur die folgenden¹⁾:

1) Anm. Wo keine Quelle angegeben ist, rührt die Beobachtung von mir selbst her.

Pieris napi var. *Bryoniae* ♂ und ♀ im Freien gefangen, lebten noch 10 Tage im Zwinger und wurden dann getötet.

Vanessa Prorsa lebten 10 Tage im Zwinger als Maximum.

Vanessa Urticae lebte 10—13 Tage im Zwinger.

Papilio Ajax. Nach brieflicher Mittheilung von Herrn W. H. Edwards hat das Weibchen beim Ausschlüpfen noch ganz unreife Eier und lebt etwa 6 Wochen (abgeschätzt nach dem ersten Erscheinen und dem Verschwinden der betreffenden Generation)¹⁾. Die Männchen leben am längsten und fliegen noch sehr zerfetzt und abgeflogen. Selten sieht man ein abgeflogenes Weibchen, „ich glaube, die Weibchen leben nicht lange nach Ablage ihrer Eier, doch werden sie sicher mehrere Tage, sehr wahrscheinlich sogar 2 Wochen mit Eierlegen beschäftigt sein.“

Lycaena violacea; die erste Brut dieser Art lebt nach Edwards höchstens 3—4 Wochen.

Smerinthus Tiliae, ein am 24. Juni gefangenes, frisch ausgeschlüpfes Weibchen, befand sich am 29. in coitu, legte Eier (etwa 80) am 1. Juli und war am 2. Juli todt; lebte also 9 Tage und überlebte die Eiablage nur um 1 Tag; nahm keine Nahrung zu sich während dieser Zeit.

Macroglossa stellatarum, ein Weibchen im Freien gefangen und schon begattet, lebte im Zwinger vom 28. Juni bis 4. Juli und legte während dem stets einzeln Eier ab, im Ganzen etwa achtzig, dann verschwand es und muss gestorben sein, obgleich es in dem mit Gras bewachsenen grossen Zwinger nicht aufgefunden wurde.

1) Anm. In der oben citirten, seither gedruckten Abhandlung kommt Edwards nach genauer Erwägung aller seiner Notizen zu der Lebensdauer von nur 3—4 Wochen.

Saturnia pyri, ein am 24. oder 25. April ausgeschlüpftes Paar blieb vom 26. an bis zum 2. Mai in coitu, also 6—7 Tage, dann legte das Weibchen eine grosse Menge Eier und starb.

Psyche graminella; die auf Begattung angewiesenen Weibchen leben mehrere Tage, und falls die Begattung nicht erfolgt, bis über eine Woche (Speyer).

Solenobia triquetrella „die parthenogenetische Form, bei der ich in Oken's Isis schon 1846, p. 30 die Parthenogenesis bestimmt nachwies, legt bald nach dem Ausschlüpfen ihre gesammten Eier in den verlassnen Sack, fällt dann ganz eingeschrumpft von demselben herab und ist nach einigen Stunden todt. Das nicht parthenogenetische Weibchen derselben Art bleibt dagegen mehrere Tage hindurch ruhig sitzen, um die Begattung abzuwarten und lebt länger als eine Woche, wenn diese nicht erfolgt“. „Die parthenogenetischen Weibchen leben kaum einen Tag und ebenso ist es mit den parthenogenetischen Weibchen einer andern Art von *Solenobia* (inconspicuella?).“ (Briefliche Notiz von Herrn Dr. Speyer).

Psyche calcella O.; auch die Männchen leben sehr kurz; „solche, die Abends ausgeschlüpft waren, fanden sich am folgenden Morgen todt und mit abgeflogenen Flügeln am Boden ihres Zwingers. (Dr. Speyer).

Eupithecia sp. (Geometride) „kann 3—4 Wochen bei guter Fütterung in Gefangenschaft gehalten werden; die Männchen begatten die Weibchen mehrmals und diese legen noch Eier, wenn sie schon völlig matt und zum Kriechen und Fliegen unfähig geworden sind.“ (Dr. Speyer).

Aus dieser kleinen Reihe von Beobachtungen werden wohl die im Text gezogenen Schlüsse und abgeleiteten An-

schauungen hinlänglich gestützt erscheinen. Doch wäre hier offenbar noch sehr Vieles zu thun und es müsste für einen Lepidopterologen ein äusserst dankbares Feld sein, sichere Beobachtungen über die Lebensdauer verschiedener Schmetterlinge anzustellen und sie in Beziehung zu setzen mit den Lebensbedingungen, der Art der Eiablage, der Verkümmernng der Flügel, der äussern Mundtheile oder gar der Verwachsung des Mundes selbst, falls diese wirklich hier vorkommt, wie es ja bei gewissen Blattläusen bestimmt der Fall ist.

VII. Coleopteren.

Melolontha vulgaris; Maikäfer, welche ich in einem luftigen Zwinger bei stets frischem Futter und hinreichender Feuchtigkeit hielt, lebten nicht über 39 Tage. Von 49 Käfern lebte nur ein Weibchen so lange, ein anderes lebte 36 Tage, ein drittes 35 Tage, zwei Weibchen nur 24 Tage, alle andern kürzer. Von den Männchen lebte nur eins 29 Tage. Alle diese Zahlen bleiben um einige Tage hinter der wirklichen Maximaldauer des Lebens zurück, da die Käfer im Freien gefangen wurden, also mindestens einen Tag schon gelebt hatten; doch kann die Differenz nur gering sein, da unter 49 Käfern nur drei Weibchen 35—39 Tage ausdauerten und nur 1 Männchen 29 Tage; alle früher Gestorbenen werden solche gewesen sein, die schon vor dem Einfangen längere Zeit gelebt hatten.

Eine exakte Anstellung des Versuchs mit überwinterten Puppen würde ergeben, ob die Lebensdauer der Männchen wirklich etwa 10 Tage kürzer ist, als die der Weibchen, oder ob hier der Zufall seine Hand mit im Spiele hatte. So viel konnte ich feststellen, dass der Coitus von beiden Geschlechtern öfters wiederholt wird. Ein Paar,

welches am 17. in Begattung angetroffen worden war, trennte sich am Abend, befand sich aber am Morgen des 18. wieder in coitu, um sich Mittags wieder zu trennen. Ein Paar wurde am 22. und wieder am 26. in coitu getroffen.

Bei verschiedenen Exemplaren beobachtete ich das Absterben. Mehrere Tage vorher wird das Thier schon träg, fliegt nicht mehr, hört mit Fressen auf und kriecht zuletzt nur noch auf Anstossen. Dann fällt es auf den Boden und bleibt liegen, scheinbar todt, bewegt aber auf Reizung und eine Zeit lang auch von selbst noch die Beine. Der Tod tritt ganz allmähig ein, von Zeit zu Zeit erfolgt noch eine langsame Bewegung eines Beins, endlich nach mehreren Stunden hört jedes Lebenszeichen auf.

Nur in einem Fall fand ich Bakterien in grosser Menge im Blut, wie in den Geweben, bei den übrigen frisch Gestorbenen fiel mir nur eine grosse Trockenheit der Gewebe auf.

Carabus auratus; ein' Versuch mit einem am 27. Mai gefangenen Käfer ergab nur 14 Tage Lebensdauer, was vermuthlich zu kurz ist, denn man sieht die Käfer im Freien von Ende Mai bis Anfang Juli.

Lucanus cervus; im Freien gefangene und in Gefangenschaft mit Zuckerwasser gefütterte Männchen habe ich nicht über 14 Tage am Leben erhalten, manche kürzer. Bekanntlich erscheint der Käfer nur im Juni und Juli, lebt also gewiss nicht viel länger als einen Monat, wie denn überhaupt viele Käfer, nur in bestimmten Monaten gefunden werden, also etwas kürzer leben werden, als ihre Erscheinungszeit dauert. Genauere Angaben, besonders auch über etwaige Verschiedenheiten in der Lebensdauer der Geschlechter sind mir nicht bekannt.

In der Litteratur existiren hier und da zerstreut An-

gaben über auffallend langes Leben von Käfern; Hr. Dr. Hagen in Cambridge Mass. hatte die Freundlichkeit, mich auf mehrere derselben aufmerksam zu machen und mir eigne Beobachtungen darüber mitzuthemen:

Cerambyx Heros; 1 Exemplar lebte in Gefangenschaft vom August bis in den Februar des folgenden Jahres¹⁾.

Saperda Carcharias; 1 Exemplar lebte vom 5. Juli bis zum 24. Juli des folgenden Jahres¹⁾.

Buprestis splendens; 1 Exemplar wurde lebend in London aus einem Pult herausgeschnitten, der 30 Jahre lang in einem Comptoir gestanden hatte, dessen Holz also vor seiner Verarbeitung schon die Larve enthalten haben muss¹⁾.

Blaps mortisaga; 1 Exemplar blieb 3 Monate am Leben, 2 andere 3 Jahre.

Blaps fatidica, 1 Exemplar wurde in einer Schachtel vergessen und lebte noch, als nach 6 Jahren dieselbe geöffnet wurde.

Blaps obtusa; 1 Exemplar lebte 1 $\frac{1}{2}$ Jahr in Gefangenschaft.

Eleodes grandis und *dentipes*; 8 aus Californien stammende Käfer wurden von Herrn Dr. Gissler in Brooklyn 2 Jahre lang ohne Futter in Gefangenschaft gehalten, dann schickte sie dieser an Hrn. Dr. Hagen, bei welchem sie noch ein Jahr aushielten.

Goliathus cacicus; 1 Exemplar lebte im Gewächshaus 5 Monate.

Herr Dr. Hagen schreibt mir ausserdem: „Bei den über 1 Jahr lebenden Käfern, *Blaps*, bei Ameisen, *Pasima-*

1) Entomolog. Mag. Vol. I, p. 527 (1823).

chus (Carabide) findet man unter je 100 Stück etwa 30, bei welchen die ganze Cuticula matt und abgenutzt ist, rissig, und bei welchen die grossen Mandibeln so stark aufgebraucht sind, dass früher Arten darauf gegründet wurden; die Mandibeln sind oft bis auf die Hypodermis abgenutzt.“

Nach diesen mir vorliegenden Daten möchte ich glauben, dass es Käfer gibt, die normaler Weise mehrere Jahre leben, so vor Allem die Blapiden. Doch ist es mir sehr wahrscheinlich, dass hier noch etwas Anderes mitspielt, nämlich eine *Vita minima*, eine Art von Scheintodt, die ich als Hungerschlaf, nach Analogie von Winterschlaf bezeichnen möchte, ein Herabsinken der Lebensprocesse auf ein Minimum in Folge fehlender Ernährung. Man schreibt den Winterschlaf gewöhnlich blos der Kälte zu, die Insekten sollen durch niedere Temperatur zum Scheintodt erstarren. Nicht bei allen Insekten wirkt indessen die Kälte in dieser Weise. Bei den Bienen z. B. sinkt zwar im Anfang des Winters auch die Lebhaftigkeit der Thiere bedeutend herab, wenn aber dann die Kälte noch steigt, so werden die Bienen wieder lebhaft, rennen im Stock umher, „suchen sich durch Bewegung zu erwärmen“, wie die Bienezüchter sagen und erhalten sich so am Leben. Wird der Frost zu stark, so sterben sie. In den Tropen fällt die Zeit des Schlafes für viele Thiere in die Zeit der grössten Hitze und Dürre. — Demnach kann der Organismus auf verschiedene Weise in diesen Zustand der *Vita minima* versetzt werden und die Annahme, dass dies bei gewissen Insekten auch durch Hungern geschehen könne, hat an und für sich nichts Befremdendes. Ob sie richtig ist, müssen exact angestellte Versuche lehren, wie ich deren einige begonnen habe. Die Thatsache, dass einzelne Käfer mehrere (bis 6!) Jahre lang ohne Nahrung am Leben blieben, lässt

sich übrigens kaum anders auslegen, da gerade diese Käfer unter normalen Verhältnissen reichlich Nahrung zu sich nehmen und es undenkbar ist, dass sie im Stande sein sollten, Jahre lang ohne Nahrung zu leben, wenn der Stoffwechsel dabei seine normale Energie behauptete.

Ein sehr schönes Beispiel dafür, dass Langlebigkeit durch Verlängerung der Fortpflanzungsperiode hervorgerufen werden kann, theilt mir Herr Dr. Adler in Folgendem mit: „Vor drei Jahren beobachtete ich zufällig, dass bei *Chrysomela varians* eine ovovivipare Fortpflanzung besteht, eine Thatsache, die, wie ich später erfuhr, schon von einem Entomologen entdeckt war.“

„Das Ei durchläuft im Ovarium die ganze embryonale Entwicklung: ist dieselbe vollendet, so wird das Ei gelegt und wenige Minuten später durchbricht die Larve die Eihaut. In jedem Ovarial-Fache entwickelt sich zur Zeit je ein Ei. Die Folge ist, dass die Eier in längeren Zwischenräumen gelegt werden. Um aber eine grössere Serie von Eiern zur Entwicklung zu bringen, ist eine längere Lebensdauer des Individuums nothwendig. So kommt es, dass einzelne Weibchen ein volles Jahr am Leben bleiben. Bei den übrigen *Chrysomela*-Arten pflegen in einem Jahre zwei Generationen aufzutreten und die Lebensdauer des einzelnen Individuums beträgt einige Monate bis zu einem halben Jahre.“

VIII. *Hymenopteren.*

1) Gallwespen. Bestimmte Angaben über die Lebensdauer der Imagines von Blatt- Holz- und Schlupfwespen habe ich nicht auffinden können, dagegen bin ich durch die Güte des ausgezeichneten Beobachters der Gallwespen, Herrn Dr. Adler, im Besitz genauer Angaben über diese Familie. Auf Grund allgemeiner Ansichten richtete ich an

Herrn Dr. Adler die Frage, ob man etwa bei den Gallwespen beobachten könne, dass ihre Lebensdauer verschieden sei, je nach der Dauer der Eiablage, ob also Arten, welche sehr viele Eier ablegen müssen, oder bei welchen die Eiablage besonders schwierig und zeitraubend ist, länger leben, als solche Arten, welche relativ wenig Eier ablegen, oder dieselben sehr leicht und rasch an den geeigneten Platz schaffen können.

Diese Vermuthung bestätigte Herr Dr. Adler vollkommen und belegte sie mit folgenden Angaben:

„Die zu *Neuroterus* gehörende Sommergeneration (*Spathegaster*) hat von allen Gallwespen die kürzeste Lebensdauer: durchschnittlich habe ich sie nur 3 bis 4 Tage am Leben erhalten, mochten sie aus Gallen gezogen oder im Freien eingefangen sein. Die Arbeit des Eierlegens erfordert für diese Generation die kürzeste Zeit und die geringste Kraftanstrengung, indem die Eier in die Blattfläche gelegt werden. Die Zahl der Eier in den Ovarien ist hier die kleinste, im Durchschnitt 200. Ohne Zweifel aber kann eine Wespe mit Leichtigkeit an einem Tage 100 Eier legen.

Etwas längere Lebensdauer hat die zu *Dryophanta* gehörende Sommergeneration (*Spathegaster Taschenbergi*, *verrucosus* etc.) Exemplare dieser Generation habe ich 6—8 Tage in der Gefangenschaft erhalten. Das Eierlegen erfordert einen grösseren Aufwand an Zeit und Kraft, indem der Stachel die ziemlich festen Blattrippen durchbohren muss. Die Anzahl der Eier in den Ovarien beträgt durchschnittlich 300 bis 400.

Wieder eine längere Lebensdauer haben die Sommergenerationen von *Andricus*, die zu dem umfangreichen Genus *Aphilotrix* gehören; die kleineren *Andricus*, wie *nudus*, *cirratus*, *noduli* habe ich eine Woche, die grösseren: *inflator*,

curvator, ramuli 2 Wochen lebend erhalten. Die kleinen stechen ganz zarte, unausgebildete Knospen an, die grösseren dagegen ausgewachsene mit festeren Schuppen umschlossene Knospen; erstere haben 400 bis 500 Eier in den Ovarien, letztere über 600.

Eine weit längere Lebensdauer zeigen die agamen Wintergenerationen; die *Neuroterus*-Arten haben die kürzeste und sind nicht länger als höchstens zwei Wochen zu erhalten, dagegen leben die *Aphilotrix*-Arten mit Leichtigkeit vier Wochen, *Dryophanta* und *Biorhiza* noch länger. *Dryophanta scutellaris* habe ich drei Monate am Leben erhalten. Die Anzahl der Eier ist bei allen diesen agamen Wespen weit grösser, bei *Dryophanta* und *Aphilotrix* 1200, bei *Neuroterus* etwa 1000.“

Man sieht also, dass in der That die Lebensdauer im Allgemeinen um so länger ist, je anstrengender und zeitraubender das Eierlegen ist und je grösser der Vorrath von Eiern ist, der abgelegt werden soll. Es versteht sich, dass hier, wie überall, nicht diese Momente allein bestimmen, es kann dabei noch Mancherlei mitwirken, was für jetzt noch nicht zu erkennen ist. Es wäre z. B. recht wohl möglich, dass die Jahreszeit, in welcher die Art ausschlüpft, dabei von indirektem Einfluss ist. Die langlebige *Biorhiza* z. B. schlüpft mitten im Winter aus ihrer Galle aus und beginnt damit, ihre Eier in die Eichenknospen zu legen. Obgleich sie sehr unempfindlich gegen niedrige Temperatur ist, wie ich denn selbst sie bei $+ 5^{\circ}$ R. Eier legen sah, so wird sie doch durch starken Frost jedenfalls genöthigt, ihr Geschäft zu unterbrechen und sich im dünnen Laub am Boden zu verstecken. Solche Unterbrechungen können lange anhalten und sich öfter wiederholen, so dass wir in der auffallend langen Lebensdauer dieser Art viel-

leicht zugleich eine Anpassung an das Leben im Winter zu sehen haben.

2) Ameisen. Bei *Lasius flavus* werden die Eier im Herbst gelegt und die jungen Larven überwintern im Nest. Im Juni schlüpfen dann Männchen und Weibchen aus der Puppe und copuliren sich im Juli bis August. Die Männchen fliegen mit den Weibchen aus dem Nest weg, kommen aber nicht wieder dahin zurück, sondern „leben nur kurze Zeit nach der Begattung“. Auch die Weibchen scheinen nicht wieder ins alte Nest zurückzukehren, können aber neue Colonien gründen, doch ist dieser Punkt grade der noch am wenigsten klare in der Biologie der Ameisen. Dagegen ist vollkommen sicher, dass die Weibchen dann Jahre lang im Innern des Nestes fortleben und fortfahren befruchtete Eier zu legen. Man findet zuweilen solche alte Weibchen im Stock, deren Kiefer bis auf die Hypodermis stellenweise abgenutzt sind.

Damit stimmen die Züchtungsversuche. Schon P. Huber¹⁾ und Christ gaben die Lebensdauer der Weibchen auf 3—4 Jahre an und Sir John Lubbock, der sich neuerdings sehr eingehend mit der Biologie der Ameisen beschäftigt hat, konnte eine Arbeiterin von *Formica sanguinea* 5 Jahre lang am Leben erhalten und er hatte die Güte, mir brieflich mitzuthemen, dass zwei Weibchen von *Formica fusca* nebst einem Dutzend Arbeiterinnen, welche er im December 1874 vom Wald holte, noch heute (Juli 1881) leben²⁾;

1) Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes. Genève 1810.

2) Anm. Nach den letzten Mittheilungen Sir John Lubbock's lebten die 2 Weibchen noch am 25. Sept., haben also ein Alter von mindestens sieben Jahren! Siehe: „Observations on Ants, Bees and Wasps, Part. VIII, p. 385. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. XV (1881).

diese leben also im Imago-Zustand bereits länger als $6\frac{1}{2}$ Jahre!

Dagegen gelang es ihm nie, Männchen „länger als ein Paar Wochen am Leben zu erhalten“. Dass die Weibchen hier, wie bei den Bienen, vor Schädlichkeiten und Gefahren soviel nur immer möglich geschützt werden, wird von älteren und neueren Beobachtern übereinstimmend angegeben. So schreibt mir Hr. Dr. A. Forel, der gründliche Kenner der schweizerischen Ameisen: „Die Weibchen werden nur ein Mal befruchtet und dann in der Tiefe des Nestes von den Arbeiterinnen gepflegt, gereinigt und gefüttert; oft findet man solche, die nur noch drei Beine haben und ein ganz erodirtes Chitinskelett. Sie kommen nie aus der Tiefe des Nestes heraus und haben nur Eier zu legen“.

In Betreff der Arbeiterinnen glaubt Forel, dass sie zwar der Anlage nach ebensolang leben können, als die Weibchen, (wie ja die Zuchtversuche von Lubbock beweisen), dass sie aber im Freien meist früher sterben, was „sicherlich mit den viel grösseren Gefahren zusammenhängt, welchen sie ausgesetzt sind“. Dasselbe Verhältniss scheint sich bei den Bienen zu wiederholen, doch ist es dort noch nicht festgestellt, dass Arbeiterinnen in Gefangenschaft ebensolang leben, als Königinnen.

3) Bienen. Nach v. Berlepsch¹⁾ lebt die Königin „ausnahmsweise“ 5 Jahre, gewöhnlich aber nur 2—3 Sommer. Die Arbeiterinnen scheinen alle viel kürzer zu leben und zwar stets weniger als ein Jahr. Direkte Versuche an gefangenen und isolirten Thieren, oder an gezeichneten Individuen im Freien liegen freilich nicht vor, allein die Statistik des Bienenstocks führt zu dem obigen Satz. Jeden

1) A. v. Berlepsch, Die Biene und ihre Zucht etc. 3. Aufl. Mannheim 1872.

Winter geht der Stock von 12—20,000 Stück auf 2—3000 herunter; die Königin legt am meisten im Frühjahr und diese Arbeiterinnen sterben wohl vor dem Winter und werden ersetzt durch die, welche im Sommer und Herbst, und bei mildem Wetter selbst im Winter ausschlüpfen. Da die Königin zu diesen Zeiten viel weniger legt, so begreift man die Ungleichheit der Zahlen. Die Arbeiterinnen leben mithin kaum länger, als 6—7 Monate, zur Zeit des stärksten Eintragens (Mai—Juli) sogar nur 3 Monate. Ein Versuch, die Lebensdauer der Arbeiterinnen und Drohnen dadurch zu bestimmen, dass man dem Stock die Königin am Ende des Sommers nahm, ergab 6 Monate Lebensdauer für die Arbeiterinnen, 4 Monate für die Drohnen¹⁾.

Die Letzteren leben übrigens meist noch kürzer, da ihrem Leben gewaltsam früher ein Ende gemacht wird. Die bekannte „Drohenschlacht“ soll übrigens nach den neueren Erfahrungen nicht auf einer direkten Ermordung der Drohnen durch die stachelbewehrten Arbeiterinnen beruhen, sondern nur darauf, dass die Arbeiterinnen die unnützen Drohnen vom Futter wegdrängen, so dass sie verhungern müssen.

4) Wespen. Interessanterweise ist noch bei den nächsten Verwandten der Honigbienen die Lebensdauer der Weibchen eine viel kürzere, entsprechend dem noch erheblich geringeren Grad von Arbeitstheilung, der hier in der Kolonie stattfindet. Bei *Polistes gallica* sowohl, als bei *Vespa* haben die Weibchen nicht nur Eier zu legen, sondern nehmen Theil am Bau der Zellen und am Eintragen der Nahrung; sie sind demnach einer bedeutend

1) E. Bevan, „Ueber die Honigbiene und die Länge ihres Lebens“; ein Referat darüber in Oken's Isis v. 1844, p. 506.

grösseren Abnutzung ihres Körpers, besonders der Flügel und grösserer Gefährdung durch Feinde ausgesetzt.

Bekanntlich wies schon Leuckart nach, dass die sog. „Arbeiterinnen“ von *Polistes gallica* und *Bombus* keine geschlechtlich verkümmerten Weibchen sind, wie die Bienen-Arbeiterinnen, sondern nur kleinere, aber völlig begattungs- und befruchtungsfähige Weibchen, die jedoch, wie v. Siebold nachwies, die Begattung nicht vollziehen, sondern sich parthenogenetisch fortpflanzen.

Das überwinterte und begattete Weibchen beginnt mit der Gründung einer Kolonie Anfang Mai; die Verpuppung der ersten, aus etwa 15 Eiern bestehenden Beute erfolgt Anfang Juni, das Ausschlüpfen in der zweiten Hälfte Juni. Dies sind die kleinen sog. Arbeiterinnen, die nun bei der Fütterung der zweiten Brut so gute Dienste leisten, dass diese die volle Grösse des überwinterten Weibchens erreichen und sich von ihr nur durch die Unverletztheit der Flügel unterscheiden, welche bei jener bereits bedeutend abgenutzt sind.

Die Männchen erscheinen Anfangs Juli, im August ist ihr Samen erst reif und nun erfolgt die Begattung der „eigentlichen, begattungsbedürftigen Weibchen“, welche inzwischen ebenfalls ausgeschlüpft sind. Dies sind dann die Weibchen, welche überwintern und im nächsten Frühjahr einen neuen Stock gründen, das alte Weibchen, vom Winter vorher, stirbt, es überlebt den Sommer nicht, in dem es eine Kolonie gegründet hat. Während nun die jungen, begatteten Weibchen beim Eintritt der ersten Nachtfröste Winterquartiere aufsuchen, thun dies die Männchen nicht, sie überwintern niemals, sondern gehen im Oktober zu Grunde; ebenso die beim Begattungsflug im

Stock zurückgebliebenen, parthenogenetischen Weibchen.

Bei *Polistes gallica* leben also die Männchen höchstens 3 Monate (Juli bis Anfang Oktober), die parthenogenetischen Weibchen höchstens einen halben Monat länger (von Mitte Juni bis Oktober), die späteren Generationen derselben aber kürzer. Nur die Sexual-Weibchen leben etwa ein volles Jahr, eingerechnet den Winterschlaf.

Bei der Gattung *Vespa* ist es ganz ähnlich. Bei Beiden kommt das Vermögen der Fortpflanzung nicht nur einem einzigen Weibchen des Stockes zu, sondern sehr vielen. Erst bei der Gattung *Apis* ist die Arbeitstheilung eine vollständige, die Weibchen sind in ächte, fortpflanzungsfähige und in zur Fortpflanzung unfähige Arbeiterinnen geschieden.

4. Lebensdauer niederer Seethiere.

Auf diesem Gebiet ist mir in der Litteratur nur eine bestimmte Angabe begegnet. Sie betrifft eine See-Anemone, also einen einzeln lebenden (nicht Kolonie-bildenden) Polypen. Im August 1828 nahm der englische Zoologe *Dalyell* eine *Actinia mesembryanthemum* aus dem Meer und setzte sie in ein Aquarium¹⁾. Sie war damals schon ein sehr schönes, wenn auch nicht grade eines der grössten Exemplare und musste nach Vergleichung mit andern aus dem Ei gezogenen Individuen wenigstens sieben Jahre alt sein. Im Jahre 1848 war sie etwa 30 Jahre alt und hatte in den 20 Jahren ihrer Gefangenschaft 334 Junge hervorgebracht. Diese Actinie lebt heute noch, wie mir Professor *Dohrn* in Neapel mittheilte und wird im botanischen Garten von Edinburg den Besuchern als Merkwürdigkeit vor-

1) *Dalyell*, „Rare and remarkable Animals of Scotland.“ Vol. II p. 203. London 1848.

gezeigt. Sie hat demnach bis jetzt schon ein Alter von etwa 63 Jahren erreicht.

5. Lebensdauer der einheimischen Mollusken.

Ueber die einheimischen Schnecken und Muscheln verdanke ich dem vortrefflichen Beobachter unserer Mollusken, Herrn Clessin, werthvolle briefliche Notizen. Ich konnte sie im Text nicht verwerthen, da dazu eine Menge von Einzelheiten der biologischen Verhältnisse bekannt sein müssten, die vorläufig noch durchaus fehlen oder die wenigstens nur bruchstückweise bekannt sind. Ueber die Zerstörungsziffer der Brut ist hier wohl Nichts ermittelt und selbst die Anzahl der jährlich producirten Eier ist nur für einzelne Arten bekannt. Dennoch möchte ich hier die sehr interessanten Mittheilungen von Herrn Clessin folgen lassen, als ersten Anfang zu einer Alters-Statistik der Mollusken.

1) „Vitrinen sind einjährig; im Frühjahr sterben die alten Thiere ab, nachdem sie ihren Laich abgesetzt haben, aus dem sich junge Thiere entwickeln, die bis zum nächsten Frühjahr ausgewachsen sind.“

2) „Die Succineen sind meist zweijährig, *Succinea putris* vielleicht dreijährig. Die Begattungszeit fällt in den Juni bis Anfang August, die Jungen entwickeln sich bis zum Herbst. *Succinea Pfeifferi* und *elegans* überwintern und markiren dies durch deutlichen Jahresabsatz. Im nächsten Jahr sorgen sie im Juli und August für die Nachkommenschaft und sterben dann im Herbst ab, bis wohin sie ausgewachsen sind.“

3) „Unsere einheimischen Pupa-, *Bulimus*- und *Clausilia*-Arten haben mit Ausnahme von *Bulimus detritus* nur wenig deutliche Jahresabsätze; die Thiere brauchen aber kaum mehr als zwei Jahre zur völligen Ent-

wicklung. Bei der grossen Zahl vollendeter Gehäuse lebender Thiere dieser Gattungen, die gegen die unvollendeten stets stark vorwiegen, scheint es nur wahrscheinlich, dass die Thiere dieser Gattungen länger in vollendetem Zustand existiren als unsere übrigen Heliceen. Ich habe immer wenigstens zwei Drittel vollendete Gehäuse dieser langgewundenen Genera lebend getroffen, ein Verhältniss, das ich bei den grösseren Heliceen nie beobachtet habe; doch fehlt mir bezüglich dieser grösseren Lebensdauer im ausgewachsenen Zustand direkte Beobachtung.“

4) Die Heliceen (sensu strict.) sind 2—4jährig, *Helix sericea*, *hirnida* 2—3jährig, *H. hortensis*, *memoralis*, *arbustorum* 3jährig in der Regel, *H. pomatia* 4jährig. Die Begattung ist bei diesen Arten weniger an eng begrenzte Zeiten gebunden, sondern hat bei älteren Thieren schon im Frühjahr gleich nach Beendigung des Winterschlafs, bei 2jährigen auch später bis zum Nachsommer statt.

5) „Die Hyalineen sind wohl meist nur 2jährig, selten, selbst die grösseren Arten, vielleicht nur ausnahmsweise 3jährig; die kleinsten Hyalineen und Heliceen sind höchstens 2jährig. Die Vertheilung des Lebens ist von der Zeit der Begattung der Aeltern abhängig, also vorzugsweise davon, ob das junge Thier schon zeitig im Sommer, oder später im Herbst abgesetzt wurde und ob dessen erstjährige Entwicklung eine grössere oder geringere ist.“

6) „Die *Lymnaeus*-, *Planorbis*- und *Ancylus*-Arten sind 2—3jährige Thiere, d. h. sie sind in 2 oder 3 Jahren ausgewachsen; *Lymnaeus auricularis* ist meist 2jährig, *L. palustris* und *pereger* 2—3jährig. Letzteren habe ich sogar im Gebirge (bairische Alpen bei Oberstorf) sogar ausnahmsweise 4jährig getroffen, d. h. mit drei deut-

lichen Jahresabsätzen, während Exemplare aus der Ebene immer nur zwei Absätze zeigten.“

7) „Die Paludineen sind 3—4 jährig.“

8) „Die kleinen Bivalven, *Pisidium* und *Cyclas* erreichen wohl selten mehr, als ein 2jähriges Alter, die grossen Bivalven, die *Najaden* dagegen überschreiten häufig ein volles Decennium, ja ohne eine grössere Anzahl von Jahresringen (12—14) sind sie gar nicht ausgewachsen. Es ist möglich, dass die Beschaffenheit des Wohnorts auf die Dauer für diese Familie grossen Einfluss hat.“ „*Unio* und *Anodonta* werden im dritten bis fünften Jahre geschlechtsreif.“

Ueber die Lebensdauer der Meeres-Mollusken existiren meines Wissens nur wenige Angaben und diese sind meist sehr unbestimmt. Die Riesenmuschel, *Tridacna gigas*, soll 60—100 Jahre alt werden¹⁾, Cephalopoden werden jedenfalls alle älter als ein Jahr, die meisten wohl älter als ein Jahrzehent und die grossen Riesenexemplare, die zuweilen als „Seeschlange“ auftauchen, brauchen wohl viele Jahrzehente zur Erreichung einer so bedeutenden Körpergrösse. Für eine grosse Meeresschnecke *Natica heros*, hat L. Agassiz durch Sortirung einer grossen Masse von Individuen nach der Grösse die Lebensdauer auf 30 Jahre bestimmt¹⁾.

Ueber die Lebensdauer von Ascidien bin ich in der Lage eine auf der zoologischen Station in Neapel gemachte Beobachtung hier mittheilen zu können. Die schöne, weisse Seescheide, *Cionea intestinalis* hat sich in den dortigen Aquarien in grosser Masse angesiedelt und

1) Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. III, p. 466, Leipzig.

Herr Professor D o h r n sagt mir, dass sie dort jährlich drei Generationen macht, so zwar, dass jedes Individuum nur etwa fünf Monate alt wird und dann, nachdem es sich fortgepflanzt hat, abstirbt. A e u s s e r e Ursachen dieses raschen Absterbens sind nicht erkennbar.

Dass die Süsswasserformen der Mooskorallen oder Bryozoen einjährig sind, ist zwar bekannt, allein ob die ersten, im Frühjahr auftretenden Individuen eines Stöckchens den ganzen Sommer über am Leben bleiben, ist nicht bekannt; ebensowenig die Dauer der Einzelthiere bei den Meeres-Bryozoen.

Die hier mitgetheilten genauen Angaben von Clessin über Süsswasser-Mollusken ergeben im Allgemeinen eine überraschende Kürze der Lebensdauer. Nur solche Formen, die vermöge ihrer bedeutenderen Grösse mehrere Jahre nöthig haben, um geschlechtsreif zu werden bringen es auf ein Jahrzehent oder drüber (Unio, Anodonta), selbst unsre grösste einheimische Schnecke, *Helix pomatia*, lebt nur vier Jahre lang und viele kleine Schneckenarten nur ein Jahr, oder, falls sie es in diesem noch nicht zur Geschlechtsreife bringen: zwei Jahre. Mir scheint dies zunächst darauf hinzuweisen, dass diese Mollusken einer grossen Zerstörung im erwachsenen Zustande ausgesetzt sind, mehr noch, oder doch ebenso sehr, als in der Jugend. Die Sache verhält sich, wie es scheint, hier umgekehrt, wie bei den Vögeln: die Fruchtbarkeit ist sehr gross (eine einzige Teichmuschel beherbergt mehrere 100,000 von Eiern), die Zerstörung der Brut im Verhältniss zur Zahl der producirten Keime bedeutend geringer; dadurch wird eine viel kürzere Lebensdauer des einzelnen, reifen Individuums möglich und diese

war wünschenswerth, weil die reifen Individuen einer starken Zerstörung ausgesetzt sind.

Das Letztere lässt sich freilich für jetzt nur ganz ungefähr andeuten, nicht aber mit irgend welcher Sicherheit nachweisen. Vielleicht spielt auch dabei weniger die Zerstörung des einzelnen reifen Thiers, als vielmehr die Zerstörung seiner Sexual-Drüsen eine Rolle; es ist jedem Zoologen bekannt, welche Verheerungen parasitische Würmer (Trematoden) in den innern Organen der Schnecken und Muscheln anrichten; die Eierstöcke der Letzteren bestehen häufig lediglich aus Schmarotzern und solche Thiere sind dann fortpflanzungsunfähig. Uebrigens haben die Schnecken auf dem Lande und im Wasser auch zahlreiche Feinde, die ihr Leben zerstören (im Wasser Fische, Frösche und Tritonen, Enten und andere Wasservögel — auf dem Lande verschiedene Vögel, die Igel, Kröten u. s. w.).

Wenn die hier angedeuteten Grundsätze in ihrer Anwendung auf die Süßwasser-Mollusken richtig sind, dann würde man weiter schliessen dürfen, dass Schnecken, die nur ein Jahr im reifen (fortpflanzungsfähigen) Alter ausdauern, einer grösseren Zerstörung durch Feinde und andere ungünstige Verhältnisse ausgesetzt sind, als solche, die zwei oder drei Jahre im reifen Zustand ausdauern — oder aber, was ebensogut möglich wäre, dass die Letzteren eine stärkere Zerstörung der Brut auszuhalten haben.

6. Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter.

Bei Insekten ist dieselbe nicht so selten; so leben die Männchen jener merkwürdigen kleinen Bienen-Schmarotzer, der Strepsipteren oder Fächerflügler, nur 2—3 Stunden im reifen Zustand, während ihre flügellosen, madenartigen Weibchen erst nach 8 Tagen absterben; das Weib-

chen lebt also hier etwa 64 Mal so lang als das Männchen. Auch die Erklärung dieses Verhältnisses liegt auf der Hand, denn ein längeres Leben der Männchen würde nutzlos für die Art sein, während die Weibchen lebendige Junge hervorbringen und erst ihre Brut zur Reife bringen müssen, ehe sie für die Art überflüssig werden.

Auch bei der Reblaus (*Phylloxera vastatrix*) leben die Männchen viel kürzer als die Weibchen; sie entbehren nicht nur des Saugrüssels, sondern auch des Darms, können sich also nicht ernähren, vollziehen kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen die Begattung und sterben dann ab.

Die Insekten sind auch nicht die einzigen Thiere, bei welchen den beiden Geschlechtern ungleiche Lebensdauer zu Theil geworden ist. Man hat nur diesem Verhältniss bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt und besitzt daher keine positiven Angaben über die Lebensdauer, allein sie lässt sich in einigen Fällen aus dem anatomischen Bau oder der Entwicklungsweise erschliessen. So besitzen die Männchen der Räderthiere sammt und sonders weder Mund noch Magen oder Darm, sie können sich somit nicht ernähren und werden ohne Zweifel sehr viel kürzer leben als ihre Weibchen, welche mit vollständigem Verdauungsapparat ausgerüstet sind. Auch die zwerghaften Männchen mancher parasitisch lebenden Copepoden (niedere Kruster) und die sog. „complementären Männchen“ der Cirripeden oder Rankenfüsser sind darmlos und müssen viel kürzer leben als die Weibchen, und die Männchen der Entonisciden (der in grösseren Krebsen schmarotzenden Binnenasseln) können sich zwar ernähren, sterben aber nach der Begattung, während die Weibchen dann erst zur parasitären Lebensweise übergehen und noch lange leben und Eier produciren. Auch die zwerghaften Männchen eines Meeres-

wurms, der *Bonellia viridis*, werden vermuthlich um Jahre kürzer leben, als ihre hundert Mal grösseren Weibchen, obwohl sie einen wenn auch mundlosen Darmkanal besitzen, und diese Beispiele liessen sich sicherlich aus der vorhandenen Litteratur noch bedeutend vermehren.

In den meisten Fällen sind es die Weibchen, welche länger leben und dies bedarf keiner besondern Erklärung, allein der umgekehrte Fall ist ebenfalls denkbar, wenn nämlich die Weibchen bedeutend seltner sind und die Männchen viel Zeit mit ihrer Aufsuchung verlieren müssen. Der oben erwähnte Fall von *Aglia Tau* gehört vielleicht hierher.

Ob nun eine Verlängerung der Dauer des einen oder eine Verkürzung der des andern Geschlechtes anzunehmen ist, wird nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden sein. Dass aber Beides vorkommen kann, lässt sich allerdings erweisen.

So handelt es sich bei den Bienen und Ameisen ohne Zweifel um eine Verlängerung des Lebens der Weibchen, wie daraus hervorgeht, dass die muthmaasslichen Vorfahren der Bienen, die Pflanzenwespen, in beiden Geschlechtern nur einige Wochen leben, bei den Fächerflüglern aber ist die kurze Dauer der Männchen das Secundäre, Erworbene, da sie überhaupt nur hier und da bei den Insekten vorkommt.

7. Bienen.

Ob die Arbeiterinnen der Bienen ebenso lange leben können, falls sie künstlich vor den Gefahren bewahrt werden, denen sie beim freien Leben meist schon nach wenigen Monaten zum Opfer fallen, ist durch Versuche noch nicht festgestellt, doch möchte ich es vermuthen, einmal weil es bei den Ameisen so ist, und dann, weil die Eigenschaft der Langlebigkeit offenbar schon im Ei latent

enthalten sein muss. Die Eier, aus welchen Königinnen kommen, und diejenigen, aus welchen Arbeiterinnen kommen, sind aber bekanntlich identisch und nur Verschiedenheiten in der Ernährung der Larven bedingen die Entwicklung zur Königin oder Arbeiterin.

8. Tod der Zellen im höheren Organismus.

Dass der Eintritt des „normalen“ Todes und die Nothwendigkeit desselben auf einer allmählig eintretenden Abnutzung durch die Funktionirung beruhe, ist schon oft ausgesprochen worden. So sagt Bertin¹⁾ in Bezug auf das thierische Leben: „l'observation des faits y attache l'idée d'une terminaison fatale, bien que la raison ne découvre nullement les motifs de cette nécessité. Chez les êtres qui font partie du règne animal l'exercice même de la rénovation moléculaire finit par user le principe qui l'entretient sans doute parceque le travail d'échange ne s'accomplissant pas avec une perfection mathématique, il s'établit dans la figure, comme dans la substance de l'être vivant une déviation insensible, et qui l'accumulation des écarts finit par amener un type chimique ou morphologique incompatible avec la persistance de ce travail.“

Hierbei ist der Ersatz der verbrauchten Gewebs-Elemente durch neue gar nicht in Betracht gezogen, es wird vielmehr versucht, plausibel zu machen, dass die Funktion des Ganzen nothwendig Abnutzung im Gefolge haben müsse. Es fragt sich aber wohl zunächst, ob nicht der Untergang des Ganzen darauf beruht, dass die einzelnen histologischen Elemente, die Zellen, sich durch ihre Funktionirung abnutzen. Dies räumt auch Bertin ein, wie denn überhaupt

1) Siehe dessen Artikel „Mort“ in „Encyclop. scienc. méd.“ Vol. M. p. 520.

die Idee eines Zellenwechsels der Gewebe immer mehr zur Anerkennung gelangt. Wenn man nun aber auch zugeben muss, dass bei den vielzelligen Thieren eine Abnutzung ihrer histologischen Elemente thatsächlich stattfindet, so ist doch damit noch nicht bewiesen, dass und warum dieselbe stattfinden muss der Natur der Zelle und der Lebens-Vorgänge nach; es erhebt sich vielmehr sofort die Frage: wie kommt es, dass die Gewebezellen der höheren Thiere sich durch ihre Funktionirung abnutzen, während doch die Zellen, so lange sie freilebende, selbstständige Organismen waren, die Fähigkeit ewiger Dauer in sich trugen? warum können nicht auch die Gewebezellen das durch den Stoffwechsel momentan gestörte Gleichgewicht der Kräfte immer wieder von Neuem herstellen, so dass also dieselbe Zelle fort und fort funktioniren, d. h. leben kann, ohne sich in ihren Eigenschaften zu verändern. Ich habe diesen Punkt im Texte der gebotenen Kürze halber nicht berührt, er ist aber offenbar von Wichtigkeit und bedarf einer Besprechung.

Zunächst scheint mir aus der ewigen Dauer einzelliger Wesen soviel mit Sicherheit hervorzugehen, dass die Abnutzung der Gewebezellen eine sekundär erworbene Einrichtung ist, dass der Tod der Zelle so gut als der Tod überhaupt erst mit den complicirten höheren Organismen eingeführt worden ist. Er beruht somit nicht auf der eigentlichen Natur der Zelle als Ur-Organismus, sondern auf einer Anpassung derselben an die neuen Verhältnisse, in welche die Zelle gerieth, als sie mit vielen andern zusammen zu einem höheren Organismus, einem Zellenstaat zusammentrat. Ein Zellenwechsel der Gewebe muss vortheilhafter für die Funktionirung des ganzen Organismus gewesen sein, als die unausgesetzte Functioni-

rung derselben Zellen, indem die Leistungen der einzelnen Zellen dadurch höher gesteigert werden konnten. Zum Theil lässt sich dies auch jetzt schon ganz bestimmt fassen, denn viele Drüsensekrete z. B. sind ja Nichts als aufgelöste Zellen des Organismus. Diese müssen also absterben und sich lösen vom Organismus, falls das Sekret überhaupt zu Stande kommen soll. In vielen andern Fällen ist die Sache noch dunkel und harrt der Untersuchungen der Physiologie. Man kann einstweilen auf die Folgen des Wachsthum's hinweisen, welches nothwendig mit der massenhaften Bildung neuer Zellen verbunden ist, durch welches allein also schon stets dem Organismus gewissermaassen die Wahl zwischen den alten, bisher funktionirenden und den neuen, sich zwischen sie einschiebenden Zellen gelassen wird. Der Organismus konnte es deshalb — bildlich gesprochen — wagen, verschiedenen specifischen Gewebszellen eine stärkere Leistung zuzumuthen, als sich mit ihrem eignen Fortleben, ihrer eignen Integrität vertrug; die Vortheile, welche dadurch dem Ganzen erwachsen, überwogen die Nachtheile des Untergangs der einzelnen Zellen. Grade die aus Zellendetritus bestehenden Drüsensekrete beweisen, dass den Zellen des complicirten Organismus zum Theil Funktionen übertragen sind, die nothwendig mit ihrer Auflösung und ihrem Austritt aus dem lebendigen Zellverband des Körpers verbunden sind. Ganz ebenso steht es ja nachweislich mit den Blutzellen, deren Funktion es mit sich bringt, dass sie vollständig aufgelöst werden. So ist es denn auch nicht nur denkbar,

Anm. Auf welchem Wege die Arbeitstheilung der Zellen im höheren Organismus zu Stande kommt und durch welche mechanischen Vorgänge überhaupt die inneren Zweckmässigkeiten des Organismus entstehen, hat kürzlich Roux zu entwickeln versucht in seiner Schrift: „Der Kampf der Theile im Organismus.“ Jena 1881.

sondern sehr wahrscheinlich, dass viele andere Funktionen der höheren Organismen ebenfalls zur Zerstörung ihrer Träger führen, nicht deshalb weil die lebendige Zelle durch den Lebensprocess selbst nothwendig abgenutzt und dem Tode zugeführt wird, sondern weil die specifischen Funktionen, welche grade diese Zellen im Haushalt des Zellenstaates übernommen haben, zu ihrer Auflösung führen müssen. Dass aber solche mit dem Opfer einer grossen Zahl von Zellen verbundenen Funktionen überhaupt in den Organismus eingeführt werden konnten, beruht lediglich auf der Möglichkeit des Ersatzes durch neuentstandene Zellen, also auf der Fortpflanzung der Zellen.

A priori lässt sich die Möglichkeit nicht bestreiten, dass es auch Gewebe gebe, deren Zellen durch ihre Funktionen nicht abgenutzt würden; es ist aber wohl sehr unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass alle specifischen Gewebszellen ihre Constitution einer einseitigen und sehr weit gehenden Arbeitstheilung verdanken, dass sie also viele Eigenschaften des einzelligen, auf sich selbst beruhenden Organismus längst verloren haben. Jedenfalls kennen wir eine potentia vorhandene Unsterblichkeit der Zelle nur von den selbstständigen einzelligen Wesen und nur diese müssen ihrer Natur nach so constituirt sein, dass die sich stets wieder von Neuem in integrum restituiren.

Fände im höhern Organismus kein Zellersatz statt, so könnte man versucht sein, den Tod desselben direkt aus der Arbeitstheilung seiner Zellen herzuleiten und zu sagen, die specifischen Gewebszellen haben die der selbstständigen Urzelle zukommende Fähigkeit zu ewiger Dauer verloren eben durch die einseitige Ausbildung ihrer Thätigkeit; sie können nur eine gewisse Zeit lang funktionieren, dann sterben sie ab und mit ihnen der Organismus, dessen Leben

durch ihre Thätigkeit bedingt wird; je länger sie funktionieren, um so unvollkommener erfüllen sie die Lebenserscheinungen des Ganzen und rufen so die Involutionerscheinungen hervor. Da aber der Zellersatz für viele Gewebe (Drüsen, Blut u. s. w.) fest steht, so kann man auf diesem Wege niemals zu einer befriedigenden Erklärung des Todes gelangen, sondern muss eine Begrenztheit des Zellersatzes hinzunehmen. Eine Erklärung für diese aber kann — wie mir scheint — nur in den allgemeinen Beziehungen des einzelnen Individuums zur Art und zur Gesamtheit der äussern Lebensbedingungen gefunden werden, wie dies im Text versucht wurde.

9. Tod durch Katastrophe.

Das merkwürdigste Beispiel dieser Art, welches ich kenne, ist das der männlichen Bienen. Man hat schon lange gewusst, dass die Drohne bei der Begattung stirbt, glaubte aber, dass die Königin das Männchen todtbeisse. Neuere Beobachtungen haben ergeben, dass dem nicht so ist, sondern dass das Männchen während der Begattung plötzlich stirbt und dass die Königin nachher, um sich von der Last des Todten zu befreien, den Körper vom feststehenden Penis abbeisst. Dieser Fall ist offenbar dem Tod durch plötzlichen Affekt einzureihen, denn auch bei künstlicher Erektion stirbt das Thier sofort. v. Berlepsch theilt darüber sehr interessante Beobachtungen mit. Er sagt: „Fasst man, wenn bei dem Befruchtungsausflug das Volk stark vorspielt, eine Drohne an den Flügeln, ohne einen sonstigen Körpertheil zu berühren und hält sie ganz frei in die Luft, so stülpt sich der Penis um und das Thier ist todt, regungslos und wie vom Schlag getroffen. Ganz dasselbe findet statt, wenn man zu solcher Zeit eine

Drohne ganz leise auf dem Rücken berührt. Die Männchen befinden sich nämlich dann in einem so aufgeregten und reizbaren Zustande, dass bei nur einiger Musculation (?) oder Berührung der Penis sofort sich umstülpend hervorspringt¹⁾“. Hier tritt also der Tod durch sog. „Nervenschlag“ ein. Bei den Hummeln verhält sich dies nicht so, das Männchen stirbt nicht bei der Begattung, „sondern zieht den Penis wieder hervor und fliegt davon“. Aber auch für die Bienenmännchen kann der Tod während der Begattung nicht als der normale Tod angesehen werden. Die Thiere können vielmehr vier Monate lang leben, wie der Versuch gezeigt hat²⁾. In der Regel leben sie freilich viel kürzer, da die Arbeiterinnen sie einige Zeit nach dem Hochzeitsflug der Königin zwar nicht — wie man früher annahm — direkt tödten, wohl aber vom Honig absperren und aus dem Stock hinausdrängen³⁾, wodurch sie dann verhungern.

Dass auch der plötzliche oder doch sehr rasch erfolgende Tod nach der Eiablage ein Tod durch Katastrophe genannt werden muss, beweist der Umstand, dass die Weibchen gewisser Psychiden-Arten, wenn sie sich geschlechtlich fortpflanzen, mehrere Tage ja bis über eine Woche auf das Männchen lebend ausharren können, nach erfolgter Begattung aber die Eier ablegen und sterben, während parthenogenetische Weibchen derselben Art sofort nach dem Abstreifen der Puppenhülle die Eier ablegen und sterben. Die Ersteren leben mehrere Tage, die Letzteren nicht über 24 Stunden. „Die parthenogenetische Form von *Solenobia triquetrella* legt bald nach dem Ausschlüpfen ihre gesamm-

1) v. Berlepsch, „Die Biene und ihre Zucht“ etc.

2) Oken, Isis 1844, p. 506.

3) v. Berlepsch a. a. O. p. 165.

ten Eier in den verlassnen Sack, fällt dann ganz eingeschrumpft von demselben herab und ist nach einigen Stunden todt“.

(Nach brieflicher Mittheilung von Herrn Hofrath Dr. Speyer in Rhoden).

10. Vermischungs-Rotation bei Theilung einzelliger Organismen.

Siehe: August Gruber, „Der Theilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*“ und Derselbe, „Die Theilung der monothalamen Rhizopoden“, Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXXV und XXXVI, p. 104 (1881). Bei den Amöben ist die Theilung ganz gleichmässig, so dass von Mutter und Tochter dabei nicht die Rede sein kann. Bei *Euglypha* und Verwandten bedingt die Schale einen Unterschied zwischen den beiden Theilhälften, so dass man hier das junge vom alten Thier unterscheiden kann. Das ursprüngliche Thier bildet nämlich in seinem Innern die Schalstücke für das Tochterthier. Diese werden vom Protoplasma aus der alten Schale hinausbefördert und lagern sich dort der Oberfläche des zur Abschnürung bereiten Protoplasma-Körpers des Tochterthiers auf, ordnen sich und wachsen zur neuen Schale zusammen. Die Theilung des Kerns folgt hier der Theilung des Protoplasma's nach, so dass einige Zeit hindurch das Tochterthier noch ohne Kern ist. Obgleich man nun bei dieser Art das Tochterthier auch nach seiner völligen Trennung vom Mutterthier ganz wohl an seiner jüngeren helleren Schale erkennen kann, so kann doch nicht angenommen werden, dass die Eigenschaften der beiden Thiere selbst irgendwie verschieden seien, denn unmittelbar vor der Trennung beider Individuen findet die im Texte erwähnte Ro-

tation des Protoplasma's durch beide Schalen hindurch statt, also eine vollständige Vermischung der Leibessubstanz.

Bei der Quertheilung von Infusorien ist der Unterschied der beiden Theilhälften noch grösser, da auf der vorderen der After neu gebildet werden muss, auf der hinteren der Mund etc. Ob hier irgend Etwas wie die Rotation des Protoplasma's von *Euglypha* vorkommt, ist nicht bekannt. Sollte dies aber auch nicht der Fall sein, so ist damit doch durchaus noch kein Grund dazu gegeben, den beiden Theilhälften eine verschiedene Dauerfähigkeit zuzusprechen.

Theoretisch bedeutsam scheint mir der Theilungsprocess der Diatomeen zu sein, insofern hier, wie bei den oben erwähnten Monothalamien (*Euglypha* etc.) die neue Kieselchale im Innern des primären Bion sich anlegt, aber dann nicht wie dort nur für die eine Theilhälfte, sondern für beide verwandt wird (siehe: v. Heusen, Physiologie d. Zeugung p. 152); vergleicht man die Diatomeenschale einer Schachtel, so bilden die zwei Hälften der alten Schale die beiden Deckel für die Theilhälften, während die Schachteln selbst neugebildet werden. Hier tritt uns also auch in Bezug auf die Schalen eine völlige Gleichheit der Theilungshälften entgegen.

11. Regeneration.

In jüngster Zeit sind auf Anregung einer Würzburger Preisfrage mehrere Untersuchungsreihen über Regenerationsfähigkeit verschiedener Thiere angestellt worden, die die Angaben älterer Forscher, wie die Spallanzani's, wenigstens in den Hauptpunkten bestätigt haben. So hat Carrière gezeigt, dass bei Landschnecken nicht nur Fühler und Augen, sondern auch ein Theil des Kopfes wieder von Neuem gebildet wird, wenn er abgeschnitten worden war,

wenn sich ihm freilich auch die alte Angabe Spallanzani's und Andrer, dass der ganze Kopf sammt Nervencentren sich wieder ersetze, als ein Irrthum erwiesen hat. Siehe J. Carrière, „Ueber Regeneration bei Landpulmonaten“: Tagebl. der 52. Versammlg. deutsch. Naturf. p. 225—226.

12. Lebensdauer der Pflanzen.

Der Titel der im Text erwähnten Schrift über diesen Gegenstand lautet: F. Hildebrand „Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursache und ihre Entwicklung“. Engler's botanische Jahrbücher, Bd. II, 1. und 2. Heft, Leipzig 1881.



Ueber die
V e r e r b u n g .

Ein Vortrag

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.



J e n a ,
Verlag von Gustav Fischer.
1883.

Vorwort.

Der vorliegende Vortrag wurde bei der öffentlichen Feier der Uebergabe des Prorektorates in der Aula der Universität Freiburg am 21. Juni 1883 gehalten und erschien zum ersten Mal im Druck Ende August. Da er indessen in dieser Ausgabe nur in wenigen Exemplaren in den Buchhandel gelangen konnte, so erscheint er hier in zweitem Abdruck, der sich vom ersten durch einige nicht unwesentliche Verbesserungen und Zusätze unterscheidet.

Der Titel bedarf einer Erläuterung. Nicht das ganze Problem der Vererbung soll hier behandelt werden, sondern bloß eine bestimmte Seite desselben: die bisher angenommene Vererbung erworbener Eigenschaften. Dabei war es denn freilich nicht zu vermeiden, auf die Grundlage aller Vererbungserscheinungen zurückzugehen und den Stoff zu bestimmen, an welchen dieselben gebunden sein müssen. Meiner Ansicht nach kann dies nur die Substanz der Keimzellen sein, und diese überträgt ihre Vererbungstendenzen von Geschlecht zu Geschlecht zunächst unverändert und unbeeinflusst von den Geschicken ihrer Träger, der Individuen. Wenn diese Anschauungen, wie sie in vorliegen-

der Schrift mehr angedeutet, als ausgeführt sind, zutreffen, dann werden auch unsere Vorstellungen über Artumwandlung einer eingreifenden Umgestaltung bedürfen, denn das ganze von Lamarck aufgestellte und auch von Darwin angenommene und vielfach benützte Moment der Umgestaltung durch Uebung kommt dann in Wegfall.

Es liegt in der Natur der vorliegenden Schrift, die eben ein Vortrag ist und keine Abhandlung, dass auch in dieser Richtung nur Andeutungen, nicht aber eine erschöpfende Darstellung gegeben werden konnte. Ich habe auch darauf verzichtet, etwa in einem Anhang weitere Ausführungen zu geben und zwar wesentlich deshalb, weil auch dies eine Umfassung des ganzen grossen Thema's nicht möglich gemacht hätte, und weil ich ausserdem hoffe, an der Hand neuer Versuche und Beobachtungen auf diese Fragen in Zukunft zurückzukommen.

Es war mir sehr erfreulich, inzwischen zu sehen, dass ein so bedeutender Forscher, wie Pflüger*) von ganz anderer Seite her zu derselben Ansicht gelangt ist, welche die Grundlage der hier entwickelten Gedanken bildet, dass nämlich die Vererbung auf der Continuität der Keimmoleküle durch die Generationen hindurch beruht.

*) Pflüger, „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo.“ Arch. f. Physiol. Bd. XXXII, p. 68, 1883.

Der Verfasser.



Hochansehnliche Versammlung!

Nach überkommenem Brauch hat der Prorector sein Amt mit einer Rede anzutreten, deren Thema seiner freien Wahl überlassen ist. Ich möchte mir heute erlauben, Ihnen meine Ansichten über ein Problem darzulegen von allgemein biologischer Natur, über das Problem der Vererbung. Von der Vererbung möchte ich reden, diesem Grundpfeiler alles Beharrungsvermögens der organischen Formen, dem unbefangenen Laien so selbstverständlich und keiner besonderen Erklärung bedürftig, der Reflexion so verwirrend durch die unendliche Mannigfaltigkeit ihrer Aeusserungen, und so räthselvoll ihrem eigentlichen Wesen nach. Sagte doch noch kürzlich ein ausgezeichnete Physiologe*): „So viele Hände auch immer geschäftig gewesen sind, die Siegel zu lösen, welche die Theorie der Vererbung unserer Einsicht verschliessen, der Erfolg ihrer Arbeit war ein ge-

*) Victor Hensen in seiner „Physiologie der Zeugung“, Leipzig 1881, p. 216.

ringer, und mit einem gewissen Recht sieht man nachgerade mit nur wenig Hoffnungen neuen Arbeiten in dieser Richtung entgegen. Dennoch muss von Zeit zu Zeit untersucht werden, wie weit man zu kommen vermag.“

Gewiss muss dies immer wieder von Neuem versucht werden, denn wir haben es hier nicht mit Erscheinungen zu thun, welche ihrer Natur nach dem Menschen unergründlich bleiben müssen, vielmehr ist es nur die grosse Verwickelung der Erscheinungen, welche bisher nicht überwunden werden konnte, und wir sind auf diesem Gebiete sicherlich noch lange nicht an den Grenzen der möglichen Erfahrung angelangt.

Die Vererbung hat in dieser Hinsicht einige Aehnlichkeit mit gewissen anatomisch-physiologischen Problemen, z. B. dem vom Bau und der Function des menschlichen Gehirns. Der Bau desselben mit seinen Millionen Fasern und Nervenzellen ist so ausserordentlich complicirt, dass man verzweifeln möchte, ihn jemals vollständig zu überblicken, obwohl jede einzelne Faser ganz wohl zur Ansicht gebracht, nicht selten auch in ihrem Zusammenhang mit der nächsten Nervenzelle aufgezeigt werden kann, obwohl auch die Function — soweit uns überhaupt eine Einsicht in dieselbe möglich ist — schon für manche Gruppen von Nervelementen nachgewiesen werden konnte. Aber die zahlreichen Verflechtungen von Zellen und Fasern scheint unentwirrbar, und das Eindringen bis in die Function jedes einzelnen Elementes ausserhalb jeder Möglichkeit. Dennoch hat man jetzt mit der Entwirrung dieses gordischen Knotens nicht

ohne Erfolg begonnen, und es lässt sich nicht darüber absprechen, wie weit es menschlicher Ausdauer möglich sein wird, in den Gehirnmechanismus einzudringen und aus den unzähligen Einzelheiten ein Gesamtbild und ein allgemeines Princip abzuleiten. Sicherlich wird aber diese Arbeit ganz erheblich gefördert werden, wenn man gleichzeitig bemüht ist, tiefer in den Bau und die Thätigkeit der niedersten Formen des Nervensystems einzudringen, wie solche bei Polypen und Quallen, dann bei Würmern und Gliederthieren vorliegen. Ganz ebenso wird man, glaube ich, auch die Hoffnung nicht aufgeben dürfen, zu einer befriedigenden Erkenntniss der Vererbungsvorgänge zu gelangen, wenn man nicht nur die bei den höchsten Thieren auftretenden verwickeltesten Formen derselben in's Auge fasst, sondern die niedersten und einfachsten mit in Rechnung zieht.

Was man im Allgemeinen unter Vererbung versteht, ist bekannt genug; es ist die Eigenthümlichkeit aller Organismen, ihr eigenes Wesen auf die Nachkommen zu übertragen; aus dem Ei eines Adlers kommt wieder ein Adler und zwar ein Adler derselben Art, und nicht nur der allgemeine Typus, zoologisch gesprochen der Species-Charakter wird auf die folgende Generation übertragen, sondern auch die individuellen Eigenthümlichkeiten; die Kinder gleichen den Aeltern, nicht nur bei den Menschen, sondern auch bei den Thieren, wie wir schon aus Jakobs Züchtungsversuchen mit Labans weissen und gescheckten Lämmern her wissen.

Worauf aber beruht diese allgemeine Eigenthümlichkeit der Organismen?

Häckel wohl zuerst hat die Fortpflanzung ein Wachsthum über das Mass des Individuums hinaus genannt, und die Vererbung dann dadurch begreiflicher zu machen gesucht, dass er sie als einfache Fortsetzung des Wachsthums auffasste. Man könnte dies leicht für ein blosses Spielen mit Worten halten, allein es enthält mehr, ja richtig gewendet zeigt diese Auffassung den einzigen Weg, der zum Verständniss führen kann, wie mir scheint.

Einzellige Organismen, Wurzelfüßer, Infusorien, vermehren sich durch Theilung, sie wachsen heran bis zu einer gewissen Grösse und spalten sich dann in zwei Hälften, die sich nicht nur in Grösse, sondern auch in Beschaffenheit vollständig gleichen, und von deren keiner man sagen kann, sie sei die jüngere oder ältere. Solche Organismen besitzen in gewissem Sinn die von ihren höchstorganisirten Brüdern so sehnüchtig gewünschte Unsterblichkeit, sie können zwar wohl vernichtet werden, aber wenn sie ein günstiges Geschick vor gewaltsamem Tode schützt, so leben sie fort und fort, und müssen nur von Zeit zu Zeit ihre allzusehr anschwellende Körpermasse durch Zweitheilung auf ein geringeres Mass herabsetzen. Alle Individuen solcher einzelligen Arten, welche heute auf der Erde leben, sind somit weit älter als das Geschlecht der Menschen zusammengenommen, sie sind nahezu so alt, als das Leben auf der Erde selbst ist.

Bei solchen einzelligen Organismen begreifen wir also bis zu einem gewissen Grad, warum der Spross dem Vorfahren ähnlich ist, er ist eben ein Stück

von ihm. Die Frage freilich, warum das Stück dem Ganzen ähnlich sein muss, führt auf ein neues Problem, das der Assimilation, welches ebenfalls noch seiner Lösung harret. Doch steht wenigstens die Thatsache unzweifelhaft fest, dass die Organismen die Fähigkeit besitzen, gewisse fremde Stoffe, allgemein gesprochen: Nahrung in sich derart aufzunehmen, dass sie sie in ihre eigene Leibessubstanz umwandeln.

Die Vererbung beruht bei diesen einzelligen Organismen auf der Continuität des Individuums, dessen Leibessubstanz sich fort und fort durch Assimilation vermehrt.

Wie aber steht es mit den vielzelligen Organismen, welche sich nicht durch einfache Theilung fortpflanzen, bei denen sich nicht die Qualität der gesammten Körpermasse von dem Erzeuger auf den Spross überträgt?

Bei allen vielzelligen Thieren bildet die sexuelle Fortpflanzung die Grundlage ihrer Vermehrung, nirgends fehlt sie ganz, und bei der Mehrzahl ist sie die einzige Art der Vermehrung. Hier ist nun die Fortpflanzung an bestimmte Zellen gebunden, die man als Keimzellen den Zellen, welche den Körper selbst bilden gegenüber stellen kann und wohl auch muss, denn sie spielen eine total verschiedene Rolle wie jene. Sie sind bedeutungslos für das Leben ihres Trägers*), aber sie allein erhalten die Art, denn eine jede von ihnen vermag sich unter gewissen Umständen wiederum

*) d. h. für die Erhaltung des Lebens.

zu einem vollständigen Organismus zu entwickeln von der gleichen Art, wie der älterliche, mit allen möglichen individuellen Eigenheiten desselben mehr oder minder ausgestattet. Wie geschieht nun hier die Uebertragung der älterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen, wie kommt die eine Keimzelle dazu, den ganzen Körper mit allen seinen Einzelheiten reproduciren zu können?

Wenn es dabei nur auf die Continuität der Substanz der Keimzelle von einer zur andern Generation ankäme, so wäre leicht geholfen, denn diese lässt sich in einzelnen Fällen nachweisen, in allen sehr wahrscheinlich machen. Bei gewissen Insekten beginnt die Entwicklung des Eies zum Embryo — der sog. Furchungsprocess des Eies — damit, dass ein Paar kleine Zellen sich von der Hauptmasse des Eies abschnüren, und diese sind die Keimzellen, die später in das Innere des sich formenden Thieres aufgenommen zu den Fortpflanzungs-Organen desselben werden; bei gewissen kleinen Krebschen unserer Süßwässer (Daphnoiden) trennen sich die Keimzellen zwar nicht am Beginn des Furchungsprocesses, aber sehr frühe schon während desselben, wenn das Ei sich noch nicht in mehr als dreissig Zellen zerklüftet hat, und auch hier bilden sie später die Keimstöcke des Thiers. Bei *Sagitta*, einem schwimmenden Wurm des Meeres fällt die Trennung der Keimzellen von den Zellen des Körpers noch später, in die Zeit nach Vollendung der Furchung, und bei den Wirbelthieren geschieht diese Abspaltung erst, nachdem der Embryo in seiner ganzen Form bereits angelegt ist. Da nun — wie ihre Entwicklung beweist —

ein tiefer Gegensatz besteht zwischen der Substanz oder dem Plasma der unsterblichen Keimzellen und der vergänglichen Körperzellen, so werden wir diese That-sachen nicht anders auslegen können, als dahin, dass in der Keimzelle beiderlei Plasma-Arten potentia enthalten sind, die sich nun nach dem Eintritt der embryonalen Entwicklung früher oder später in Form gesonderter Zellen von einander trennen.

Für die Vererbungsfrage macht es offenbar keinen Unterschied, ob diese Trennung früher oder später geschieht, insofern die Constitution der Moleküle des Keim-Plasma's schon vor Beginn der Entwicklung festgestellt war. Wie wir allen Plasma-Molekülen die Fähigkeit zu wachsen d. h. Nahrungsstoffe zu assimiliren und sich durch Theilung zu vermehren, theoretisch zuerkennen müssen, wollen wir anders das Wachstum und die Vermehrung der Zellen begreifen, so werden auch die Moleküle des Keim-Plasma's unter günstigen Ernährungsbedingungen wachsen und sich vermehren können, ohne dass aber dadurch schon ihr Wesen geändert, ohne dass also dadurch die Vererbungstendenzen, deren Träger sie sind, geändert würden. Es wäre desshalb ganz wohl denkbar, dass die Keimzellen sich noch viel später erst von den Körperzellen trennten, als in den eben ange-deuteten Beispielen und ich glaube in der That Fälle zu kennen*), in denen diese Trennung nicht nur bis nach

*) Vergl.: Weismann, „die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen“, Jena 1883.

der völligen Ausbildung des dem Keim entstammenden Thieres verschoben ist, sondern sogar noch einige ganze Generationen weiter bis in die Knospensprösslinge jenes ersten Individuums. Auch hier scheint mir kein Grund zu der Annahme vorzuliegen, dass die Vererbungstendenzen der Keim-Moleküle irgendwie verändert sein sollten durch den langen Aufschub ihrer Trennung von den somatischen Molekülen, und die Beobachtung bestätigt diese theoretische Folgerung, denn aus dem Ei der durch Knospung an einem Polypenstöckchen entstandenen Meduse wird zunächst nicht wieder eine Meduse, sondern ein Polyp. Die Keimplasma-Moleküle, welche vom Ei her zunächst in das Polypenstöckchen, dann in die Medusenknospe gelangten und dort erst sich von den Körperzellen sonderten und zu besonderen Keimzellen differenzirten, besitzen noch immer die Tendenz, einen Polypen aus sich zu entwickeln.

So haben wir denn also auch bei der Fortpflanzung der vielzelligen Wesen im Grunde den gleichen Process, wie bei der der einzelligen: eine fortgesetzte Theilung der Keimzelle, und der Unterschied liegt nur darin, dass hier die Keimzelle nicht schon das ganze Individuum ausmacht, sondern dass dieselbe umgeben wird von vielen, von Tausenden, ja von Millionen und Billionen von Körper-Zellen, deren Gesammtheit erst die höhere Einheit des Individuums bildet. So wird denn das oben aufgestellte Problem: wie kommt es, dass die eine Keimzelle die Anlage zu dem ganzen, so complicirt gebauten Individuum in sich enthält, dahin

präcisirt werden müssen: wie kommt es, dass das Plasma der Keimzellen bei den höheren Thieren Körper-Plasma*) potentia enthält, und zwar solches von ganz specifischer Qualität?

Das Problem, welches diese Frage in sich birgt, tritt noch schärfer hervor, wenn man es auf einen der bestimmten vorliegenden Fälle anwendet, nämlich auf die Entstehung der vielzelligen Thiere aus den einzelligen. Dass Letztere aus den ersteren hervorgegangen sind, unterliegt keinem Zweifel, auch lässt sich das physiologische Princip angeben, nach welchem es geschehen ist: das Prinzip der Arbeitstheilung. Im Laufe der phyletischen Entwicklung der Organismenwelt muss zunächst der Fall eingetreten sein, dass mehrere einzellige, durch Theilung auseinander hervorgegangene Individuen sich nicht sofort trennten, sondern gemeinsam weiter lebten, zunächst noch als völlig gleichwerthige Elemente, von denen jedes alle thierischen Functionen, also auch die der Fortpflanzung beibehielt. Solche völlig gleichartige Zellen-Colonien gibt es heute noch, wie die Häckel'sche Flimmerkugel, *Magosphaera planula* beweist**). In einer solchen Gemein-

*) Oder genauer: solches Plasma, welches sich zu den Körperzellen zu entwickeln fähig ist, denn vor Beginn der Entwicklung muss das Keimplasma gleichartig gedacht werden (siehe unten).

***) Ob man die Flimmerkugel der *Magosphaera* als den „reifen“ Zustand der Art betrachten darf, ist freilich wohl zweifelhaft, aber es steht Nichts der Annahme im

schaft bewirkte dann später Arbeitstheilung eine verschiedene Differenzirung der einzelnen Zellen, z. B. in der Weise, dass nur bestimmte Zellen noch die Ernährung (im weitesten Sinne) und die Ortsbewegung vermittelten, bestimmte andere Zellen ausschliesslich die Fortpflanzung. Es entstanden so Colonien, die aus Körperzellen und aus Keimzellen zusammengesetzt waren und bei denen wohl zuerst die Erscheinung des individuellen Todes sich einbürgerte, indem die Körperzellen nach gewisser Zeit zu Grunde gingen, während die Keimzellen allein die von den Protozoen ererbte Unsterblichkeit beibehielten. Wie soll es nun möglich sein, dass in einer solchen Colonie die eine Zellenart im Stande ist, durch Theilung immer wieder auch die andere hervorzubringen? sie brachte doch vor der Differenzirung der Colonie immer nur ihres Gleichen hervor, wie soll sie nun jetzt, nachdem sich das eine ihrer Theilprodukte in seiner Natur verändert hat, auch in ihrem eignen Wesen soweit verändert worden sein, dass sie nun ungleichartige Zellen aus sich hervorgehen lässt?

Zunächst bieten sich zwei Annahmen zur Lösung dieses Räthsels; man könnte zum alten, längst verabschiedeten *Nisus formativus* greifen, oder wie man es heute passender nennen kann, zu einer phyletischen Entwicklungskraft, welche bewirkt, dass die Organismen sich von Zeit zu Zeit in bestimmter

Wege, dass Arten gelebt haben, oder noch leben, bei denen die Flimmerkugel bis zur Encystirung, d. h. Fortpflanzung ihrer einzelnen Zellen zusammenhält.

Weise umwandeln, zu einer vis a tergo, einer zweckthätigen Kraft, welche ohne Beziehung zu den Lebensbedingungen der Organismen diese von Innen heraus zu immer neuen Umgestaltungen führt. Diese liesse indessen die zahllosen Anpassungen, die wir an jedem einzelnen Organismus bewundern unerklärt, und könnte überhaupt nicht als eine wissenschaftliche Erklärung gelten.

Man könnte dann weiter die Annahme machen, dass die durch Anpassung an die Lebensbedingungen zu Körperzellen differenzirten zweiten Zellen der Colonie auf die andern, die Fortpflanzungszellen zurückwirkten, dass sie Theilchen an sie abgaben, welche ihre Natur soweit umgestalteten, dass sie bei der folgenden Theilung sich in die verlangten ungleichen Hälften theilen müssten.

Auf den ersten Blick scheint diese Hypothese annehmbar. Dass Theilchen von den Körperzellen an die Keimzellen abgegeben werden, ist nicht nur denkbar, sondern es liegt in der Voraussetzung, welche ja eben die Ernährung der Keimzellen durch die Körperzellen setzte. Sieht man aber näher zu, so stösst man doch auf grosse Schwierigkeiten. Einmal kommt es — wie oben schon angedeutet wurde — niemals vor, dass bei der Ernährung die Moleküle einer fremden Individualität nur einfach den eigenen beigefügt werden*), sie werden vielmehr — soweit wir wissen — assimilirt, d. h. in die Moleküle des eigenen Zellkörpers umgewandelt. Aber

*) Oder bilden vielleicht die Ei-Nährzellen, wie sie bei vielen Thieren vorkommen, davon eine Ausnahme?

gesetzt auch, es könnten von den wachsenden Körperzellen eine Anzahl ihrer eigenen Moleküle an die wachsenden Keimzellen abgegeben und in diesen unverändert deponirt werden, um bei der nächsten Theilung derselben als Körperzellen der folgenden Generation wieder abgetrennt zu werden, so ist damit doch nicht viel gewonnen. Denn wie sollte man sich die Sache denken, wenn die Colonie complicirter, wenn die Zahl der Körperzellen eine grössere würde, so dass sie die Keimzellen in mehreren, oder in vielen Schichten umgäben, und zugleich die weiter fortschreitende Arbeitstheilung eine ganze Anzahl verschiedenartiger Zellen und Gewebe hervorbrächte, die alle aus einer Keimzelle wieder hervorzugehen hätten? Jede von ihnen müsste dann also spezifische Moleküle an die Keimzelle abgeben, dabei wären aber offenbar diejenigen unter ihnen sehr im Vortheil, welche als unmittelbare Nachbarn an die Keimzelle anstiessen, den Andern gegenüber, welche sich in grösserer Entfernung befänden. Wenn nun dennoch eine jede der Letzteren ebensoviel*) Moleküle jeder der Keimzellen zusenden sollte, so müssten wir eben von allen bekannten physikalischen und physiologischen Vorstellungen Abstand nehmen und uns auf Affinitäten jener Moleküle zu den Keimzellen berufen, von denen wir absolut Nichts wissen, und deren Entstehung und Regulirung — wenn wir selbst ihre Existenz zugeben wollten — gerade unter dieser Voraussetzung, dass die Differenzirung von der

*) Genauer: soviele Moleküle, als der Ziffer dieser Zellenart im fertigen Organismus entspräche.

fertigen Colonie erworben wurde, ganz unverständlich bleibt. Zu ihrem geheimnissvollen Treiben müssten dann noch weitere unbekannte ordnende Kräfte hinzukommen, welche es mit sich brächten, dass diese in die Keimzelle eingewanderten Moleküle sich nun auch so zueinander ordneten, wie es der Reihenfolge ihrer späteren Lostrennung in Form selbstständiger Zellen entspräche. Kurz wir bewegten uns hier in einem Dickicht unbegründbarer Hypothesen.

Bekanntlich hat Darwin zur Erklärung der Vererbungs-Erscheinungen eine Hypothese aufgestellt, die mit der eben besprochenen ungefähr zusammenfällt. Man braucht bloß anstatt Moleküle „Keimchen“ zu sagen, so hat man den Grundgedanken der Darwin'schen Pangenesis. Theilchen von ausserordentlicher Kleinheit sollen von allen Zellen des Körpers zu jeder Zeit abgegeben werden und sich in den Keimzellen sammeln und ordnen, so dass also jede Abänderung, die der Organismus zu irgend einer Zeit seines Lebens eingeht, sich auf den Keim übertragen könnte*). Darwin glaubte so vor Allem die Vererbung erworbener Charaktere verständlich machen zu können, deren Annahme er für den Entwicklungsprocess der Arten für geboten hielt; übrigens bezeichnete er seine Hypothese selbst als eine provisorische, als den Ausdruck unseres augenblicklichen, aber keineswegs befriedigenden Wissens von die-

*) Siehe: Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication.“ Zweite deutsche Ausgabe, Stuttgart 1873, Bd. II, p. 405.

sen Vorgängen, nichts weniger, als einen Abschluss desselben.

Es ist immer eine missliche Sache um die Annahme ganz neuer Kräfte bloß zur Erklärung von Erscheinungen, die sich für's Erste aus den bekannten Kräften nicht ableiten lassen wollen, und es ist gewiss geboten, den Versuch zu machen, ob sich nicht doch ein anderer Weg der Erklärung finden lässt.

Ich glaube, dass dies in der That möglich ist, sobald wir annehmen, dass in wahren Sinne erworbene Abänderungen bei dem Entwicklungsgang der organischen Welt überhaupt nicht vorkommen, dass vielmehr alle Abänderungen aus primären Keimes-Abänderungen hervorgehen.

Bei dem vorhin angenommenen Beispiel der Colonie, deren Zellen sich zu Körper- und Keimzellen differenzieren, ist nämlich offenbar noch eine dritte Annahme möglich; man kann sich vorstellen, dass die Differenzierung der Körperzellen nicht erst von ihnen selbst erworben ist, sondern dass sie vorbereitet wurde durch Veränderungen in der Molekularstruktur der Keimzelle, aus welcher die Colonie hervorging.

Wenn überhaupt die heute herrschende Vorstellung richtig ist, nach welcher der Wechsel der äusseren Bedingungen (im weitesten Sinn) in Verbindung mit Auslese dauernde Veränderungen an einem Organismus hervorrufen kann, dann muss dies ebensowohl für den einzelligen und den mehrzelligen aber noch gleichartig zusammengesetzten, als für den eigentlichen Metazoen-Organismus gelten. Wenn nun jene hypothetische Colonie

von gleichartigen Zellen aus irgend welchem äussern Grunde besser gediehe, wenn die in ihrer Keimzelle potentia gegebenen Molekül-Arten sich bei der Entwicklung der Colonie nicht wie bisher gleichmässig auf alle Theilhälften vertheilten, sondern ungleich, so würde dies also auf Grund der stets vorhandenen Variabilität geschehen können, und das Resultat würde sein, dass die Zellen der fertigen Colonie ungleich ausfielen, z. B. also so, wie oben angenommen wurde. Wir hätten dann also eine ungleichartige Colonie, deren Zellen in statu nascenti schon ungleich waren, weil die Molekularordnung in der Keimzelle sich geändert hat. Es hindert auch Nichts an der Annahme, dass zugleich die Qualität eines Theils der Moleküle weiteren Veränderungen unterliege, denn Moleküle sind zusammengesetzter Natur und können sich spalten oder combiniren.

Wenn nun aber die Keimzelle sich so verändert hat, dass sie durch fortgesetzte Theilung eine heterogene Colonie hervorbringen muss, so muss dies auch die folgende Keimzellen-Generation genau in derselben Weise thun, da sie ja eben nur Stücke der früheren Keimzelle darstellt und aus demselben Protoplasma, demselben Keimplasma besteht, wie diese.

Es ist bei dieser Betrachtungsweise ganz gleichgültig, wie man sich die bei der Entwicklung hervortretende Differenzirung der Zellen in der Keimzelle potentia enthalten denkt, ob in einer veränderten Anordnung der Moleküle, oder in einer Veränderung in der chemischen Zusammensetzung derselben, oder schliesslich

in Beidem, es kommt nur darauf an, dass die Veränderung von vornherein von der Keimzelle ausgegangen ist, ganz so wie dies heute noch in der Ontogenese ganz allgemein der Fall ist. Niemand zweifelt daran, dass in der Keimzelle feinstem Bau die Ursache liegt, warum dieselbe diese oder jene Form der Furchung durchläuft, zu dieser oder jener Art schliesslich wird, und dass dabei die Verschiedenheit der Moleküle — sei sie nun von Anfang an vorhanden, oder stelle sie sich erst im Laufe der Entwicklung ein*) — und ihre Anordnung

*) Ich bin auf die Frage, ob die Plasma-Moleküle der Keimzelle als ursprünglich gleichartig anzunehmen sind, im Text nicht näher eingetreten, weil es mich von meinem eigentlichen Ziel zu weit abgelenkt hätte. Da aber Pflüger inzwischen aus seinen wichtigen Beobachtungen am Batrachier-Ei den Schluss gezogen hat, dass die Eizelle nur eine Art von Molekülen enthalte, so will ich nicht unterlassen zu bemerken, dass ich von meinem Gedankengang aus zu demselben Schluss hingeführt werde. Wenn nämlich die Vererbung auf der Continuität des Keimprotoplasma's beruht, so muss bei der Entwicklung der Keimzelle zum Organismus jedesmal ein Theil des Keimplasma's unverändert übrig bleiben, damit sich aus ihm die Keimzellen des neuen Individuums bilden können. Dieser Rest von Keimplasma kann niemals sehr gross sein und in manchen Fällen, z. B. bei den Hydroiden muss sich derselbe auch noch sehr stark vertheilen, weil er für eine grosse Anzahl von Individuen das Material zur Keimzellenbildung zu liefern hat. Wäre nun das Keimplasma aus verschiedenen

zu bestimmten Gruppen eine Rolle spielt, das lässt sich ja bei solchen Arten beinahe direct wahrnehmen, deren erste Furchungskugel schon eine opace und eine lichte Hälfte aufweist, oder wie bei manchen Medusen eine feinkörnige Rinde und ein helles Mark, entsprechend dem Material der späteren Ektoderm- und Entoderm-Zellen. Was hier als Verschiedenheit hervortritt ist freilich nur das Größte von der gewiss sehr complicirten Molekularstruktur solcher Zellen, aber es zeigt doch,

Arten von Molekülen zusammengesetzt, so liesse sich nicht absehen, wie diese Moleküle bei ihrer Zerstreung durch eine ganze Kolonie von Individuen genau in derjenigen Combination beisammen bleiben sollten, wie sie eben das Keimplasma der betreffenden Art ausmacht. Wir werden also entweder nur eine einzige Art von Keim-Molekülen für jede Species annehmen müssen, oder aber Kräfte, die die verschiedenen Arten von Molekülen genau in der verlangten Combination aneinander ketten. Das Letztere heisst aber genau genommen nichts Anderes, als das Erste, denn Moleküle sind eben Atomgruppen von mehr oder minder complicirter Zusammensetzung, und wir werden uns die Keim-Moleküle kaum complicirt genug vorstellen können, wenn wir bedenken, dass der gesammte Bau des fertigen Thieres in allen seinen kleinsten Einzelheiten potentia bereits in ihnen gegeben ist. Eine feste Combination von vielen Molekülen ist eben wieder ein Molekül, ein Molekül höherer Ordnung, ein sehr complicirtes Molekül. Eine Verschiedenheit der Plasma-Moleküle der Keimzelle kann wohl erst mit der Embryonal-Entwicklung eintreten.

dass wir uns auf dem rechten Weg befinden, wenn wir alle im Laufe der Ontogenese eintretenden Differenzierungen von der chemischen und physikalischen Molekularstruktur der Keimzelle abhängig denken.

In dem vorhin gewählten einfachsten Beispiel gingen aus der Furchung der Keimzelle nur zweierlei Zellen hervor: Körperzellen und Keimzellen, und Letztere müssen genau dieselbe Molekularstruktur besitzen, wie die Mutter-Keimzelle, und dann auch genau wieder dieselbe Entwicklung durchmachen, wie jene. Es liegt auf der Hand, dass man sich nun den Differenzierungs-Process des vielzelligen Thierleibs auf dieselbe Weise weiter fortschreitend denken kann, wie er begonnen hat. Variationen in der Molekularstruktur der Keimzellen werden bei jeder Art stets vorkommen und müssen durch Selection gesteigert und fixirt werden können, wenn ihre Resultate, d. h. die Abänderung gewisser Körperzellen nützlich sind. Bedingung der Vererbung der Abänderungen ist nur, dass stets ein Theil des Keim-Plasma's bei der Furchung und dem weiteren Aufbau des Körpers unverbraucht bleibt, d. h. unverändert in den Organismus übergeht und zu bestimmter Zeit, bald früher, bald später in Form der Keimzellen sichtbar wird. Nur so, scheint mir, ist die Vererbbarkeit der in der Stammesgeschichte eingetretenen Veränderungen der Arten einigermaßen, d. h. im Princip verständlich, nur so können wir die Möglichkeit einsehen, wie die erstentstandene Art von Körperzellen schrittweise sich weiter differenzirt hat zu immer grösseren Massen und immer zahlreicheren Qualitäten von Zellen, denn nur, wenn jede Neuerung von

einer partiellen Molekular-Aenderung der Keimzelle ausging, kann bei der Fortpflanzung, d. h. bei der Theilung der folgenden Keimzellen-Generation wieder dieselbe Neuerung an den Körperzellen daraus resultirt haben.

Jedenfalls ist nicht abzusehen, wie wir die Vererbbarkeit von Neuerungen begreifen könnten, die an den Körperzellen irgendwo proprio motu, oder richtiger: als Reaktion auf eine äussere Einwirkung*) auftreten.

Die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit irgend eine aus bekannten Kräften abgeleitete Erklärung für die Vererbbarkeit erworbener Charaktere zu geben ist auch schon oft gefühlt worden, hat aber doch noch nicht dazu geführt, entschieden gegen die Richtigkeit der ganzen Annahme Front zu machen.

Ich glaube, dies hat einen doppelten Grund: einmal liegen Beobachtungen vor, welche das Vorkommen einer solchen Vererbungsform thatsächlich zu beweisen scheinen, und dann spielt die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften eine so bedeutende Rolle

*) Dahin sind natürlich auch die Willensimpulse zu rechnen, welche eine bestimmte Zellengruppe des Körpers in häufige Thätigkeit setzen, denn auch sie sind nicht in dem betreffenden Gewebe (Nerven oder Muskeln) selbst gelegen, sondern ausserhalb desselben, sie fliessen nicht direkt aus einer Keimesanlage hervor, sondern aus zufälligen äussern Eindrücken. Wenn eine zahme Ente ihre Beine mehr und anders braucht, als im wilden Zustand, so ist das eben Folge der veränderten Bedingungen, nicht der Keimesanlage.

in der Erklärung der Artumwandlung, dass man nicht auf sie verzichten zu können meinte.

Offenbar ist es ja auch vollkommen gerechtfertigt, unser Urtheil zurückzuhalten und nicht sogleich einen Vorgang für unmöglich zu erklären, wenn wir ihn zur Stunde aus den uns bekannten Kräften nicht ableiten können; denn wer wollte behaupten, dass wir alle Kräfte übersehen, welche in der Natur wirken. Aber auf der andern Seite haben wir wo möglich noch grössere Vorsicht anzuwenden, wenn es sich um die Annahme neuer, bisher unbekannter Kräfte handelt, und es müssen erst ganz bestimmte und unbezweifelbare Thatsachen vorliegen, welche beweisen, dass die angenommenen Vorgänge wirklich stattfinden, oder dass ihre Annahme unvermeidlich ist.

Keines von Beiden ist bis jetzt geschehen; weder ist der Beweis erbracht, dass erworbene Abänderungen vererbt werden können, noch ist gezeigt worden, dass sich die Transmutationen der organischen Welt nur mit ihrer Hülfe erklären lassen.

Die Vererbbarkeit erworbener Abänderungen ist bis jetzt durchaus noch nicht erwiesen, weder durch die einfache Beobachtung, noch durch das Experiment*). Wohl enthält die Litteratur eine ziem-

*) Pflüger äussert sich in demselben Sinn folgendermassen: „Ich habe mich genauer mit allen Thatsachen bekannt gemacht, welche für die Vererbung erworbener Eigenschaften beigebracht worden sind, d. h. solcher, welche ihren Grund nicht in einer eigenthümlichen, ursprünglichen

liche Zahl von Fällen, welche beweisen sollen, dass Verstümmelungen, Verlust eines Fingers, Narben früher erhaltener Wunden u. s. w. auf die Nachkommen vererbt worden seien, aber in allen diesen Fällen ist die Vorgeschichte dunkel und eine wissenschaftliche Kritik deshalb unmöglich.

Als ein für den wissenschaftlichen Werth solcher Angaben typischer Fall kann der vielcitirte von jener Kuh gelten, welche aus „unbekannter Ursache“ das linke Horn durch Eiterung verlor, und deren beide Kälber nur Rudimente desselben Horns besaßen. Hierzu hat Hensen schon mit Recht bemerkt*), dass es sich hier sehr wohl um eine congenitale Missbildung handeln konnte, also um eine Keimesanlage. Die einzigen wissenschaftlich discutirbaren Fälle sind die bekannten Versuche des französischen Physiologen Brown-Séguard mit Meer-schweinchen, aber auch diese scheinen mir, was ihre Deutung angeht, nicht unangreifbar. Es handelt sich hier um Vererbung künstlich erzeugter Missbildungen; Durchschneidung mächtiger Nervenstämme, oder gar des Rückenmarkes, oder einzelner Theile des Gehirns zogen Missbildungen nach sich, und diese traten in ähnlicher Weise auch bei den Nachkommen des ver-

Organisation des Eies und des Samens haben, aus denen das Individuum entstanden ist, sondern durch spätere, rein zufällige äussere Einwirkungen auf den Organismus desselben sich ausbildeten. Keine dieser Thatsachen beweist die Vererbung erworbener Eigenschaften.“ A. a. O. p. 68.

*) „Physiologie der Zeugung“.

stümmelten Thieres auf. So entstand Epilepsie nach Durchschneidung des grossen Hüftnerven, Verunstaltung des Ohres nach Durchschneidung des grossen sympathischen Halsnerven, Augapfel-Vorfall nach Durchschneidung eines bestimmten Gehirnthteils (der Corpora restiformia) und alle diese Folgen sollen sich in die folgende, ja bis zur fünften und sechsten Generation hinaus vererbt haben.

Zunächst aber wäre wohl zu fragen, ob es sich hier wirklich um Vererbung und nicht etwa um den viel einfacheren Fall der Ansteckung handelt! Bei Epilepsie wenigstens könnte man immerhin daran denken, dass die Uebertragung eines organisirten Giftes durch die Keimzellen mitspielte, wie bei Syphilis; jedenfalls kennen wir die Natur dieser Krankheit ganz und gar nicht. Bei den andern Fällen ist daran vielleicht gar nicht zu denken, wohl aber muss im Auge behalten werden, dass Thiere, mit denen man solche tiefeingreifende Verstümmelungen des Nervensystems vorgenommen hat, überhaupt krank sind und — wenn sie sich fortpflanzen — jedenfalls schwächliche, von Krankheitsursachen leicht afficirbare Nachkommen produciren. Damit wäre freilich nicht erklärt, warum immer gerade dieselbe krankhafte Abänderung auftritt, wie sie bei den Aeltern künstlich erzeugt wurde, allein dies scheint auch keineswegs immer der Fall zu sein, da Brown-Séguard selbst sagt, dass „die Veränderungen des Auges“ bei den Abkömmlingen ausserordentlich verschiedenartige, und nur einigemal den bei den Eltern beobachteten genau gleich gewesen seien.“

Immerhin können diese Versuche Beachtung beanspruchen, müssen sich aber auch voll und ganz, bis ins Einzelne der Cautelen- und Controlversuche, der Qualität des dabei verwendeten Dienstpersonals u. s. w. der genauesten Kritik preisgeben, ehe sie wissenschaftliche Anerkennung beanspruchen können.

Bis jetzt ist diesen Bedingungen noch nicht Genüge gethan. Die neueren Versuche liegen nur in kurzer vorläufiger Mittheilung vor, welche über ihre Zuverlässigkeit, über die Täuschungs-Möglichkeiten, über die angewandten Cautelen, ja selbst über die Generationsfolgen der beobachteten Individuen noch keinerlei Urtheil zulassen. Bis zu voller Vorlage der ganzen Versuchsreihen aber wird man mit Du Bois Reymond*) sagen dürfen: „wollen wir ehrlich sein, so bleibt die Vererbung erworbener Eigenschaften eine lediglich den zu erklärenden Thatsachen entnommene und noch dazu in sich ganz dunkle Hypothese.“

Es fragt sich nun, ob wir wirklich dieser Hypothese zur Erklärung der Thatsachen bedürfen.

Auf den ersten Blick sieht es nun freilich ganz so aus, und es scheint Tollkühnheit, auch ohne sie auskommen zu wollen. Ganze grosse Gruppen von Erscheinungen lassen sich — so scheint es — nur unter der Voraussetzung verstehen, dass auch erworbene Abänderungen vererbt werden können; so die Veränderungen, die wir dem steten Gebrauch oder Nichtgebrauch einzelner Theile zuschreiben, diejenigen, die wir direc-

*) Rede „über die Uebung“, Berlin 1881.

ter Einwirkung des Clima's zuschreiben, und wie sollten wir die Instinkte als „vererbte Gewohnheiten“ begreifen können, ohne die Häufung ihrer Anfangsstufen durch Vererbung der im Einzelleben eingeübten Gewohnheiten anzunehmen?

Ich will nun den Versuch wagen, zu zeigen, dass wir doch auch durch diese Fälle, — soweit sie wenigstens in ihrem Thatbestand klar und unzweifelhaft vorliegen — nicht zur Annahme der Vererbung erworbener Charaktere gezwungen werden.

Es scheint schwierig, ja fast unmöglich, die Vererbung erworbener Charaktere zu läugnen, wenn man an die Wirkungen denkt, welche erwiesenermassen Gebrauch oder Nichtgebrauch auf einzelne Theile oder Organe ausüben. Lamarck hat bekanntlich fast allein aus diesem Princip die Umgestaltung der Organismen abgeleitet; der lange Hals der Giraffe war nach seiner Anschauung durch das Recken desselben nach Blättern der Bäume entstanden, die Schwimmhaut an den Füssen der Vögel durch das Spreizen der Zehen in dem Bestreben eine möglichst breite Wasserschicht damit zu treffen. Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass ein Muskel, der häufig geübt wird, an Querschnitt und an Kraft zunimmt, dass Drüsen, welche sehr häufig zur Sekretion gereizt werden, nicht kleiner, sondern grösser werden und in ihrer Leistungsfähigkeit sich steigern, ja die ganze Wirkung der Uebung einzelner Theile unseres Körpers beruht ja eben darauf, dass die Organe durch häufige Functionirung gekräftigt werden. Dies bezieht sich ganz ebenso auch auf das Nervensystem, und der Klavierspieler, der mit rasender

Schnelligkeit bestimmte und höchst verwickelte Bewegungscombinationen seiner Hand- und Fingermuskeln ausführt, hat — wie du Bois Reymond mit Recht hervorhebt — keineswegs bloß die betreffenden Muskeln geübt, sondern in ebenso hohem Grade gewisse Gangliengruppen seines Gehirns, welche eben jene Combinationen von Bewegungen auszulösen haben. Ebenso lassen sich, wie bekannt, auch andere Functionen des Gehirns durch Uebung kräftigen und steigern, wie z. B. das Gedächtniss. Die Frage ist nur, ob sich solche durch Uebung erworbene Abänderungen auf die folgende Generation übertragen können. Die Lamarck'sche Theorie setzt es stillschweigend voraus, denn ohne Vererbung wäre eine Steigerung der betreffenden Abänderung durch Uebung vieler aufeinanderfolgender Generationen nicht möglich.

Dagegen ist nun zunächst zu sagen, dass überall, wo in der freien Natur ein Organ durch Uebung gekräftigt wird, dieses Organ eine gewisse Bedeutung für das Leben des Individuums besitzt; sobald dies aber der Fall ist, bemächtigt sich seiner die Naturzucht und wählt nur diejenigen Individuen zur Nachzucht aus, welche das Organ in bester Ausführung besitzen. Diese beste Ausführung beruht nun aber keineswegs auf dem Grad von Uebung, dem das Organ während des Einzellebens unterworfen ist, sondern sie beruht in erster Linie auf der Beanlagung des Organs vom Keime her. Die Steigerung, deren ein Organ durch Uebung im Einzelleben fähig ist, ist ja keine unbegrenzte, vielmehr hängt sie ab von der ersten Anlage des Organs.

So wenig man aus der Anlage eines Zwergs durch reichliche Ernährung einen Riesen machen kann, so wenig kann man die Muskeln eines der Anlage nach schwachen Individuums durch Uebung zu denen eines Herkules heranzubilden, oder das Gehirn eines zum Dummkopf beanlagten Individuums durch viele Denkübungen zu dem eines Leibnitz oder Kant erziehen. Bei gleicher Uebung wird das der Anlage nach kräftigere Organ stets einen höheren Leistungsgrad erreichen, als das schwächer angelegte. Wenn also Selection die minder leistungsfähigen Individuen beseitigt, so beseitigt sie damit die vom Keim her schwächer beanlagten Individuen, und die Uebungsergebnisse des Einzelens kommen dabei gar nicht in Betracht, da die Stärke der Uebung bei den Individuen einer Art nahezu gleich sein muss. Die Steigerung eines Organs im Laufe der Generationen beruht also nicht auf einer Summirung der Uebungsergebnisse des Einzellebens, sondern auf der Summirung günstiger Keimes-Anlagen.

An dieser Beweisführung könnte höchstens angezweifelt werden, ob in der That die einzelnen Individuen einer abändernden Art immer in gleicher Richtung und Stärke der Uebung unterworfen sind. Dies wird man aber sogleich zugeben, sobald man sich einen bestimmten Fall vorstellt. Als die wilde Ente gezähmt und auf Hühnerhöfen gehalten wurde, waren alle Individuen in gleichem Masse mehr als früher auf das Gehen und Stehen angewiesen und ihre Beinmuskulatur wurde in demselben Grade stärker in Anspruch genommen, als früher. Ganz ebenso aber wird es sich verhalten, wenn

der Zwang zu stärkerem Gebrauch eines Organs von irgend welcher Veränderung der Lebensbedingungen im Naturzustande ausgeht; kein Individuum wird sich demselben entziehen können, ein Jedes wird entsprechend seinen Kräften den veränderten Bedingungen gerecht zu werden suchen. Das Mass dieser Kräfte aber beruht eben auf der Keimesanlage, und sobald dann Selection eintritt, so findet sie nur scheinbar zwischen den ausgebildeten Individuen, in Wahrheit aber zwischen den stärkeren und schwächeren Keimes-Anlagen statt.

Was aber für die durch Gebrauch erzeugte Activitäts-Hypertrophie gilt, das hat auch für einen Theil der Fälle von Atrophie oder Verkümmern in Folge von Nichtgebrauch Geltung.

Schon Darwin hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Verkümmern gewisser Organe unter Umständen nützlich sein kann: So der Verlust der Flügel bei vielen Käfern oceanischer Inseln, wie er speciell für Madeira nachgewiesen ist; Individuen mit schlecht entwickelten, schliesslich mit ganz verkümmerten Flügeln waren hier im Vortheil, da sie nicht durch die häufigen Winde ins Meer geweht werden konnten. Aehnlich steht es mit den Augen des Maulwurfs und verwandter unterirdischer Säugethiere, deren winzige von Haarpolstern gegen Entzündungsreize geschützte Augen vollkommen gut durch Naturzüchtung erklärt werden können. Auch das völlige Verschwinden der Beine bei den Schlangen darf wohl als eine entschiedene Erleichterung des Kriechens durch enge Löcher und Spalten angesehen werden, und die Verkümmern der Flügel beim

Strauss und Pinguin theilweise als eine Umwandlung des Flugorgans in ein Luft- oder Wasserruder.

Nicht so einfach aber fügen sich diejenigen Fälle einer solchen Auffassung, in denen die Verkümmernng des nichtgebrauchten Organs keinen directen Nutzen für seinen Träger hat. Wenn wir die Augen der Höhlenthiere, seien es Insecten, Kruster, Fische oder Amphibien verkümmert finden, so kann dies wohl kaum irgend einen directen Vortheil für das Thier haben; dasselbe würde auch mit vollkommen ausgebildeten Augen ebensogut im Dunkeln leben können. Grade hierbei kommt eine — wie mir scheint — sehr wichtige Seite der Naturzüchtung in Betracht, nämlich die erhaltende Kraft derselben. Das Beste wird nicht nur geschaffen durch Auswahl des Passendsten, sondern auch erhalten *); mit der Feststellung eines Arttypus, mit der möglichst vollkommenen Anpassung desselben an die innern und äussern Lebensbedingungen, hört der Kampf ums Dasein nicht auf, sondern er nimmt im Gegentheil eher schärfere Formen an, indem nun ganz minutiöse Unterschiede des Baues den Ausschlag über Leben und Tod geben müssen.

Die Raubvögel sind die scharfsichtigsten unter den Vögeln, sollte zuweilen — ich will nicht sagen ein kurzsichtiger — sondern nur ein minder scharfsichtiger zur Welt kommen, so wird dieser schwerlich dem Hunger-

*) Wenn ich nicht irre, so hat zuerst Seidlitz diese Seite des Selectionsprocesses hervorgehoben; vergl. Seidlitz „Die Darwin'sche Theorie“, Leipzig 1875, p. 198.

tod auf die Dauer entrinnen, weil er in der Concurrenz mit seines Gleichen immer im Nachtheil sein wird.

Die Scharfsichtigkeit dieser Vögel wird also erhalten durch unausgesetzte Thätigkeit der Naturzüchtung, durch stete Ausmerzung aller minder scharfsichtigen Exemplare. Dies würde mit einem Schlage geändert, wenn irgend eine Raubvogel-Art gezwungen werden könnte, in völligem Dunkel zu leben. Nun wäre die Beschaffenheit der Augen für die Existenz des Individuums, und folglich auch für die Erhaltung der Art eine gleichgültige Sache; vielleicht würden noch zahlreiche Generationen hindurch die scharfen Augen weiter vererbt, aber wenn gelegentlich minder vorzügliche Sehorgane vorkämen, so würden auch diese weiter vererbt, und selbst ganz kurzsichtige, ja fehlerhafte und schlechte Augen würden ihrem Besitzer keinerlei Nachtheil bringen, und es müsste bei der fortwährenden Kreuzung aller möglichen Stufen der Augengüte unabänderlich zuletzt ein minder vortrefflicher Durchschnittsstand der Augen sich feststellen, als er vor dem Einziehen in das lichtlose Wohngebiet vorhanden war.

Man kennt keine im völligen Dunkel lebenden Vögel und es ist auch nicht wahrscheinlich, dass solche gefunden werden, aber man kennt blinde Fische und Amphibien, und bei diesen sind die Augen zwar klein und unter der Haut verborgen, aber sie sind doch vorhanden. Ich glaube, dass diese Thatsache schwer zu vereinigen ist mit der üblichen Ansicht, dass die Augen dieser Thiere lediglich durch den Nichtgebrauch verkümmert sind. Wäre Nichtgebrauch im Stande, ein Organ zu

völligem Schwund zu bringen, so müsste wohl längst jede Spnr von ihnen getilgt sein. Wissen wir doch, dass nach Durchschneidung des Riechnerven beim Frosch das Geruchsorgan selbst vollständig degenerirt, und auch der Schwund und die Entartung des Auges nach künstlicher Zerstörung der nervösen Sehcentren ist eine beträchtliche. Wenn nun die Wirkungen des Nichtgebrauchs schon im Einzelleben so bedeutend sind, so könnte, falls sie sich wirklich vererbten, bei keinem Dunkelthier mehr ein Rest von Auge vorhanden sein.

Die Höhlen von Krain, in welchen der blinde Olm und so manche andere blinde Thiere leben, gehören der Jura-Formation an, und wenn wir auch den Zeitpunkt nicht genau angeben können, wann die Besiedelung derselben, z. B. durch den Proteus, stattgefunden hat, so zeigt doch schon der niedere Bau desselben, dass dies zu einer weit zurückgelegenen Zeit geschehen sein muss, seit welcher viele Tausende von Generationen dieser Art sich gefolgt sind.

So wird man sich nicht wundern können darüber, dass die Rückbildung des Auges einen schon ziemlich hohen Grad erreicht hat, auch wenn man dieselbe lediglich aus dem Nachlass der conservirenden Wirkung der Naturzüchtung ableiten wollte.

Dies ist indessen nicht einmal nöthig, denn es kommen bei der Verkümmernng eines Organs durch Nichtgebrauch noch weitere Motive in Betracht, nämlich die höhere Ausbildung anderer Organe, die Ersatz für den Verlust des schwindenden Organs leisten sollen, oder auch nur einfach die Vergrößerung angrenzender

Theile. Schon diese Letztere allein, wenn sie wenigstens irgend einen Vortheil bietet, sollte wohl das durch Auslese nicht mehr auf seiner Höhe gehaltene Organ mehr und mehr zusammendrücken und ihm den Raum wegnehmen.

Vor Allem aber wird eine gewisse Art von *Correlation* dabei eine Rolle spielen, der Kampf der Theile im Organismus, wie Roux*) diese Beziehungen neuerdings genannt hat. Es wird kaum irgend ein Fall von Atrophie durch Nichtgebrauch aufzufinden sein, in welchem nicht irgend ein anderes Organ sich um so stärker entwickelt, blinde Thierarten besitzen stets sehr stark ausgebildete Tast-, Hör- und Riechorgane, und der Schwund der Flügelmuskeln des Straussen ist von einer gewaltigen Kräftigung der Beinmuskulatur begleitet. Wenn nun die Menge von Nährstoffen, über welche der Organismus verfügt, eine gegebene ist — und dies ist für eine bestimmte Zeit sicher der Fall — so muss der stärkere Zufluss nach dem einen Organ einen Abfluss von dem andern zur Folge haben, und dies muss sich von Generation zu Generation steigern, in dem Masse, als Naturzüchtung die gewünschte Verstärkung des vicariirenden und zugleich in der Bewerbung um Raum und Blut concurrirenden Organs steigert.

Ohne Zuthun eines Selectionsprocesses zwischen den Individuen wird aber der Kampf der Organe innerhalb des einzelnen Organismus nicht im Stande sein, die Ten-

*) W. Roux, „Der Kampf der Theile im Organismus“, Leipzig 1881.

denz zur Anlage des betreffenden Organs aus dem Keim zu entfernen, sie wird vielmehr nur die Entwicklung der noch vorhandenen Anlage hemmen und den Ausbildungsgrad desselben herabsetzen können. Die Anlage selbst aber wird trotz noch so unvollkommener und gehemmter Ausführung doch in jeder folgenden Generation wieder in demselben Grade vorhanden sein, falls eben erworbene Abänderungen nicht vererbbar sind, wie ich es annehme. Der völlige Schwund rudimentärer Organe wird wohl immer nur unter Mitwirkung der Selection zu Stande kommen, indem das schwindende Organ andern, in aufsteigender Entwicklung begriffenen Organen Platz und Stoff vorenthält, und daraus ein auf seine gänzliche Entfernung gerichteter Züchtungsprocess resultirt. Die schwächere Keimesanlage des betreffenden Organs ist dann die bevorzugte, und es steht Nichts im Weg, sich diesen Selections-Process so lange fortgesetzt zu denken, bis jede Anlage des Organs aus dem Keim verschwunden ist. Wie langsam dies aber geht, wie ausserordentlich zäh rudimentäre Organe wenigstens im Keime noch festgehalten werden und wie ganz allmählig und schrittweise sie vollständig ausgetilgt werden, das sehen wir vielleicht am deutlichsten an den Gliedmassen der Wirbelthiere und Arthropoden. Bei der Blindschleiche fehlen zwar die Gliedmassen selbst aber ein verkümmerter Schultergürtel liegt noch unter der Haut, und ganz kürzlich haben wir die interessante Thatsache erfahren*), dass bei jungen

*) Vergl. Born im „Zoolog. Anzeiger“ 1883, Nr. 150, p. 537.

Embryonen auch die Vorderbeine selbst noch als kurze Stummel angelegt werden, um sich dann aber rasch und vollständig wieder zurückzubilden. Bei den meisten Schlangen fehlt im ausgebildeten Thier jede Spur von Extremitäten, ob auch im Embryo, ist durch die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen kaum schon als erwiesen anzusehen. Ich erinnere ferner an die sehr verschiedenen Stadien der Rückbildung, auf welchen sich die Gliedmassen der Molche befinden, und an die Vordergliedmassen des Hesperornis, jenes merkwürdigen Zahnvogels aus der Kreide, welche nach Marsh*) nur noch aus einem ganz dünnen und verhältnissmässig kleinen Oberarmknochen bestanden und vermuthlich ganz unter der Haut verborgen lagen u. s. w. Die Wasserflöhe (Daphnoiden) zeigen im Embryo drei völlig deutliche und beinahe gleich grosse Kieferpaare, von denen aber zwei sehr bald vollständig verkümmern und sich bei keiner Art noch zu Kiefern entwickeln. Ebenso werden bei den madenförmigen, beinlosen Larven der Bienen und Wespen noch immer die drei Beinpaare ihrer Vorfahren im Embryo angelegt u. s. w.

Es scheint nun allerdings Fälle zu geben, in denen Veränderungen erworbener Natur erblich geworden sind, ohne dass Natur-Auslese irgendwie dabei activ im Spiele sein kann. Dahin gehört die Kurzsichtigkeit des civilisirten Menschen.

Dieselbe ist sicherlich zum Theil erblich, und man

*) Marsh, „Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed Birds of North America“, Washington, 1880.

hat dies bisher, soviel mir bekannt, als Vererbung erworbener Abänderungen gedeutet und sich also vorgestellt, dass erworbene Kurzsichtigkeit sich in geringem Grad vererben könne, und jede der folgenden Generationen, soweit sie durch habituelles Sehen in die Nähe selbst wieder kurzsichtig werde, die angeborene Anlage zum Kurzsichtigwerden steigern.

Allein man muss sich erinnern, dass die Refraktionsunterschiede des Auges beim Menschen längst der erhaltenden Controle der Naturzüchtung entzogen sind. Ein blinder Mensch würde allerdings im Kampf ums Dasein mit den Sehenden unterliegen müssen, aber Kurzsichtigkeit hindert nicht am Nahrungserwerb; kurzsichtige Luchse, Falken, Gazellen würden durch Auslese vernichtet, auch kurzsichtige Indianer, aber kurzsichtige Europäer der höheren Gesellschaftsklassen finden Beschäftigung und Brod. Es wird also hier in Bezug auf Fern- oder Nahsichtigkeit dasselbe Schwanken des Organs eintreten müssen, welches ich vorhin für das Auge der Höhlenthiere in seiner Totalität annahm. Wenn wir deshalb erbliche Kurzsichtigkeit nicht so gar selten in Familien antreffen, so kann dieselbe sehr wohl auf Vererbung zufälliger Keimes-Anlagen zurückgeführt werden, anstatt auf Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit. Eine sehr grosse Zahl von Kurzsichtigen verdankt ihren Mangel gar nicht der Vererbung, sondern hat ihn selbst erworben, denn es unterliegt keinem Zweifel, dass ein normales Auge durch anhaltendes Sehen in die Nähe im Laufe eines Lebens kurzsichtig gemacht werden kann, auch wenn gar keine ererbte Neigung dazu nachweisbar ist.

Gewiss tritt dies leichter ein, wenn ohnehin schon das Auge seiner Anlage nach nicht normalsichtig war, aber die unter uns so weite Verbreitung dieser Anlage möchte ich nicht aus der Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit, sondern eben aus einer gewissen Variabilität des Auges ableiten, wie sie die nothwendige Folge des Mangels einer Controle durch Naturzüchtung ist. Man könnte dieses Nachlassen der conservirenden Wirkung der Selektion als Panmixie bezeichnen, insofern dabei alle Individuen zur Fortpflanzung gelangen, sich miteinander vermischen, nicht blos die im Ganzen oder in Bezug auf ein einzelnes Organ Bestausgestatteten. Es scheint mir, dass ein grosser Theil der Abänderungen, welche man dem direkten Einfluss äusserer Lebensbedingungen zuschreibt, dieser Panmixie zuzuschreiben ist; so beruht z. B. die grosse Variabilität der meisten Hausthiere wohl wesentlich auf ihr.

Wenn eine Gans oder Ente, die im Naturzustand ein guter Flieger sein musste, auf dem Hühnerhof nicht mehr zu fliegen braucht, um sich reichliche Nahrung zu verschaffen, so hört die scharfe Auslese der guten Flieger unter ihren Nachkommen auf, und es muss nothwendig im Laufe der Generationen eine Verschlechterung des Flugorganes eintreten, und ganz ähnlich wird es sich mit einer grossen Zahl der übrigen Theile und Organe des Vogels verhalten.

Gerade dieses Beispiel zeigt aber deutlich, dass die Verkümmernng eines Organs nicht direct durch den Nichtgebrauch bestimmt wird, denn obgleich diese Hausthiere ihre Flügel wenig gebrauchen, so sind doch ihre

Flügelmuskeln nicht verkümmert, wie jeder Gänsebraten beweist, ja sie scheinen wenigstens bei der Gans nicht einmal in irgend merklichem Grade abgenommen zu haben.

Die zahlreichen und genauen Untersuchungen, welche Darwin an unserm zahmen Geflügel mittelst Messungen und Wägungen ihrer Knochen angestellt hat, scheinen mir doch nicht bloß der Auslegung fähig zu sein, welche er ihnen gibt. Wenn bei der zahmen Ente die Flügelknochen ein geringeres Gewicht zeigen, als die der Wildente im Verhältniss zum Gewicht der Beinknochen, und wenn dies, wie Darwin gewiss ganz richtig annimmt, nicht auf einem Kleinerwerden der Flügel, sondern auf einem Grösserwerden der Beine beruht, so ist doch damit noch nicht erwiesen, dass Letzteres auf der vererbten Wirkung des jetzt verstärkten Gebrauchs beruht. Es könnte vielmehr ganz wohl einerseits auf dem Nachlass der conservirenden Wirkung der Selection, auf Panmixie, welcher natürlich erblich wirkt, und andererseits auf dem directen Einfluss des stärkeren Gebrauchs während des Einzellebens beruhen. Wissen wir doch durchaus nicht, wieviel in dieser Richtung verstärkter Gebrauch während eines Einzellebens zu leisten im Stande ist. Wenn man beweisen wollte, dass Gebrauch und Nichtgebrauch direct und ohne Mitspielen von Selection erbliche Wirkungen hervorbringe, so müsste man wilde Thiere, z. B. Wildenten, domesticiren und zwar mit Erhaltung aller Nachkommen, also mit Ausschluss jeder Selection. Wenn dann die zweite, dritte — nte Generation so gezähmter Enten in allen Individuen die gleichen

Veränderungen zeigte, und wenn diese Veränderungen sich von Generation zu Generation steigerten und zugleich ihrer Natur nach als Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch angesehen werden müssten, dann dürfte vielleicht die Vererbbarkeit dieser Wirkungen als bewiesen angesehen werden, obwohl man immer im Gedächtniss behalten muss, dass Domestication nicht bloß direct den Organismus beeinflusst, sondern auch indirect durch Erhöhung seiner Variabilität in Folge aufgehobener Selection. Solche Versuche sind aber noch nicht mit genügender Schärfe angestellt worden*).

Auch die Entstehung und Abänderung der Instinkte denkt man sich gewöhnlich von der Uebung gewisser Muskelgruppen und Nervenbahnen während des Einzellebens abhängig, und von allmäliger Steigerung des Uebungsgrades durch Vererbung der Uebungsergebnisse von einer Generation auf die andere. Ich halte dies für durchaus nicht richtig, sondern glaube, dass alle Instinkte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Uebung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben.

Warum sollte der Instinkt z. B. vor Feinden zu flüchten, nicht dadurch entstanden sein, dass das von Natur furchtsamere, schreckhaftere Individuum häufiger überlebte, als das sorgloser angelegte? Man wird etwa dagegen einwenden, dass die Vögel unbewohnter

*) Vergl. Darwin „das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication“, Deutsche Ausgabe, 2. Auflage, Bd. I, p. 309 und 310.

Inseln, die zuerst den Menschen noch gar nicht scheuten, schon „nach wenigen Generationen“ den Instinkt der Menschenfurcht ausgebildet hatten, was doch unmöglich durch Selection so schnell hätte geschehen können. Aber handelt es sich denn hier um die Entstehung eines neuen Trieb, und nicht vielmehr um die Vermehrung derjenigen Eindrücke (Wahrnehmungen Schneider*), welche den bereits längst vorhandenen Flüchtungstrieb auslösen, um einen neuen, den des Menschen? Und hat Jemand den Versuch gemacht, ob die jungen Vögel der zweiten oder dritten Generation auch schon vor dem Menschen erschrecken, oder ob nicht vielmehr die Erfahrung des einzelnen Vogels hier gewaltig mit im Spiel ist? Ich meinerseits bin sehr geneigt, anzunehmen, dass schon in der ersten Generation, welcher der Mensch als Feind gegenüber trat, sich bald die Gewohnheit, vor ihm zu flüchten, ausbildete. Sieht man doch dieselbe Vogelschaar, die kurz vorher noch sorglos den Menschen umspielte, scheu und äusserst vorsichtig werden, sobald ein paar Flintenschüsse auf sie abgefeuert wurden. Beim Vogel spielt eben die Intelligenz schon erheblich mit. Daraus folgt aber noch keineswegs, dass diese individuelle Gewohnheit sich nun auch vererbt haben muss, es kann vielmehr sehr wohl erst eines langen Selectionsprocesses bedurft haben, ehe die Wahrnehmung des Menschen auch in dem jungen, noch unerfahrenen Vogel den Flüchtungstrieb sofort erweckte. Leider sind die Beobachtungen über diese Verhältnisse lange nicht präcis genug, um eine Entscheidung zu gestatten.

*) Vergl. „der thierische Wille“, Leipzig, 1880.

Auch das vielcitirte Beispiel des jungen Vorstehhundes der „ungelehrt, ohne Vorbild, im subtropischen Gestrüpp die Eidechse stand, wie seine Eltern das Rebhuhn auf der Ebene von Saint-Denis“, oder der ohne noch die Wirkung des Schusses zu kennen, beim ersten Schuss laut bellend vorsprang, um die Beute zu apportiren, dürfen gewiss nicht als Vererbung von Gedächtnissbildern, also z. B. des Schusses, sondern als Vererbung von Reflexmechanismen, aufgefasst werden. Der junge Hund springt auf den Schuss hin vor, nicht weil er von seinen Eltern die Ideenassociation: Schuss und Beutestück ererbt hätte, sondern weil er den Reflexmechanismus geerbt hat: Knallempfindung — Vorstürzen. Wie nun dieser Wahrnehmungstrieb, — um mit Schneider zu reden — entstanden ist, das ist nicht ohne neue Versuche auszumachen; es scheint mir aber gar nicht undenkbar, dass hier die künstliche Züchtung mit im Spiel ist, und dass es sich hier nicht um Vererbung einer Dressur, sondern um Steigerung einer Keimesanlage durch Selection handelt.

Wie vorsichtig man sein muss in der Heranziehung der Uebung, und ihrer durch Vererbung übertragbaren Resultate, das zeigen am besten die zahlreichen Instinkte, welche nur ein einziges Mal im Leben zur Ausübung gelangen, bei denen also von Uebung keine Rede sein kann. Die Bienenkönigin unternimmt nur ein einziges Mal ihren Hochzeitsflug, und wie viele und complicirte Instincte und Reflexmechanismen kommen dabei in Betracht! Auch die Eiablage geschieht von zahlreichen Insecten nur ein Mal

im Leben und doch wissen sie genau, ob die Eier nur einfach ins Wasser fallen zu lassen, oder mühsam an die Unterseite von Steinen auf dem Grunde zu kleben sind, ob sie an eine bestimmte Pflanzenart, und an welchen Theil derselben sie zu legen sind, und auch hierbei kommen oft die complicirtesten Handlungen in Betracht. Es ist geradezu erstaunlich, einer gewissen Gallwespe zuzusehen (*Rhodites Rosæ*), die ihre winzigen Eier in den Grund einer jungen Triebknospe legt! Mit welcher Vorsicht sie zuerst die Knospe von allen Seiten betrachtet und betastet mit Füßen und Fühlern, endlich den langen Legebohrer zwischen die festgefugten Deckblätter der Knospe langsam einschiebt, um ihn gar manches Mal, wenn es nicht die ganz richtige Stelle war, wieder zurückzuziehen, und zuletzt, wenn sie diese gefunden, ihn langsam und bohrend bis tief in das innerste Mark der Knospe einzusenken, so dass die Eier nun an den Punkt gelangen, an dem sie allein ihre Entwicklungsbedingungen vorfinden.

Nun legt allerdings jede Gallwespe mehrere Male Eier ab, und insofern könnte ja allenfalls von Vervollkommnung durch Uebung die Rede sein, wenn freilich auch kaum Viel von einer Uebung erwartet werden kann, die etwa ein Dutzend Mal kurz hintereinander ausgeführt wird und die sich zugleich auf eine so complicirte Handlung bezieht.

Ganz ebenso aber steht es mit der Eiablage der meisten Insekten. Wie soll Uebung irgend einen Einfluss gehabt haben auf die Entstehung des Instinktes, welcher einen unserer Tagschmetterlinge, das Landkärt-

chen, *Vanessa levana* lehrt, seine grünen Eier in einreihigen, langen, frei vom Stengel oder dem Blatt abstehenden Säulchen abzulegen, so dass sie zu ihrem Schutz den Blütenknospen der Brennessel auf's täuschendste gleichen, auf welcher die Räumchen ihre Nahrung finden?

Natürlich hat der Schmetterling keine Ahnung von dem Nutzen seiner Handlungsweise; Intelligenz ist also dabei in keinem Grade im Spiel. Die Handlungsweise des Thieres beruht auf angeborenen anatomischen und physiologischen Einrichtungen, auf dem Bau des Eierstocks und des Eileiters, auf der gleichzeitigen Reifung einer gewissen Anzahl von Eiern, und auf gewissen sehr complicirten Reflexmechanismen, die dasselbe zwingen, die Eiablage an bestimmter Stelle einer bestimmten Pflanze vorzunehmen. Gewiss ist Schneider völlig im Recht, wenn er diesen Mechanismus ausgelöst werden lässt durch ein Gefühl, welches von der Wahrnehmung der betreffenden Pflanze oder Pflanzentheils, sei es durch Gesicht oder Geruch oder durch Beides erregt wird*). Allein Uebung und die Vererbung erworbener Eigenschaften können wir hier zur Erklärung nicht herbeiziehen, und die Entstehung solcher Triebe lässt sich auf keine andere Weise verstehen als durch Selections-Processe.

Auch die Schutzhüllen, welche zahlreiche Insekten bei ihrer Verpuppung anfertigen, gehören hierher, denn auch sie werden nur ein einziges Mal im Leben verfer-

*) Vergl. Schneider „der thierische Wille“.

tigt, Uebung fällt also auch hier vollständig aus. Und dennoch sind dieselben oft ungemein complicirt; man denke nur an das beinahe unzerreissbar zähe birnförmige Gespinnst des Nachtpfauenauges, das der Schmetterling nicht verlassen könnte, wenn er nicht eine Oeffnung daran anbrächte, und das ihn doch wieder nicht vor seinen Feinden schützen würde, versähe er nicht diese Oeffnung mit einem Kranz von spitzen, nach aussen wie eine Fischreuse convergirenden steifen Borsten, so dass er selbst zwar bequem hinaus, Niemand aber herein kann. Der Trieb, der dieses complicirte Gespinnst hervorbringt, kann nur durch Selection entstanden sein; natürlich nicht im Laufe einer Artgeschichte, sondern im Laufe zahlreicher auf einander folgender Arten durch immer weitere Steigerung der Anfangsstufen der Gespinnstbildung. Es sind uns ja auch heute noch eine ganze Anzahl von Arten bekannt, die ähnliche, wenn auch weniger vollkommene Gespinnste verfertigen, bis zurück zu solchen, die nur einen lockeren, aber ringsum geschlossenen Cocon verfertigen.

In Complicirtheit unterscheidet sich der Spinntrieb des Nachtpfauenauges wohl kaum von dem einer Radspinne; wenn aber der erstere sich ohne Uebung des einzelnen Individuums ausgebildet hat — und das müssen wir annehmen — dann kann es auch der letztere, und dann liegt kein Grund und auch kein Recht vor, die gänzlich unerwiesene Vererbung erworbener Fertigkeiten mit herbeizuziehen zur Erklärung dieser und tausend anderer Triebe.

Man könnte nun einwerfen, dass beim Menschen

ausser den allen Individuen angeborenen Instinkten noch besondere individuelle Anlagen vorkommen, so hoch entwickelter Natur, dass sie unmöglich plötzlich durch individuelle Keimes-Variation entstanden sein könnten, dass diese Anlagen, Talente genannt, aber auch nicht durch Naturzüchtung entstanden sein könnten, weil von ihrem Besitz das Leben in keiner Weise abhängt, dass somit zur Erklärung ihrer Entstehung Nichts übrig bleibt, als die Annahme einer Summirung der in jedem Einzelleben durch Uebung erlangten Fertigkeiten. Da hätten wir also dann doch die Nothwendigkeit der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften.

Nun kann in der That nicht entfernt geläugnet werden, dass alle Anlagen im Einzelleben durch Uebung gesteigert, ja sogar bedeutend gesteigert werden können, und wenn die Talente, z. B. die Begabung für Musik, Malerei, Sculptur, Mathematik einfache Grössen wären, die auf der An- oder Abwesenheit eines bestimmten Organs im Gehirn beruhten, so wäre für ihre Entstehung und Steigerung bei Ausschluss der Naturzüchtung in der That kein anderer Weg zu finden, als der der Uebertragung der Uebungs-Resultate von einer Generation auf die andere. Allein Talente beruhen nicht auf dem Besitz eines besondern Gehirnthells, sie sind überhaupt nichts Einfaches, sondern sind Combinationen geistiger Anlagen von oft sehr zusammengesetzter Natur; sie können nur auf besonderer Erregbarkeit und leichter Leitbarkeit gewisser Nervenbahnen des Gehirnes beruhen, wohl auch auf stärkerer Entwicklung einzelner Hirnthteile. Es scheinen mir keinerlei Beweise vorzu-

liegen, dass Talente durch Uebung innerhalb einer längeren Generationsfolge gesteigert worden wären. Allerdings lehrt die Familie Bach dass das musikalische, die Familie Bernouilly dass das mathematische Talent sich durch Generationen hindurch vererben kann, das sagt aber Nichts über ihre Entstehung aus, und die höchsten Leistungen dieser Talente liegen in beiden Familien nicht am Ende der Generationsfolge, wie es der Fall sein müsste, wenn die Uebungsergebnisse sich vererbten, sondern in der Mitte. Sehr häufig auch sind Talente scheinbar plötzlich aufgetreten in einzelnen Gliedern einer Familie, die sich niemals vorher in dieser Richtung ausgezeichnet hatte.

Gauss ist nicht der Sohn eines Mathematikers gewesen, Handels Vater war Wundarzt, und man weiss Nichts von einer musikalischen Begabung desselben, Tizian war der Sohn und Enkel eines Advokaten, er und sein Bruder Francesco Vecellio waren die ersten Maler der Familie, denen noch sieben andere in absteigender Begabung folgten. Das beweist gewiss nicht, dass die Dispositionen der Nervenbahnen des Gehirns, welche das spezifische Talent ausmachen, ganz nagelneu aufgetreten wären bei diesen Männern, sie waren sicherlich in den Aeltern schon vorbereitet, wenn sie auch nicht zum äussern Ausdruck gelangten, aber es beweist, wie mir scheint, dass der hohe Grad von Begabung nach bestimmter Richtung, den wir Talent nennen, nicht durch Uebung der vorausgegangenen Generationen entstanden sein kann, d. h. nicht durch Uebung des Gehirns in derselben spezifischen Richtung.

Mir scheint das Talent auf glücklicher Combination ererbter, einseitig gesteigerter, aber im Allgemeinen schon hoher geistiger Anlagen zu beruhen. Physiologisch nachzuweisen, wie diese Combinationen entstehen, ist natürlich für jetzt unmöglich, es ist aber recht wahrscheinlich, dass dabei die Kreuzung der älterlichen Anlagen eine sehr bedeutende Rolle spielt, wie schon der Goethe'sche Ausspruch über seine eigne Begabung so schön als scharfsinnig andeutet:

„Vom Vater hab' ich die Natur
Des Lebens ernstes Führen,
Vom Mütterchen die Frohnatur
Die Lust zum Fabuliren“ u. s. w.

Dass Talente in der That nur bestimmte Combinationen gewisser hochentwickelter Geistesanlagen sind, die sich in jedem Gehirn finden, darauf weist schon die häufige Vereinigung mehrerer Talente in einem Menschen, sowie das Auftreten verschiedener hochgradiger Talente bei den Gliedern ein und derselben Familie. Viele Maler sind zugleich vortreffliche Musiker gewesen, und sehr häufig findet man geringere Grade beider Talente in einem Menschen vereinigt. Andererseits begegnen wir in der Familie Feuerbach einem bedeutenden Juristen, einem bedeutenden Philosophen und einem höchst talentvollen Maler, und in der Familie Mendelssohn einem Philosophen und einem Musiker. In demselben Sinne spricht auch das häufige Auftreten eines bestimmten Talentes je nach der allgemeinen Geistesströmung einer Zeit. Wie viele Dichter tauchten in Deutschland auf

zur Zeit der empfindsamen Periode am Ende des vorigen Jahrhunderts, und wie gänzlich verschwunden schien alle dichterische Begabung während des 30jährigen Kriegs, während dessen freilich noch Anderes darnieder lag. Wie zahlreiche Philosophen tauchten auf in der nach-Kantischen Periode, und wie beinahe verschwunden schien die philosophische Begabung im deutschen Volke zur Zeit der Herrschaft jener extremen, die Speculation verschmähenden „exakten Naturforschung“.

Wo Akademien errichtet werden, da tauchen die Schwanthalers, Defreggers, Lenbachs aus demselben Volksstamm auf, von dessen künstlerischer Begabung man lange Zeit hindurch Nichts mehr gehört hatte. Heute sind vielleicht Manche Naturforscher, die sonst Dichter oder Philosophen geworden wären, hätten sie zur Zeit Bürger's, Uhland's oder Schelling's gelebt. Auch zum Naturforscher gehören bestimmt gerichtete Geistesanlagen, gehört Talent, wenn auch das Specificische daran nicht so in die Augen springt; ja man kann noch weiter gehen und sagen, dass zum Physiker, zum Chemiker eine andere Combination der Gehirnanlagen gehört, als zum Botaniker und Zoologen. Dennoch werden weder Physiker noch Botaniker geboren, und es hängt in den meisten Fällen vom Zufall ab, ob ihre Begabung gerade nach dieser Richtung zur Entwicklung kommt.

Lessing hat gefragt, ob Raphael, wenn er ohne Hände geboren wäre, minder ein grosser Maler gewesen wäre; man könnte aber ganz wohl auch fragen, ob er nicht vielleicht ebensowohl ein grosser Musiker geworden

wäre, hätte er statt zur Zeit des geschichtlichen Höhepunkts der Malerei in einer Zeit hochentwickelter Musik und unter günstigen persönlichen Umständen dafür gelebt. Ein grosser Künstler ist immer auch ein grosser Mensch, und wenn ein Solcher für seine Begabung nach der einen Seite äusserliche Hemmung findet, so bricht sie sich nach der andern freie Bahn.

Mit allem Diesem will ich nur sagen, dass mir die Talente nicht auf der Steigerung einer bestimmten Gehirnqualität durch Uebung zu beruhen scheinen, sondern dass sie der Ausfluss, gewissermassen das Nebenprodukt des im Allgemeinen hochentwickelten menschlichen Geistes sind.

Wenn aber Jemand fragen sollte, ob denn diese im Laufe unzähliger Menschen-Generationen erlangte hohe geistige Entwicklung nicht ihrerseits auf den vererbten Wirkungen der Uebung beruhe, so muss ich daran erinnern, dass die menschliche Intelligenz im Allgemeinen das Hauptmittel, die Hauptwaffe ist, deren sich der Mensch im Kampf ums Dasein bedient hat und noch bedient*). Auch in unserm jetzigen, durch vielfache künstliche Eingriffe verschrobener und unnatürlichen Zustand der civilisirten menschlichen Gesellschaft, gibt doch noch immer der Grad von Intelligenz des Einzelnen vor Allem den Ausschlag über Untergang oder Fortdauer, und im Naturzustand oder besser in niederen Culturzuständen ist dies in noch viel höherem Grade der Fall.

*) Vergl. Ch. Darwin „die Abstammung des Menschen“ etc., übersetzt von V. Carus, 3. Auflage, Stuttgart 1875, p. 165 u. f.

Hier stehen wir also wieder vor den Wirkungen der Naturzüchtung, oder müssen ihr doch jedenfalls einen grossen Theil der betreffenden Erscheinung zuschreiben, und können nicht nachweisen, dass ausser ihr auch noch Vererbung durch Uebung erworbener Fähigkeiten dabei im Spiel ist.

Ich wüsste überhaupt nur einen Kreis von Veränderungen der Organismen, bei welchem die Erklärung durch blosse Keimesänderung auf ernstliche Schwierigkeiten stösst, und dies sind die Abänderungen, welche als directe Folge von veränderten äusseren Bedingungen auftreten. Allein gerade über sie ist auch das letzte Wort noch lange nicht gesprochen, wir kennen den Thatbestand noch keineswegs genau genug, um über die Ursachen derartiger Abänderung ein sicheres Urtheil zu haben und aus diesem Grunde will ich auch hier nicht näher darauf eingehen.

Man hat stets unter der Voraussetzung beobachtet, dass solche z. B. durch fremdes Klima erzeugten Abänderungen sich durch Vererbung von einer Generation auf die andere übertragen und häufen, und hat deshalb nicht immer scharf genug beobachtet. Auch wird nicht leicht zu sagen sein, ob das veränderte Klima nicht zunächst die Keimzelle verändert, und in diesem Falle würde eine Cumulirung des Effektes durch Vererbung auf keine Schwierigkeit stossen. Dass z. B. reichlichere Ernährung eine Pflanze nicht nur üppiger wachsen macht, sondern sie auch in bestimmter Weise verändert, ist bekannt, und es würde wunderbar sein, wenn nicht auch die Samen derselben grösser und mit reich-

licherer Nahrung versehen sein sollten. Wiederholte sich diese Art der Ernährung, so wäre eine weitere Steigerung in der Grösse der Samen und der Ueppigkeit und der aus dieser resultirenden Abänderung der Pflanze, wenn nicht nothwendig, so doch denkbar. Dies würde aber keineswegs eine erbliche Uebertragung erworbener Charaktere sein, sondern nur die Folgen einer directen Beeinflussung der Keimzellen und besserer Ernährung während des Wachsthums*).

Eine ähnliche Auslegung lässt sich im umgekehrten Fall anwenden. Werden gewöhnliche Pferde auf die Falklandsinseln gebracht, so nehmen sie schon in der ersten dort geborenen Generation durch die schlechte Nahrung und das feuchte Klima an Grösse erheblich ab und „nach einigen Generationen sind sie ganz schlecht.“ Man braucht hier nur anzunehmen, dass das für Pferde ungeeignete Klima und die schlechte Nahrung nicht blos die ganzen Thiere, sondern auch ihre Keimzellen

*) Es wäre theoretisch sogar denkbar, dass solche Keimzellen nicht gleichmässig, in allen ihren Molekülen von einer Veränderung der äusseren Bedingungen betroffen würden, vielmehr nur partiell, in gewissen Molekülgruppen. Daraus würden dann Abänderungen nur gewisser Theile des fertigen Organismus resultiren, aber diese bräuchten nicht nothwendig die gleichen zu sein, welche etwa in der wachsenden Pflanze durch dieselben äussern Einflüsse veranlasst würden und selbst, wenn dies der Fall wäre, läge immer noch keine Vererbung erworbener Eigenschaften vor.

trifft: Auch hier handelt es sich nur um eine andere, nämlich geringere Ausstattung der Keimzellen, zu der dann noch die mangelhafte Ernährung während des Wachstums kommt, nicht aber um Uebertragung von bestimmten Eigenschaften durch die Keimzellen, welche erst am ausgebildeten Pferd in Folge des Klima's aufgetreten wären.

Immerhin wird man zugeben müssen, dass es Fälle gibt, so die klimatischen Varietäten der Schmetterlinge, die sich für jetzt nur gewaltsam einer derartigen Erklärung fügen, und ich selbst habe vor Jahren einen solchen Fall experimentell näher geprüft*), den ich auch heute nach den bis jetzt vorliegenden That-sachen noch nicht anders zu erklären wüsste, als ich es damals gethan habe, nämlich durch Vererbung passiv d. h. durch direkte Wirkung des Klima's erworbener Abänderungen. Allein es ist dabei zu bedenken, dass meine Versuche, wenn sie auch später von H. W. Edwards an andern (amerikanischen) Arten wiederholt und ihre Resultate in allen Hauptsachen bestätigt wurden, doch durchaus nicht im Hinblick auf die hier betonten Gesichtspunkte angestellt waren. Neue und in anderer Weise variirte Versuche werden nöthig sein, um auch nach dieser Seite hin sicheren Aufschluss zu geben, und ich habe bereits solche in Angriff genommen.

Sieht man für den Augenblick von diesen zweifelhaften, weiterer Untersuchung harrenden Fällen ab, so

*) „Studien zur Descendenztheorie, I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.“ Leipzig 1875.

wird man doch sagen dürfen, dass die Annahme, es theilten sich die Veränderungen, welche auf äussere Veranlassung hin an dem fertigen Organismus auftreten, seinen Keimzellen im Sinne der Darwin'schen Pangenesis mit, zur Erklärung der Erscheinungen durchaus entbehrlich ist. Damit ist freilich noch nicht gesagt, dass nicht dennoch eine solche Uebertragung gelegentlich mitspielt, denn wenn auch der grössere Theil der Wirkung auf Rechnung der Naturzüchtung zu setzen ist, so könnte ja immerhin doch ein kleinerer Theil in gewissen Fällen auf dem auszuschliessenden Faktor beruhen.

Ein vollkommen befriedigender auf alle Fälle sich erstreckender Gegenbeweis lässt sich zur Stunde nicht führen, man kann nur darauf hinweisen, dass eine solche Annahme neue, gänzlich dunkle Kräfte einführen würde, und dass es unzählige Fälle gibt, in denen jede Uebung und jede Mitwirkung der Vererbung erworbener Eigenschaften ausgeschlossen werden kann. Wir haben für die meisten Abänderungen der Farbe keine andere Erklärung, als die der Auslese des Passendsten*), und bei allen Formveränderungen, welche nicht vom Willen des Thieres beeinflusst werden können, verhält es sich ebenso; die zahllosen Anpassungen z. B. an den Eiern der Thiere, ihrer Skulptur, ihren Stielen, um sie vor Feinden zu sichern, ihren Schutzhüllen von complicirter Structur, um sie vor Austrocknung oder heftiger Wirkung der Kälte zu schützen,

*) Wenn man hierunter auch die Färbungen begreift, welche durch geschlechtliche Züchtung hervorgerufen sind.

müssen alle völlig unabhängig von jeder Willensäußerung des Thieres, von jeder bewussten oder unbewussten Action desselben entstanden sein; von den gänzlich willenslosen Pflanzen will ich gar nicht reden, weil sie meiner speciellen Kenntniss ferner liegen. In den betreffenden Fällen kann auch nicht davon die Rede sein, dass die Anpassungen etwa auf dem Kampfe der Theile des Organismus (Roux) beruhten, dass eine Auslese z. B. stattfände zwischen den Epithelzellen, welche die Eischale eines Kiemenfusses (Apus) bilden, denn für das eibildende Individuum ist es ganz gleichgültig, ob es bessere oder schlechtere Eischalen liefert, erst unter seinen Nachkommen findet die Auswahl statt, und die Keime, deren Eischalen ungenügend befunden werden, der Kälte oder der Trockniss zu widerstehen, gehen zu Grunde.

In allen solchen Fällen haben wir keine andere Auskunft als die der Selection und wir müssen auf eine natürliche Erklärung einfach verzichten, wenn wir diese nicht acceptiren wollen. Es liegt nun aber auch, wie mir scheint, kein Grund vor, sie für ungenügend zu halten. Man hat freilich auch in neuester Zeit wieder behauptet, es sei undenkbar, dass alle die wunderbaren Anpassungen der Organismen an die Aussenwelt auf Auslese der Individuen beruhten, da dazu eine unendliche Zahl von Individuen und unendliche Zeiträume gehörten und hat besonders dabei betont, dass die gewünschten nützlichen Abänderungen doch immer nur selten und vereinzelt unter einer sehr grossen Anzahl von Individuen vorkommen könnten.

Besonders der letzte Einwand hat nach den bis-

herigen Vorstellungen von Naturzüchtung den Schein einer gewissen Berechtigung, denn in der That werden sich nützliche Abweichungen von bedeutenderem Betrag nur selten darbieten und in vielen Generationen gar nicht. Wenn man sich die Umwandlungen desshalb in grösseren Schritten und durch Variationen von qualitativer Natur geschehend denkt, so wird man über dieses Hinderniss nicht wegkommen. Ich glaube aber, dass man von den Variationen grösseren Betrages, wie sie bei domesticirten Thieren und Pflanzen nicht selten vorkommen, bei den Processen der Artumwandlung, wie sie in der freien Natur vor sich gehen, vollständig abzusehen hat, dass hier überhaupt nicht qualitative, sondern nur quantitative Unterschiede der Individuen das Material der Naturzüchtung bilden, solche aber sind immer vorhanden!

Ein einfaches Beispiel wird dies am besten veranschaulichen: Gesetzt es käme bei einer Art, — denken wir etwa an die Vorfahren der Giraffe — darauf an, einen Theil des Körpers zu verlängern, z. B. den Hals, so würde dies in relativ kurzer Zeit erreicht werden können, denn die Individuen besitzen von vornherein verschiedene Halslängen und die Variationen, deren die Naturzüchtung bedarf, sind somit gegeben. Nun variiren aber alle Organe einer jeden Art in der Grösse, und ein jedes von ihnen muss somit, sobald dies von ausschlaggebender Nützlichkeit wird, dauernd und progressiv vergrössert werden können. Aber nicht nur die Organe als Ganzes, sondern auch ihre einzelnen Theile

schwanken in Grösse und Zahl und müssen somit — unter gegebenen Verhältnissen — durch Auslese vergrössert oder verkleinert, vermehrt oder vermindert werden können. Die qualitativen Unterschiede aber beruhen, wie mir scheint — immer nur auf verschiedener Grösse oder Zahl der einzelnen Theile eines Ganzen. Eine Hautfläche erscheint uns nackt, welche in Wahrheit mit einer Menge feiner kleiner Härchen besetzt ist, vergrössern sich die Haare und vermehrt sich ihre Zahl bis zu dichter Besetzung, so nennen wir die Haut dicht behaart. So erscheint uns die Haut mancher Würmer und Krustenthiere farblos, in deren Hautzellen wir doch mit dem Mikroskop eine Menge prachtvoller Farbtheilchen erkennen, aber erst, wenn deren Menge noch bedeutend zugenommen hat, erscheint uns auch mit blossen Auge die Fläche gefärbt. Die Qualität der Farblosigkeit oder Gefärbtheit hängt also hier von der Quantität kleinster Theilchen ab und von der Entfernung, aus welcher die betreffende Fläche gesehen wird. Aber auch das erste Auftreten eines Farbstoffs oder die Umwandlung des grünen in den gelben oder rothen Farbstoff beruht nur auf kleinen Aenderungen in der Lage oder der Zahl der Sauerstoff-Atome, welche in die betreffende chemische Verbindung eintreten; Schwankungen aber in der chemischen Zusammensetzung der Moleküle z. B. eines einzelligen Wesens müssen fortwährend ebensogut vorkommen, wie Schwankungen in der Zahl der Pigmentkörner einer bestimmten Zelle, oder in der Zahl der Pigmentzellen einer

bestimmten Körpergegend, oder in der Grösse dieses Körpertheils selbst.

Da nun diese Zahlen bei jeder Art individuellen Schwankungen ausgesetzt sind, so kann Naturzüchtung sich dieses schwankenden Materials bemächtigen und es nach einer gewissen Seite hin weiter entwickeln.

Von diesem Gesichtspunkt aus finde ich es weniger staunenswerth und unbegreiflich, wenn wir sehen, dass die Organismen sich in allen ihren Theilen scheinbar jeder beliebigen Existenzbedingung anpassen können, dass sie uns wie eine plastische Masse erscheinen, die im Laufe der Zeiten in fast jede beliebige Form geknetet werden kann.

Fragen wir nun aber, wo die Ursache dieser Variabilität liegt, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass sie schon in den Keimzellen gegeben ist. Von dem Momente, in welchem die Vorbereitungen zur ersten Furchung der Eizelle beginnen, ist bereits darüber entschieden, was für ein Organismus aus ihr werden wird, ob ein grosser oder ein kleiner, ob ein dem Vater oder der Mutter mehr ähnlicher, ja bis in sehr geringfügige Einzelheiten hinein ist darüber entschieden, welche Theile dem Einen, welche der Andern nachfolgen werden. Zweifellos bleibt nichtsdestoweniger noch ein gewisser Spielraum für den Einfluss der äussern Lebensbedingungen, welche den heranwachsenden Organismus treffen, aber derselbe ist beschränkt und bewegt sich in kleinen Amplituden um einen mittleren festen Punkt, der eben durch die Vererbung gegeben ist. Reichliche Ernährung kann den Körper stark und voll machen, aber sie macht nie-

mals einen Riesen aus einem Keim, der zum Zwerg bestimmt war; ungesunde hockende und darbende Lebensweise kann den Fabrik-Menschen blass und kümmerlich machen, flottes Leben, Körperübung und die frische Seeluft den Seemann kraftvoll und von blühender Gesichtsfarbe, aber die Aehnlichkeit mit dem Vater oder der Mutter oder mit Beiden, wie sie einmal im Keim angelegt war, wird sich niemals verwischen, mag die Lebensweise sein, welche sie will.

Wenn nun in der Keimzelle die wesentliche Bestimmung über den später daraus erwachsenden Organismus liegt, so werden wir auch die individuellen Verschiedenheiten quantitativer Natur, von denen ich soeben sprach, der Hauptsache nach als schon im Keim angelegt und begründet ansehen dürfen, ganz abgesehen davon, wie wir uns das im Näheren vorstellen wollen. Dann operirt also die Naturzüchtung nur scheinbar mit den Qualitäten des fertigen Organismus in Wahrheit aber mit den in der Keimzelle verborgenen Anlagen dieser Eigenschaften. Wie die Ausführung einer Keimesanlage, also irgend ein Charakter des fertigen Organismus in einer gewissen Amplitude um einen mittleren Punkt herum pendelt, so auch die Keimesanlage selbst, und darauf beruht die Möglichkeit einer Steigerung der betreffenden Keimesanlage und somit auch des mittleren Ausführungsgrades derselben.

Wenn man nun, wie ich es zu thun versucht habe, alle dauernden von Generation zu Generation übertragbaren Abänderungen auf quantitative Variationen

des Keimes zurückführt, so erhebt sich die Frage, woher denn diese Keimesvariationen selbst stammen. Ich will nun darauf nicht speciell eingehen, zumal ich mich früher schon einmal über diesen Punkt ausgesprochen habe*), ich glaube, dass sie in letzter Instanz auf die verschiedenartigen äussern Einflüsse zurückzuführen sind, welche den Keim vor dem Beginn der Embryonalentwicklung treffen können, und damit ist, wie mir scheint, auch dem fertigen Organismus der ihm gebührende Einfluss auf die phyletische Entwicklung seiner Descendentenreihen eingeräumt, denn die Keimzellen sind in ihm gelegen und die äussern Einflüsse, von welchen sie betroffen werden können, sind wesentlich durch Zustände des Organismus bedingt, welcher sie birgt. Ist er gut ernährt, so werden es auch die Keimzellen sein, und umgekehrt ist er schwach oder krankhaft, so werden auch die Keimzellen nur kümmerlich heranwachsen können, und es ist — wie oben schon dargelegt wurde — auch denkbar, dass diese Einflüsse noch specialisirter, d. h. nur auf einzelne Theile der Keimzellen einwirken. Dies ist aber ganz etwas Anderes, als wenn man sich glaublich machen soll, der Organismus vermöge Veränderungen, welche durch äussere Anstösse an ihm geschehen, derart auf die Keimzellen zu übertragen, dass sie in dem kommenden Geschlecht wiederum zu derselben Zeit und an derselben Stelle des Organismus sich entwickeln, wie es bei

*) Vergl. „Studien zur Descendenztheorie, IV, über die mechanische Auffassung der Natur“ p. 303 u. f.

dem älterlichen Organismus geschah. Für die Vererbung sämtlicher ererbter Eigenschaften des Organismus haben wir eine einleuchtende Vermittlung durch die Continuität des Protoplasma's der Keimzellen; wenn vom Beginn des Lebens an das Keimzellen-Protoplasma in steter Continuität geblieben ist, wie wir annahmen, wenn stets Keimprotoplasma und Körperprotoplasma gesonderte Conti geführt haben und Veränderungen des zweiten Conto, desjenigen des Körperprotoplasma immer nur dann erfolgten, wenn ihnen ein entsprechender Posten auf dem Conto des Keimprotoplasma's vorhergegangen war, so können wir die Thatsache der Vererbung bis zu einem gewissen Punkt, nämlich im Princip, begreifen, wir können wenigstens ihre Begreiflichkeit als erwiesen betrachten, denn jetzt führen wir wirklich die Vererbung auf Wachsthum zurück, wir betrachten jetzt mit gutem Grund die Fortpflanzung als ein Wachsthum über das Mass des Individuums hinaus und unterscheiden die Succession der Arten von der Succession der Individuen nur dadurch, dass bei Letzteren das Keimprotoplasma sich gleich bleibt, während es sich bei der Umwandlung der Arten ändert und so auch den Individuen, welche im einzelnen Fall aus ihm hervordachsen, immer neue und complicirtere Gestalten verleiht, vom einfachen, einzelligen Wurzelfüßler bis zum höchsten aller Organismen, dem Menschen hinauf.

Ich habe die Frage, um die es sich hier handelte, nicht allseitig beleuchten können, es bleiben noch wesentliche Punkte übrig, die ich bei Seite lassen musste; noch viel weniger war ich im Stande, die Einzelfragen,

welche sich bei diesem Thema auf Schritt und Tritt aufdrängen, etwa alle schon jetzt mit Sicherheit zu beantworten, es schien mir aber von Werth, die schwerwiegende und tiefgreifende Hauptfrage selbst einmal zu stellen und scharf und bestimmt zu formuliren, denn nur so kann sie auch eine feste und bestimmte Lösung finden. Man muss sich darüber klar sein, dass ein Verständniss der Vererbungserscheinungen nur auf der angedeuteten Grundlage der Continuität des Keimprotoplasma's überhaupt möglich ist, und nicht nur das auf diesem Felde leicht etwas zweifelhafte Experiment, sondern vorwiegend die richtige Zusammenfassung und Ordnung der feststehenden Thatsachen wird darüber zu entscheiden im Stande sein, ob und in wie weit diese Continuität des Keimprotoplasma's vereinbar ist mit der Annahme einer Uebertragung erworbener Eigenschaften des Körpers auf den Keim. Eine solche Uebertragung ist bis jetzt weder thatsächlich erwiesen, noch ist auch nur ihre Annahme als eine nothwendige unwiderleglich dargethan.



Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Ueber

Leben und Tod.



Eine biologische Untersuchung

von

Dr. August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.



Mit zwei Holzschnitten.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

LETTER BOOK

18

1870

19

1871

1872

Vorwort.

Vorliegende Untersuchung ist zuerst als akademisches Programm im Sommer dieses Jahres gedruckt worden, und zwar unter dem Titel „über die Ewigkeit des Lebens“. Indem ich sie jetzt in erweiterter und vielfach verbesserter Form einem weiteren Kreise vorlege, habe ich zugleich einen Titel gewählt, der mir dem jetzigen Inhalt der Schrift besser zu entsprechen schien.

Der äussere Anstoss zu dieser „biologischen Untersuchung“ wurde durch eine Brochüre von Götte gegeben, in welcher Derselbe Ansichten entgegentritt, welche ich früher geäussert hatte. Wenn nun auch diese Entstehung der Schrift die Form einer Entgegnung aufgeprägt hat, so ist doch ihre Absicht nicht etwa blos, die gegnerischen Anschauungen zu widerlegen, sondern vielmehr an der Hand jener Einwürfe die Fragen selbst, um die es sich hier handelt, neu zu beleuchten, die früher schon ausgesprochenen Ge-

danken besser zu begründen, und womöglich tiefer in das Problem von Leben und Tod einzudringen.

Wenn dabei die Ansichten des Gegners einer scharfen Kritik unterzogen werden, so wird man doch anerkennen, dass dieselbe niemals als Zweck, sondern stets nur als Mittel auftritt, welches den Weg zu richtigerer Erkenntniss anbahnen soll.

Freiburg i. Breisgau,

18. Oktober 1883.

Der Verfasser.



In einem auf der 54. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte zu Salzburg gehaltenen Vortrag „über die Dauer des Lebens“¹⁾ suchte ich darzulegen, dass die Begrenztheit des einzelnen Individuums durch den Tod nicht — wie bis dahin angenommen worden war — ein unvermeidliche und im Wesen des Lebens selbst begründete Erscheinung sei, sondern vielmehr nur eine Zweckmässigkeit-Einrichtung, welche erst dann getroffen wurde, als die Organismen eine gewisse Complication ihres Baues erreichten, mit welcher sich ihre Unsterblichkeit nicht mehr vertrug. Ich wies darauf hin, dass man bei einzelligen Thieren von einem natürlichen Tod nicht reden könne, denn es liege in ihrer Entwicklung kein Abschluss, der dem

¹⁾ Anmerkung. Die betreffende Rede ist zuerst in den Verhandlungen der Salzburger Naturforscher-Versammlung abgedruckt, dann aber unter demselben Titel, vermehrt durch einen Anhang im Verlag von Gustav Fischer, Jena 1882 erschienen. Ich werde in Folgendem nur nach der letzteren Ausgabe, als der vollständigeren und verbreiteteren citiren.

Tode vergleichbar sei und besonders sei die Entstehung neuer Individuen nicht mit dem Absterben der alten verbunden, vielmehr geschehe die Vermehrung durch Theilung, und zwar so, dass die beiden Theilstücke einander gleich seien, keines das ältere, keines das jüngere. So komme eine unendliche Reihe von Individuen zu stande, deren jedes so alt ist, als die Art selbst, deren jedes die Fähigkeit in sich trägt, ins Unbegrenzte und unter steten neuen Theilungen weiter zu leben.

Dass den höheren Organismen, den Metazoën, diese Fähigkeit ewiger Dauer abhanden gekommen ist, schien mir auf ihrer Vielzelligkeit und auf der damit verbundenen Arbeitstheilung zwischen den Zellen ihres Körpers zu beruhen. Auch bei ihnen geschieht die Fortpflanzung durch Zelltheilung, aber nicht jede Zelle besitzt das Vermögen den ganzen Organismus wieder von Neuem hervorzubringen; die Zellen des Gesamt-Organismus haben sich vielmehr in zwei wesentlich verschiedene Gruppen gesondert: in die propagatorischen oder Fortpflanzungszellen (Ei- und Samenzelle) und in die Zellen des Körpers im engeren Sinn (Soma), die somatischen Zellen. Nur auf die ersteren ist die Unsterblichkeit der einzelligen Organismen übergegangen, die Letzteren müssen sterben und da sie den eigentlichen Leib des Individuums ausmachen, so stirbt eben auch dieses.

Ich habe nun versucht, diese Thatsache als Anpassung an die allgemeinen Bedingungen des Lebens zu begreifen; mir schien „das Leben nicht desshalb auf ein bestimmtes Maass der Dauer gesetzt, weil es seiner

Natur nach nicht unbegrenzt sein könnte, sondern weil eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmässiger Luxus wäre“. Bei den einzelligen Organismen war der natürliche Tod nicht möglich, weil Fortpflanzungszelle und Individuum noch ein und dasselbe waren, bei den vielzelligen Thieren wurde er möglich, und „wir sehen dass er auch eingerichtet wurde“.

Der natürliche Tod erschien mir als eine Anpassungserscheinung nach dem Princip der Nützlichkeit.

Diesen Ansichten, auf deren genauere Auseinanderlegung und Begründung ich noch zurückkommen werde, ist kürzlich Götte entgegengetreten¹⁾.

Nach Götte beruht der Tod nicht auf Zweckmässigkeit, sondern er ist eine im Wesen des Lebens von vornherein gelegene Nothwendigkeit, er findet sich deshalb auch nicht bloß bei den vielzelligen Thieren, den Metazoen, sondern auch bei den einzelligen, und zwar ist es der Process der Encystirung, in welchem bei diesen der Tod des Individuums erkannt werden muss. Dieser ist ein „Verjüngungsprocess“, der nach kürzeren oder längeren Perioden die Vermehrung durch Theilung unterbricht, und der in einer Auflösung der specifischen Structur des Individuums, in einer Rückbildung desselben zu einer dem Eidotter vergleichbaren organischen, aber nicht lebendigen Masse besteht, um sodann wieder vermöge der in ihm enthaltenen Spannkräfte und der der bestimmten Zusammensetzung der Masse innewohnenden

¹⁾ „Ueber den Ursprung des Todes“, Hamburg und Leipzig, 1883.

Bildungsgesetze zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden. Dieser „Verjüngungsprocess“ einzelliger Wesen entspricht der Keimbildung der höheren Organismen, und das in ihm enthaltene Todes-Moment wurde durch Vererbung auf die Metazoën übertragen. Der Tod der Metazoën ist also nichts Neues, sondern eine uralte Einrichtung, welche „bis auf die erste Entstehung der organischen Wesen zurückgeht“ (p. 81).

Man sieht schon aus diesem kurzen Résumé, dass die Götte'sche Ansicht der meinigen durchaus entgegengesetzt ist. Da nun nur eine von ihnen die wenigstens in den Grundzügen richtige sein kann, so lohnt es sich wohl, sie gegeneinander abzuwägen. Können wir auch nicht hoffen, über die letzten physiologischen Vorgänge, welche die Träger von Tod und Leben sind, zur Zeit ins Klare zu kommen, so scheint es mir doch recht wohl möglich, über die allgemeineren Ursachen dieser Erscheinungen auch jetzt schon zu einer bestimmten Entscheidung zu gelangen, jedenfalls sind die vorliegenden Thatfachen noch nicht so vollständig durchgedacht, dass es nicht von Nutzen sein könnte, sie noch einmal einer Prüfung zu unterziehen.

„Was haben wir unter Tod zu verstehen“ ist in der That die erste Frage, welche zu entscheiden ist, ehe man über den „Ursprung des Todes“ reden kann. Götte sagt, „dass wir nicht im Stande sind, diesen allgemeinen Ausdruck ganz bestimmt und bis ins einzelne zu erläutern, weil sich der Moment des Todes, oder vielleicht richtiger gesagt, der Moment, wann der Tod vollendet ist, in keinem Fall ganz genau

angeben lässt. Wir können nur sagen, dass in dem uns bekannten Tode der höheren Thiere zuerst alle Erscheinungen, welche das Leben des betreffenden Individuums zum Ausdruck brachten, aufhören, und dass in weiterer Folge auch alle den todten Organismus zusammensetzenden Zellen und Gewebselemente absterben, der Auflösung in ihre organischen Bestandtheile anheimfallen.“

Diese Definition könnte nun auch, wie mir scheint, genügen, wenn sie nicht das zu Definirende bereits in sich einschlosse; sie nimmt aber vorweg, dass unter dem „todten Organismus“ ein solcher zu verstehen sei, dessen Gesamt-Lebensleistungen zwar erloschen sind, dessen einzelne Zellen und sonstigen Theile aber noch lebendig sein können. Diese Ansicht wird denn auch später noch genauer begründet, und es ist ja auch in der That keinem Zweifel unterworfen, dass das Aufhören der Lebensthätigkeit des ganzen Metazoën-Organismus selten sofort auch mit dem Einstellen der Lebensfunctionen aller seiner Constituanten verbunden ist. Es fragt sich nur, ob es richtig oder nützlich ist, den Begriff des Todes auf das Aufhören der Gesamtleistungen des Organismus einzuschränken. Gewiss haben wir den Begriff des Todes nur von den höheren Organismen entnommen, und insofern könnte demselben eine Einseitigkeit anhaften, die erst durch genauere wissenschaftliche Vergleichung der etwa entsprechenden Erscheinung bei einzelligen Organismen beseitigt und zu einer umfassenderen Definition erweitert werden müsste. Ohne Zweifel hat die Wissenschaft das Recht,

populäre Namen und Begriffe sich anzueignen, und auf Grund tieferer Einsicht zu erweitern oder auch enger einzugrenzen. Allein es sollte dies immer mit Beibehaltung des Grundbegriffes geschehen, nicht aber so, dass schliesslich ganz etwas Neues und Fremdes daraus wird. Der Begriff des Todes, wie er sich von der Beobachtung der höheren Thiere her in allen Sprachen in voller Uebereinstimmung gebildet hat, bezeichnet aber nicht blos das Aufhören der Lebensäusserungen des Gesamtorganismus, sondern zugleich auch das Aufhören des Lebens in seinen einzelnen Theilen, wie es sich durch die Unmöglichkeit einer Wiederbelebung kund gibt. Der „postmortale Zellentod“ gehört mit zum Tod, und hat dazu gehört, lange ehe man sich in der Wissenschaft bewusst wurde, dass der Organismus aus einer Menge kleinster Lebensherde zusammengesetzt ist, deren Lebensäusserungen theilweise um einige Zeit die des Gesamtorganismus überdauern können. Grade die Unfähigkeit, die Gesammterscheinung des Lebens wieder von Neuem zu beginnen, ist der Punkt, welcher den wirklichen Tod vom blossen Stillstand des Lebens, dem „Scheintod“ unterscheidet, und diese Unfähigkeit hängt eben davon ab, dass der Tod der Zellen und Gewebe dem Aufhören der Gesammterscheinungen des Lebens nachfolgt. Ich würde deshalb den Tod als denjenigen Stillstand des Lebens bezeichnen, dem eine Wiederaufnahme des Lebens, sei es im Ganzen, sei es in einzelnen Theilen auf die Dauer nicht nachfolgen kann, oder auch kurz als: definitiven Stillstand des Lebens, und ich

würde glauben, damit genau das Wesentliche des Begriffes getroffen zu haben, den die Sprache bisher mit dem Worte „Tod“ verband. Es ist dabei zunächst ganz gleichgültig, welche Vorgänge diesen Zustand herbeiführen, ob er in allen Theilen gleichzeitig oder successive, ob er langsamer oder schneller eintritt. Es ist auch für den Begriff selbst ganz gleichgültig, ob wir im einzelnen Falle im Stande sind, zu sagen, ob er schon eingetreten ist oder nicht, der Zustand selbst, den wir mit Tod bezeichnen, ist darum nicht weniger scharf und bestimmt begrenzt. Mag die Raupe von *Euprepia flavia*, welche im Eise eingefroren ist, auch zuerst für todt gehalten werden; wenn sie nach dem Aufthauen wieder weiter lebt und einen Schmetterling liefert, wird man sagen: sie war nur scheintodt, das Leben stand nur einige Zeit still, es war aber nicht ein für allemal aufgehoben. Den unwiderbringlichen Verlust des Lebens eines Organismus, diesen allein nennen wir Tod, und daran sollten wir meines Erachtens festhalten, damit uns nicht der Begriff unter den Händen entschlüpft und werthlos wird, weil wir nicht mehr wissen, was wir damit meinen.

In diese Gefahr aber geräth man, wenn man den „postmortalen Zellentod“ als eine Erscheinung ansieht, die den Tod zwar begleiten, die aber auch fehlen kann. Man könnte sich ja allerdings einen künstlichen Versuch ausdenken, in welchem ein Theil eines bereits getödteten Thieres, etwa der Kamm eines Hahns, vor dem Eintritt des Zellentodes auf ein anderes lebendes Thier trans-

plantirt dort weiterlebte und so den Beweis führte, dass ein Weiterleben einzelner Theile doch möglich sei, auch bei Eintritt des wirklichen auch von mir anerkannten Todes, allein man wird dem auch entgegenhalten dürfen, dass der betreffende Kamm dann einen Theil eines anderen Organismus bildet und dass es kaum der Mühe lohne, in die Definition des Todes noch eine Klausel zu bringen, die diesen Fall mit einschliesse. Denselben Einwurf könnte man ja auch machen, wenn die Transplantation schon am Tage vor dem Tode des Hahnes, oder auch ein Jahr früher gemacht worden wäre.

Götte irrt entschieden, wenn er glaubt, dass die Bildung des Todbegriffes von dem „Stillstand des individuellen Gesamtlebens“ ausging, ohne zugleich auch den des definitiven Stillstandes, den Ausschluss der Möglichkeit einer Wiederaufnahme des Lebens in sich zu fassen. Die „Verwesung“ gehört allerdings nicht ganz nothwendig dazu, insofern ja auch ein Austrocknen¹⁾ oder ein dauerndes Einfrieren im sibirischen Eis (Mammuth), oder das Verdautwerden im Magen eines Raubthiers mit in den Bereich der Möglichkeit gehört, aber der Begriff der Leiche ist allerdings mit dem des Todes unzertrennlich verbunden, und ich muss es auch heute noch für ganz berechtigt halten, wenn ich den Unterschied zwischen der Theilung eines Infusorium's in zwei Tochterthiere und dem Tode

¹⁾ Die Leichen der Mönche auf dem grossen St. Bernhard, oder die getrockneten Leichen in dem bekannten Palermitaner Capuziner-Kloster.

eines Metazoon mit Hinterlassung von Jungen dadurch zum Bewusstsein zu bringen suchte, dass ich das Fehlen einer Leiche beim Theilungsprocess des Infusoriums besonders betonte.¹⁾ Dass dieselbe organisirte Masse, welche vorher die Erscheinungen des Lebens hervorbrachte, sie jetzt nicht mehr hervorbringt und niemals mehr hervorbringen wird, das macht den Tod aus, nur dies hat man bisher unter Tod verstanden und nur von dieser Begriffsfassung können wir ausgehen, wenn wir nicht allen festen Boden unter den Füßen verlieren wollen.

Ob nun dieser von den höheren Thieren entnommene Begriff sich unverändert auf die niederen übertragen lässt, oder ob dort Erscheinungen vorkommen, die dem Tod der höheren Thiere offenbar homolog, dennoch aber nach irgend einer Richtung von ihm verschieden sind und somit eine genauere Eingrenzung des Begriffes erfordern, das wäre jetzt zu untersuchen.

Götte findet in dem bei vielen einzelligen Wesen (Monoplastiden) nachgewiesenen Encystirungsprocess das Analogon des Todes. Das betreffende Individuum gehe hierbei nicht nur eine Art Winterschlaf, eine Periode latenten Lebens ein, sondern es verliere, wenn es sich mit der Cyste umgebe, seine bisherige spezifische Organisation, werde eine „homogene Masse“ und stelle nun einen „Keim“ dar, aus dem erst wieder durch einen Entwicklungsprocess ein neues Individuum derselben Art hervorgehen könne. Die Theilung des

¹⁾ Siehe weiter unten.

Cysten-Inhaltes, also die damit verbundene Vermehrung sei sekundärer Natur, das Wesentliche aber an dem Vorgang sei die „Verjüngung“ des Individuums. Diese selbst aber bestehe nicht etwa bloß in einer Umgestaltung des alten Individuums, sondern in dem Absterben des alten und der Neubildung eines anderen Individuums: „Das Mutterthier und seine Nachkommen sind zwei auf einander folgende Lebenszustände derselben Substanz, getrennt und zugleich verbunden durch den dazwischenliegenden Verjüngungszustand“ (p. 79); eine „absolute Continuität des Lebens“ besteht nicht, nur die todt organische Substanz vermittelt den Zusammenhang und die „Identität derselben sichert die Vererbung“.

In der Encystirung eine Aufhebung des Lebens zu sehen ist gewiss kein naheliegender Gedanke, und es fragt sich, was man dafür anführen kann. Nichts Anderes, als die Rückbildung der specifischen Organisation bis zu einem gewissen Punkt und das Aufhören der sichtbaren äussern Lebenserscheinungen, der Nahrungsaufnahme und Bewegung. Hält es aber Götter wirklich für eine „unzutreffende“ Deutung, wenn man annimmt, dass trotzdem eine *vita minima* in der vereinfachten Protoplasma-Masse andauere? und bedarf es durchaus hier der mystischen Deutung eines in sich unklaren „Verjüngungsvorgangs“? Sollte wirklich der Sauerstoff der im Wasser enthaltenen Luft nun nicht mehr auf dieselbe organische Substanz einwirken, deren Leben er vorher bedingte und deren Verwesung er jetzt einleiten würde, wäre sie wirklich todt?

Auch ich bin der Meinung, dass die Theilungen des Cysteninhaltes etwas Secundäres sind, die Einkapselung selbst aber ohne nachfolgende Vermehrung das Ursprüngliche und Wesentliche des Vorgangs. Daraus folgt aber gewiss nicht, dass die Encystirung als nei „Verjüngungsprocess“ aufgefasst werden müsste. Was kann denn hier überhaupt „verjüngt“ werden? Die Substanz des Thieres nicht, denn zu dieser kommt Nichts hinzu, und folglich kann auch neue Kraft nicht hinzukommen, ja nicht einmal die Kraftform kann verändert werden, weil eben die Form der Materie nach dem Verlassen der Cyste wieder genau dieselbe ist, die sie vorher war. Ganz etwas Anderes ist es mit der Conjugation, bei welcher man auch von einem Verjüngungsprocess gesprochen hat. Hier kann davon in gewissem Sinne sehr wohl die Rede sein, denn hier findet eine Vermischung der Substanz zweier Individuen in grösserem oder geringerem Betrage statt, die Materie, aus der das einzelne Individuum besteht, wird also thatsächlich verändert. Bei der blossen Encystirung dagegen liesse sich eine „Verjüngung“ nur etwa im Sinne der Fabel vom Vogel Phönix denken, der sich verbrennt, wenn er alt geworden, um dann aus der Asche wieder neu zu erstehen. Ob diese Idee sich aber auf irgend eine Weise mit der heutigen Physiologie, oder dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft in Einklang bringen liesse, möchte ich bezweifeln. Ein altes Haus, dessen Balken morsch, dessen Mauern bröcklig geworden sind, kann man wohl einreissen, aber es aus demselben Material wieder besser aufzubauen,

dürfte schwerlich gelingen, selbst wenn man neuen Mörtel, — hier Wasser und Sauerstoff hinzunimmt. Mir erscheint desshalb der „Verjüngungsprocess“ des encystirten Individuums nicht als eine physiologische Vorstellung.

Viel einfacher und natürlicher — allerdings aber auch viel „näher liegend“ — würde es mir vorkommen, wenn man in der Encystirung eine Schutzeinrichtung sehen wollte, deren ursprünglichste Bestimmung einfach die war, einen Theil der Individuen einer Kolonie vor dem Untergang durch Eintrocknen oder Erfrieren zu schützen, oder in andern Fällen auch die Fortpflanzung durch Theilung, während derer das Individuum unbehüllicher und feindlichen Angriffen leichter preisgegeben ist, zu schützen oder noch in anderer Weise einen Vortheil zu sichern¹⁾. Grade der von Götte angeführte Fall des Actinosphærium zeigt ja recht deutlich, dass es sich dabei jedenfalls nicht nur um eine „Verjüngung“ des Individuums handeln kann, da diese doch wohl kaum sechs Monate Zeit beanspruchen würde; diese lange Dauer latenten Lebens vom Sommer

1) Herr Prof. Gruber theilt mir mit, dass er im Hafen von Genua ein neues Infusorium beobachtet habe, welches die Gewohnheit zeigte, sich an einer rasch schwimmenden Copepoden-Art zu encystiren; oft fand er bis zu 10 Cysten an einem dieser Copepoden und beobachtete das Ausschlüpfen ihrer Insassen, wenn das Wasser unter dem Deckgläschen anfang schlecht zu werden. Hier mag also der Vortheil der Encystirung in dem Transport der Cysten durch den Ruderfüßler liegen. Die betreffende Beobachtung wird später genauer veröffentlicht werden.

bis in das nächste Frühjahr weist wohl recht nachdrücklich darauf hin, dass es sich zunächst darum handelte, das Leben der Art über die Wechselfälle einer ungünstigeren Jahreszeit hin zu erhalten*).

Wenn dabei die spezifische Organisation bis zu einem gewissen Grade rückgebildet wird, so beruht das theilweise gewiss lediglich auf dem Bestreben nach **Raumersparniss** — die Pseudopodien werden ein-

¹⁾ Anmerkung. Mit der hier vertretenen Auffassung des Encystirungs-Processes stimmen die Ansichten hervorragender Protozoen-Forscher im Wesentlichen überein. So sagt Bütschli (Bronn's „Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Protozoa, p. 148): Der Encystirungsprocess „scheint ursprünglich nicht in direktem Zusammenhang mit der Vermehrung gestanden zu haben. Er scheint im Gegentheil ursprünglich, wie dies auch jetzt thatsächlich noch häufig der Fall ist, entweder zum Schutz des Organismus gegen äussere schädliche Einflüsse, wie Austrocknung oder faulige Verderbniss des Wassers entstanden zu sein, andererseits jedoch auch, um nach reichlicher Nahrungsaufnahme gewissermassen in ungestörter Ruhe die aufgenommene Nahrung assimiliren zu können.“ Balbiani (Journ. de Micrographie, Tom. V. 1881, p. 293) sagt in Bezug auf die Infusorien: „un petit nombre d'espèces, au lieu de se multiplier à l'état de vie active, se reproduisent dans une sorte d'état de repos, dit état d'enkystement. Ces sortes de kystes peuvent être désignés sous le nom de kystes de reproduction, par opposition avec d'autres kystes, dans lesquels les Infusoires se renferment pour se soustraire à des conditions devenues défavorables du milieu qu'ils habitent, le manque d'air, le dessèchement etc. — ceux-ci sont des kystes de conservation“.

gezogen die Alveolen schrumpfen und schwinden völlig — theilweise vielleicht auch auf der Ausscheidung der Cyste selbst, die doch immerhin einen gewissen Substanzverlust setzt*) — theilweise, und wohl zum grössten Theil aber darauf, dass die Encystirung von einer Vermehrung durch Theilung begleitet wird, deren Einleitung mit einer Vereinfachung der Organisation, nämlich mit einer Verschmelzung der in der Vielzahl vorhandenen Kerne nothwendig verbunden zu sein scheint. Nachgewiesenermassen kommen bei vielen einzelligen Thieren mehrere bis viele Kerne vor, oder wie man auch sagen kann: die Kernsubstanz vertheilt sich in Gestalt kleinerer Stücke durch den ganzen

1) Anmerkung. Dieses ist auch insofern von Bedeutung, als es das einzelne Individuum zur Encystirung zwingen kann, auch wenn die augenblicklich herrschenden äussern Lebensbedingungen dazu keine Veranlassung geben. Die Substanz, welche z. B. ein Actinosphaerium zur Ausscheidung seiner dicken Kieselcyste verwendet, muss sich allmählig in ihm angesammelt haben, vermöge der bei dieser Art einmal getroffenen Einrichtung. Man wird aber kaum irren, wenn man annimmt, dass die im Organismus aufgespeicherte Kieselsäure nicht bis zu jedem beliebigen Quantum anwachsen kann ohne Schädigung der sonstigen Lebensvorgänge, dass vielmehr die Ausscheidung einer Cyste erfolgen muss, sobald diese Anhäufung einen bestimmten Grad erreicht hat. So erklärt es sich, wenn Encystirung nicht selten auch dann erfolgt, wenn ein äusserlicher Zwang dazu nicht vorliegt, gerade wie gewisse pfützenbewohnende Krebschen (z. B. *Moina*) in einer bestimmten Generation Dauereier hervorbringen, auch wenn man sie im Zimmer züchtet und vor Kälte, wie vor Austrocknung schützt.

Zellkörper hindurch. Sobald aber das Thier sich zur Theilung anschickt, verschmelzen diese Kernstücke zu einem einheitlichen Kern, und dieser theilt sich dann bei der Theilung des Thiers in zwei gleiche Hälften¹⁾. Es lässt sich auch einsehen, dass nur auf diesem Wege eine gleiche Theilung der gesammten Kernmasse ausführbar war.

Uebrigens gibt es zahlreiche Fälle, welche beweisen, dass das encystirte Thier genau dieselbe Structur und Differenzirung seiner Körpermasse behalten kann, die es vorher hatte, und zwar während der ganzen Dauer des Encystirungsprocesses. Dahin gehört z. B. das von Gruber beschriebene²⁾ grosse Infusorium *Tillina magna*, welches die charakteristische Structur seiner Rindensubstanz sowie die ganze übrige Organisation durch die dünne Cyste hindurch zu jeder Zeit erkennen lässt. Nicht einmal die Bewegung hört auf, vielmehr rotirt das eingekapselte Thier, und später seine zwei oder vier Theilsprösslinge in der engen Cyste lebhaft umher. Hier kann also nicht entfernt davon die Rede sein, dass „jedes Merkmal der vorher bestandenen Organisation verloren gegangen“ sei (Götte p. 62)³⁾.

1) Ueber diese Verhältnisse steht eine eingehende Publikation Prof. Grubers bevor.

2) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33 Taf. 26 Fig. 19—22.

3) Anmerkung. Aber auch für *Actinosphaerium*, auf welches sich Götte hauptsächlich stützt, ist dies nicht erwiesen, vielmehr deuten alle Beobachtungen, die bis jetzt vorliegen, darauf hin, dass das Thier sich einfach auf

Ich muss deshalb entschieden bestreiten, dass ein encystirtes Individuum im Götte'schen Sinne ein „Keim“ ist, d. h. eine noch unorganisirte organische Masse, welche erst durch einen Entwicklungsprocess zu einem ausgebildeten Individuum werden kann, ich sehe in ihm nichts Anderes, als ein mit Schutzhülle versehenes Individuum, dessen Bau in Anpassung an den engen Raum und die etwa bevorstehende Vermehrung durch Theilung mehr oder weniger vereinfacht, dessen actives Leben auf eine *vita minima*, zuweilen vielleicht auch (beim Einfrieren etc.) auf einen gänzlichen Stillstand reducirt ist.

Dass dieser Zustand in keinem Momente dem entspricht, was ich und mit mir die ganze Menschheit unter Tod verstehe, ergibt sich aus der obigen Definition von selbst, da eben hier ein und dasselbe Wesen zuerst scheinbar todt und dann wieder lebendig ist, da hier ein Ruhe-Zustand vorliegt, aus dem das Leben wieder hervorgeht, möchte es selbst erwiesen sein, dass dasselbe wirklich regelmässig eine Zeit lang suspendirt ist. Von einem solchen Beweis ist aber bis jetzt Nichts erbracht worden, und auch Götte ist wohl lediglich durch theoretische Motive dazu bestimmt worden, einen „Tod“ das eingeschaltet zu erkennen, wo das unbefangene Auge nur eine Ruhepause des Lebens zu erkennen vermag. Offenbar vergisst er dabei ganz, dass

das möglichst kleine Volum zusammenzieht. Vergleiche: F. E. Schulze „Rhizopodenstudien“ I, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10, p. 328, und Karl Brandt „Ueber Actinosphaerium Eichhornii“, Inaug.-Diss. Halle 1877.

seine Deutung einer Controle unterzogen werden kann, indem ja alle einzelligen Wesen doch auch wirklich sterben können; man kann sie künstlich tödten, durch Kochen etwa, und ihr Körper ist dann wirklich todt und kann nicht wieder erweckt werden. Dieser Zustand des Organismus muss sich materiell d. h. chemisch und physikalisch unterscheiden vom encystirten Zustand, wenn wir auch die Unterschiede noch nicht im Speciellen anzugeben im Stande sind, denn unter gleichen äussern Bedingungen entsteht aus beiden Zuständen Verschiedenes. Das encystirte Thier in frisches Wasser gebracht ergiebt ein lebendes Individuum, das durch Kochen getödtete aber die Zersetzung der toden organischen Masse durch Fäulniss. Es kann aber nicht gestattet sein, zwei so gänzlich verschiedene Zustände mit demselben Namen zu belegen. Es gibt nur einen Tod, dessen Erscheinung überall die gleiche sein muss, wenn auch seine Ursachen sehr verschieden sein können. Wenn aber der encystirte Zustand nicht identisch ist mit dem wirklichen Tod, wie wir ihn künstlich hervorrufen können, dann gibt es eben bei den einzelligen Organismen einen Tod aus innern Ursachen, einen „natürlichen Tod“ überhaupt nicht.

Damit wäre nun eigentlich die ganze Götte'sche Anschauung widerlegt, welche eben darauf beruht, dass der natürliche Tod schon bei den Monoplastiden vorhanden ist; mit dem Nachweis des Gegentheils wird der weitere Gedankengang hinfällig. Es ist aber trotz-

dem von Interesse, diesem noch weiter zu folgen, da er auf Vieles führt, was der fernern Besprechung durchaus werth ist.

Zunächst die Frage, wie der Tod der Monoplastiden¹⁾ sich auf die Polyplastiden übertragen hat, wie es nach Götte geschehen sein soll. Sehen wir einstweilen ganz davon ab, dass die Auffassung des Encystirungsprocesses als Tod nicht anerkannt werden kann, so darf doch immerhin darnach gefragt werden, ob der Tod der Polyplastiden etwa an der Stelle der Encystirung auftritt, oder, falls dies nicht so sein sollte, ob sonst ein dem Encystirungsprocess vergleichbarer Vorgang bei den Polyplastiden vorkommt.

Nach Götte ist der Tod stets an die Fortpflanzung geknüpft, er ist eine Folge derselben sowohl bei den Protozoën, als bei den Metazoën, die Fortpflanzung hat nach seiner Ansicht geradezu eine „lethale Wirkung“, das sich fortpflanzende Individuum muss sterben. So stirbt die Eintagsfliege, der Schmetterling, nachdem er seine Eier abgesetzt, das Bienenmännchen unmittelbar nach der Begattung, so stirbt die Orthonectide, nachdem sie ihre Keimzellen entleert hat und die Magosphæra löst sich in Keimzellen auf, so dass Nichts mehr von ihr übrig bleibt, als diese einzelnen Bausteine. Von hier ist es dann nur noch ein Schritt zu den einzelligen Organismen, welche sich als Ganzes in den

¹⁾ Anmerkung. Die Begriffe der Protozoën und Metazoën decken sich bekanntlich nicht genau mit denen der einzelligen und vielzelligen Wesen, für welche Götte den Namen der Mono- und Polyplastiden vorschlägt.

Keim verwandeln müssen und dazu vorher jenen „Verjüngungsprocess“ eingehen, der eben als Tod gedeutet wird.

Diese Ansichten enthalten mehrfache Trugschlüsse, ganz abgesehen von der Richtigkeit oder Unrichtigkeit ihrer einzelnen Stützpunkte. Nach G ö t t e ist der Encystirungsprocess die eigentliche Fortpflanzung der Monoplastiden, zu der nur secundär erst die Vermehrung durch Theilung hinzukommt und welche nicht entbehrt werden kann, sondern aus tief liegenden innern Gründen immer wieder die blosse Vermehrung durch Theilung unterbrechen muss. Nun ist aber andererseits nach G ö t t e die Theilung des Cysteninhalts ebenfalls erst ein secundärer Vorgang, das Ursprüngliche der Encystirung aber die blosse „Verjüngung“ ohne Vermehrung. So werden wir denn also zu einem Anfangszustand geführt, in welchem die freie Theilung sowohl, als die Theilung des encystirten Individuums noch fehlte, die Fortpflanzung also lediglich in einer stets sich wiederholenden „Verjüngung“ der einmal vorhandenen Individuen ohne Vermehrung bestand. Ein solcher Zustand ist nicht denkbar, weil er mit dem raschesten Untergang der Art verbunden sein müsste, und die ganze Ueberlegung zeigt uns recht deutlich, dass die Theilung der frei lebenden Individuen nothwendigerweise von Anfang an vorhanden gewesen sein muss, dass also auch sie und nicht der mystische „Verjüngungsprocess“ die eigentliche und ursprüngliche Fortpflanzung der Monoplastiden von jeher gewesen ist.

Grade der Umstand aber, dass die Encystirung nicht immer mit Theilung des Cysteninhalts verbunden ist, beweist, wie mir scheint, dass die Fortpflanzung nicht das Primäre dabei war, sondern die Sicherung gegen äussere Schädlichkeiten. Es kann sehr wohl sein, dass heute wenige Monoplastiden noch eine unbegrenzte Zahl von Theilungen hintereinander ausführen können, dass vielmehr immer wieder ein Ruhezustand mit Cystenbildung dazwischen tritt, obgleich das ja auch bis jetzt noch keineswegs für alle Arten*) erwiesen ist. Aber es ist durchaus irrig, daraus auf eine innere Nothwendigkeit der Encystirung im Sinne eines „Verjüngungsvorgangs“ schliessen zu wollen. Die Annahme liegt vielmehr sehr viel näher, dass — wie oben schon angedeutet wurde — hier Anpassungen an den steten Wechsel der Lebensbedingungen, an das Eintrocknen und Einfrieren, vielleicht auch an den in Folge von Uebervölkerung eintretenden Nahrungsmangel an kleinsten Wohnbezirken vorliegen, ganz so, wie bei gewissen niedern Krebsen, den Daphnoiden, die Ehippien, jene Schutzhüllen der Dauereier, auch immer nach einer bestimmten Zahl von Generationen von Neuem gebildet

1) Anmerkung. In der Klasse der Rhizopoden kennt man bis jetzt die Encystirung nur von Süsswasser-Formen, nicht aber bei einer der viel zahlreicheren beschalten Formen des Meeres (vergl. Bütschli, Protozoa, p. 148); die marinen Rhizopoden sind eben dem Austrocknen und Einfrieren nicht ausgesetzt, und damit fallen gerade die stärksten Motive zur Einrichtung eines Encystirungsprocesses wenigstens für die beschalten Arten weg.

werden, bei den mit Austrocknung bedrohten Pfützenbewohnern schon bald nach der Gründung einer Colonie, bei den Bewohnern der nie austrocknenden Seen aber nur einmal im Jahre, vor Eintritt des Winters. Hier fällt es Niemand ein, hinter dieser periodisch in gewissen Generationen eintretenden Hüllenbildung der Eier irgend Etwas Anderes zu vermuthen, als eben eine Anpassung an den Wechsel der Lebensbedingungen.

Wenn also auch der „Verjüngungsvorgang“ der Monoplastiden mit Recht dem Tode der höheren Thiere gleichgesetzt werden könnte, so dürfte doch daraus nicht abgeleitet werden, dass er aus der Fortpflanzung hervorgehe, denn die Encystirung ist an und für sich noch keine Fortpflanzung, sie wird erst dann zu einer Form der Fortpflanzung, wenn sie sich mit der Theilung des encystirten Thieres verbindet, die freie Theilung ist die ursprüngliche und eigentliche, und auch jetzt noch die hauptsächlichste und fundamentale Form der Fortpflanzung.

So ist denn bei den Monoplastiden die Fortpflanzung nicht mit dem Tode verknüpft, selbst wenn man der Götte'schen Ansicht zustimmen und in der Encystirung einen Tod sehen wollte. Auf die Beziehung des Todes zur Fortpflanzung bei den Metazoën komme ich später zurück, hier fragt es sich zunächst, ob die Encystirung, wenn sie auch kein Tod ist, doch ihr Homologon in der höheren Thierwelt hat, und weiter, ob der Tod dort dieselbe Stelle in der Entwicklung einnimmt, wie hier die Encystirung.

Bei den höheren Metazoën kann über das, was

man Tod nennen muss, kein Zweifel sein; nicht so selbstverständlich aber ist hier das Objekt des natürlichen Todes, bei dessen Definition man mit der populären Vorstellung nicht auskommt. Es ist nöthig hier zu unterscheiden zwischen der sterblichen und der unsterblichen Hälfte des Individuums, dem Körper (Soma) im engeren Sinne und den Keimzellen; nur der erstere ist dem natürlichen Tode unterworfen, die Keimzellen aber sind *potentia* unsterblich, insofern sie im Stande sind, unter gewissen günstigen Bedingungen sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln, oder anders ausgedrückt, sich mit einem neuen Soma zu umgeben ¹⁾.

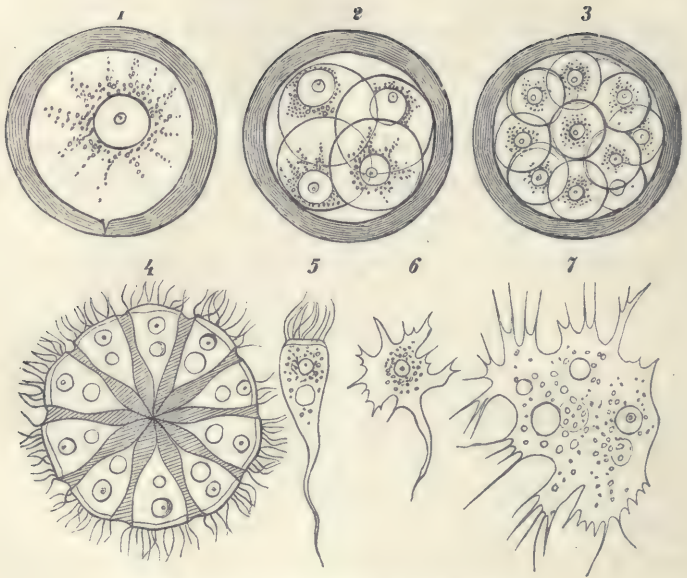
Wie verhält es sich aber beiden niedrigsten Polyplastiden, bei welchen ein Gegensatz zwischen Körper- und Keimzellen noch nicht besteht? bei welchen jede Zelle, welche den vielzelligen Körper, die Zellenkolonie,

¹⁾ Anmerkung. Man wird hier nicht einwenden wollen, die Keimzellen könnten deshalb nicht als unsterblich gelten, weil sie ja beim natürlichen Tode des Individuums nicht selten in grösserer Zahl mit zu Grunde gehen. Die Bedingungen, unter welchen allein eine Keimzelle von ihrem Anrecht auf Unsterblichkeit Gebrauch machen kann, sind eben ganz bestimmte und meist nicht leicht erfüllbare (Befruchtung u. s. w.). Gerade darauf beruht es, dass die Keimzellen stets in grosser Ueberzahl hervorgebracht werden müssen, wenn die erforderliche Anzahl von Nachkommen einer Art gesichert sein soll. Wenn beim natürlichen Tod des Individuums mitunter auch Keimzellen mitsterben müssen, so spielt hier der natürliche Tod des Soma für die Keimzellen die Rolle einer accidentellen Todesursache.

zusammensetzt, noch alle thierischen Funktionen, also auch die der Fortpflanzung von den Monoplastiden her beibehalten hat?

Nach Götte besteht der natürliche Tod dieser von ihm als „Homoplastiden“ passend bezeichneten Wesen in der „Auflösung des Zellverbandes“. Dies wird an Häckel's Magosphæra planula erläutert, jener einschichtigen Kugel von Geisselzellen, die in eine gemeinsame Gallerte eingebettet im Meere umherschwimmt. Diese ist jedoch noch kein „vollkommenes oder eigentliches Polyplastid zu nennen, da ihre zelligen Elemente sich zu einer gewissen Zeit von einander lösen und dann im Zustand monoplastider Urthiere selbständig weiterleben“. Als freie Amöben wachsen sie bedeutend heran und encystiren sich dann, um endlich innerhalb der Cyste eine fortgesetzte Zweitheilung, eine Art von Furchungsprocess durchzumachen, dessen Resultat die flimmernde Zellenkugel ist, von welcher wir ausgingen. In der That ist die Magosphæra kein vollkommenes Polyplastid, sondern eine Zwischenform zwischen Poly- und Monoplastiden, wie denn auch ihr Entdecker der Thiergruppe, welche durch sie repräsentirt wird, die Bezeichnung der „Vermittler“, „Catallacta“ gegeben hat.

Nach Götte's Anschauung liegt nun bei dieser wirklichen Magosphæra der natürliche Tod noch, wie bei den ächten Einzelligen, in dem Verjüngungsprocess der Encystirung; die Auflösung der Flimmerkugel in ihre einzelnen Zellen „kann mit dem natürlichen Tod nicht identisch sein. Beweist doch diese regelmässige Trennung der Magosphæra-Zellen von ein-



**Entwicklung der Magosphaera planula,
frei nach Häckel.**

1. Encystirte Amöbenform. 2. und 3. Theilungsstadien derselben. 4. Ausgeschlüpfte Flimmerkugel, deren Zellen durch Gallertmasse verbunden sind. 5. Eine der durch Zerfall der Flimmerkugel frei gewordenen Flimmerzellen. 6. Deren Umwandlung zur Amöbenform. 7. Dieselbe mehr herangewachsen.

ander, dass ihre Individualität noch nicht völlig auf den ganzen Verband übergegangen, dieser noch nicht völlig individualisirt ist“. (p. 78.)

Dagegen ist Nichts zu sagen, sobald man sich einmal auf den Standpunkt stellt, in der Encystirung der Monoplastiden einen Tod zu sehen. Nun wird man aber, wie Götte richtig bemerkt, die niedersten Formen der wirklichen Polyplastiden sich einfach aus einer Magosphæra-Kugel dadurch ableiten können, dass „der Zusammenhang der Flimmerkugel bis zur Encystirung, d. h. Fortpflanzung der einzelnen Zellen erhalten bleibt“¹⁾. Und dann läge nach Götte der Tod „in der allseitigen Trennung der Zellen von einander“, welche sich „wahrscheinlich alle ziemlich gleichzeitig in Keime verwandelten“. Der logische Fehler liegt auf der Hand. Wenn vorher der Tod in der Encystirung der einzelnen Zellen zu Keimzellen lag, so muss er auch jetzt noch darin liegen, denn es ist Nichts geändert als die Dauer des Zellverbandes; ob sich die Zellen aber etwas früher oder später von einander lösen, kann am Wesen der Encystirung nichts ändern. Wenn also der Tod der Monoplastiden in der Encystirung liegt, dann muss er auch bei den Polyplastiden dort liegen, oder vielmehr in den „Verjüngungsvorgängen“ welche nach Götte das Wesen der Encystirung ausmachen. Nicht in der „Auflösung des Zellverbandes“ müsste Götte den Tod dieser niedersten wie der höchsten Polyplastiden finden, sondern in Verjüngungsvor-

) A. o. O. p. 47.

gängen, die sich innerhalb ihrer Keimzellen abspielen. Wenn es im Wesen der Fortpflanzung begründet ist, dass die zur Fortpflanzung bestimmte Zelle zuerst einen „Verjüngungszustand“ durchmacht, der gleich Tod ist, so muss dies für die Fortpflanzungszellen aller Organismen gelten. Auch hinderte ja Nichts, solche „Verjüngungszustände“ für die Keimzellen der höheren Thiere anzunehmen; Götte nimmt sie auch offenbar an, wie aus den letzten Seiten seiner Schrift hervorgeht, auf welchen der Versuch gemacht wird, die Anschauungen von der Verjüngung und vom Keim-Tode mit den vorher entwickelten Ansichten von der Herleitung des Polyplastiden-Todes durch „Auflösung des Zellverbands“ einigermassen in Harmonie zu setzen. Götte hält noch immer an den Ansichten fest, welche er in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke dargelegt hat, und nach welchen die Eizelle der höheren Metazoën, um zum „Keim“ zu werden, auch eine Verjüngung durchmachen muss, welche mit Tod verbunden ist. Nach seiner Auffassung¹⁾ ist bekanntlich „das befruchtungsfähige Ei des Bombinator igneus weder im Ganzen noch zum Theil, weder nach der Entstehung, noch nach der fertigen Erscheinung eine Zelle, sondern bloß eine wesentlich homogene, in eine äusserlich angebildete Hülle eingeschlossene organische Masse“. Diese Masse ist „unorganisirt und nicht lebend“²⁾ und auch „für die ersten Entwicklungserscheinungen der-

¹⁾ „Entwicklungsgeschichte der Unke“ Leipzig 1875, p. 65.

²⁾ Ebendasselbst. p. 842.

selben müssen Lebensvorgänge ausgeschlossen werden“. Somit wird das Leben zwischen zwei auseinander hervorgehenden Individuen stets wieder unterbrochen, wie denn auch in der jetzt erschienenen Schrift ausdrücklich gesagt wird: „Eine Kontinuität des Lebens der bei der Fortpflanzung aufeinander folgenden Individuen besteht im Verjüngungszustand der Monoplastiden so wenig, als in dem daraus hervorgehenden Keimzustande der Polyplastiden“¹⁾.

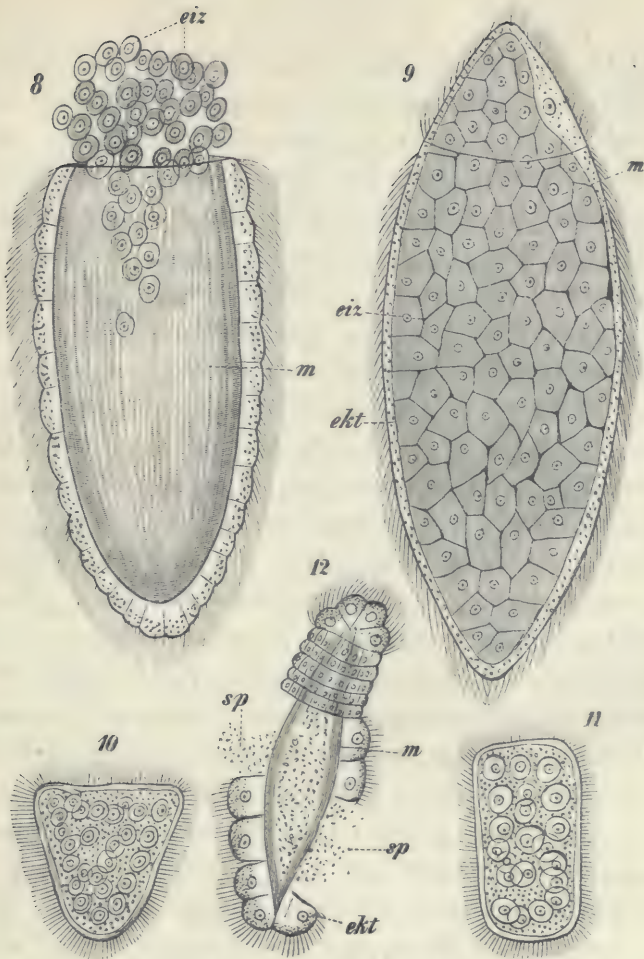
Das ist wenigstens consequent gedacht, wenn auch meiner Ansicht nach nicht nur unerwiesen, sondern auch irrig. Unconsequent und logisch verfehlt aber ist es, wann nun trotzdem Götte den Tod der Metazoën auf ganz andere Weise herleitet, nämlich von der Auflösung ihres Zellverbandes. Es lag freilich allzusehr auf der Hand, dass der Tod der Metazoën nicht die Keimzellen, sondern das Individuum betrifft, welches sie hervorbringt, er musste also auf einen andern Ursprung des Todes Bedacht nehmen, der denselben dem Körper (Soma) zuschiebt. Wenn es noch irgendwie zweifelhaft sein könnte, dass die Encystirung der Monoplastiden nicht einem Tode entspricht, so würde hierin der Beweis gelegen sein!

In dieser Herleitung des Polyplastiden-Todes liegt aber noch eine weitere verhängnisvolle Begriffs-Verwechselung. Bei den niedersten Polyplastiden, bei welchen die Zellen noch gleichartig sind, bei welchen also auch jede Zelle noch Fortpflanzungszelle ist, soll

¹⁾ „Ursprung des Todes“ p. 79.

die Auflösung des Zellverbandes Tod sein, indem dadurch „die Integrität des Mutterindividuums unbedingt aufgehoben wird“ (p. 78). Die Aufhebung eines Begriffes, hier also des Begriffes der Zellencolonie als einer höheren Individualitätsstufe, ist aber doch höchstens in tropischem Sinne ein Tod zu nennen und hat mit dem realen Tod, dem wirklichen Absterben eines Individuums, Nichts zu thun. Oder sollte man eine solche Magosphæra nicht etwa durch Kochen, oder sonstwie künstlich tödten können, und wäre der Zustand, der dann einträte, etwa kein Tod? Selbst wenn man den Tod bloß als „Stillstand des Lebens“ definiren will, ist die Auflösung einer Magosphæra-Kugel in viele einzelne, weiterlebende Zellen kein Tod, denn das Leben der organischen Substanz, welches die Kugel bildet, hört dabei nicht auf, sondern äussert sich nur in andern Formen. Es ist ein Sophismus, zu sagen: das Leben hört auf, weil diese Form des Zusammenlebens der Zellen aufhört; in Wahrheit steht das Leben keinen Augenblick still, bei der Auflösung der Magosphæra stirbt nichts Reales, kein Zellkomplex, sondern nur ein Begriff! Homoplastiden, d. h. Zellkolonien, die aus völlig gleichartigen Zellen zusammengesetzt sind, haben überhaupt noch keinen natürlichen Tod, weil eben jede ihrer Zellen noch zugleich Fortpflanzungs- und Körperzelle ist und nicht dem natürlichen Tod verfallen sein kann, soll nicht die Art untergehen.

Richtiger ist es, wenn Götte an jenen merkwürdigen Schmarozern, den *Orthonectiden*, eine Erscheinungsweise des Todes zu illustriren sucht, insofern



Orthonectiden, freie Copien nach Julin.

8. Erste Weibchenform; der kappenförmige Vordertheil hat sich losgelöst und die Eizellen treten frei aus. 9. Zweite Weibchenform, *eiz* Eizellen, darüber die Muskellage *m* und das Ektoderm. 10. u. 11. Zwei Bruchstücke eines solchen, durch spontane Theilung zerstückelten Weibchens; die Eizellen sind in körnige Masse eingebettet und machen in ihr die Embryonalentwicklung später durch, das ganze Stück ist von Wimperzellen umschlossen. 12. Männchen im Moment der Samenentleerung durch Zerfall des Ektoderms (*ekt*); *sp* Spermatozoën durch die Lücken des Ektoderms austretend, *m* Muskeln.

es sich bei diesen um einen wirklichen Tod handelt. Hier haben wir es zwar auch noch mit einem sehr niederen Organismus zu thun, aber doch mit einem, der weit über jener hypothetisch zur ächten Homoplastide vervollkommneten *Magosphæra* steht, denn hier sind die Zellen nicht mehr alle gleich, welche den Körper zusammensetzen, sondern sie sind verschieden, ja sogar schon zu den primitiven Keimblättern gesondert und zu einer Thierform gestaltet, welche man mit Recht der *Gastrula*-Form gleichsetzen kann. Ganz so einfach, wie sie Götte abbildet (a. a. O. p. 42) sind sie allerdings nicht, sie bestehen nicht blos aus Ektoderm und Fortpflanzungszellen, sondern das Entoderm setzt sich nach *Julin*¹⁾ aus zwei Schichten zusammen, den Keimzellen und einer während der Entwicklung mächtigen Schichte von Muskelzellen, und bei der zweiten Weibchenform sind die Eizellen noch von einer ziemlich mächtigen körnigen Gewebslage umgeben. Doch ist es richtig, dass, besonders im geschlechtsreifen Weibchen der ersten Form die Hauptmasse nicht nur des Entoderms, sondern auch des gesammten Körpers aus Eizellen besteht, so dass dasselbe einem dünnwandigen, mit Eizellen gefüllten Schlauche gleicht. Die Entleerung der Keimzellen erfolgt durch Bersten des dünnen Ektodermschlauchs und wenn sie alle entleert sind, so ist die dünne zerrissene Hülle von Wimperzellen nicht mehr im Stande weiter zu leben, sie stirbt

¹⁾ „Contributions à l'histoire des Mésozoaires. Recherches, sur l'organisation et le développement embryonnaire des *Orthonectides*“. Arch. de Biologie, Vol. III. 1882.

ab. So wird es wenigstens von Götte angenommen und wahrscheinlich mit Recht. Das wäre also der wirkliche Tod dieser Orthonectiden, und wenn wir einmal dieselben als ursprüngliche niedrigere Formen (Mesozöen) gelten lassen wollen, so hätten wir also hier, von unten aufsteigend, zum ersten Mal den natürlichen Tod. Schwerlich liegen indessen seine Ursachen so klar vor, als Götte zu glauben scheint, wenn er ihn als eine „nicht nur erfahrungsmässig notwendige, sondern eine schlechterdings unvermeidliche Wirkung“ der Fortpflanzung bezeichnet. Dies wird dahin erläutert, dass hier das Entoderm lediglich aus Keimzellen bestehe, dass aber das Leben auf dem „physiologischen Zusammenwirken“ von Entoderm und Ektoderm beruhe, folglich aufhören müsse, wenn das gesammte Entoderm bei der Fortpflanzung ausgestossen werde. Ich will davon absehen, dass bei dieser Beweisführung die Anwesenheit eines Mesoderms ganz übergangen wird, mir scheint es aber keineswegs so selbstverständlich vom rein physiologischen Standpunkt aus, dass der Ektodermschlauch mit der Muskelschicht absterben muss, nachdem die Keimzellen ausgetreten sind. Bei denjenigen Weibchen, auf welche Götte hier allein sich bezieht, bleibt dieser Schlauch bis auf eine Kappe am Vorderende, die zum Austritt der Eizellen abgesprengt wird, zunächst ganz unversehrt, und da er nach wie vor in nahrungsreicher Flüssigkeit schwimmt, so wäre doch der Beweis erst zu führen, dass er sich ohne seine Keimzellen nicht ebensogut sollte ernähren können, als vorher mit ihnen.

Warum stirbt er nun dennoch? Meine Antwort darauf lautet einfach: weil seine Zeit um ist, weil seine Lebensdauer auf eine bestimmte Zeit normirt ist, und zwar auf die Zeit bis zur vollendeten Fortpflanzung, weil die physische Constitution dieses Soma so eingerichtet ist, dass es nur bis zur Ausstossung der Keimzellen lebensfähig bleibt und dann abstirbt, mögen auch die äussern Umstände für seine weitere Ernährung noch so günstig sein.

Dass dies die richtige Auffassung ist, wird zweifellos, sobald man auch die Männchen und die zweite Weibchenform ins Auge fasst, denn bei diesen beiden zerfällt der Körper nicht in Folge der Fortpflanzung, sondern als Vorbereitung zu derselben!

Götte nimmt auf die zweite Weibchenform nur in einer Anmerkung Bezug, in welcher er sagt: es scheint „bei einer zweiten weiblichen Form dieser Thiere der ganze Körper erst in mehrere Stücke zu zerfallen, deren Oberhaut allmählig ganz atrophirt und so noch vor der Entleerung der Eier abstirbt.“ Nach der Darstellung Julin's¹⁾, auf welcher auch Götte fusst, verhält sich aber die Sache nicht unwesentlich anders. Die Eier werden nämlich überhaupt nicht entleert, sondern sie machen ihre volle Embryonalentwicklung im Körper der Mutter durch, der sich vorher spontan in mehrere Stücke theilt. Die Eier bilden aber hier auch nicht, wie bei der andern Weibchenform, den

¹⁾ A. a. O. p. 37.

einigen Bestandtheil des Entoderms, sondern sie sind, wie bereits gesagt wurde, eingebettet in eine ziemlich voluminöse feinkörnige Masse, auf deren Kosten, oder doch unter deren Vermittlung sie sich ernähren und während ihrer Entwicklung bedeutend heranwachsen. Aber nicht nur diese körnige Masse, sondern alle Schichten des Mutterkörpers, auch das Ektoderm bleiben während der Embryonalentwicklung der Jungen erhalten, ja das Ektoderm muss sogar bei der Theilung des Mutterthiers ein Wachsthum eingehen, denn es überzieht die Theilstücke allseitig und vermittelt so durch seine Wimpern das Umherschwimmen in der Leibesflüssigkeit des Wirthes. Später verlieren sich die Wimpern, und das Theilstück des Mutterthiers hängt sich irgendwo in der Leibeshöhle fest; die Jungen machen sich frei, und das Stück vom Soma des Mutterthiers — geht wohl zu Grunde durch Zerfall und Resorption¹⁾. Dasselbe scheint also hier von den Embryonen gewissermassen aufgezehrt zu werden, wie das ja auch sonst wohl vorkommt, wenn freilich auch nur selten. Man wird es schwerlich als eine ursprüngliche Einrichtung betrachten und darauf den Beweis gründen wollen, dass „die Fortpflanzung“ nothwendig von lethaler Wirkung für den Polyplastiden-Organismus sein muss.

¹⁾ Anmerkung. Julin spricht sich über diesen Punkt nicht näher aus, auch der Zeitpunkt in welchem die Ektodermzellen atrophiren, ist nicht ganz klar, was übrigens irrelevant ist für die Ursache des Todes, da die körnige Masse um die Eizellen herum jedenfalls doch auch zum „Soma“ der Mutter gehört.

Was nun vollends die Männchen betrifft, so schwellt bei ihnen die Samenmasse den Körper durchaus nicht so auf, dass sie seine Wand sprengen und so sich den Austritt erzwingen könnte. Allein die grossen Zellen des Ektoderms atrophiren freiwillig um die Zeit der Geschlechtsreife, sie fallen hier und da ganz ab und der Samen hat freien Austritt. Auch hier ist also der Zerfall des Körpers nicht Folge der Fortpflanzung, sondern die Fortpflanzung kann nur stattfinden, wenn der Zerfall des Körpers ihr vorausgeht!

Man wird in dieser merkwürdigen Einrichtung kaum etwas Anderes sehen können, als eine Anpassung der Dauer der Körperzellen an die Fortpflanzung; und diese Anpassung war möglich, weil der Körper nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte keinen Werth mehr für die Erhaltung der Art hatte.

Nehmen wir aber selbst an, der Tod der Orthonectiden sei im Götte'schen Sinne eine Folge „der Fortpflanzung“, insofern der einen, wie der andern Weibchenform, ja auch den Männchen durch den Austritt der in Menge entwickelten Keimzellen oder Embryonen die physiologische Möglichkeit des Weiterlebens entzogen würde, wie ist es möglich, daraus die Nothwendigkeit des Todes, als einer Folge der Fortpflanzung für sämmtliche Polyplastiden ableiten zu wollen? Muss denn der Körper, das Soma, bei allen Metazoën so dürftig entwickelt sein gegenüber der Keimzellenmasse, dass die Ausstossung derselben seinen Tod zur Folge hat? Verhält es sich nicht meistens gerade umgekehrt, so zwar dass die Masse der Körperzellen die

der Keimzellen um das Hundert- und Tausendfache übertrifft? und besitzt nicht der Körper eine so völlige Unabhängigkeit von den Keimzellen in Bezug auf seine Ernährung, dass er durch die Ausstossung derselben nach dieser Richtung hin nicht im allergeringsten nachtheilig afficirt zu werden braucht? Und wenn nun orthonectidenartige Vorfahrén ihre geringfügige somatische Hälfte dem Untergange preisgeben mussten nach Ausstossung der Keimzellen, weil dieselbe allein nicht mehr im Stande war, sich zu ernähren, folgt daraus, dass den somatischen Zellen nun die Fähigkeit weiterzuleben auf immer entzogen war, auch wenn sie in den phyletischen Nachkommen wieder unter günstigere Bedingungen gelangten? mussten sie nun für alle Zeiten „die Todesnothwendigkeit erben“? woher auf einmal diese principielle Aenderung ihrer Natur, da sie doch vorher — d. h. vor der Differenzirung der Homoplastiden zu Heteroplastiden — die Unsterblichkeit der einzelligen Wesen besaßen?

Und dabei ist noch gar nicht in Rechnung gezogen, dass es doch nur eine Annahme ist, wenn die Orthonectiden als Paradigma der niedersten Metazoén (Heteroplastiden) aufgestellt werden. Ich will mich auch nicht damit aufhalten, diesen Punkt besonders zu betonen, aber dass diese parasitischen Wesen, wie fast alle Entoparasiten in stärkerem Grade rückgebildet sind, geht schon aus der Art ihrer Gastrula-Bildung (durch Embolie) hervor, aus dem Mangel eines Mundes und dem eines Magens. Denn dass die Gastrula, wenn sie als selbständige Thierform bestanden hat, ursprünglich

Beides besass, kann doch wohl keinem Zweifel unterliegen, und die Masse von Eizellen, welche das Innere der weiblichen Orthonectiden füllt, ist eine Anpassung an die parasitische Lebensweise, welche einerseits einen Magenraum überflüssig machte, andererseits die Hervorbringung einer grossen Zahl von Keimzellen erheischte¹⁾. Dass die Orthonectiden so wie sie heute sind, nicht frei gelebt haben können, ist sicher, und ebenso, dass ihre Anpassung an den Parasitismus nicht in die ersten Anfänge der phyletischen Metazoën-Entwicklung fallen konnte, denn sie schmarotzen in Seesternen und Nemeritinen, d. h. in relativ hoch entwickelten Metazoën. Somit ist es durchaus zweifelhaft, ob die Orthonectiden wirklich Anspruch haben, als typische Formen niederster Heteroplastiden zu gelten und ihre Fortpflanzung

¹⁾ Anmerkung. Leuckart findet eine so grosse Aehnlichkeit zwischen den eben ausschlüpfenden Jungen von *Distoma* und den Orthonectiden, dass er geneigt ist, diese Letzteren für Trematoden zu halten, „die sich trotz ihrer Geschlechtsreife nicht über den Embryonalzustand der Distomeen hinaus entwickelt“ haben („Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels“, Zool. Anzeiger 1881, No. 99). In Bezug auf die den Orthonectiden in Lebensweise und Bau ähnlichen Dicyemiden hat schon Gegenbaur („Grundriss d. vergleich. Anatomie“) die Ansicht ausgesprochen, sie gehörten zum „Entwicklungskreise von Plattwürmern“, Giard rechnet beide zum „Phylum der Würmer“, indem er sie als stark rückgebildet durch Parasitismus ansieht, und Whitman, der neueste Untersucher der Dicyemiden, spricht sich in seinen vortrefflichen „Contributions to the Life-History and Classification of the Dicyemids“ (Leipzig 1882) in demselben Sinne aus.

als „typisch für die uns unbekanntenen Stammformen aller Polyplastiden“ (p. 45). Nehmen wir aber selbst ihnen ähnliche Wesen als die ältesten Heteroplastiden an, so müssen diese als frei lebende Thiere einen Magenraum besessen haben und die Zellen, welche denselben begrenzten, müssen alle oder zum grossen Theil Verdauungszellen, jedenfalls können sie nicht alle Keimzellen gewesen sein, und es ist desshalb die Möglichkeit noch weniger zurückzuweisen, dass aus der blossen Ausstossung der Keimzellen eine Nothwendigkeit des Todes direct für sie nicht resultirte.

Sehen wir nun zu, in welcher Weise Götte es zu motiviren sucht, dass die bei den Orthonectiden zuerst erkennbare Ursache des Metazoën-Todes sich von da auf alle folgenden Metazoën, bis auf die höchsten Formen hinauf fortgeerbt habe. Leider vermisst man eine eigentliche Begründung dieser Annahme, und der Beweis beschränkt sich auf die Zusammenstellung einer Anzahl von Fällen, in welchen Tod und Fortpflanzung ganz oder nahezu der Zeit nach zusammenfallen. Dies würde nun auch dann Nichts beweisen, wenn *post hoc* immer auch *propter hoc* wäre, denn dem stehen eine Menge von Fällen entgegen, in welchen die beiden Momente nicht zusammenfallen. Aber wie ist es überhaupt statthaft, jene Fälle plötzlichen Todes nach der Eiablage oder Begattung, wie sie bei vielen höheren Thieren, besonders bei Insekten vorkommen und von mir früher zusammengestellt worden sind¹⁾, als Beweise

¹⁾ „Dauer des Lebens“ p. 28, 56 u. f., 90.

für die „lethale Wirkung der Fortpflanzung“ anzuführen, die doch offenbar Ausnahmen sind? In gewissem Sinn, nämlich in Bezug auf den einzelnen Fall ist es ja ganz richtig, dass der Tod in Folge der Fortpflanzung eintritt; das Bienenmännchen, welches regelmässig während der Begattung stirbt, erleidet unzweifelhaft den Tod in Folge des übermächtigen Nervenchoques; das Psychiden-Weibchen, welches alle seine Eier mit einem Male abgelegt hat, stirbt an „Erschöpfung“, mögen wir diese nun physiologisch definiren wie wir wollen und können.

Aber lässt sich nun daraus eine allgemeine lethale Wirkung der Fortpflanzung ableiten, in dem Sinne, den Götte damit verbindet, der die Fortpflanzung ausdrücklich und ganz allgemein „für den ausschliesslichen Grund des natürlichen Todes“ erklärt (p. 32)? Ich brauche mich nicht weiter bei den einzelnen Fällen aufzuhalten, sondern wende mich lieber gleich zum Fundament der ganzen Deduktion, denn es lässt sich leicht zeigen, dass dieses ausser Stand ist, den darauf errichteten Bau zu tragen. Die Vorstellung, dass die Fortpflanzung den Tod bedinge, ist nämlich aus ganz heterogenen Thatsachen rein formal zusammengesetzt. Weder das, was unter Tod verstanden wird, bleibt dabei dasselbe, noch die diesen Tod bedingende Wirkungsweise der Fortpflanzung. Die ganze Anschauung geht aus vom Encystirungsprocess; dieser wird als Keimbildung als die „eigentliche“ Fortpflanzung aufgefasst, und da nach Götte's Meinung alle Keimbildung mit einem Stillstand des Lebens verbunden ist, Stillstand des Lebens aber nach seiner Definition

gleichbedeutend ist mit Tod, so ist also die Fortpflanzung ihrem ureigensten Wesen nach mit Tod unzertrennlich verbunden. Es ist nothwendig, sich gegenwärtig zu halten, was Götte sich bei diesem Verjüngungsprocess denkt, um zu erkennen, dass es sich hier um etwas gänzlich Anderes handelt, als bei der „lethalen Wirkung der Fortpflanzung“, wie sie eben von Insekten erwähnt wurde. Jene mit der Encystirung und Keimbildung verbundene „Verjüngung“ ist ihm „eine Umprägung des specifischen Protoplasma's, wobei die Identität der Substanz die Vererbung sichert“, ein „wunderbarer Vorgang“, in welchem „die wichtigsten Erscheinungen im ganzen Leben der Thiere und wohl überhaupt aller Organismen, die Fortpflanzung und der Tod, wurzeln“ (p. 81). Mag nun jene „Umprägung“ wirklich existiren, oder nicht, jedenfalls glaube ich oben gezeigt zu haben, dass dieselbe nicht dem Tod der Metazoön entspricht, sondern dass sie — falls sie überhaupt bei den Metazoön vorkäme, in den Keimzellen selbst gelegen sein müsste, ja dass sie Götte selbst auch an andrer Stelle in diese hinein verlegt hat.

Während nun bei den Monoplastiden die Todesursache in dieser geheimnissvollen Umwandlung des Organismus zum Keim liegt, soll sie bei den Polyplastiden zunächst (bei der hypothetisch zu einem ächten Polyplastiden vervollkommneten Magosphæra) darin enthalten sein, dass der Organismus sich in die ihn zusammensetzenden Zellen, welche ja alle noch zugleich Keimzellen sind, auflöst, ein Vorgang, der offenbar gar Nichts von dem mystischen Dunkel enthält, welches

dem „Verjüngungsprocess“ anhängt, freilich aber auch kein realer Tod ist. Bei der Orthonectiden-Stufe erfolgt dann der Tod nicht dadurch, dass bei der Zerstreuung der Keimzellen gar nichts mehr übrig bliebe, sondern dadurch, dass nur ein so kleiner, lebensunfähiger Rest des Thieres übrig bleibt, dass er, unfähig sich selbst zu ernähren, nothwendig absterben muss. Von nun an bleibt wenigstens das Objekt des Todes und der Begriff des Todes der gleiche, allein nun wechselt der Begriff der „Fortpflanzung“. Was hat es mit der „Verjüngung des Protoplasmas“ zu thun, wenn die Rhabditiden-Weibchen von *Ascaris* ihren Tod dadurch finden, dass ihre eigene Brut sie auffrisst? (p. 34) liegt da irgend ein tieferer, im Wesen der Fortpflanzung begründeter Zusammenhang zu Grunde? oder wenn die „Redien und Sporocysten der Saugwürmer durch ihre Cercarien-Brut in langsam absterbende Schläuche verwandelt werden“? oder wie kann man überhaupt von einem „tödlichen Einfluss der Fortpflanzung“ bei den Bandwürmern reden, weil „in den reifenden Gliedern derselben in ähnlicher Weise die gesammte Organisation unter dem Einfluss des sich anfüllenden und übermässig wachsenden Fruchthälters sich zurückbildet“. Sie bildet sich zurück in der That, aber gerade nur so weit, als es die Masse der sich entwickelnden Eier verlangt, der Tod tritt aber keineswegs ein, vielmehr kriechen solche reife Bandwurmglieder, wenn sie die nöthige Temperatur haben, noch selbständig umher. Wie kann man aber verkennen, dass es sich in diesem und den vorher erwähnten Fällen um Anpassungen an ganz specielle

Existenzbedingungen handelt, um Anpassung an die Massenentwicklung von Keimen in einem Mutterorganismus, der selbst keine neue Nahrung mehr zu sich nehmen kann, oder der überhaupt überflüssig geworden ist, weil er seine Pflicht der Art gegenüber erfüllt hat? Wenn das ein im Wesen der Fortpflanzung begründeter Tod sein soll, dann kann man auch den Tod des reifen Bandwurmglieds im Magensaft des Schweins, welches ihn frass, als Beweis dafür vorbringen.

Für Götte ist aber der Begriff Fortpflanzung ein Proteus, ganz wie der Begriff des Todes, er ist ihm in jeder Gestalt willkommen, wenn er nur dem Beweis zu dienen scheint. Wenn es wirklich im Wesen der Fortpflanzung läge, den Tod zu bedingen, so müsste dies in einem bestimmten und stets demselben Momente derselben gelegen sein, also etwa in der Nothwendigkeit einer „Umprägung“ des Protoplasmas der Keimzelle, wo dann freilich aber der „Tod“ auch nur in dieser Keimzelle selbst eintreten könnte, oder aber etwa in der Entziehung der Nahrung durch die Masse der wachsenden Keime — also etwa wie der Tod beim Menschen durch übermächtig wuchernde krankhafte Geschwülste erfolgen kann — oder aber in Folge der Entwicklung der Brut im Mutterleib, die sich übrigens doch nur auf weibliche Thiere beziehen, und schon desshalb keine tiefere und allgemeinere Bedeutung haben kann, oder ferner durch die Ablage selbst der Geschlechtsproducte, seien es Eier oder Samen, und durch die in Folge davon eintretende Unmöglichkeit weiterer Ernährung (Orthonectiden?),

oder schliesslich in dem übermässigen Nervenchoque, den die Ablage der Geschlechtsprodukte veranlasst —. Aber dass nun keines von allen diesen Momenten durchgeht und den Tod überall hervorruft, das beweist doch wohl unwiderleglich, dass der Tod als eine innere Nothwendigkeit nicht aus der Fortpflanzung hervorgeht, sondern dass er nur bald aus diesem, bald aus jenem Motiv mit ihr verknüpft sein kann. Es darf doch auch nicht übersehen werden, dass er in vielen Fällen überhaupt nicht mit ihr verbunden ist, da zahlreiche Metazoën ihre Fortpflanzung mehr oder weniger lang überleben.

Dass in der That ein dem natürlichen Tod der höheren Thiere entsprechender Vorgang bei den einzelligen fehlt, glaube ich jetzt sicher gestellt zu haben; der natürliche Tod beginnt also erst mit den vielzelligen Wesen, und auch unter diesen erst bei den Heteroplastiden. Er muss auch nicht aus einer absoluten inneren Nothwendigkeit, die im Wesen der lebenden Materie begründet ist, eingeführt worden sein, sondern aus Zweckmässigkeitsgründen, d. h. aus Nothwendigkeiten, die nicht schon aus den allgemeinsten Bedingungen des Lebens, sondern aus den speciellen Bedingungen entspringen, unter welchen gerade die vielzelligen Organismen stehen. Wäre es nicht so, so müssten auch schon die einzelligen Wesen einen natürlichen Tod besitzen. Ich habe früher¹⁾ diese Idee schon ausgesprochen und auch

1) „Dauer des Lebens“ p. 30 u. f.

bereits kurz angedeutet, in wiefern mir die Einrichtung des natürlichen Todes für die vielzelligen Wesen zweckmässig zu sein schien. Ich fand den letzten Grund der Normirung der Metazoën auf eine begrenzte und bestimmte Lebensdauer in der Abnutzung, welchen die Individuen im Laufe ihres Lebens unterworfen sind, in Folge derer dieselben unausbleiblich „um so unvollkommener, krüppelhafter werden und um so weniger die Zwecke der Art erfüllen können, je länger sie leben.“ Der Tod erschien mir so zweckmässig, „denn abgenutzte Individuen sind werthlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie Besseren den Platz wegnehmen“.

Ich halte auch jetzt noch durchaus an dieser Auffassung fest, freilich aber nicht in dem Sinn, als hätte hier ein Kampf zwischen unsterblichen und sterblichen Variationen einer Art stattgefunden. Wenn mich Götte in diesem Sinn verstanden hat, so mag sich dies aus der in jener Rede gewählten kurzen Ausdrucksweise erklären, wenn er mir aber zugleich die Meinung beilegt, solchen hypothetischen, unsterblichen Metazoën eine beschränkte Fortpflanzungszeit zuerkennen zu haben, so wüsste ich nicht, aus welcher Stelle meiner Rede dafür ein Beleg beigebracht werden könnte. Nur unter dieser Voraussetzung aber passt der gegen mich gerichtete Vorwurf, einen Selectionsprocess angenommen zu haben, der gar nicht wirksam sein kann, weil der Vortheil, welcher der Art allerdings aus einer Abkürzung der Lebensdauer erwachsen würde, sich nicht in reichlicherer Fortpflanzung der kurzlebigen Individuen geltend machen könne. Gewiss wäre es irrig zu meinen,

„dass es in diesem, sowie in einem jeden ähnlichen Fall zur Erklärung eines Selectionsvorganges genüge, irgend einen Vortheil überhaupt zu construiren“. ¹⁾ Derselbe muss vielmehr „immer darauf hinauslaufen, dass die betreffenden Formen dauernd auf eine grössere Zahl von Nachkommen vererbt werden, als die andern Formen“. Ich habe indessen überhaupt bisher noch nicht versucht, den Selectionsprocess im Einzelnen ausdenken, durch welchen die somatische Hälfte des Metazoön-Körpers auf eine beschränkte Dauer der Existenz normirt wurde, nur das der ganzen Einrichtung zu Grunde liegende allgemeine Princip wollte ich namhaft machen, ohne anzugeben, in welcher Weise dasselbe zur Anwendung gelangte.

Wenn ich jetzt versuche, dies zu thun und die allmähliche Entstehung des natürlichen Todes der Metazoön theoretisch zu construiren, so muss ich wiederum mit einem Einwurf beginnen, den mir Götte macht und der sich wiederum auf das Wesen des Selectionsprocesses bezieht.

Da ich den Tod als eine Anpassungserscheinung betrachte, denselben also aus dem Selectionsprincip ableite, so findet Götte ²⁾, dass dadurch „die erste Entstehung des erblichen und daher in der betreffenden Organisation nothwendig gewordenen Todes nicht etwa erklärt, sondern bereits vorausgesetzt werde“. „Die Wirkung und Bedeutung des Nützlichkeitsprincips

1) „Ursprung des Todes“ p. 29.

2) A. a. O. p. 5.

besteht bekanntlich darin, unter den jeweilig vorhandenen Bildungen und Einrichtungen das Passendste auszulesen, nicht direkt Neues zu schaffen. Jede Neubildung entsteht zuerst ganz unabhängig von einem etwaigen Nutzen, aus gewissen materiellen Ursachen in einer Anzahl von Individuen, um, falls sie sich nützlich erweist und erblich ist, nach den Gesetzen der natürlichen Auslese in der betreffenden Thiergruppe sich auszubreiten. Bei jeder Steigerung ihrer Nützlichkeit infolge neuer Abänderungen wird diese Ausbreitung zunehmen, endlich sich auf die ganze Gruppe erstrecken. So bewirkt also der Nutzen die Erhaltung und Ausbreitung der Bildung, hat aber mit den Ursachen ihrer Entstehung in den ersten und infolge der Vererbung in allen übrigen Individuen nicht das mindeste zu thun. In diesen erblichen Ursachen beruht aber gerade die Nothwendigkeit der beregten Bildung, deren Nutzen folglich ihre Nothwendigkeit in keiner Weise erklärt.“

„Dies auf die Entstehung des natürlichen, durch innere Ursachen hervorgerufenen Todes angewandt, würde ergeben, dass derselbe zuerst in einer Anzahl von den ursprünglich unsterblichen Metazoën nothwendig und erblich wurde, ehe von einer Wirkung seiner Zweckmässigkeit die Rede sein konnte; diese Wirkung konnte aber in nichts Anderem bestehen, als dass von den Individuen, welche jene einmal entstandenen Todesursachen erbten, im Kampf ums Dasein immer mehr am Leben blieben und sich fortpflanzten, als von den andern, welche freilich potentia unsterblich, aber in

jenem Kampfe benachtheiligt und daher den zerstörenden Zufällen mehr ausgesetzt waren. Die gegenwärtige Nothwendigkeit des natürlichen Todes aller Metazoön wäre also — „durch ununterbrochene Erbschaft“ von jenen ersten sterblichen Metazoön abzuleiten, deren Tod aus inneren Ursachen nothwendig wurde, bevor das Nützlichkeitsprincip zu Gunsten seiner Ausbreitung in Thätigkeit treten konnte.“

Ich habe darauf Folgendes zu erinnern. Es ist schon oft gesagt worden, Selection könne nichts Neues schaffen, sondern nur das zur Herrschaft bringen, was ihr zur Wahl geboten werde, das ist aber nur in einem sehr beschränkten Sinne wahr. Enthält doch die bunte Welt der Thiere und Pflanzen, welche wir um uns sehn, erecht Vieles, was man neu nennen dürfte im Vergleich zu den ersten Urwesen, aus denen doch alles folgende unserer Anschauung nach durch Selectionsvorgänge sich entwickelt hat. Von Blättern und Blüthen, von Verdauungsorganen, Kiemen, Lungen, Beinen und Flügeln, von Knochen und Muskeln war zur Zeit der alleinigen Existenz der Urthiere noch Nichts vorhanden, und doch muss alles Dieses nach dem Selectionsprincip aus ihnen entstanden sein. In gewissem Sinn lag es freilich von vornherein schon in ihnen, nämlich als Möglichkeit, es aus ihnen zu entwickeln, gewiss aber weder vorgebildet noch als Nothwendigkeit. Zur Nothwendigkeit ist vielmehr gerade dieser thatsächlich eingehaltene Entwicklungsgang eben erst durch die Thätigkeit der Selection geworden, d. h. durch die Auswahl der verschiedenen Möglichkeiten nach ihrer

Nützlichkeit, durch die Anpassung der Organismen an die äusseren Lebensbedingungen. Wenn wir also überhaupt einmal das Selectionsprincip annehmen, dann müssen wir auch zugestehen, dass es in der That Neues schaffen kann, wenn auch nicht plötzlich und unvermittelt, sondern immer nur in kleinsten Stufen und auf Grundlage der gegebenen Abänderungen. Diese können nur als kleinste und wie ich kürzlich zu zeigen versuchte,¹⁾ nur als quantitative gedacht werden, und erst durch ihre Häufung kommen grosse Abänderungen zu Stande, d. h. solche, welche auch uns auffällig werden, und die wir als etwas „Neues“ bezeichnen.

Der Vorgang lässt sich etwa den Wanderungen eines Mannes vergleichen, der zu Fuss, also in kleinen Etappen, ausgeht von einem bestimmten Punkt auf beliebige Zeit und in beliebiger Richtung. Er hat die Möglichkeit eine unendliche Menge von Reiserouten zu machen über die ganze Erde hin. Wenn er nun ganz nach seiner Willkür, d. h. nach seinem Nutzen, Gefallen und Interesse gehen kann, vorwärts, nach rechts und links, auch nach rückwärts, mit grossen und kleinen Ruhepausen, und er dann in einem gegebenen Moment die Wanderung beginnt, so liegt die bestimmte Reiseroute, welche er thatsächlich einhalten wird, schon in ihm, denn bei seinem bestimmten Temperament, Verstand, Erfahrung, Geschmack u. s. w. wird sein Weg in jedem Moment der Wanderung bestimmt sein durch die

¹⁾ „Ueber Vererbung“ p. 53.

Umstände, die er dort vorfindet, er wird zurückweichen, wenn er an ein Gebirge kommt, das ihm zu hoch zum Uebersteigen dünkt, er wird nach rechts ausbiegen, wenn ihm der reissende Strom besser nach dieser Seite umgehbar erscheint, er wird rasten, wenn er sich irgendwo behaglich fühlt, dagegen weiter eilen, wenn er sich von Feinden verfolgt weiss, und seine ganze thatsächlich eingeschlagene Route wird somit trotz seiner vollkommen freien Wahl doch eine von vornherein durch den Punkt und den Moment des Ausgangs und die Verhältnisse, welche zu jeder gegebenen Zeit an jedem von ihm berührten Ort herrschen, bestimmte sein; man würde sie voraussagen können, wenn man diese Momente bis in's Einzelste hinein übersähe.

Der Wanderer ist die einzelne Art, die Marschroute entspricht den Veränderungen, welche sie durch Selection erleidet, und diese wird bestimmt durch ihre physische Natur und durch die Lebensbedingungen, in welchen sie sich jeweils befindet, sie kann von jedem Punkt aus, an den sie gelangt, eine Menge verschiedener Abänderungen eingehen, aber in Wirklichkeit wird sie immer nur die eine thatsächlich eingehen, welche den herrschenden äusseren Umständen nach die für sie nützlichste ist. Sie wird unverändert bleiben, sobald und solange sie mit ihrer augenblicklichen Umgebung in vollkommenem Gleichgewicht steht, und sie wird beginnen wieder abzuändern, sobald dieses Gleichgewicht gestört wird. Es kann schliesslich auch vorkommen, dass trotz aller Bedrängniss durch concurrirende Arten doch keine Umgestaltung mehr eintritt, weil keine der

unzähligen kleinsten Abänderungen, die allein nur möglich sind, zum Sieg verhelfen kann, so etwa wie jener nur auf seine Füße angewiesene Wanderer, wenn er von übermächtigen Feinden verfolgt* ans Meer gelangt, nothwendig erliegen muss. Ihm könnte nur ein Schiff Hülfe bringen, wie der dem Untergang preisgegebenen Art nur Abänderungen von bedeutendem Belang, die sie eben plötzlich hervorzubringen nicht im Stande ist.

Wie aber der Wanderer sich im Laufe seines Lebens unbegrenzt weit und in den complicirtesten Zickzacklinien von seinem Ausgangspunkt entfernen kann, so auch der Bau einer Urthier-Form im Verlaufe des irdischen Lebens; wie jener im Beginn seiner langsamen Wanderung aus dem Weichbild seines Ausgangspunktes nicht herauskommen zu können schien, und sich dann doch nach Jahren an weit entfernten Punkten findet, so leiten auch die unscheinbaren Veränderungen, welche die ersten Myriaden von Generationen einer Thierform bezeichnen, in zahllosen weiter noch folgenden Myriaden zu Formen hin, die total verschieden von jenen ersten scheinen und doch ganz allmählig aus ihnen hervorgegangen sind. Das ist eigentlich selbstverständlich und bedarf keines Gleichnisses, trotzdem aber wird es nicht selten ausser Acht gelassen, so gerade in der Behauptung, dass Selection nichts Neues schaffen könne, während sie doch in der That es ist, welche die vielen verschwindend kleinen Schritte der natürlichen Variationen so summirt und combinirt, dass immer wieder Neues daraus hervorgeht.

Wenn man dies auf die Einführung des natürlichen Todes anwendet, so wird man sich den Vorgang vielleicht so vorstellen dürfen, dass schon mit der Differenzirung der Homoplastiden zu Heteroplastiden, also mit Eintreten der Arbeitstheilung bei einer gleichartigen Zellenkolonie, der Selectionsprocess sich nicht nur auf die physiologischen Eigenschaften der Nahrungsaufnahme, Bewegung, Empfindung und Fortpflanzung bezog, sondern auch auf die Lebensdauer der einzelnen Zellen; wenigstens insoweit, als es keine bedingte Nothwendigkeit mehr war, die Fähigkeit unbegrenzter Dauer beizubehalten. Die somatischen Zellen konnten somit, falls dies sonst vortheilhaft war, eine Constitution annehmen, welche die unbegrenzte Dauer ausschloss.

Man könnte mir einwerfen, dass Zellen, deren Vorfahren die Fähigkeit besaßen, ewig weiter zu leben, unmöglich sterblich im Princip, d. h. aus innern Ursachen werden könnten, und zwar weder plötzlich, noch allmählig, denn dies würde der Voraussetzung widersprechen, welche ihren Vorfahren und deren Theilungsprodukten die Unsterblichkeit zusprach. Diese Beweisführung ist zwar richtig, aber nur so lange, als die Nachkommen von ein und derselben Art bleiben, nicht aber dann, wenn ein Zeitpunkt eintritt, in welchem die zwei Theilprodukte einer potentia unsterblichen Zelle sich verschieden gestalten, wenn also eine der physischen Constitution nach ungleiche Theilung stattfindet. Nun ist es denkbar, dass die eine Theilhälfte, die zur Unsterblichkeit nöthige physische Constitution beibehält, die andere aber nicht, so gut es

denkbar ist, dass eine solche auf ewige Dauer eingerichtete Zelle ein Stück von sich abschnürt, welches zwar eine Zeit lang weiter lebt, ohne aber die volle Lebensfähigkeit einer Zelle zu besitzen, oder wie es denkbar ist, dass eine solche Zelle eine gewisse Menge organischer Substanz aus sich ausstösst, die schon todt, d. h. reines Exkret ist, sobald sie den Körper verlässt. So lässt sich auch eine ungleiche wirkliche Zelltheilung denken, bei welcher nur die eine Theilhälfte die Bedingungen der Vermehrung in sich trägt, und ebenso ist es denkbar, dass die Constitution einer Zelle es bedingt, dass sie nur eine bestimmte Lebensdauer haben kann, wie denn Beispiele davon vor Aller Augen liegen, da eine grosse Menge von Zellen der höheren Metazoën in der That durch ihre Funktion zu Grunde gehen. Je specifischer eine Zelle, d. h. je mehr sie nur auf eine bestimmte Funktion eingerichtet ist, um so leichter wird dies vermuthlich der Fall sein, und wer will dann sagen, ob die begrenzte Lebensdauer blos die Folge der hochpotenzirten, einseitigen Leistung, oder aber selbst schon beabsichtigt, d. h. durch anderweitige Vortheile bedingt war? Jedenfalls wird man sagen dürfen, dass der Nachtheil der beschränkten Dauer dieser Zellen durch den Vortheil ihrer hochpotenzirten Leistungen aufgewogen wird. Obgleich keine Funktion des Körpers nothwendig die Begrenzung der Lebensdauer des sie tragenden Formelementes erheischt, wie die einzelligen Wesen beweisen, so können doch alle mit einer solchen begrenzten Dauer verbunden

werden, ohne dass die Art dadurch Schaden leidet, wie die Metazoën beweisen; nur die Fortpflanzungszellen ertragen eine solche Beschränkung nicht, und bei ihnen allein stellt sie sich auch nicht ein. Sie konnten die Unsterblichkeit aber auch nicht verlieren, falls überhaupt die Metazoën von den unsterblichen Protozoën stammen, weil sie dem Begriff nach nicht verloren gehen kann. Der Körper, das Soma erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermassen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen.

Wie es nun also möglich war, dass durch Auswahl der sich bietenden chemisch-physikalischen Variationen des Protoplasma's sich spezifische Körperzellen differenzirten — je eine Art für jede somatische Funktion — so musste es auch möglich sein, dass gerade solche Variationen zur Herrschaft gelangten, deren Constitution ein Aufhören der Funktionirung nach bestimmter Zeit mit sich brachte. Dies wäre aber dann, wenn man es auf die Gesamtheit der somatischen Zellen bezieht, nichts Anderes, als der erste natürliche Tod. Ob man nun die beschränkte Dauer der zu Körperzellen specialisirten Zellen als blosse Folge ihrer Differenzirung anzusehen habe, oder zugleich auch als Folge eines speciell auf Abkürzung ihrer Lebensdauer gerichteten Selectionsprocesses, könnte, wie bereits erwähnt, zweifelhaft scheinen, ich neige mich aber dennoch mehr der letzteren Ansicht zu, denn wenn es nützlich gewesen wäre, dass die somatischen Zellen die ewige Dauer ihrer Vorfahren, der einzelligen Wesen behalten

hätten, so müsste das wohl ebenso gut möglich gewesen sein, als es später noch — bei den höheren Metazoën — möglich war, dass ihre Lebens- und Fortpflanzungsdauer auf das Hundert- und Tausendfache wieder verlängert wurde. Es lässt sich zum mindesten kein Grund angeben, weshalb es nicht möglich gewesen sein könnte.

Was man sich nun aber hier als die direkten Motive des Selectionsvorgangs zu denken hätte, das ist bei der geringen Kenntniss, welche wir vom Leben und der Fortpflanzung niederster Metazoën haben, schwer zu errathen; worin der direkte Vortheil lag, durch welchen die nur zu begrenzter Dauer befähigte somatische Zelle den Sieg davontrug über die zu ewiger Dauer befähigte, wer wollte wagen, dies mit Bestimmtheit zu sagen? vielleicht eben gerade in der besseren Funktionirung in ihrer speciellen, physiologischen Aufgabe, vielleicht aber auch in einem Plus von Materie und Kraft, welches durch diesen Verzicht der Körperzellen den Fortpflanzungszellen zu gute kam und dem Ganzen grössere Widerstandskraft im Kampf ums Dasein verlieh, als es gehabt hätte, wenn alle Zellen gleich dauerhaft hätten eingerichtet werden müssen. Aber wer vermöchte heute schon in diese innersten Beziehungen der Organismen einen klaren Blick zu thun, zumal wenn es sich um solche niederste Metazoën-Formen handelt, die wie es scheint in der heutigen Lebewelt nur sehr spärlich noch vertreten sind, und deren äussere Lebenserscheinungen wir nur von zwei Arten kennen, deren Abstammung zweifelhaft ist, die aber beide jedenfalls viel von ihrem ursprüng-

lichen Wesen, sowohl in Bau als Funktion, durch Parasitismus verloren haben. Nur die Orthonectiden und Dicyemiden kennen wir einigermaßen, von der einzigen, bis jetzt bekannten frei lebenden Form, dem von F. E. Schulze entdeckten *Trichoplax adhaerens* kennen wir die Fortpflanzung noch gar nicht, und auch die übrigen Lebenserscheinungen noch zu wenig, als dass sich darauf irgend Etwas aufbauen liesse.

Hier mag es am Platz sein, noch einmal auf die Ableitung des Metazoën-Todes zurückzukommen, wie sie Götte von den Orthonectiden aus versuchte, als er vergass, dass nach seiner Anschauung der natürliche Tod ja schon von den Monoplastiden her ererbt ist, also nicht noch einmal auf eine ganz neue Weise bei den Polyplastiden entstehen kann. Danach hätte der Tod bei jenen niedersten Metazoën in Folge der Keimentleerung nothwendig eintreten müssen und wäre dann durch seine stete Wiederholung schliesslich erblich geworden. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass die Todes-Ursache in diesem Falle eine rein äusserliche wäre, darin bestehend, dass die übrigbleibenden somatischen Zellen nach Ablösung der Fortpflanzungszellen nicht mehr, oder nicht mehr genügend ernährt werden könnten; also der Grund ihres Absterbens läge nicht in ihrer Constitution, sondern in den ungünstigen Bedingungen, unter welche sie gerathen, wir hätten also hier nicht die Einrichtung des natürlichen Todes, sondern vielmehr einen künstlichen Tod, der sich nur regelmässig bei jedem Individuum zur selben Zeit wieder einstellte, weil es zu

gewisser Lebenszeit stets wieder in dieselben ungünstigen Bedingungen seines Weiterlebens gerieth. Es wäre kaum viel anders, als wenn die Lebensbedingungen einer Art es mit sich brächten, dass jedesmal nach einer gewissen Dauer der Existenz der Hungertod über sie hereinbräche. Nun wissen wir aber doch, dass bei den höheren Metazoën der Tod aus rein innern Ursachen eintritt, dass er in der Organisation selbst vorgesehen ist als das normale Ende des Lebens, wir hätten also mit dieser Ableitung nichts gewonnen, sondern müssten dann dem eigentlichen, aus innern Ursachen eintretenden natürlichen Tod in einer späteren Periode der Metazoën-Entwicklung nachspüren.

Allerdings wird es ja an Solchen nicht fehlen, welche glauben, aus dem bei jedem Individuum immer wieder von Neuem und zur selben Zeit eintretenden künstlichen Tod, wie er eben für die Orthonectiden vorausgesetzt wurde, könne mit der Zeit ein natürlicher Tod entstanden sein, allein ich würde einer solchen Ansicht nicht zustimmen können, weil sie die Vererbung erworbener Eigenschaften voraussetzt, die mir nicht nur nicht bewiesen, sondern auch solange als nicht annehmbar erscheint, als sie nicht direkt oder indirekt erwiesen ist.¹⁾ Ich wüsste mir keine Vorstellung davon zu machen, wie es möglich sein sollte, dass dieser angenommene Hungertod der somatischen Zellen sich den Keimzellen derart mit-

¹⁾ Vergleiche: Weismann, „Ueber die Vererbung,“ Jena 1883.

theile, dass sie nun in der folgenden oder einer der folgenden Generationen einen Organismus aus sich entwickelten, dessen somatische Zellen von selbst absterben, wenn die Zeit herankommt, in welcher ihre Vorfahren dem Hungertod erlagen. Ich vermöchte mir davon ebensowenig irgend eine haltbare theoretische Vorstellung zu machen, als davon, dass die Nachkommen eines Katzenpaares, dem man die Schwänze abgehauen hat, schwanzlos geboren werden sollten, oder um genauer beim Beispiel zu bleiben, den Schwanz in derselben Lebensperiode verlieren sollten, in welcher er den Aeltern abgehauen worden war. Auch würde sich die Begreiflichkeit eines solchen Zusammenhangs dadurch für mich nicht erhöhen, wenn man annähme, die künstliche Schwanzentfernung sei bereits durch Hunderte von Generationen fortgesetzt worden. Mir scheint eine solche, wie überhaupt jede Veränderung nur dann denkbar und möglich, wenn sie von Innen heraus eingeleitet wird, d. h. wenn sie von Keimesveränderungen ausgeht. Hier also würde ich mir vorstellen, dass bei dem Uebergang der Homoplastiden in Heteroplastiden Keimesvariationen auftraten, welche es den unausgesetzt thätigen Selectionsprocessen möglich machten, die vorher ganz gleichen Zellen der Colonie in ungleiche zu differenziren, und zwar einerseits in vergängliche Körperzellen, andererseits in unsterbliche Fortpflanzungszellen.

Es ist übrigens ausserdem auch eine Täuschung, wenn man glauben wollte, den natürlichen Tod erklärt zu haben, wenn man ihn mit Zuhilfenahme der unbewiesenen Annahme der Vererbung erworbener Abände-

rungen aus dem Hungertod des Orthonectiden-„Soma“ ableitete. Es wäre doch vorher erst zu erklären, warum diese Organismen nur eine beschränkte Zahl von Keimzellen hervorbringen, um diese dann auf einmal zu entleeren und so das Soma in seine hülflose Lage zu versetzen! Warum werden denn nicht Keimzellen auf Keimzellen hervorgebracht, wie es doch bei den Monoplastiden indirect geschah — nämlich in den Generationsfolgen — und wie es bei den Metazoën direkt so vielfach geschieht? Dann würde das Soma nicht absterben müssen, denn nun bliebe ja immer ein junger Satz von Keimzellen zurück und ermöglichte das Weiterleben. Offenbar setzt diese ganze Einrichtung der einmaligen Bildung von Keimen und der plötzlichen Entleerung derselben schon die Hinfälligkeit der somatischen Zellen voraus, es ist eine Anpassung an dieselben, wie diese Hinfälligkeit selbst auch wiederum als eine Anpassung an die einmalige Keimeserzeugung zu betrachten ist. Kurz es bleibt nichts übrig, als die oben schon aufgestellte Annahme, dass mit der Differenzierung der ursprünglich gleichartigen Zellen der Polyplastiden in ungleichartige auch die Hinfälligkeit der somatischen Zellen sich ausbildete. Diese aber ist der erste Anfang des natürlichen Todes.

Zuerst mag die Masse der somatischen Zellen die der Fortpflanzungszellen nur wenig übertroffen haben, und solange blieb die ganze Erscheinung wenig augenfällig, die „Leiche“ war eine sehr kleine, in dem

Maasse aber, als die Menge der Körperzellen relativ zunahm, überwog der Körper immer mehr im Gegensatz zu den Keimzellen, und das Absterben desselben erschien dann, wie der Tod der höheren Thiere, nach dem sich der Begriff gebildet hat, als beträfe er das Individuum in seiner Gesamtheit, während doch in Wahrheit auch hier nur die eine Hälfte desselben dem natürlichen Tod verfallen kann, die freilich dann die unsterbliche Hälfte um das Vielfache an Volum übertrifft.

Götte bestreitet, dass der Begriff des Todes nothwendig eine Leiche bedinge. So soll denn auch bei den Orthonectiden der Zellenschlauch, der bei der Entleerung der Keimzellen zurückbleibt und abstirbt keine Leiche sein, da er „ebensowenig wie das isolirte Ektoderm anderer Heteroplastiden den Gesamtorganismus darstellt“ (a. a. O. 48). Es mag nun ja der populären Vorstellung durchaus entsprechen, unter einer Leiche den Gesamtorganismus sich vorzustellen, ja bei gewaltsam erfolgtem Tod ist dies wirklich so, weil dann auch sämtliche Fortpflanzungszellen vom Tode mit betroffen werden; ist man aber einmal zu der Erkenntniss gelangt dass Fortpflanzungs- und somatische Zellen einander gegenübergestellt werden müssen als sterbliche und unsterbliche Hälfte des Metazoën-Organismus, dann wird man auch zugeben, dass vom natürlichen Tod eben nur die erstern, d. h. das Soma ohne die Fortpflanzungszellen getroffen wird. Es ändert daran Nichts, wenn es etwa vorkommen sollte, dass nicht sämtliche Fortpflanzungszellen vor dem Eintritt des

natürlichen Todes aus dem Körper entfernt werden. Bei Insekten z. B. gelangen wohl nicht immer alle Keimzellen zur Reife, wenn der natürliche Tod eintritt, und sterben dann mit dem Soma. Das thut aber ihrer ursprünglichen Befähigung zur Unsterblichkeit so wenig Eintrag, als es den wissenschaftlich gefassten Begriff der Leiche verändert. Dieser kann sich beim natürlichen Tod nur auf das Soma beziehen, und wenn dabei Fortpflanzungszellen zuweilen mitsterben, so verfallen sie nicht einem natürlichen Tod, der für sie überhaupt nicht existirt, sondern einem accidentellen: der Tod des Soma hat auf sie die Wirkung einer zufälligen Todesursache.

Es scheint mir auch für den wissenschaftlichen Begriff der Leiche ziemlich gleichgültig, ob das abgestorbene Soma als ein Ganzes einige Zeit bestehen bleibt, oder sofort zerfällt, und ich kann auch hierin Götte nicht beistimmen, wenn er den Orthonectiden „die Möglichkeit der Bildung einer Leiche“ (in seinem Sinne) abspricht, weil ihr Tod „in einer Auflösung des morphologischen Bestandes des Organismus“ besteht. Wenn die Rhabditis-Brut der *Ascaris nigrovenosa* die Eingeweide ihrer Mutter zerwühlt, zum Zerfall bringt und endlich aufsaugt, so zerfällt auch der „Gesamtmorganismus“, und es möchte schwer sein anzugeben, wann hier eine Leiche im populären Sinn des Wortes vorliegt; im wissenschaftlichen Sinne aber ist eine vorhanden, das reale Soma des Thieres stirbt ab und dies allein kann als Leiche bezeichnet werden. Dass es aber nicht überflüssig ist, diesen Begriff wissenschaftlich

zu verwerthen, erhellt am besten daraus, dass der natürliche Tod nur schwer gefasst werden kann, wenn man nicht den Begriff der Leiche hinzunimmt. Es gibt keinen Tod ohne Leiche, mag dieselbe nun gross oder klein, ein Ganzes, oder zerfallender Detritus sein.

Wenn wir aber den Körper der höheren Metazoën mit dem der niedersten vergleichen, so erkennen wir, dass nicht blos die Masse und Verwicklung des Baues sich auf Seite des Soma (Körpers) ungemein gesteigert hat, sondern dass noch ein anderes Moment hinzugekommen ist, welches die Dauer desselben um ein Wesentliches verlängert: der Zellenersatz. Die somatischen Zellen haben — ob alle oder nur die der meisten Gewebe steht noch nicht ganz fest, — die Fähigkeit bekommen sich zu vermehren, nachdem schon der Körper aus dem Keim sich fertig aufgebaut hat; die schon histologisch differenzirten Zellen können sich durch Theilung vermehren und so einen Ersatz schaffen für die im Stoffwechsel fort und fort verbrauchten Zellen. Der Unterschied von jenen ersten und niedersten Metazoën liegt also dann darin, dass dort die somatischen Zellen nur in einer Generation auftreten, deren Verbrauch durch den Stoffwechsel zeitlich mit der Entleerung der Fortpflanzungszellen nahezu zusammenfällt, dass hier dagegen eine Reihe von Generationen somatischer Zellen aufeinander folgt. In dieser Weise habe ich bereits früher die Lebensdauer der Thiere dem Verständniss näher zu bringen gesucht, und die verschiedene Dauer des thierischen Lebens von der verschiedenen Zahl von Zellgenerationen abhängig gedacht,

auf welche der Körper der verschiedenen Arten normirt ist.¹⁾ Man wird noch die verschiedene Lebensdauer jeder einzelnen Zellgeneration hinzunehmen dürfen, die natürlich das Gesamt-Resultat wesentlich beeinflusst und die erfahrungsgemäss eine verschiedene ist, nicht nur bei den niedersten Metazoen im Vergleich mit den höchsten, sondern auch bei den einzelnen Zellenarten ein und derselben Thierart.

Durch welche Aenderungen in der physischen Constitution des Protoplasmas jene Aenderungen vor sich gehen in der Dauerfähigkeit der einzelnen Zelle und in ihrer Normirung auf eine grössere oder geringere Zahl von Tochtergenerationen, das ist eine Frage, die für jetzt ganz bei Seite bleiben muss. Ich würde dies als selbstverständlich auch gar nicht erwähnen, wenn nicht jeder Versuch, um einen Schritt tiefer in die allgemeinen Erscheinungen des Lebens einzudringen, stets wieder dem Einwurf begegnete, dass dieser Schritt keinen Werth habe, da man ja doch so Vieles noch unverstanden lassen müsse. Wenn man mit der Klarlegung der hier besprochenen Beziehungen hätte warten wollen, bis man die Molekülerstruktur der Zelle, ihre Veränderungen und Folgen übersieht, so würde man wahrscheinlich niemals weder zu dem Einen, noch zu dem Andern gelangt sein, denn nur schrittweise ist ein Eindringen in die verwickelten Vorgänge des Lebens möglich, und nur indem von allen Seiten her die Angriffe aufgenommen werden, kann es gelingen,

¹⁾ „Dauer des Lebens“ p. 27.

auch dereinst an die Enträthselung der tieferen Grundlagen des Lebens zu gelangen.

Es scheint mir desshalb immerhin schon ein Fortschritt, wenn wir annehmen dürfen, dass die Dauer des Lebens an die Zahl von Generationen somatischer Zellen gebunden ist, welche sich im Laufe des Einzelns folgen können, und dass diese Zahl ebenso wie die Dauer der einzelnen Zellgeneration schon in der Keimzelle gegeben ist. Diese Anschauung scheint mir auch insoweit sicher zu stehen, als wir ja sehen, dass in der That die Dauer der einzelnen Zellgeneration und die Zahl derselben sich von den niedersten bis zu den höchsten Metazoën hin thatsächlich erheblich vergrößert hat.

Ich habe früher schon¹⁾ zu zeigen versucht, wie genau die Dauer des Lebens den Lebensbedingungen angepasst ist, wie sie verlängert und verkürzt wurde im Laufe der Artenbildung je nach den Lebensbedingungen der Art, kurz wie sie durchaus als eine Anpassung an die Bedingungen des Lebens erscheint; es bleiben mir aber noch einige Punkte zu besprechen, die damals nicht berührt wurden und die geeignet sind, gerade auf die Einrichtung des natürlichen Todes und die Formen, unter denen er auftritt, einiges Licht zu werfen.

Ich habe oben die beschränkte Dauer der Körperzellen bei niedersten Metazoën (Orthonectiden) als Anpassungserscheinung aufgefasst und von einem

¹⁾ „Dauer des Lebens“, p. 17 u. f.

Selectionsprocess hergeleitet, zugleich auch darauf hingewiesen, dass an und für sich ein ewig lebender Metazoën-Organismus denkbar gewesen wäre. So gut die Monoplastiden sich fort und fort durch Theilung vermehren, so gut hätten es ihre späteren Nachkommen auch dann thun können, als Arbeitstheilung den Gegensatz von Keimzellen und somatischen Zellen hervorgerufen hatte. So gut die Homoplastiden-Zellen fort und fort ihres Gleichen erzeugen konnten, müsste dies auch bei den beiden Arten von Heteroplastiden-Zellen möglich gewesen sein — soweit es einfach nur von der Fähigkeit unbegrenzten Fortpflanzungsvermögens abhängt.

Allein die Existenzfähigkeit organischer Arten hängt eben nicht bloß von den in ihnen liegenden Fähigkeiten ab, sondern zugleich von ihren Beziehungen zur Aussenwelt, und darin liegt die Nothwendigkeit dessen, was wir Anpassung nennen. So ist es in diesem Fall eben nicht denkbar, dass eine homogene oder heterogene Zellen-Colonie vom physiologischen Werthe eines vielzelligen Individuums unbegrenzt anwüchse durch fortgesetzte Vermehrung ihrer Zellen, so wenig als es denkbar wäre, dass ein einzelliges Wesen unbegrenzt zunähme. In dem letzteren Falle setzte ein Theilungsprocess dem Wachsthum seine Grenze, in dem ersteren aber mussten die Ernährungs-, Athmungs-, Bewegungs-Erfordernisse der als Individuum höherer Ordnung zusammengefassten Zellen-Colonie eine ebenso bestimmte Grenze des Wachsthums vorschreiben, wie dem einzelnen Monoplastid, und es hindert Nichts, uns diese

Normirungen durch einen Selectionsprocess geregelt zu denken. Erst damit aber, dass die Zellen-Zahl innerhalb enger Grenzen bestimmt wurde, konnten sich die Beziehungen der Einzelzellen der Colonie zu einander fest gestalten. Bei Homoplastiden nach Art der Magosphæra ordneten sie sich in statu nascenti in bestimmter Weise zu einer Kugel, verbunden durch eine gemeinsame Gallerte; was aber noch wichtiger ist: die Fortpflanzung durch Theilung erfolgte nun nicht mehr nach dem einfachen Rhythmus der einzelligen Wesen fort und fort in der gleichen Weise, sondern es stellte sich ein Rhythmus höherer Ordnung ein, derart, dass jede der Zellen, welche die Colonie zusammensetzte, wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht hatte, sich von den übrigen trennte und nun in rascher Folge eine bestimmte Anzahl von Theilungen durchmachte, welche sie in eine neue junge Zellcolonie umwandelte. Die Anzahl der Theilungen richtete sich nach der Anzahl der Zellen, auf welche die Colonie normirt war, und mag vielleicht mit einer sehr niederen Ziffer begonnen haben. Mit Einführung dieses zweiten höheren Rhythmus der Fortpflanzung ward der erste Polyplastiden-Keim gegeben, denn nun war nicht mehr, wie früher bei den Einzelligen jede Theilung der andern gleichwerthig, sondern bei einer zehnzelligen Colonie unterschied sich die erste Theilung von der zweiten, dritten bis zehnten nicht nur durch die Grösse der Theilproducte, sondern auch durch die Entfernung vom Ende der Theilungsperiode, die wir nun als Furchungsprocess bezeichnen können.

Es scheint mir dabei ganz nebensächlich, ob der erste Furchungsprocess frei im Wasser, oder innerhalb einer Cyste vor sich ging, wenn ich auch zugebe, dass möglicherweise schon früh das Bedürfniss hervortrat, solche in Furchung begriffene Keime vor äusserer Gefährdung durch eine schützende Hülle zu sichern.

Was aber den Begriff des „Keimes“ selbst angeht, so wird man ihn im Sinne Götte's nicht annehmen können, und es fragt sich, wie man ihn sonst fassen will. Mir scheint es dem Wortsinn am meisten zu entsprechen, wenn man unter Keim ganz allgemein jede Zelle, Cytode oder Gruppe von Zellen versteht, welche noch nicht den Bau des fertigen Individuums der Art besitzt, wohl aber die Fähigkeit, sich unter gewissen Bedingungen zu einem solchen zu entwickeln. Der Schwerpunkt liegt hier auf dem Begriff der Entwicklung, welcher dem einfachen Wachsthum ohne Umgestaltung der Form gegenüber gestellt ist; eine Zelle, welche blos durch Wachsthum zum reifen Individuum wird, ist kein Keim, sondern eben schon ein Individuum, nur ein kleineres. So z. B. ist ein aus mehrfacher Theilung hervorgegangenes, eingekapseltes Sonnenthierchen kein Keim in diesem Sinn, sondern es ist bereits ein mit allen charakteristischen Merkmalen der Art versehenes Individuum und hat nur eingezogene Theile (die Pseudopodien) wieder zu entfalten oder ausgepresstes Wasser wieder aufzunehmen (Vacuolenbildung), um zum freien Leben wieder befähigt zu sein. Wenn nun aber auch Keime in diesem Sinne des Wortes gewiss nicht ausschliesslich blos den

Polyplastiden zukommen, sondern sich auch bei manchen Monoplastiden vorfinden, so scheint mir doch ein bedeutungsvoller und tiefgreifender Unterschied zwischen den Keimen beider Gruppen zu bestehen. Er liegt nicht sowohl in der morphologischen als in der entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung des betreffenden Gebildes. Soweit ich die Thatsachen überblicke, sind die Keime der Monoplastiden durchweg secundären Ursprungs, sie sind niemals die phyletische Wurzel der betreffenden Art. So ist z. B. die Sporenbildung, wie sie bei Gregarinen vorkommt, offenbar hervorgegangen aus einer allmählig gesteigerten und auf den encystirten Zustand concentrirten Theilung des Thieres, veranlasst durch das Bedürfniss einer massenhaften Vermehrung dieser parasitisch lebenden und vielen ungünstigen Zufällen preisgegebenen Wesen. Wären die Gregarinen für freies Leben organisirt, so würden sie eine derartige Fortpflanzung nicht bedürfen, und das encystirte Thier würde sich vielleicht nur in acht, vier oder zwei Theile spalten, oder wie viele Infusorien sich gar nicht theilen¹⁾, so dass die

¹⁾ Anmerkung. Für alle diese Annahmen finden sich thatsächliche Belege bei den Infusorien. Das encystirte Colpoda Cucullus Ehrbg. theilt sich in zwei, vier, acht oder 16 Sprösslinge, Otostoma Carteri in 2, 4 oder 8, Tillina magna Gruber in 4 oder 5, Lagynus sp. Gruber in 2, Amphileptus meleagris Ehrbg. in 2 oder 4, und bei den beiden letzten Arten, wie noch bei manchen andern findet nicht selten auch keine Vermehrung innerhalb der Cyste statt. Während aber bei frei lebenden Infusorien eine noch weiter gehende Vermehrung innerhalb der Cyste

ganze Fortpflanzung dann rein nur auf der Zweitheilung im freien Zustand beruhte.

Die ursprüngliche Art der Fortpflanzung ist bei den Monoplastiden ohne Zweifel die Zweitheilung gewesen, diese verband sich dann mit der ursprünglich ohne Vermehrung verlaufenden Encystirung, und erst, indem die Theilung sich innerhalb der Cyste mehrfach, zuletzt vielfach wiederholte, entstanden so kleine Plastiden, dass ein wirklicher Entwicklungsprocess nöthig wurde, um sie wieder zum fertigen Thier auszugestalten. Damit haben wir dann den allgemeinen Begriff des Keims, wie er eben definirt wurde, dessen Grenzen natürlich keine scharfen sein können, da man einen absoluten Unterschied zwischen blossem Wachsthum und wirklicher, mit Form- und Bauveränderungen verbundener Entwicklung nicht machen kann. Die vielen Plastiden, in welche z. B. die Häckel'sche *Protomyxa aurantiaca* innerhalb ihrer Cyste zerfällt, kann man wohl als Keime bezeichnen, allein die Formveränderungen, die sie bis zur jungen *Protomyxa* durchmachen, sind gering und beruhen wohl zum grössten Theil auf der allmäligen Ausbreitung des vorher in der Kapsel birnförmig zusammengedrückten Körpers. Man müsste also genauer hier nur von einfachem Auswachsen der Theilungsprodukte des Mutterthiers sprechen und

nicht vorkommt, beweist uns der interessante Fall des *Ichthyophthirius multifiliis*, Fouquet, dass parasitische Lebensweise auch bei dieser Klasse eine ungemein gesteigerte Vermehrung hervorrufen kann, indem hier das eingekapselte Thier sich in mindestens 1000 Sprösslinge theilt.

diese selbst nicht als „Keime“, sondern schon als junge Protomyxen bezeichnen. Bei der Gregarina gigantea, deren Entwicklung E. van Beneden beschrieb, ist dagegen das aus dem Keim (der „Spore“) auskriechende junge Thier wesentlich verschieden von einer Gregarine und macht eine Reihe von Entwicklungsstadien durch, welche erst allmähig zu dieser so charakteristischen Form hinführen.

Hier liegt also eine Entwicklung vor.¹⁾ Diese Art der Keimbildung und Entwicklung kommt aber, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend bei schmarotzenden Monoplastiden vor, und schon allein dieser Umstand deutet auf ihre secundäre Entstehung hin. Jedenfalls unterscheidet sich diese ontogenetische Entwicklung von der der Polyplastiden von Grund aus dadurch, dass sie nicht auf die phyletischen Anfangszustände der Art zurückgeht, sondern umgekehrt uns Zustände vorführt, die erst mit der phyletischen Entwicklung dieser

¹⁾ Anmerkung. Eine Entwicklung liegt auch bei dem oben erwähnten Ichthyophthirius vor. Während bei den übrigen Infusorien die Theil-Sprösslinge des encystirten Thiers diesem völlig ähnlich sind, unterscheiden sie sich hier von diesem durch andere Gestalt, Abwesenheit des Saugmunds, ja sogar anfänglich durch provisorische Haftfäden. Sie können deshalb mit Recht als Keime bezeichnet werden und bilden einen interessanten Beleg zu der phyletischen Entstehung der Keime bei niedern Flagellaten und bei Gregarinen. Vergl. Fouquet, „Arch. Zool. expérimentale“ Tom V, p. 159, 1876.

specifischen Formen ins Leben traten. Erst als die Gregarinen entstanden, bildeten sich die Psorospermien, und die amöbenartigen Jungen, welche aus ihnen hervorschlüpfen, dürfen keineswegs als die Urformen der Gregarinen aufgefasst werden, möchten jene auch selbst so ausgesehen haben, sondern als coenogenetische Formen, entstanden aus der Nothwendigkeit, massenhafte und desshalb sehr kleine Keime hervorzubringen, auf deren geringer Substanzmenge, vielleicht aber auch noch auf andern Motiven, wie Wirthswechsel, Wechsel des Mediums u. s. w., die Nothwendigkeit einer wirklichen Entwicklung beruhte. Daraus ergibt sich somit, dass das biogenetische Grundgesetz keine Anwendung findet auf die Monoplastiden und zwar desshalb, weil sie entweder überhaupt keine eigentliche Ontogenese besitzen, sondern nur Wachsthum, oder aber nur eine coenogenetische Ontogenese.¹⁾

¹⁾ Anmerkung. Bütschli hat schon vor geraumer Zeit die allgemeine Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Protozoën angezweifelt (vergleiche: „Ueber die Entstehung des Schwärmsprösslings der *Podophrya quadripartita*“, Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. B. X, p. 19, Anmerkung); später äusserte Gruber ähnliche Ansichten, indem er den Protozoën eine „Entwicklung“ überhaupt absprach und nur ein Wachsthum zuerkannte („*Dimorpha mutans*“, Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXVII p. 445), ein Satz, der, wie aus dem Obigen hervorgeht, etwas eingeschränkt werden muss, dahin, dass zwar eine Entwicklung vorkommen kann, aber nur eine coenogenetische, keine palingenetische.

Man ist vielleicht geneigt, diesen Satz dahin einzuschränken, dass doch die Möglichkeit zuzugeben wäre, es könne auch hier gelegentlich einmal eine Ontogenese vorkommen, deren Stadien den phyletischen Stadien der Artentwicklung der Hauptsache nach entsprächen, dass aber die Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese hier immer nur als seltene Ausnahme, nicht als Princip vorkomme.

Genauere Ueberlegung ergibt indessen, dass das Vorkommen solcher Ausnahmen zu den grössten Unwahrscheinlichkeiten gehört. Damit eine solche Ontogenese zu Stande käme, müsste es sich so fügen, dass z. B. ein niederstes Monoplastid, z. B. ein *Moner* sich gerade zufällig unter solchen äusseren Bedingungen zu einer höheren Form, etwa einem mit Mund, Augenfleck und differenzirter Rindenschicht versehenem Geisselinfusorium entwickelt hätte, dass es vortheilhaft für seine Art-Existenz gewesen wäre, sich nicht wie bisher durch einfache Theilung fortzupflanzen, sondern die vorher etwa schon eingeführte periodische Cystenbildung mit zahlreichen Theilungen innerhalb der Cyste, und mit Bildung von Keimen zu verbinden, deren Kleinheit es entweder nicht erlaubte, dass die jungen Sprösslinge sofort wieder Geisselinfusorien wurden (?), oder die es doch vortheilhaft erscheinen liess, dass sie zunächst als Moneren sich bewegten, ernährten und erst allmählig die complicirtere Structur annahmen. Mit andern Worten: die phyletische Entwicklung müsste genau gleichen Schritt gehalten haben mit der Einführung einer ihr entsprechenden Ontogenese als Anpassung

an die grade obwaltenden Existenzbedingungen, also nicht etwa aus innern Gründen! Da nun auch die Transmutation der Art selbst auf diesen Existenzbedingungen beruht, so würden dieselben grade derart gewesen sein müssen, dass sie gleichzeitig die Umwandlung der Stammform im Endstadium der Ontogenese und die Beibehaltung derselben als Anfangsstadium durch Einschlebung von Keimen und einer wirklichen Entwicklung bewirkt hätten. Dies wird sich aber kaum jemals so getroffen haben. So würde man dem gewählten Beispiel sofort entgegen halten können, dass die postulierte Bildung massenhafter Keime bei freilebenden Monoplastiden nicht vorkommt, die parasitischen aber alle weit jüngere phyletische Formen sein müssen, da doch erst ihre Wirthe, niedere oder höhere Metazoen, entstanden sein mussten, ehe sie in dieselben einwandern und sich den Bedingungen parasitischen Lebens anpassen konnten; zu dieser Zeit waren aber die Geissel-Infusorien schon entstanden. Noch viel weniger wahrscheinlich wird aber die Beibehaltung oder vielmehr die Hereinziehung der Vorfahren-Formen in den Cyclus einer Ontogenese, wenn es sich nicht blos um zwei Stadien — wie vorhin angenommen wurde — handelt, sondern um eine ganze Reihe. Denn sobald die Fortpflanzung nur auf einfacher Theilung des fertigen Thieres beruht, so liegt, wie mir scheint, nicht nur kein Grund vor, weshalb dann die früheren phyletischen Stadien immer wieder recapitulirt werden sollten, sondern eine solche Recapitulation

ist einfach unmöglich. Es ist deshalb nicht zulässig, aus dem abweichenden Jugendstadium eines Monoplastids, z. B. einer Acinete, den Schluss zu ziehen, dass dieses dem phyletischen Jugendstadium entsprechen müsse.

Man nehme z. B. an, die Acineten seien aus Ciliaten entstanden, so wird diese Umwandlung im Laufe fortgesetzter Theilungen des Stamm-Ciliats vor sich gegangen sein müssen, theils verbunden mit Encystirung, theils und zwar grösstentheils ohne solche. Zählen wir nach Myriaden von Generationen, so wird vielleicht die erste Myriade nur Saugfüsschen getrieben, die zweite Myriade allmählig auch zur sitzenden Lebensweise gekommen sein, aber während dieser ganzen langen Reihe von Generationen wird immer jede Generation der vorhergegangenen beinahe vollständig geglichen haben und wird immer sofort aus vollständigen, die Species-Charaktere an sich tragenden Individuen bestanden haben.

Dies schliesst nicht aus, dass sich etwa mit der Annahme sitzender Lebensweise auch das Bedürfniss eingestellt haben könnte, zu irgend einer Zeit des Lebens beweglich zu sein und andere Nahrungs- und Wohnplätze aufsuchen zu können. Wenn aber dann statt einfacher Theilung schwärmende Knospensprösslinge gebildet wurden, so beruhte dies nicht auf einer Beibehaltung von Vorfahren-Formen im Cyclus der Ontogenese, sondern auf Einschiebung eines ganz neuen ontogenetischen Stadiums, das zufällig im Besitze von Wimpern u. s. w. mit dem Bau der Vorfahren zusammentraf.

Ich glaube damit hinreichend den obigen Satz motivirt zu haben, dass bei den Einzelligen eine Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese principiell nicht vorkommt, noch vorkommen kann.

Bei den Polyplastiden verhält es sich grade umgekehrt. Hier gibt es, soviel wir wissen, keine Art, welche nicht immer wieder, sei es mit jedem neuen Individuum, sei es in grösseren, mehrere oder viele Individuen umfassenden Perioden wieder zum Monoplastiden-Stadium zurückkehrte. Dies beginnt bei den niedersten Polyplastiden-Formen, der Magosphæra, den Orthonectiden, und geht hinauf bis zu den höchsten, und bei Letzteren sind immer auch eine ganze Anzahl der phyletischen Zwischenstadien erhalten, mögen auch noch so viele durch Zusammenziehung der Ontogenese ausgefallen oder andere eingeschoben worden sein.

Fragen wir aber nach dem „Warum“ dieser durchgreifenden Einrichtung, so gibt es dafür nur eine, sehr nahe liegende Erklärung; diese ist: die geschlechtliche Fortpflanzung. Wenn wir auch ihre Nothwendigkeit mehr ahnen, als wirklich erkennen, so müssen wir sie doch unbedingt zugeben, weil diese Form der Fortpflanzung überall durchgeht, in keiner Thiergruppe fehlt, und bei den wenigen Arten, bei welchen sie durch Parthenogenese ersetzt ist, entweder nur local d. h. auf diesem oder jenem Wohngebiet (Apus) fehlt, oder überhaupt nur scheinbar, oder aber, falls sie wirklich fehlt (Chermes, Limnadia Hermannii), doch unzweifelhaft früher vorhanden war, ohne dass wir jetzt schon ermessen könnten, ob ihr Erlöschen nicht auch Degene-

ration und Erlöschen der betreffenden Art dereinst nach sich ziehen wird.

Wenn aber das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung auf der Conjugation zweier gleichwerthiger, aber ungleichartiger, d. h. individuell verschiedener morphologischer Elemente beruht, so lässt sich verstehen, dass vielzellige Wesen eine geschlechtliche Fortpflanzung nur dann haben können, wenn bei ihnen einzellige Entwicklungs-Zustände vorkommen, denn eine Verschmelzung vielzelliger Organismen in ihrer Totalität in der Weise, dass immer die gleichwerthigen Zellen zusammenträfen, scheint unausführbar. So liegt denn in der Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung zugleich auch die Nöthigung immer wieder zum Ausgangspunkt der Polyplastiden, zur einfachen Zelle zurückzukehren, und allein darauf beruht das biogenetische Grundgesetz. Dieses Gesetz ist somit einzuschränken auf die Polyplastiden, bei den Monoplastiden hat es keine Gültigkeit, und die Andeutungen Götte's, dass auch die Letzteren in der als „Verjüngung“ gedeuteten Encystirung stets zum „Urzustand der Organismen“ zurücksinken müssten, erhalten auch von dieser Seite her keine Stütze.

Ich habe seiner Zeit¹⁾ die Zweckmässigkeit des Todes in letzter Instanz darauf zurückgeführt, dass ewige Dauer des Metazoën-Körpers ein „unnützer Luxus“ sein würde, weil die Individuen sich im Laufe der

¹⁾ „Dauer des Lebens“, p. 31.

Zeit nothwendig abnutzen und damit „werthlos, ja sogar schädlich für die Art würden, indem sie Besseren den Platz wegnehmen“. Ich hätte auch sagen können, dass solche beschädigte Individuen schliesslich doch früher oder später einem accidentellen Tode zum Opfer fallen, und von wirklicher Unsterblichkeit keine Rede sein könnte. Es bleibt mir noch übrig, diese Ansicht etwas genauer zu erläutern und auf einen oben schon berührten Punkt nochmals zurückzukommen.

Dass dies nicht das Motiv sein kann, das im Speciellen die Selectionsprocesse leitete, welche die Unsterblichkeit der Monoplastiden in die beschränkte Lebensdauer der Heteroplastiden verwandelten, oder richtiger, welche die Fähigkeit ewiger Dauer bei Letzteren auf die Propagationszellen beschränkte, liegt auf der Hand. An und für sich, theoretisch, liesse sich ja ein Selectionsprocess wohl ausdenken, in welchem sterbliche und unsterbliche Metazoën-Individuen der gleichen Art miteinander kämpften, und der Sieg denjenigen mit beschränkter Lebensdauer zufiele, weil die unsterblichen je länger sie lebten, um so defecter werden, und um so weniger und schwächlichere Nachkommen erzeugen müssten. Es wird aber Niemand einfallen, eine so plumpe Vorstellung des Selectionsprocesses zu befürworten. Dennoch aber kommt — wie mir scheint — das hierbei in den Vordergrund gestellte Princip mit in Betracht, ja spielt eine ganz wesentliche Rolle bei Fixirung der Lebensdauer der Metazoën, nur ist seine Wirkung mehr negativer, als positiver Natur.

Wenn die ersten Heteroplastiden schon die Un-

sterblichkeit ihrer somatischen Zellen aufgaben, so liegt in diesem Verzicht doch Nichts, was die Wiederaufnahme derselben hätte verhindern können. So gut bei der Differenzirung der ersten somatischen Zellen bei niedersten Heteroplastiden die Dauer derselben auf eine einzige Generation normirt werden konnte, so gut musste es möglich sein, dieselbe später, wenn es von Nutzen wurde, auf zwei, drei, auf zahlreiche Generationen wieder zu verlängern, und wenn meine Anschauung von der Lebensdauer der Metazoën begründet ist, so sehen wir sie in der That bei den höheren Metazoën wieder zunehmen, ungefähr in dem Maass, in welchem die Lebensdauer zunimmt. Wir haben nun durchaus keinen Grund zu der Annahme, dass es nicht möglich sein sollte, die Generationszahl wieder auf unendlich zu normiren, wie es bei den Fortpflanzungszellen der Fall ist, dagegen aber können wir sehr wohl einsehen, dass einer solchen Normirung stets jenes Nützlichkeits-Motiv entgegengestanden wäre, welches oben bezeichnet wurde: krüppelhafte Individuen hervorzubringen lag zu keiner Zeit im Interesse einer Art, und so konnte auch die ewige Dauer der Individuen bei den Metazoën nie wieder eingeführt werden. Insofern also liegt allerdings der beschränkten Lebensdauer der Metazoën die Werthlosigkeit oder selbst Schädlichkeit der auf ewige Dauer berechneten, aber trotzdem abnutzbaren Individuen ganz allgemein zu Grunde; sie war die Ursache, dass die an und für sich mögliche Unsterblichkeit niemals wieder eingeführt wurde, sie lag der Herrschaft des Todes zu Grunde, ohne aber

dessen erste Einzelursache gewesen sein zu müssen; die Hinfälligkeit und Verletzbarkeit des Soma war der Grund, dass von der Natur keine Anstrengungen gemacht wurden, diese Hälfte des Individuums mit unbegrenzter Lebensdauer auszurüsten.

Götte hält die Fortpflanzung für todbedingend, und in gewissem, ja in mehrfachem Sinne kann sie dies wirklich sein, wenn auch nicht in dem allgemeinen Sinn, in welchem es Götte meint.

Ich suchte oben zu zeigen, dass es für die Erhaltung der Art bei den niedersten Metazoën-Formen sich beinahe von selbst als das Nützlichste ergab, dass ihr Körper auf eine relativ geringe Zahl von Zellen normirt und so eingerichtet wurde, dass alle Keimzellen gleichzeitig reiften und entleert wurden. Es ergab sich daraus dann die Nutzlosigkeit eines Weiterlebens der somatischen Zellen, somit also die Normirung der Lebensdauer derselben auf die Zeit bis zur Ausstossung der Keimzellen. So fielen also Tod (des Soma) und Fortpflanzung zusammen.

Dieses Verhältniss ist nun in einer überaus grossen Zahl von Thierarten höheren Baues beibehalten worden. Nicht immer zwar blieb es bei der einmaligen Reifung von Keimzellen; je grösser und je höher organisirt das Soma wurde, je mehr dasselbe äusseren Gefahren Widerstand leisten, also auch eine längere wirkliche Lebensdauer durchschnittlich erreichen konnte, um so vortheilhafter musste es auch sein, nicht nur die Anzahl der Keimzellen zu vermehren, sondern auch die Zeit

ihrer Bildung zu verlängern; so entstand eine Verlängerung der Fortpflanzungszeit, zuerst continuirlich, dann mit Perioden. Es liegt hier nicht in meiner Absicht, im Einzelnen darzulegen, von welchen Umständen diese Verlängerung abhängig zu denken ist, ich möchte vielmehr nur betonen, dass mit der Verlängerung der Fortpflanzung auch eine Verlängerung des Lebens verbunden war, dass aber zunächst noch kein Grund vorlag, das Leben über die Fortpflanzungszeit hinaus zu verlängern, so dass also auch jetzt noch Ende der Fortpflanzungszeit und Tod nahe zusammen fallen mussten.

Eine weitere Verlängerung des Lebens konnte erst dann eintreten, wenn Brutpflege hinzutrat, deren niederste Formen wir bei solchen Thieren finden, die ihre Keimzellen nicht entleeren, wenn sie die Reife erlangt haben, sondern in sich behalten, so dass sie unter dem Schutz des mütterlichen Organismus die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen können. Damit verbindet sich dann bisweilen das Bedürfniss der Keime, einen bestimmten Ort zu erreichen, der allein ihre fernere Entwicklung sichert. So lebt das Bandwurmglied so lange bis es die Embryonen an Stellen gebracht hat, die denselben eine Möglichkeit bieten, in den Magen eines geeigneten Wirthes passiv versetzt zu werden. Erheblich aber verlängert sich die Lebensdauer erst da, wo wirkliche Brutpflege hinzukommt, und diese Verlängerung geht im Allgemeinen genau parallel der Zeit, welche die Sorge für die Brut in Anspruch nimmt. Grade in Bezug auf diesen Punkt

fehlt es zwar noch sehr an methodisch angestellten Beobachtungen, aber die Thatsache im Allgemeinen kann dennoch nicht zweifelhaft sein. Insekten, deren Fürsorge für ihre Brut mit der passenden Ablage der Eier beendet ist, leben auch nicht länger, als bis zu diesem Moment, und die Dauer ihres Imago-Lebens richtet sich dann danach, ob sie alle Eier auf einmal ablegen, oder ob dieselben periodisch reifen. Insekten dagegen, welche ihre Brut füttern, wie Bienen und Ameisen, haben eine auf Jahre ausgedehnte Dauer des Lebens.

Aber auch die Verlängerung der Fortpflanzung allein kann dieselbe bedeutende Verlängerung des Lebens mit sich bringen, wie die Bienenkönigin beweist. In allen diesen Fällen ist es leicht, sich die Selectionsprocesses vorzustellen, durch welche die Verschiebung der Lebensdauer zu Stande kam, ja man würde sie genau nachrechnen können, wären die dazu nöthigen Daten bekannt: die physiologischen Kräfte des Körpers und die Beziehungen zur Aussenwelt; also z. B. der auf bestimmte Zeit entfallende Nahrungserwerb und der Kraftaufwand, der zu seiner Herbeischaffung erforderlich, ferner die Vernichtungsziffer, d. h. die Höhe der Wahrscheinlichkeit für das einzelne Individuum, in einer gewissen Zeiteinheit einem accidentellen Tod zu verfallen; und zwar müsste diese Vernichtungsziffer sowohl für den Imago-Zustand, als für die abgelegten Eier und das Larvenstadium bekannt sein, denn je niedriger sie bei der Imago, je höher sie bei den Eiern und Larven ist, um so mehr wird es *ceteris aribus* vortheilhaft sein, wenn die Zahl der Eier, welche

die Imago liefert, vermehrt wird, wenn also eine lange andauernde Eiproduction d. h. eine Verlängerung des Imago-Lebens eingeführt wird. Allein von einer wirklichen Anwendung der Mathematik auf die Erscheinungen des Lebens sind wir auch hier noch weit entfernt, der Faktoren sind zu viele, und der Versuch ihrer exacten Bestimmung hat noch nicht einmal begonnen.

Im Princip aber wird man zugeben dürfen, dass eine Verlängerung und auch eine Verkürzung der Lebensdauer durch Selectionsprocesse möglich ist, und dass sie allein ein Verständniss der genauen Anpassung der Lebensdauer an die Lebensbedingungen ermöglicht.

Dass auch Verkürzungen der normalen Lebensdauer vorkommen, zeigen jene Fälle plötzlichen Todes nach einmaliger reichlicher Eiablage, wie sie bei Insekten vorkommen, deren nächsten Verwandten eine über mehrere Tage ausgedehnte Eiablage und also auch ein ebenso langes Imago-Leben besitzen; Beispiele derart lassen sich bei Ephemeriden und Schmetterlingen leicht beibringen, und ich habe deren früher einige¹⁾ zusammengestellt. Der Windenschwärmer fliegt wochenlang umher, um seine Eier einzeln, bald hier und bald dort abzulegen, und stirbt vermuthlich wie seine Verwandten, der Pappel- und Lindenschwärmer erst, wenn die Eier alle abgelegt sind, die er überhaupt vermöge seines Ernährungs-Zustandes zur Reife bringen kann; auch Tagfalter fliegen oft mehrere Wochen lang eierlegend umher, viele Spinner aber wie die Saturniden

1) „Dauer des Lebens“, p. 90.

und Gastropacha-Arten legen ihre Eier alle kurz hintereinander ab und sterben dann, und bei den Psychiden mit parthenogenetischer Fortpflanzung geschieht die Ausstossung der Eier unmittelbar nach dem Auschlüpfen aus der Puppe, und der Tod folgt sofort nach, so dass das ganze Imago-Leben nur ein paar Stunden währt. Es wird Niemand einfallen, diese Kürze der Lebensdauer für die ursprüngliche Einrichtung bei den Schmetterlingen zu halten, so wenig als die Flügellosigkeit dieser weiblichen Psychiden; die Verkürzung der Lebensdauer liegt hier also klar vor.

Hat man nun aber das Recht, hier von einer lethalen Wirkung der Fortpflanzung zu reden? Gewiss wird man sagen dürfen, jene Insekten sterben an Erschöpfung, ihre Lebenskräfte sind mit dieser letzten Anstrengung der Eiablage, bei Männchen der Begattung, verbraucht. Die nächste Ursache des Todes ist in der That die Fortpflanzung, die fernere und tiefere aber ist die Normirung der Lebenskräfte auf die Dauer und die Leistungen der Fortpflanzungsperiode. Dass dem so ist, zeigen am besten jene Spinnerweibchen, welche wie die Saturnien keine Nahrung im Imago-Zustand zu sich nehmen. Sie besitzen noch Mund und einen vollständigen Darm, aber keinen Rüssel mehr und sie nehmen weder einen Tropfen Wasser, noch irgend welche Nahrung zu sich; in schlafähnlichem Zustand verharren sie Tage, ja Wochen lang, bis die Begattung erfolgt ist, dann legen sie die Eier ab und sterben. Gewiss würde die Gewohnheit, nach Art der Schwärmer und Tagfalter Honig aus den Blüten zu

saugen, nicht in Wegfall gekommen sein, wenn nicht der Nahrungsvorrath, welcher vom Raupenleben her in Gestalt des Fettkörpers dem Schmetterling mitgegeben werden konnte, gerade genügt hätte, um das Leben bis zu vollendeter Eiablage zu erhalten. Der Verzicht auf Nahrungsaufnahme ist ein Beweis dafür, dass eine Dauer des Lebens über die Fortpflanzung hinaus hier nicht im Interesse der Arterhaltung lag.

Dass aber der Tod nicht nothwendig als Folge der Fortpflanzung aufzutreten braucht, beweist die bei den höheren Metazoën auftretende Involutions- oder Alters-Periode des Lebens. Ich glaube es nicht gegen mich gerichtet verstehen zu sollen, sondern gegen die bisher herrschende Meinung, wenn Götte hervorhebt, dass „die Involutionserscheinungen nicht als allgemeine Todesursache der Thiere aufgefasst werden können“, da ich ja selbst zuerst es ausgesprochen habe, „dass dem Tode durchaus nicht immer eine Involutions- oder Alters-Periode vorhergeht“¹⁾.

Zu einer eingehenden Erforschung der Ursachen, aus welchen diese Periode bei den höheren Metazoën eingeführt wurde, fehlt noch das Material, ja noch das allerroheste, denn wir wissen noch gar nicht, wo im Thierreich sie zuerst auftritt, geschweige, dass wir genauer angeben könnten, um wie viel die fortpflanzungsfähige Zeit von der Lebensdauer überragt wird, und welchen Werth diese letzte Lebensstrecke des Individuums für die Existenz der Art hat.

¹⁾ „Dauer des Lebens“, p. 28.

In dieser Richtung werden wir wohl hauptsächlich die Bedeutung der Altersperiode zu suchen haben, und beim Menschen liesse sich ja auch Manches anführen vom Nutzen, den die längere Fürsorge der Aeltern den Kindern bringt, vielleicht auch von den Vortheilen, welche die Mitwirkung älterer Individuen auf die menschliche Gesellschaft, und damit auf die Steigerung ihrer geistigen Kräfte und mittelbar auf die Erhaltung der Art ausübt. Sobald man aber einen Schritt abwärts thut, nur zu den Affen hinab, so mangeln genaue That-sachen, denn wir wissen nicht, wie alt Affen werden, noch wann ihre Fortpflanzungsperiode zu Ende ist, und werden es auch nicht sobald erfahren.

Ich breche hier meine Betrachtungen ab, mehr, als ich sie schliesse, denn es liesse sich noch Vieles sagen über die hier berührten Verhältnisse. Immerhin glaube ich einige wichtige Punkte neu beleuchtet zu haben und möchte die Resultate der Untersuchung in die folgenden kurzen Sätze zusammenfassen:

1. Der natürliche Tod kommt allein bei den vielzelligen Wesen vor, die einzelligen besitzen ihn noch nicht; der Encystirungsprocess derselben ist einem Tode in keiner Weise vergleichbar.

2. Der natürliche Tod tritt zuerst auf bei den niedersten Metazoën (Heteroplastiden) durch Normirung sämmtlicher Zellen auf eine Generation und der somatischen oder eigentlichen Körperzellen auf beschränkte Dauer; später erst, bei den höheren Metazoën wurden die somatischen Zellen

auf mehrere, ja viele Generationen normirt und das Leben verlängerte sich dem entsprechend.

3. Diese Normirung ging Hand in Hand mit der Differenzirung der Zellen des Organismus nach dem Princip der Arbeitstheilung in Fortpflanzungs- und in somatische Zellen und kam durch Selectionsprozesse zu Stande.

4. Das biogenetische Grundgesetz gilt nur für die vielzelligen Wesen, auf die einzelligen findet es keine Anwendung; und zwar beruht dies einerseits auf der Fortpflanzung durch Theilung bei den Monoplastiden (Einzelligen), andererseits auf der durch die geschlechtliche Fortpflanzung bedingten Nothwendigkeit der Beibehaltung eines einzelligen Entwicklungszustandes bei den Polyplastiden (Vielzelligen).

5. Wie der Tod selbst, so beruht auch die kürzere oder längere Dauer des Lebens lediglich auf Anpassung; der Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz, auch ist er nicht mit der Fortpflanzung nothwendig verbunden, oder gar eine nothwendige Folge derselben.

Zum Schluss mag der bisher nur zwischen den Zeilen versteckte Gedanke Ausdruck finden, dass auch umgekehrt die Fortpflanzung nicht erst mit dem Tod eingeführt wurde, dass sie vielmehr in Wahrheit eine Ureigenschaft der lebenden Materie ist, wie das Wachstum, aus welchem sie hervorging, dass ohne sie Leben so wenig als etwas Dauerndes zu denken ist, als ohne die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme und des Stoffwechsels. Das Leben ist aber ein dauerndes,

nicht ein periodisch unterbrochenes; seitdem dasselbe in niedersten Formen zuerst auf der Erde aufgetreten ist, hat es ohne Unterbrechung fortgedauert, nur seine Formen haben gewechselt, und alle Individuen aller, auch der höchsten Formen, welche heute leben, leiten sich in ununterbrochenem Zusammenhang von jenen niedersten und ersten ab; es besteht eine vollkommene Continuität des Lebens.

Druck von Issleib & Rietzschel in Gera.

DIE
CONTINUITÄT DES KEIMPLASMAS

ALS GRUNDLAGE EINER
THEORIE DER VERERBUNG.

EIN VORTRAG

VON

DR. AUGUST WEISMANN,

PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

ZWEITE AUFLAGE.

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1892.

VORWORT.

Die in der vorliegenden Schrift entwickelten Gedanken wurden zuerst in verganginem Winter in einer vor Studirenden der hiesigen Universität abgehaltenen Vorlesung ausgesprochen und bald darauf, d. h. im Februar und Anfang März, in ihrer jetzigen Form niedergeschrieben. Ich erwähne dies, weil man ohne Kenntniss dieses Umstandes vielleicht geneigt sein könnte, mir eine etwas ungleiche Berücksichtigung der neuesten Schriften über verwandte Fragen vorzuwerfen. So erhielt ich die Schrift von Oscar Hertwig: „Zur Theorie der Vererbung“, erst nach dem Niederschreiben meiner Arbeit, und ich habe desshalb weniger Bezug auf sie nehmen können, als es sonst wohl geschehen wäre. Auch der Aufsatz von Kölliker über „Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung“ erschien erst nach Vollendung meines Manuscriptes. Die sachliche Behandlung der betreffenden Fragen ist indessen durch diesen Umstand nicht berührt worden, da ich mich in dem wesentlichsten Punkt, der Bedeutung des Kerns, mit den beiden genannten Forschern in Uebereinstimmung befinde, solche Punkte aber, in denen meine Auffassung nicht mit der ihrigen zusammentrifft, durch Einschaltungen noch zur Sprache gebracht werden konnten.

Freiburg i. Br., den 16. Juni 1885.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT.

| | Seite |
|--|-------|
| Einleitung | 7 |
| I. Begriff des Keimplasmas | 18 |
| Historische Entwicklung der Ansicht von der Localisation des Keimplasmas im Kern | 21 |
| Das „Idioplasma“ Nägeli's ist nicht identisch mit meinem „Keimplasma“ | 25 |
| Eine Rückverwandlung von somatischem Idioplasma zu Keim-Idioplasma findet nicht statt | 30 |
| Bestätigung der Bedeutung der Kernsubstanz durch Re- generationsversuche von Nussbaum und Gruber an In- fusorien | 32 |
| Das Nucleoplasma verändert sich gesetzmässig während der Ontogenese | 33 |
| Die von Strasburger angenommene Identität der Tochter- kerne bei der indirekten Kerntheilung kein Postulat der Theorie Allmälige Abnahme der Complicirtheit der Kernstructur während der Ontogenese | 34 |
| Nägeli's Ansicht von den „Anlagen“ im Idioplasma | 41 |
| Wie entstehen Keimzellen aus somatischen Zellen | 44 |
| Der Begriff der „embryonalen“ Zellen im fertigen Organismus Die Wahrscheinlichkeitsrechnung spricht gegen die Rückverwand- lung somatischen Idioplasmas in Keimplasma | 47 |
| Phylogenetische Begründung der Ansicht vom Kreislauf des Idioplasmas durch Nägeli | 49 |
| Die Keimzellen sind phylogenetisch nicht am Ende der Onto- genese entstanden | 52 |
| Sie entstanden am Anfang, später aber traten Verschiebungen ein Eine Continuität der Keimzellen besteht heute meistens nicht mehr | 53 |
| Wohl aber eine Continuität des Keimplasmas | 57 |
| Strasburger's Einwurf gegen meine Annahme von der Ver- sendung des Keimplasmas auf bestimmten Wegen | 59 |
| Der Zellkörper kann unverändert bleiben bei Veränderung des Kerns | 62 |
| Denkbar, dass allen somatischen Kernen Keimplasma bei- gemengt wäre | 64 |
| | 65 |

| | Seite |
|--|------------|
| II. Die Bedeutung der Richtungskörperchen | 67 |
| Die Eizelle enthält zweierlei Idioplasma, Keimplasma und histogenes Plasma | 68 |
| Die Ausstossung der Richtungskörper bedeutet die Entfernung des histogenen Plasmas | 69 |
| Die andern Theorien über die Bedeutung der Richtungskörper | 70 |
| Vorkommen der Richtungskörper | 73 |
| Gibt es solche bei den männlichen Keimzellen. | 75 |
| Zweierlei Kernplasmen auch in der Samenzelle | 75 |
| Nachweis von Richtungskörpern bei Pflanzen | 79 |
| Morphologische Wurzel der Richtungskörper | 80 |
| III. Ueber das Wesen der Parthenogenese | 83 |
| Gleiche Vorgänge der Eireifung bei parthenogenetischer und sexueller Entwicklung | 84 |
| Der Unterschied zwischen parthenogenetischen und Sexual-eiern muss in quantitativen Verhältnissen liegen | 85 |
| Die Quantität des Keimplasmas im Eikern entscheidet. | 89 |
| Die Ausstossung der Richtungskörper beruht auf dem Gegensatz zwischen ovogenen und Keimplasma | 90 |
| Die Befruchtung wirkt nicht dynamisch | 91 |
| Ungenügende Menge von Keimplasma führt zum Stillstand der Entwicklung | 93 |
| Verhältniss des Kerns zur Zelle | 94 |
| Die Bienen bilden keinen Einwurf gegen meine Theorie | 95 |
| Strasburger's Ansicht von der Parthenogenese | 98 |
| Parthenogenese beruht nicht auf besserer Ernährung. | 101 |
| Die indirekten Ursachen der geschlechtlichen oder parthenogenetischen Fortpflanzung. | 102 |
| Die direkten Ursachen | 105 |
| Erklärung der Bildung von Nährzellen | 106 |
| Identität des Keimplasmas in weiblichen und männlichen Keimzellen | 111 |
| Nachschrift | 112 |





EINLEITUNG.

Wenn wir sehen, wie bei den höheren Organismen sich die kleinsten Einzelheiten des Baues, der körperlichen und geistigen Anlagen von der einen auf die andere Generation vererben, wenn wir bei allen Thier- und Pflanzenarten die tausenderlei charakteristischen Bauverhältnisse unverändert durch lange Generationsreihen hindurch sich fortsetzen, ja sie in manchen Fällen durch eine ganze geologische Periode hindurch unverändert fortbestehen sehen, so fragen wir wohl mit Recht nach den Ursachen einer so auffallenden Erscheinung, wir fragen, wie Solches möglich ist, wodurch das Individuum im Stande ist, seinen eignen Bau mit solcher Genauigkeit auf die Nachkommen zu übertragen. Und wenn die nächste Antwort darauf lautet: eine Zelle aus den Millionen der verschiedenartigst differenzirten Zellen, welche den Körper zusammensetzen, sondert sich als Fortpflanzungszelle ab, löst sich vom Organismus los und besitzt die Fähigkeit, alle Eigenthümlichkeiten des gesammten Körpers in dem neuen Individuum wieder erstehen zu lassen, welches durch Zelltheilung und complicirteste Differenzirung aus ihr hervorwächst, so folgt die präcisere Frage: wie kommt die einzelne Zelle dazu, das Ganze mit „Portrait-Aehnlichkeit“ reproduciren zu können?

Die Antwort ist schwer, und manche Versuche, das Räthsel zu lösen, sind gemacht worden; keiner aber hat die

Lösung gebracht oder kann auch nur als der Anfang einer Lösung, als die sichere Basis betrachtet werden, auf welcher der Zukunft die vollständige Lösung gelingen muss. Weder Häckel's¹⁾ Perigenesis der Plastidule, noch Darwin's²⁾ Pangenesis kann als eine solche angesehen werden. Die erstere beschäftigt sich eigentlich überhaupt nicht mit dem Theil des Problems, welches hier in den Vordergrund gestellt ist, mit der Erklärung der Thatsache, dass die Vererbungstendenzen sich in einzelnen Zellen zusammenfinden, sondern mehr mit der Frage, in welcher Form man sich die Uebertragung einer bestimmten Entwicklungsrichtung in die Fortpflanzungszelle und von dieser weiter auf den daraus hervorgehenden Organismus zu denken habe. Ebenso auch His³⁾, der die Vererbung mit Häckel als eine Uebertragung bestimmter Bewegungsvorgänge ansieht. Darwin's Hypothese dagegen nimmt allerdings gerade das Grundproblem in Angriff, begnügt sich aber damit, eine gewissermaassen „provisorische“, d. h. eine rein formale Lösung desselben zu geben, die ausgesprochenermaassen gar nicht den Anspruch macht, die wirklichen Vorgänge aufzudecken, vielmehr nur den, alle Erscheinungen der Vererbung von einem Gesichtspunkt zu übersehen. Dieses Ziel hat sie erreicht, und ich glaube, sie hat unbewusst noch mehr geleistet, indem die consequente Durchführung ihres Principes gezeigt hat, dass die wirklichen Ursachen der Vererbung nicht in einer „Keimchenbildung“ von Seiten der Körperzellen, oder in irgendwie verwandten Vorgängen liegen können. Die Unwahrscheinlichkeiten, zu welchen jede solche Theorie führen muss, sind so gross, dass wir mit Bestimmtheit sagen können: so kann es nicht sein. Auch der durchdachte und geistreiche Versuch von Brooks⁴⁾,

1) Häckel, „Ueber die Wellenzugung der Lebenstheilchen etc.“ Berlin 1876.

2) Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen etc.“ Bd. II. Stuttgart 1873.

3) His, „Unsre Körperform etc.“ Leipzig 1875.

4) Brooks, „The law of heredity“. Baltimore 1883.

die Pangenesis-Theorie umzugestalten, kann doch auch dem Vorwurf nicht entgehen, dass er mit Möglichkeiten operirt, die man wohl sicher als Unwahrscheinlichkeiten bezeichnen darf. Wenn ich aber auch der Ansicht bin, dass die ganze Grundlage der Pangenesis-Theorie, mag sie wie immer umgestaltet werden, aufgegeben werden muss, so halte ich dennoch ihre Aufstellung für ein Verdienst, für einen jener Umwege, welche die Wissenschaft machen musste, um zur Wahrheit zu gelangen. Sie ist das letzte Aufleuchten jener ältesten Vererbungstheorie des Demokrit, nach welcher der Same von den sämtlichen Theilen der Körper beider Zeugenden ausgeschieden und belebt wird durch eine körperliche Kraft, nach welcher der Same jedes Körpertheils diesen Theil wiedererzeugt¹⁾.

Wenn es nun aber nach unsern heutigen physiologischen und morphologischen Vorstellungen undenkbar ist, dass von jeder Zelle des Organismus „Keimchen“ abgegeben werden, die sich zu jeder Zeit überall im Körper finden, sich in den Geschlechtszellen ansammeln, und die nun die Fähigkeit besitzen, in bestimmter Reihenfolge wieder zu den verschiedenen Zellen des Organismus zu werden, so dass jede Geschlechtszelle ein Abbild des elterlichen Körpers zu liefern im Stande ist, so fragt es sich, in welcher andrer Weise man eine Grundlage für die Begreiflichkeit der Vererbung schaffen kann. Ich habe es hier nicht mit der ganzen Vererbungs-

¹⁾ Die Galton'schen Transfusions-Versuche an Kaninchen haben inzwischen den förmlichen Beweis geliefert, dass Darwin's Keimchen nicht in Wirklichkeit existiren. Roth meint zwar, dass Darwin ja nie behauptet habe, dass seine „Keimchen die Blutbahn benutzen“, allein es lässt sich einerseits nicht absehen, warum — da sie ja doch fortwährend durch den Körper kreisen sollen — sie die günstige Gelegenheit der Blutbahn nicht benutzen sollten, und andererseits lässt sich auch nicht einsehen, wie sie es anfangen sollten, um die Blutbahn zu vermeiden. Darwin hat sehr weise gehandelt, wenn er sich auf nähere Einzelheiten über die Bahnen, in welchen seine Keimchen kreisen, gar nicht einliess. Er gab seine Hypothese als ein formales Erklärungsprincip, nicht als ein reales.

frage zu thun, sondern immer nur mit der einen, aber fundamentalen Frage: wie kommt eine einzelne Zelle des Körpers dazu, die sämtlichen Vererbungstendenzen des gesamten Organismus in sich zu vereinigen? Die weitere Frage, durch welche Kräfte, welchen Mechanismus diese Tendenzen beim Aufbau des neuen Organismus zur Entfaltung kommen, lasse ich hier ganz aus dem Spiel. Aus diesem Grunde sehe ich auch zunächst noch ganz von den Ansichten Nägeli's ab, die in letzter Beziehung ohne Zweifel eine hohe Bedeutung beanspruchen können, während sie jene Fundamentalfrage nur leicht berühren, wie später zu zeigen sein wird.

Wenn es nun nicht möglich ist, dass die Keimzelle gewissermaassen ein „Extract des ganzen Körpers ist“, dass die sämtlichen Zellen des Organismus Theilchen den Keimzellen zusenden, durch die dieselben ihre Vererbungskraft erlangen, so gibt es, wie mir scheint, überhaupt nur noch zwei physiologisch denkbare Möglichkeiten, wie Keimzellen von solchen Eigenschaften, wie wir sie an ihnen kennen, entstehen könnten; entweder die Substanz der elterlichen Keimzelle besitzt die Fähigkeit, einen Kreislauf von Veränderungen durchzumachen, welche durch den Aufbau des neuen Individuums hindurch wieder zu identischen Keimzellen führt, oder die Keimzellen entstehen in ihrer wesentlichen und bestimmenden Substanz überhaupt nicht aus dem Körper des Individuums, sondern direkt aus der elterlichen Keimzelle.

Ich halte die letztere Ansicht für die richtige, habe sie seit einer Reihe von Jahren aufgestellt und in verschiedenen Schriften zu vertheidigen und weiter zu führen versucht; ich möchte sie als die Theorie von der „Continuität des Keimplasmas“ bezeichnen, da sie auf der Vorstellung beruht, dass die Vererbung dadurch zu Stande kommt, dass ein Stoff von bestimmter chemischer und besonders molekularer Beschaffenheit von einer Generation auf die andere sich überträgt. Ich nannte diesen Stoff „Keimplasma“, schrieb

ihm eine überaus complicirte feinste Structur zu als Ursache seiner Fähigkeit, sich zu einem complicirten Organismus zu entwickeln, und suchte die Vererbung dadurch zu erklären, dass bei jeder Ontogenese ein Theil des specifischen „Keimplasmas“, welches die elterliche Eizelle enthält, nicht verbraucht wird beim Aufbau des kindlichen Organismus, sondern unverändert reservirt bleibt für die Bildung der Keimzellen der folgenden Generation.

Es ist klar, dass diese Vorstellung von der Entstehung der Keimzellen die Erscheinung der Vererbung sehr einfach insoweit erklärt, als sie dieselbe auf Wachsthum zurückführt, auf die Grunderscheinung alles Lebens, auf die Assimilation. Sobald die Keimzellen der aufeinander folgenden Generationen in direkter unmittelbarer Continuität stehen, also gewissermaassen nur verschiedene Stücke derselben Substanz sind, müssen oder können sie auch dieselbe Molekularstructur besitzen und werden deshalb unter bestimmten Entwicklungsbedingungen auch genau dieselben Stadien durchlaufen, dasselbe Endprodukt liefern müssen. Die Annahme einer Continuität des Keimplasmas, indem sie einen identischen Ausgangspunkt für die aus einander hervorgehenden Generationen herstellt, erklärt somit, warum aus ihnen allen ein identisches Produkt hervorgeht, mit andern Worten, sie erklärt die Vererbung bis zu dem Räthsel der Assimilation und der unmittelbar bewirkenden Ursachen der Ontogenese herab, sie schafft also den Boden, von welchem aus die Erklärung dieser Erscheinungen in Angriff genommen werden kann.

Allerdings stellen sich aber dieser Theorie auch Schwierigkeiten in den Weg, insofern sie nämlich nicht im Stande zu sein scheint, einer gewissen Klasse von Erscheinungen gerecht zu werden: der Vererbung der sog. erworbenen Abänderungen. Ich habe deshalb gleich in meiner ersten Schrift über Vererbung¹⁾ diesen Punkt speciell ins Auge gefasst und glaube wenigstens so viel gezeigt zu haben, dass die bis dahin

¹⁾ Aufsatz II.

allgemein angenommene Vererbung „erworbener“ Charaktere nichts weniger als erwiesen ist, dass ganze grosse Klassen von Thatsachen, die man so gedeutet hat, ebenso gut anders gedeutet werden können und in vielen Fällen müssen, und dass keine Thatsache — bisher wenigstens — bekannt geworden ist, die in unlöslichem Widerspruch mit der Annahme einer Continuität des Keimplasmas stünde. Ich sehe auch heute noch keinen Grund, von dieser Meinung abzuweichen, und habe keinen Einwurf kennen gelernt, den ich für stichhaltig ansehen müsste.

E. Roth¹⁾ hat mir entgegengehalten, dass „auf dem Gebiet der Pathologie uns auf Schritt und Tritt die Thatsache entgegentrete, dass erworbene locale Krankheiten als Dispositionen auf die Nachkommen vererbt werden können“; allein alle derartigen Fälle leiden an dem schweren Mangel, dass eben gerade der Punkt, auf welchen es in erster Linie ankommt, nicht erweisbar ist — die Annahme nämlich, dass in dem betreffenden Fall wirklich eine „erworbene“ Anlage vorliegt. Es ist zwar nicht meine Absicht, hier näher auf die Frage der „erworbenen“ Charaktere einzugehen, ich hoffe dies später in ausführlicher Weise thun zu können, aber darauf möchte ich doch hinweisen, dass man sich vor Allem klar machen muss, was eigentlich der Ausdruck „erworbener Charakter“ bedeutet. Ein Organismus kann Nichts erwerben, als wozu die Disposition schon in ihm liegt; erworbene Charaktere sind also nichts Anderes, als locale oder auch allgemeine Variationen, die durch bestimmte äussere Einflüsse erzeugt sind. Wenn durch lange fortgesetztes Hantiren mit dem Gewehr der sog. „Exercierknochen“ entsteht, so beruht dies doch darauf, dass dieser wie jeder Knochen die Prädisposition in sich trägt, auf bestimmte mechanische Reize mit Wachstum in bestimmter Richtung und bestimmtem Maasse zu antworten; die Prädisposition zum Exercierknochen ist

¹⁾ E. Roth, „Die Thatsachen der Vererbung“. 2. Aufl. Berlin 1885. p. 14.

also vorhanden, sonst könnte er sich nicht bilden, und genau ebenso ist es mit allen andern „erworbenen Eigenschaften“. Es kann Nichts an einem Organismus entstehen, was nicht als Disposition in ihm vorhanden gewesen wäre, denn jede „erworbene“ Eigenschaft ist Nichts als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten Reiz. Es ist mir deshalb auch niemals eingefallen, die Vererbung von Prädispositionen zu leugnen, wie E. Roth zu glauben scheint. Ich gebe vollkommen zu, dass z. B. die Prädisposition zum Exercierknochen verschieden gross ist, und dass eine grosse Prädisposition vom Vater auf den Sohn vererbt werden kann, einfach als eine empfindlichere Constitution des Knochengewebes; aber ich bestreite, dass der Sohn einen Exercierknochen bekommt, ohne exerciert zu haben, oder dass er ihn auch nur leichter durch Exercieren bekommt, als der Vater, deshalb, weil dieser ihn durch Exercieren zuerst „erworben“ hat. Ich glaube, dass dies ebenso wenig der Fall sein kann, als dass das Blatt einer Eiche eine Galle erzeugt, ohne von einer Gallwespe angestochen zu sein, obwohl doch schon Tausende von Eichen-Generationen von Gallwespen angestochen wurden und diese Eigenschaft, Gallen zu produciren, „erworben“ haben. Ich bin auch weit entfernt zu behaupten, dass das Keimplasma, welches meiner Ansicht nach als Träger der Vererbung von einer Generation auf die andere übergeht, absolut unveränderlich wäre, oder gänzlich unempfindlich gegen die Einflüsse, welche von dem Organismus ausgehen, in dem es sich zu Keimzellen ausgestaltet. Ich habe vielmehr zugegeben, dass ein verändernder Einfluss der Organismen auf ihre Keimzellen denkbar, ja bis zu einem gewissen Grad sogar unvermeidlich ist. Ernährung und Wachsthum des Individuums werden gewiss einen Einfluss auf die in ihm enthaltenen Keime ausüben, aber erstens einen ungemein geringen und zweitens nicht in der Weise, wie man es sich gewöhnlich denkt. Eine „Wachstumsänderung an der Peripherie“, z. B. der Exercierknochen, wird niemals eine solche Aenderung in der Molekularstructure des Keimplasmas hervorrufen, dass

die Disposition zum Exerzierknochen sich erhöhte, dass also der Sohn eine erhöhte Empfindlichkeit seiner Knochen, oder gar des betreffenden einen Knochens ererbte, sondern so, dass die Keimzelle etwaige, durch die „Wachstumsänderung an der Peripherie“ hervorgerufene Ernährungsänderungen mit irgend einer Aenderung in der Grösse, Zahl oder vielleicht auch Anordnung ihrer Molekular-Elemente beantwortete. Ob das Letztere überhaupt der Fall sein kann, lässt sich heute noch mit Recht anzweifeln, jedenfalls aber — wenn es sein kann — hat die Qualität der Veränderung des Keimplasmas Nichts zu thun mit der Qualität des „erworbenen Charakters“, sondern nur mit dessen Beeinflussung der allgemeinen Ernährungsverhältnisse. Im Fall des Exerzierknochens würde z. B. die allgemeine Ernährungsänderung gleich Null sein; wäre aber der betreffende Knochenauswuchs im Stande, die Grösse eines Carcinoms zu erreichen, so wäre eine Störung der Allgemeinernährung des Körpers und möglicherweise auch ein Einfluss auf die Keimzellen denkbar. Dass aber auch dann dieser Einfluss ausserordentlich gering sein muss, ja, dass er möglicherweise die Molekularstruktur des Keimplasmas gar nicht berührt, das zeigt uns eben die ungemeine Strenge der Vererbung und das Experiment an Pflanzen, welche nach Nägeli Generationen hindurch stark veränderten Ernährungsbedingungen unterworfen werden können, ohne doch irgend eine sichtbare, erbliche Veränderung zu erleiden. Es ist also bis jetzt noch nicht einmal erwiesen, dass Ernährungsänderungen auch Aenderungen in der Molekularstruktur¹⁾ des Keimplasmas erzeugen können, geschweige denn, dass irgendwie auch nur wahrscheinlich gemacht werden könnte, dass „erworbene“ Abänderungen, die keinen Einfluss auf die Allgemeinernährung haben, sich in den Keimzellen geltend machen könnten. Wenn man aber erwägt, dass jede

¹⁾ Ich lasse diesen Ausdruck stehen, obgleich ich heute dafür lieber einfach „Zusammensetzung“, oder auch „Architektur“ des Keimplasmas sagen würde. W. 1892.

sog. „Disposition“ eines Organismus, d. h. also jede Fähigkeit desselben oder eines seiner Theile, auf bestimmte Reize in bestimmter Weise zu antworten, angeboren sein muss, und weiter, dass jede „erworbene“ Eigenschaft nur eben die Reaction eines irgendwie disponirten Theils auf eine äussere Einwirkung sein kann, so wird man zugeben, dass von dem, was eine „erworbene“ Eigenschaft entstehen lässt, nur das vererbt werden kann, was vorher schon da war, nämlich die Disposition dazu; dass diese aber aus dem Keim hervorgeht und es somit für die folgende Generation ganz gleichgültig ist, ob die Disposition zur Entfaltung kommt oder nicht. Die Continuität des Keimplasmas genügt vollkommen zur Erklärung dieser Erscheinung.

Ich glaube deshalb nicht, dass von Seiten der thatsächlich beobachteten Vererbungserscheinungen meiner Hypothese ein begründeter Einwurf gemacht werden kann. Nimmt man sie an, so erscheint dadurch Manches in anderem Licht als unter der bisherigen Voraussetzung, der Organismus erzeuge die Keimzellen stets wieder von Neuem und allein aus sich selbst heraus. Die Keimzellen erscheinen jetzt nicht mehr als das Produkt des Körpers, wenigstens nicht in ihrem wesentlichsten Theil, dem specifischen Keimplasma, sie erscheinen vielmehr als etwas der Gesammtheit der Körperzellen Gegenüberzustellendes, und die Keimzellen aufeinander folgender Generationen verhalten sich ähnlich, wie eine Generationsfolge von Einzelligen, welche durch fortgesetzte Zweitheilung auseinander hervorgehen. Allerdings gehen die Generationen der Keimzellen meistens nicht schon als vollständige Zellen auseinander hervor, sondern nur als minimale Theilchen von Keimplasma, aber dieses bildet eben doch die Grundlage der Keimzellen der folgenden Generation, das Bestimmende, welches denselben ihren specifischen Charakter aufdrückt. Schon vor mir haben G. Jäger¹⁾, Rauber und M. Nuss-

¹⁾ Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie“. Leipzig 1878. Bd. II.

baum¹⁾ Gedanken über Vererbung geäußert, die den meinigen sehr nahe stehen. Sie gingen von der Vorstellung aus, dass ein direkter Zusammenhang zwischen den Keimzellen aufeinander folgender Generationen bestehen müsste, und suchten diesen durch die Annahme herzustellen, dass die kindlichen Keimzellen sich schon gleich zu Beginn der Embryonalentwicklung oder doch jedenfalls noch vor jeder histologischen Differenzirung von der elterlichen Keimzelle ablösen. In dieser Form aber lässt sich die Ansicht nicht halten, sie widerspricht zahlreichen Thatsachen; eine Continuität der Keimzellen findet heute nur noch in den allerseltensten Fällen statt, das hindert aber nicht, eine Continuität des Keimplasmas anzunehmen, und für eine solche lassen sich noch weitere und gewichtige Belege beibringen. Ich will versuchen, die soeben in kurzer Zusammenfassung gegebene Theorie in Folgendem weiter zu führen, sie gegen Einwände zu vertheidigen, welche ihr gemacht sind, und neue Folgerungen aus ihr zu ziehen, welche vielleicht im Stande sind, bekannte, aber unverstandene Thatsachen unserer Erkenntniss näher zu bringen. Jedenfalls — so scheint es mir — verdient diese Theorie von der Continuität des Keimplasmas nach allen Richtungen verfolgt und durchgedacht zu werden, denn sie ist die einfachste und nächstliegende, und man wird erst dann berechtigt sein, sie zu verlassen und zu einer complicirteren zu greifen, wenn ihre Unhaltbarkeit sich erwiesen haben sollte. Sie setzt Nichts voraus als Vorgänge, die, wie die Assimilation oder die Entwicklung gleicher Organismen aus gleichen Keimen, sich zwar noch nicht verstehen, wohl aber täglich beobachten lassen, während jede andere Vererbungstheorie Hypothesen zu Grunde legen muss, die unbeweisbar sind. Es könnte nun freilich trotzdem sein, dass eine Continuität des Keimplasmas nicht in der Weise vorhanden ist, wie ich es mir vorstelle, denn Niemand kann

¹⁾ M. Nussbaum, „Die Differenzirung des Geschlechts im Thierreich“. Arch. f. mikros. Anat., Bd. XVIII, 1880.

heute schon sagen, ob alle bekannten Thatsachen mit ihr stimmen und in ihr ihre Erklärung finden. Auch bringt ja die rastlose Forschung jeden Tag neue Thatsachen, und ich bin weit entfernt zu behaupten, dass diese nicht eine Widerlegung meiner Anschauung enthalten könnten. Sollte aber auch diese Theorie später wieder verlassen werden müssen, so scheint sie mir doch für jetzt als ein nothwendiger Durchgangspunkt unserer Erkenntniss, sie musste aufgestellt und sie muss durchgearbeitet werden, mag die Zukunft sie nun als richtig oder als falsch erweisen. In diesem Sinne habe ich die folgenden Erwägungen angestellt, und in diesem möchte ich, dass sie gelesen würden.



I. DAS „KEIMPLASMA“.

Zunächst wäre der Begriff des „Keimplasmas“ genauer zu präcisiren.

Ich habe in meinen bisherigen Schriften, die dieses Thema berührten, nur einfach von „Keimplasma“ gesprochen, ohne mich näher darüber auszulassen, in welchem Theil der Zelle dieser Träger der specifischen Natur der Art und des Individuums zu suchen sei. Einestheils genügte dies für den beabsichtigten Gedankengang, andernteils schienen mir zu einer genaueren Präcisirung die bekannten Thatsachen noch zu unvollständig. Ich stellte mir unter Keimplasma diejenige Parthie einer Keimzelle vor, deren chemisch-physikalische Beschaffenheit einschliesslich ihrer Molekularstructur ihr die Fähigkeit verleiht, unter bestimmten Verhältnissen zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden, also eine solche Substanz, wie sie Nägeli¹⁾ kurze Zeit darauf als Idioplasma bezeichnete und in bewunderungswürdiger Weise dem Verständniss näher zu bringen suchte. Wohl hätte man damals schon mit einiger Wahrscheinlichkeit in der organisirten Kernsubstanz den Träger der Vererbungerscheinungen vermuthen können, aber

¹⁾ Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München und Leipzig 1884.

irgend welche Sicherheit darüber fehlte doch noch. O. Hertwig¹⁾ und Fol²⁾ hatten gezeigt, dass der Befruchtungsprocess mit einer Kerncopulation einhergeht, und Hertwig hatte sogar schon bestimmt ausgesprochen, „die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne“, allein die Mitwirkung des Zellkörpers der beiden Keimzellen war doch um so weniger ganz auszuschliessen, als in allen den beobachteten Fällen die Samenzelle sehr klein und in der Form eines Spermatozoons gestaltet war, so dass sich nicht bestimmt erkennen liess, wieviel von ihrem Zellkörper mit dem weiblichen Eikörper verschmilzt, und in welcher Weise dies geschieht. Ohnehin war es ja längere Zeit hindurch sehr zweifelhaft, ob die Spermatozoen überhaupt ächte Kernsubstanz enthalten, und Fol sah sich deshalb noch 1879 zu dem Schluss gedrängt, dass dieselben nur aus Zellsbstanz mit Ausschluss von Kernsubstanz bestünden. Im nächsten Jahr folgten dann meine Angaben über die Samenzellen der Daphniden, welche wohl geeignet gewesen wären, jeden Zweifel an der Zellennatur und dem Besitz eines völlig normalen Kerns der Samenkörper zu beseitigen, hätte man ihnen von Seiten der Samen-Histologen einige Aufmerksamkeit geschenkt³⁾.

In demselben Jahr 1880 fasste Balfour die Thatsachen folgendermaassen zusammen: „Der Befruchtungsakt lässt sich also darstellen als eine Verschmelzung des Eies und des Spermatozoons, und der wichtigste Zug an diesem Akte

1) O. Hertwig, „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“. Leipzig 1876.

2) Fol, „Recherches sur la fécondation etc.“ Genève 1879.

3) Wie schon früher, so auch in seiner neuesten Publikation erklärt Kölliker die „Samenfäden“ für blosse Kerne. Zugleich erkennt er aber auch die Existenz von Samenzellen bei gewissen Arten an. Die Beweise für die erstere Behauptung müssten indessen wohl erheblich stärkere sein, sollten sie genügen, um eine in sich so unwahrscheinliche Hypothese zu stützen, wie die ist, dass der morphologische Werth der Befruchtungselemente ein verschiedener sein könne; vergl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

scheint die Vereinigung eines männlichen und eines weiblichen Kernes zu sein“¹⁾).

Allerdings hatte Calberla an dem Ei der Neunaugen direkt gesehen, dass der Schwanz des Spermatozoons nicht mit in das Ei eindringt, sondern im Mikropylkanal der Eihaut stecken bleibt; allein der Kopf und „ein Theil des Mittelstücks“, welche die Befruchtung bewirken, enthalten jedenfalls doch nicht blos Kernsubstanz, sondern auch etwas vom Zellkörper, und wenn die Menge von Zellsubstanz, welche damit ins Ei gelangt, auch sehr gering sein musste, so konnte sie doch zur Uebertragung der Vererbungstendenzen vollkommen genügen. Denn mit vollem Recht haben später Nägeli und Pflüger geltend gemacht, dass die Menge dieser Vererbungssubstanz sehr klein sein muss, weil die gleich starke Vererbung vom Vater wie von der Mutter aus zu der Annahme zwingen, dass sie nahezu gleich ist bei der weiblichen und männlichen Keimzelle.

Ich selbst war — ohne mich übrigens öffentlich darüber auszusprechen — besonders desshalb geneigt, auch der Zellsubstanz eine grössere Bedeutung beim Befruchtungsprocess zuzuschreiben, weil mich meine Untersuchungen an Daphniden gelehrt hatten, dass eine Thierart grosse Samenzellen mit mächtigem Zellkörper hervorbringt, sobald die Oekonomie ihres Organismus dies erlaubt. Alle Daphniden mit innerer Befruchtung, deren Samenzellen unmittelbar auf das zu befruchtende Ei entleert werden, bringen solche grosse Samenzellen in geringer Zahl hervor (Sida, Polyphemus, Bythotrephes), während alle Arten mit äusserer Befruchtung (Daphninae, Lynceinae) sehr kleine Samenzellen besitzen, dafür aber ungeheure Massen davon produciren, so dass dadurch die geringe Aussicht der einzelnen Zelle, ein Ei zu erreichen, ausgeglichen wird. Es werden also um so mehr Samenzellen hervor gebracht, je geringer die Aussicht der einzelnen Zelle ist, das

¹⁾ Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsch von Vetter, Bd. I, p. 81.

Ziel, die Eizelle, zu erreichen, und die Folge der Vermehrung der Samenzelle ist ihre Verkleinerung. Warum aber mussten die Samenzellen der Arten mit sicherer Befruchtung so gross bleiben, oder es werden? Der Gedanke, dass irgend ein Vortheil dadurch erreicht werde, der bei den andern aufgegeben werden musste, lag nahe, wenn ein solcher auch möglicherweise nur in einer grösseren Begünstigung der Entwicklung des befruchteten Eies, nicht in einer Vermehrung der eigentlich befruchtenden Substanz vermuthet werden konnte. Jetzt wird man freilich geneigt sein, diesen Vortheil in noch mehr secundären Verhältnissen zu erblicken, allein damals war man durch die vorliegenden Thatsachen noch nicht berechtigt, die Befruchtung nur als Kerncopulation zu bezeichnen, und M. Nussbaum¹⁾ gab ganz richtig den Stand unsres Wissens wieder, wenn er den Befruchtungsakt „in der Vereinigung der identischen Theile zweier homologer Zellen“ erblickte.

Die erste Thatsache, welche bestimmt darauf hinwies, dass der Zellkörper der Keimzellen keinen Antheil an der Uebertragung der Vererbungstendenzen hat, war die von Pflüger gemachte Entdeckung der „Isotropie“ des Eies. Pflüger zeigte, dass die ersten Furchungserscheinungen an verschiedenen Theilen des Eikörpers hervorgerufen werden können, wenn man das Ei dauernd aus seiner natürlichen Lage bringt. Es war damit der wichtige Beweis geliefert, dass der Zellkörper des Eies aus gleichartigen Theilen besteht, dass nicht bestimmte Theile oder Organe des Embryos in bestimmten Theilen des Eikörpers potentia enthalten sind, so dass sie nur aus dieser und nicht aus irgend einer andern Portion des Eies hervorgehen könnten. Pflüger irrte nun allerdings in der weiteren Deutung dieses Ergebnisses, wenn er daraus schloss, dass „das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres“ besitze, und dass es nur die Wiederkehr „derselben äusseren Bedingungen“ sei, welche es mit sich bringe, „dass aus dem

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, p. 182, 1884.

Keime immer dasselbe entsteht“. Es war zunächst die Schwerkraft, deren Einfluss er für den Aufbau des Embryos für bestimmend hielt; er übersah, dass die Thatsache der Isotropie nur auf den Eikörper bezogen werden durfte, dass aber ausser dem Zellkörper des Eies noch der Zellkern da ist. Die Möglichkeit eines entscheidenden Einflusses des Zellkerns war ausser Acht geblieben. Erst Born¹⁾ wies nach, dass bei Eiern, die sich in Zwangslage befinden, eine Verlagerung des Kerns eintritt und deutete darauf hin, dass im Kern das richtende und in erster Linie bestimmende Princip für die Embryonalbildung liegen müsse, und Roux²⁾ zeigte, dass auch bei Aufhebung der Wirkung der Schwere die Entwicklung völlig normal verläuft und schloss daraus, dass das „befruchtete Ei alle zur normalen Entwicklung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt“. O. Hertwig³⁾ endlich stellte durch Beobachtungen an Seeigel-Eiern fest, dass bei diesen die Schwerkraft gar keine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt, dass aber die Stellung der ersten Kernspindel darüber entscheidet, „in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebene halbirt wird“. Damit war freilich immer noch nicht erwiesen, dass die Befruchtung lediglich eine Kerncopulation sei.

Einen weiteren und bedeutenden Schritt vorwärts führten erst die Beobachtungen E. van Beneden's⁴⁾ über die Befruchtung von *Ascaris megalocephala*. Auch sie schlossen zwar nicht, ebenso wenig wie die kurz vorhergegangenen Untersuchungen Nussbaum's⁵⁾ über dasselbe Object, eine Antheilnahme des Zellkörpers der Samenzelle an dem eigentlichen

1) Born, „Biol. Untersuch.“ I, Arch. mikr. Anat., Bd. 24.

2) Roux, „Beiträge z. Entwicklungsmech. des Embryo“. 1884.

3) O. Hertwig, „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft“ etc.? Jena 1884.

4) E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf“, etc. 1883.

5) M. Nussbaum, „Ueber die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung“. Arch. mikr. Anat. 1884.

Befruchtungsvorgang geradezu aus, aber die Thatsache, dass die Kerne von Ei- und Samenzelle nicht etwa regellos mit einander verschmelzen, sondern dass ihre Kernschleifen sich zu zwei und zwei regelmässig einander gegenüberlagern und so einen neuen Kern, den Furchungskern, bilden, gaben doch einen weiteren deutlichen Hinweis darauf, dass die organisirte Kernsubstanz der alleinige Träger der Vererbungstendenzen ist, dass also in der That die Befruchtung auf einer Kernverbindung beruhe. Van Beneden selbst zog freilich diese Consequenzen nicht; er war beherrscht von der Idee, dass die Befruchtung auf der Vereinigung zweier sexuell differenzirter Kerne, oder vielmehr Halbkerne beruhe, des Pronucleus femelle und des Pronucleus mâle, dass auf diese Weise erst ein wirklicher, voller Ganzkern entstehe, der nun natürlich zwitteriger Natur sein musste, und dass im Verlauf der weiteren Ontogenese das Wesentliche darin bestehe, dass bei jeder weiteren Kern- und Zelltheilung sich diese zwitterige Natur des Kerns erhalte durch Theilung der Kernschleifen des Mutterkerns in der Längsrichtung, also durch gleichmässige Vertheilung der männlichen und weiblichen Kernschleifen auf die beiden Tochterkerne. Van Beneden hat aber unzweifelhaft das grosse Verdienst, die thatsächliche Basis geliefert zu haben, auf welcher sich eine wissenschaftliche Theorie der Vererbung aufbauen liess; man brauchte blos anstatt männlicher und weiblicher Vorkern zu sagen: Kernsubstanz des mütterlichen und des väterlichen Individuums, so war die richtige Basis für ein weiteres Vordringen gefunden. Diesen Schritt that Strasburger, indem er zugleich einen Fall nachwies, in welchem nur der Kern der männlichen Keimzelle bis zur Eizelle gelangt, nicht aber auch ihr Zellkörper. Es glückte ihm, den lange Zeit räthselhaft gebliebenen Befruchtungsprocess der Phanerogamen aufzuklären und nachzuweisen, dass der Kern der Samenzelle (des Pollenschlauchs) in den „Embryosack“ eindringt, um sich dort mit dem Kern der Eizelle zu conjugiren; er gewann aber zugleich die Ueberzeugung, dass der Zellkörper der Samen-

zelle nicht in den „Embryosack“ mit überwandert, so dass also die Befruchtung hier wirklich nur auf Kerncopulation beruhen kann¹⁾.

Somit kann also nur die Kernsubstanz Träger der Vererbungstendenzen sein, und die von van Beneden bei *Ascaris* gefundenen Thatsachen machen es sehr anschaulich, wie diese Kernsubstanz nicht nur die Wachsthumstendenzen der Eltern, sondern zugleich die einer überaus grossen Zahl von Vorfahren mit enthalten können. Jeder der beiden Kerne, welche sich bei der Befruchtung vereinigen, muss das Keim-Nucleoplasma der beiden Eltern mit enthalten, von welchen diese Generation abstammt, dieses aber enthielt und enthält noch das Nucleoplasma der grosselterlichen Keimzellen, sowie das der Urgrosseltern und so fort. Und zwar muss das Nucleoplasma der verschiedenen Generationen nach Maassgabe ihrer zeitlichen Entfernung in immer geringerem Verhältniss darin enthalten sein nach derselben Rechnung, welche die Züchter bisher bei der Kreuzung von Rassen anwandten, um den Bruchtheil edeln „Blutes“ zu bestimmen, der in irgend einem Nachkommen enthalten sei; während das Keimplasma des Vaters oder der Mutter die Hälfte des kindlichen Keimzellkerns ausmacht, beträgt das des Grossvaters darin nur $\frac{1}{4}$, das der zehnten Generation rückwärts nur $\frac{1}{1024}$ u. s. w.²⁾. Dennoch kann letzteres sich bei dem Aufbau des kindlichen Organismus noch recht wohl geltend machen, ja die Erscheinungen des Rückschlags beweisen, dass das Keimplasma von Vorfahren, die Tausende von Generationen zurückliegen,

¹⁾ Eduard Strasburger, „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung“. Jena 1884.

²⁾ Diese Rechnungsweise, so allgemein sie auch angenommen wird, ist nicht richtig, wie besonders aus dem letzten dieser Aufsätze hervorgehen wird; die Vererbungssubstanz der Eltern ist allerdings zu gleichen Theilen in der Eizelle des Kindes enthalten, nicht aber diejenigen der weiter zurückliegenden Vorfahren. Für die hier angestellten Betrachtungen ist dies aber ohne Bedeutung. W. 1892.

sich gelegentlich wieder geltend machen kann, indem plötzlich längst verlorene Charaktere wieder zu Tage kommen. Wenn wir auch noch nicht genauer zu sagen im Stande sind, durch welche Einzelvorgänge dies geschieht und unter welchen Umständen es geschehen muss, so sehen wir doch jetzt wenigstens im Allgemeinen ein, wie es überhaupt möglich ist, da ja auch eine sehr geringe Menge eines specifischen Keimplasmas die bestimmte Tendenz zum Aufbau eines bestimmten Organismus enthält und sie zur Geltung bringen muss, sobald dasselbe aus irgend einem Grunde vor den andern in den Kernen enthaltenen Plasmaarten in der Ernährung bevorzugt wird. Es wird sich dann stärker vermehren als diese andern, und es darf wohl angenommen werden, dass das Ueberwiegen einer Kernplasma-Art, der Masse nach, auch seine Herrschaft über den Zellkörper bedingt.

In ähnlicher Weise hat schon Strasburger, gestützt auf van Beneden's Beobachtungen, aber im Gegensatz zu dessen Auffassung den Vererbungsvorgang entwickelt, und ich schliesse mich insoweit seiner Ansicht an. Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von specifischer Molekularstruktur; das specifische Nucleoplasma der Keimzelle ist das, was ich bisher „Keimplasma“ nannte.

Zu diesem Schluss ist auch O. Hertwig¹⁾ gelangt, der ja schon von früher her den wesentlichsten Theil des Befruchtungsvorgangs in der Kerncopulation gesehen hatte, und der nun durch die soeben kurz vorgeführten, inzwischen neu angesammelten Thatsachen seine alte Ansicht erwiesen glaubt.

So vollkommen ich aber auch in diesem Hauptpunkt mit ihm übereinstimme, so kann ich doch nicht gleicher Meinung sein, wenn er den von Nägeli geschaffenen Begriff des „Idioplasmas“ mit dem Kernplasma der Keimzelle identificirt. Gewiss fällt dieses „Keimplasma“ — wenn ich den

¹⁾ O. Hertwig, „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies“. Jena 1885.

Ausdruck der Kürze halber beibehalten darf — unter den Begriff des Nägeli'schen Idioplasmas. Nägeli ist sogar bei der Bildung desselben von den Keimzellen ausgegangen, allein sein Idioplasma, wenn wir es als Kernplasma auffassen, ist keineswegs bloß das Kernplasma der Keimzelle, sondern es umfaßt auch die Kernplasmen aller Zellen des gesammten Organismus; erst die Gesammtheit aller dieser Kernplasmen macht das Idioplasma Nägeli's aus.

Das Idioplasma bildet nach Nägeli ein Netz, welches sich durch den ganzen Körper hin erstreckt und eben die specifische, das Wesen desselben bestimmende molekulare Grundlage darstellt. Wenn nun auch der letztere und allgemeinere Theil dieser Vorstellung gewiss richtig ist, und wenn es sicherlich als eine bedeutende That bezeichnet werden darf, den Begriff des Idioplasmas in diesem allgemeinen Sinn als die bestimmende molekulare Grundlage des Organismus im Gegensatz gegen das „Nährplasma“ zuerst aufgestellt zu haben, so wird man doch die speciellere Ausführung, in welcher sich Nägeli sein Idioplasma dachte, schon heute nicht mehr festhalten können. Vor Allem bildet dasselbe kein unmittelbar zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Körper hindurch, und dann ist es überhaupt nicht eine einzige Substanz von gleicher Beschaffenheit, die den ganzen Organismus durchsetzt, sondern jede besondere Zellenart des Körpers muss ihr specifisches, das Wesen derselben bestimmendes Idioplasma oder Kernplasma enthalten; es gibt also in jedem Organismus eine Menge verschiedner Idioplasmaarten. Insoweit also wäre es ganz gerechtfertigt, das Idioplasma allgemein als Kernplasma zu bezeichnen und umgekehrt das bestimmende Kernplasma jeder beliebigen Zelle als Idioplasma.

Dass die ersterwähnte Vorstellung, das Idioplasma bilde ein zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Organismus, nicht haltbar ist, ergibt sich von selbst, sobald dasselbe in den Kernen und nicht im Zellkörper seinen Sitz hat. Möchten auch überall die Zellkörper durch feine Ausläufer

zusammenhängen, wie dies von Leydig und Heitzmann für manche thierische, von den Botanikern für manche pflanzliche Zellen nachgewiesen ist, so würden dieselben doch kein Idioplasmanetz darstellen, sondern ein Netz von „Nährplasma“, d. h. von derjenigen Substanz des Körpers, welche nach Nägeli grade den Gegensatz zum Idioplasma bildet. Strasburger spricht freilich bereits von einem „Cyto-Idioplasma“, und gewiss hat ja auch der Zellkörper häufig ein spezifisches Gepräge, aber wir müssen doch jetzt annehmen, dass ihm dasselbe von dem beherrschenden Kern aufgeprägt wird, d. h. dass die Richtung, in welcher seine Substanz im Lauf der Embryogenese sich differenzirt, durch die Qualität der Kernsubstanz bedingt wird. Insofern also entspricht die bestimmende Kernsubstanz allein dem „Idioplasma“, die Zellkörpersubstanz aber muss dem „Nährplasma“ Nägeli's beigeordnet werden. Jedenfalls wird es praktisch sein, die Bezeichnung Idioplasma durchaus auf die bestimmende Kernsubstanz zu beschränken, falls wir uns überhaupt diesen glücklich gewählten Ausdruck und Begriff erhalten wollen.

Aber auch in dem zweiten Punkt ist die Nägeli'sche Vorstellung vom Idioplasma unhaltbar. Dasselbe kann unmöglich überall im Organismus und zu allen Zeiten der Ontogenese dieselbe Beschaffenheit haben, wie sollte es sonst die grossen Verschiedenheiten in der Bildung der Theile des Organismus bewirken können? Nägeli scheint nun freilich an manchen Stellen seines Buches auch dieser Ansicht zu sein; so auf p. 31, wo es heisst, es sei „das Zweckmässigste, das Idioplasma verschiedener Zellen eines Individuums, wenn auch nur als Symbol, als verschieden zu bezeichnen, insofern es eigenthümliche Produktionsfähigkeit besitzt, und darunter auch alle die Umstände im Individuum zu begreifen, die auf das bezügliche Verhalten der Zellen Einfluss haben“. Aus den vorhergehenden Stellen (p. 30) und aus später folgenden geht aber klar hervor, dass er diese „Veränderungen“ des Idioplasmas nicht „in materieller

Beziehung“ versteht, sondern nur in „dynamischer“. Auf S. 53 spricht er es mit besonderem Nachdruck aus, „dass das Idioplasma überall im Organismus, indem es sich vermehrt, seine spezifische Beschaffenheit beibehält“ und nur „innerhalb dieses festen Rahmens seine Spannungs- und Bewegungszustände und durch dieselben die nach Zeit und Ort möglichen Formen des Wachstums und der Wirksamkeit wechselt.“ Gegen eine solche Auffassung lassen sich aber gewichtige Gründe geltend machen. Zunächst will ich nur erwähnen, dass doch erst gezeigt werden müsste, was man sich nun eigentlich unter diesen „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen“ zu denken habe und wieso blossе Spannungs- Verschiedenheiten ebenso mannigfaltig wirken können, wie Verschiedenheiten der Qualität. Wenn man die Behauptung aufstellte, bei den Daphniden, oder bei andern Thieren, welche zweierlei Eier hervorbringen, beruhe die Eigenschaft der Wintereier, sich nur nach einer Latenzperiode zu entwickeln, darauf, dass ihr Idioplasma zwar identisch mit dem der Sommereier sei, aber sich in einem andern Spannungszustand befinde, so würde ich dies für eine wohl zu beachtende Hypothese halten, denn die Thiere, welche aus den Eiern entstehen, sind in beiden Fällen ganz gleich, das Idioplasma, welches ihre Bildung veranlasste, muss also seiner Beschaffenheit nach gleich sein, es mag sich vielleicht nur etwa so unterscheiden, wie sich Wasser von Eis unterscheidet. Ganz anders aber liegt der Fall bei den Stadien der Ontogenese. Wenn man bedenkt, wie viele tausenderlei verschiedene Spannungszustände ein und dasselbe Idioplasma eingehen müsste, um den tausenderlei verschiedenen Bildungen und Zelldifferenzirungen eines höheren Organismus zu entsprechen, so würde es wohl kaum möglich sein, eine auch nur ungefähre Vorstellung davon zu geben, wie man hier mit blossen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ ausreichen wollte. Weiter aber sollten doch auch die Unterschiede der Wirkungen denen der Ursachen einigermaassen entsprechen, und dann sollte wohl das Idioplasma z. B. einer Muskelzelle

sich stärker von dem einer Nerven- oder Verdauungszelle desselben Individuums unterscheiden, als das Idioplasma der Keimzelle eines bestimmten Individuums von dem eines andern derselben Art, und doch müssen auch nach Nägeli diese beiden Letzteren als qualitativ verschieden angenommen werden; warum nun also nicht um so viel mehr die Idioplasmen jener histologisch so weit differirenden Zellen?

Gradezu aber als ein Widerspruch mit sich selbst erscheint die Nägeli'sche Annahme, wenn man bedenkt, dass er das „biogenetische Grundgesetz“ anerkennt, in den Stadien der Ontogenese somit also eine abgekürzte Wiederholung der phyletischen Entwicklungsstadien sieht, und nun doch die einen aus einem andern Princip erklärt, als die andern. Die Stadien der Phylogenese beruhen nach Nägeli auf wirklicher, qualitativer Verschiedenheit des Idioplasmas, das Keimplasma also z. B. eines Wurms ist qualitativ verschieden von dem des Amphioxus oder des Frosches oder Säugethiers. Wenn aber derartige phyletische Stadien in der Ontogenese einer einzigen Art zusammengedrängt vorkommen, sollen sie nur auf verschiedenen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ ein und desselben Idioplasmas beruhen! Ich gestehe, mir scheint es ein zwingender Schluss, dass wenn überhaupt das Idioplasma im Laufe der phyletischen Entwicklung seine spezifische Beschaffenheit allmählig ändert, diese Veränderungen auch in der Ontogenese durchlaufen werden müssen, soweit dieselbe phyletische Stadien wiederholt. Entweder beruht auch die ganze phyletische Entwicklung bloß auf „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen“, oder, wenn dies, wie ich allerdings glaube, nicht denkbar ist, müssen auch die Stadien der Ontogenese auf einer qualitativen Veränderung des Idioplasmas beruhen.

Man fragt sich unwillkürlich, wie ein so scharfsinniger Denker, wie Nägeli, dazu kommt, einen solchen Widerspruch nicht zu sehen, aber die Antwort liegt nicht weit, und Nägeli selbst deutet sie an, wenn er auf den oben citirten Satz weiter sagt: „Daraus folgt, dass wenn in irgend einem ontogenetischen

Entwicklungsstadium und an irgend einer Stelle des Organismus eine Zelle sich als Keimzelle ablöst, dieselbe alle erblichen Anlagen des elterlichen Individuums enthält.“ Mit andern Worten: wenn es sich bloß um verschiedene Spannungs- und Bewegungszustände handelt, so scheint es gewissermaßen selbstverständlich, dass das Idioplasma auch wieder seinen ursprünglichen Zustand annehmen, dass das Idioplasma irgend welcher Körperzellen wieder zum Idioplasma der Keimzelle werden kann; die grössere „Spannung“ braucht ja bloß wieder eine geringere zu werden, oder umgekehrt! Nimmt man aber eine wirkliche Veränderung der Beschaffenheit an, dann erscheint eine Rückverwandlung des Idioplasmas der Körperzellen zu Keimplasma nichts weniger als selbstverständlich, und wer sie annehmen will, muss seine Annahme zuerst begründen. Dieser Begründung weicht Nägeli aus, indem er die Umwandlungsstufen des Idioplasmas in der Ontogenese als blosse Verschiedenheiten in den „Spannungs- und Bewegungszuständen“ des Idioplasmas bezeichnet; diese Ausdrücke verdecken den schwachen Punkt in seinem System, sie sind mir ein werthvoller Beweis dafür, dass auch Nägeli im Grunde doch gefühlt hat, dass die Vererbungerscheinung ihre Erklärung nur auf Grund einer Continuität des Keimplasmas finden kann, denn sie sind offenbar nur dazu geeignet, die Frage zu verschleiern: wie aber kann sich das Idioplasma von Körperzellen wieder zum Idioplasma von Keimzellen umwandeln?

Ich bin der Ansicht, dass es dies überhaupt nicht kann, und habe diese Meinung schon seit einigen Jahren vertreten¹⁾, wenn ich auch bisher mehr die positive Seite der Sache betonte, nämlich die Continuität des Keimplasmas. Ich suchte nachzuweisen, dass Keimzellen sich nur dadurch in einem Organismus bilden, dass Keimplasma von der vorigen Generation her in diese herübergenommen wird, dass bei der

¹⁾ Zuerst in dem Aufsatz I.

Entwicklung eines Eies zum Thier stets ein, wenn auch kleiner Theil der Keimsubstanz unverändert in den sich bildenden Organismus übergeht, und dass dieser die Grundlage zur Bildung der Keimzellen darstellt. Auf diese Weise ist es bis zu einem gewissen Grad begreiflich, wie die complicirte Molekularstructur des Keimplasmas sich bis in die feinsten Einzelheiten hinein durch lange Generationsfolgen hindurch unverändert erhalten kann.

Wie aber sollte das geschehen können, wenn das Keimplasma in jedem Individuum sich durch Umwandlung somatischen Idioplasmas bilden müsste? Und doch wird man zu dieser Annahme gezwungen, sobald man die „Continuität des Keimplasmas“ verwirft. Auf diesem Standpunkte steht Strasburger, und es würde nun zunächst zu untersuchen sein, wie sich die Dinge unter seinen Gesichtspunkten gestalten.

Vollkommen in Uebereinstimmung befinde ich mich mit Strasburger, wenn er „die specifischen Eigenschaften der Organismen in den Zellkernen begründet“ sieht, und auch seinen Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Zellkern und Zellkörper kann ich mich in vielen Punkten anschliessen¹⁾: „vom Zellkern aus pflanzen sich auf das umgebende Cytoplasma molekulare Erregungen fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andererseits dem durch die Ernährung bedingten Wachstum des Cytoplasma einen bestimmten, der Species eignen Charakter geben.“ „Das nutritive Cytoplasma assimilirt, der Zellkern beherrscht den Stoffwechsel, wodurch die assimilirten Substanzen eine bestimmte Zusammensetzung erhalten und das Cyto-Idioplasma, sowie das Nucleo-Idioplasma in bestimmter Weise ernähren. Dadurch tritt das Cytoplasma in Gestaltungsvorgänge ein, welche die specifische Form des betreffenden

¹⁾ Die angeführten Vorstellungen Strasburger's über die Art und Weise, wie die Kernsubstanz auf den Zellkörper wirkt, halte ich heute nicht mehr für richtig; vergl. mein Buch: „Das Keimplasma, eine Vererbungstheorie“. Jena 1892.

Organismus bedingen. Diese Formgestaltung des Cyto-Idioplasmata steht unter dem regulirenden Einfluss der Zellkerne.“ Die Zellkerne sind es also, „welche die specifische Entwicklungsrichtung in den Organismen bestimmen“.

Eine entschiedene und werthvolle Bestätigung dieser aus den neuen Beobachtungen über die Befruchtung gewonnenen Ansicht, dass die Kerne es sind, welche der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrücken, haben inzwischen die Versuche über Regeneration der Infusorien geliefert, welche gleichzeitig von M. Nussbaum¹⁾ in Bonn und von A. Gruber²⁾ auf dem hiesigen zoologischen Institut angestellt wurden. Die Angabe von Nussbaum, dass ein künstliches Theilstück von Paramaecium, welches keine Kernsubstanz enthält, sofort abstirbt, darf zwar nicht verallgemeinert werden, da Gruber solche kernlose Stücke anderer Infusorien einige Tage am Leben erhielt. Ueberdies war ja durch ihn bekannt, dass auch ganz lebensfrische Individuen von Protozoen vorkommen, die den der Art sonst zukommenden Kern nicht besitzen. Was aber die Bedeutung des Kerns klar legt, das ist die von beiden Autoren festgestellte Thatsache, dass solche kernlose, künstliche Theilstücke eines Infusoriums sich nicht wieder regeneriren, während dies kernhaltige Stücke immer thun. Also nur unter dem Einfluss des Kerns nimmt die umzubildende Zellsubstanz wieder den vollen Arttypus an. Wir stehen somit mit dieser Auffassung des Kerns, als des bestimmenden Factors des specifischen Wesens der Zelle auf einem von allen Seiten her gesicherten Boden, von dem aus sich wohl weiter vordringen lässt.

Wenn nun also der erste Furchungskern die gesammten ererbten Entwicklungstendenzen des neu zu bildenden Individuums in seiner Molekularstructur enthält, so kann dieses

¹⁾ M. Nussbaum, Sitzungsber. niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 15. Decbr. 1884.

²⁾ A. Gruber, Biol. Centralblatt Bd. IV, Nr. 23 u. V, Nr. 5.

doch nur dadurch wirklich sich entwickeln, dass während der Furchung und den ihr nachfolgenden Zelltheilungen das Nucleoplasma bestimmte und verschiedenartige Veränderungen eingeht, die eine Ungleichheit der betreffenden Zellen zur Folge haben müssen; denn identisches Nucleoplasma bedingt *ceteris paribus* auch identische Zellkörper und umgekehrt, die Thatsache also, dass der Embryo in der einen Richtung stärker wächst als in der andern, dass seine Zellschichten von ganz verschiedner Natur sind und sich noch später zu verschiedenen Organen und Geweben differenzieren, verlangt den Rückschluss, dass auch die Kernsubstanz verschieden geworden ist, dass sie sich also in regelmässiger, gesetzmässiger Weise während der Ontogenese verändert. Das ist denn auch Strasburger's Ansicht, überhaupt muss es heute die Ansicht eines Jeden sein, der die Entwicklung der Anlagen nicht aus vorgebildeten Keimchen, sondern aus dem molekulären Bau des Keimplasmas herleitet.

In welcher Weise und durch welche Kräfte ändert sich aber das bestimmende Plasma oder Nucleoplasma im Laufe der Ontogenese? Das ist die bedeutungsvolle Frage, von deren Beantwortung die weiteren Folgerungen abhängen. Die einfachste Annahme wäre die, dass sich bei jeder Kerntheilung das spezifische Plasma des Kerns in zwei ihrem Wesen nach ungleiche Hälften theilte, so dass dann auch der Zellkörper, dessen Charakter ja durch den Kern bestimmt wird, ungeprägt würde. So würden z. B. die zwei ersten Furchungskugeln bei irgend einem Metazoon sich so verändern, dass die eine nur die Vererbungstendenzen des Entoderms, die andre die des Ektoderms enthielte und dass später also — wie dies ja thatsächlich vorkommt — aus der einen nur die Zellen des Entoderms, aus der andern nur die des Ektoderms hervorgingen. Im Laufe der weiteren Theilungen würde dann die Urektodermzelle ihr Kernplasma wieder ungleich theilen, z. B. in das die erblichen Anlagen des Nervensystems enthaltende und in das die Anlagen der äussern Haut enthaltende Kernplasma. Aber auch damit wäre

das Ende der ungleichen Kerntheilungen noch lange nicht erreicht, sondern in der Anlage des Nervensystems sonderten sich im Laufe weiterer Zelltheilungen die Kernsubstanzen, welche die Vererbungstendenzen der Sinnesorgane enthalten, von denjenigen, welche die Vererbungstendenzen der Centralorgane enthalten u. s. f. bis zur Anlage aller einzelnen Organe und der Ausbildung der feinsten histologischen Differenzirungen. Das Alles ginge vor sich in völlig gesetzmässiger Weise, genau so, wie es bei einer sehr langen Reihe von Vorfahren auch gegangen ist, und das Bestimmende und Richtende dabei wäre einzig und allein die Kernsubstanz, das Kernplasma, welches in der Keimzelle eine solche Molekularstructur besässe, dass mit Nothwendigkeit alle andern Folgezustände der Molekularstructur der nachfolgenden Stadien der Kernsubstanzen daraus hervorgehen müssten, sobald die dafür erforderlichen äussern Bedingungen gegeben sind. Das ist ja auch nichts weiter als die Vorstellung von der ontogenetischen Entwicklung, welche auch bisher jeder nicht „evolutionistische“ Embryolog gehabt hat — nur mit Verlegung des bewirkenden Kraftcentrum in die Kernsubstanz.

Einer solchen Auffassung stehen aber — so scheint es — die Erfahrungen, welche man bei der indirekten Kerntheilung gemacht hat, entgegen, denn diese lehren, dass jede Mutter-Kernschleife der sog. „Kernplatte“ ihre Substanz der Länge nach spaltet, und dass dabei die einzelnen färb- und sichtbaren Theilstücke der Schleife genau in zwei gleiche Hälften getheilt werden. Jeder Tochterkern erhält auf diese Weise gleichviel davon, und die beiden aus einer Kerntheilung hervorgehenden Tochterkerne können also — so scheint es — nicht verschieden, sie müssen vollkommen identisch sein. So schliesst wenigstens Strasburger und betrachtet diese Identität der beiden Tochterkerne als eine fundamentale Thatsache, an der nicht weiter zu rütteln ist, der man vielmehr seine Erklärungsversuche anzupassen hat. Wie soll aber dann die allmälige Umwandlung der Kernsubstanzen zu Stande kommen, die doch nothwendig statt-

finden muss, wenn die Kernsubstanz wirklich das Bestimmende bei der Entwicklung ist? Strasburger sucht sich damit zu helfen, dass er die Ungleichheiten der Tochterkerne, die ja auch er nothwendigerweise annehmen muss, aus ungleicher Ernährung hervorgehen, sie also erst nachträglich entstehen lässt, nachdem die Theilung von Kern und Zelle bereits erfolgt ist. Dagegen ist aber einzuwenden, dass — wie Strasburger selbst gewiss völlig einwurfsfrei darlegt — der Kern vom Zellkörper ernährt wird, dass somit die Zellkörper der beiden identischen Tochterkerne von vornherein verschieden sein müssen, wenn ihre Zellkerne in verschiedener Weise beeinflussen sollen. Wenn nun aber der Kern das Wesen der Zelle bestimmt, so können zwei identische, aus einer Mutterzelle durch Theilung entstandne Tochterkerne keine ungleichen Zellkörper haben, ihre Zellkörper müssen vielmehr gleich sein! — Da nun aber thatsächlich die Zellkörper zweier Tochterzellen häufig sehr verschieden in Grösse, Aussehen und weiteren Entwicklungsstufen sind, so geht schon allein daraus hervor, dass die Kerntheilung in solchen Fällen eine ungleiche sein muss. Der Kern muss die Fähigkeit besitzen, sich hier in Kernsubstanzen von verschiedener Qualität zu spalten — das scheint mir ein unabweislicher Schluss. Strasburger hat hier wohl die Sicherheit der Beobachtung überschätzt. Gewiss ist die von Flemming entdeckte, von Balbiani und Pfitzner weiter analysirte Längsspaltung der Kernschleifen eine Thatsache von grosser, ja gradezu fundamentaler Bedeutung, die besonders durch die in vorigem Jahr nachfolgenden Beobachtungen von Beneden's über den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris* einen klareren und bestimmteren Sinn erhalten hat, als man ihr zunächst beilegen konnte. Sie beweist einmal, dass der Kern sich stets in zwei der Masse nach gleiche Theile zerlegt, und weiter, dass bei jeder Kerntheilung gleich viel Kernsubstanz vom Vater wie von der Mutter jedem Tochterkern zukommt; aber sie beweist, meines Erachtens wenigstens, durchaus nicht, dass dabei die Qualität des elterlichen

Kernplasmas auf beiden Seiten stets die gleiche sein müsse. Freilich sieht es so aus, und wenn wir die Darstellung des günstigsten Objectes, welches bis jetzt dafür bekannt geworden ist, ins Auge fassen, nämlich den Befruchtungsvorgang des Ascaris-Eies, wie ihn van Beneden dargestellt hat, so machen die beiden Längshälften einer Schleife einen fast identischen Eindruck (vergl. z. B. a. a. O. Pl. XIXter Fig. 1, 4 u. 5); allein man darf doch nicht vergessen, dass das, was wir da sehen, nicht die Molekularstructur des Kernplasmas ist, sondern nur ein im Verhältniss zu ihrer Complicirtheit sehr roher und grober Ausdruck ihrer Massen. Unsere stärksten und besten Linsen reichen grade hin, die Gestalt der einzelnen färbbaren Körner einer zur Theilung sich anschickenden Schleife zu erkennen, sie erscheinen uns kugelähnlich und später nach der Theilung zuerst halbkugelähnlich. Diese Körner, die sog. Mikrosomen, sind aber nach Strasburger nicht einmal die eigentliche wirksame Kernsubstanz, sondern nur Nahrung für die zwischen ihnen gelegene, nicht färbbare und desshalb auch nicht deutlich sichtbare eigentliche Kernsubstanz! Aber seien sie auch das wirkliche Idioplasma, so würde uns doch ihre Theilung in zwei genau gleich grosse Hälften keinerlei Aufschluss über die Gleichheit oder Ungleichheit in der Beschaffenheit dieser beiden Hälften geben, vielmehr nur über das Massenverhältniss derselben. Aufschluss über die Qualität der Molekularstructur der beiden Hälften können wir nur durch ihre Wirkungen auf den Zellkörper erhalten, und diese lehren uns eben, dass die Körper zweier Tochterzellen häufig der Grösse und Qualität nach verschieden sind.

Der Punkt ist zu wichtig, um ihn nicht noch durch einige Beispiele zu illustriren. Die sog. Richtungskörper, von denen später noch genauer gehandelt werden soll, welche so viele thierische Eier bei ihrer Reifung von sich abschnüren, sind Zellen, wie zuerst Bütschli bei Nematoden nachwies; es ist ein Zelltheilungsprocess, der mit einer gewöhnlichen

indirekten Kerntheilung meist¹⁾ von ganz typischer Form einhergeht. Wer trotz der Beobachtungen von Fol und Hertwig daran zweifeln möchte, den könnte ein Blick auf die leider zu wenig bekannten Abbildungen überzeugen, welche Trinchese²⁾ von diesem Process bei den Eiern gewisser Nacktschnecken gegeben hat. Die Eier z. B. von *Amphorina coerulea* bieten der Beobachtung ausserordentlich günstige Verhältnisse, indem sie nicht nur ganz durchsichtig sind, sondern auch der grosse und deutliche Eikern sich durch Farbenunterschied vom grünen Zellplasma abhebt. Bei diesen Eiern nun bilden sich zwei Richtungszellen hinter einander, deren jede sich sofort noch einmal theilt, so dass dann vier Richtungszellen dem Eipol aufliegen. Warum gehen nun diese vier Zellen zu Grunde, während der im Dotter zurückbleibende Eikern sich mit dem Spermakern copulirt und mit Benutzung des Eikörpers zum Embryo wird? Offenbar doch desshalb, weil die Natur der Richtungszelle eine andre ist als die der Eizelle. Da nun aber das Wesen der Zelle durch die Qualität des Kerns bestimmt wird, so muss diese Qualität vom Moment der Kerntheilung an verschieden sein. Das zeigt sich ja auch schon darin, dass überzählig ins Ei eingedrungene Spermazellen sich niemals um die Richtungszellen kümmern. Man könnte etwa in Strasburger's Sinn einwerfen, dass die verschiedene Qualität der Kerne hier durch die sehr verschiedene Menge von Cytoplasma, welches sie umhüllt und ernährt, hervorgerufen werde — aber einestheils muss die Kleinheit des Zellkörpers der meisten Richtungskörper doch einen Grund haben, und dieser Grund kann wieder nur in der Natur des Kerns liegen, und andererseits ist die Masse des Zellkörpers

¹⁾ Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Typus macht das Ei von *Ascaris* nach den Beobachtungen von Nussbaum und von van Beneden; doch geht Letzterer wohl zu weit, wenn er aus der geknickten Figur der Richtungsspindel schliesst, dass es sich hier um einen von der gewöhnlichen Kerntheilung ganz verschiedenen Vorgang handle.

²⁾ Trinchese, „I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi“. Roma 1880.

gerade bei den Richtungskörpern dieser Schnecke nicht nur ebenso gross, sondern eher grösser als die den Eikern umgebende grüne Zellplasmakugel! Die Verschiedenheit der Richtungskörper von der Eizelle kann somit nur darin liegen, dass die Richtungsspindel bei ihrer Theilung zwei qualitativ verschiedene Tochterkerne liefert¹⁾.

Warum sollten denn auch die Mikrosomen-Kugeln der Kernschleifen — falls diese das Idioplasma wären — sich nicht in der Form und Gestalt nach gleiche, der Qualität nach aber ungleiche Hälften theilen können? Sehen wir doch auch bei manchen Eizellen ganz dasselbe vor sich gehen; die zwei ersten Furchungskugeln des Regenwurm-Eies sind nach Grösse und Gestalt ganz gleich, und dennoch wird aus der einen das Entoderm, aus der andern das Ektoderm des Embryo.

Ich glaube desshalb, dass wir der Annahme nicht entgegen können, dass bei der indirekten Kerntheilung ebenso wohl eine Theilung in der Beschaffenheit nach ungleiche, als in gleiche Hälften vorkommen kann, und dass es davon abhängt, ob die dabei entstehenden Tochterzellen von gleicher oder von ungleicher Art sind. Somit wird [also während der Ontogenese eine schrittweise Umwandlung der Kernsubstanz, die mit Nothwendigkeit und Gesetzmässigkeit aus ihrer eignen Natur hervorgeht, stattfinden müssen, und ihr parallel laufend werden auch die Zellkörper ihren ursprünglichen Charakter allmählig ändern.

Welcher Art nun diese Veränderungen der Kernsubstanz sind, lässt sich zwar im Genaueren nicht angeben, im Allgemeinen aber ganz wohl erschliessen. Wenn wir mit Nägeli annehmen dürfen, dass die molekulare Structur des Keim-Idioplasmas, oder nach unsrer Ausdrucksweise des „Keim-

¹⁾ So zwingend diese Schlussfolgerung erscheint, so muss sie doch für diesen Fall unrichtig sein, wie aus Aufsatz XII zu ersehen ist. Die Richtungszellen enthalten dieselbe Kernsubstanz, die auch in der Eizelle zurückbleibt. Woher dann die ungleiche Zelltheilung kommt, bleibt räthselhaft. Der allgemeine Satz aber, dass ungleiche Kerntheilung vorkommt, wird dadurch nicht erschüttert. W. 1892.

plasmas“ um so complicirter sein muss, je complicirter der Organismus ist, der sich daraus entwickelt, so wird auch der weitere Satz Billigung finden, dass die molekulare Structur der Kernsubstanz um so einfacher sein muss, je weniger differente Gebilde daraus hervorgehen sollen, dass also die Kernsubstanz der vorhin erwähnten, das gesammte Ektoderm potentia in sich enthaltende Furchungszelle des Regenwurms eine verwickeltere Molekularstructur besitzt, als die Kernsubstanz z. B. einer Epidermiszelle oder Nervenzelle. Man wird dies zugeben, wenn man sich vergegenwärtigt, dass in der molekularen Structur des Keimplasmas alle Einzelheiten des gesammten Organismus durch irgend eine specielle und eigenthümliche Anordnung der Molekülgruppen (Micelle Nägeli's) enthalten sein müssen, und nicht nur die sämmtlichen quantitativen und qualitativen Charaktere der Art, sondern auch alle individuellen Variationen, soweit dieselben erblich sind. Das Grübchen im Kinn mancher menschlicher Familien, die physische Ursache aller noch so unscheinbaren erblichen Gewohnheiten, die vererbaren Talente und sonstigen Geistesanlagen, sie alle müssen in der winzigen Quantität von Keimplasma, welches der Kern einer Keimzelle birgt, enthalten sein, — nicht als vorgebildete Anlagen (Keimchen der Pangenesis), wohl aber als Abweichungen in der Molekularstructur; wäre dies nicht möglich, so könnten auch solche Charaktere nicht vererbt werden. Nun hat uns ja Nägeli in seinem an anregenden Gedankenfolgen überaus reichen Buch gezeigt, dass in der That auch in einem Volumen von einem Tausendstel Kubikmillimeter noch eine so enorme Zahl (400 Millionen) von Micellen angenommen werden dürfen, dass für die verschiedenartigsten und complicirtesten Anordnungen derselben die Möglichkeit gegeben ist. Es muss also das Keimplasma in den Keimzellen eines bestimmten Individuums einer Art durch irgend welche noch so geringfügige Verschiedenheiten seiner Molekularstructur sich von dem eines andern Individuums unterscheiden, während sich das Keim-

plasma der Art wiederum von dem Keimplasma aller andern Arten unterscheiden muss.

Diese Erwägungen lassen auf eine ausserordentlich hohe Complication der Molekularstructur des Keimplasmas aller höheren Thiere schliessen, und sie machen es wohl zugleich einleuchtend, dass diese Complication während der Ontogenese schrittweise abnehmen muss, in dem Maasse, als die Anlagen, welche aus einer Zelle noch hervorzugehen haben und deren molekulärer Ausdruck das Kernplasma ist, weniger an Zahl werden. Man wird mir nicht eine Art von Einschachtelungstheorie vorwerfen wollen; ich meine nicht, dass vorgebildete Anlagen im Plasma der Kerne enthalten sind, die nun nach rechts und links hin während des Aufbaues der Organe abgegeben werden, so dass ihrer immer weniger werden im einzelnen Kern, je weiter die Entwicklung voranschreitet; ich meine vielmehr, dass die Complicirtheit der Molekularstructur abnimmt in dem Maasse, als die Entwicklungsmöglichkeiten, deren Ausdruck die Molekularstructur des Kerns ist, an Zahl abnehmen. Das Plasma, welches noch zu hundert verschiedenen Plasma-Modificationen durch verschiedene Gruppierung seiner Theilchen die Möglichkeit enthält, muss zahlreichere Arten und eine complicirtere Anordnung solcher Theilchen enthalten, als das Kernplasma, welches nur noch den Charakter einer einzigen Zellenart zu bestimmen hat. Zur Noth lässt sich der Vorgang der Kernplasma-Entwicklung während der Ontogenese mit einer Armee vergleichen, die aus mehreren Armeecorps zusammengesetzt ist, von denen jedes wieder seine eigenartigen Divisionen u. s. w. hat. Die ganze Armee ist das Kernplasma der Keimzelle; bei der ersten Zelltheilung, in die Urzelle des Ekto- und des Entoderms etwa, trennen sich die beiden ähnlich zusammengesetzten, aber doch verschiedene Entfaltungsmöglichkeiten enthaltenden Armeecorps, bei den folgenden Theilungen werden die Divisionen detachirt, bei späteren die Brigaden, Regimenter, Bataillone, Compagnien u. s. w., und in dem Maasse, als die Truppenkörper einfacher werden,

verringert sich auch ihr Wirkungskreis, ihre Actionssphäre. Freilich hinkt das Gleichniss nach zwei Seiten, indem einmal nicht die Masse des Kernplasmas abnimmt, sondern nur seine Complication, und indem zweitens die Kraft einer Armee in erster Linie immer von ihrer numerischen Stärke und nicht von der Complicirtheit ihrer Zusammensetzung abhängt. Auch wird man sich nicht vorstellen dürfen, dass bei den ungleichen Kerntheilungen einfach eine Theilung der Molekularstructur stattfindet, wie das Herausziehen eines Regiments aus der Brigade, sondern die Molekularstructur des Mittelkerns wird sich so verändern, dass eine oder dass beide Theilhälften eine neue Structur erhalten, die früher noch gar nicht dagesewesen war.

Meine Vorstellung von dem Verhalten des Idioplasmas in der Ontogenese unterscheidet sich von der Nägeli's nicht etwa blos darin, dass dieser nur Veränderungen desselben in seinen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ zulässt, sondern darin, dass derselbe sich das Idioplasma aus „Anlagen“ zusammengesetzt denkt. Offenbar hängt dies aufs genaueste zusammen mit seiner Vorstellung von der Einheit des Idioplasma-„Netzes“ im ganzen Körper, und er würde vielleicht auch zu einer andern Auffassung gekommen sein, wenn ihm schon die Thatsache vorgelegen hätte, dass das Idioplasma nur in den Kernen zu suchen ist. Seine Auffassung der Ontogenese geht am besten aus folgender Stelle hervor: „Sobald die ontogenetische Entwicklung beginnt, so werden die das erste Entwicklungsstadium bewirkenden Micellreihen im Idioplasma thätig. Das active Wachsthum dieser Reihen veranlasst zwar ein passives Wachsthum der übrigen Reihen, und eine Zunahme des ganzen Idioplasmas vielleicht auf ein Mehrfaches. Aber die beiden Wachsthumsintensitäten sind ungleich, und die Folge davon ist eine steigende Spannung, welche nothwendig und je nach Zahl, Anordnung und Energie der activen Reihen, früher oder später die Fortdauer des Processes zur Unmöglichkeit macht. Actives Wachsthum und Erregung gehen nun in Folge der Gleichgewichtsstörung in

die nächste Anlagegruppe, welche die als Reiz wirkende Spannung am stärksten empfindet, über, und dieser Wechsel wiederholt sich, bis alle Anlagegruppen durchlaufen sind und die ontogenetische Entwicklung mit dem Stadium der Fortpflanzung auch wieder bei dem ursprünglichen Keimstadium anlangt.“

Nägeli lässt also die verschiedenen Stadien der Ontogenese aus der Thätigkeit bestimmter Parthien des Idioplasmas hervorgehen; bestimmte „Micellreihen des Idioplasmas“ stellen die „Anlage“ bestimmter Bildungen im Organismus dar, und indem eine solche Anlage in „Erregung“ geräth, bringt sie die betreffende Bildung zu Stande. Ich gestehe, dass ich in dieser Vorstellungsweise doch immer noch eine Aehnlichkeit mit der Pangenesis-theorie Darwin's sehe; die „Anlagen“ und „Anlagegruppen“ Nägeli's sind die allerdings ungemein verfeinerten „Keimchen“ der Pangenesis, die in Thätigkeit treten, wenn ihre Reihe gekommen ist, wie Darwin sagt, oder wenn sie in „Erregung“ gerathen, wie Nägeli sagt. Wenn eine „Anlagegruppe“ durch ihr „actives Wachsthum“ oder ihre „Erregung ein gleiches actives Wachsthum, oder eine gleiche Erregung in der folgenden Gruppe herbeigeführt hat, so kann die erstere Gruppe mit diesem Uebergang zur Ruhe gelangen, oder sie kann neben ihrem Nachfolger noch längere oder kürzere Zeit thätig bleiben. Ihre Erregung kann selbst eine unbegrenzte Dauer annehmen, wie dies bei der Laubblattsprossbildung vieler Pflanzen der Fall ist.“

Man sieht, dass die ganze Vorstellung Nägeli's aufs innigste verwachsen ist mit der Annahme einer Einheit des gesammten Idioplasmas durch den Organismus hindurch. Nur dann kann bald diese, bald jene Parthie des Idioplasmas in Erregung gerathen und nun die ihr entsprechenden Organe zur Ausführung bringen. Sobald wir annehmen müssen, dass das Idioplasma, welches in einem Organismus enthalten ist, nicht ein direkt zusammenhängendes Ganzes darstellt, sondern aus Tausenden einzelner Kernplasmaen sich zusammensetzt, welche erst durch Vermittlung der Zellkörper in Beziehung

treten, so müssen wir statt idioplasmatischer „Anlagen“ sagen: „ontogenetische Entwicklungsstufen des Idioplasmas“. Die verschiedenen Varietäten des Nucleoplasmas, wie sie in der Ontogenese entstehen, stellen gewissermaassen solche Anlagen dar, indem sie vermöge ihrer molekulären Beschaffenheit die Zellkörper, welche sie beherrschen, zu einer specifischen Beschaffenheit bestimmen und ebenso die Kern- und Zellfolgen, welche unter bestimmten Umständen aus ihnen hervorgehen können.

Nur in diesem Sinn könnte ich von Anlagen reden. Sonst aber kann ich mir nicht vorstellen, dass bestimmte Anlagen im Sinne Nägeli's im Idioplasma enthalten sein könnten. Wohl darf man vermuthen, dass z. B. das Idioplasma des Furchungskerns sich nicht sehr stark vom Idioplasma der zweiten ontogenetischen Stufe der beiden folgenden Furchungskerne unterscheiden wird, vielleicht werden nur einzelne „Micellreihen“ verschoben oder irgendwie anders geordnet. Aber die Micellreihen sind deshalb noch nicht die „Anlage“ des zweiten Stadiums gewesen, sondern die zweite ontogenetische Stufe des Idioplasmas unterscheidet sich von der ersten eben durch eine um Weniges verschiedene Configuration der Molekularstructur. Diese Structur bedingt wiederum unter normalen Entwicklungsverhältnissen die Veränderung zu den verschiedenen Molekularstructuren des Idioplasmas der dritten Stufe u. s. w.

Man wird meiner oben versuchten Beweisführung, dass das Idioplasma der verschiedenen ontogenetischen Stufen eine immer einfachere Molekularstructur annehmen müsse, vielleicht entgegenhalten, dass sie mit dem biogenetischen Grundgesetz nicht stimme. Die Organisation der Arten hat doch im Laufe der Phylogenese im Ganzen an Complicirtheit ungemein zugenommen; wenn nun in der Ontogenese die phyletischen Stadien durchlaufen werden, so müsste doch — so scheint es — die Structur des Idioplasmas im Laufe der Ontogenese immer verwickelter werden, nicht aber immer einfacher. Dagegen ist aber zu erwägen, dass die Complicirtheit des

ganzen Organismus sich nicht durch die Molekularstructur des Idioplasmas eines einzelnen Zellkerns darstellt, sondern dass man dazu die Idioplasmen sämtlicher gleichzeitig vorhandener Zellkerne des Körpers zusammenzählen müsste. Die Keimzellen, d. h. das Keimkern-Idioplasma muss allerdings um so complicirter sein, je complicirter der Organismus ist, der daraus hervorgehen soll, die einzelnen Kernplasmen der ontogenetischen Stufen aber können relativ viel einfacher sein, ohne dass dadurch das gesammte Idioplasma des ganzen Organismus an Complication verlöre, weil eben nur alle Kernplasmen zusammengerechnet den Ausdruck der betreffenden Entwicklungsstufe geben.

Wenn nun also angenommen werden muss, dass der molekulare Bau des Kernplasmas im Laufe der Ontogenese immer einfacher wird, in dem Maasse, als dasselbe immer weniger verschiedene Entfaltungs-Möglichkeiten in sich zu enthalten braucht, so müssen die definitiven Gewebezellen, Muskel-, Nerven-, Sinnes-, Drüsenzellen den relativ einfachsten molekularen Bau ihres Kernplasmas besitzen, da aus ihnen keine neue Modification von Kernplasma mehr hervorgeht, da vielmehr solche Zellen, wenn sie sich überhaupt fortpflanzen, nur noch ihres Gleichen erzeugen.

Damit bin ich wieder an der Frage angelangt, auf welche es mir vor Allem anzukommen scheint: wie entstehen die Keimzellen im Organismus, wie ist es möglich, dass aus dem Kernplasma der Zellen des Körpers, welches doch durch stete Vereinfachung seiner Molekularstructur seine Fähigkeit, den ganzen Körper hervorzubringen, längst verloren hat, sich wieder das Kernplasma der Keimzelle hervor- bildet mit seiner alle specifischen und individuellen Eigenschaften potentia enthaltenden, unendlich complicirten Molekularstructur? Ich gestehe, dass mir dies ganz undenkbar vorkommt; ich sehe nicht ein, welche Kraft es zu Wege bringen sollte, das gewissermaassen auf eine einzige Zellart vereinfachte, specialisirte Kernplasma der somatischen Zellen — und aus solchen besteht ja der gesammte Organismus nach

Abrechnung der Fortpflanzungszellen — wieder in das generelle Keimplasma zurückzuverwandeln.

Diese Schwierigkeit ist auch von Andern schon gefühlt worden. Ich habe schon oben auf die Ansicht von Nussbaum¹⁾ hingewiesen, der von dem Gedanken ausging, dass Zellen, die bereits für eine specielle Function differenzirt sind, nicht wohl zu Geschlechtszellen mehr sich umwandeln können, und daraus dann weiter ableitete, dass die Geschlechtszellen sich „zu einer sehr frühen Zeit — vor jeder histologischen Differenzirung — in der embryonalen Anlage“ von den übrigen Zellen schon absondern müssten. Valaoritis²⁾ wurde durch denselben Gedanken, die Umwandlung histologisch differenzirter Zellen zu Geschlechtszellen sei unmöglich, zu der Annahme verleitet, die Geschlechtszellen der Wirbelthiere entstünden aus weissen Blutzellen, da er diese für möglichst wenig differenzirt ansah. Beide Ansichten sind nicht haltbar, die erstere deshalb nicht, weil thatsächlich die Sexualzellen aller Pflanzen und die der meisten Thiere nicht schon von vornherein sich von den somatischen Zellen absondern, die zweite aber deshalb, weil ihr die Thatsachen widersprechen, weil die Sexualzellen der Wirbelthiere eben nicht aus Blutzellen hervorgehen, sondern aus dem Keimepithel. Aber wenn das auch nicht sicher wäre, müsste man doch aus rein theoretischen Gründen behaupten, dass eine Umwandlung beliebiger Blutzellen zu Keimzellen nicht möglich sei, und zwar deshalb, weil es ein grosser Irrthum ist, diese Blutzellen für histologisch undifferenzirt und ihr bestimmendes Plasma für dem Keimplasma gleich zu erachten. Es gibt im Organismus überhaupt keine undifferenzirten Zellen in diesem Sinne, sie haben alle einen bestimmten Grad von Differenzirung, mag dieselbe nun eine eng begrenzte, einseitige, oder eine mehr vielseitige sein, vor Allem liegen sie alle ohne Ausnahme weit von der Eizelle ab, die ihnen den Ursprung

¹⁾ Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII u. XXIII.

²⁾ Valaoritis, „Die Genesis des Thier-Eies“. Leipzig 1882.

gab, sind alle durch zahlreiche Zellgenerationen von ihr getrennt. Das heisst aber nichts Anderes, als dass ihr Idioplasma weit abweicht in seiner Beschaffenheit von dem der Eizelle, vom Keimplasma. Schon die Kerne der zwei ersten Furchungskugeln können nicht dasselbe Idioplasma enthalten, welches der Furchungskern enthielt, geschweige denn irgend eine der später entstehenden Embryonalzellen. Nothwendigerweise muss sich die Beschaffenheit des Idioplasmas im Laufe der embryonalen Entwicklung immer weiter von der des Furchungskerns entfernen, nur die des Furchungskerns ist aber Keimplasma, d. h. enthält die Structur, aus deren Wachsthum wieder ein ganzer Organismus hervorgehen kann. Es scheint freilich, als ob Manche es für selbstverständlich halten, dass jede „embryonale“ Zelle den ganzen Organismus unter günstigen Verhältnissen wieder hervorbringen könne; genauere Ueberlegung ergibt aber, dass dazu nicht einmal diejenigen Embryonalzellen im Stande sein können, die dem Ei noch am nächsten stehen: die beiden ersten Furchungszellen¹⁾. Man braucht nur daran zu denken, dass in manchen Fällen aus der einen derselben das Ektoderm des Thieres, aus der andern das Entoderm hervorgeht, um eine solche Annahme fallen zu lassen und zuzugeben, dass das Idioplasma schon der beiden ersten Embryonalzellen verschieden sein muss und nicht mehr die Fähigkeit besitzen kann, aus sich allein den ganzen Organismus zu erzeugen. Wenn aber die dem Ei noch am nächsten stehenden Zellen dies nicht vermögen, wie sollte es eine der späteren Embryonalzellen vermögen, oder gar irgend welche Zellen des ausgebildeten Thierleibes? Man spricht ja allerdings oft genug von Zellen „von embryonalem Charakter“,

¹⁾ Wir wissen heute, dass die ersten Furchungszellen der Ascidien und Seeigel dennoch dazu im Stande sind. Die Versuche von Chabry und Driesch beweisen es; sie widerlegen aber nicht die obigen Schlussfolgerungen, weil es sich dabei um besondere Ausrüstungen dieser Zellen handelt. W. 1892.

und erst kürzlich hat von Kölliker¹⁾ eine ganze Liste solcher Zellen gegeben, worunter sich Osteoblasten, Knorpelzellen, lymphoide Zellen, Bindsbstanzzellen befinden; aber gesetzt, diese Zellen verdienten wirklich diese Bezeichnung, was nützte dies zur Erklärung der Keimzellenbildung, da doch ihr Idioplasma weit verschieden sein muss von dem einer Keimzelle?

Es ist eine Täuschung, wenn man glaubt, irgend Etwas von der Bildung der Keimzellen begriffen zu haben, wenn man auf die Zellen von „embryonalem Charakter“ hinweist, die im Körper des reifen Organismus enthalten sein sollen. Ich weiss wohl, dass es Zellen von sehr scharf ausgeprägter histologischer Differenzirung gibt und solche von sehr schwach ausgeprägter; die Schwierigkeit aber, Keimzellen aus ihnen entstehen zu lassen, ist bei den letzteren um gar Nichts geringer als bei den ersteren; sie enthalten beide Idioplasma von anderer Beschaffenheit als die Keimzelle, und ehe nicht erwiesen wird, dass „somatisches“ Idioplasma überhaupt rückverwandelt werden kann in Keim-Idioplasma, haben wir kein Recht, aus einer von ihnen Keimzellen entstehen zu lassen.

Dasselbe gilt auch für die eigentlichen „embryonalen“ Zellen, d. h. die Zellen des Embryo, und aus diesem Grunde erscheinen mir jetzt jene Fälle von frühzeitiger Trennung der Sexualzellen von den somatischen Zellen, wie ich sie wiederholt als Hinweise auf die Continuität des Keimplasmas geltend machte, an und für sich nicht mehr von so entscheidender Bedeutung, wie zu der Zeit, als wir über die Localisation des Idioplasmas in den Kernen noch nicht im Klaren waren. In den meisten dieser Fälle sondern sich nämlich die Keimzellen nicht schon im Beginn der Embryogenese von den übrigen Zellen, sondern erst in ihrem ferneren Verlauf. Nur die Polzellen der Dipteren machen davon eine Ausnahme. Wie

¹⁾ Kölliker, „Die Bedeutung der Zellkerne“ etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

Robin¹⁾ und ich selbst²⁾ vor langer Zeit schon nachwiesen, sind sie die ersten Zellen, welche sich überhaupt im Ei bilden, und nach späteren Beobachtungen von Mecznirow³⁾ und Balbiani⁴⁾ werden sie zu den Sexualdrüsen des Embryos. Hier liegt also wirkliche direkte Continuität des Keimplasmas vor; aus dem Kern der Eizelle gehen direkt die Kerne der Polzellen hervor, und Nichts steht der Annahme im Wege, dass die letzteren das Idioplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen und mit ihm die Vererbungstendenzen, deren Träger es ist. In allen andern Fällen aber gehen die Keimzellen durch Theilung späterer Embryonalzellen hervor, und da diese selbst einer späteren ontogenetischen Stufe des Idioplasmas angehören, so kann hier eine Continuität des Keimplasmas nur dann gefolgert werden, wenn man mit mir annimmt, dass ein kleiner Theil des Keimplasmas bei der Theilung des Furchungskerns unverändert und dem Idioplasma gewisser Zellfolgen beigemischt bleibt, und dass die Bildung wirklicher Keimzellen dadurch zu Stande kommt, dass im Verlauf dieser Zellfolgen und Zelltheilungen zu irgend einer Zeit Zellen gebildet werden, in denen das Keimplasma zur Herrschaft gelangt. Sobald man aber diese Annahme machen muss, ist es theoretisch ganz gleichgültig, ob das reservirte Keimplasma in der dritten, zehnten, hundertsten oder millionsten Zellgeneration zur Herrschaft gelangt. Desshalb sind jene Fälle früher Abtrennung der Keimzellen durchaus kein Beweis dafür, dass hier ein direkter Zusammenhang der elterlichen und der kindlichen Keimzelle vorliegt, denn eine Zelle, deren Nachkommen zum Theil somatische Zellen werden, zum Theil Keimzellen, kann selbst die Natur einer Keimzelle noch nicht besitzen. Wohl aber kann sie Keim-Idioplasma mit sich führen und dadurch die Vererbungssubstanz vom elterlichen auf den kindlichen Keim übertragen.

1) Compt. rend. Tom. 54, p. 150.

2) Entwickl. d. Dipteren. Leipzig 1864.

3) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, p. 389 (1866).

4) Compt. rend. 13. Nov. 1882.

Will man aber diese Annahme nicht machen, dann bleibt Nichts übrig, als dem Idioplasma der verschiedenen ontogenetischen Stufen die Fähigkeit zuzuschreiben, sich wieder in die erste Stufe, d. h. in Keimplasma, zurückzuverwandeln. Strasburger lässt denn auch die Zellkerne (d. h. deren Idioplasma) sich im Laufe der Ontogenese verändern und am Schluss der Ontogenese wieder „zum Keimstadium zurückkehren“. Schon die blosse Wahrscheinlichkeitsrechnung spricht aber gegen eine solche Möglichkeit. Nehmen wir z. B. einmal an, das Idioplasma der Keimzelle, das Keimplasma, werde durch 10 verschiedene Bestimmungsstücke definiert, von denen jedes wieder zwei Möglichkeiten darbiete, so wäre die Wahrscheinlichkeit, dass eine bestimmte Combination eintritt, gleich $\frac{1}{2}^{10} = \frac{1}{1024}$; das heisst, die Rückverwandlung eines somatischen Idioplasmas in Keimplasma wird unter 1024 Versuchen ein Mal gelingen, sie wird folglich nie zur Regel werden können. Nun leuchtet es aber ein, dass man für die complicirte Structur des Keimplasmas, welche die ganze Individualität des Erzeugers bis zur „Porträtähnlichkeit“ potentia in sich enthält, nicht mit 10 Bestimmungsstücken ausreicht, sondern deren eine überaus grosse Anzahl setzen muss, und weiter, dass auch die Möglichkeiten der einzelnen Bestimmungsstücke viel grösser als zwei angenommen werden müssen nach der Formel $\frac{1^n}{p}$, wobei p die Möglichkeiten, n die Bestimmungsstücke sind. Wir bekommen dann also bei sehr mässiger Steigerung von p und n schon so geringe Wahrscheinlichkeiten, dass sie gradezu die Annahme einer Rückverwandlung somatischen Idioplasmas in Keimplasma ausschliessen.

Man wird mir einwerfen, dass in den Fällen frühzeitiger Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen diese Rückverwandlung viel wahrscheinlicher sei. Das wäre sie in der That, und es liesse sich Nichts gegen die Möglichkeit sagen, dass das Idioplasma der dritten Zellgeneration etwa den Schritt zum Keimplasma zurückthäte, obgleich natürlich

mit der Möglichkeit noch keineswegs die Wirklichkeit solchen Geschehens bewiesen wäre. Allein wo sind die zahlreichen Fälle, in denen die Sexualzellen so früh schon sich sondern? wie selten trennen sich die Sexualzellen auch nur schon im Verlauf der eigentlichen Furchung des Eies? Bei Daphniden (Moina) geschieht dies im fünften Furchungsstadium¹⁾, immerhin noch ungewöhnlich früh, aber doch erst, nachdem bereits fünf Mal das Idioplasma seine Molekularstruktur geändert hat; bei Sagitta²⁾ erfolgt die Abtrennung erst zur Zeit der Einstülpung des Urdarms, d. h. nachdem bereits mehrere Hundert Embryonalzellen gebildet sind, nachdem also das Keimplasma seine Molekularstruktur zehn oder mehr Mal geändert hat. In den meisten Fällen aber erfolgt die Trennung viel später, und bei Hydroiden erst nach Hunderten oder Tausenden von Zellgenerationen, ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wo ja die Erzeugung von Keimzellen ans Ende der Ontogenese fällt. Die Wahrscheinlichkeit einer Rückverwandlung irgend einer Art von somatischem Idioplasma zum Keimplasma wird hier unendlich klein.

Diese Erwägungen beziehen sich allerdings nur auf plötzliche, sprungweise Umwandlung des Idioplasmas. Liesse sich nachweisen, dass hier wirklich eine cyklische Entwicklung vorläge und nicht blos der Schein einer solchen, so wäre Nichts gegen die Rückverwandlung einzuwenden. Es ist nun zwar in neuester Zeit von Minot³⁾ behauptet worden, alle Entwicklung sei cyklisch, dem ist aber offenbar nicht so, wie denn schon Nägeli hervorgehoben hat, dass es auch gradlinige Entwicklungsbahnen gibt, oder überhaupt solche, die nicht in sich zurücklaufen. Die phyletische Entwicklung der gesammten Organismenwelt gibt ein klares Beispiel für eine Entwicklung der letzteren Art. Denn wenn dieselbe auch noch lange nicht abgelaufen ist, so kann man doch voraussehen,

¹⁾ Grobben, Arbeiten d. Wiener zool. Instituts, Bd. II, p. 203.

²⁾ Bütschli, Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXIII, p. 409.

³⁾ „Science“ Vol. IV, Nr. 90, 1884.

dass sie niemals in der Weise umkehren wird, dass sie durch dieselben Phasen hindurch rückwärts wieder zu ihrem Anfangspunkt gelangte. Niemand wird für möglich halten, dass die heutigen Phanerogamen im Laufe der Erdgeschichte wieder alle Stadien ihrer phyletischen Entwicklung in rücklaufender Reihenfolge durchmachen und auf diese Weise wieder zur Form von einzelligen Algen und Moneren zurückkehren werden; oder dass die heutigen placentalen Säuger wieder zu Beutelsäugern, Monotremen, säugerartigen Reptilien u. s. w., bis schliesslich zu Würmern und Moneren herabsinken werden. Warum sollte aber, was in der Phylogenese unmöglich scheint, in der Ontogenese stattfinden können, und abgesehen davon, ob es möglich scheint oder nicht: wo sind die Beweise dafür, dass es stattfindet? Wenn sich zeigen liesse, dass vom Nucleoplasma jener somatischen Zellen, die sich z. B. bei den Hydroiden zu Keimzellen umwandeln, zahlreiche Entwicklungsstufen zurückführten zum Nucleoplasma der Keimzellen, so wäre das ein Beweis. Nun können wir ja allerdings die Differenzen in der Structur des Idioplasmas höchstens aus seinen Wirkungen auf den Zellkörper, nicht aber direkt erkennen, aber auch der Zellkörper zeigt uns nichts Derartiges. Hat die Vorwärtsentwicklung so zahlreiche Stufen nöthig gehabt durch den Furchungsprocess, den ganzen Aufbau des Embryos hindurch u. s. w., so berechtigt Nichts zu der Annahme, dass die Rückwärtsentwicklung mit einem Sprunge geschehen könnte; es müssten also doch mindestens von jenen Gewebezellen von „embryonalem Charakter“, die sich zu Urkeimzellen ausbilden, die Hauptphasen ihrer Ontogenie wieder rückwärts durchgemacht werden. Eine plötzliche Umwandlung des Nucleoplasmas einer somatischen Zelle zum Kernplasma der Keimzelle würde kaum ein grösseres Wunder sein, als die eines Säugers zu einer Amöbe. Von solchen Rückentwicklungsstufen ist nun aber Nichts zu erkennen, vielmehr — wenn wir von dem Aussehen der ganzen Zelle auf die Structur ihres Kern-Idioplasmas schliessen dürfen — geht die Entwicklung einer Urkeimzelle vom Moment

ihrer erkennbaren Differenzirung an stetig vorwärts bis zur ausgeprägten männlichen oder weiblichen Geschlechtszelle hin.

Ich weiss wohl, dass von Strasburger gesagt wurde, bei der letzten Reifung der Geschlechtszellen „kehre die Substanz der Zellkerne wieder zu dem Zustand zurück, den sie zu Beginn der ontogenetischen Entwicklung besass“, aber das ist kein Beweis, sondern nur eine im Dienste der Theorie gemachte Annahme. Ich weiss auch wohl, dass Nussbaum und Andre bei der Bildung der Spermatozoen höherer Thiere auf einem gewissen Entwicklungsstadium eine rückläufige Entwicklung einsetzen lassen; aber selbst wenn diese Deutung richtig wäre, würde diese Rückwärtsentwicklung doch nur bis zur Urkeimzelle führen, würde also unerklärt lassen, wie das Idioplasma dieser Zelle sich nun weiter zu Keimplasma umwandelt; das wäre aber gerade die Hauptsache, wenn man eben nicht mit mir die Annahme machen will, dass in ihr noch unverändertes Keimplasma enthalten ist. — Alle Versuche, eine solche Rückverwandlung somatischen Kernplasmas in Keimplasma wahrscheinlich zu machen, scheitern schliesslich an den Verhältnissen bei den Hydroiden, bei welchen von zahllosen sogenannten „embryonalen“ Zellen des Körpers nur ganz bestimmte die Fähigkeit haben, zu Urkeimzellen zu werden, die übrigen nicht.

Ich muss desshalb die Vorstellung, dass somatisches Kernplasma sich wieder rückwärts in Keimplasma umwandeln könnte, jene Vorstellung, die man etwa als „Kreislauf des Keimplasmas“ bezeichnen könnte, für irrig halten.

Dieselbe ist übrigens auch phylogenetisch begründet worden, und zwar von Nägeli. Die phyletische Entwicklung der Organismen beruht nach seiner Auffassung auf einer stetigen, äusserst langsam erfolgenden und nur periodisch sichtbar werdenden Veränderung des Idioplasmas in der Richtung grösserer Complicirtheit. Der Fortschritt von einer Stufe zur andern wird nun im Allgemeinen dadurch bedingt, dass „die allerletzte Anlage der Ontogenie, welche die Ablösung der Keime bedingt, auf der höheren Stufe um eine oder

mehrere Zellgenerationen später eintritt“. „Die allerletzte Anlage, welche die Ablösung der Keime bedingt, bleibt hierbei die nämliche, und es wird nur unmittelbar vor derselben die Reihe der Entfaltungen verlängert“. Ich glaube, dass hier Nägeli durch die ihm natürlich am stärksten sich aufdrängenden Verhältnisse bei den Pflanzen allzu ausschliesslich beeinflusst worden ist. Bei diesen, besonders bei den höheren Pflanzen, werden freilich die Keimzellen gewissermaassen am Ende der Ontogenese erst angelegt; bei den Thieren aber ist es in sehr zahlreichen, ja in den meisten Fällen nicht so; die Keimzellen werden vielmehr, wie mehrfach erwähnt, schon in der Embryogenese, zuweilen schon ganz im Anfang der Entwicklung von den Körperzellen getrennt, und es lässt sich deutlich erkennen, dass dies die ursprüngliche, phyletisch älteste Art der Keimzellenbildung gewesen sein muss. Soweit wir wenigstens bis heute die Thatsachen überblicken, findet die Anlage der Keimzellen nur dann erst nach der Embryogenese statt, wenn Stockbildung mit oder ohne Generationswechsel, oder aber Generationswechsel ohne Stockbildung stattfindet; aber auch in dem letzteren Fall nicht immer. Im Polypenstock bilden sich die Keimzellen erst in den späteren Generationen von Polypen, nicht schon in dem ersten, aus dem Ei entwickelten Begründer der Colonie, ebenso in Siphonophorenstöcken, auch in manchen Fällen lang ausgezogener Metamorphose (Echinodermen) scheinen die Keimzellen erst spät zu entstehen, aber in vielen andern Fällen von Metamorphose (Insekten) entstehen sie schon während der Embryogenese. Nun ist es aber klar, dass die phyletische Entstehung von Stöcken oder Cormen derjenigen einzelner Personen nachgefolgt sein muss, dass diese letzteren uns also den ursprünglicheren Modus der Keimzellenbildung darstellen. Die Keimzellen sind somit ursprünglich nicht am Ende der Ontogenese entstanden, sondern am Anfang, gleichzeitig mit den Zellen, welche ich als die somatischen, die Körperzellen, ihnen gegenüber stelle.

Dass dem so ist, lehren grade auch manche niedere

Pflanzenformen, oder doch chlorophyllhaltige Organismen, und diese illustriren, wie mir scheint, vortrefflich die Vorstellung von der phyletischen Entstehung der Keimzellen, wie ich sie in meinen früheren Darstellungen zu geben versucht habe.

Die phyletische Entstehung der ersten Keimzellen fällt offenbar zusammen mit der der ersten durch Arbeitstheilung differenzirten vielzelligen Organismen¹⁾. Wenn man desshalb das genetische Verhältniss der Keimzellen zu den Körperzellen ergründen will, wird man sich nicht darauf beschränken dürfen, die bereits ausgebildeten und hoch differenzirten vielzelligen Bionten allein ins Auge zu fassen, sondern man wird die phyletischen Uebergangsformen zu Rathe ziehen müssen. Wir kennen ja neben den einzellebenden Einzelligen auch Colonien von Einzelligen, bei welchen jede der sie zusammensetzenden Zellen der andern gleich ist, morphologisch und physiologisch; jede ernährt sich, bewegt sich und jede vermag unter bestimmten Bedingungen sich fortzupflanzen, d. h. eine Theilung einzugehen, welche zur Bildung einer neuen Colonie führt. Eine solche Homoplastide (Götte) ist z. B. die Volvocinen-Gattung *Pandorina* (Holzschnitt 1), eine kugliche Colonie ganz gleicher Geisselzellen mit Augenpunkt, Chlorophyllinhalt und pulsirender Vacuole, in eine gemeinsame farblose Gallerte eingebettet. Diese Colonien pflanzen sich abwechselnd auf ungeschlechtlichem und auf geschlechtlichem Wege fort, wenn auch in letzterem Falle die sich copulirenden Schwärmzellen noch nicht als männliche und weibliche sicher unterschieden werden können. In beiden Fällen aber verhält sich also jede Zelle der Colonie hier noch wie ein einzelliges Bion, eine jede ist noch Fortpflanzungszelle.

Es ist nun sehr interessant, dass bei einer derselben Familie angehörigen Gattung der Schritt von der Homoplastiden-

¹⁾ Was man bei den Einzelligen als Keime bezeichnet, sind encystirte Individuen, die zuweilen zwar durch geringere Grösse, auch durch einfachere Bildung (Gregariniden), sich vom erwachsenen Bion unterscheiden, die aber die gleiche morphologische Individualitätsstufe darstellen, wie diese.

zur Heteroplastiden-Stufe vollzogen, und die Scheidung in Körper- und Fortpflanzungszellen durchgeführt ist. Bei Volvox (Holzschnitt 2) besteht die kugliche Colonie aus



- I. Pandorina morum nach Pringsheim, eine schwärmende Familie.
- II. Eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt, alle Zellen gleich.
- III. Ein junges Individuum von Volvox minor nach Stein, noch ungeschlossen von der Hülle der Parthenogenidie. Die Zellen in sz, somatische und in kz, Keimzellen gesondert.

zweierlei Zellenarten, aus den kleinen, zu Hunderten vorhandenen Geisselzellen und aus den viel weniger zahlreichen, grossen geissellosen Keimzellen. Die letzteren allein können die Bildung einer neuen Volvoxkugel hervorrufen, und zwar geschieht dies auch hier abwechselnd auf ungeschlechtlichem Weg, oder nach regelrechter Befruchtung grosser Eizellen durch kleine, bewegliche Spermatozoen. Dieser letztere Punkt, die geschlechtliche Differenzirung der Keimzellen, ist für die hier ins Auge gefasste Frage gleichgültig; es kommt vor Allem darauf an, ob hier, an der Wurzel der Heteroplastiden, die Keimzellen, mögen sie nun geschlechtlich differenziert sein oder nicht, am Ende der Ontogenese und aus den somatischen Zellen entstehen, oder ob sich das Material der in die Embryogenese eintretenden mütterlichen Keimzelle von Anfang an scheidet in somatische und in Keimzellen. Das Erstere würde Nägeli's Ansicht entsprechen, das Letztere der meinigen. Nun wird aber von Kirchner¹⁾ bestimmt angegeben, dass bei der Furchung des befruchteten Volvoxes sich die Keimzellen schon während der Embryonalentwicklung, d. h. vor dem Ausschlüpfen der jungen Heteroplastide aus der Eihülle, differenzieren; wir werden uns also die phyletische Entstehung der ersten Heteroplastiden nicht anders vorstellen können, als ich sie früher — ohne dass mir damals schon dieses frappante Beispiel gegenwärtig gewesen wäre — theoretisch dargelegt habe; das Keimplasma (Nucleoplasma), einer der Pandorina ähnlichen Homoplastide, muss sich im Laufe der Phylogenese in der Weise in seiner Molekularstructur geändert haben, dass die Zellencolonie, welche durch Theilung ontogenetisch aus ihr hervorging, nicht mehr, wie bisher, aus identischen, sondern aus zwei verschiedenen Zellenarten bestand, von denen nur die eine, die Keimzellen, noch der mütterlichen Keimzelle gleich waren, die andern aber die Fähigkeit, das Ganze hervorzubringen, aufgegeben hatten und

¹⁾ Vergleiche: Bütschli in Bronn's „Klassen und Ordnungen“, Bd. I, p. 777.

nur höchstens noch ihres Gleichen durch Theilung hervorbrachten. Hier bei *Volvox* scheint mir der bestimmte Beweis vorzuliegen, dass bei der phyletischen Entstehung der Heteroplastiden die somatischen Zellen nicht, wie Nägeli meint, in der Ontogenese zwischen Mutterkeimzelle und Tochterkeimzellen eingeschoben worden sind, sondern dass sie direkt aus der Mutterkeimzelle hervorgingen, Stücke von ihr waren, ganz so, wie dies bei *Pandorina* heute noch der Fall ist. Damit ist aber die Continuität des Keimplasmas für den Anfang der phyletischen Entwicklungsreihe wenigstens festgestellt.

Dass sich später dann die Zeit der Trennung beider Zellenarten von einander verschoben haben muss, beweist die schon oft erwähnte Thatsache, dass bei den meisten höheren Organismen diese Trennung später stattfindet, häufig sogar sehr spät, am Ende der ganzen Ontogenese. In dieser Beziehung sind die sicher bekannten Fälle früherer Abtrennung von grossem Werth, weil sie die extremen Fälle mit einander verbinden. Es kann keine Rede davon sein, dass die Keimzellen der Hydroiden, oder der höheren Pflanzen als indifferente und deshalb noch nicht unterscheidbare Zellen schon von der Embryogenese an vorhanden seien und sich später nur differenzirten. Dem widerspricht schon die einfachste mathematische Erwägung in Verbindung mit der Beobachtung, dass keine der verhältnissmässig wenigen Zellen des Embryo von der ungeheuren Vermehrung durch Theilung ausgeschlossen bleiben kann, damit die grosse Zahl durch Knospung entstehender Tochterindividuen zu Stande komme, welche einen Polypenstock ausmachen. Die Geschlechtsknospe einer *Coryne* entsteht an einer Stelle des Polypenköpfchens, die sich durch Nichts von den danebenliegenden auszeichnet; eine einfache Lage von Ektodermzellen, eine ebensolche von Entodermzellen bildet die Leibeswand des Thieres an dieser Stelle. Dann aber tritt ein kleiner Kreis dieser Zellen in lebhaftere Vermehrung ein, es entsteht eine Zellwucherung, und unter den so entstandenen jungen Zellen bilden dann einige sich zu

Keimzellen um. Sie waren als besondere Zellen vorher nicht da.

Es ist deshalb auch verbaliter und streng genommen nicht richtig, wenn ich bisher den Satz aufstellte, die Keimzellen seien unsterblich; sie enthalten nur den unsterblichen Theil des Organismus, das Keimplasma, nur dieses, das Idioplasma der Keimzellen, ist unsterblich, und wenn es auch, soweit wir wissen, jederzeit von einem Zellkörper umgeben ist, so beherrscht es doch nicht jederzeit diesen Zellkörper und drückt ihm den Stempel der Keimzelle auf. Das verändert indessen nichts Wesentliches in der Auffassung dieser Verhältnisse, und man darf auch heute noch die Keimzellen als den unsterblichen Theil des Metazoenkörpers den vergänglichen somatischen Zellen gegenüberstellen. Wenn Wesen und Charakter einer Zelle nicht im Zellkörper, sondern in der Substanz des Zellkerns ihren bestimmenden Grund haben, dann ist die Unvergänglichkeit der Keimzellen gewahrt, wenn auch nur dieses continuirlich von einer Generation auf die andere geht.

G. Jäger¹⁾ hat zuerst den Gedanken ausgesprochen, dass der Körper der höheren Organismen aus zweierlei Zellen bestehe, aus „ontogenetischen“ und „phylogenetischen“, und dass die letzteren, die Fortpflanzungszellen, nicht ein Produkt der ersteren, der Körperzellen sind, sondern dass sie direkt von der elterlichen Keimzelle abstammen. Er nahm als

¹⁾ Gustav Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie“, Leipzig 1878, II. Abtheilung. — Es ist wohl die Schuld der zügellosen und oberflächlichen Speculationslust des Verfassers, dass die guten Gedankenkerne seines Buchs unbeachtet und ohne Nachwirkung geblieben sind. Mir wenigstens ist sein oben angeführter Gedanke erst jetzt bekannt geworden, und auch M. Nussbaum scheint völlig unabhängig von Jäger auf dieselbe Anschauung gekommen zu sein. Eine Durcharbeitung derselben ist übrigens von Letzterem auch nicht versucht worden; vielmehr folgen dann sofort recht werthlose Betrachtungen, wie z. B. die, dass die „ontogenetische“ und die „phylogenetische Gruppe in concentrischem Verhältniss zu einander stehen“! Warum nicht lieber in dreieckigem oder viereckigem Verhältniss?

erwiesen an, dass die „Bildung der Zeugungsstoffe bei einem Thiere schon in die ersten Stadien seines Embryonallebens fällt“, und glaubte damit den Zusammenhang des elterlichen und kindlichen Keimprotoplasmas festgestellt zu haben. Wie in der Einleitung schon erwähnt wurde, nahm dann später M. Nussbaum diesen Gedanken wieder auf, und zwar auf derselben Grundlage einer Continuität der Keimzellen. Auch er nahm an, es theile sich „das gefurchte Ei in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art“, und stützte diese Ansicht auf die wenigen bekannten Fälle früher, schon in die erste Zeit der Embryonalbildung fallender Abspaltung der Geschlechtszellen. Er hielt auch später noch an dieser Ansicht fest, als durch meine Untersuchungen an Hydromedusen nachgewiesen war, dass die Geschlechtszellen sich keineswegs immer schon in der Embryonalperiode von den somatischen Zellen trennen, sondern oft sehr viel später. Dennoch zeigen nicht nur die Hydroiden und die diesen sich ähnlich verhaltenden phanerogamen Pflanzen, dass eine direkte Herleitung der kindlichen von der elterlichen Keimzelle als Zellen den Thatsachen nicht entspricht, sondern die von Jäger und Nussbaum angeführten Fälle früher Abspaltung der Keimzellen beweisen dasselbe. In den allerseltensten Fällen gehen heute noch die Keimzellen direkt aus der elterlichen Eizelle hervor (Dipteren); wenn sie aber auch nur wenige Zellgenerationen später sich abspalten, so ist der postulierte Zusammenhang von elterlicher und kindlicher Keimzelle unterbrochen, denn eine Embryonalzelle, deren Nachkommen nur zum Theil Keimzellen werden, zum andern Theil aber somatische Zellen, kann unmöglich die Natur einer Keimzelle besitzen, ihr Idioplasma kann dem der elterlichen Keimzelle nicht gleich sein; ich brauche nur auf das zu verweisen, was oben über die ontogenetischen Stufen des Idioplasmas gesagt wurde. Ein Zusammenhang zwischen der Keimsubstanz des „Elters“ (Nägeli) und des Kindes ist auch hier nur dann herzustellen, wenn man eine Beimischung unveränderten Keimplasmas zu dem somatischen Kernplasma

gewisser Zellenfolgen zugibt. Der Grundgedanke von Jäger und Nussbaum ist — wie ich glaube — vollkommen richtig, es ist derselbe Gedanke, der auch mich zur Vorstellung einer „Continuität des Keimplasmas“ geführt hat, dass nämlich die Vererbung nur auf Grundlage einer solchen Annahme begreiflich wird, aber die Art, wie sie ihn realisirt dachten, entspricht nicht den Thatsachen. Dies zeigt sich auch darin, wenn Nussbaum meint, „dass aus dem Zellmaterial des Individuums keine einzige Samen- oder Eizelle hervorgehen“ könne. Dies geschieht vielmehr nicht nur bei Hydroiden und Phanerogamen unzweifelhaft, sondern auch in zahlreichen andern Fällen, freilich aber nicht aus irgend einer „indifferenten“ Zelle von „embryonalem Charakter“, sondern aus ganz bestimmten Zellen und unter Umständen, welche uns gestatten, mit aller Sicherheit zu schliessen, dass sie dazu im Voraus bestimmt sind, d. h. dass sie Keimplasma beigemengt erhalten, welches sie allein befähigt, zu Keimzellen zu werden.

Wenn ich aus meinen Hydroiden-Untersuchungen¹⁾ den Schluss zog, dass „Keimplasma in feinsten und deshalb für uns nicht wahrnehmbarer Vertheilung“ schon vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigegeben sei, um dann durch unzählige Zellfolgen hindurch bis in jene entlegensten Individuen des Stockes hingeführt zu werden, in welchen sich die Geschlechtsprodukte bilden, so beruht derselbe zunächst auf der Thatsache, dass Keimzellen nur an ganz bestimmten Punkten auftreten, den „Keimstätten“, und dass vorher weder Keimzellen selbst, noch auch diejenigen Zellen vorhanden sind, welche sich später in Keimzellen umwandeln, die Urkeimzellen. Auch die letzteren werden erst an der Keimstätte gebildet, und zwar gehen sie aus der Vermehrung somatischer Zellen des Ektoderms hervor. Die Keimstätte ist für jede Hydroidenart eine festbestimmte, aber für verschiedene Arten sehr oft eine verschiedene. Es lässt sich nun

¹⁾ Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen“. Jena 1883.

zeigen, dass diese verschiedene Lage der Keimstätte verschiedenen phyletischen Stadien eines Verschiebungsprocesses entspricht, der dahin zielt, die Keimstätte von ihrem ursprünglichen Ort, dem Manubrium der Meduse, centripetalwärts zu verlegen — aus welchen Gründen, kann hier unbeachtet bleiben. Es zeigt sich nun, dass diese phyletischen Verlegungen der Keimstätte heute noch dadurch zu Stande kommen, dass die Urkeimzellen vom Ort ihrer Entstehung activ nach jenem Orte hinwandern, an welchem nun die Keimzellen sich differenziren sollen, und dass heute noch in jeder Ontogenese diese Wanderungen immer wieder von Neuem stattfinden. Wozu wandern nun jene Urkeimzellen, wenn auch andre der bei Hydroiden so zahlreich vorhandnen jungen Zellen von „indifferentem“ Charakter im Stande wären, sich zu Keimzellen zu differenziren? Auch bei ganz kleinen Verschiebungen der Keimstätte, wenn es sich nur darum handelt, dieselbe von der Aussenseite der Stützlamelle auf die Innenseite zu verlegen, geschieht dies stets durch active Wanderung der Urkeimzellen durch die Stützlamelle hindurch. Im Laufe der Phylogenese hat so die Keimstätte bedeutende Verschiebungen erlitten, aber niemals sprungweise, sondern immer in kleinsten Etappen, und diese werden alle heute noch in jeder Ontogenese wiederholt durch die Wanderung der Urkeimzellen von der alten ursprünglichen Keimstätte nach der heutigen hin. Zu den zahlreichen genaueren Darlegungen dieser phyletischen Keimstätte-Verschiebungen und ontogenetischen Wanderungen der Urkeimzellen, welche ich in meinen Hydroidenwerk gegeben habe, hat Hartlaub¹⁾ neuerdings noch ein weiteres Beispiel hinzugefügt, das insofern von besonderem Interesse ist, als hier (bei *Obelia*) die Richtung der Verschiebung die umgekehrte ist, wie bei den von mir verfolgten Fällen, nicht centripetal, sondern centrifugal.

¹⁾ Dr. Clemens Hartlaub, „Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei *Obelia*“. Freiburg. Inaugural-Dissert. u. in „Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1884.

Was soll man nun aber anders daraus schliessen, wenn Verschiebungen der Keimstätte nur durch den oft sehr umständlichen Modus der Wanderung der Urkeimzellen erfolgen, als dass dies eben der einzig mögliche Weg zur Erreichung dieser Veränderung war, dass andere Zellen die Rolle der Urkeimzellen zu übernehmen nicht im Stande waren? Und wenn keine andern Zellen dazu im Stande waren, ihre Rolle zu übernehmen, worin kann die Ursache liegen, als darin, dass eine ganz bestimmte Qualität von Kernplasma dazu gehört, um Keimzellen zu bilden, mit andern Worten: Keimplasma? Ich sehe nicht ein, wie man der Annahme entgegen will, dass auch hier eine Continuität des Keimplasmas stattfindet, denn wollte man selbst die Umwandlung somatischen Idioplasmas zu Keimplasmas für möglich halten, so würde doch durch eine solche Annahme nicht erklärt, weshalb denn die Keimstätteverschiebungen hier in so kleinen Schritten und unter steter ängstlicher Wahrung des Zusammenhangs mit den Zellen der ursprünglichen Keimstätte erfolgen mussten. Dies erklärt sich nur durch die Annahme, dass andere als jene Zellfolgen, welche zur alten Keimstätte führen, der Umwandlung in Keimzellen überhaupt nicht fähig sind.

Nun hat mir freilich Strasburger den Einwurf gemacht, dass eine Versendung von Keimplasma auf bestimmten Wegen, d. h. durch bestimmte Folgen somatischer Zellen hindurch deshalb nicht möglich sei, weil das Idioplasma seinen Sitz im Kern und nicht in der Zelle habe und weil ein Kern sich durch die hier anzunehmende „indirekte“ Theilung immer nur in zwei völlig gleiche Hälften theilen könne. „Es wäre zwar denkbar — meint Strasburger — dass durch Kerntheilung bestimmte Molekülgruppen unverändert in der sich sonst verändernden Kernsubstanz erhalten und durch den ganzen Organismus gleichmässig vertheilt würden, nicht aber dass ihre Führung nur auf bestimmten Wegen erfolgen sollte.“

Dass ich diesen Einwurf nicht für berechtigt halten kann, geht aus dem hervor, was oben über die von Strasburger

angenommene Gleichheit der beiden durch indirekte Theilung entstehenden Tochterkerne gesagt wurde. Ich sehe keinen Grund, warum die beiden Hälften des Mutterkerns stets von gleicher Beschaffenheit sein müssten, wenn sie auch wohl immer von gleichem Volumen und gleicher Masse sein werden; ich wundere mich aber, dass Strasburger mir die Möglichkeit zugibt, dass das Keimplasma, welches dem Idioplasma der somatischen Zellen nach meiner Ansicht beigemischt ist, bei seinem Durchgang durch den Körper unverändert bleiben kann. Denn wenn Strasburger's Ansicht zutrifft, nach welcher die Veränderungen der Kernsubstanz während der Ontogenese durch den ernährenden Einfluss des Zellkörpers (Cytoplasmas) zu Stande kommt, dann müsste doch wohl jedesmal die gesammte Kernsubstanz einer Zelle verändert werden, und es könnte kein unveränderter Rest daneben bestehen bleiben. Nur wenn die Umwandlungen der Kernsubstanz, wie sie beim Aufbau des Körpers stattfinden müssen, aus rein innern Ursachen erfolgen, d. h. aus der Constitution des Kernplasmas heraus, ist es denkbar, dass ein Theil eines bestimmten Kerns eine Veränderung eingeht, ein anderer aber unverändert bleibt. Dass dies aber wirklich geschehen kann und geschieht, das beweisen uns unter Anderem jene oben erwähnten Fälle ganz früher Abtrennung der Keimzellen von der sich entwickelnden Eizelle. Wenn im Dipteren-Ei die ersten beiden Kerne, welche sich vom Furchungskern des Eies durch Theilung lostrennen, die Geschlechtszellen bilden, so beweist dies, dass sie das Keimplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen; die übrige Masse des Furchungskerns aber muss sich während oder vor der Abtrennung jener ersten Kerne in ihrem Wesen verändert haben, sonst müsste sie nachher noch einmal Polzellen bilden, während sie doch andere — nämlich die somatischen Zellen — aus sich hervorgehen lässt. Wenn auch die Zellkörper solcher frühesten Embryonalzellen häufig noch keine uns sichtbare Verschiedenheit aufweisen, so muss doch das Idioplasma ihrer Kerne ohne allen Zweifel verschieden sein, woher käme sonst ihre

verschiedne Weiterentwicklung? Ich halte es auch nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich, dass die Körper solcher früher Embryonalzellen nicht nur gleich scheinen, sondern dass sie es auch wirklich sind, denn wenn auch das Idioplasma des Kerns den Charakter des Zellkörpers bestimmt und wenn jede Differenzirung dieses letzteren von einer bestimmten Beschaffenheit des Kernplasmas abhängt, so ist damit doch keineswegs gesagt, dass nun auch umgekehrt jede Aenderung in der Beschaffenheit des Kernplasmas eine Aenderung des Zellkörpers mit sich bringen müsse. Ohne Wolken ist kein Regen möglich, aber nicht jede Wolke bringt Regen; ohne chemische Umsetzungen ist kein Wachsthum möglich, aber nicht jeder Grad und jede Art von chemischen Processen bringt Wachsthum. So wird auch nicht jede Art von Veränderung in der Molekularstructur des Kernplasmas einen umgestaltenden Einfluss auf das Zellplasma ausüben müssen, und es wird denkbar sein, dass eine lange Reihe von Kernplasma-Veränderungen sich nur in der Art und Energie seiner Theilungsfolgen äussert, während die Zellsubstanz noch ganz unberührt davon bleibt, soweit es ihre molekulare und chemische Beschaffenheit angeht. Damit stimmt auch der Augenschein, der zeigt, dass in der ersten Periode der Embryonalbildung der Thiere die Zellkörper keine oder nur sehr geringe sichtbare Verschiedenheiten zeigen, wenn es davon auch Ausnahmen besonders bei niederen Thieren gibt. Doch beruhen auch diese — z. B. die Verschiedenheiten im Aussehen der Ekto- und Entodermzellen bei Spongien und andern Coelenteraten vielleicht mehr auf einer verschiedenen Beimengung ernährender Bestandtheile als auf einer starken Verschiedenheit des Zellplasmas selbst. Es leuchtet ja auch ein, das es beim Aufbau des Embryos zunächst auf eine Vermehrung des Zellmaterials und später erst auf eine Differenzirung desselben in verschiedne Qualitäten nach dem Princip der Arbeitstheilung ankommt. Auch von dieser Seite her stimmen also die Thatsachen gegen Strasburger, wenn er die Ursache der Kernplasma-Veränderungen nicht in ihnen selbst, sondern im Zellkörper sucht.

Ich glaube somit gezeigt zu haben, dass sich theoretisch kaum etwas gegen die Beimengung unveränderten Keimplasmas zur Kernsubstanz der somatischen Zellen, oder gegen die Führung dieses Keimplasmas auf bestimmten Wegen einwenden lässt. Allerdings aber wäre es a priori auch sehr wohl denkbar, dass allen somatischen Kernen etwas unverändertes Keimplasma beigemischt wäre. Bei den Hydroiden wird zwar eine solche Annahme dadurch ausgeschlossen, dass eben nur ganz bestimmte Zellen und Zellenfolgen im Stande sind, sich zu Keimzellen zu entwickeln, allein es wäre ja ganz wohl denkbar, dass Organismen existirten, für die es von grossem Nutzen wäre, wenn jeder ihrer Theile unter Umständen wieder zum Ganzen auswachsen und Geschlechtszellen hervorbringen könnte, und in diesem Falle würde es vielleicht möglich gewesen sein, allen somatischen Kernen ein Minimum unveränderten Keimplasmas beizugeben. Aus diesem Grunde halte ich auch den andern Einwand, welchen Strasburger meiner Theorie macht, nicht für entscheidend, dass es nämlich Pflanzen gibt, die man durch Rhizomstücke, Wurzelstücke, ja selbst Blätter vermehren kann, und dass so gewonnene Pflanzen schliesslich blühen, fructificiren und wieder Ihresgleichen aus Samen erzeugen können. „Aus abgeschnittenen, auf feuchten Sand gelegten Begonienblättern ist es leicht, neue Pflanzen zu erziehen, und doch hätten keinesfalls in dem normalen Verlauf der Ontogenie die Moleküle des Keimplasmas das Blatt zu passiren gehabt, sie müssten daher im Blattgewebe fehlen. Da somit auch aus dem Blatte die Erziehung einer blühenden und fructificirenden Pflanze möglich ist, so beweist dies unwiderleglich, dass es besondere, Keimsubstanz führende Zellen in der Pflanze nicht gibt.“ Mir scheint diese Thatsache nur zu beweisen, dass bei der Begonie und ähnlichen Pflanzen den Zellen oder vielleicht auch nur gewissen Zellen der Blätter Keimplasma beigemengt ist, dass diese Pflanze der Vermehrung durch Blätter angepasst ist. Warum sind denn nicht alle Pflanzen in dieser Weise vermehrbar? Niemand hat noch einen Baum aus einem Linden- oder

Eichenblatt hervorwachsen sehen, oder eine blühende Pflanze aus einem Tulpen- oder Windenblatt. Man wird darauf nicht etwa antworten wollen, es handle sich in jenen letzterwähnten Fällen um stärker specialisirte Theile, die dadurch zur Produktion von Keimsubstanz unfähig geworden seien, denn die Zellen der Blätter dieser verschiedenen Pflanzen sind wohl schwerlich in verschiedenem Grade speciell histologisch differenzirt. Wenn also dennoch die einen eine blühende Pflanze reproduciren können, die andern nicht, so muss dies einen andern Grund haben, als den Grad ihrer histologischen Differenzirung, und ich sehe diesen Grund darin, dass einem Theil ihrer Kerne unverändertes Keimplasma in minimaler Menge beigemischt ist.

In Sachs vortrefflichen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ lese ich (p. 884), dass „bei den Laubmoosen fast jede beliebige Zelle der Wurzeln, Blätter, Sprossachsen, ja sogar der jungen, unreifen Sporenfrucht unter günstigen Umständen zu einer ganzen, selbstständigen Pflanze werden“ kann. Falls solche Pflanzen später auch Keimzellen hervorbringen, hätten wir also hier einen Fall, der die Annahme verlangen würde, dass allen oder nahezu allen Zellen einer Pflanze Keimplasma beigemischt sein müsste.

Noch viel weniger scheint mir die Theorie der Continuität des Keimplasmas durch den Generationswechsel widerlegt, oder auch nur in irgend einem Grad unwahrscheinlich gemacht zu werden. So gut das Keimplasma gewissen somatischen Zellen des aus dem Ei entstandenen Individuums beigegeben sein und auf bestimmten Bahnen weitergeschafft werden kann, so gut kann es auch in ein durch Knospung aus jenem hervorgewachsenes zweites, drittes — n^{tes} Individuum übergeleitet werden, und gerade die Thiergruppe der Hydroiden, auf die sich meine Vorstellung von der Continuität des Keimplasmas vor Allem stützt, pflanzt sich ja zum grossen Theil durch Generationswechsel fort.





II. DIE BEDEUTUNG DER „RICHTUNGS- KÖRPERCHEN“.

Seitdem wir aber wissen, dass das spezifische Wesen einer Zelle in der Molekularstructur ihres Kernes beruht, bietet sich meiner Theorie noch eine weitere und, wie ich glaube, sehr starke Stütze in der solange räthselhaft gebliebenen Ausstossung der Richtungskörperchen.

Wenn nämlich die spezifische Molekularstructur eines Zellkörpers von der Kernplasma-Beschaffenheit bestimmt und hervorgerufen wird, dann muss jede histologisch differenzirte Zellart auch ihr spezifisches Kernplasma haben. Nun ist aber die Eizelle der meisten Thiere, solange sie noch wächst, durchaus keine indifferente Zelle von primitivster Beschaffenheit, sondern ihr Zellkörper hat grade während dieser Zeit des Wachsthums ganz eigenthümliche, spezifische Functionen zu erfüllen, ernährende Substanzen auszuschcheiden von bestimmter chemischer Natur und physikalischer Beschaffenheit, und diese „Dotter-Substanzen“ in bestimmter Weise abzulagern und aufzuspeichern, damit sie bei der später erfolgenden Embryonalentwicklung dem Embryo zur Verfügung stehen. Sie hat auch meistens Eihäute, und oft solche von durchaus spezifischer Structur zu liefern; sie ist also histologisch differenzirt. Die

wachsende Eizelle verhält sich also in dieser Beziehung wie irgend eine somatische Zelle, am ehesten wäre sie vergleichbar etwa einer Drüsenzelle, nur dass sie ihre Abscheidungen nicht alle ausserhalb der Zelle, sondern in dem Zellkörper selbst deponirt. Zu dieser specifischen Funktion bedarf sie eines specifischen Zellkörpers, und dieser wiederum ist bedingt durch einen specifischen Zellkern; es muss also die wachsende Eizelle ein Kernplasma von specialisirter Molekularstructur besitzen, welches den erwähnten Drüsen-Funktionen der Zelle vorsteht. Wenn man das Kernplasma histologisch differenzirter Zellen als „histogenes Kernplasma“ bezeichnet, so muss die wachsende Eizelle histogenes Kernplasma enthalten, und zwar eine bestimmte specifische Modifikation desselben. Dieses Kernplasma kann unmöglich dasselbe sein, welches später die Embryonalentwicklung veranlasst, diese wird vielmehr nur durch ächtes Keimplasma angeregt werden können von jener unendlich complicirten Zusammensetzung, wie ich sie oben anschaulich zu machen suchte. Es müssen also im Keimbläschen der Eizelle zweierlei Kernplasma-Arten enthalten sein: Keimplasma und histogenes Plasma, und zwar eine bestimmte Art von histogenem Kernplasma, die man ovogenes nennen könnte¹⁾. Dieses ovogene Kernplasma muss im jungen Ei bedeutend überwiegen, da es — wie wir sehen — die wachsende Eizelle beherrscht; das Keimplasma dagegen muss zuerst nur in geringer Menge vorhanden sein, dann aber im Laufe des Wachstums der Zelle bedeutend an Masse zunehmen. Damit es aber zur Herrschaft komme über den Zellkörper, damit, mit andern Worten, die Embryonalentwicklung beginne, muss das an Masse immer noch überwiegende ovogene Kernplasma aus

¹⁾ Dies halte ich auch heute noch für richtig; ich würde heute sagen: die junge Eizelle wird von einer besondern Determinante beherrscht, die man als die ovogene bezeichnen kann. Vergleiche mein neues Werk: „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung“, Jena 1892.

der Zelle entfernt werden. Diese Entfernung geschieht nun auf demselben Wege, auf welchem auch in der Ontogenese des Embryo differente Kernsubstanzen getrennt werden: durch Kern- und Zelltheilung; die Ausstossung der Richtungskörperchen ist nichts Anderes, als die Entfernung des ovogenen Kernplasmas aus der Eizelle¹⁾. Dass bis zuletzt die Masse des ovogenen Kernplasmas im Keimbläschen überwiegt, schliesse ich aus der Thatsache, dass zweimalige Theilung desselben und Ausstossung zweier Richtungskörperchen die Regel ist. Wenn damit zugleich auch ein geringer Theil des Zellkörpers dem Ei entzogen wird, so wird das wohl als ein unvermeidlicher Verlust des Eies zu betrachten sein, ohne den eben in den betreffenden Fällen die Entfernung des ovogenen Kernplasmas nicht erfolgen konnte.

Dies meine Theorie von der Bedeutung der Richtungskörperchen, der ich die früher von Andern aufgestellten Theorien nicht in extenso gegenüber stellen will, da sie ja bekannt sind und sich von ihr so wesentlich unterscheiden, dass dies nicht noch im Näheren aufgezeigt zu werden braucht. Dass etwas aus dem Ei entfernt wird, was für dessen Embryonalentwicklung hinderlich sein würde, wird wohl von Allen angenommen, aber worin dieses Hinderniss besteht, was beseitigt werden muss, darüber gehen die Vermuthungen auseinander²⁾; die Einen stellen sich das Keimbläschen zwitterig

1) Seit der Aufstellung des obigen Satzes haben viele darauf gerichtete Untersuchungen im Laufe der Jahre dazu geführt, ihn zu widerlegen. Es wird aber nicht uninteressant sein, den Gedankengängen zu folgen, welche endlich zur richtigen Auffassung geführt haben. Vergl. Aufsatz V, VI und XII.

2) So suchte Bütschli schon 1877 die „hauptsächliche Bedeutung der Bildung der Richtungskörperchen in der Entfernung eines Theils des Eikerns, möge diese Entfernung sich nun in der Weise vollziehen, dass ein Theil des Kerns direkt entfernt wird, oder so, dass er unter der Form einer Zellknospung seinen Austritt aus der Eizelle findet“. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, p. 237 Anm.

vor — Minot¹⁾, van Beneden, Balfour —, und lassen das männliche Element im Richtungskörperchen ausgeschieden werden, um so das Ei befruchtungsfähig zu machen, Andere sprechen von einer „Verjüngung“ des Kerns, noch Andere glauben, dass nur die Masse der Kernsubstanz reducirt werden müsse, damit sie der des oft sehr kleinen Spermakerns gleich und so das richtige Verhältniss zur Kerncopulation herbeigeführt werde.

Die erstere Ansicht scheint mir schon dadurch widerlegt, dass nachweislich von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, von der Spermazelle auch weibliche, das Keimplasma des Eikerns ist also nicht weiblich, das des Spermakerns nicht männlich, sondern sie sind beide geschlechtlich indifferent. Die zweite Ansicht ist von Strasburger neuerdings dahin formulirt worden, dass die Menge des in dem Keimkern (Keimbläschen des Eies) enthaltenen „Idioplasmata auf die Hälfte reducirt werden“ müsse, damit dann durch die Copulation mit dem Spermakern wieder ein ganzer Kern zu Stande komme. Obgleich ich die zu Grunde liegende Idee, dass die Masse des Kerns für seine Wirkungen nicht minder wichtig, als seine Qualität ist, für vollkommen richtig halte, so muss ich doch bestreiten, dass es sich bei der Ausstossung der Richtungskörperchen um eine Massenverminderung handle. Die Masse des im Keimbläschen enthaltenen „Idioplasmata“ wird auch thatsächlich gar nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt, da ja zwei Theilungen hintereinander erfolgen. Durch die Copulation mit dem ebenso gross als der Eikern anzunehmenden Spermakern würde also nur die Hälfte der Masse des Keimbläschen-Idioplasmata wieder hergestellt, und da müsste man doch fragen: wozu die Verschwendung? wozu wurde sie vorher auf das Doppelte gebracht? Und wenn wirklich diese doppelt so grosse Masse des Keimbläschens aus Keimplasma bestünde,

¹⁾ C. S. Minot, „Account etc.“ — Proceedings Boston Soc. nat. hist., Vol. XIX, p. 165. 1877.

warum trat das Ei nicht schon vorher in Furchung ein? Wer freilich die Samenzelle als das belebende Element, als den zündenden Funken betrachtet, der erst die Embryonalentwicklung auslöst, der hat darauf eine Antwort bereit, nicht aber Strasburger, der mit mir einer später zu besprechenden, ganz andern Auffassung huldigt.

Sobald man dagegen annimmt, dass im Keimbläschen zwei verschiedene Arten von Kernplasma enthalten sind, so löst sich das Räthsel ganz einfach. Ich werde weiter unten bei Gelegenheit der Parthenogenese eine Thatsache anführen, die mir einen förmlichen Beweis dafür zu enthalten scheint. Nehmen wir sie einstweilen als richtig an, so ist klar, dass diese einfache Erklärung einer sonst recht unklaren Erscheinung eine bedeutende Stütze für die Theorie von der Continuität des Keimplasmas bilden würde. Sie würde vor Allem die Voraussetzung derselben, nämlich die Vereinigung von zwei Nucleoplasmen verschiedner Qualität in ein und demselben Kern gewissermaassen ad oculus demonstriren. Die Theorie hängt gradezu an dieser Annahme, denn wenn die Letztere nicht richtig wäre, so könnte eine Continuität des Keimplasmas in keinem einzigen Fall angenommen werden, auch nicht in jenen einfachsten Fällen der Dipteren, bei welchen die erstgebildeten Zellen der Embryonalentwicklung die Keimzellen sind. Denn auch bei diesen Arten besitzt das Ei ein specifisch histologisches Gepräge, welches einen specifisch differenzirten Kern voraussetzt. Man müsste also dann annehmen, dass das unverändert vom Furchungskern übernommene Keimplasma der neugebildeten Keimzellen sich sofort in toto in ein ovogenes Kernplasma umwandle, um dann später, wenn das Ei fertig ist, wieder in Keimplasma zurückverwandelt zu werden. Es wäre dabei durchaus nicht abzusehen, warum zu dieser Rückverwandlung eine Ausstossung eines Theiles der Kernsubstanz nöthig ist.

Meine Annahme ist jedenfalls die einfachere, insofern ich nur eine einmalige Umwandlung eines Theiles des Keim-

plasmas zu ovogenem Kernplasma anzunehmen brauche, nicht aber die so unwahrscheinliche Rückverwandlung in Keimplasma. Das ovogene Kernplasma muss ganz andere Eigenschaften besitzen, als das Keimplasma, es neigt vor Allem nicht zur Theilung, und so werden wir die an und für sich recht auffallende Thatsache besser verstehen können, dass Eizellen sich nicht mehr durch Theilung vermehren, sobald sie einmal ihre spezifische Structur angenommen haben, d. h. sobald sie vom ovogenen Kernplasma beherrscht werden. Die Neigung zur Kerntheilung und damit auch zur Zelltheilung tritt erst dann ein, wenn das gegenseitige Verhältniss der beiden Nucleoplasma -Arten des Keimbläschens sich bis zu einem bestimmten Grad verändert hat. Diese Veränderung fällt zusammen mit dem Erreichen der Maximalgrösse des Eizellkörpers. Strasburger, gestützt auf seine Beobachtungen an Spirogyra, lässt den Anstoss zur Zelltheilung freilich vom Zellkörper selbst ausgehen, allein die sogenannten Attractions-Centren an den Polen der Kernspindel entstehen doch augenscheinlich unter dem Einfluss des Kernes selbst, möchten sie auch wirklich ganz aus Zellplasma bestehen. Doch ist auch dieser Punkt noch nicht entschieden, und man darf wohl vermuthen, dass das sogenannte „Polkörperchen“ der Spindel (Fol) vom Kern her stammt, wenn es auch ausserhalb der Kernmembran auftritt. Hier ist noch Vieles zweifelhaft, und man muss mit weiter gehenden Schlüssen zurückhalten, bis es gelungen sein wird, das Dunkel zu erhellen, in welches die innern Vorgänge der indirekten Kerntheilung trotz der Bemühungen so vortrefflicher Beobachter zur Zeit noch gehüllt sind. Wissen wir doch noch nicht einmal sicher, ob die chromatische, oder die achromatische Substanz des Kernfadens das eigentliche Idioplasma ist. Soviel aber wird man auch jetzt schon, bevor noch diese Verhältnisse ganz aufgeklärt sind, sagen dürfen, dass die Zelle unter dem Einfluss gewisser Kernzustände in Theilung tritt, mögen auch diese Zustände erst manifest werden, nachdem die Theilung der Zelle bereits begonnen hat.

Ich schreite nun dazu, meine Hypothese von der Bedeutung der Richtungskörper-Bildung an den bis jetzt bekannten Thatsachen zu prüfen.

Wenn die Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des ovogenen Kernplasmas der specifischen histologisch differenzirten Eizelle bedeutet, so muss man erwarten, bei allen Arten Richtungskörper auftreten zu sehen, es sei denn, die Eizelle habe irgendwo einen ganz primitiven histologisch undifferenzirten Charakter beibehalten. Ueberall also, wo sie durch besondere Grösse, Beschaffenheit ihres Zellkörpers, Beimengung von Deutoplasma-Theilen, Schalenbildung den Charakter einer specialisirten Gewebezelle annimmt, muss sie auch ovogenes Kernplasma enthalten und muss dieses entfernt werden, wenn das Keimplasma die Herrschaft über die Eizelle gewinnen soll. Es muss dabei gleichgültig sein, ob die Eizelle befruchtet wird oder nicht.

Gehen wir die Metazoen auf diese Punkte hin durch, so sind die Richtungskörper bei den Spongien noch nicht gefunden, was indessen kein Beweis ihres wirklichen Fehlens sein möchte.¹⁾ Einmal ist wohl noch nie ernstlich nach ihnen gesucht worden, und dann werden sie vielleicht auch schwer nachzuweisen sein, da die Eizellen hier lange Zeit frei im Mesodermgewebe liegen und sogar umherkriechen. Man sollte allerdings vermuthen, dass die Bildung der Richtungskörper hier, wie sonst überall erst mit der völligen Reife des Eies eintrete, also zu einer Zeit, in welcher die Eier bereits vom Schwammgewebe dichter eingehüllt sind. Jedenfalls besitzen die Eier der Spongien, soweit sie bekannt sind, ein so specifisches Gepräge, einen so charakteristischen Zellkörper, oft mit Deutoplasma-Elementen und dem charakteristischen Kern aller thierischen noch wachsenden Eier, dem Keimbläschen, dass man an der Anwesenheit eines specifischen ovogenen Kernplasmas nicht zweifeln, und also auch

¹⁾ Dieselben sind inzwischen nachgewiesen worden; siehe: Fiedler, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47.

die Entfernung desselben durch Bildung von Polkörpern erwarten muss.

Bei den übrigen Cölenteraten, bei Würmern und Echinodermen, sowie bei Mollusken sind die Richtungskörperchen nachgewiesen, auch bei einzelnen Crustaceen, nämlich bei *Balanus* von Hoek und bei *Cetochilus septentrionalis* von Grobben. Der letztere Fall scheint ganz sicher, der erstere ist angezweifelt worden und ebenso auch der Fall von *Moina*, bei welcher Daphnide Grobben einen Körper dem in Furchung eintretenden Ei aufgelagert fand, den er als Richtungskörper deutete. Bei Insecten sind bis jetzt Richtungskörper noch nicht nachgewiesen worden und bei Wirbelthieren nur in einzelnen Fällen, so durch Kupffer und Benecke bei *Petromyzon*.

Es muss der Zukunft überlassen bleiben zu entscheiden, ob nicht in den allerdings grossen Thiergruppen, bei welchen die Ausstossung von Richtungskörperchen noch nicht nachgewiesen ist, diese doch auch vorkommt. Ein Einwurf gegen meine Theorie kann daraus um so weniger abgeleitet werden, als sich im Voraus gar nicht sagen lässt, ob nicht die Entfernung des ovogenen Kernplasma aus dem Ei im Laufe der Phylogenese auch noch auf eine andere, minder auffallende Weise erreichbar wurde. Der Zellkörper der Richtungskörperchen ist bei vielen Eiern so klein, dass es lange gedauert hat, ehe man sich von der Zellnatur dieser Gebilde überzeugen konnte,¹⁾ und dies möchte wohl darauf hindeuten, dass hier ein phyletischer Reductionsprocess stattgefunden hat, dahin zielend, dem Ei möglichst wenig von seiner Substanz zu rauben. Jedenfalls steht es fest, dass in allen Gruppen der Metazoen das Keimbläschen bei der Reife des Eies Umwandlungen eingeht, die denen, welche bei den Eiern mit Richtungskörperchen zur Bildung dieser Körper führen, durchaus ähnlich sind. Möglich, dass die Natur hier ein ab-

¹⁾ Van Beneden gesteht ihnen sogar noch in seinem letzten Werke nur den Werth von Kernen zu; a. a. O. p. 394.

gekürztes Verfahren eingeschlagen hat, um zu demselben Ziele zu gelangen.

Ein gewichtiger Einwand dagegen wäre es, wenn bei den männlichen Keimzellen kein der Ausstossung der Polkörper entsprechender Vorgang aufzufinden wäre, denn es leuchtet ein, dass man einen solchen von meinem Standpunkt aus erwarten muss. Die meisten Samenzellen weichen ja so sehr von der gewöhnlichen Gestalt einer „indifferenten“, d. h. noch nicht differenzierten Zelle ab, sie sind in hohem Grade histologisch differenziert und weisen somit ebenso gut auf eine spezifische Kernsubstanz hin, als die Dotter abscheidenden Eizellen; auch die meisten Samenzellen sind in diesem Sinne somatische Zellen, d. h. Zellen einer spezifischen Gewebsform, und diese ihre charakteristische Form hat Nichts zu thun mit ihrer befruchtenden Eigenschaft, mit ihrer Eigenschaft, Träger von Keimplasma zu sein. So wichtig sie ist, um das Zusammenreffen mit der Eizelle und das Eindringen in dieselbe zu ermöglichen, so wenig hat sie irgend etwas zu schaffen mit der Fähigkeit der Samenzelle, die Eigenschaften der Species und des Individuums auf die folgende Generation zu übertragen. Diejenige Kernsubstanz, deren Molekularstruktur die Zelle bestimmt, die Gestalt des Samenfadens, der Strahlzelle (Crustaceen), des Bomerang (gewisse Daphniden), oder der Spitzkugel (Nematoden) anzunehmen, kann unmöglich dieselbe sein, welche, copulirt mit dem Eikern, in ihrer Molekularstruktur die Tendenz enthält, ein neues Metazoon aufzubauen nach Art desjenigen, welches die betreffende Samenzelle hervorgebracht hat. Es müssen also auch in der Samenzelle zweierlei Kernplasmata enthalten sein, Keimplasma und spermogenes Kernplasma.

Wir können nun allerdings im Voraus nicht sagen, ob es nicht möglich wäre, dass der Einfluss, den das spermogene Kernplasma auf die Spermazelle ausübt, nicht auch noch auf eine andere Weise eliminirt werden könnte, als durch Entfernung desselben aus der Zelle. Es wäre z. B. denkbar, dass sie aus dem Kern ausgestossen und innerhalb des Zell-

körpers in irgend einer Weise unschädlich gemacht werden könnte. Wir wissen ja über die innern Vorbedingungen der Kerntheilung noch Nichts, und es war eine blossе, vorläufig noch nicht auf Thatsachen zu stützende Vermuthung, wenn ich oben das Keimplasma in der wachsenden Eizelle in geringerer Menge dem Kern beigemischt sein liess, als das ovogene Plasma; wenn ich annahm, das Keimplasma vermehre sich dann allmählig stärker, und es steigere sich mit der erreichten Maximalgrösse des Eies eben durch die Verschiebung ihres Massen-Verhältnisses der Gegensatz zwischen den beiden differenten Kernplasma-Arten derart, dass die Trennung derselben, d. h. die Kerntheilung, eintrete. Allein wenn wir auch nicht im Stande sind, die verschiedenen Arten von Nucleoplasma optisch zu unterscheiden, welche in einem Kernfaden vereinigt sein können, so ist doch jedenfalls diese Annahme, dass die Wirkung jeder Plasma-Art in direktem Verhältniss zu ihrer Masse stehe, die nächstliegende und natürlichste. Die Tendenz des Keimplasmas, welches im Keimbläschen enthalten ist, kann sich nicht geltend machen, solange neben ihr ein Uebergewicht ovogenen Plasmas vorhanden ist. Man wird sich vorstellen müssen, dass die Wirkungen der beiden verschiedenen Plasma-Arten sich zu einer Resultante vereinigen; sobald indessen ihr Einfluss auf die Zelle ein nahezu entgegengesetzter ist, wird nur die stärkere Plasma-Art zur Geltung kommen, die aber dann an Masse um so mehr der andern überlegen sein muss, als ein Theil davon durch die entgegengesetzt wirkende Plasma-Art gewissermaassen neutralisirt ist. Daraus liesse sich etwa ableiten, weshalb das ovogene Plasma des Keimbläschens so bedeutend dem Keimplasma an Masse überlegen ist. Denn offenbar haben diese beiden Nucleoplasma-Arten wenigstens in Bezug auf einen Punkt ihrer Wirkungen entgegengesetzte Tendenzen. Das Keimplasma strebt der Theilung der Zelle in die beiden ersten Furchungskugeln zu, das ovogene Plasma aber enthält die Tendenz zum Wachsthum des Zellkörpers ohne Theilung. So wird das Keimplasma erst dann zur Geltung

kommen und sich des ovogenen Plasmas entledigen können, wenn es bis zu einer gewissen Masse herangewachsen ist und nun in einem bestimmten Massenverhältniss jenem gegenüber-treten kann.

Ueberträgt man nun diese Vorstellungen auf die Samenzellen, so wird man versuchen müssen, auch hier die Ausstossung eines Theils der Kernsubstanz, des dem ovogenen Plasma entsprechenden spermogenen nachzuweisen.

Soweit wir nach den bis heute klar erkannten Verhältnissen schliessen können, liegen solche Vorgänge auch in der That vielfach vor, wenn sie sich auch ganz anders ausnehmen, als bei der Eizelle, und einer gleich sicheren Deutung noch nicht fähig sind.

Es ist bereits von jenen Forschern, welche in der Ausstossung der Richtungskörperchen des Eies die Entfernung des männlichen Elementes und die Herstellung einer sexuellen Differenzirung erblicken, der Versuch gemacht worden, den verlangten Nachweis zu führen, denn auch ihre Theorie erheischt die Entfernung eines Theils der Kernsubstanz bei der reifenden männlichen Keimzelle. So sollen nach E. d. v. Beneden und Ch. Julin die Zellen, welche die Spermatogonien (Mutterzellen der Samenzellen) bei *Ascaris* erzeugen, Elemente ihrer Kernplatte austossen, ein Vorgang, der freilich bis jetzt noch an keinem andern Thier gesehen und auch hier natürlich nur erschlossen, nicht beobachtet wurde. Ueberdies besitzen die Samenbildner zur Zeit dieser Ausstossung noch nicht die spezifische Form der spitzkugelförmigen Samenzellen, und man müsste doch erwarten, dass das somatische Kernplasma erst dann entfernt würde, wenn seine Rolle beendet, d. h. wenn die spezifische Gestalt der Samenzelle erreicht wäre. Eher würde man jene Kerne der Spermatoblasten (Mutterzellen der Samenzellen) in diesem Sinn in Anspruch nehmen können, von denen schon lange bekannt ist, dass sie nicht in die Bildung der Samenzellkerne aufgehen, sondern zum grössten Theil an der Basis der Samenbildnerin liegen bleiben und nach Reifung und Austritt der Samenzellen zu

Grunde gehen. Hier würde auch der Einfluss dieser Kerne auf die Ausbildung der specifischen Samenzellenform nicht gradezu unmöglich erscheinen, da diese in Gestalt bündelweise zusammenliegender Samenfäden im Innern der Mutterzelle entstehen und sich ausbilden.

Zu Grunde gehende Theile der Samen-Mutterzellen sind schon bei vielen Thiergruppen nachgewiesen, bei Selachiern, beim Frosch, bei manchen Würmern und Schnecken, und auch bei Säugethieren (Blomfield), man hat nur bisher die Aufmerksamkeit mehr auf den in die Samenzellbildung nicht übergehenden Theil des Zellkörpers, als auf den Kern gerichtet, und der Nachweis, dass überall auch ein Kerntheil dabei übrig bleibt, fehlt noch für manche dieser Fälle. Erneute Untersuchungen müssen darüber Aufschluss geben, ob das Zugrundegehen des Kerns der Samen-Mutterzelle eine allgemeine Erscheinung ist, und ob dort, wo solche Mutterzellen nicht vorkommen, in anderer Form ein Theil des Kerns unschädlich gemacht wird. Vielleicht dürfte man übrigens eher noch daran denken, dass der zuerst von Lavalette St. George beschriebene und bei vielen Thieren verschiedenster Klassen gesehene Nebenkern der Samenzellen das Analogon eines Richtungskörperchens sei. Allerdings hält man jetzt diesen sogenannten „Nebenkern“ für eine Verdichtung des Zellkörpers. Wenn man aber erwägt, dass der Streit sich bisher darum drehte, ob der Kern der Zelle zum Kopf des Spermatozoons werde, oder aber jener Nebenkern, so hatten die Beobachter, welche Ersteres für richtig hielten, kaum eine andre Wahl, als den Nebenkern für ein Produkt des Zellkörpers zu erklären. Nun ist es aber nach den neuesten Erfahrungen von Fol¹⁾, Roule²⁾, Balbiani³⁾ und

¹⁾ Fol, „Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies“. Compt. rend. 28 mai 1883.

²⁾ Roule, „La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées“. Compt. rend. 9 avril 1883.

³⁾ Balbiani, „Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles“. Zool. Anz. 1883, Nr. 155 u. 156.

Will¹⁾ über die Bildung des Eifollikepithels bei verschiedenen Gruppen nicht unwahrscheinlich, dass Kerntheile sich vom Hauptkern loslösen können, ohne den umständlichen Process der Karyokinese durchzumachen. Es könnte also sehr wohl sein, dass der Nebenkern eine abgeschnürte Parthie des Hauptkerns wäre und keine „verdichtete“ Zellsubstanz. Sein Verhalten gegen Farbstoffe spricht dafür, und die Meinung, dass er aus Zellsubstanz entstehe, beruht nicht etwa auf direkter Beobachtung. So werden auch hier nur neue Untersuchungen darüber entscheiden können, ob in diesem Nebenkern etwa das vom Kern ausgestossene spermogene Nucleoplasma gesehen werden darf. Freilich bliebe auch dann immer noch zu erklären, warum die doch immer noch im Zellkörper befindliche Kernsubstanz keine bestimmende Wirkung mehr auf denselben ausübt.

Für die Pflanzen hat Strasburger kürzlich eine grosse Zahl von Fällen aus verschiedenen Gruppen aufgeführt, bei welchen ähnliche Vorgänge wie die Ausstossung der Richtungskörper die Reifung der Keimzelle begleiten, und zwar sowohl bei männlichen, als bei weiblichen Keimzellen. Eine überraschende Aehnlichkeit damit haben die Vorgänge im Pollenkorn der Phanerogamen. Hier — z. B. bei der Lärche — theilt sich die Mutterzelle der eigentlichen Spermazelle drei Mal nacheinander und zwar in sehr ungleiche Hälften, und die drei kleinen und bald vollständig schrumpfenden, sogen. „vegetativen“ Zellen spielen, nachdem sie losgetrennt sind, keinerlei physiologische Rolle mehr, ganz wie die Richtungskörper. Auch die sogenannte „Bauchkanalzelle“, welche sich von der weiblichen Keimzelle der Archegoniaten und Coniferen abspaltet, „erinnert“ nach Strasburger durchaus an die Richtungskörper der thierischen Eier. Ferner werfen die Spermatozoiden der Archegoniaten bei ihrem Ausschwärmen ein Bläschen ab, bevor sie zur Ausübung ihrer Funktion ge-

¹⁾ Will, „Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten“. Zool. Anz. 1884, Nr. 167, 168.

langen u. s. f. Dagegen sollen „Richtungskörperchen“ bei den den Coniferen nahe stehenden Cycadeen fehlen, und auch bei den Eiern der „Angiospermen“ ist bis jetzt kein Vorgang bekannt, der sich mit der Bildung von Richtungskörpern vergleichen liesse. Strasburger schliesst daraus, dass die Abtrennung gewisser Theile von den Keimzellen nicht überall zu ihrer Reifung nothwendig sei, dass wir somit in den betreffenden Erscheinungen keine fundamentalen Vorgänge, wie etwa die Befruchtung selbst, zu sehen haben, die überall auf derselben „morphologischen Grundlage“ abläuft, sondern Vorgänge, die nur für die Keimzellen bestimmter Organismen erforderlich sind, „um die für den Geschlechtsakt bestimmten Zellkerne in den hierzu nothwendigen physiologischen Zustand“ zu versetzen.

Ich möchte aber die Vermuthung, dass die Ausstossung des histogenen Theils der Kernsubstanz bei Reifung der Keimzellen ein auch bei Pflanzen allgemeiner, weil fundamentaler Vorgang ist, nicht desshalb aufgeben, weil derselbe noch nicht überall klar vorliegt. Der „Embryosack“ der Angiospermen ist ein so zusammengesetztes Gebilde, dass es mir mit Strasburger „wohl denkbar“ erscheint, „dass Vorgänge, welche der Anlage des Eies vorausgehen, schon in Beziehung zu der geschlechtlichen Ausbildung des Eikerns stehen“. Uebrigens würde es auch denkbar sein, dass eine pflanzliche Eizelle so einfach und so wenig histologisch specialisirt wäre, dass sie gar kein specifisches, histogenes Kernplasma zu enthalten brauchte, dass sie vielmehr von ihrem Ursprung an nur Keimplasma enthielte. Dann könnte natürlich auch ihre Reifung nicht mit einer Aussonderung somatischen Kernplasmas verbunden sein.

Ich habe bisher ganz von der Möglichkeit abgesehen, dass der Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung vielleicht eine ganz andere, nämlich eine rein morphologische Deutung verlangt. In früherer Zeit konnte man wohl in ihm hauptsächlich nur eine phyletische Reminiscenz sehen, den letzten und physiologisch bedeutungslosen Rest eines

ehemals bedeutungsvollen Vorgangs. Man wird auch heute noch zugeben müssen, dass besonders bei den ächten Richtungskörperchen der thierischen Eier ein Akt vorkommt, der seine Erklärung in der physiologischen Bedeutung des Vorgangs nicht wohl haben kann; ich meine die abermalige Theilung der bereits vom Ei abgetrennten Richtungskörper. Bei vielen Arten entstehen aus den beiden vom Ei ausgestossenen Richtungskörpern durch Theilung eines jeden derselben vier, und diese besitzen häufig — so z. B. bei den von Trinchese beobachteten Nacktschnecken — vollkommen deutlich den Bau einer Zelle. Allein einmal ist diese abermalige Theilung nicht überall die Regel, und dann ist es doch überaus unwahrscheinlich, dass ein Vorgang, der im ersten Stadium der Ontogenese oder eigentlich noch vor diesem, sich abspielt, der also auf ungemein alte phyletische Stadien zurückweisen müsste, sich bis heute erhalten haben sollte, falls er nicht eine ganz hervorragende physiologische Bedeutung hätte. Als physiologisch bedeutungsloser Vorgang würde er längst verschwunden sein, das dürfen wir mit aller Bestimmtheit sagen, gestützt auf unsre Erfahrungen über das allmälige, allerdings sehr langsame, aber doch auch ganz sichere Verschwinden bedeutungslos gewordener Theile und Vorgänge im Laufe der Phylogenese. Wir müssen desshalb ohne allen Zweifel den Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung für einen physiologisch höchst bedeutungsvollen halten. Das schliesst aber nicht aus, dass er nicht auch eine morphologische Wurzel haben könne, und ich bin weit entfernt, Versuche, eine solche nachzuweisen, wie sie z. B. kürzlich von Bütschli¹⁾ angestellt wurden, für unberechtigt zu halten.

Sollte es sich bestätigen, dass wir in der Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des histogenen Nucleoplasmas der Keimzelle zu sehen haben, so würde darin zu-

¹⁾ Bütschli, „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogen. Richtungskörperchen“. *Biolog. Centralblatt*, Bd. VI, p. 5. 1884.

gleich eine weitere Bestätigung der mit der Theorie von der Continuität des Keimplasmas eng zusammenhängenden Ansicht liegen, dass eine Rückbildung specialisirten Idioplasmas zu Keimplasma nicht vorkommt. Denn die Natur gibt keinen organisirten Stoff verloren, wenn er noch verwerthbar wäre; er wird preisgegeben, weil er nur höchstens noch als Nahrung (durch Resorption), nicht aber als lebendige Substanz verwerthbar ist.





III.

ÜBER DAS WESEN DER PARTHENOGENESE.

Wie bekannt, ist die Bildung der Richtungskörper von verschiedner Seite mit der Sexualität der Keimzellen in Verbindung gebracht und zu einer Erklärung der Parthenogenese benutzt worden. Es sei mir gestattet, hier darzulegen, welche Ansicht über das Wesen der Parthenogenese sich mir unter dem Einfluss der vorausgeschickten Anschauungen entwickelt hat.

Von den verschiedenen Deutungen der Parthenogenese, welche bisher aufgetaucht sind, leuchtet vor allen die von Minot und Balfour aufgestellte Hypothese durch ihre Einfachheit und Klarheit hervor. Sie ergibt sich in der That in ungezwungener Weise und beinahe von selbst, sobald die Annahme dieser Forscher richtig ist, dass das Richtungskörperchen der männliche Theil der vorher zwitterigen Eizelle sei. Ein Ei, welches seine männliche Hälfte verloren hat, kann sich nicht zum Embryo entwickeln, es sei denn, es erhalte durch Befruchtung eine neue männliche Hälfte wieder. Umgekehrt wird ein Ei, welches seine männliche Hälfte nicht ausstösst, sich ohne Befruchtung entwickeln können, und so wird man auf diesem Wege ganz einfach zu dem Schluss geführt, dass die Parthenogenese auf der Nichtausstossung

von Richtungskörpern beruhe. Balfour sprach es gradezu aus, dass „die Funktion des Eies, Richtungskörper zu bilden, ausdrücklich von ihm angenommen worden sei, um Parthenogenesis zu verhüten“ (a. a. O. p. 74).

Ich kann natürlich diese Ansicht nicht theilen, da ich in der Ausstossung der Richtungskörper nur die Entfernung des ovogenen Kernplasmas sehe, welches die histologische Ausbildung der specifischen Eizellen-Structur bedingte. Ich muss annehmen, dass die Reifungsvorgänge beim parthenogenetischen Ei genau dieselben sind, wie beim befruchtungsbedürftigen, dass bei beiden das ovogene Kernplasma in irgend einer Weise beseitigt werden muss, ehe die Embryonal-Entwicklung beginnen kann.

Leider liegt die thatsächliche Basis für diese Annahme noch nicht so vollständig vor, als es zu wünschen wäre, vor Allem sind wir immer noch im Unklaren, ob bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper ausgestossen werden, oder nicht, denn es liegt noch kein Fall vor, in dem dies mit voller Sicherheit constatirt wäre. Freilich liefert dieser Mangel auch der gegnerischen Seite keine Stütze, denn die Arten, deren parthenogenetische Eier keine Richtungskörper bislang erkennen liessen, sind (alle solche, bei deren befruchtungsbedürftigen Eiern ebenfalls noch keine Richtungskörper gesehen wurden. Trotzdem nun aber dieser Punkt der Ausstossung von Richtungskörperchen bei Parthenogenese noch dunkel ist, so muss doch soviel als nahezu sicher gelten, dass die Reifungserscheinungen thierischer Eier — mögen sie nun mit Ausstossung von Richtungskörperchen verbunden sein, oder nicht — gleich sind bei den parthenogenetischen und den befruchtungsfähigen Eiern ein und derselben Art. Das geht, wie mir scheint, vor Allem aus den später noch genauer zu besprechenden Fortpflanzungserscheinungen der Bienen hervor, bei welchen nachweislich dasselbe Ei entweder befruchtet werden, oder sich parthenogenetisch entwickeln kann.

Wenn wir also sehen, dass die Eier mancher Arten die

Fähigkeit besitzen, sich auch ohne Befruchtung zu entwickeln, die anderer Arten aber nicht, so muss der Unterschied zwischen beiderlei Eiern in etwas Anderm liegen, als in der Art der Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern. Es gibt aber auch Thatsachen, die bestimmt darauf hinweisen, dass er in Verhältnissen liegen muss, die Schwankungen unterworfen sind, bei denen ein Mehr oder Weniger vorkommt, kurz, dass er in quantitativen, nicht in qualitativen Verhältnissen seinen Grund hat. Eine ganze Reihe von Insecten pflanzen sich ausnahmsweise auch parthenogenetisch fort, so manche Schmetterlinge, und zwar niemals in der Weise, dass alle Eier, welche ein unbegattetes Weibchen legt, sich entwickeln würden, sondern so, dass ein Theil, und zwar meist ein sehr kleiner Theil sich entwickelt, die andern aber absterben. Unter letzteren finden sich dann auch solche, welche zwar die Embryonal-Entwicklung beginnen, ohne sie aber durchführen zu können, und zwar ist die Stufe, auf welcher die Entwicklung stehen bleibt, eine verschiedne. Auch von den Eiern höherer Thiere ist es bekannt, dass sie, obgleich nicht befruchtet, dennoch die ersten Furchungsphasen durchlaufen können. Dies zeigte Leuckart¹⁾ am Froschei, Oellacher²⁾ am Hühnerei und Hensen³⁾ sogar am Säugethierei.

Es mangelt also in solchen Fällen nicht am Impuls, am Anstoss zur Entwicklung, wohl aber an der Kraft zu ihrer Durchführung. Da nun alle Kraft an Materie gebunden ist, so schliesse ich, dass hier zu wenig von jener Materie vorhanden ist, deren beherrschende Organisation den Aufbau des Embryos durch Umwandlung blossen Nährplasmas zu Stande bringt. Diese Substanz ist aber das Keimplasma des Furchungskerns. Ich nahm oben an, dass sich dieses

¹⁾ R. Leuckart in Artikel „Zeugung“ in R. Wagner's Handwb. der Physiol. 1853, Bd. 4, p. 953.

²⁾ Oellacher, „Die Veränderungen des unbefruchteten Keims des Hühncheneies“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22, p. 181. 1872.

³⁾ Hensen, Centralblatt 1869, Nr. 26.

Keimplasma im Laufe der Ontogenese aus sich selbst heraus verändere, indem bei ausreichender Ernährung durch das Zellplasma aus jedem vorhergehenden Zustand der nachfolgende mit Nothwendigkeit hervorgehe. Ich denke mir die Sache so, dass bei jeder Zelltheilung während des Aufbaues des Embryos Veränderungen in der Beschaffenheit des Kernplasmas eintreten und zwar entweder in beiden Kernhälften die gleichen, oder auch verschiedenartige. Es bilden sich dann also — wenn wir jetzt von der geringen Menge unveränderten Keimplasmas absehen, welches für die Bildung der Keimzellen reservirt wird — eine grosse Menge verschiedener Entwicklungsstufen des somatischen Kernplasmas, welche man mit 1, 2, 3, 4 bis n bezeichnen könnte, von denen jede um so verschiedenartigere Zellen enthält, je weiter die Entwicklung voranschreitet, je höher die erreichte Stufe ist. So würden also z. B. die beiden ersten Furchungskugeln die erste Stufe des somatischen Kernplasmas darstellen, eine Stufe, die sich ihrer Molekularstructur nach noch nicht bedeutend vom Kernplasma des Furchungskerns unterscheiden wird; die vier ersten Furchungskugeln würden die zweite Stufe darstellen, die acht ersten die dritte u. s. w. Es ist klar, dass die Molekularstructur des Kernplasmas mit jeder neuen Stufe sich weiter von derjenigen des Keimplasmas entfernen muss, und dass gleichzeitig die Zellen jeder Stufe unter sich in der Molekularstructur ihres Kernplasmas weiter auseinanderweichen müssen. Im Anfang der Entwicklung wird jede Zelle ihr eigenartiges Kernplasma besitzen müssen, da ihre weiteren Entwicklungswege eigenartige sind, erst in späteren Stadien kommt es dann auch zur massenhaften Bildung ganz oder doch nahezu gleichartiger Zellen, bei denen auch das gleiche Kernplasma vorausgesetzt werden muss.

Wenn wir nun die Annahme machen dürften, dass zur Durchführung dieses ganzen Processes der ontogenetischen Differenzirung des Keimplasmas eine bestimmte Menge desselben im Furchungskern enthalten sein müsse, und ferner, dass die Menge des im Furchungskern enthaltenen

Keimplasmas Schwankungen unterliege, so würden wir verstehen, warum das eine Ei gar nicht anders als nach Befruchtung in Entwicklung tritt, ein anderes zwar die Entwicklung beginnt, aber nicht vollenden kann, während ein drittes sie vollständig durchführt. Wir würden auch verstehen, warum das eine Ei nur die ersten Phasen der Furchung durchläuft und dann stehen bleibt, das andere noch einige Schritte weiter vorwärts macht, das dritte fast bis zur Vollendung des Embryos sich entwickelt. Es würde dies eben davon abhängen, wie weit das Ei mit dem Keimplasma reicht, welches ihm bei Beginn der Entwicklung zur Verfügung stand; die Entwicklung müsste still stehen, sobald das Nucleoplasma nicht mehr im Stande wäre, die folgende Stufe aus sich hervorgehen zu lassen, in die folgende Kerntheilung einzutreten.

Von allgemeinen Gesichtspunkten aus würde diese Theorie viel leisten können, weil es durch sie möglich würde, die phyletische Entstehung der Parthenogenese zu erklären und sich eine Vorstellung davon zu machen, wie das sonderbare, oft scheinbar abrupte und willkürliche Vorkommen derselben etwa zu verstehen ist. Ich habe schon in meinen Daphniden-Arbeiten betont, dass die Parthenogenese der Insecten und Crustaceen jedenfalls nichts Ursprüngliches, von jeher durch Vererbung Ueberliefertes ist, sondern eine erworbene Einrichtung. Wie könnten wir auch sonst sie bei naheverwandten Arten oder Gattungen vorfinden oder vermissen, und sie bei Weibchen beobachten, die den gesammten Begattungsapparat besitzen und bei denen doch die Männchen vollkommen fehlen. Ich will nicht alle die Gründe wiederholen, mit denen ich damals schon diesen Satz zu beweisen suchte¹⁾; grade bei Daphniden lässt es sich mit grosser Sicherheit schon deshalb erschliessen, weil die Vorfahrengruppe derselben, die Phyllopoden und speciell die Esteriden noch heute leben, und weil diese keine Parthenogenese besitzen, wie denn überhaupt bei

¹⁾ Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden“. Leipzig 1876—79, Abhandlung VII u. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIII.

den Daphniden die ganze phyletische Entstehung der Parthenogenese in ihrem Verlauf und ihren Motiven klarer vorliegt, als irgendwo anders. Man gewinnt dabei noch entschiedener als bei andern Gruppen — die Blattläuse etwa ausgenommen — die Ueberzeugung, dass die Parthenogenese eine Einrichtung ist, die für gewisse Lebensbedingungen einer Art äusserst vortheilhaft, nur dann und nur insoweit angenommen wird, als sie nützlich ist; und weiter, dass mindestens in dieser Ordnung die Einrichtung der Parthenogenese bei jeder Art möglich war und angenommen werden konnte, sobald sie nützlich wurde. Dies würde sich leicht verstehen lassen, wenn nur ein Plus von Keimplasma dazu gehörte, um ein Ei ohne Befruchtung zur Entwicklung fähig zu machen.

Untersuchen wir nun die Grundlagen dieser Hypothese, so wird der eine Theil der Voraussetzungen, dass nämlich Schwankungen in der Menge des Keimplasmas des Furchungskerns vorkommen, ohne Weiteres als richtig angenommen werden dürfen, da es überhaupt keine absolute Gleichheit bei irgend einem Theil verschiedner Individuen gibt; sobald also diese Schwankungen so gross vorkommen, dass Parthenogenese eintritt, so wird durch Selection dieselbe zur herrschenden Fortpflanzungsform der Art, oder gewisser Generationen der Art erhoben werden können. Es fragt sich nur, ob die Vorstellung, dass die Masse des im Furchungskern enthaltenen Keimplasmas den Ausschlag gibt, richtig ist, oder für jetzt, ob sie sich bis zu gewissem Grad wahrscheinlich machen lässt und nicht im Widerstreit steht mit Thatsachen.

Auf den ersten Blick scheint diese Annahme auf Schwierigkeiten zu stossen; man wird einwerfen, dass der Eintritt und die Durchführung der Embryobildung unmöglich von der Masse des Nucleoplasmas im Furchungskern abhängen könne, da dieselbe doch jeden Augenblick durch Wachstum vermehrt werden kann? Wir sehen bekanntlich die Kernsubstanz während der Embryobildung in ausserordentlichem Maasse und mit erstaunlicher Raschheit sich vermehren; eine un-

gefährte Berechnung ergab mir¹⁾ z. B., dass im Ei einer Gallwespe die Kernmasse im Beginn der Keimhautbildung und der Anwesenheit von 26 Kernen schon das Siebenfache der Masse des Furchungskerns enthalten ist. Wie sollte es nun da denkbar sein, dass die Embryobildung aus Mangel an Kernsubstanz je stille stünde, und wenn dies der Fall wäre, wie konnte sie da überhaupt beginnen? Man könnte denken, wenn überhaupt Keimplasma in genügender Menge vorhanden ist, um die Furchung einzuleiten, dann muss es auch ausreichen, um die Entwicklung durchzuführen, denn es wächst ja unausgesetzt und müsste also stets auf der Höhe bleiben können, die es zu Anfang besass, und die eben grade genügte, um die folgende Theilung einzuleiten; wenn aber auf jeder ontogenetischen Stufe die Masse des Kernplasmas grade genügt, um die folgende Stufe zu erreichen, dann müsste die gesammte Ontogenese nothwendig vollendet werden.

Der Fehler in dieser Deduction liegt darin, dass sie das Wachsthum der Kernsubstanz als unbegrenzt und unbedingt voraussetzt. Das ist sie aber nicht; vielmehr hängt die Intensität des Wachsthum, abgesehen von der Qualität des Kerns und von der Ernährung, die wir als gleich annehmen wollen, jedenfalls auch von der Quantität der Kernsubstanz ab, mit welcher Wachsthum und Theilungsvorgänge beginnen. Es muss ein Optimum der Quantität geben, bei welchem das Kernwachsthum am raschesten und leichtesten vor sich geht, und dieses wird eben mit der Normalgrösse des Furchungskerns gegeben sein. Diese Grösse genügt grade, um in bestimmter Zeit und unter bestimmten äussern Bedingungen die zum Aufbau des Embryos nöthige Kernsubstanz zu erzeugen und die lange Reihe von Zelltheilungen hervorzurufen. Ist der Furchungskern kleiner, aber doch gross genug, um in Theilung zu treten, so werden die Kerne der zwei ersten Embryonalzellen noch um etwas mehr hinter ihrer normalen

¹⁾ Weismann, „Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei“. Bonn 1882, p. 106.

Grösse zurückbleiben, weil eben wegen zu geringer Grösse des Furchungskerns das Wachstum desselben während und nach der Theilung ein minder rasches sein wird. Da nun aber die Kerne während der Embryobildung nicht in den Ruhezustand gelangen, vielmehr sofort wieder zur Theilung schreiten, so müssen sie in diesem Fall immer mehr und mehr hinter der normalen Grösse des betreffenden Stadiums zurückbleiben; ihr Wachstum muss immer weniger intensiv werden, je weiter sie hinter dem Optimum der Grösse zurückbleiben. Schliesslich muss ein Zeitpunkt eintreten, in welchem sie zur Theilung überhaupt nicht mehr im Stande sind, oder doch wenigstens den Zellkörper nicht mehr so beherrschen, dass sie ihn zur Theilung zwingen können.

Der erste entscheidende Zeitpunkt für die Embryonalentwicklung ist die Reife des Eies, die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel und die Beseitigung des ovogenen Kernplasmas durch die Abschnürung der Richtungskörperchen, oder einen analogen Vorgang. Das Eintreten dieses Vorgangs selbst muss seine Ursache haben, und ich suchte oben schon zu zeigen, dass sie in dem Massenverhältniss liegen kann, welches sich bis zu diesem Moment zwischen den beiderlei Plasmaarten des Keimbläschens ausgebildet hat. Ich denke mir, dass die zuerst geringe Menge des Keimplasmas allmählig so herangewachsen ist, dass sie nun zum ovogenen Plasma in Gegensatz treten kann. Ich will das nicht weiter ausführen, da der Thatachenboden dazu nicht ausreicht, dass aber überhaupt ein Gegensatz der Kräfte bei der Kerntheilung sich einstellt und die bewegende Ursache der Theilung ist, das lehrt der Augenschein, und Roux¹⁾ kann sehr wohl im Recht sein, wenn er diesen Gegensatz auf elektrische Kräfte bezieht. Mag dem aber sein, wie ihm will, das Eine ist nicht zu bezweifeln, dass die Entwicklung dieses Gegenstandes auf innern Zuständen des Kerns selbst, wie sie

¹⁾ W. Roux, „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren“. Leipzig 1888.

sich während des Wachstums ausbilden, beruht. Es kann nicht allein von der Masse des Kernfadens abhängen, ob der Kern in Theilung eintritt oder nicht, sonst könnten nicht zwei Theilungen unmittelbar aufeinander folgen, wie es doch grade bei der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen der Fall ist, und ebenso bei den nachträglichen Theilungen der bereits abgelösten Richtungskörper. Es müssen innere Zustände des Kerns neben seinem Masseverhältniss dabei eine wesentliche Rolle spielen, die Masse allein nöthigt noch nicht zur Kerntheilung, sonst würde das Keimbläschen sich lange vor der Reifung des Eies theilen, da es ja viel mehr Nucleoplasma enthält, also z. B. der nach Ausstossung der beiden Richtungskörper zurückbleibende Eikern, der doch in den meisten Fällen zu weiteren Theilungen unfähig ist. Dass aber auf der andern Seite auch die Masse dabei eine wesentliche Rolle spielt, zeigt der sofortige Eintritt des durch Copulation des Ei- und Spermakerns gebildete Furchungskern. Man hat sich wohl die Wirkung der Befruchtung nach Analogie des Funkens vorgestellt, der in ein Pulverfass fällt: die Masse explodirt, d. h. die Furchung beginnt: es werden auch heute noch Manche dazu neigen, den polaren Gegensatz, der sich durch Kerntheilung unmittelbar nach dem Moment der Befruchtung kundgibt, auf den Gegensatz des Weiblichen und Männlichen zu beziehen. Dem muss aber ganz bestimmt entgegengehalten werden, dass der polare Gegensatz bei jeder Kerntheilung nach den bedeutungsvollen Entdeckungen Flemming's und van Beneden's nicht in der Gegenüberstellung männlicher und weiblicher Kernschleifen, sondern in der Gegenüberstellung und gegenseitigen Abstossung der beiden Hälften derselben Kernschleifen beruht. Die Schleifen des Vaters und der Mutter bleiben beisammen durch die ganze Ontogenese hindurch.

Was kann es nun also sein, was die Kerntheilung nach der Befruchtung hervorruft, und was fehlt, dass sie ohne diese in den meisten Fällen nicht eintritt? Es gibt nur eine Möglichkeit, nämlich die plötzlich durch die Copulation

aufs Doppelte angewachsene Masse des Kerns. In der Differenz des väterlichen und mütterlichen Kerns kann der Grund nicht liegen, möchte dieselbe auch von einer uns gänzlich unbekanntem und verborgenen Natur sein, weil eben die Polarität sich nicht zwischen der väterlichen und mütterlichen, sondern innerhalb jeder väterlichen und mütterlichen Kernhälfte entwickelt. Wir sind also genöthigt zu schliessen, dass die Vermehrung der Masse des Kerns den Anstoss zur Theilung gibt, zu welcher die Disposition schon vorher vorhanden war. Mir scheinen auch dieser Annahme theoretische Schwierigkeiten nicht entgegenzustehen, vielmehr ist es eine naheliegende Vermuthung, dass neben innern Verhältnissen des Kerns vor Allem sein Massenverhältniss zu dem des Zellkörpers in Betracht kommt. Es ist denkbar oder vielleicht sogar wahrscheinlich, dass der Kern zur Theilung schreitet, sobald seine wirksame Substanz eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat, unbeschadet der oben gemachten Annahme, dass gewisse innere Zustände der Kernsubstanz selbst vorhanden sein müssen, damit Theilung eintreten könne. Diese Zustände können vorhanden sein und die Theilung tritt dennoch nicht ein, weil das richtige Massenverhältniss zwischen Kern und Zelle oder zwischen den verschiedenen Idioplasma-Arten des Kerns noch nicht da ist. So denke ich mir den Zustand eines befruchtungsbedürftigen Eies nach Ausstossung der ovogenen Kernsubstanz, d. h. der Richtungkörperchen. Dass diese ausgestossen wurden, beweist eben, dass die Masse des Kerns vorher genügte, um Theilung hervorzurufen. Nachher genügt sie aber nicht mehr dazu.

Ein Beispiel wird meine Meinung noch deutlicher machen. Bei *Ascaris megaloccephala* bildet die Kernsubstanz des Eikerns zwei Schleifen, die des Spermakerns ebenfalls, der Furchungskern enthält also vier Schleifen und ebenso die ersten Furchungszellen. Gesetzt nun, die erste embryonale Kerntheilung erfordere soviel Kernsubstanz, als zur Bildung von vier Schleifen gehört; so würde ein Ei, welches nur zwei oder drei Schleifen aus seinem Kernfaden bilden kann, sich

unmöglich parthenogenetisch entwickeln können, es würde auch die erste Theilung nicht zu Stande bringen. Nehmen wir weiter an, dass vier Schleifen zwar genügen, um Kerntheilung einzuleiten, dass aber zur Durchführung der ganzen Ontogenese (einer bestimmten Art) vier Schleifen von bestimmter Grösse und Masse nothwendig sind, so würden Eier, deren Eikern einen Kernfaden von nur eben genügender Länge besitzt, um sich in vier Segmente zu zerlegen, zwar die erste Theilung durchführen können, vielleicht auch noch die zweite, dritte — n^{te}, aber auf irgend einem Punkte der Ontogenese wird die Kernsubstanz ungenügend werden und die Entwicklung wird stille stehen. Das wären dann jene Eier, die ohne Befruchtung zwar in Entwicklung eintreten, aber vor Beendigung derselben still stehen. Man könnte diese Verlangsamung der Entwicklung bis zu schliesslichem Stillstand etwa einem Eisenbahnzug vergleichen, der eine Reihe von Anschlüssen zu erreichen hat und der wegen mangelhafter Maschine zu langsam fährt. Er erreicht aber, wenn auch mit einiger Verspätung, noch den ersten, vielleicht, wenn auch mit noch grösserer Verspätung, auch noch den zweiten oder dritten Anschluss, aber schliesslich — da die Verspätung immer wächst — muss er ihn verfehlen. Die Kernsubstanz wächst während der Entwicklung unausgesetzt; aber das Tempo ihrer Zunahme ist bedingt durch die zwei Factoren ihrer eignen Masse und der Ernährung. Die Ernährung nun hängt bei der Entwicklung des Eies von der Masse des Zellkörpers ab, die gegeben ist und nicht vergrössert werden kann; wenn nun die Kernmasse von Anfang an um Etwas zu gering war, so wird sie von Stadium zu Stadium immer ungenügender werden, da ihr Wachsthum geringer ist, als es selbst bei normaler Anfangsmasse hätte sein müssen, folglich von Stufe zu Stufe ein immer stärkeres Zurückbleiben hinter der Normalmasse eintreten muss, ähnlich jenem Eisenbahnzug, der immer weiter hinter den Anschlussstationen zurückbleibt, weil seine Maschine, mag sie auch möglichst stark geheizt werden, die normale Fahrgeschwindigkeit nicht erreichen kann.

Man wird mir einwerfen, dass die vier Schleifen bei *Ascaris* doch nicht zur Kerntheilung nothwendig sein könnten, da ja bei der Abtrennung der Richtungskörper eine Kerntheilung stattfindet, aus der der Eikern mit nur zwei Schleifen hervorgehe. Allein das beweist doch nur, dass die Masse von vier Schleifen nicht für alle Kerntheilungen nöthig ist, keineswegs widerlegt es die Annahme, dass zur Theilung des Furchungskerns diese bestimmte Masse, deren sichtbarer Ausdruck die vier Schleifen sind, auch entbehrt werden könnte. Man darf doch die Zellsubstanz nicht ganz ausser Acht lassen; wenn sie auch nicht der Träger der Vererbungstendenzen ist, so ist sie doch für jede Action des Kerns nothwendig und sicherlich auch in hohem Grade bestimmend. Nicht umsonst steigt bei allen thierischen Eiern, die wir kennen, das Keimbläschen zur Reifungszeit an die Oberfläche des Eies und vollzieht dort seine Umwandlung; offenbar ist es dort ganz andern Einflüssen von Seiten des Zellkörpers unterworfen, als im Centrum des Eies, und gewiss könnte eine so ungleiche Zelltheilung, wie sie bei der Abschnürung der Richtungskörperchen erfolgt, gar nicht stattfinden, wenn der Kern im Centrum des Eies liegen bliebe.

Das hindert aber nicht, dass nicht unter Umständen die Kernsubstanz des Eikerns nach Abschnürung der Richtungskörper doch grösser sein und die nöthigen vier Kernschleifen bilden könnte. Eier also, bei welchen die Masse des Eikerns — das Keimplasma — so gross wäre, dass die erforderlichen vier Kernschleifen in normaler Grösse ebenso gross, als sie durch Befruchtung gebildet werden, sich ausgestalten könnten, das wären Eier, die auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln könnten und müssten.

Natürlich ist die Vierzahl der Schleifen nur als Beispiel gewählt; für jetzt wissen wir noch nicht, ob überall grade vier Schleifen im Furchungskern liegen, überhaupt ruhen ja diese ganzen Erwägungen, soweit sie ins Einzelne gehen, auf willkürlicher Annahme, aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet *ceteris paribus*, muss ich für

richtig und für einen aus den Thatsachen hervorgehenden Schluss halten. Es liegt auch gar nicht ausserhalb des Bereichs der Möglichkeit, dass es noch gelingen werde, die Richtigkeit dieser Annahme zu erweisen. Wenn es gelingt, bei ein und derselben Art die Kernschleifen des durch Befruchtung und andererseits des auf parthenogenetischem Wege gebildeten Furchungskerns zu ermitteln, so wird die Entscheidung gegeben sein.

Man wird mir aber vielleicht die Fortpflanzung der Bienen als Einwurf entgegenhalten. Aus dem gleichen Ei wird hier ein weibliches oder ein männliches Thier, je nachdem das Ei befruchtet wurde, oder nicht; dasselbe Ei, was befruchtet werden kann, vermag also, falls es keinen Samenfaden erhält, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Die befruchtete Königin hat es in ihrer Gewalt, ein Ei zum Männchen oder Weibchen werden zu lassen, indem sie dasselbe unbefruchtet ablegt oder Sperma hinzutreten lässt. Sie „weiss es im Voraus“¹⁾, ob das Ei sich weiblich oder männlich entwickeln wird, und legt die einen in Arbeiter- oder Königinzellen, die andern in Drohnenzellen. Nach den Entdeckungen Leuckart's und von Siebold's sind alle Eier an sich entwicklungsfähige männliche und werden nur durch Befruchtung in weibliche verwandelt. Dies scheint unvereinbar mit der hier vorgetragenen Ansicht von der Ursache der Parthenogenese, denn wenn wirklich dasselbe Ei mit genau demselben Inhalt, vor Allem mit genau demselben Furchungskern sich geschlechtlich oder parthenogenetisch entwickeln kann, dann muss die Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung anderswo ihren Grund haben, als in der Quantität des Keimplasmas.

So scheint es; ich glaube aber, dass dem nicht so ist. Ich bezweifle zwar durchaus nicht, dass wirklich dasselbe Ei

¹⁾ So drücken sich die Bienenzüchter aus, z. B. der verdiente von Berlepsch; genauer gesprochen würde man natürlich sagen müssen, der Anblick einer Drohnenzelle reize die Biene zum Ablegen eines unbefruchteten, der Anblick einer Arbeiter- oder Königinzelle zur Ablage eines befruchteten Eies.

sich mit oder ohne Befruchtung entwickeln kann, vielmehr habe ich aus sorgfältigem Studium der zahlreichen und vortrefflichen Untersuchungen über diesen Punkt, welche ausser von den oben Genannten in ganz besonders schlagender Weise auch von Bessels¹⁾ angestellt wurden, die Ueberzeugung der Richtigkeit und Unumstösslichkeit dieses Satzes gewonnen. Man muss unumwunden anerkennen, dass dieselben Eier, welche unbefruchtet sich zu Drohnen entwickeln, Arbeiterinnen oder Königinnen geben, wenn sie befruchtet werden. Schon ein einziger Versuch, wie ihn Bessels anstellte, ist dafür beweisend. Er schnitt einer jungen Königin die Flügel ab, machte sie dadurch unfähig zum Hochzeitsflug und beobachtete nun, dass alle Eier, die sie legte, sich zu männlichen Individuen entwickelten. Er hatte den Versuch in anderer Absicht angestellt, nämlich um den Beweis zu führen, dass aus unbefruchteten Eiern Drohnen entstehen; da aber junge, eben befruchtete Königinnen normaler Weise nur weibliche Eier, d. h. befruchtete legen, so beweist der Versuch zugleich den obigen Satz, denn dieselben, zuerst reifenden Eier würden befruchtet worden sein, falls die Königin begattet gewesen wäre. Die Annahme, dass die Königin zu gewisser Zeit etwa befruchtungsbedürftige, zu anderer Zeit parthenogenetische Eier hervorbringe, ist durch diesen Versuch vollkommen ausgeschlossen: die Ovarial-Eier müssen alle genau von derselben Art sein, es gibt keinen Unterschied zwischen solchen, die befruchtet werden und solchen, die nicht befruchtet werden.

Folgt nun aber daraus, dass die Masse des Keimplasmas im Furchungskern das Entscheidende für den Beginn der Embryonalentwicklung nicht sein kann? Ich glaube nicht. Es ist ja sehr wohl denkbar, dass der Eikern, nachdem er sich des ovogenen Nucleoplasmas entledigt hat, in doppelter

¹⁾ E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18, p. 124. 1868.

Weise zum Furchungskern vervollständigt werden kann, einmal durch Copulation mit einem Spermakern und dann durch einfaches Wachsthum auf das Doppelte seiner Masse. Es liegt in dieser letzteren Annahme so wenig etwas Unwahrscheinliches, dass man vielmehr eher zu fragen geneigt ist, warum denn ein solches Wachsthum nicht bei allen Eiern eintritt, wenn sie unbefruchtet bleiben? Darauf wird denn die richtige Antwort wohl die sein, dass es der Natur auf die Durchführung der geschlechtlichen Fortpflanzung ankam und eine allgemein stattfindende Parthenogenesis nur dadurch verhütet werden konnte, dass die Eier steril gemacht wurden, falls sie unbefruchtet blieben. Dies geschah dadurch, dass der Eikern nach Ausstossung des ovogenen Nucleoplasmas die Fähigkeit weiter zu wachsen verlor.

Der Fall der Biene beweist sehr schön, dass der Unterschied zwischen Eiern, die der Befruchtung bedürfen und solchen, die sie nicht bedürfen, erst nach der Reifung des Eies und nach der Entfernung des ovogenen Plasmas eintritt. Die Vermehrung des Keimplasmas kann unmöglich hier schon vorher dagewesen sein, denn sonst würde der Eikern in jedem Falle allein schon die Embryonalentwicklung einleiten und das Ei könnte — aller Wahrscheinlichkeit nach — überhaupt nicht befruchtet werden. Denn der Gegensatz von Ei- und Spermakern beruht doch wohl eben darauf, dass jeder für sich allein ungenügend ist und der Ergänzung bedarf; wenn diese Ergänzung auf das Doppelte also schon vorher geleistet wäre, so würde der Eikern entweder dann keine Anziehung mehr auf den Spermakern ausüben, oder es würde — wie in den interessanten Superfötationsversuchen von Fol — zwar die Copulation eintreten, aber Missbildung des Embryo die Folge sein. Bei Daphniden glaube ich seiner Zeit gezeigt zu haben ¹⁾, dass die Sommereier sich nicht nur parthenogenetisch entwickeln, sondern dass sie niemals befruchtet

¹⁾ „Daphniden“, Abhandl. VI, p. 324.

werden, und dies wird vielleicht seinen Grund darin haben, dass sie nicht befruchtungsfähig sind, weil ihr Furchungskern bereits gebildet ist.

Bei den Bienen wird also der Eikern, welcher sich mit der Reifung des Eies aus dem Keimbläschen bildet, entweder sich mit einem Spermakern copuliren, oder aber — falls kein Samenfaden das Ei erreicht — aus eigener Kraft zur doppelten Masse des Furchungskerns heranwachsen. Dass dabei im letzteren Fall der Embryo männlichen, im ersteren weiblichen Geschlechtes wird, ist eine Thatsache, die hier nicht weiter in Betracht kommt.

Es ist klar, dass ein solches Wachsen des Keimplasmas zunächst zwar wohl von der Ernährung des Kerns abhängt, d. h. also vom Eizellkörper, in erster Linie aber von innern Zuständen des Kerns selber, von seiner Wachstumsfähigkeit. Es ist anzunehmen, dass diese letztere dabei die Hauptrolle spielt, da ja überall in der organischen Natur die Grenze, welche dem Wachstum gesetzt ist, auf innern Zuständen des wachsenden Körpers beruht, und nur in mässigem Grade durch Unterschiede der Ernährung verschoben werden kann. Die phyletische Erwerbung der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung wird also auf einer Verschiebung der Wachstumsfähigkeit des Eikerns beruhen.

Die hier vorgetragene Auffassung der Parthenogenese nähert sich am meisten der Ansicht Strasburger's, insofern dieser das Ausbleiben parthenogenetischer Entwicklung ebenfalls auf die zu geringe Menge des nach Ausstossung der Richtungskörperchen im Ei zurückbleibenden Nucleoplasmas bezieht, sie weicht aber von ihm darin ab, dass sie dies Eintreten von Parthenogenese nur in einer Vermehrung dieses Nucleoplasmas auf die normale Grösse des Furchungskerns sieht. Strasburger vermuthet „besonders günstige Ernährungsbedingungen, welche dem Mangel an Nucleo-Idioplasmata entgegenwirken“, während mir die Ernährung schon desshalb in zweiter Linie zu stehen scheint, weil bei den Bienen

dasselbe Ei befruchtet oder parthenogenetisch sich entwickeln kann, die Ernährungsbedingungen des Kerns also in beiden Fällen die gleichen sind. Strasburger¹⁾ stellt drei Möglichkeiten auf, wie Parthenogenese zu Stande kommen könne; er denkt zunächst an eine „Ergänzung des Idioplasmas im Eikern“ durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse. Dabei wird man freilich sofort zu der Frage geführt, warum denn ein Theil dieses „Idioplasmas“ vorher ausgestossen werden musste, wenn er doch unmittelbar darauf wieder nothwendig wurde. Das würde sich nur durch die oben gemachte Voraussetzung erklären, dass das ausgestossene Kernplasma von anderer Beschaffenheit sei, als das jetzt neu gebildete. Freilich wissen wir ja auch noch nicht sicher; ob bei den Eiern, bei welchen Parthenogenese vorkommt, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, aber wir wissen doch, dass das Ei der Biene dieselben Reifeerscheinungen durchmacht, mag es befruchtet werden, oder nicht. Die zweite Möglichkeit, „dass unter diesen Bedingungen das halbe (— oder wohl richtiger viertel —) Idioplasma des Eikerns zur Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Cyto-Idioplasma genüge“, kann ich kaum für annehmbar halten, und die letzte, „dass das Cyto-Idioplasma hier, von der Umgebung aus ernährt, an Masse zunahm und den Eikern zwang in Theilung einzutreten“, setzt voraus, dass der Zellkörper den Anstoss zur Theilung des Kerns gibt, was jedenfalls noch nicht erwiesen ist. Mir scheinen die Thatsachen viel mehr darauf hinzuweisen, dass der Zellkörper nur die Bedeutung eines Nährbodens für den Kern hat und grade die von Strasburger angezogenen, schon erwähnten Beobachtungen von Fol über Superfötation scheinen mir dies des Weiteren zu belegen. Wenn Spermkerne im Ueberschuss ins Ei eindringen, so können diese unter dem ernährenden Einfluss des Zellkörpers zu Attractionscentren werden und einen Amphiaster bilden, d. h. den ersten Schritt zur Kern- und Zelltheilung thun. Sie können

¹⁾ a. a. O. p. 150.

nicht den ganzen Zellkörper beherrschen und zur Theilung bringen, aber sie erzwingen sich eine gewisse Machtsphäre, und sie thun dies, nachdem sie auf Kosten des Zellkörpers zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind. Strasburger hat ganz Recht, wenn er dies eine „partielle Parthenogenesis“ nennt; eine solche wird aber vermuthlich jeder Eikern auch eingehen, nur dass er sie nicht in allen den Fällen zu totaler Parthenogenesis steigern kann, wo er — wie hier der Spermakern — vermöge der ihm innewohnenden Assimilationskraft nicht die genügende Grösse erlangen kann. Aber nicht die Zelle zwingt den Kern zur Theilung, sondern umgekehrt. Es wäre auch vollkommen irrig zu glauben, dass parthenogenetische Eier ein grösseres Nährmaterial enthalten müssten, um dadurch den Kern besser zu ernähren. Die parthenogenetischen Eier von gewissen Daphniden (*Bytotrephes*, *Polyphemus*) sind sehr viel kleiner, als die befruchtungsbedürftigen Wintererier derselben Arten; auch ist es ein Irrthum, wenn Strasburger meint, es sei „mit Sicherheit festgestellt, dass günstige Ernährungsbedingungen bei Daphniden parthenogenetische Entwicklung veranlassen, während ungünstige Bedingungen die Bildung befruchtungsbedürftiger Eier hervorrufen“. Allerdings hat sich Carl Düsing¹⁾ in seinem beachtenswerthen Buch über die Entstehung des Geschlechts mit Geschick und Scharfsinn bemüht, aus meinen Versuchen und Beobachtungen über die Fortpflanzung der Daphniden den Satz zu erweisen, „dass sich je nach der Stärke der Ernährung im Ovarium Winter- oder Sommereier bilden“, ich glaube aber nicht, dass ihm dies gelungen ist. Jedenfalls kann von einer „Sicherstellung“ desselben keine Rede sein. Wohl habe ich beobachtet, dass bei solchen Daphniden (*Sida*), welchen man in Gefangenschaft nicht die richtige Nahrung verschaffen kann, welche also Hunger leiden, die reifenden Eier in ihren Ovarien zerfallen und resorbirt werden, dass also solche Thiere ge-

¹⁾ Carl Düsing, „Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses“. Jena 1884.

wissermaassen ihr Leben fristen auf Kosten ihrer Nachkommenschaft; aber es wäre ganz verfehlt, wollte man mit Düsing aus der Aehnlichkeit, welche solche schwindenden Eifollikel mit den bei der Wintereibildung normalerweise sich auflösenden Keimzellengruppen besitzen, den Schluss ziehen, dass bei einem mässigeren Grad von Hunger Wintereier gebildet worden wären. Düsing citirt ferner meine gelegentliche Angabe, dass Bildung von Dauereiern bei *Daphnia* öfters in solchen Versuchsgläsern eingetreten sei, die ich „längere Zeit nachzusehen versäumt und in denen sich nun eine zahlreiche Nachkommenschaft angesammelt hatte“. Er schliesst völlig irrthümlich auf Nahrungsmangel in diesen vernachlässigten Gläsern; hätte ich einen solchen Schluss voraussehen können, so würde ich ihm leicht haben vorbeugen können durch den Zusatz, das grade in solchen Gläsern eine ungestörte Wucherung verschiedener Algen stattfand, so dass nicht Mangel, sondern Ueberfluss an Nahrung in ihnen herrschte. Ich habe übrigens seither direkte Versuche angestellt, indem ich Jungfernweibchen so knapp wie möglich ernährte; sie gingen aber in keinem Fall zur geschlechtlichen Fortpflanzung über¹⁾.

Es gehört schon einige Voreingenommenheit dazu, um nicht zu sehen, dass schon die Genese der beiderlei Eier selbst eine Entstehung der Sexualeier aus Mangel und schlechterer Ernährung gradezu ausschliesst. Die befruchtungsbedürftigen Dauereier sind stets grösser, als die parthenogenetischen „Sommer“-Eier und brauchen weit mehr Nährmaterial, als diese. Bei *Moina* z. B. gehören zur Bildung eines Dauereies über 40 grosse Nährzellen, zu der eines Sommereies nur 3! Düsing kennt diese Thatsachen und führt sie an! Wie sollte auch Dauerei-Bildung von schlechterer Ernährung abhängen, da doch die Zeit der Dauereibildung grade die des allerreichlichsten Nahrungsvorraths ist.

¹⁾ Ich denke diese Versuche an einem andern Orte gelegentlich im Zusammenhang mit andern Beobachtungen mitzutheilen.

Bei allen Seebewohnern z. B. tritt die sexuelle Fortpflanzung erst gegen den Herbst hin auf, die Dauereier sind hier ächte Wintererier, bestimmt, die Art über den Winter hinaus zu erhalten. Zu keiner Zeit des Jahres aber ist die Nahrung der Daphniden so reichlich vorhanden, wie im September und October, oft auch noch bis tief in den November hinein (in Süddeutschland). Für die zahlreichen Moderfresser sind die Wasser zu dieser Zeit angefüllt mit Flocken pflanzlicher und thierischer Zerfallprodukte, für die räuberischen Polyphemiden wimmelt es von allen Arten von Crustaceen, Räderthieren und Infusorien; wo sollte da Mangel an Nahrung herkommen? Wer je im Herbst mit dem feinen Netz in unsern Süßwassern gefischt hat, der wird zuerst erstaunt gewesen sein über den enormen Reichthum an niederen Thieren, und dies um so mehr, wenn er im Stande war, es mit der spärlichen Frühjahrsbevölkerung derselben Oertlichkeiten zu vergleichen. Im Frühjahr und Sommer aber pflanzen sich die betreffenden Daphniden durch Parthenogenese fort. Ich bin weit entfernt, meine Versuche an Daphniden für erschöpfend und abschliessend zu halten, und habe dies ja auch bei ihrer Veröffentlichung gesagt, aber so viel scheint mir allerdings durch sie festgestellt zu sein, dass direkte, das einzelne Individuum treffende Einflüsse, heissen sie Ernährung oder Temperatur oder sonstige, nicht die Art der Eier bedingen, welche hervorgebracht werden, sondern der indirekte Einfluss der Lebensbedingungen, vor Allem die durchschnittliche Häufigkeit des Eintritts von schädlichen, die gesammte Colonie vernichtenden Ereignissen, wie sie die Winterkälte, oder das sommerliche Austrocknen der Pfützen darstellen. Ich kann gegenüber Düsing nur auf das verweisen, was ich früher gegen Herbert Spencer¹⁾ vorbrachte, der schon dieselbe Ansicht aufgestellt hat, „dass herabgesetzte Ernährung die geschlechtliche Fortpflanzung zur Folge habe“.

¹⁾ Weismann, Daphniden, Abhandl. VII, p. 329; Herbert Spencer, „Die Principien der Biologie“; deutsch von Vetter, Stuttgart 1876, p. 249.

Eine meiner Beobachtungen scheint nun freilich dieser Ansicht eine Stütze zu gewähren, aber doch nur, wenn man sie ausser Zusammenhang betrachtet. Ich meine das Verhalten der Gattung *Moina*, die Thatsache, dass beim Fehlen von Männchen solche Weibchen von *Moina*, welche Sexualeier in ihren Ovarien tragen, und welche auch später beim Vorhandensein von Männchen nur befruchtungsbedürftige Eier producirt haben würden, zur Bildung parthenogenetischer Sommereier übergehen, falls das betreffende Winterei nicht abgelegt, sondern im Eierstock resorbirt wird. Das sieht freilich auf den ersten Blick so aus, als ob die durch den Zerfall des grossen Wintereies gesteigerte Nahrungszufuhr im Ovarium die Erzeugung parthenogenetischer Eier hervorrufe. Dieser Anschein wird noch erhöht durch Folgendes. Der Uebergang zur Parthenogenese kommt nur bei der einen Art von *Moina*, bei *Moina rectirostris* vor, bei dieser aber stets und ohne Ausnahme; bei der andern von mir untersuchten Art, *Moina paradoxa*, werden einmal gebildete Wintereier auch stets abgelegt, und bei dieser Art gehen solche Weibchen nicht zur Sommerei-Bildung über. Dennoch ist Düsing im Irrthum, wenn er dieses Beharren bei der Bildung von Sexualeiern darauf bezieht, dass hier die starke Zufuhr von Nahrung durch das im Ovarium zerfallende Ei in Wegfall kommt. Bei vielen andern Daphniden, die ich untersucht habe, wenden sich die Weibchen häufig wieder der Bildung parthenogenetischer Sommereier zu, nachdem sie ein oder mehrmals befruchtete Dauereier abgelegt haben. So verhält es sich z. B. bei allen *Daphnia*-Arten, die ich kenne, und dies allein beweist wohl, dass die abnorme Nahrungszufuhr eines im Ovarium zerfallenden reifen Wintereies nicht die Ursache darauf folgender Parthenogenese ist, wie es denn zugleich wieder von Neuem beweist, dass auch die bessere oder schlechtere Ernährung des ganzen Thiers Nichts mit der Art der Eibildung zu thun hat, denn die Ernährung ist ja inzwischen dieselbe geblieben, jedenfalls nicht besser geworden. Es ist irrig, überall direkte äussere Ursachen für den

Modus der Eibildung verantwortlich zu machen. Natürlich müssen direkte Ursachen da sein, die es bedingen, dass ein Keim zum Winterei, ein anderer zum Sommerei wird, aber sie liegen nicht ausserhalb des Thieres und nicht in der Nahrungszufuhr zu seinem Ovarium, sondern in jenen, für uns heute noch nicht weiter analysirbaren Verhältnissen, welche wir als die specifische Constitution der Art vorläufig bezeichnen müssen. In jungen Männchen von Daphniden sehen die Hoden genau so aus, wie in jungen Weibchen die Ovarien¹⁾; dennoch werden sie Spermazellen liefern und nicht Eier, dafür bürgt uns die am jungen Thier schon erkennbare männliche Form der ersten Antenne, oder des Klammerfusses. Wer kann aber sagen, welche direkte Ursachen die Keimzellen hier veranlassen, zu Spermazellen zu werden und nicht zu Eizellen? Liegt es etwa an der Ernährung? Oder liegt es an der Ernährung, wenn stets die dritte Keimzelle einer vierzelligen Keimgruppe weiblicher Daphniden zur Eizelle wird, die andern aber sich zu Gunsten des Eies als Nährzellen auflösen?

Das sind, glaube ich, deutliche Beispiele dafür, dass die direkt bewirkenden Ursachen der Richtung, welche die Entwicklung in einem speciellen Fall einschlägt, nicht in den äussern Einflüssen zu suchen sind, sondern in der Constitution der betreffenden Theile.

Ganz ebenso verhält es sich bei der Entscheidung über die Qualität der Eibildung. In der Constitution der einen Moina-Art ist es enthalten, dass ein bestimmtes Thier nur Wintereier producirt oder nur Sommereier, bei der andern Moina-Art kann der Wechsel zur Sommereibildung eintreten, er erfolgt aber nur, wenn das Winterei unbefruchtet bleibt. Das letztere erscheint mir als eine specielle Anpassung dieser und anderer Arten vielleicht an den hier öfters eintretenden Männchenmangel. Jedenfalls leuchtet es ein, dass ein Vortheil

¹⁾ Dasselbe ist seither für Arten aus verschiedenen andern Thiergruppen festgestellt worden.

darin liegt, wenn bei ausbleibender Befruchtung das befruchtungsbedürftige Ei für den Organismus nicht verloren geht, sondern resorbiert wird. Es ist dies eine Einrichtung, die der nachfolgenden Produktion von Sommereiern zu Gute kommt, ohne aber doch ihre Ursache zu sein.

Die Dinge liegen in der Natur nicht immer so einfach, das zeigt die kleine Gruppe der Daphniden sehr deutlich. Bei manchen Arten sind die Weibchen, welche Wintereier hervorbringen, reine Sexualweibchen und gehen niemals zur Parthenogenese über, bei andern können sie dies thun, thun es aber nur bei Männchenmangel, bei noch andern aber geschieht es regelmässig. Ich habe in meinen Daphniden-Arbeiten zu zeigen versucht, wie dies mit den verschiedenen äussern Bedingungen, unter denen die verschiedenen Arten leben, zusammenhängen kann, ganz ebenso, wie auch der frühere oder spätere Eintritt der Sexualperiode, und wie schliesslich der ganze cyklische Wechsel von sexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung auf Anpassung an bestimmte äussere Lebensbedingungen beruht.

Sollte ich aber sagen, wie man sich etwa die direkten Ursachen vorzustellen und wo man sie zu suchen habe, welche es bewirken, dass das eine Mal parthenogenetische Sommer-eier, das andere Mal befruchtungsbedürftige Wintereier hervorgebracht werden, so kann ich das von der oben dargelegten Hypothese über die Zusammensetzung des Keimbläschens aus ovogenem Kernplasma und aus Keimplasma ohne Schwierigkeit thun. Ich möchte aber dabei etwas weiter ausgreifen und auch die beiden oben als Beispiele aufgeführten Fälle von den Ei-Nährzellen und den Spermazellen heranziehen.

Die direkte Ursache, warum die völlig identisch erscheinenden Zellen des jugendlichen Daphniden-Spermariums und -Ovariums sich einerseits zu Spermazellen, andererseits zu Eizellen entwickeln, sehe ich darin, dass in dem Kernplasma beider zwar völlig gleiches (etwaige individuelle Verschiedenheiten abgerechnet) Keimplasma enthalten ist, aber verschiednes histogenes Kernplasma; in den

männlichen Keimzellen nämlich spermogenes, in den weiblichen ovogenes Plasma. Dies muss sogar so sein, wenn anders unsre Grundanschauung richtig ist, dass die spezifische Natur des Zellkörpers von der seines Kerns bestimmt wird.

Ebenso werden die weiblichen Keimzellen des Daphniden-Ovariums, die zuerst nicht im geringsten von einander sich unterscheiden, doch dadurch verschieden sein, dass ihr Kernplasma ein Gemisch verschiedener Plasma-Arten in verschiedenem Verhältniss ist. Keimzellen, die feinkörnigen ziegelrothen Winterdotter (*Moina rectirostris*) bilden sollen, müssen ein ovogenes Plasma von etwas anderer Molekularstructur besitzen, als solche, welche nur wenige grosse blaue Fettkugeln (Sommer-eier derselben Art) abscheiden sollen. Weiter wird auch das Verhältniss zwischen Keimplasma und ovogenem Plasma in beiderlei Keimzellen ein verschiednes sein können, und es wäre eine sehr einfache Erklärung der sonst räthselhaften Rolle, welche die Nährzellen spielen, dürfte man annehmen, dass bei ihnen die Beimischung von Keimplasma ganz fehlt; es wäre damit die Ursache gegeben, warum sie nicht in embryonale Entwicklung eintreten können, sondern bis zu einer gewissen Grösse heranwachsen und dann stille stehen, wenn freilich auch daraus allein es sich noch nicht erklärte, warum sie sich dann nun langsam in der umgebenden Flüssigkeit auflösen. Wenn man aber weiss, dass auch Eizellen sich sofort aufzulösen beginnen, sobald die betreffende Daphnide schlecht ernährt wird, so wird man kaum umbin können, auch die Auflösung der Nährzellen auf ungenügende Ernährung zu beziehen, welche eintritt, sobald die Eizelle bei Erreichung einer bestimmten Grösse eine überlegene Assimilationskraft geltend macht. Es war aber bisher durchaus nicht zu verstehen, warum grade immer die dritte Eizelle einer Keimzellengruppe diese Ueberlegenheit entwickelte und zur Eizelle wurde; besässe sie eine in Bezug auf Ernährung begünstigte Lage, so könnte man vermuthen, dass sie den drei andern Keimzellen in der Entwicklung voraneilte und diese dadurch am Weiterwachsen verhinderte; allein davon

lässt sich Nichts mit irgend welcher Wahrscheinlichkeit sehen, wie ich dies auch früher schon hervorhob, obwohl ich mich zuletzt aus Mangel einer besseren Erklärung dennoch zu dieser Annahme entschloss, wenn auch nur als zu einer „provisorischen Zurechtlegung der Thatsachen“. Es bot sich mir damals noch nicht die Möglichkeit die Ursache der späteren Verschiedenheit jener vier, dem Anschein nach völlig identischen Zellen in ihre eigne Substanz zu verlegen. Jetzt aber steht es uns frei, die Annahme zu machen, dass mit der Theilung einer Urkeimzelle in zwei, und dann in vier Keimzellen eine ungleiche Theilung des Kernplasmas einhergehe, derart, dass nur eine der vier Zellen zugleich Keimplasma mit ovogenem Kernplasma erhalte, die drei andern aber nur das letztere. Auf diese Weise wird es auch verständlich, dass gelegentlich auch einmal die zweite Zelle der Keimgruppe zum Ei wird, was von meinem früheren Erklärungsversuch aus ganz unverständlich blieb. Es scheint mir durchaus kein Einwurf gegen diese Ansicht, dass auch ächte Eizellen, ja das ganze Ovarium mit allen seinen grösseren Keimzellen zerfallen und resorbirt werden kann, wenn das Thier anhaltend hungert, so wenig, als es ein Einwurf gegen die Unsterblichkeit der Einzelligen wäre, dass ein Infusorium verhungern kann. Das Wachsthum wird ja überhaupt nicht allein durch die innere Constitution zum Stillstand gebracht, sondern auch durch absoluten Mangel der Nahrung, aber es wäre doch recht verkehrt, wollte man die Grössendifferenzen der verschiedenen Thierarten von dem verschiedenen gutem Ernährungsgrad derselben herleiten. Wie aber ein Sperling auch bei der allerbesten Ernährung niemals weder die Grösse noch die Gestalt des Adlers erreicht, so wird auch die zum Sommerei bestimmte Keimzelle niemals weder die Grösse noch die Gestalt und Farbe des Wintereies erreichen; es sind innere, constitutionelle Ursachen, welche bei beiden ihren Entwicklungsgang bestimmen, und im letzteren Falle kann es kaum etwas Anderes sein, als die verschiedene Beschaffenheit ihres Kernplasmas.

Alle diese Erwägungen beruhen auf der Voraussetzung, dass in der Substanz des Keimbläschens zweierlei Idioplasmen vereinigt sind, Keimplasma und ovogenes Plasma. Ich habe dafür bisher noch keinen eigentlichen Beweis vorgebracht, ich glaube aber, dass ein solcher gegeben werden kann.

Es gibt bekanntlich Eier, bei welchen die Richtungskörper erst nach dem Eindringen des Spermatozoons ins Ei ausgestossen werden. Brooks¹⁾ hat diese Thatsache schon zu einem Beweis gegen die Theorie von Minot und Balfour benutzt, indem er vollkommen richtig schliesst, dass, wenn wirklich das Richtungskörperchen die Bedeutung einer männlichen Zelle hätte, sich nicht absehen liesse, warum das Ei sich nicht auch ohne Befruchtung sollte entwickeln können, da es ja dann die ihm nöthige männliche Kernhälfte immer noch besässe. Solche Eier aber — z. B. die der Auster — entwickeln sich niemals unbefruchtet, sondern sterben, wenn sie nicht befruchtet werden.

Gegen dieses Argument liesse sich höchstens mit einer neuen Hypothese Etwas einwenden, deren Aufstellung ich den Vertheidigern dieser Theorie überlassen will. Aber die betreffende Thatsache scheint mir zugleich auch den Beweis zu liefern für die Anwesenheit zweier verschiedner Kernplasmen im Keimbläschen. Wäre nämlich das Kernplasma der Richtungskörper auch Keimplasma, so wäre nicht abzusehen, weshalb diese Eier sich nicht parthenogenetisch entwickeln sollten, dass sie ja dann in unbefruchtetem Zustand mindestens ebenso viel Keimplasma enthielten, als sie nach der Befruchtung enthalten.

Dagegen könnte man höchstens dann Etwas vorbringen, wenn man das Kernplasma der Samenzelle für etwas qualitativ Verschiednes von dem der Eizelle hält. Gegen diese Ansicht habe ich mich oben schon gewandt und möchte jetzt noch einmal darauf zurückkommen. Schon vor einer Reihe von Jahren sprach ich die Ueberzeugung aus, dass „der physio-

¹⁾ Brooks, „The law of heredity“. Baltimore 1883, p. 73.

logische Werth von Samenzelle und Eizelle der gleiche sei, sie verhielten sich „wie 1:1“¹⁾. Valaoritis²⁾ hat mir darauf den Einwand gemacht, dass wenn man unter dem physiologischen Werth einer Zelle den Werth ihrer Leistungen verstehe, es nur eines kurzen Hinweises auf diese letzteren bedürfe, um zu zeigen, wie verschiedenwerthig tatsächlich ihre „Leistungsfähigkeit“ sei. „Ist es doch die Eizelle und nur diese, welche . . . die phylogenetischen Stadien des Mutterthiers mehr oder weniger vollständig durchlaufend sich zu einem ihm ähnlichen Wesen gestaltet. Und bedarf es auch allerdings in den meisten Fällen der Einwirkung des Spermatozoids, um jene Kräfte auszulösen, so beweisen doch die Fälle von Parthenogenesis, dass das Ei diese Einwirkung vollkommen entbehren kann.“ Dieser Einwand schien vollkommen berechtigt, so lange man in der Befruchtung noch „die Belegung des Keims“ sah, oder, wie ich es oben ausdrückte, in der Spermazelle den Funken, der die Explosion hervorruft, so lange man ferner die Keimsubstanz noch im Zellkörper erblickte. Jetzt können wir dem Eikörper kaum eine höhere Bedeutung zuschreiben, als die, der gemeinsame Nährboden für die bei der Befruchtung kopulirenden beiden Kerne zu sein. Diese selbst aber — wie Strasburger vollkommen in Uebereinstimmung mit mir sich ausdrückt —: „Spermakern und Eikern sind ihrer Natur nach nicht verschieden.“ Sie können es gar nicht sein, da sie ja beide aus Keimplasma derselben Species bestehen, und ein Gegensatz in ihrer eignen Substanz nicht enthalten sein kann, vielmehr nur ein so geringfügiger Unterschied, wie er den individuellen Verschiedenheiten der fertigen Individuen entspricht. Zwischen ihnen kann deshalb in der That an und für sich keine besondere Anziehung bestehen, und wenn wir sehen, dass Sperma- und Eizelle sich anziehen, wie das ja auf pflanzlichem und thierischem Gebiet erwiesen ist, so sind

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33, p. 107. 1873.

2) Valaoritis, a. a. O. p. 6.

das sekundäre Erwerbungen, die keine andere Bedeutung haben, als die Geschlechtszellen einander zuzuführen, also Einrichtungen, die dem vibrirenden Schwanz des Spermatozoons, oder der Mikropyle des Eies gleich zu stellen sind, aber keine fundamentalen, in der Molekularstructur des Keimplasmas begründete Eigenschaften. Bei niedern Pflanzen hat Pfeffer den Nachweis erbracht, dass bestimmte chemische Reize vom Ei ausgehen und das Spermatozoon anziehen, und bei den Phanerogamen sind es nach Strasburger die Synergiden-Zellen in der Spitze des Embryosackes, welche eine Substanz aussondern, die die Fähigkeit besitzt, das Wachsthum des Pollenschlauchs gegen den Embryosack hinzuleiten. Für die Thiere hat bis jetzt nur so viel festgestellt werden können, dass Spermatozoen und Eikörper sich gegenseitig anziehen, die ersteren finden das Ei und bohren sich durch seine Häute durch und das Plasma des Eikörpers kommt dem eindringenden Samenfaden entgegen (cones d'exsudation, Fol bei Seesternen), geräth auch wohl dabei in zuckende Bewegungen, wie dies beim Ei von Petromyzon der Fall ist. Hier muss also eine gegenseitige Reizung und Anziehung stattfinden. Auch zwischen den beiden copulirenden Kernen wird man vielleicht doch eine Anziehung annehmen müssen, da nicht recht abzusehen ist, wie das Cytoplasma allein sie zu einander führen sollte, wie Strasburger will. Es müsste denn sein, dass von dem specifischen Cytoplasma der Spermazelle ein Theil auch dann noch den Kern umhüllt, wenn er in den Eikörper bereits eingedrungen ist. Jedenfalls aber beruht die vermuthete Anziehung zwischen den copulirenden Kernen nicht auf der Molekularstructur ihres Keimplasmas, sondern auf irgend einem accessorischen Umstand, denn diese ist bei den beiden copulirenden Kernen die gleiche. Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art, unmittelbar nach Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern, den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würden die beiden Kerne wahrscheinlich sich ebenso copuliren, wie wenn der befruchtete Spermakern ins Ei eingedrungen wäre, und

es würde damit der direkte Beweis geliefert sein, dass Ei- und Spermakern in der That gleich sind. Leider wird sich der Versuch wegen technischer Hindernisse schwerlich ausführen lassen¹⁾; einen theilweisen Ersatz dafür aber leistet die von Berthold festgestellte Thatsache, dass bei gewissen Algen (*Ectocarpus* und *Scytosiphon*) nicht nur eine weibliche, sondern auch eine männliche Parthenogenese vorkommt, indem zuweilen auch die männlichen Keimzellen allein sich „zu allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen“ entwickeln können²⁾. Auch die Conjugation darf als Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht angesehen werden. Es kann wohl nicht mehr bezweifelt werden, dass sie die geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen ist. Bei diesen nun, wie ja auch bei zahlreichen Algen, sind fast immer die beiden conjugirenden Zellen auch äusserlich gleich, und wir haben keinen Grund, anzunehmen, dass sie es nicht auch in ihrer Molekularstructur soweit seien, als überhaupt ein Individuum derselben Art dem andern gleich sein kann. Nun gibt es aber auch Formen mit entschiedner Differenzirung der sich copulirenden Zellen zu weiblichen und männlichen, und diese Formen sind mit jenen ersten durch Uebergänge verbunden. So copuliren sich z. B. die Zellen der *Volvocinen*-Gattung *Pandorina*, ohne dass wir im Stande wären, einen bestimmten Unterschied zwischen ihnen festzustellen, bei *Volvox*

¹⁾ Seither ist dieser Versuch, wenn auch in umgekehrtem Sinn, ausgeführt worden; nämlich Befruchtung eines künstlich seines Kernes beraubten Eies durch zwei Spermakerne. Vergl. Aufsatz XII. W. 1892.

²⁾ Ich citire nach Falkenberg in Schenk's Handbuch der Botanik Bd. II, p. 219, wo es dann weiter heisst: „Es sind dies die einzigen bisher bekannten Beispiele, dass ausgesprochen männliche Sexualzellen, welche den Befruchtungsprocess nicht haben ausführen können, sich als fortbildungsfähig erweisen.“ Aeusserlich unterscheiden sich übrigens die beiderlei Keimzellen noch nicht, wohl aber dadurch, dass die weiblichen sich festsetzen und die eine Geissel einziehen, während die männlichen fortgesetzt umherschwärmen. Aber auch dieser Grad der Differenzirung verlangt schon die Annahme einer inneren, molekularen Verschiedenheit.

aber werden grosse Eizellen und winzige Zoospermien gebildet. Wenn wir nun annehmen müssen, dass die Conjugation zweier völlig gleichen Infusorien denselben physiologischen Erfolg hat, wie die Vereinigung zweier Geschlechtszellen höherer Thiere oder Pflanzen, so werden wir der Annahme nicht entgehen können, dass das Wesentliche des Vorgangs schon in jenen völlig gleichen Infusorien gegeben war, dass also die Unterschiede, welche bei *Pandorina* vielleicht schon angedeutet, bei *Volvox* und bei allen höheren Thieren und Pflanzen scharf ausgesprochen vorhanden sind, nicht das Wesen des Vorgangs betreffen, sondern von secundärer Bedeutung sind. Fasst man vollends die ausserordentlich verschiedenartige Ausbildung der beiderlei Geschlechtszellen nach Grösse, Gestalt, Hüllen, Beweglichkeit und schliesslich nach ihrem numerischen Auftreten ins Auge, so bleibt gar kein Zweifel, dass wir es hier lediglich mit Einrichtungen zu thun haben, die das Zusammentreffen der beiderlei Copulationszellen sichern sollen, Anpassungen der Art an die bestimmten Bedingungen, unter welchen bei ihr die Befruchtung sich vollziehen muss.

NACHSCHRIFT.

Da es zur Beurtheilung der in dieser Schrift dargelegten Ansichten von Bedeutung ist, zu wissen, ob bei Eiern, welche sich parthenogenetisch entwickeln, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, oder nicht, so möchte ich hier noch kurz mittheilen, dass es mir neuerdings gelungen ist, die Bildung eines Richtungskörperchens von deutlich zelligem Bau bei den Sommereiern von *Daphniden* nachzuweisen. Genauere Angaben darüber sollen an einem andern Ort nachfolgen.

22. Juni 1885.

Der Verfasser.



Die Bedeutung
der
sexuellen Fortpflanzung
für die
Selektions-Theorie

von

Dr. August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer
1886.

Das Recht der Uebersetzung in fremde Sprachen bleibt vorbehalten.



Vorwort.

Ein grosser Theil des Inhalts der vorliegenden Schrift wurde in der ersten allgemeinen Sitzung der deutschen Naturforscher-Versammlung zu Strassburg am 18. September 1885 vorgetragen und findet sich in den Verhandlungen der 58. Naturforscher-Versammlung abgedruckt.

Die Form des Vortrags ist auch in der jetzt vorliegenden Ausgabe beibehalten worden, der Inhalt aber hat manche Erweiterung erfahren. Ausser vielen kleineren und einigen grösseren Einschaltungen in den Text, folgen am Schluss der Rede noch sechs „Zusätze“, bestimmt, einzelne Punkte eingehender zu begründen und besser auszuführen, als dies in dem Vortrag selbst geschehen konnte, wo öfters blosser Andeutungen genügen mussten. Es schien mir dies um so nothwendiger, als manche der Anschauungen und Vorstellungen, auf denen die Rede fusst, wenn sie auch in früheren Schriften schon von mir dargelegt sind, doch nicht als Allen be-

kannt und geläufig betrachtet werden durften. So vor Allem der Begriff der „erworbenen“ Eigenschaften, der, wie es scheint, besonders in medicinischen Kreisen leicht zusammengeworfen wird mit dem viel weiteren Begriff der neu aufgetretenen Eigenschaften überhaupt. Nur solche neu auftretenden Charaktere können als erworbene bezeichnet werden, welche äusseren Einflüssen den Ursprung verdanken, nicht aber solche, die auf dem geheimnissvollen Zusammenwirken der verschiedenen Vererbungstendenzen beruhen, wie sie im befruchteten Keim zusammentreffen. Diese Letzteren sind nicht erworben, sondern ererbt, wenn auch die Vorfahren sie selbst noch nicht besessen haben, sondern nur gewissermassen die einzelnen Elemente, aus denen sie sich zusammensetzen. Diese Art von neu auftretenden Charakteren gestattet fürs Erste noch keine genauere Analyse, wir müssen uns damit begnügen zu konstatiren, dass sie vorkommen; die erworbenen Eigenschaften aber sind für die Theorie der Vererbung von entscheidender Bedeutung und damit auch zugleich für die Mechanik der Artumwandlung. Wer mit mir der Ansicht ist, dass erworbene Charaktere nicht auf die Nachkommen übertragen werden, der wird sich auch genöthigt sehen, den Selektionsprocessen ein noch weit grösseres Feld bei der Artumwandlung einzuräumen, als bisher, denn der verändernde Einfluss äusserer Einwirkungen kann dann in einer überaus grossen Zahl von Fällen keinen Antheil an der Artumwandlung haben, da er auf das Individuum beschränkt bleibt. Derselbe

wird sich aber auch weiter veranlasst sehen, seine bisherige Vorstellung von der Entstehung der Variabilität der Individuen aufzugeben und nach einer neuen Quelle dieser Erscheinung zu suchen, ohne welche auch Selektionsprocesse nicht vor sich gehen können.

Diese Quelle nachzuweisen habe ich hier versucht.

Freiburg i. Br., 22. November 1885.

Der Verfasser.



Inhalts-Uebersicht.



| | Seite |
|--|-------|
| Ist das Selektionsprincip unentbehrlich? | 2 |
| Nägeli's innere Ursachen der Transformationen | 3 |
| Bestimmte Entwicklungsbahnen sind auch ohne ein selbstveränderliches Idioplasma möglich | 7 |
| Entscheidende Bedeutung der „Anpassungen“ | 9 |
| Beispiel der Wale | 11 |
| Die Transformationen erfolgen in kleinsten Schrit- ten | 16 |
| Grundlage derselben ist die individuelle Variation | 19 |
| Schwierigkeit der Herleitungen der Variabilität auf Grundlage der Annahme einer Kontinuität des Keim- plasma's | 20 |
| Bisherige Herleitung | 22 |
| Nichtvererbung erworbener Charaktere | 23 |
| Nägeli's und Alexis Jordan's Versuche | 24 |
| Schwerveränderlichkeit des Keimplasma's | 26 |
| In der sexuellen Fortpflanzung liegt die Quelle der individuellen Variation | 28 |

| | Seite |
|--|-------|
| Selektionsprocesse fallen weg bei ungeschlechtlicher Vermehrung | 33 |
| Ursprung der Variabilität bei den Einzelligen | 37 |
| Combinatorische Wirkung der sexuellen Fortpflanzung | 41 |
| E. van Beneden's und V. Hensen's Auffassung der sexuellen Fortpflanzung als „Verjüngungsprocess“ | 44 |
| Theoretische Bedenken dagegen | 46 |
| Ursprüngliche Bedeutung der Conjugation | 52 |
| Erhaltung der sexuellen Fortpflanzung durch Vererbung | 53 |
| Verlust derselben aus Zweckmässigkeitsgründen bei der Parthenogenese | 54 |
| Parthenogenese bedingt Unvermögen zu weiterer Transformation | 58 |
| Sie schliesst Panmixie aus und verhindert damit das Rudimentärwerden nichtgebrauchter Organe | 59 |
| Schlussbetrachtung | 64 |

Zusätze.

| | |
|--|----|
| 1) Ein Beweis gegen die Umwandlung aus inneren Gründen | 73 |
| 2) Nägeli's Erklärung der Anpassungen | 77 |
| 3) Anpassungen bei Pflanzen | 90 |

| | Seite |
|--|-------|
| 4) Ueber die behauptete Vererbung erworbener Veränderungen | 93 |
| Die Brown-Séquard'schen Versuche an Meer- schweinchen | 93 |
| Ein scheinbarer Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften | 107 |
| 5) Zur Entstehung der Jungfernzeugung . . . | 114 |
| 6) Die Vererbungstheorie von W. K. Brooks . | 119 |





In dem Vierteljahrhundert, welches verflossen ist, seitdem die Biologie sich allgemeinen Problemen wieder zugewandt hat, ist durch die vereinte Arbeit zahlreicher Forscher wenigstens doch der eine Hauptpunkt zur Klarheit gebracht worden, dass die einzige, wissenschaftlich mögliche Hypothese über die Entstehung der organischen Welt die Descendenz-Hypothese ist, die Vorstellung einer Entwicklung der Organismenwelt. Nicht nur gewinnen zahlreiche Thata[^]chen erst in ihrem Licht ^S Sinn und Bedeutung, nicht nur fügt sich unter ihrem Einfluss Alles, was bis jetzt an Thatsachen vorliegt, zu einem harmonischen Gesamtbild zusammen, sondern auf einzelnen Gebieten hat sie sogar jetzt schon das Höchste geleistet, was von einer Theorie überhaupt erwartet werden kann, sie hat es möglich gemacht, Thatsachen vorauszusagen, nicht mit der absoluten Sicherheit der Rechnung, aber doch immerhin mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Man hat es vorausgesehen, dass der Mensch, der im erwachsenen Zustand bekanntlich nur 12 Rippen besitzt, im embryonalen deren 13—14 haben würde, man hat es vorausgesehen, dass

er in derselben frühesten Periode seiner Existenz den unscheinbaren Rest eines kleinen Knöchelchens in seiner Handwurzel haben würde, das sog. Os centrale, das seine weit in grauer Vorzeit zurückliegenden Ahnen in erwachsenem Zustande besessen haben müssen. Beide Voraussagen trafen ein, ähnlich wie seiner Zeit der Planet Neptun entdeckt wurde, nachdem man seine Existenz aus den Störungen in der Bahn des Saturn vorausgesagt hatte.

Dass die heutigen Arten von anderen, jetzt meist ausgestorbenen abstammen, das sie nicht selbstständig entstanden sind, sondern sich aus andern entwickelt haben, und dass im Allgemeinen diese Entwicklung in der Richtung vom Einfacheren zum Verwickelteren stattgefunden hat, das dürfen wir mit derselben Bestimmtheit behaupten, mit welcher die Astronomie behauptet, die Erde bewege sich um die Sonne, denn für die Gültigkeit eines Schlusses ist es gleichgültig, ob er durch Rechnung, oder sonstwie gefunden wird.

Wenn ich diesen Satz so bestimmt hinstelle, so thue ich es nicht, weil ich etwa glaube, Ihnen damit etwas Neues zu sagen, auch nicht, weil ich glaube, eine etwa noch vorhandene Opposition bekämpfen zu müssen, sondern vielmehr deshalb, weil ich zuerst den sicheren Boden bezeichnen möchte, auf dem wir stehen, ehe ich dazu übergehe, das viele noch Unsichere ins Auge zu fassen, welches sich zeigt, sobald man von dem „dass“ zu dem „wie“ weiter fortgeht, sobald man von dem Satz: „die Organismenwelt ist durch Entwicklung entstanden, zu der Frage kommt: „wie aber ist dies geschehen, durch

welche Kräfte, durch welche Mittel, unter welchen Umständen?

Hier ist noch nichts weniger, als Sicherheit, hier stehen sich noch widerstreitende Meinungen entgegen, aber hier ist auch das Gebiet für die weitere Forschung, das unbekannte Land, in welches einzudringen ist.

Ganz unbekannt freilich ist es nicht, und wenn ich nicht irre, so hat der moderne Wiedererwecker der so lange in tiefem Schlaf begrabenen Descendenzhypothese, Ch. Darwin, bereits eine Skizze dieses Gebietes geliefert, die als Grundlage für die spätere vollständige Karte sehr wohl dienen kann, wenn auch vielleicht noch gar Manches hinzuzufügen, auch Manches wieder wegzunehmen sein wird. Ich meine: Darwin hat in dem Selektionsprinzip den Weg gezeigt, auf welchem wir in das unbekannte Land eindringen können.

Nicht Alle aber unter uns sind dieser Ansicht, und erst kürzlich hat Karl Nägeli¹⁾, der hochverdiente Botaniker, seine Zweifel an der Tragweite des Selektionsprinzips energisch zum Ausdruck gebracht. Ihm scheint das Zusammenwirken der äusseren Lebensbedingungen mit den bekannten Kräften der Organismen: Vererbung und Variabilität nicht zu genügen, um den „gesetzmässigen“ Gang in der Entwicklung der Organismenwelt zu erklären, ihm ist das Selektionsprinzip höchstens ein Hilfsprinzip, das Vorhandenes annimmt oder verwirft, das aber nicht im Stande ist, selbst Neues zu schaffen. Er sucht die Ursache der Umwandlungen im

1) C. Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München u. Leipzig 1884.

Inneren der Organismen allein, indem er in sie eine Kraft verlegt, die es mit sich bringt, dass periodische Umwandlungen der Arten eintreten. Er denkt sich die Organismenwelt als Ganzes in ähnlicher Weise entstanden, wie das einzelne Individuum.

Wie aus einem Samenkorn eine bestimmte Pflanze hervorwächst, in Folge der Beschaffenheit dieses Samenkorns, und wie dabei zwar gewisse äussere Bedingungen erfüllt sein müssen — Licht, Wärme, Feuchtigkeit u. s. w. —, damit die Entwicklung eintrete, ohne aber für die Art und Weise derselben bestimmend zu sein, so soll auch aus den ersten und niedersten Anfängen des Lebens auf unserer Erde allmählich der ganze Baum der Organismenwelt mit innerer Nothwendigkeit hervorgewachsen sein, unabhängig im Grossen und Ganzen seiner Gestaltung von den äusseren Einflüssen. In der lebenden Substanz selbst, in ihrer Molekularstruktur soll die Ursache liegen, dass sie sich von Zeit zu Zeit, d. h. im Laufe ihres säkularen Wachstums, verändert und sich zu neuen Arten umprägt.

Nicht ohne aufrichtige Bewunderung und wahren Genuss kann man die Darlegungen lesen, in denen Nägeli gewissermassen das Facit seines arbeit- und erfolgreichen Lebens in Bezug auf die grosse Frage der Entwicklung der organischen Welt zieht. Aber so viel Freude man auch an dem, wie ein Kunstwerk, phantasievoll entworfenen und scharfsinnig ausgeführten theoretischen Gebäude empfindet, soviel Anregung man daraus schöpft, und so überzeugt man ist, dass es Fortschritt in sich birgt und die Schwelle bildet, über die wir zu mancher

tieferen Erkenntniss gelangen werden — in der Grundanschauung ist man doch ausser Stande, beizustimmen, und ich glaube, es wird nicht nur mir allein so gehen, sondern — auf zoologischem Gebiete wenigstens — wird es Wenige geben, die sich Nägeli in seiner Grundanschauung anschliessen können.

Es ist nicht meine Absicht, heute meine abweichende Meinung im Speziellen zu begründen, aber der eigentliche Gegenstand dieser Abhandlung nöthigt mich, wenigstens kurz meine Stellung Nägeli gegenüber zu bezeichnen und zu motiviren, warum mir auch heute noch eine innere treibende, d. h. aktive Umwandlungskraft oder -Ursache nicht annehmbar scheint und warum ich an der Selektionstheorie festhalten muss.

Die Theorie einer solchen phyletischen Umwandlungskraft (1) hat meiner Ansicht nach den grössten Mangel, den eine Theorie überhaupt haben kann: sie erklärt die Erscheinungen nicht! und nicht etwa in dem Sinn, dass sie zur Zeit noch nicht im Stande wäre, diese oder jene mehr untergeordnete Erscheinung verständlich zu machen — nein! sie lässt gerade die überwältigende Masse der Thatsachen völlig unerklärt; sie hat keine Erklärung für die Zweckmässigkeit der Organismen! Und diese ist doch gerade das Hauptsräthsel, welches uns die organische Welt zu lösen aufgibt! Dass die Arten sich von Zeit zu Zeit in neue umwandeln, das liesse sich ja allenfalls auch durch eine innere Umwandlungskraft verstehen; dass sie sich aber gerade in der Weise umwandeln, wie es für die neuen Bedingungen, unter denen sie zu existiren

haben, zweckmässig ist, das bleibt dabei völlig unverstänlich. Oder sollen wir Nägeli's Behauptung, der Organismus besitze die Fähigkeit, sich auf irgend einen äusseren Reiz zweckentsprechend umzugestalten, für eine Erklärung gelten lassen? (2).

Diesem fundamentalen Mangel gegenüber kommt es kaum noch in Betracht, dass doch auch irgend ein Beweis für die Grundlage der Theorie, für die Existenz einer inneren Umwandlungsursache vollständig fehlt.

In genialer Weise hat Nägeli seinen bedeutungsvollen Begriff des Idioplasmas konstruirt. Derselbe ist sicherlich eine wichtige Errungenschaft und wird Dauer haben, wenn auch nicht in der speziellen Ausführung, welche ihm sein Erfinder gegeben hat. Ist aber eben diese spezielle Ausführung, ist die scharfsinnig ausgedachte Darstellung, welche von der feinsten Molekularstruktur dieses hypothetischen Lebensträgers gegeben wird, etwas mehr, als reine Hypothese? Könnte dieses Idioplasma nicht auch in Wirklichkeit ganz anders gebaut sein, als Nägeli meint, und können Schlüsse, die aus dieser vermeintlichen Struktur gezogen werden, irgend etwas beweisen? Wenn wirklich aus der Struktur dieses Idioplasmas mit Nothwendigkeit hervorginge, dass es sich im Laufe der Zeiten verändern muss, so thut es dies doch nur deshalb, weil Nägeli es von vornherein darauf eingerichtet hat! Niemand wird zweifeln, dass sich auch eine Idioplasma-Struktur ausdenken liesse, bei der eine Abänderung von innen heraus ganz unmöglich wäre.

Mag es aber auch theoretisch möglich sein, eine

solche Substanz auszudenken, deren physische Natur es mit sich bringt, dass sie sich durch blosses Wachsthum in bestimmter Weise verändert, in jedem Fall wären wir zu ihrer Annahme und damit zur Annahme eines neuen, völlig unbekanntem Prinzips nur dann berechtigt, wenn erwiesen wäre, dass wir mit den bekannten Kräften zur Erklärung der Erscheinungen nicht ausreichen.

Dass aber dieser Beweis erbracht wäre, wer möchte das behaupten? Wohl wird stets wieder von Neuem auf die Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit hingewiesen, welche besonders in der phyletischen Entwicklung des Pflanzenreichs hervortrete, auf das Ueberwiegen und die grosse Beharrlichkeit der sog. rein morphologischen Charaktere bei den Pflanzen. Aber wenn nun auch aus der natürlichen Gruppenbildung des Pflanzen- und nicht minder des Thierreichs unzweifelhaft hervorgeht, dass die Organismenwelt in ihrer Entfaltung sehr häufig längere oder kürzere Zeiträume hindurch bestimmte Entwicklungsrichtungen einhält, zwingt denn das schon zur Annahme unbekannter innerer Kräfte, die diese Richtung bestimmen?

Ich habe schon vor vielen Jahren zu zeigen versucht ¹⁾ — und zwar damals gegen Darwin — dass die Konstitution eines Organismus, die physische Natur einer jeden Art einen beschränkenden Einfluss auf seine Veränderungsfähigkeit ausüben muss. Es kann nicht eine bestimmte Art sich in jede denkbare neue Art um-

1) „Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie“ Leipzig 1868, p. 27.

wandeln, ein Käfer kann nicht zu einem neuen Wirbelthier werden, nicht einmal zu einer Heuschrecke, oder einem Schmetterling, sondern zunächst nur zu einer neuen Käferart und zwar nur zu einer Käferart derselben Familie und derselben Gattung. Das Neue kann nur an das schon Gegebene anknüpfen, und allein darin liegt schon die Nothwendigkeit, dass bestimmte Richtungen der phyletischen Entwicklung eingehalten werden.

Ich begreife vollkommen, dass es dem Botaniker näher liegt, als dem Zoologen, zu innern Entwicklungskräften seine Zuflucht zu nehmen; die Beziehungen der Form zur Funktion, die Anpassung des Organismus an die innern und äussern Lebensbedingungen treten bei den Pflanzen weniger hervor, fallen weniger in's Auge, ja sind oft nur mit grossem Aufwand von Beobachtung und Scharfsinn überhaupt aufzudecken. Die Versuchung liegt deshalb näher, Alles von innern beherrschenden Ursachen abhängig zu denken. Nägeli fasst dies nun freilich gerade umgekehrt auf, er meint, bei den Pflanzen trete gerade die eigentliche, tiefere Ursache der Umwandlungen zu Tage, die bei den Thieren durch die Anpassungen mehr verschleiert werde¹⁾. Aber ist es wirklich ein ausreichender Grund zu dieser Auffassung, dass man viele Charaktere der Pflanzen noch nicht als Anpassungen zu erkennen vermag? Wie sehr ist doch die Zahl der vermeintlichen „morphologischen“ Merkmale der Pflanzen in diesen letzten zwei Jahrzehnten zusammengeschmolzen! In wie ganz anderm Licht er-

1) A. a. O. Vorwort, p. VI.

scheinen heute die oft so sonderbaren und scheinbar so willkürlichen Formen und Farben der Blumen, seitdem die alte Entdeckung Sprengel's durch Darwin's Untersuchungen zur Geltung gebracht und durch Hermann Müller in bewunderungswürdiger Weise weitergeführt wurde! Und nun hat sich auch der früher für ganz bedeutungslos gehaltene Aderverlauf der Blätter unter der scharfsichtigen Analyse von Julius Sachs als biologisch höchst bedeutungsvoll herausgestellt (3). Und wir stehen doch noch nicht am Ende der Forschung, und es lässt sich nicht absehen, warum wir nicht dereinst auch noch dahin kommen sollten, die heute noch unverständlichen Charaktere als durch ihre Funktion bedingt verstehen zu lernen!

Jedenfalls kann der Thier-Biologe gar nicht genug betonen, wie genau und wie bis in's Kleinste hinein Form und Funktion zusammenhängen, wie vollkommen beherrschend die Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen sich im thierischen Körper geltend macht. Da ist nichts Gleichgültiges, Nichts, was auch anders sein könnte; jedes Organ, ja jede Zelle und jeder Zelltheil ist gewissermassen abgestimmt auf die Rolle, welche er der Aussenwelt gegenüber zu übernehmen hat.

Gewiss sind wir nicht im Stande, bei irgend einer Art alle diese Anpassungen nachzuweisen, aber wo immer es uns auch gelingt, die Bedeutung eines Strukturverhältnisses zu ergründen, entpuppt es sich immer wieder als eine Anpassung, und wer je es versucht hat, den Bau irgend einer Art eingehend zu studiren und sich Rechenschaft zu geben von der Beziehung seiner Theile

zur Funktion des Ganzen, der wird sehr geneigt sein, mit mir zu sagen: es beruht Alles auf Anpassung, es gibt keinen Theil des Körpers, und sei es der kleinste und unbedeutendste, überhaupt kein Strukturverhältniss, das nicht entstanden wäre unter dem Einfluss der Lebensbedingungen, sei es bei der betreffenden Art selbst, sei es bei ihren Vorfahren; keines, das nicht diesen Lebensbedingungen entspräche, wie das Flussbett dem in ihm strömenden Fluss.

Das sind Ueberzeugungen — ich gebe es zu — keine absoluten Beweise, denn bis jetzt sind wir eben nicht im Stande, irgend eine Art so zu durchschauen, dass wir Wesen und Bedeutung aller ihrer Theile in allen ihren Beziehungen nachweisen könnten, und sind noch viel weniger im Stande, in jedem einzelnen Fall in die Geschichte der Vorfahren hinabzusteigen und die Entstehung solcher Bauverhältnisse zu eruiren, deren Vorhandensein bei den Nachkommen in erster Linie auf Vererbung beruht. Aber es liegt doch bereits ein recht beachtenswerther Anfang eines Induktionsbeweises vor, denn die Zahl der nachweisbaren Anpassungen ist jetzt schon eine überaus grosse und sie mehrt sich mit jedem Tage. Wenn nun aber der Organismus überhaupt nur aus Anpassungen auf Grundlage der Konstitution der Vorfahren besteht, dann ist nicht abzusehen, was noch zu thun übrig bliebe für eine phyletische Kraft, mag man sie sich auch in der verfeinerten Form des Nägeli'schen selbstveränderlichen Idioplasma's vorstellen.

Vielleicht ist es nicht nutzlos, meine Ansicht an einem bestimmten Beispiel anschaulich zu machen. Ich

wähle eine bekannte Thiergruppe: die Wale oder Wal-fische. Es sind Säugethiere und zwar placentale Säuger, welche aller Wahrscheinlichkeit nach zur Sekundärzeit durch Anpassung an das Wasserleben aus Landsäugethieren hervorgingen.

Alles nun, was für sie charakteristisch ist, was sie von den übrigen Säugethieren scheidet, beruht auf Anpassung, auf Anpassung an das Wasserleben. Ihre Arme sind zu steifen, nur noch im Schultergelenk beweglichen Flossen umgewandelt, auf ihrem Rücken, an ihrem Schwanz breitet sich ein Hautkamm aus, ähnlich der Rücken- und Schwanzflosse der Fische; ihr Gehör ist ohne Ohrmuschel und ohne lufthaltigen äussern Gehörgang; die Schallwellen kommen nicht durch den äussern Gehörgang zum mittleren und von diesem zum eigentlich percipirenden innern Ohr, sondern sie gehen direkt durch die besonders dazu eingerichteten lufthaltigen Kopfknochen zur Paukenhöhle und von hier durch das runde Fenster zum Labyrinthwasser der Schnecke, eine Einrichtung die man dem Luftgehör der übrigen Säugethiere gegenüber als Wassergehör bezeichnen könnte. Auch die Nase zeigt Besonderheiten; sie öffnet sich nicht vorn an der Schnauze, sondern oben an der Stirn, so dass das luftbedürftige Thier auch im sturmbewegten Meer athmen kann, sobald es an die Oberfläche emportaucht. Der ganze Körper hat sich in die Länge gestreckt, ist spindelförmig, fischähnlich geworden, geschickt zum raschen Durchschneiden des flüssigen Elements. Bei keinem andern Säugethier, die ebenfalls fischähnlichen Sirenen ausgenommen, fehlen die hintern Ex-

tremitäten, die Beine; bei den Walen aber sind sie wie bei den Sirenen durch den mächtig entwickelten Ruderschwanz überflüssig geworden, sind rudimentär geworden und stecken jetzt tief im Fleisch des Thieres verborgen, als eine Reihe kleiner Knochen und Muskeln, die noch den ursprünglichen Bau des Beines bei einzelnen Arten erkennen lassen. Aus demselben Grund, weil es überflüssig war, ist das den Säugethieren zukommende Haarkleid geschwunden; die Wale brauchen es nicht mehr, weil eine dicke Specklage unter der Haut ihnen einen noch besseren Wärmeschutz verleiht. Diese aber wiederum war nothwendig, um ihr specifisches Gewicht herabzusetzen und dem des Seewassers gleich zu machen. Sehen wir uns den Bau des Schädels an, so zeigt auch dieser eine ganze Reihe von Eigenthümlichkeiten, die alle direkt oder indirekt mit der Lebensweise zusammenhängen. Bei den Bartenwalen fällt besonders die ungeheure Grösse des Gesichtstheils des Schädels auf, die ganz enormen Kiefer, welche einen ungeheuren Rachen umschliessen. Ist vielleicht diese so sehr charakteristische Bildung ein Ausfluss jener innern Bildungskraft, jener innern selbstständigen Umwandlungen des Idioplasma's? Keineswegs! Denn es lässt sich leicht zeigen, dass sie auf Anpassung an ganz eigenthümliche Ernährungsweise beruht. — Zähne fehlen, sie sind nur noch als Zahnkeime beim Embryo vorhanden, eine Reminiscenz an die bezahnten Ahnen; von der Decke der Mundhöhle aber hängen grosse Platten von Fischbein senkrecht herab, an den Enden in Fransen zer-schlissen. Diese Wale leben von kleinen, etwa zoll-

langen Weichthieren, welche in zahllosen Schaaren im Meer umherschwimmen oder -treiben. Um nun von so winzigen Bissen leben zu können, ist es unerlässlich, dass die Thiere sie in kolossaler Menge bekommen können, und dies wird erreicht durch den ungeheuren Rachen, der grosse Wassermassen auf einmal aufnehmen und durch die Barten durchseihen kann; das Wasser läuft ab, die kleinen Weichthiere aber bleiben im Rachen zurück. Soll ich nun noch hinzufügen, dass auch die inneren Organe, soweit wir ihre Funktion im Genaueren verstehen, und insofern sie abweichen vom Bau der andern Säuger, direkt oder indirekt durch die Anpassung an das Wasserleben verändert sind? Dass sehr eigenthümliche Einrichtungen an der inneren Nase und dem Kehlkopf vorhanden sind, die gleichzeitiges Athmen und Schlucken ermöglichen, dass die Lungen von ungewöhnlicher Länge sind, und dadurch dem Wal die horizontale Lage im Wasser geben, ohne dass Muskelanstrengung stattzufinden braucht; dass das Zwerchfell in Folge dieser Länge der Lungen beinahe horizontal liegt, dass gewisse Einrichtungen an den Blutgefässen getroffen sind, die dem Thier das lange Tauchen gestatten, u. s. w.?

Und nun wiederhole ich meine vorhin gestellte Frage in Bezug auf diesen speziellen Fall: Wenn Alles, was an den Thieren Charakteristisches ist, auf Anpassung beruht, was bleibt dann noch übrig für die Thätigkeit einer inneren Entwicklungskraft? Oder was bleibt noch vom Walfisch übrig, wenn man die Anpassungen hinwegnimmt? Nichts

als das allgemeine Schema eines Säugethiers; dieses aber war schon vor der Entstehung der Wale in ihren Vorfahren gegeben, die bereits Säugethiere gewesen sein müssen. Wenn aber das, was die Wale zu Walen macht, durch Anpassung entstanden ist, dann hat also die innere Entwicklungskraft keinen Antheil an der Entstehung dieser Gruppe von Thieren.

Und doch soll diese Kraft der Hauptfaktor der Transmutationen sein, und Nägeli sagt ganz ausdrücklich, dass das Thier- und Pflanzenreich ungefähr so, wie es thatsächlich ist, auch dann geworden sein würde, wenn es auf der Erde gar keine Anpassung an neue Verhältnisse und keine Concurrenz im Kampf ums Dasein gäbe. (A. a. O. p. 117 u. p. 286).

Aber gesetzt auch, es sei nicht bloss ein Verzicht auf eine Erklärung, sondern eine Erklärung selbst, wenn man sagt, ein Organismus, dessen charakteristische Eigenthümlichkeiten alle auf Anpassung beruhen, sei durch innere Entwicklungskraft ins Dasein gerufen worden, so bliebe doch immer noch unbegreiflich, wie es kommt, dass dieser für ganz bestimmte Lebensbedingungen berechnete und unter anderen Bedingungen gar nicht existenzfähige Organismus gerade an der Stelle der Erde auftrat und zu der Zeit der Erdentwicklung, welche die geeigneten Existenzbedingungen darbot. Wie ich schon früher einmal sagte: Die Anhänger einer innern Entwicklungskraft sind genöthigt, eine Hülfshypothese zu erfinden, eine Art von prästabilirter Harmonie, welche es mit sich bringt, dass die Veränderungen der Organismenwelt Schritt für Schritt parallel gehen den

Veränderungen der Erdrinde und der Lebensbedingungen, sowie nach Leibnitz Körper und Geist, obgleich unabhängig von einander, doch vollkommen parallel gehen, wie zwei gleichgehende Chronometer. Und selbst mit einer solchen Annahme käme man nicht aus, weil eben nicht blos die Zeit, sondern auch der Ort in Betracht kommt, und weil es einem Walfisch nichts nützt, wenn er auf dem Trocknen entsteht. Und wie unzählige Fälle kennen wir nicht, in denen eine Art ausschliesslich einem ganz bestimmten Fleckchen der Erde genau angepasst ist und nirgends anders gedeihen könnte! Denken sie nur an die Fälle von Nachäffung, in welchen ein Insekt das andere kopirt und dadurch Schutz erhält, oder an die schützende Nachahmung einer bestimmten Baumrinde, eines bestimmten Blattes, oder an die oft so wunderbaren Anpassungen an ganz bestimmte Theile eines ganz bestimmten Wirthes bei den parasitisch lebenden Thieren!

Solche Arten können sich an keiner anderen Stelle gebildet haben, als an der, an welcher sie allein leben können; sie können nicht entstanden sein durch eine innere Umwandlungskraft! Wenn aber einzelne Arten und zwar ganze Ordnungen, wie die der Wale unabhängig von ihr entstanden sein müssen, dann dürfen wir kühn behaupten: eine solche Kraft existirt überhaupt nicht, wir haben weder einen Grund, noch ein Recht zu ihrer Annahme.

So wird es denn gerechtfertigt erscheinen, wenn wir den Versuch Darwin's fortführen, auf die Annahme unbekannter Kräfte verzichtend, die Umwandlungen der Organismen aus den bekannten Kräften und Er-

scheinungen abzuleiten. Ich sage: fortführen, weil ich nicht glaube, dass unsere Erkenntniss mit Darwin nach dieser Richtung hin abgeschlossen ist, ja weil es mir scheint, dass wir inzwischen zu Vorstellungen gekommen sind, die unverträglich sind mit wichtigen Punkten seiner Auffassung, die somit eine Aenderung derselben nöthig machen.

Die Selektionstheorie lässt neue Arten daraus hervorgehen, dass von Zeit zu Zeit veränderte Lebensbedingungen eintreten, welche neue Ansprüche an den Organismus stellen, falls er ihnen auf die Dauer Stand halten soll, und dass in Folge dessen Selektionsprozesse einsetzen, welche bewirken, dass unter den vorhandenen Variationen allein diejenigen erhalten bleiben, welche den veränderten Lebensbedingungen am meisten entsprechen. Durch stete Auswahl in der gleichen Richtung häufen sich die anfangs noch unbedeutenden Abweichungen und steigern sich zu Art-Unterschieden.

Dabei möchte ich schärfer, als es Darwin gethan hat, betonen, dass die Veränderungen der Lebensbedingungen sowohl als die des Organismus in kleinsten Schritten erfolgen müssen, langsam, und zwar so, dass in keinem Augenblick des ganzen Umwandlungsvorgangs die Art den Lebensbedingungen nicht genügend angepasst bliebe. Die plötzliche, sprungweise Umwandlung ist nicht denkbar, weil sie die Art existenzunfähig machen müsste. Wenn die gesammte Organisation eines Thieres auf Anpassung beruht, wenn der Thierkörper gewissermassen eine ungemein komplizirte Kombination von alten und

neuen Anpassungen ist, dann würde es doch ein höchst wunderbarer Zufall sein, wenn bei einer plötzlichen Abänderung zahlreicher Körpertheile diese alle gerade so abänderten, dass sie zusammen wieder ein Ganzes bildeten, welches mit den veränderten äusseren Bedingungen genau stimmt. Diejenigen, welche eine sprungweise Umwandlung annehmen, übersehen dabei, wie genau Alles an einem thierischen Organismus auf die Existenzfähigkeit der Art berechnet ist, wie es gerade dazu ausreicht, nicht aber darüber hinaus, und wie die kleinste Veränderung des unscheinbarsten Organs genügen kann, um Existenzunfähigkeit der Art herbeizuführen.

Man wird mir vielleicht einwerfen, dass dies bei Pflanzen anders sei, wie die verschiedenen amerikanischen Unkräuter bewiesen, die in Europa sich ausgebreitet haben, oder die europäischen Pflanzen, die in Australien heimisch geworden sind. Man könnte auch Bezug nehmen auf jene Pflanzen, welche zur Eiszeit die Ebene bewohnten, später aber theils auf die Alpen, theils in den hohen Norden gewandert sind und die trotz des langen Aufenthalts unter so — wie es scheint — ganz verschiedenen Existenzbedingungen sich dennoch gleichgeblieben sind. Aehnliche Beispiele gibt es auch auf thierischem Gebiet. Das Kaninchen, welches vor 400 Jahren ein Matrose auf der afrikanischen Insel Porto-Santo aussetzte, hat sich dort in zahlreichen Nachkommen festgesetzt; die europäischen Frösche, welche man nach Madeira brachte, haben sich dort bis zu einer förmlichen Landplage vermehrt, und der

europäische Sperling gedeiht heute in Australien so gut wie bei uns. Aber beweist dies, dass es auf die Anpassung an die Lebensbedingungen nicht so genau ankommt? dass ein Organismus, der für ein bestimmtes Wohngebiet angepasst ist, auch unter andern Existenzbedingungen existenzfähig bleibt? Es beweist meines Erachtens nichts Anderes, als dass die betreffenden Arten in jenen fremden Ländern dieselben Lebensbedingungen vorfinden; wie zu Hause, oder doch solche, denen sich ihr Organismus unterwerfen konnte, ohne sich zu ändern. Nicht jede Verschiedenheit eines Wohngebietes setzt auch schon für jede Pflanze oder Thierart veränderte Bedingungen. Das Kaninchen von Porto-Santo nährt sich gewiss von andern Kräutern als seine wilden Verwandten in Deutschland, aber das bedeutet für die Art keine Veränderung der Lebensbedingungen, denn beide bekommen ihm gleich gut.

Nehmen Sie aber dem wilden Kaninchen, wie es in Europa noch vorkommt, nur ein Minimum von seiner Scheuheit oder seiner Scharfsichtigkeit oder seinem feinen Gehör oder Geruch, oder geben Sie ihm eine andere als seine natürliche Körperfärbung, so wird es als Art nicht mehr existenzfähig sein und wird durch seine Feinde ausgerottet werden. Sehr wahrscheinlich würde dieselbe Folge eintreten, wenn Sie im Stande wären, irgend eine Veränderung an inneren Organen, der Lunge, der Leber, den Kreislaufsorganen eintreten zu lassen; das einzelne Thier würde dadurch vielleicht nicht lebensunfähig werden, aber die Art würde nach irgend einer Seite hin von dem Maximum ihrer Leistungsfähigkeit herabsinken

und dadurch als Art existenzunfähig werden. Die sprungweise Umwandlung der Arten erscheint mir — auf zoologischem Gebiet mindestens — als physiologisch undenkbar.

So würde denn also die Umwandlung der Arten nur in kleinsten Schritten erfolgt sein und würde beruhen auf der Summation jener Unterschiede, welche ein Individuum vom andern kennzeichnen, der individuellen Unterschiede. Es leidet keinen Zweifel, dass solche überall vorhanden sind, und es erscheint sonach auf den ersten Blick ganz selbstverständlich, dass sie auch alle das Material darstellen können, mittelst dessen Selektion neue Formen hervorbringt. Die Sache ist indessen nicht so einfach, als sie bis vor Kurzem noch erschien, wenn wenigstens richtig ist, was ich selbst für richtig halte, dass bei allen durch ächte Keime sich fortpflanzenden Thieren und Pflanzen nur solche Charaktere auf die folgende Generation übertragen werden können, welche der Anlage nach schon im Keim enthalten waren.

Ich stelle mir vor, dass die Vererbung darauf beruht, dass von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und dass dieser Rest des Keimplasma's dazu dient, die Grundlage der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden ¹⁾. Es besteht demnach also Continuität des

1) Vergl. Weismann „Ueber die Vererbung“. Jena 1883 und „Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung“, Jena 1885.

Keimplasma's von einer zur anderen Generation. Man kann sich das Keimplasma vorstellen als eine lang dahinkriechende Wurzel, von welcher sich von Strecke zu Strecke einzelne Pflänzchen erheben: die Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen.

Daraus folgt nun: die Nichtvererbbarkeit erworbener Charaktere, denn wenn das Keimplasma nicht in jedem Individuum wieder neu erzeugt wird, sondern sich von dem vorhergehenden ableitet, so hängt seine Beschaffenheit, also vor allem seine Molekularstruktur nicht von dem Individuum ab, in dem es zufällig gerade liegt, sondern dies ist gewissermassen nur der Nährboden, auf dessen Kosten es wächst; seine Struktur aber ist von vorneherein gegeben.

Nun hängen aber die Vererbungstendenzen, deren Träger das Keimplasma ist, eben an dieser Molekularstruktur, und es können somit nur solche Charaktere von einer auf die andere Generation übertragen werden, welche anererb't sind, d. h. welche virtuell von vorneherein in der Struktur des Keimplasma's gegeben waren, nicht aber Charaktere, die erst im Laufe des Lebens in Folge besonderer äusserer Einwirkungen erworben wurden.

Man hat bisher bekanntlich das Gegentheil angenommen; es galt als selbstverständlich, dass auch erworbene Eigenschaften sich vererben könnten, und man suchte sich durch verschiedene, immer sehr komplicirte und künstliche Theorien plausibel zu machen, wie es möglich sei, dass Abänderungen, die im Laufe des Lebens durch äussere Einwirkungen entstehen, sich dem Keim

mittheilen und so übertragbar werden. Bis jetzt liegt noch keine Thatsache vor, welche wirklich bewiese, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden können — Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten ist nicht beweisend — und so lange dies nicht der Fall ist, haben wir kein Recht, diese Annahme zu machen, es sei denn, dass wir dazu gezwungen würden durch die Umöglichkeit, die Artumwandlung ohne diese Annahme zu beweisen (4).

Offenbar war es auch das dunkle Gefühl, dass die Sache so liege, welches es bisher verhindert hat, an das Axiom der Vererbbarkeit erworbener Charaktere zu rühren; man glaubte dasselbe nicht entbehren zu können zur Erklärung der Artumwandlung; nicht nur Solche, die der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse Viel einräumen, sondern auch Diejenigen, die das Meiste auf Selektionsprocesse beziehen.

Die erste und nicht zu missende Grundlage der Selektionstheorie ist die individuelle Variabilität; diese liefert das Material kleinster Unterschiede, durch deren Summation im Laufe der Generationen neue Formen entstehen sollen. Wo sollen aber vererbbare individuelle Merkmale herkommen, wenn die Veränderungen, welche das Individuum im Laufe seines Lebens in Folge äusserer Einflüsse erfährt, nicht vererbbar sind? Es muss möglich sein, eine andere Quelle erblicher individueller Verschiedenheiten nachzuweisen, sonst würde entweder die Selektionstheorie hinfällig werden, — in dem Fall nämlich, dass sich das thatsächliche Fehlen erblicher individueller Unter-

schiede herausstellte, — oder, wenn solche Unterschiede unzweifelhaft existiren, so würde dies zeigen, dass in der Ihnen soeben skizzirten Theorie von der Continuität des Keimplasma's und der damit verbundenen Nichtvererbung erworbener Eigenschaften ein Fehler stecken müsse. Ich glaube indessen, dass es sehr wohl möglich ist, sich die Entstehung vererbbarer individueller Unterschiede noch in anderer Weise vorzustellen, als es bisher geschehen ist, und dies zu thun, ist die Aufgabe, die ich mir heute gestellt habe.

Man konnte bisher sich die Entstehung der individuellen Variabilität etwa folgendermassen zurechtlegen: Aus den Erscheinungen der Vererbung muss geschlossen werden, dass ein jeder Organismus die Fähigkeit besitzt, Keime zu liefern, aus welchen genaue Copieen seiner selbst hervorgehen können — theoretisch wenigstens. In Wirklichkeit aber wird dies nun nie vollständig genau der Fall sein, und zwar deshalb, weil jeder Organismus zugleich auch die Eigenschaft besitzt, auf die verschiedenen äusseren Einflüsse, welche ihn treffen und ohne welche er sich weder entwickeln, noch überhaupt existiren könnte, in verschiedener Weise zu reagiren, in dieser oder jener Weise verändert zu werden. Gute Ernährung lässt ihn stark und gross, schlechte klein und schwach werden, und was für das Ganze gilt, gilt auch für die einzelnen Theile. Da nun selbst die Kinder ein und derselben Mutter vom Beginn ihrer Existenz an immer schon von verschiedenartigen und verschieden starken Einwirkungen getroffen werden, so müssen sie nothwendigerweise auch dann ungleich werden, wenn

sie von absolut identischen Keimen abstammten mit genau den gleichen Vererbungstendenzen.

Damit hätten wir denn also individuelle Verschiedenheiten. Sobald nun aber erworbene Eigenschaften nicht vererbbar sind, wird diese ganze Deduction hinfällig, denn alle Veränderungen, welche durch bessere oder schlechtere Ernährung einzelner Theile oder des ganzen Organismus hervorgerufen werden, inbegriffen die Resultate der Uebung, des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs einzelner Theile, sie alle können keine erbliche Unterschiede abgeben, können nicht auf die folgende Generation übertragen werden; sie sind, so zu sagen, vorübergehende, *passante* Charaktere.

Die Kinder des Klaviervirtuosen erben nicht die Kunst des Klavierspiels, sie müssen sie ebenso mühsam lernen, wie der Vater; sie erben nichts, als was der Vater auch als Kind schon besessen hat, eine geschickte Hand und ein musikalisches Gehirn. Auch die Sprache erben unsere Kinder nicht von uns, obwohl doch nicht nur wir, sondern eine beinahe endlos scheinende Reihe von Vorfahren dieselbe ausgeübt hat. Erst kürzlich sind wieder die Thatsachen zusammengestellt und verarbeitet worden¹⁾, welche lehren, dass menschliche Kinder hoch civilisirter Nationen, wenn sie isolirt von Menschen in der Wildniss aufwachsen, keine Spur einer Sprache aufweisen. Die Fähigkeit zu sprechen ist eine erworbene oder *passante*, keine ererbte Eigenschaft; sie vererbt sich nicht, sie vergeht mit ihrem Träger.

1) Vergl. Rauber „Homo sapiens ferus oder die Zustände der Verwilderten“ Leipzig 1885.

Damit stimmen auch die Erfahrungen auf pflanzlichem Gebiete, ja sie sind hier ganz besonders prägnant.

Wenn Nägeli¹⁾ Alpenpflanzen von ihrem natürlichen Standort in den botanischen Garten von München versetzte, so veränderten sich manche Arten dadurch so bedeutend, dass man sie kaum wiedererkannte; die kleinen Alpen-Hieracien wurden gross, stark verzweigt und reichblüthig. Wurden aber dann solche Pflanzen, oder auch erst ihre Nachkommen wieder auf mageren Kiesboden verpflanzt, so blieb Nichts von allen den Neuerungen erhalten; sie verwandelten sich wieder zurück in die ursprüngliche alpine Form, und zwar war die Rückkehr zur Stammform stets eine vollständige, und auch dann, wenn die Art mehrere Generationen hindurch in fetter Gartenerde kultivirt worden war.

Aehnliche Versuche mit ähnlichen Resultaten sind schon 20 Jahre vor Nägeli von Alexis Jordan angestellt worden und zwar hauptsächlich am Hungerblümchen, *Draba verna*²⁾. Die Versuche sind um so beweisender, als ihnen ursprünglich jede theoretische Tendenz fernlag. Der Verfasser wollte durch das Experiment entscheiden, ob die zahlreichen Varietäten von *Draba verna*, wie sie auf verschiedenen Standorten wild vorkommen, blosse Variationen sind, oder aber Arten. Da er fand, dass sie rein züchten und sich immer

1) Sitzungsberichte d. bair. Akad. d. Wissensch. v. 18. Nov. 1865. Vergl. auch „Mechan. phys. Theorie d. Abstammungslehre“ p. 102 u. f.

2) Jordan „Remarques sur le fait de l'existence en société des espèces végétales affines“, Lyon 1873.

wieder herstellen, wenn sie durch Cultur auf fremdem Boden verändert worden waren, so nahm er das Letztere an. Alle diese Versuche bestätigen also, dass äussere Einflüsse das Individuum zwar verändern können, dass aber diese Veränderungen sich nicht auf die Keime übertragen, nicht erblich sind.

Nägeli behauptet nun freilich, es gäbe überhaupt keine angeborenen individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen, die Unterschiede, welche wir thatsächlich zwischen der einen und der andern Buche oder Eiche sehen, seien alle nur Standorts-Modifikationen, hervorgerufen durch die Verschiedenartigkeit der lokalen Einflüsse. Darin geht er indessen offenbar zu weit, wenn auch zugegeben werden kann, dass die angeborenen individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen viel schwerer von den erworbenen zu unterscheiden sind, als bei den Thieren.

Bei diesen unterliegt es keinem Zweifel, dass angeborene und vererbte individuelle Charaktere vorkommen. Ganz besonders wichtig ist uns in dieser Beziehung der Mensch. Bei ihm ist unser Auge geübt, die kleinsten Verschiedenheiten scharf aufzufassen, ganz besonders die Gesichtszüge. Jedermann weiss, dass bestimmte Züge durch ganze Generationsfolgen gewisser Familien sich forterben — ich erinnere nur an die breite Stirn der Julier, das vorstehende Kinn der Habsburger, die gebogene Nase der Bourbonen. Beim Menschen also gibt es sicherlich erbliche individuelle Charaktere; mit derselben Sicherheit darf dies von allen unseren Hausthieren gesagt werden, und es ist nicht abzusehen,

warum wir an ihrer Existenz bei andern Thieren und bei den Pflanzen zweifeln sollten.

Nun erhebt sich aber die Frage: Wie können wir ihr Vorhandensein erklären, wenn wir auf der Vorstellung einer Continuität des Keimplasma's fussen, wenn wir die Annahme einer Vererbung erworbener Charaktere zurückweisen müssen? Wie können die Individuen einer und derselben Art verschiedenartige Charaktere erblicher Natur annehmen, da doch alle Veränderungen, welche durch äussere Einflüsse an ihnen entstehen, vergänglicher Natur sind und mit dem Individuum wieder verschwinden? Warum unterscheiden sich die Individuen nicht blos durch jene flüchtigen Verschiedenheiten, welche wir vorhin als *passante* bezeichneten, und wodurch entstehen jene tiefer sitzenden erblichen individuellen Merkmale, wenn sie doch durch die äussern Einflüsse, welche das Individuum treffen, nicht hervorgerufen werden können?

Man wird zunächst daran denken, dass verschiedenartige äussere Einflüsse nicht nur das fertige oder in Entwicklung begriffene Individuum selbst treffen können, sondern auch schon die Keimzelle, aus der es sich dereinst entwickeln wird. Es erscheint denkbar, dass solche Einflüsse auch verschiedenartige kleine Abänderungen in der molekularen Struktur des Keimplasma's hervorrufen könnten. Da das Keimplasma — unserer Annahme gemäss — sich von einer Generation auf die andere überträgt, so müssten also solche Veränderungen erbliche sein.

Ohne das Vorkommen solcher direkt die Keime

verändernden Einflüsse ganz in Abrede zu stellen, muss ich doch glauben, dass sie am Zustandekommen erblicher individueller Charaktere keinen Antheil haben.

Das Keimplasma, oder — wenn man lieber will — das Idioplasma der Keimzelle ist zwar gewiss in seiner feinsten Struktur äusserst komplizirt, aber trotzdem doch eine Substanz von ungemein grossem Beharrungsvermögen, eine Substanz, die sich ernährt und wächst bis ins Ungeheure, ohne aber dabei im Geringsten ihre komplizirte Molekularstruktur zu ändern. Wir dürfen dies mit Nägeli mit aller Bestimmtheit behaupten, obwohl wir direkt von dieser Struktur Nichts erfahren können. Wenn wir aber sehen, dass manche Arten Jahrtausende hindurch sich fortgepflanzt haben, ohne sich zu verändern, — ich erinnere nur an die heiligen Thiere der alten Aegypter, deren einbalsamirte Körper doch zum Theil 4000 Jahre alt sein müssen — so beweist uns dies, dass ihr Keimplasma heute noch genau dieselbe Molekularstruktur besitzt, die es vor 4000 Jahren besessen hat. Da nun ferner die Menge von Keimplasma, welche in einer einzelnen Keimzelle enthalten ist, sehr gering angenommen werden muss, und da davon wiederum nur ein sehr kleiner Bruchtheil unverändert bleiben kann, wenn die betreffende Keimzelle sich zum Thier entwickelt, so muss also schon innerhalb jedes einzelnen Individuums ein ganz enormes Wachstum dieses kleinen Bruchtheils an Keimplasma stattfinden. Entstehen doch in jedem Individuum in der Regel Tausende von Keimzellen. Es ist deshalb nicht zu viel gesagt, dass das Wachstum des Keimplasma's

beim ägyptischen Ibis oder dem Krokodil in jenen 4000 Jahren ein geradezu unermessliches gewesen sein muss. In den Pflanzen und Thieren, welche zugleich die Alpen und den hohen Norden bewohnen, haben wir aber Beispiele von Arten, die noch viel längere Zeiträume hindurch, nämlich seit der Eiszeit, unverändert geblieben sind, bei welchen also das Wachsthum des Keimplasma's ein noch viel grösseres gewesen sein muss.

Wenn nun trotzdem die Molekularstruktur des Keimplasma's völlig dieselbe geblieben ist, so muss dieselbe nicht leicht veränderbar sein, und es bleibt wenig Aussicht, dass die flüchtigen kleinen Verschiedenheiten in der Ernährung, wie sie ja allerdings die Keimzellen so gut als jeden andern Theil des Organismus treffen werden, eine wenn auch noch so kleine Veränderung seiner Molekularstruktur hervorrufen sollten. Sein Wachsthum wird bald schneller, bald weniger schnell vor sich gehen, aber seine Struktur wird davon um so weniger berührt werden, als diese Einflüsse meist wechselnder Natur sind, bald in dieser und bald in einer andern Richtung erfolgen.

Die erblichen individuellen Unterschiede müssen also eine andere Wurzel haben.

Ich glaube, dass sie zu suchen ist in der Form der Fortpflanzung, durch welche die meisten der heute lebenden Organismen sich vermehren: in der sexuellen, oder — wie wir mit Häckel sagen können — in der amphigonen Fortpflanzung.

Dieselbe beruht bekanntlich auf der Verschmelzung zweier gegensätzlicher Keimzellen oder vielleicht auch nur ihrer Kerne; diese Keimzellen enthalten die Keim-

substanz, das Keimplasma, und dieses wiederum ist vermöge seiner spezifischen Molekularstruktur der Träger der Vererbungstendenzen des Organismus, von welchem die Keimzelle her stammt. Es werden also bei der amphigonen Fortpflanzung zwei Vererbungstendenzen gewissermassen miteinander gemischt. In dieser Vermischung sehe ich die Ursache der erblichen individuellen Charaktere und in der Herstellung dieser Charaktere die Aufgabe der amphigonen Fortpflanzung. Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selektion neue Arten hervorbringt.

Das klingt vielleicht sehr überraschend und im ersten Augenblick wohl gar ganz unglaublich. Man möchte doch eher geneigt sein, zu glauben, dass eine fortgesetzte Vermischung etwa schon vorhandener Unterschiede, wie sie durch Amphigonie gesetzt wird, nicht zu einer Steigerung dieser Unterschiede, sondern zu einer Abschwächung und allmählichen Ausgleichung derselben führen müsse, und es ist auch in der That die Meinung schon ausgesprochen worden, die sexuelle Fortpflanzung habe die Folge, die Abirrungen vom Speciescharakter rasch wieder zu verwischen. In Bezug auf die Speciescharaktere mag dies auch richtig sein, weil Abweichungen von ihnen so selten vorkommen, dass sie der grossen Masse normal gebauter Individuen gegenüber nicht Stand halten können. Bei den kleinen Verschiedenheiten aber, welche die Individuen charakterisiren, ist dies anders, weil eben jedes Individuum sie besitzt, nur wieder in

andrer Weise. Hier könnte ein Ausgleich der Verschiedenheiten nur dann eintreten, wenn wenige Individuen schon die ganze Species ausmachten. Die Zahl der Individuen aber, welche zusammen eine Art darstellen, ist im Allgemeinen nicht nur eine sehr grosse, sondern für die Rechnung geradezu eine unendlich grosse. Eine Kreuzung Aller mit Allen ist unmöglich und deshalb auch eine Ausgleichung der individuellen Unterschiede.

Um die Wirkung der sexuellen Fortpflanzung klar zu legen, nehmen wir zuerst einmal an, die Fortpflanzung sei eine monogone, eingeschlechtliche, wie solche ja in der Parthenogenese thatsächlich vorkommt; ein jedes Individuum bringe also Keimzellen hervor, von denen eine jede allein für sich zu einem neuen Individuum werde. Denken wir uns eine Art, deren Individuen völlig gleich sind, so werden auch ihre Nachkommen durch beliebige viele Generationen hindurch gleich bleiben müssen, wenn wir absehen von jenen passanten Unterschieden, wie sie durch verschiedene Ernährung u. s. w. hervorgerufen werden, ohne aber vererbbar zu sein.

Die Individuen dieser Art würden also thatsächlich zwar verschieden sein können, virtuell aber dennoch identisch sein; d. h. der Ausführung nach würden sie verschieden sein können, der Anlage nach müssten sie aber alle identisch sein; die Keime aller müssten genau dieselben Vererbungstendenzen enthalten, und wenn es möglich wäre, sie unter genau denselben Einflüssen sich entwickeln zu lassen, so müssten sie auch völlig identische Individuen aus sich hervorgehen lassen.

Verändern wir nun die Annahme dahin, dass die

Individuen der monogam, also ohne Kreuzung sich fortpflanzenden Art sich nicht nur durch passante, sondern durch erbliche Charaktere unterschieden. Dann würde jedes Individuum Nachkommen hervorbringen, die die gleichen erblichen Verschiedenheiten besäßen, die es selbst besitzt; es würden also von jedem Individuum Generationsfolgen ausgehen, deren einzelne Individuen alle virtuell identisch wären mit ihren ersten Vorfahren. Immer wieder die nämlichen individuellen Unterschiede würden sich in jeder Generation wiederholen, und wenn alle Nachkommen auch zur Fortpflanzung gelangten, so müssten schliesslich so viele Gruppen virtuell gleicher Individuen vorhanden sein, als anfangs einzelne Individuen vorhanden waren.

Aehnliche Fälle kommen in Wirklichkeit vor, bei manchen Gallwespen, bei gewissen niedern Krustern, überhaupt bei manchen Arten, bei welchen die sexuelle Fortpflanzung ganz durch die parthenogenetische verdrängt worden ist; sie unterscheiden sich aber alle in dem einen und wichtigen Punkte von unserem hypothetischen Falle, dass bei ihnen niemals alle Nachkommen auch zur vollkommenen Entwicklung und zur Fortpflanzung gelangen, dass vielmehr im Allgemeinen die meisten Nachkommen vorher zu Grunde gehen, und nur etwa so viele Individuen zur Nachzucht übrig bleiben, als auch in der vorhergehenden Generation zur Fortpflanzung gelangten.

Es fragt sich nun, ob eine solche Art Selektionsprocesse eingehen kann. Setzen wir den Fall, es handle sich um ein Insekt, das im grünen Laub lebt und das dort durch die grüne Farbe seines Körpers

Schutz vor Entdeckungen genießt. Die erblichen individuellen Unterschiede sollen in verschiedenen Nüancen von Grün bestehen. Gesetzt nun diese Art würde im Laufe der Zeit durch das Aussterben ihrer bisherigen Futterpflanze genöthigt, auf einer andern und etwas anders grün gefärbten Pflanze zu leben, so würde sie nun diesem andern Grün nicht mehr vollkommen angepasst sein. Sie würde also — um nicht immer stärker durch ihre Verfolger dezimirt zu werden, und so einem langsamen, aber sicheren Untergang entgegenzutreiben — bildlich gesprochen, sich bemühen müssen, ihre Farbe dem Grün der neuen Nährpflanze genauer anzupassen.

Man sieht leicht ein, dass sie dazu ganz und gar ausser Stande ist. Ihre erblichen Variationen bleiben Generation auf Generation stets dieselben; wenn also nicht schon von vornherein die erforderliche Nüance von Grün bei einem Individuum vorhanden war, so kann sie auch nicht hervorgebracht werden. Wäre sie aber bei Einzelnen vorhanden, dann würden nach und nach die anders gefärbten Individuen aussterben und nur die mit dem richtigen Grün würden übrig bleiben. Das wäre dann aber keine Anpassung im Sinne der Selektionstheorie; es wäre allerdings auch eine Auslese, aber es würde doch nur den Anfang des Processes darstellen, den wir als Selektionsprocess bezeichnen. Wenn dieser nichts mehr leisten könnte, als vorhandene Merkmale zur Alleinherrschaft zu bringen, dann wäre er keiner grossen Beachtung werth, denn dann könnte niemals durch ihn eine neue Art entstehen. Niemals schliesst

eine Art von vornherein schon solche Individuen in sich ein, die soweit von den übrigen abweichen, wie die Individuen der nächst verwandten Art von ihr abstehen, und noch viel weniger könnte man daran denken, mit diesem Princip die Entstehung der ganzen Organismenwelt zu erklären. Da müssten ja in der ersten Art schon alle übrigen Arten als Variationen enthalten gewesen sein. Selektion muss unendlich viel mehr leisten, wenn sie als Entwicklungsprinzip Bedeutung haben soll. Sie muss im Stande sein, die kleinen gegebenen Unterschiede in der Richtung des angestrebten Zieles zu summieren und so neue Charaktere zu schaffen. In unserm Beispiel müsste sie im Stande sein, diejenigen Individuen, deren Grün dem verlangten Grün am nächsten käme, zu erhalten, und ihre Nachkommen mehr und mehr diesem Ideal zuzuführen.

Grade davon kann aber bei der ungeschlechtlichen Art der Fortpflanzung keine Rede sein. Mit andern Worten: Selektionsprozesse im eigentlichen Sinn des Wortes, solche die neue Charaktere liefern durch allmähliche Steigerung bereits vorhandner, sind nicht möglich bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Wenn jemals nachgewiesen würde, dass eine durch reine Parthenogenese sich fortpflanzende Art zu einer neuen umgewandelt worden wäre, so wäre damit zugleich der Beweis geführt, dass es noch andre Umwandlungskräfte gibt, als Selektionsprozesse, denn durch Selektion könnte sie nicht entstanden sein. Wenn hier überhaupt eine Auswahl der Individuen im Kampf ums Dasein eintritt, dann führt sie zum Ueberleben einer

Individuengruppe und zur Vernichtung aller übrigen. In unserm Beispiel würde nur diejenige Gruppe von Individuen übrig bleiben, deren Urahn schon die richtige Nuance von Grün besessen hätte: — damit wären denn aber zugleich wieder alle erblichen, individuellen Charaktere geschwunden, da diese ja — unserer Voraussetzung gemäss — von Anfang an innerhalb der einzelnen Gruppen gefehlt haben. Wir kommen so zu dem Resultat, dass monogame Fortpflanzung nie im Stande ist, erbliche individuelle Variabilität zu veranlassen, dass sie dagegen sehr wohl zu ihrer gänzlichen Beseitigung führen kann.

Alles dies verhält sich ganz anders bei der sexuellen Fortpflanzung. Sobald hier ein Anfang individueller Verschiedenheit gegeben ist, so kann nie wieder Gleichheit der Individuen eintreten, ja die Verschiedenheiten müssen sich sogar im Laufe der Generationen steigern, nicht im Sinne grösserer Unterschiede, wohl aber in dem immer neuer Kombinationen der individuellen Charaktere.

Beginnen wir hier mit derselben Annahme einer Anzahl von Individuen, die sich voneinander durch einige erbliche individuelle Charaktere unterscheiden, so wird schon in der folgenden Generation kein Individuum dem andern gleich sein können, sie werden alle verschieden sein müssen, und zwar nicht bloss thatsächlich, sondern auch virtuell, nicht bloss der zufälligen Ausführung nach, sondern auch der Anlage nach. Es wird auch keiner der Nachkommen mit einem der Vorfahren identisch sein können, da ja Jeder die Vererbungstendenzen zweier Vorfahren, der Aeltern, in sich vereinigt

und sein Organismus somit gewissermassen ein Kompromiss zwischen diesen beiden Entwicklungs-Tendenzen sein wird. In der dritten Generation treffen dann die Vererbungs-Tendenzen zweier Individuen der zweiten Generation zusammen. Da aber deren Keimplasma kein einfaches mehr ist, sondern bereits aus zwei individuell verschiedenen Sorten von Keimplasma zusammengesetzt ist, so wird also ein Individuum der dritten Generation durch einen Kompromiss von vier verschiedenen Vererbungs-Tendenzen entstehen. In der vierten Generation müssen 8, in der fünften 16, in der sechsten 32 verschiedene Vererbungs-Tendenzen zusammentreffen. Eine jede von diesen wird sich in diesem oder jenem Theil des auszubauenden Organismus stärker oder schwächer geltend machen, und so wird schon in der sechsten Generation eine Menge der verschiedensten Kombinationen der individuellen Merkmale der Ahnen zum Vorschein kommen, Kombinationen, wie sie weder vorher je dagewesen waren, noch später jemals wiederkehren können.

Wir wissen nicht, auf wie viele Generationen hinaus sich die spezifischen Vererbungs-Tendenzen der ersten Generation noch geltend machen können; manche That-sachen scheinen dafür zu sprechen, dass ihre Zahl gross ist; jedenfalls wohl ist sie grösser als sechs. Wenn wir nun bedenken, dass schon in der zehnten Generation 1020 verschiedenartige Keimplasmen mit den ihnen inwohnenden Vererbungs-Tendenzen in einem Keim zusammentreffen würden, so können wir nicht zweifeln, dass bei fortgesetzter sexueller Fortpflanzung sich niemals genau dieselben Kombinationen individueller Merk-

male wiederholen werden, sondern immer wieder neue entstehen müssen.

Zu diesem Resultate trägt vor Allem auch der Umstand bei, dass die verschiedenen Idioplasmen, welche das Keimplasma der Keimzellen eines bestimmten Individuums zusammensetzen, zu verschiedener Zeit seines Lebens in verschiedener Intensität vorhanden sind, oder mit anderen Worten, dass die Intensität dieser einzelnen Idioplasmen eine Funktion der Zeit ist. Wir müssen das aus der Thatsache schliessen, dass die Kinder derselben Aeltern niemals gleich sind, dass in dem einen mehr die Merkmale des Vaters, in dem andern die der Mutter, oder der Grossmutter, oder des Urgrossvaters hervortreten.

So führt uns denn diese Ueberlegung dahin, dass durch sexuelle Fortpflanzung schon in wenigen Generationen eine grosse Anzahl wohlmarkirter Individualitäten hervorgehen muss, selbst in dem einstweilen einmal stillschweigend angenommenen Fall einer vorfahrenlosen ersten Generation mit nur wenigen individuellen Merkmalen. Nun entstehen aber Organismen, die sich auf sexuellem Wege fortpflanzen, niemals vorfahrenlos, sie haben Vorfahren, und falls diese bereits auch die sexuelle Fortpflanzung besessen haben, so befindet sich also jede Generation einer Art in dem Zustand, den wir vorhin für die zehnte oder irgend eine noch spätere Generation angenommen haben, d. h. jedes Individuum enthält bereits ein Maximum von Vererbungstendenzen in sich und eine unendliche Mannigfaltigkeit der überhaupt möglichen individuellen Merkmale (6).

Damit haben wir aber die erbliche individuelle Variabilität, wie wir sie vom Menschen und den höheren Thieren her kennen, und wie die Theorie sie braucht zur Umwandlung der Arten mittelst Selektion.

Ehe ich weiter gehe, muss ich aber jetzt eine naheliegende Frage zu beantworten suchen. Ich bin in meiner Darlegung ausgegangen von einer ersten Generation, welche bereits individuelle Merkmale besass. Woher stammen diese? Sind wir genöthigt, sie einfach als gegeben anzunehmen, ohne auf ihre Wurzel zurückgehen zu können? In diesem Falle würden wir das Problem der erblichen Variabilität nicht völlig gelöst haben. Wir haben zwar gezeigt, dass erbliche Unterschiede, wenn sie überhaupt einmal aufgetreten sind, durch sexuelle Fortpflanzung zu der Mannigfaltigkeit ausgebildet werden musste, wie wir sie thatsächlich beobachten, aber es fehlt noch der Nachweis, woher sie stammen. Wenn die äusseren Einflüsse, welche die Organismen selbst treffen, nur passante Unterschiede an ihnen hervorrufen können, wenn andererseits solche äussere Einflüsse, die die Keimzelle treffen, eine Veränderung ihrer Molekularstruktur höchstens dann bewirken könnten, wenn sie sehr lange Zeiträume hindurch einwirken, so scheinen die Möglichkeiten für die Herleitung der erblichen Unterschiede erschöpft.

Ich glaube indessen, wir brauchen die Antwort auf die gestellte Frage nicht schuldig zu bleiben. Der Ursprung der erblichen individuellen Variabilität kann allerdings nicht bei den höheren Organismen, den Me-

tazoen und Metaphyten liegen, er ist aber bei den niedersten Organismen zu finden, bei den Einzelligen. Bei diesen besteht ja noch nicht der Gegensatz von Körper- und Keimzellen; sie pflanzen sich durch Theilung fort. Wenn nun ihr Körper im Laufe seines Lebens durch irgend einen äussern Einfluss verändert wird, irgend ein individuelles Merkmal bekommt, so wird dies auf seine beiden Theilsprösslinge übergehen. Wenn z. B. ein Moner durch häufiges Ankämpfen gegen Wasserströmungen die Sarkode seines Körpers etwas derber, resistenter oder auch stärker anhaftend gemacht hätte als viele andere Individuen seiner Art, so würde sich diese Eigenthümlichkeit auf seine beiden Nachkommen direkt fortsetzen, denn diese sind ja zunächst nichts anderes als seine beiden Hälften; jede im Laufe seines Lebens auftretende Abänderung, jeder irgendwie entstandene individuelle Charakter müsste sich nothwendig auf seine Theilsprösslinge direkt übertragen.

Wenn der Klavierspieler, dessen ich vorhin schon gedachte, seine Finger-Muskulatur durch Uebung zur höchsten Schnelligkeit und Kraftentwicklung herangebildet hat, so ist dies ein durchaus passanter Charakter, eine Ernährungs-Modifikation, die sich nicht auf seine Kinder forterbt, weil sie eben nicht im Stande ist, irgend eine Veränderung in der Molekularstruktur seiner Keimzellen hervorzurufen, geschweige denn gerade die adäquate, d. h. diejenige Veränderung, welche zur Entwicklung der veränderten Charaktere des Vaters in dem Kinde führen müsste.

Beim niedersten Einzelligen ist das noch anders. Hier ist Elter und Kind in gewissem Sinn noch ein und dasselbe Wesen, das Kind ist ein Stück vom Elter und zwar gewöhnlich die Hälfte. Wenn also überhaupt die Individuen einzelliger Arten von verschiedenen äusseren Einflüssen getroffen werden, und wenn diese verändernd auf sie einwirken können, dann ist das Auftreten erblicher individueller Unterschiede bei ihnen unvermeidlich. Beide Voraussetzungen aber sind unbestreitbar. Auch lässt sich direkt beobachten, dass individuelle Unterschiede bei Einzelligen vorkommen, Unterschiede der Grösse, der Farbe, Form, Bewimperung. Freilich hat man bis jetzt darauf nicht weiter geachtet, auch sind unsere besten Mikroskope so kleinen Organismen gegenüber recht grobe Beobachtungsmittel, immerhin aber kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Individuen einer Art nicht absolut gleich sind.

So läge denn die Wurzel der erblichen individuellen Unterschiede wieder in den äusseren Einflüssen, welche den Organismus direkt verändern, aber nicht auf jeder Organisationshöhe — wie man bisher zu glauben geneigt war — kann auf diese Weise erbliche Variabilität entstehen, vielmehr nur auf der niedersten, bei den einzelligen Wesen. Sobald aber einmal bei diesen die Ungleichheit der Individuen gegeben war, musste sie sich bei der Entstehung der höheren Organismen auf diese übertragen. Indem nun gleichzeitig die amphigone sexuelle Fortpflanzung sich ausbildete, verschärfte und

vervielfachte sie die überkommene Ungleichheit und erhielt sie in immer wechselnden Kombinationen.

Sie verschärfte sie, weil bei der steten Kreuzung von je zwei Individuen nothwendig und wiederholt der Fall eintreten muss, dass gleiche Anlagen in Bezug auf die Beschaffenheit eines bestimmten Körpertheils zusammentreffen. Wenn aber z. B. derselbe Körpertheil bei beiden Aeltern stark ausgebildet ist, so wird er nach den Erfahrungen der Züchter geneigt sein, bei den Kindern in noch stärkerer Ausbildung aufzutreten, und umgekehrt ein schwach ausgebildeter in noch schwächerer. Die amphigone Fortpflanzung muss also die Folge haben, dass ein jeder Charakter der Art, der überhaupt individuellen Schwankungen unterworfen ist, in vielen Individuen in verstärkter, in vielen anderen in abgeschwächter, in noch zahlreicheren in einem mittleren Ausbildungsgrad anzutreffen ist. Damit aber ist das Material gegeben, mittelst dessen Selektion jeden Charakter je nach Bedürfniss weiter steigern oder weiter abschwächen kann, indem sie durch Beseitigung der minder passenden Individuen die Chance geeigneter Kreuzungen von Generation zu Generation steigert.

Theoretisch aber wird man zugeben, dass, wenn eine Art existirte, die nur eine kleine Anzahl individueller Unterschiede besässe, die aber bei verschiedenen Individuen verschiedene Theile beträfen, diese Anzahl sich mit jeder Generation vermehren müsste, und zwar so lange, bis alle Theile, an denen überhaupt Variationen vorkamen, bei allen Individuen ihr besonderes, individuelles Gepräge erhalten hätten.

Sexuelle Fortpflanzung muss aber weiterhin die mindestens ebenso wichtige Folge haben, die vorhandenen Unterschiede zu vermehren und sie stets wieder neu zu kombiniren.

Das Erstere wird bei den heute bestehenden Arten kaum noch der Fall sein können, weil bei ihnen kein Theil mehr ohne individuelles Gepräge sein wird. Viel wichtiger ist der zweite Punkt, die Erzeugung immer neuer Kombinationen von individuellen Merkmalen durch die sexuelle Fortpflanzung. Denn wir müssen uns vorstellen — wie auch schon Darwin es ausgesprochen hat — dass bei dem Züchtungsprozess der Natur nicht bloss einzelne Merkmale umgeändert werden, sondern wohl immer mehrere, vielleicht sogar zahlreiche zu gleicher Zeit. Es gibt keine zwei noch so nahe verwandte Arten, welche sich nur in einem einzigen Charakter unterscheiden; auch für unser nicht besonders scharfes Auge sind der unterscheidenden Merkmale immer mehrere, oft viele, und wenn wir im Stande wären, in absoluter Schärfe zu vergleichen, würden wir wahrscheinlich Alles an zwei nahestehenden Arten verschieden finden.

Nun beruht allerdings ein grosser Theil dieser Unterschiede auf Korrelation, aber ein anderer Theil muss auf gleichzeitiger primärer Abänderung beruhen.

Ein oft genannter grosser Schmetterling der ostindischen Wälder, die *Kallima paralecta*, gleicht in sitzender Stellung sehr täuschend einem welken Blatt, nicht nur in der Farbe, sondern auch in einer Zeich-

nung, welche die Rippen des Blattes nachahmt. Nun setzt sich aber diese Zeichnung aus zwei Stücken zusammen, von welchen das obere auf dem Vorderflügel das untere auf dem Hinterflügel steht. Die beiden Flügel müssen also vom Schmetterling in der Ruhe so gehalten werden, dass die beiden Stücke der Zeichnung genau aufeinanderpassen, andernfalls würde die Zeichnung dem Schmetterling nichts nützen. Wirklich hält auch der Schmetterling die Flügel so, wie es nöthig ist, natürlich unbewusst dessen, was er thut. Es ist also in seinem Gehirn ein Mechanismus vorhanden, der ihn dazu zwingt. Nun ist es klar, dass dieser Mechanismus sich erst ausgebildet haben kann, als die Flügelhaltung für den Schmetterling wichtig wurde, d. h. als die Aehnlichkeit mit einem Blatt bereits im Werden war, und umgekehrt konnte diese Aehnlichkeit mit dem Blatt sich erst ausbilden, als der Schmetterling die Gewohnheit annahm, seine Flügel in der bestimmten Weise zu halten. Beide Charaktere müssen sich also gleichzeitig und in Gemeinschaft miteinander ausgebildet und gesteigert haben, die Zeichnung, indem sie aus einer ungefähren Aehnlichkeit zu einer immer genaueren Lage des Blattes fortschritt, die Flügelhaltung, indem sie sich immer genauer auf eine ganz bestimmte Stellung präzisirte. Es muss also hier gleichzeitig eine Züchtung gewisser feinsten Strukturverhältnisse des Nervensystems und eine solche der Vertheilung der Farbstoffe auf dem Flügel stattgefunden haben, und es werden also solche Individuen zur Nachzucht ausgewählt worden sein, welche nach beiden Richtungen hin Brauchbares lieferten.

Solche Kombinationen der geforderten Merkmale zu bieten, ist offenbar die sexuelle Fortpflanzung leicht im Stande, da sie ja fortwährend die verschiedensten Charaktere durcheinander mischt, und darin scheint mir in der That eine ihrer bedeutendsten Wirkungen zu liegen.

Ueberhaupt wüsste ich der sexuellen Fortpflanzung keine andere Bedeutung beizumessen, als die, das Material an erblichen individuellen Charakteren zu schaffen, mit welchen die Selektion arbeiten kann. Die sexuelle Fortpflanzung ist so allgemein verbreitet unter allen Abtheilungen der vielzelligen Pflanzen und Thiere, die Natur geht so selten, man möchte sagen so ungern von ihr ab, dass ihr nothwendig eine ganz hervorragende Bedeutung innewohnen muss. Wenn aber in der That Selektionsprozesse es sind, welche neue Arten hervorbringen, dann beruht ja die Entwicklung der gesammten Organismenwelt auf diesen Prozessen, und dann ist in der That die Rolle, welche Amphigonie in der Natur zu spielen hätte, indem sie die Selektionsprozesse bei den vielzelligen Organismen ermöglicht, nicht nur keine unbedeutende, sondern vielmehr eine der denkbar grossartigsten.

Wenn ich aber sage, die sexuelle Fortpflanzung habe die Bedeutung, die Umgestaltung der höheren Organismen zu ermöglichen, so ist das nicht etwa gleichbedeutend mit der Behauptung, die sexuelle Fortpflanzung sei entstanden, um die Artbildung möglich zu machen. Ihre Wirkung kann nicht zugleich ihre Ursache sein; erst musste sie da sein, ehe sie die erbliche Variabilität hervorrufen konnte. Ihr erstes Auf-

treten muss also eine andere Ursache gehabt haben. Welches diese war, das kann heute wohl Niemand schon mit Sicherheit und in präciser Weise sagen. Die Lösung des Räthfels liegt in dem Vorläufer der eigentlichen sexuellen Fortpflanzung, in der Konjugation der Einzelligen. Die Verschmelzung zweier einzelliger Individuen zu Einem, wie sie die einfachste und also wohl ursprünglichste Form der Konjugation darstellt, muss eine direkte und unmittelbare Wirkung haben, welche von Nutzen für die Existenz der betreffenden Art ist.

Vermuthungen liessen sich darüber wohl aufstellen, und es ist vielleicht nicht ohne Nutzen, sie etwas näher ins Auge zu fassen. Biologen von der Bedeutung Victor Hensen's¹⁾ und Eduard van Beneden's²⁾ haben geglaubt, die Conjugation sowie ganz allgemein die sexuelle Fortpflanzung als eine „Verjüngung des Lebens“ auffassen zu sollen. Auch Bütschli vertritt diese Anschauung wenigstens in Bezug auf die Conjugation. Diese Forscher stellen sich vor, die wunderbare Erscheinung des Lebens, die ja in ihren tieferen Ursachen noch immer als ein Räthsel vor uns liegt, könne nicht aus sich selbst heraus ins Unbegrenzte weiterdauern, das Uhrwerk bleibe nach längerer oder kürzerer Zeit stille stehen, die Vermehrung der auf rein ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Organismen höre zuletzt

1) S. Hermann's „Handbuch d. Physiologie“ Theil II, „Physiologie der Zeugung“ von V. Hensen.

2) E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.“ Gand u. Leipzig 1883 s. 404 u. f.

auf, etwa so, wie das Leben des Einzelnen schliesslich aufhört oder wie ein in Umdrehung begriffenes Rad in Folge der Reibung schliesslich still steht und eines neuen Anstosses bedarf, um sich weiter zu drehen. Damit die Fortpflanzung ununterbrochen fort dauere, sei eine „Verjüngung“ der lebendigen Substanz nöthig, ein Aufziehen des Uhrwerks der Fortpflanzung und diese „Verjüngung“ sehen jene Forscher in der sexuellen Fortpflanzung und in der Conjugation, also in der Vereinigung zweier Zellen, der Keimzellen oder zweier einzelliger Organismen.

Edouard van Beneden drückt dies folgendermassen aus: „Il semble que la faculté que possèdent les cellules, de se multiplier par division soit limitée: il arrive un moment où elles ne sont plus capables de se diviser ultérieurement, à moins qu'elles ne subissent le phénomène du rajeunissement par le fait de la fécondation. Chez les animaux et les plantes les seules cellules capables d'être rajeunies sont les oeufs; les seules capables de rajeunir sont les spermatoocytes. Toutes les autres parties de l'individu sont vouées à la mort. La fécondation est la condition de la continuité de la vie. Par elle le générateur échappe à la mort.“ (A. a. O. p. 405). Nach Victor Hensen aber lässt sich der Satz vertheidigen: „Durch die normale Befruchtung wird der Tod vom Keim und dessen Produkten ferngehalten.“ Das bis zur Entdeckung der Parthenogenese „angenommene Gesetz,“ dass das Ei befruchtet werden müsse, gelte zwar jetzt nicht mehr,

aber man sei gezwungen, die Hypothese zu machen, „dass dennoch nach vielen Generationen selbst das am meisten parthenogenetische Ei einer Befruchtung bedürfen“ werde. (A. a. O. p. 236).

Wenn man dieser Anschauung auf den Grund geht, so ist sie eigentlich nichts Anderes, als eine Uebersetzung der Thatsache, dass die sexuelle Fortpflanzung unbegrenzt fortdauert — soweit wir sehen können. Daraus und aus ihrer allgemeinen Verbreitung wird geschlossen, dass ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht unbegrenzt fortdauern würde, falls sie bei einer Thierart zur alleinigen Fortpflanzungsart geworden wäre. Der Beweis für diesen letzteren Satz kann aber nicht beigebracht werden, und man würde vielleicht überhaupt nicht dazu gekommen sein, ihn aufzustellen, wenn man die Allgemeinheit der sexuellen Fortpflanzung auf eine andre Weise zu erklären gewusst, wenn man dieser offenbar überaus bedeutungsvollen Einrichtung eine andere Bedeutung zuzuschreiben gewusst hätte.

Aber auch abgesehen von der Unmöglichkeit eines Beweises scheint mir die Verjüngungs-Theorie doch auch wenig befriedigend. Der ganze Begriff der „Verjüngung“ hat etwas Unbestimmtes, Nebelhaftes, die Vorstellung von der Nothwendigkeit einer Verjüngung des Lebens, so geistreich sie ist, lässt sich wohl nur schwer mit unsern sonstigen, auf rein physikalische und mechanische Triebkräfte abzielenden Vorstellungen vom Leben vereinigen. Wie soll man es sich denken, dass ein Infusorium, welches durch fortgesetzte Zweitheilung seine Fortpflanzungs-

fähigkeit zuletzt eingebüsst hätte, dieselbe dadurch wiedererlangt, dass es mit einem andern, ebenfalls zu weiterer Zweitheilung unfähig gewordenen Individuum sich vereinigt und zu einem Individuum verschmilzt? Zwei Mal Nichts kann nicht Eins geben, und wollte man annehmen, in jedem solchen Thier stecke nur $\frac{1}{2}$ Fortpflanzungskraft, so würden die Beiden zusammen zwar Eins geben, aber man könnte das kaum eine „Verjüngung“ nennen; es wäre ganz einfach eine Addition, wie sie unter andern Umständen auch durch blosses Wachsthum erreicht wird — wenn wir jetzt einmal von dem in meinen Augen wichtigsten Moment der Conjugation absehen: der Vermischung zweier Vererbungstendenzen. Wenn der Begriff der Verjüngung Etwas bedeuten soll, so müsste durch die Conjugation eine lebendige Kraft erzeugt werden, welche vorher in den Einzelthieren nicht vorhanden war. Diese Kraft müsste aus Spannkraften entstehen, welche sich in den Einzelthieren während der Periode ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung angesammelt hätten, und diese müssten verschiedener Natur sein und so beschaffen, dass sie sich im Moment der Conjugation zur lebendigen Fortpflanzungskraft verbänden!

Der Vorgang wäre etwa vergleichbar der Bewegung zweier Raketen, die durch einen in ihnen selbst gelegenen Explosivstoff, etwa Nitroglycerin, so fortgeschleudert würden, dass sie sich unterwegs einmal treffen müssten. Das Fortfliegen würde so lange andauern, bis alles Nitroglycerin vollständig verbraucht wäre, und es müsste dann Stillstand eintreten, wenn nicht während des Davon-

fliegens sich der explosive Stoff von Neuem wieder erzeugte. Dies geschähe nun so, dass in der einen Rakete Salpetersäure, in der andern Glycerin gebildet würde, so dass beim Zusammentreffen wieder Nitroglycerin in derselben Menge und in gleicher Vertheilung auf beide Raketen entstehen könnte, wie es beim Beginn der Bewegung vorhanden war. So würde sich die Bewegung immer wieder mit der gleichen Geschwindigkeit erneuern und in alle Ewigkeit fortdauern können.

Theoretisch lässt sich ja so Etwas ausdenken, aber bei der Uebertragung auf wirkliche Verhältnisse stösst man doch auf erhebliche Schwierigkeiten. Von allem Andern abgesehen, wie soll es möglich sein, dass das Nitroglycerin, also die Fortpflanzungskraft sich durch die fortgesetzte Theilung erschöpft und doch zugleich in ihrem einen Bestandtheil, sich in demselben Körper und während derselben Zeit wieder erzeugt? Der Verlust der Theilungsfähigkeit kann in letzter Instanz doch nur auf dem Verlust der Assimilation, der Ernährungs- und Wachsthumskraft beruhen, wie sollte aber diese abgeschwächt und schliesslich verloren gehen und doch zugleich dieselbe Kraft in ihrer einen Componente wieder angesammelt werden können?

Ich glaube, ehe man zu so gewagten Annahmen schreitet, ist es doch besser, sich mit der einfachen Vorstellung zu begnügen, dass die Kraft unbegrenzter Assimilation und damit auch unbegrenzter Fortpflanzungsfähigkeit ein Attribut der lebendigen Materie ist, und dass die Form der Fortpflanzung, ob geschlechtlich, ob

ungeschlechtlich, an und für sich keinen Einfluss auf die Fortdauer dieses Processes hat, dass Kraft und Materie auch hier unzertrennlich verbunden sind, und dass die Kraft kontinuierlich mit der Materie wächst. Das schliesst nicht aus, dass Verhältnisse eintreten können, unter welchen Beides nicht mehr geschieht.

Zu der Vorstellung von der „Verjüngung“ könnte ich mich nur dann entschliessen, wenn nachgewiesen würde, dass in der That eine Vermehrung durch Theilung niemals — nicht etwa bloß unter bestimmten Bedingungen — ins Unbegrenzte fortgehen könne. Das kann aber nicht nachgewiesen werden, ebensowenig, als das Gegentheil. Soweit also ist der Boden des Thatsächlichen auf beiden Seiten gleich unsicher. Der Verjüngungs-Hypothese aber steht die Thatsache der Parthenogenese entgegen, denn wenn überhaupt die Befruchtung eine Verjüngung bedeutet und auf der Vereinigung differenter Kräfte und Stoffe beruht, welche dadurch Fortpflanzungskraft hervorbringen, dann ist nicht abzusehen, wieso dieselbe Fortpflanzungskraft gelegentlich auch einmal durch den einen Stoff allein (die Eizelle) gebildet werden kann. Logischerweise sollte das so wenig möglich sein, als dass Salpetersäure oder Glycerin, jedes allein für sich die Wirkung des Nitroglycerins ausübt! Man flüchtet sich nun freilich hinter die Annahme, dass in dem Fall der Jungfernzeugung „eine Befruchtung für eine ganze Reihe von Generationen ausreiche,“ allein das ist nicht nur eine unerweisbare Annahme, sondern sie steht in Widerspruch mit der Thatsache, dass dasselbe Ei, welches sich

parthenogenetisch entwickeln kann, auch befruchtungsfähig ist. Wenn seine Fortpflanzungskraft hinreichte, um sich zu entwickeln, wieso kann es dann auch befruchtet werden, und wenn sie nicht hingereicht hätte, wieso kann es sich entwickeln? Und doch kann ein und dasselbe Ei der Biene unbefruchtet oder befruchtet ein neues Thier aus sich hervorgehen lassen und man kann auch dadurch diesem Dilemma nicht entchlüpfen, dass man die weitere, ebenfalls nicht zu beweisende Annahme macht, zur Entwicklung eines männlichen Thieres gehöre weniger Fortpflanzungskraft als zu der eines weiblichen. Allerdings gehen aus den unbefruchteten Eiern der Biene die Männchen, aus den befruchteten die Weibchen hervor, aber bei andern Arten verhält es sich umgekehrt, oder die Befruchtung steht in gar keiner Beziehung zum Geschlecht.

Wenn aber die blosse Thatsache der Parthenogenese — wie mir wenigstens scheint — genügt, um die Verjüngungstheorie zu widerlegen, so soll doch nicht unerwähnt bleiben, dass bei manchen Arten die parthenogenetische Fortpflanzung heute — wir wissen nicht, seit wie langer Zeit — die einzige Fortpflanzungsform ist, ohne dass wir auch nur die geringste Abnahme in der Fruchtbarkeit der betreffenden Arten bemerken könnten.

Aus allen diesen Erwägungen geht wohl hervor, dass weder die jetzige, noch die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation die eines „Verjüngungsprocesses“ in dem oben bezeichneten Sinn gewesen sein kann, und es fragt sich, welche andere Bedeutung der Process in seinen ersten Anfängen gehabt haben mag?

Rolph¹⁾ sprach vor längerer Zeit den Gedanken aus, die Conjugation sei eine Art der Ernährung; die zwei zusammenfliessenden Individuen verzehrten sich gewissermassen. Auch Cienkowsky²⁾ will in der Conjugation nur eine beschleunigte Assimilation sehen. Allein zwischen dem Vorgang der Conjugation und dem der Ernährung besteht nicht nur ein wesentlicher Unterschied sondern gradezu ein Gegensatz! Hensen³⁾ bemerkte zu der Cienkowsky'schen Ansicht sehr richtig: „die Verschmelzung an sich ist noch keine beschleunigte Ernährung, weil selbst dann, wenn sich beide Individuen dabei ernähren wollten, doch keines von Beiden dabei ernährt wird, solange nicht das eine oder andere untergeht und dann wirklich gefressen wird.“ Damit ein Thier einem andern zur Nahrung diene, muss es getödtet, in flüssige gelöste Form gebracht und schliesslich assimiliert werden, hier aber treten die zwei Protoplasma-Leiber aneinander, und verschmelzen zusammen, ohne dass Eins von ihnen in gelöste Form überginge. Zwei Idioplasmen mit allen in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen vereinigen sich. Wenn aber auch gewiss keine Ernährung im eigentlichen Sinne hier stattfindet, insofern keines der beiden Thiere durch die Verschmelzung ein Plus von gelöster Nahrung erhält, so muss doch nach einer Richtung hin die Folge der Verschmelzung eine ähnliche sein, wie sie auch durch Ernährung

1) Rolph, „Biologische Probleme.“ Leipzig 1882.

2) Cienkowsky, Arch. f. mikr. Anat. IX, p. 47. 1873.

3) Hensen, „Physiologie der Zeugung.“ p. 139.

und Wachsthum eintreten würde: Die Körpermasse vermehrt sich und zugleich die Gesammtmenge der an sie gebundenen Kräfte, und es ist nicht undenkbar, dass auf diese Weise, Leistungen ermöglicht werden, die unter den speciellen, grade obwaltenden Verhältnissen ohnedies nicht hätten eintreten können.

In dieser Richtung wird man wenigstens zu suchen haben, wenn man die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation und damit zugleich ihre phyletische Entstehung erforschen will. Soll aber jetzt schon eine vorläufige Formel für diese erste Wirkung und Bedeutung der Conjugation gegeben werden, so würde ich sagen: die Conjugation ist ursprünglich eine Stärkung der Kräfte des Organismus in Bezug auf Vermehrung, welche dann eintrat, wenn aus äussern Gründen (Luft, Wärme, Nahrungsmangel u. s. w.) das Heranwachsen des Einzelthiers zu der dazu erforderlichen Grösse nicht möglich war.

Dies kann nicht etwa als gleichbedeutend mit „Verjüngung“ betrachtet werden, denn diese soll nothwendig zur Erhaltung der Fortpflanzung sein und müsste somit ganz unabhängig von äussern Umständen periodisch eintreten, während in meinen Augen die Conjugation ursprünglich nur unter ungünstigen Lebensbedingungen eintrat und der Art über diese hinweg half.

Welches nun aber auch die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation gewesen sein mag, bei den höheren Protozoen scheint dieselbe schon ganz in den Hintergrund getreten zu sein. Darauf deutet schon die Veränderung

im Verlauf des Processes selbst. Verschmelzen doch höhere Infusorien in der Conjugation in der Regel nicht vollständig und dauernd miteinander¹⁾, wie dies niedere Protozoen thun. Es scheint mir möglich, ja wahrscheinlich, dass bei diesen der Vorgang schon die volle Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung hat und nur noch als Variabilitätsquelle in Betracht kommt.

Mag sich dies aber so verhalten oder nicht, so viel scheint mir sicher, dass, sobald einmal Metazoen und Metaphyten bestanden, welche von den Einzelligen her die sexuelle Fortpflanzung überkommen hatten, diese nicht wieder auf die Dauer verloren gehen konnte.

Wir wissen ja, dass Charaktere und Einrichtungen, die schon in einer Reihe von Ahnen bestanden haben, mit ungemeiner Zähigkeit weiter vererbt werden, auch wenn sie von einem unmittelbaren Nutzen für den Träger nicht sind; die rudimentären Organe der verschiedensten Thiere und nicht zum wenigsten des Menschen geben uns davon eindringliches Zeugniß. Hat doch noch die jüngste Zeit wieder einen solchen Fall ans Licht gebracht, ich meine den Nachweis eines sechsten Fingers beim menschlichen Embryo²⁾, eines

1) Bei der sog. „knospenförmigen Conjugation der Vorticellinen, Trichodinen u. s. w. findet Verschmelzung statt.

2) Vergl. 1. Bardeleben „Zur Entwicklung der Fusswurzel“, Sitzungsber. d. Jen. Gesellschaft. Jahrg. 1885, 6. Febr. u. Verhandl. d. Naturforscherversammlung zu Strassburg, 1885, p. 203. 2. G. Baur „Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere“, Zool. Anzeiger, 1885 p. 326 u. 486.

Theils, der schon seit der Entstehung der Amphibien nur noch als Rudiment fortgeführt wurde¹⁾. Ueberaus langsam nur werden überflüssige Organe rudimentär, und ungeheure Zeiträume müssen vergehen, ehe sie vollständig geschwunden sind. Je älter aber ein Charakter ist, um so unverilgbarer ist er dem Organismus eingepägt. Darauf beruht ja eben das, was oben als „physische Constitution der Art“ bezeichnet wurde, das Ensemble von vererbten und einander angepassten, zu einem harmonischen Ganzen verwebten Charakteren. Diese spezifische Natur des Organismus ist es, welche ihn in anderer Weise reagiren lässt gegen äussere Einflüsse, als irgend einen andern Organismus, welche es bedingt, dass er nicht in jeder beliebigen Weise sich verändern kann, sondern dass zwar sehr zahlreiche, aber doch nur bestimmte Variations-Möglichkeiten für ihn gegeben sind. Darauf beruht es ferner, dass nicht Charaktere aus der Constitution einer Art beliebig herausgenommen und andre dafür eingesetzt werden können. Variationen eines Wirbelthiers ohne Wirbelsäule oder feste Achse können nicht vorkommen, nicht deshalb, weil die Wirbelsäule als Stütze des Körpers unentbehrlich ist, sondern vielmehr deshalb, weil dieser Charakter seit undenklichen Zeiten vererbt und dadurch so befestigt ist, dass eine Variation desselben in irgend einem höheren, die Existenz des Organs bedrohenden Grade

1) Bei Fröschen existirt die sechste Zehe an den Hinterfüssen als rudimentärer Praehallux. Vergl. Born, Morpholog. Jahrbuch, Bd. I, 1876.

überhaupt nicht mehr vorkommen kann. Gerade die Auffassung von der Entstehung der erblichen Variabilität durch die amphigone Fortpflanzung macht es klar, dass der Organismus gewissermassen nur an seiner Oberfläche im Schwanken erhalten wird, während die von langeher ererbten Grundfesten seiner Constitution dadurch nicht berührt werden.

So wird auch die sexuelle Fortpflanzung selbst, nachdem sie einmal ungezählte Protozoen-Generationen und -Arten hindurch in Form der Konjugation bestanden hatte, nicht wieder aufgehört haben, auch wenn der ursprünglich damit verknüpfte physiologische Effekt an Wichtigkeit verlor oder ganz in den Hintergrund trat. Sie konnte aber um so weniger aufgegeben werden, wenn durch sie allein der unermessliche Vortheil der Anpassungsfähigkeit der Art an neue Existenzbedingungen beibehalten werden konnte. Was unter den niederen Protisten auch ohne Amphigonie erreichbar war, die Bildung neuer Arten, das war bei den Metazoen und Metaphyten nur noch mit ihr zu erreichen. Erbliche Verschiedenheiten der Individuen konnten nur noch auf diesem Wege entstehen und sich erhalten. Aus diesem Grunde konnte die Amphigonie nicht wieder verschwinden, denn jede Art, die sie beibehielt, musste den andern, denen sie etwa verloren gegangen war, überlegen sein und sie im Laufe der Zeiten verdrängen, denn nur sie konnten sich den wechselnden Bedingungen der Existenz fügen, sich neuen Verhältnissen anpassen. Je länger aber die sexuelle Fort-

pflanzung andauerte, um so fester musste sie sich der Art-Konstitution einfügen, um so schwerer konnte sie wieder verloren gehen.

Dennoch ist sie in einzelnen Fällen verloren gegangen, wenn auch zunächst nur in bestimmten Generationen. So wechseln bei den Blattläusen und bei manchen niederen Krustern Generationen mit parthenogenetischer Fortpflanzung mit solchen ab, die sich noch auf sexuellem Wege fortpflanzen. In den meisten Fällen aber lässt sich einsehen, dass hier ein bedeutender Nutzen aus dem theilweisen Wegfall der Amphigonie für die Existenzfähigkeit der Art entsprang; durch die partielle Parthenogenese konnte in gegebener Zeit eine ungleich stärkere Vermehrung der Individuenzahl erreicht werden, und diese ist bei den eigenthümlichen Existenzbedingungen dieser Arten von entscheidender Bedeutung. Eine Krusterart, die in rasch austrocknenden Pfützen lebt und aus Dauereiern hervorgeht, die im Schlamm eingetrocknet lagen, hat meist nur eine sehr kurze Spanne Zeit zur Verfügung, um die Existenz einer folgenden Generation zu sichern. Die wenigen Dauereier, welche den Nachstellungen zahlreicher Feinde entgangen sind, schlüpfen aus bei der ersten niedergefallenen Regenmenge; sie wachsen in wenigen Tagen heran und pflanzen sich nun als „Jungfern-Weibchen“ in rascher Folge fort. Ihre Nachkommen desgleichen, und so entsteht in kurzer Zeit eine unglaubliche Menge von Individuen, die nun auf geschlechtlichem Wege wieder Dauereier erzeugen. Wenn dann auch die Pfütze wieder austrocknet, so ist

dennoch die Existenz der Kolonie gesichert, denn bei der enormen Zahl von Thieren, die Dauereier erzeugten, ist auch die Zahl der Dauereier eine überaus grosse, und aller Zerstörung zum Trotz werden immer noch genug übrig bleiben, um später eine neue Generation entstehen zu lassen. Die sexuelle Fortpflanzung ist also hier nicht etwa zufällig oder aus inneren Gründen, sondern aus ganz bestimmten äusseren Zweckmässigkeitsgründen aufgegeben worden.

Es gibt aber auch einzelne Fälle, in denen die sexuelle Fortpflanzung ganz ausgefallen ist und Parthenogenese die einzige Form der Fortpflanzung bildet. Im Thierreich sind das vorwiegend solche Arten, bei deren nächsten Verwandten wir den eben besprochenen Wechsel von Parthenogenese und Amphigonie beobachten, manche Gallwespen und Blattläuse, auch einzelne Kruster des süssen und salzigen Wassers. Man kann sich vorstellen, dass sie aus jenen Fällen mit Wechselfortpflanzung hervorgegangen sind durch Ausfall der amphigonen Generationen.

Aus welchen Motiven dies geschah, ist im einzelnen Fall nicht immer ganz leicht auszumachen, doch werden im Allgemeinen hier dieselben Momente in Betracht gekommen sein, welche auch die erste Einführung der Parthenogenese veranlassten. Wenn eine Crustaceen-Art mit der eben kurz skizzirten Wechselfortpflanzung (Heterogonie) in noch höherem Grade als bisher von Feinden decimirt würde, so würde offenbar in einer noch mehr gesteigerten Fruchtbarkeit der drohenden Vernichtung

Schach geboten werden können. Diese aber würde durch reine Parthenogenese erreicht werden können (5), indem dadurch die Zahl der eierproducirenden Individuen der bisherigen Geschlechts-Generationen auf das Doppelte der bisherigen Zahl vermehrt würden.

In gewissem Sinne wäre dies das letzte und äusserste Mittel, durch welches eine Art ihre Existenz sichern könnte, ein Mittel, welches sie aber später einmal theuer zu bezahlen haben würde. Denn wenn meine Ansicht über die Ursachen der erblichen individuellen Variabilität richtig ist, dann müssen alle solche Arten mit rein parthenogenetischer Fortpflanzung auf den Aussterbe-Etat gesetzt sein, nicht in dem Sinn, dass sie unter den jetzt herrschenden Lebensbedingungen aussterben müssten, wohl aber in dem, dass sie unfähig sind, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen, sich in neue Arten umzuwandeln. Sie können Selektionsprozesse nicht mehr eingehen, weil sie durch den Verlust der sexuellen Fortpflanzung die Möglichkeit verloren haben, die erblichen individuellen Charaktere, welche bei ihnen vorkommen, zu mischen und zu steigern.

Die Thatsachen — soweit solche vorliegen — bestätigen diesen Schluss, denn wir begegnen nirgends ganzen Gruppen von Arten oder Gattungen, die sich rein parthenogenetisch fortpflanzten. Dies müsste aber der Fall sein, wenn jemals Parthenogenese durch ganze Artfolgen hindurch die alleinige Fortpflanzungsform gewesen wäre. Wir finden sie immer nur sporadisch und unter solchen Verhältnissen, die uns schliessen lassen,

dass sie erst bei der betreffenden Art zur ausschliesslichen Herrschaft gelangt sei. So verhält es sich bei den Thieren, und bei den Pflanzen bildet die von de Bary entdeckte Apogamie einer einzelnen Varietät einer Farnart einen genau entsprechenden Fall.

Es gibt schliesslich noch eine Gruppe von Thatsachen ganz anderer Art, welche, soweit wir heute urtheilen können, mit meiner Auffassung von der Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung stimmen und als eine Stütze derselben aufgeführt werden können. Ich meine das Verhalten funktionsloser Organe bei Arten mit parthenogenetischer Fortpflanzung.

Unter der Voraussetzung, dass erworbene Charaktere nicht vererbt werden — und dies ist die Grundlage der hier entwickelten Ansichten — können Organe, die nicht mehr gebraucht werden, nicht auf dem direkten Wege rudimentär werden, wie man sich es bisher vorstellte. Wohl nimmt das nicht funktionirende Organ an Stärke und Ausbildungsgrad ab in dem Individuum, welches dasselbe nicht gebraucht, allein die erworbene Verschlechterung desselben vererbt sich nicht auf die Nachkommen. Die Erklärung für das thatsächlich feststehende Rudimentärwerden nicht mehr gebrauchter Theile muss somit auf einem andern Weg versucht werden. Man wird dabei von dem Gesichtspunkt ausgehen müssen, dass neue Formen nicht nur durch Selektion geschaffen werden, sondern auch erhalten. Damit ein Theil des Körpers bei irgend einer Art auf der Höhe seiner Leistungen erhalten werde, müssen alle

Individuen, welche ihn in minder vollkommener Weise besitzen, von der Fortpflanzung ausgeschlossen werden, d. h. sie müssen im Kampf ums Dasein unterliegen. Oder um ein bestimmtes Beispiel zu geben: bei einer Art, die, wie etwa Raubvögel, in ihrem Nahrungserwerb von der Schärfe ihres Sehorgans abhängen, werden unausgesetzt alle minder scharfsichtigen Vögel¹⁾ ausgemerzt werden müssen, weil sie die Wettbewerbung um die Nahrung mit den höchst scharfsichtigen nicht aushalten können. Sie gehen zu Grunde, ehe sie zur Fortpflanzung gelangt sind, und ihre minder guten Sehorgane werden nicht weiter vererbt. Auf diese Weise erhält sich die Scharfsichtigkeit der Raubvögel auf der grösstmöglichen Höhe. Sobald nun aber ein Organ nicht mehr gebraucht wird, hört diese unausgesetzte Auslese der Individuen mit den besten Organen auf, und es tritt das ein, was ich als Panmixie bezeichne. Jetzt gelangen nicht mehr bloß die auserlesenen Individuen mit den besten Organen zur Fortpflanzung, sondern ebensowohl auch solche mit minder guten. Eine Vermischung aller überhaupt vorkommenden Gütegrade des Organs muss die unausbleibliche Folge sein, und somit auch im Laufe der Zeit eine durchschnittliche Verschlechterung des betreffenden Organs. So wird eine Art, die sich in lichtlose Höhlen zurückgezogen hat, nothwendig nach

1) Ich wiederhole hier das Beispiel, welches ich schon früher bei dem ersten Versuch, die Wirkungen der Panmixie klar zu legen, gewählt habe. Vergl. meine Schrift: „Ueber Vererbung“.

und nach schlechtere Augen bekommen, da kein Fehler im Bau dieses Organs, der in Folge der individuellen Variation einmal vorkommt, korrigirt wird, sondern ein jeder sich weiter forterben und befestigen kann. Dies muss um so mehr geschehen, als die Nachbar-Organe, die ja alle für das Leben des Thieres von Bedeutung sind, an Stärke gewinnen, was das funktionslose Organ an Raum und Nahrungsstoffen verliert. Da nun auf jeder Stufe rückschreitender Umbildung immer wieder individuelle Schwankungen des Organs vorkommen, so wird das Sinken desselben von seiner ursprünglichen Höhe sehr langsam zwar, aber ganz sicher so lange fortgehen müssen, bis auch der letzte Rest desselben geschwunden ist. Wie ungeheuer langsam dies vor sich geht, das zeigen ja zahlreiche Fälle von rudimentären Organen, der oben erwähnte embryonale sechste Finger des Menschen so gut, als die im Fleisch steckenden Hinterbeine der Wale, oder die embryonalen Zahnkeime derselben Thiere. Ich glaube, dass gerade die enorme Langsamkeit dieses allmählichen Schwindens funktionsloser Organe viel besser mit meiner Auffassung stimmt als mit der bisherigen. Denn der Effekt des Nichtgebrauchs eines Organs ist im Laufe eines Einzellebens schon ein recht beträchtlicher. Uebertrüge er sich, selbst nur in Abschwächung, direkt auf die Nachkommen, so müsste ein Organ schon in hundert, geschweige in tausend Generationen auf ein Minimum reducirt sein. Und wie viel Millionen von Generationen mögen vergangen sein, seit etwa die Bartenwale ihre Zähne nicht

mehr gebraucht und durch die Fischbeinbarten ersetzt haben? Wir wissen es nicht ziffermässig, aber die ganze Masse der Tertiärgebirge ist seit jener Zeit von den älteren Schichten als Schlamm abgeschwemmt, ins Meer versenkt, gehoben und zum grossen Theil wieder abgeschwemmt worden.

Wenn nun diese Ansicht von den Ursachen der Verkümmernng nichtgebrauchter Organe als richtig angenommen werden darf, dann folgt daraus, dass rudimentäre Organe nur bei Arten mit sexueller Fortpflanzung vorkommen können, nicht bei solchen mit ausschliesslich parthenogenetischer Fortpflanzung. Denn Variabilität beruht nach meiner Auffassung auf der sexuellen Fortpflanzung, das Verkümmern eines nicht mehr gebrauchten Organs aber beruht so gut auf der Variabilität desselben, wie irgend eine Veränderung in aufsteigender Richtung. Aus doppeltem Grunde müssen wir also erwarten, dass Organe, welche nicht mehr gebraucht werden, bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung unverkümmert bleiben: erstens, weil überhaupt nur ein sehr geringer Grad von vererbbarer Variabilität vorhanden sein kann, soweit nämlich ein solcher aus der Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vorfahren sich weitergeerbt hat, und zweitens, weil selbst diese geringe Variabilität nicht zur Vermischung kommt, weil Panmixie nicht eintreten kann.

Es scheint sich nun wirklich so zu verhalten, wie die Theorie es verlangt: bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arten werden über-

flüssige Organe nicht rudimentär. Soweit meine Erfahrungen reichen, verkümmert z. B. die Samentasche, das Receptaculum seminis nicht, obgleich es doch bei der Parthenogenese völlig ausser Funktion gesetzt ist. Ich lege kein grosses Gewicht dem Umstand bei, dass die Psychiden und Solenobien, Schmetterlinge, deren parthenogenetische Fortpflanzung durch Siebold und Leuckart festgestellt wurde, noch den vollständigen weiblichen Geschlechtsapparat besitzen, weil bei diesen Arten hier und da noch Kolonien mit Männchen vorkommen. Wenn auch die meisten Kolonien rein weibliche sind, so weist doch das Vorkommen von Männchen in andern darauf hin, dass die Eingeschlechtlichkeit der ersteren noch nicht von sehr langer Dauer sein kann. Der Process der Umwandlung der Art aus einer zweigeschlechtlichen in eine eingeschlechtliche, nur aus Weibchen bestehende ist hier noch nicht überall zum Abschluss gelangt, er ist noch in Gang.

Aehnlich verhält es sich mit mehreren Arten von Gallwespen, die sich durch Parthenogenese fortpflanzen. Auch hier kommen noch einzelne Männchen vor, und zwar nicht bloß in einzelnen Kolonien, sondern überall. So zählte Adler bei der gewöhnlichen Rosen-Gallwespe sieben Männchen auf 664 Weibchen ¹⁾.

Dagegen scheinen bei einigen Muschelkrebschen (Ostracoden) die Männchen völlig zu fehlen, wenigstens habe ich mich seit Jahren vergeblich bemüht,

1) Adler, Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXV, 1881.

sie irgendwo, oder zu irgend einer Jahreszeit aufzufinden ¹⁾).

Dahin gehört *Cypris vidua* und *Cypris reptans*. Trotzdem nun hier die Umwandlung der früher zweigeschlechtlichen Art zu rein weiblichen Arten abgeschlossen zu sein scheint ²⁾, besitzen die Weibchen doch noch die grosse, birnförmige Samentasche mit ihrem langen, in vielen Spiralwindungen aufgerollten, mit starkem Drüsenbelag versehenen Stiel. Dies ist um so auffallender, als gerade bei den Muschelkrebsschen dieser Apparat sehr complicirt ist, also rückläufige Veränderungen desselben leicht zu bemerken wären. Auch bei den Rindenläusen (*Chermes*) ist die Samentasche den Weibchen unverkümmert geblieben, obwohl hier die Männchen ganz zu fehlen scheinen, wenigstens trotz der vereinten Anstrengungen mehrerer scharfsichtiger Beobachter nicht aufgefunden werden konnten. Ganz anders verhält es sich dagegen bei Arten mit Wechselfortpflanzung. Den Sommerweibchen der Blattläuse ist die Samentasche verloren gegangen, aber bei diesen

1) Vergl. meinen Aufsatz: „Parthenogenese bei den Ostracoden“ im „Zool. Anzeiger“ 1880, p. 82. Derartige negative Befunde wiegen sonst nicht schwer, und mit Recht. Hier aber verhält es sich anders, weil die Anwesenheit von Männchen in einer Kolonie von Muschelkrebsschen auf indirektem Wege sehr leicht festzustellen ist. Sobald eine Kolonie überhaupt Männchen enthält, findet man die Samentasche aller reifen Weibchen mit Samen gefüllt, und umgekehrt kann man völlig sicher sein, dass die Männchen fehlen, wenn man in der Samentasche einer Anzahl von reifen Weibchen keinen Samen gefunden hat.

2) Völlige Sicherheit können wir darüber deshalb nicht haben, weil es ja denkbar ist, dass in andern als den untersuchten Kolonien noch Männchen vorkommen.

Insekten hat die geschlechtliche Fortpflanzung nicht aufgehört, sondern wechselt regelmässig ab mit der Jungfernzeugung.

Gewiss ist auch dieser Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung der sexuellen Fortpflanzung kein absoluter, vielmehr nur ein Wahrscheinlichkeits-Beweis. Mehr lässt sich zur Zeit überhaupt noch nicht geben, dazu sind wir noch nicht reich genug an Thatsachen, von denen viele erst aufgesucht werden können, nachdem die Frage einmal gestellt ist. Es handelt sich hier um verwickelte Erscheinungen, deren Erkenntniss wir uns nicht auf einmal, sondern nur allmählich nähern können.

So viel hoffe ich indessen doch gezeigt zu haben, dass die Selektionstheorie keineswegs unvereinbar ist mit dem Gedanken von der „Continuität des Keim-plasma's“ und weiter, dass — sobald wir diesen Gedanken als richtig annehmen — die sexuelle Fortpflanzung in einem ganz neuen Licht erscheint, einen Sinn bekommt, gewissermassen verständlich wird.

Die Zeit ist vorüber, in der man glaubte, durch das blosse Sammeln von Thatsachen die Wissenschaft vorwärts zu bringen. Wir wissen, dass es nicht darauf ankommt, möglichst viele beliebige Fakta aufzuhäufen, gewissermassen einen Katalog der Thatsachen anzulegen, sondern dass es sich darum handelt, solche Thatsachen festzustellen, deren Verbindung durch den Gedanken uns in den Stand setzt, irgend einen Grad von Einsicht in irgend einen Naturvorgang zu erlangen. Um aber zu

wissen, auf welche neue Feststellungen es zunächst ankommt, ist es unerlässlich, das, was wir bereits davon besitzen, zu ordnen, zusammenzufassen und zu einer theoretisch begründeten Gesamtauffassung zu verbinden. Das ist es, was ich heute versucht habe zu thun.

Aber handelt es sich hier nicht vielleicht um viel zu verwickelte Erscheinungen, als dass wir sie jetzt schon in Angriff nehmen dürften, sollten wir nicht ruhi- warten, bis erst die einfacheren Erscheinungen in ihre Komponenten zerlegt sein werden, und ist die Mühe und Arbeit, die wir uns gegenüber solchen Fragen, wie der von der Vererbung oder der Umwandlung der Arten geben, nicht nutzlos und verloren?

Allerdings hört man gar manchmal solche Aeusserungen; ich glaube aber, sie beruhen auf einer Unklarheit über die Methode der Naturforschung, welche die Menschheit bisher eingehalten hat und welche somit doch wohl in den natürlichen Beziehungen begründet ist, in welchen wir zur Natur stehen.

Man vergleicht nicht selten die Wissenschaft mit einem Gebäude, welches in solidester Weise aufgeführt werde, indem man Stein auf Stein, Thatsache auf Thatsache lege und so allmählich zu immer grösserer Höhe und Vollendung emporsteige. Bis zu einem gewissen Punkt trifft ja auch dieser Vergleich zu, aber er lässt doch leicht übersehen, dass dies Gebäude an keiner Stelle den Boden berührt, dass es für jetzt mindestens noch vollständig in der Luft schwebt. Denn keine einzige Wissenschaft, auch die Physik nicht, hat

ihren Bau von unten angefangen, vielmehr haben sie alle mehr oder weniger hoch oben in der Luft begonnen und dann weiter nach unten gebaut; den Erdboden aber hat auch die Physik noch nicht erreicht, die ja gerade über das Wesen der Materie und der Kraft noch am aller unsichersten ist. Wir können bei keiner Erscheinungsgruppe mit der Erforschung ihres letzten Grundes anfangen, weil uns gerade hier die Mittel zur Erkenntniss versagen; wir können nicht vom Einfachen anfangen und zum Complizirten fortschreiten, nicht synthetisch und deduktiv verfahren und die Erscheinungen von unten an aufbauen, sondern analytisch und induktiv von oben nach unten; wenigstens doch im Grossen und Ganzen.

Das ist ja auch unbestritten, aber es wird doch oft vergessen, wie der vorhin berührte Einwurf beweist. Dürften wir die verwickelten Erscheinungen erst dann in Angriff nehmen, wenn wir die einfacheren vollständig — soweit dies möglich — erkannt hätten, dann müssten wir sammt und sonders Physiker und Chemiker werden und erst, wenn wir mit Physik und Chemie vollständig fertig wären, dürften wir zur Erforschung der lebenden Natur übergehen. Dann dürfte es auch heute noch keine wissenschaftliche Medizin geben, da doch die pathologische Physiologie nicht angefangen werden könnte, ehe nicht die normale Physiologie fertig wäre. Und wie Manches verdankt doch die normale Physiologie der pathologischen, ein Beispiel, dass es nicht nur erlaubt, sondern in hohem Grade vortheilhaft ist, wenn die verschiedenen Erscheinungskreise gleichzeitig bearbeitet werden.

Wo wäre ferner — wenn wir den Weg vom Einfachen zum Zusammengesetzteren überall einzuhalten hätten — die Descendenzlehre, deren Einfluss unsere Erkenntniss auf biologischem Gebiet in geradezu unermesslicher Weise gefördert hat?

Aber unter der oft gehörten Forderung, man solle so komplizierte Erscheinungen, wie z. B. die Vererbung jetzt noch nicht in Angriff nehmen, verbirgt sich noch eine andere Unklarheit, nämlich die, als sei eine Thatsache deshalb unsicherer, weil ihre Ursachen sehr verwickelte, für uns zunächst noch nicht übersehbare sind. Aber ist es denn weniger sicher, dass aus dem Ei eines Adlers wieder ein Adler wird, oder dass die Eigenthümlichkeiten des Vaters und der Mutter auf das Kind übertragen werden, als dass ein Stein zu Boden fällt, wenn er nicht unterstützt wird? Und lässt sich nicht aus der Thatsache, dass der Vererbungsantheil von Vater und Mutter ganz oder nahezu gleich ist, ein ganz bestimmter und sicherer Schluss ziehen auf die Menge der wirksamen Substanz in den beiderlei Keimzellen? Oder ist es nutzlos, dergleichen Schlüsse zu ziehen? ist es nicht vielmehr der einzige Weg, auf dem wir allmählig in die Tiefe der Erscheinungen hinabsteigen können?

Nein! Die Wissenschaft vom Lebendigen hat nicht zu warten, bis Physik und Chemie fertig sind, und die Erforschung der Vererbungsvorgänge hat nicht zu warten, bis die Physiologie der Zelle fertig ist. Ich möchte die Wissenschaft im Ganzen eher einem Bergwerk vergleichen, das zur Aufgabe hat, ein ausgedehntes und

vielfach verzweigtes Erzlager aufzuschliessen. Es wird nicht nur von einem Punkt, sondern von vielen zugleich in Angriff genommen. Von gewissen Stellen aus kommt man rascher auf die tieferen Erzgänge, von anderen kann man nur die oberflächlicheren erreichen, von allen aber wird irgend eine Strecke des komplizirten Ganzen klar gelegt. Je vielfacher die Angriffspunkte sind, um so vollständiger wird die Kenntniss werden, die man von dem Ganzen erlangt, und überall ist werthvolle Einsicht zu erreichen, wenn nur mit Umsicht und Ausdauer gearbeitet wird.

Aber eben die Umsicht gehört auch dazu; oder um aus dem Bilde zu treten: das Verbinden der That-sachen durch den Gedanken. So wenig Theorien werth sind ohne festen Boden, so wenig sind Thatsachen werth, die zusammenhangslos nebeneinander liegen. Ohne Hypothese und Theorie giebt es keine Naturforschung. Sie sind das Senkblei, mit dem wir die Tiefe des Oceans unverstandener Erscheinungen untersuchen, um danach den ferneren Kurs unseres Forschungsschiffes zu bestimmen. Sie geben uns kein absolutes Wissen, aber sie geben uns den Grad von Einsicht, der augenblicklich möglich ist. Ohne Leitung theoretischer Anschauungen aber weiterforschen, heisst soviel als im dicken Nebel auf gut Glück weiter gehen ohne Weg und ohne Compass. Man kommt auch auf diese Weise wohin, aber ob in eine Steinwüste unverständlicher Thatsachen, oder in das geordnete System klarer, zusammenhängender, nach einem Ziel führender Wege, das ist dann Sache des

Zufalls, der in den meisten Fällen gegen uns entscheidet.

In diesem Sinne mögen Sie auch den Wegweiser oder Compass des Gedankens, den ich Ihnen heute vorlegte, aufnehmen. Sollte ihm auch bestimmt sein, später durch einen besseren ersetzt zu werden; wenn er nur im Stande ist, die Forschung ein Stück weiter zu führen, so hat er seinen Zweck erfüllt.



ZUSÄTZE.



1. Ein Beweis gegen die Umwandlung aus innern Gründen ¹⁾).

Wenn Nägeli's Anschauung von der in den Organismen selbst liegenden treibenden Umwandlungsursache als „phyletische Umwandlungskraft“ bezeichnet wurde, so soll damit nicht gesagt sein, dass dieselbe etwa jenen mystischen Principien zuzurechnen sei, welche nach Anderen als „das Unbewusste“ oder unter irgend einem sonstigen Titel die Direktion der Transmutationen übernehmen sollten. Das sich von innen heraus verändernde „Idioplasma“ Nägeli's ist im Gegentheil durchaus als naturwissenschaftliches, d. h. mechanisch wirkendes Princip gedacht; es ist theoretisch unzweifelhaft vorstellbar, es fragt sich nur, ob es in Wirklichkeit so existirt. Nach Nägeli stellt „die wachsende organische Substanz“ (eben das „Idioplasma“) „nicht nur ein Perpetuum mobile dar, insofern der Substanz ohne Ende Kraft und Stoff von aussen geboten wird“ zum unausgesetzten Fortwachsen, „sondern auch durch innere Ursachen ein Perpetuum variabile“ (a. a. O. p. 118). Gerade dies ist aber fraglich, ob es die Struktur des Idioplasma's selbst ist, welche es zwingt, sich im Laufe seines Wachstums allmählich zu verändern, oder ob nicht vielmehr die äusseren Bedingungen es sind, welche das in kleinen Amplitüden hin und her schwankende Idioplasma durch Summirung dieser kleinen Unterschiede

1) Zusatz zu pag. 5.

in bestimmter Richtung zur Veränderung zwingt. Im Text wurde schon gezeigt, dass wir mit der Nägeli'schen Annahme Nichts gewinnen, weil das Haupträthsel, welches uns die organische Natur zu lösen aufgibt, die Anpassung dabei ungelöst bleibt. Diese Theorie erklärt also die Erscheinungen nicht; ich glaube, es lässt sich aber auch zeigen, dass sie mit Thatsachen im Widerspruch steht.

Wenn das Idioplasma wirklich die ihm von Nägeli zugeschriebene Eigenschaft der spontanen Veränderlichkeit besässe, wenn es sich durch sein Wachsthum selbst allmählich verändern und dadurch neue Arten hervorbringen müsste, dann sollte man erwarten, dass die Lebensdauer der Arten, der Gattungen, Familien u. s. w. nahezu die gleiche sein würde, wenigstens doch bei Formen von gleicher Complication des Baues. Die Zeit, welche das Idioplasma braucht, um sich so weit zu verändern, dass die Umwandlung zur neuen Art erfolgt, müsste bei gleicher Organisationshöhe, oder, was dasselbe ist, bei gleicher Complicirtheit der Molekularstruktur des Idioplasma's die gleiche sein. Mir scheint es eine unabweisbare Consequenz aus der Nägeli'schen Annahme zu sein, dass das verändernde Moment allein in dieser Molekularstruktur selbst liege. Wenn nichts weiter zur Veränderung des Idioplasma's gehört, als eine bestimmte Wachstumsgrösse desselben — d. h. also eine bestimmte Zeit, während deren sich die Art mit einer bestimmten Intensität fortpflanzt — dann muss die Veränderung bei jedem Idioplasma nach Erreichung dieser Wachstumsgrösse, oder

nach Ablauf dieser Zeit eintreten. Mit andern Worten: die Lebensdauer einer Art von ihrer Entstehung durch Umwandlung aus einer älteren Art bis zu ihrer Umwandlung in eine neue muss bei Arten von gleicher Organisationshöhe die gleiche sein. Dieser Folgerung aus dem Nägeli'schen Princip entsprechen aber die Thatsache durchaus nicht. Die Lebensdauer der Arten ist eine überaus verschiedene. Manche entstehen und vergehen wieder innerhalb einer einzigen geologischen Formation, andere dauern mehrere Formationen hindurch, wieder andere sind nur auf einzelne Abtheilungen einer Formation beschränkt. Nun kann man ja allerdings die Organisationshöhe einer Art nicht so genau abschätzen, die Unterschiede könnten also auf Ungleichheiten in der Organisationshöhe beruhen, oder auch vielleicht darauf beruhen, dass es Arten gäbe, die überhaupt nicht mehr umwandlungsfähig sind, und die nun, ohne sich weiter umzuformen, unter günstigen äussern Verhältnissen noch ungemessene Zeiträume weiter leben könnten; das wäre aber eine weitere Hypothese, und zwar eine, die mit der ersten Hypothese von der nothwendig in der Molekularstruktur begründeten Veränderlichkeit des Idioplasma's durch das Wachsthum allein in direktem Gegensatz stände. Auch sagt Nägeli selbst: „Durch die inneren Ursachen verändert sich die Substanz der Abkömmlinge der Urwesen“ — das heisst also das Idioplasma — „beständig, auch wenn die Generationenreihe eine unendliche Dauer erreichte“ (a. a. O. p. 118); sonach gibt es also keinen Stillstand in dem Veränderungsprocess des Idioplasma's,

so wenig bei der einzelnen Art als bei der Organismenwelt im Ganzen. Man könnte sich auch hinter die Lückenhaftigkeit unserer geologischen Kenntnisse flüchten, allein die Anzahl sicherer Daten ist doch zu gross, und die Thatsache steht fest, dass manche Gattungen z. B. die Cephalopoden-Gattung Nautilus, vom Silur anfangend durch alle drei geologischen Zeitalter hindurch bis in unsere Tage ausgedauert hat, während alle ihre Verwandte aus dem Silur (Orthoceras, Gomphoceras, Goniatites u. s. w.) schon seit zwei geologischen Zeitaltern ausgestorben sind.

Eine kühne und gewandte Dialektik kann ja gegen alle derartige Argumente immer noch manches einwenden; für einen an und für sich schon ausreichenden Beweis gegen die Selbstveränderlichkeit des Nägeli'schen Idioplasma's will ich deshalb auch die geologischen Thatsachen nicht ausgeben; sie sind dazu in der That nicht vollständig genug. Man könnte ja in dem Fall von Nautilus z. B. nur einwerfen, dass wir hinter das Silur nicht zurückgehen können in Bezug auf Cephalopoden-Schalen, dass es also möglich sei, die silurischen Verwandten des Nautilus hätten schon ebensolang in vorsilurischer Zeit gelebt, als Nautilus in nachsilurischer. Immerhin wird man das mindestens zugeben müssen, dass die Thatsachen der Geologie der Nägeli'schen Hypothese keinen Anhalt gewähren: von einem auch nur annähernd regelmässigem Wechsel der Formen ist keine Spur zu erkennen.

2. Nägeli's Erklärung der Anpassungen ¹⁾.

Zur Erklärung der Anpassungen nimmt Nägeli an, dass äussere Einwirkungen unter Umständen geringe bleibende Veränderungen zur Folge haben können. Wenn dann derartige Einwirkungen „während langer Zeiträume beständig in dem gleichen Sinne thätig sind“, so kann sich „die Umstimmung“ — (im Idioplasma) — „zu einer bemerkbaren Grösse steigern, d. h. zu einer Grösse, welche in sichtbaren äussern Merkmalen sich kundgibt“ (p. 137). Daraus allein resultirt nun noch keine Anpassung, die ja darin besteht, dass die eintretende Abänderung zweckentsprechend ist. Nägeli macht nun geltend, dass äussere Reize häufig ihre „Hauptwirkung gerade an der gereizten Stelle geltend machen, und zwar bei einem schädlichen Eingriff in der Weise, dass der Organismus sich bereit macht, denselben abzuwehren. Es findet ein Zudrang von Säften nach der Stelle statt, welche von dem Reiz getroffen wurde, und es treten diejenigen Neubildungen ein, welche geeignet sind, die Integrität des Organismus wiederherzustellen und allenfalls verloren gegangene Theile, soweit es möglich ist, wieder zu ersetzen.“ So beginnt

1) Zusatz zu pg. 6.

um die verwundete Stelle eines lebenden Pflanzengewebes das gesunde Gewebe zu wuchern und die Wunde mit einer „vielschichtigen undurchdringlichen Korkhaut (Wundkork)“ abzuschliessen und zu schützen u. s. w. Gewiss gibt es zahlreiche derartige zweckmässige Reaktionen des Organismus, auch des thierischen. Auch die Verwundungen unseres eignen Körpers rufen eine Wucherung des umgebenden Gewebes hervor, welche zum Schluss der Wunde führt, und bei Salamandern wächst sogar das abgeschnittene Bein, oder der Schwanz wieder von Neuem. Ja die zweckmässige Beantwortung der Reize geht so weit, dass der hellgrüne, auf hellgrünem Blatt sitzende Laubfrosch dunkelbraun wird, wenn man ihn in dunkle Umgebung bringt. Er passt sich der Farbe seiner Umgebung an und erlangt dadurch Schutz vor seinen Feinden. Es fragt sich nur, ob diese Fähigkeit der Organismen auf gewisse Reize in zweckmässiger Weise zu antworten, primäre, ursprüngliche Eigenschaften der betreffenden Organismen sind. Die Fähigkeit, ihre Hautfarbe der Umgebung entsprechend zu ändern, ist eine wenig verbreitete und beruht z. B. beim Laubfrosch auf einem recht verwickelten Reflex-Mechanismus, darauf nämlich, dass gewisse Farbzellen der Haut mit Nerven in Verbindung stehen ¹⁾, welche aus dem Gehirn des Thieres kommen und dort durch Vermittlung von Nervenzellen mit den nervösen Centren des Sehorganes in der Weise zusammenhängen, dass starkes Licht, welches die Netzhaut des Auges trifft,

1) Vergl. Brücke, „Farbenwechsel des Chamäleon“ Wien. Sitzber. 1851 und Leydig „Die in Deutschland lebenden Saurier.“ 1872.

einen Reiz auf sie ausübt, der nun durch die erwähnten Hautnerven nach jenen Farbstoffzellen der Haut hingeleitet wird, diese Zellen zur Zusammenziehung veranlasst und auf diese Weise der Haut die hellgrüne Färbung verleiht. Hört der starke Lichtreiz auf, so dehnen sich die Farbstoffzellen wieder aus und bedingen dadurch eine dunkle Färbung der Haut. Dass die Chromatophoren der Haut hier nicht direkt auf den Lichtreiz reagieren, beweist der Lister'sche Versuch¹⁾: geblendete Laubfrösche reagieren nicht mehr auf Licht. Hier liegt es auf der Hand, dass wir es mit einer sekundär erworbenen Eigenschaft des betreffenden Organismus zu thun haben; aber es wäre doch erst noch zu beweisen, dass nicht sämtliche von Nägeli angeführte zweckmässige Reaktionen der Organismen erworbene Eigenschaften, Anpassungen sind, und keineswegs primäre oder Ur-Eigenschaften der lebenden Substanz.

Gewiss gibt es auch Reaktionen der Organismen, die nicht auf Anpassung beruhen, aber diese sind auch gar nicht immer zweckmässige. Sonderbarerweise führt Nägeli unter seinen Beispielen zweckmässiger Reaktionen auf äussere Reize auch die Gallenbildung bei Pflanzen an. Man kann aber wohl kaum behaupten, dass die Gallen von irgend welchem Nutzen für die Pflanze seien; sie sind im Gegentheil zuweilen recht schädlich. Nützlich sind sie nur für das Insekt, welches unter dem Schutz und der Ernährung der Galle heranwächst. Es ist durch die neueren vortrefflichen Unter-

1) Philosoph. Transact. Vol. 148, p. 627—644.

suchungen von Adler in Schleswig¹⁾ und von Beyerinck²⁾ in Delfft nachgewiesen worden, dass nicht, wie man früher glaubte, der Stich der eierlegenden Gallwespe den Reiz zur Entwicklung der Galle setzt, sondern vielmehr lediglich die aus dem Ei sich entwickelnde Larve. Die Anwesenheit dieses sich bewegenden kleinen Fremdkörpers reizt die Gewebe der Pflanze in ganz bestimmter Weise und zwar so, wie es für die Larve vortheilhaft ist, nicht für die Pflanze! Für diese würde es vortheilhaft sein, wenn sie den lebendigen Fremdkörper tödtete, ihn einkapselte mit einer nahrungslosen Holzschicht, ihn vergiftete mit einem ätzenden Sekret oder auch ihn einfach durch Zellwucherung erdrückte. Aber nichts von alledem geschieht! Die Wucherung indifferenten Zellen, das sog. „Plastem“ Beyerinck's geschieht rund um den noch in der Eihülle eingeschlossenen Embryo, aber nur um ihn herum, nicht in der Richtung gegen ihn, er selbst bleibt frei, und es bildet sich so eine eng ihn umschliessende Höhle, die sog. Larvenkammer. Es ist hier nicht der Ort darauf einzugehen, wie wir uns etwa vorstellen können, dass die Pflanze hier zu einer ihr selbst mindestens doch indifferenten, oft auch geradezu schädlichen Bildung gezwungen wird, zu einer Bildung, die ihrem Feind zum

1) Adler, „Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden“, Deutsche entom. Zeitschr. XXI, 1877, p. 209 und: Derselbe „Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen“, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, p. 151. 1880.

2) Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen“. Verhandl. d. Amsterd. Akad. d. Wiss. 1883. Bd. 22.

Nutzen gereicht und aufs Genaueste seinen Bedürfnissen angepasst ist. So viel aber leuchtet ein, dass hier ein Fall von selbstschützender Reaktion auf den Reiz nicht vorliegt, dass somit keineswegs immer die Reaktion des Organismus auf äussere Reize eine für ihn selbst zweckmässige ist.

Wenn man nun aber auch wirklich die vorkommenden zweckmässigen Antworten der Organismen auf Reize als primäre und nicht als erworbene Eigenthümlichkeiten des Organismus ansehen dürfte, so würde dies doch nicht im entferntesten zur Erklärung der thatsächlich vorhandenen Anpassungen ausreichen. Nägeli versucht es, einige specielle, von ihm ausgewählte Fälle mit diesem Princip der „direkten Bewirkung“ zu erklären. Er betrachtet den dicken Haarpelz der Säugethiere kalter Klimate, den Winterpelz von Thieren der gemässigten Zone als direkte Reaktion „des Hautorgans“ auf die „Einwirkung der Kälte“, die „Hörner, Krallen, Stösszähne der Thiere als entstanden durch den Reiz, der beim Angriff oder bei der Vertheidigung auf bestimmte Stellen der Körperoberfläche ausgeübt wurde“ (a. a. O. p. 144). Es ist dies dieselbe Erklärung, welche schon im Anfang dieses Jahrhunderts von Lamarck gegeben wurde. Sie klingt noch einigermassen annehmbar, da ja in der That z. B. das Auftreten eines dichten Pelzes bei den Säugethieren gemässigten Klima's mit der kalten Jahreszeit zusammentrifft. Es fragt sich nur, ob die Fähigkeit der Haut solcher Thiere, beim Eintritt der Kälte eine grössere Anzahl Haare hervorzuwachsen zu lassen, nicht selbst wieder eine sekundär erworbene Eigenschaft

ist, so wie das Grünwerden des Laubfrosches auf den Reiz starken Lichtes hin!

Hierbei handelt es sich aber doch nur um die zahlreichere Hervorbringung schon vorhandener Theile, wie aber soll es möglich gewesen sein, dass die Blumenblätter mit ihren so bestimmten und oft so complicirten Formen sich dadurch aus Staubgefässen entwickelten, dass „die blüthenstaub- und säfteholenden Insekten fortwährend durch Krabbeln und kleine Stiche“ einen Reiz setzten, der eine „Steigerung des Wachstums“ veranlasste! Wie ist es überhaupt möglich, aus einer Steigerung des Wachstums allein die Entstehung einer Bildung zu erklären, an der jeder Theil seine bestimmte Bedeutung hat, seine bestimmte Rolle bei der Anlockung der Insekten, beim Vorgang der durch sie vermittelten Kreuzungsbefruchtung zu spielen hat! und nicht nur die mannigfachen Eigenthümlichkeiten der Form, sondern auch die der Farbe. Warum sind Nachtblumen durch die Insektenkrabbelei weiss geworden, Tagblumen aber bunt, warum findet sich so häufig ein bunter oder glänzender Fleck am Zugang zu dem in der Tiefe versteckt liegenden Honig der Blume, das sog. Saftmal?

Ueberdies gibt es ja noch eine ganze Schaar von Farben- und Form-Anpassungen der auffallendsten Art, bei welchen von einem Reiz gar nicht die Rede sein kann, der auf das betreffende Organ eingewirkt haben könnte. Oder sollte die grüne Raupe, Wanze, Heuschrecke durch das Sitzen im Grünen einem Hautreiz ausgesetzt sein, der in der Haut grünes Pigment erzeugt? Sollte die einem dünnen Zweig ähnliche Stabheuschrecke

durch das Sitzen auf solchen Zweigen, oder durch das Ansehen derselben einem umgestaltenden Reiz auf ihren Körper unterliegen? Und wenn man nun vollends an die Fälle eigentlicher Nachäffung denkt, wie kann eine Art von Schmetterling dadurch, dass sie in Gemeinschaft mit einer andern Art umherfliegt, einen derartigen Reiz auf diese Letztere ausüben, dass sie ihr in Gestalt und Färbung ähnlich wird? Und in vielen Fällen von Nachäffung leben Vorbild und Nachbild nicht einmal immer an denselben Orten! So die Schmetterlinge, Fliegen und Käfer, welche die gefürchteten Wespen nachahmen.

Die Erklärung der Anpassungen ist der schwache Punkt der Nägeli'schen Theorie. Es ist geradezu wunderbar, dass ein so scharfer Denker dies nicht selbst bemerkt hat. Man hat fast den Eindruck, als wollte er die Selektionstheorie nicht verstehen, wenn er z. B. über die gegenseitige Anpassung der Schmetterlings-Rüssel und der Blumen mit röhrenförmiger Blumenkrone Folgendes sagt (p. 150): „Zu den merkwürdigsten und allgemeinsten Anpassungen, die wir an der Gestalt der Blüthen beobachten, gehören die langröhriigen Kronen in Verbindung mit den langen Rüsseln der Insekten, welche im Grunde der engen und langen Röhren Honig holen und dabei die Fremdbestäubung der Pflanzen vermitteln. Beide Einrichtungen“ „haben sich allmählich zu ihrer jetzigen Höhe entwickelt, die langröhriigen Blüthen aus röhrenlosen und kurzröhriigen, die langen aus kurzen Rüsseln. Beide haben sich ohne Zweifel in gleichem Schritt ausgebildet, so dass stets die Länge der beiden Organe ziemlich gleich war.“

Dagegen ist nichts einzuwenden, aber nun folgt weiter: „Wie könnte nun ein solcher Entwicklungsprocess nach der Selektionstheorie erklärt werden, da in jedem Stadium desselben vollkommene Anpassung bestand? die Blumenröhre und der Rüssel hatten beispielsweise einmal die Länge von 5 oder 10 Mm. erreicht. Wurde nun die Blumenröhre bei einigen Pflanzen länger, so war die Veränderung nachtheilich, weil die Insekten beim Besuch derselben nicht mehr befriedigt wurden und daher Blüten mit kürzeren Röhren aufsuchten, die längeren Röhren mussten nach der Selektionstheorie wieder verschwinden. Wurden andererseits die Rüssel bei einigen Thieren länger, so erwies sich diese Veränderung als überflüssig und musste nach der nämlichen Theorie als unnöthiger Aufwand wieder beseitigt werden. Die gleichzeitige Umwandlung aber der beiden Organe wird nach der Selektionstheorie zum Münchhausen, der sich selbst am Zopf aus dem Sumpfe zieht.“

Nach der Selektionstheorie gestaltet sich aber dieser Fall ganz anders. Blume und Schmetterlingsrüssel kämpfen nicht etwa miteinander um die grössere Länge der entsprechenden Theile, sie steigern sich nicht gegenseitig, sondern allein die Blume verlängerte allmählich ihre Krone, und der Schmetterling folgte nur nach. Das Verhältniss ist nicht dasjenige von Verfolger und Verfolgtem, wo etwa Jeder der schnellere zu sein strebt und so die Schnelligkeit Beider im Laufe der Generationen bis zur grösstmöglichen Höhe gesteigert wird. Sie verhalten sich auch nicht, wie ein insektenfressender Vogel zu einer von ihm hauptsächlich verfolgten Schmetter-

lingsart, in welchem Fall zwei ganz verschiedene Eigenschaften fort und fort bis zu ihrem erreichbaren Maximum gesteigert werden können, beim Schmetterling z. B. Aehnlichkeit mit den welken Blättern am Boden, zwischen welche er sich flüchtet, wenn er verfolgt wird, beim Vogel aber die Scharfsichtigkeit. Solange die letztere noch steigerbar ist, so lange wird es einem Schmetterlings-Individuum noch zum Vortheil gereichen, dem Blatt ein Wenig mehr zu gleichen als seine übrigen Artgenossen, denn er wird im Stande sein, auch den etwas scharfsichtigeren Vogel-Individuen zu entfliehen, während umgekehrt das etwas scharfsichtigere Vogel-Individuum mehr Aussicht hat, auch besser geschützte Schmetterlings-Exemplare zu erhaschen. Nur auf diese Weise können wir uns das Zustandekommen so weitgehender Aehnlichkeiten mit Blättern und andern Pflanzentheilen erklären, wie sie ja mehrfach bei den Insekten vorkommen. Zu jeder Zeit waren beide Theile vollkommen angepasst, das heisst: sie waren so weit geschützt, oder so weit genährt, als sie sein mussten, um nicht an Individuenzahl dauernd abzunehmen und also als Arten auszusterben¹⁾. Das hindert aber durchaus nicht, dass sie ihre schützenden oder erspähenden Eigenschaften nicht hätten steigern können, vielmehr mussten sich unyermeidlicherweise dieselben so lange langsam steigern, als auf beiden Seiten die physische Möglichkeit dazu noch da war. Solange einzelne Vögel vorkamen, die noch ein Wenig

1) Der Einfachheit nehme ich an, dass der Verfolger nur diese eine Beute, der Verfolgte nur diesen einen Feind hat.

schärfer sahen als die Uebrigen bisher gesehen hatten, so lange waren auch noch solche Schmetterlinge im Vortheil vor Ihresgleichen, die die Blattrippen auf ihrem Flügel deutlicher hervorgehoben trugen; von dem Moment aber, in welchem das Maximum der erreichbaren Scharfsichtigkeit wirklich erreicht war, in welchem also alle Schmetterlinge so täuschend dem Blatte glichen, dass auch die scharfsichtigsten unter den Vögeln sie im Sitzen nicht mehr von einem Blatte unterscheiden konnten, musste die weitere Steigerung der Blattähnlichkeit aufhören, denn nun hörte zugleich auch der Vortheil einer solchen Steigerung auf.

Diese gegenseitige Steigerung der Anpassungen scheint mir eines der wichtigsten Momente bei dem ganzen Umwandlungsprocess der Arten gewesen zu sein, sie muss durch lange phylogenetische Arten-Reihen hindurch sich fortgesetzt haben, bei den verschiedensten Thiergruppen und den verschiedensten Theilen und Charakteren vorgekommen sein und noch vorkommen.

Bei den oftgenannten grossen Tagfaltern indischer und afrikanischer Wälder, den auch im Text erwähnten *Kallima paralecta*, *inachis* und *albofasciata* ist die Blattzeichnung, „Färbung und Gestalt“ so täuschend ausgebildet, dass Unvorbereitete auch in nächster Nähe ein Blatt zu sehen glauben. Dennoch ist die Aehnlichkeit keine vollständige, wenigstens habe ich unter etwa 16 Exemplaren, die ich in den Sammlungen von Amsterdam und Leyden musterte, keines gefunden, welches mehr als zwei Seitenrippen auf der einen und mehr als drei auf der andern Seite der Mittelrippe des vermeintlichen

Blattes aufgewiesen hätte, während etwa 6 oder 7 Seitenrippen jederseits hingehört hätten. Die 2—3 Seitenrippen genügen aber so vollständig zur Täuschung, dass man sich nur wundern muss, wie es zu einer relativ so genauen Nachahmung hat kommen können, wie die Scharfsichtigkeit der Vögel eine so hohe werden konnte, dass sie im raschen Flug diese rippenähnlichen Linien überhaupt noch erkannten, oder genauer, dass sie die minder vollständige Uebereinstimmung mit einem Blatt bei Exemplaren mit einer Rippe weniger noch bemerkten. Es ist übrigens sehr möglich, dass der Process der Steigerung in dem Falle von Kallima noch im Gange ist; wenigstens fielen mir ziemlich starke individuelle Unterschiede in der Blattzeichnung auf.

Bei der Steigerung der Länge der Röhrenblumen und der Schmetterlingsrüssel nun liegt das treibende Moment weder in der Blume, noch in dem Schmetterling, sondern in den andern Besuchern der Blume, welche ihr den Honig rauben, ohne ihr den Gegendienst der Fremdbestäubung zu leisten. Kurz gefasst kann man sagen: aus flachen Blumen mit offen liegendem Honig, wie sie als die ältesten angenommen werden müssen, wurden allmählich solche mit tiefer liegendem, geborgenen Honig. Vermuthlich ging auch der ganze Process zunächst von der Blume aus, indem eine Tieferlegung des Honigs den Vortheil hatte, ihn vor Regen zu sichern (Hermann Müller), und eine grössere Menge Honig aufzuspeichern, somit also den Besuch der Insekten zu steigern und überhaupt zu sichern. Sobald dies geschah, begann auch der Züchtungsprocess der In-

sekten-Mundtheile, indem ein Theil derselben ihren Rüssel in dem Masse verlängerte, in welchem der Honig in die Tiefe rückte. Dieser Process musste andauern, denn sobald einmal die blumenbesuchenden Insekten sich in kurzrüsselige und längerrüsselige getheilt hatten, musste bei allen denjenigen Blumenarten eine weitere Steigerung der Blumenröhre eintreten, für welche der gesicherte Besuch weniger Insektenarten vortheilhafter war, d. h. ihre Wechselbefruchtung sicherer vermittelte als der unsichere Besuch zahlreicher verschiedener Arten. Hierin liegt der Grund der weiteren Steigerung, und es leuchtet ja ein, dass die Wechselbefruchtung einer Blumenart um so sicherer durch ein Insekt vermittelt werden wird, je weniger Blumenarten dasselbe besucht und je genauer dasselbe in Grösse, Gestalt, Behaarung, in seiner Art des Eindringens in die Blüthe den Eigenthümlichkeiten derselben angepasst ist. Insekten, welche aus allen möglichen Blumen Honig holen, werden häufig den Pollen nutzlos vergeuden, indem sie ihn in eine ganz andere Pflanzenart hineinbringen, Insekten aber, welchen nur wenige Blumen zugänglich sind, müssen viele Blumen derselben Art hintereinander besuchen, bringen also den Pollen meist an den richtigen Ort.

Die Blumenröhre und der Rüssel der sie befruchtenden Schmetterlinge musste also so lange zunehmen, als es für die Blume noch vortheilhaft war, andere, minder ständige Besucher auszuschliessen und als es für den Schmetterling vortheilhaft war, sich den Alleinbesitz der Blume zu sichern. Der Wettkampf findet also

hier nicht statt zwischen der Blume und dem sie befruchtenden Schmetterling, sondern zwischen diesen Beiden und den übrigen Besuchern der Blume, welche ausgeschlossen werden sollen. Das Nähere über die Vortheile, welche im Ausschluss anderer Besucher für die Blume, im Alleinbesitz der Blume für den Schmetterling liegen, über die vielseitigen und genauen Anpassungen zwischen Blume und Insekt, über die Vor- und Nachtheile, welche die Bergung des Honigs u. s. w. mit sich führen, sehe man bei Hermann Müller¹⁾ nach, der diese Verhältnisse bis ins Einzelne hinein erörtert und in vortrefflicher Weise klar gelegt hat.

1) Hermann Müller „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider“. Leipzig 1873 p. 434 u. f. Siehe auch die zahlreichen späteren Arbeiten desselben über das gleiche Thema.

3. Anpassungen bei Pflanzen ¹⁾).

Dass Christian Conrad Sprengel der Erste war, der erkannte, dass die Formen und Farben der Blumen keine Zufälligkeiten, „Naturspiele“ oder gar Augenergötzungen für den Menschen bedeuten, sondern dass sie die Wirkung haben, Insekten als Kreuzungsvermittler anzulocken, ist allgemein bekannt. Ebenso, dass diese schon vom Ende des vorigen Jahrhunderts herrührende Entdeckung, welche damals Aufsehen machte, später wieder in Vergessenheit gerieth und erst durch Ch. Darwin's Wiederaufnahme des Problems wieder ans Licht gezogen wurde.

Sprengel hatte in seinem 1793 in Berlin erschienenen Werk: „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen“ an mehreren hundert Blumen die Eigenthümlichkeiten im Bau und der Färbung der Blumen als berechnet auf Anlockung der Insekten und Befruchtung der Blumen durch Insekten nachgewiesen. Aber erst sein Nachfolger auf diesem Gebiete erschloss auch die Bedeutung dieser Kreuzungsvermittlung der Insekten, indem er zeigte, dass, wenn auch nicht in allen, so doch in vielen Fällen die Absicht der Natur auf Vermeidung der Selbstbefruchtung gerichtet ist, und dass durch Kreuzung kräftigere und zahlreichere Nachkommen entstehen, als durch Selbstbefruchtung (vergl. Darwin „On the fertilisation of Orchids by Insects“ London 1877).

1) Zusatz zu p. 9.

Seither haben verschiedene Forscher diese Verhältnisse weiter aufgeklärt, so Kerner, Delpino, Hildebrand; in besonders vielseitiger und durchgreifender Weise aber Hermann Müller, der an der einheimischen Blumenflora durch direkte Beobachtung einerseits feststellte, welche Insekten-Arten die Kreuzungs-Vermittler einer bestimmten Blumenart sind, andererseits den Bau der Insekten mit dem der Blumen in Zusammenhang betrachtete und die Beziehungen zwischen beiden zu ermitteln suchte. Auf diese Weise gelang es ihm in vielen Fällen, in den Vorgang der Blumengestaltung bis zu einem gewissen Grade einzudringen und bestimmte Insekten als die „unbewussten Züchter“ gewisser Blumenformen nachzuweisen. Er unterscheidet nicht nur die von Fäulnisstoffen liebenden Zweiflüglern hervorgerufenen, widerlich riechenden, meist auch unscheinbaren „Ekelblumen“ von den „Falter- und Schwärmer-Blumen“, sondern auch diese wiederum von den durch Schlupfwespen gezüchteten, von den „Grabwespen-Blumen“ und den eigentlichen Bienenblumen, sondern er glaubt auch in einzelnen Fällen (*Viola calcarata*) nachweisen zu können, dass eine Blume, die ihre ursprüngliche Gestalt der Züchtung durch Bienen verdankt, später dadurch zu einer Falterblume umgewandelt wurde, dass sie in die alpine Region emporwanderte, in welcher die Falter bei weitem die Bienen an Menge übertreffen.

Wenn auch der Natur der Sache nach manches Hypothetische in den Deutungen mit unterläuft, welche er den einzelnen Theilen der Blume gibt, so ist doch

die grosse Mehrzahl derselben sicherlich richtig und es ist gewiss von grossem Interesse, zu sehen, bis in welche Einzelheiten und „Kleinigkeiten“ hinein die Bau- und Färbungsverhältnisse der Blumen sich als Anpassungen verstehen lassen ¹⁾).

Ueber den Aderverlauf der Blätter und seine Bedeutung für die Funktion des Blattes hat Sachs („Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie“ Leipzig 1882 p. 58 und folgende) sehr einleuchtende Aufklärungen gegeben. Er zeigt, wie die Nervatur des Blattes in jedem einzelnen Fall gerade so beschaffen ist, wie sie sein muss, um ihren Zweck vollständig zu erfüllen. Sie hat zunächst die Aufgabe, die Zu- und Abfuhr der Nährstoffe zu besorgen, weiter aber soll sie die dünn ausgebreitete, assimilirende Chlorophyllschicht gespannt erhalten und „flach ausgebreitet dem Lichte darbieten“; endlich aber wird sie dazu verwendet, das Blatt vor dem Zerreißen zu schützen. In sehr überzeugender Weise wird gezeigt, wie aus diesen drei Principien heraus sich die ganze Mannigfaltigkeit der Blatt-Nervatur verstehen lässt. Auch hier also, wo man früher nur ein verwirrendes Chaos mehr zufälliger Gestaltungen, ein reines Spiel der Natur mit Formen zu sehen glaubte, herrscht Zweckmässigkeit.

1) Vergl. Hermann Müller „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider“. Leipzig 1873 und ausserdem noch viele Aufsätze im „Kosmos“ und andern Zeitschriften.

4. Ueber die behauptete Vererbung erworbener Veränderungen ¹⁾).

Wenn oben gesagt wurde: „Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten ist nicht beweisend“, so bezieht sich dies auf die einzigen Versuche, welche meines Wissens bis jetzt für die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften angeführt werden konnten, auf die Versuche von Brown-Séguard ²⁾ an Meerschweinchen. Bekanntlich erzeugte derselbe an Meerschweinchen künstlich Epilepsie, indem er gewisse Theile des centralen oder auch des peripherischen Nervensystems durchschnitt. Die Nachkommen dieser mit erworbener Epilepsie behafteten Thiere erbten mitunter die Krankheit der Aeltern.

Die Versuche sind später von Obersteiner ³⁾ in Wien wiederholt und in sehr präciser und vollkommen objectiver Weise dargestellt worden. An der Thatsache selbst ist nicht zu zweifeln; dass wirklich einzelne Junge künstlich epileptischer Thiere in Folge der Krankheit ihrer Aeltern wieder Epilepsie bekommen haben, darf als

1) Zusatz zu p. 21.

2) Brown-Séguard „Researches on epilepsy; its artificial production in animals and its etiology, nature and treatment“. Boston 1857. Ausserdem verschiedene Aufsätze im Journal de physiologie de l'homme Bd. I und III 1858 und 1860, und in „Archives de physiologie normale et pathologique“ Bd. I—IV, 1868—1872.

3) „Oesterreichische medicinische Jahrbücher“ Jahrgang 1875, p. 179.

feststehend angenommen werden, allein meines Erachtens hat man kein Recht, daraus den Schluss zu ziehen, dass erworbene Charaktere vererbt werden können, denn Epilepsie ist kein morphologischer Charakter, sondern eine Krankheit. Von Vererbung eines morphologischen Charakters könnte doch nur dann die Rede sein, wenn hier durch die Nervenverletzung eine bestimmte morphologische Veränderung gesetzt würde, welche zugleich Ursache der Epilepsie wäre, und welche sich bei den Jungen ebenfalls zeigte und auch dort die Krankheitserscheinungen der Epilepsie hervorriefe. Dass es sich aber so verhält, ist nicht nur nicht nachgewiesen, sondern ist sogar in hohem Grade unwahrscheinlich. Nachgewiesen ist nur, dass viele der Jungen solcher künstlich epileptisch gemachter Aeltern klein, schwächlich, marastisch sind, oft bald absterben, dass andere Lähmungserscheinungen an verschiedenen Körperteilen zeigen, an der einen oder an beiden hintern oder auch an den vordern Extremitäten, andere wieder trophische Lähmungen an der Hornhaut des Auges, die zu Entzündung und Vereiterung derselben führen. In ganz seltenen Fällen zeigen die Jungen neben solchen paretischen Erscheinungen auch noch die Neigung, auf einen gewissen Hautreiz hin in jene tonischen und klonischen Krämpfe zu verfallen, verbunden mit Verlust des Bewusstseins, wie sie das Bild des epileptischen Anfalls darstellen. Unter 32 Jungen epileptischer Aeltern waren nur zwei derartige, und beide gingen, „da sie wenig lebensfähig waren“, in kurzer Zeit zu Grunde.

Die Versuche sind ja in jedem Fall höchst interes-

sant, aber man kann doch nicht sagen, dass hier eine bestimmte morphologische Abänderung, welche bei den Aeltern künstlich hervorgerufen wurde, sich auf die Kinder vererbt habe. Nicht der Defekt in dem durchschnittenen Nervenstamm, oder das Fehlen eines herausgeschnittenen Stückes Gehirn vererbt sich. Was sich vererbt, ist vielmehr ein Krankheitsbild, und es fragt sich doch erst, worauf die Entstehung dieser Krankheit im Nachkommen beruht. Das bestimmte Krankheitsbild der Epilepsie überträgt sich aber nicht einmal immer, oder in vielen, sondern nur in sehr wenigen Fällen und auch in diesen nicht rein, sondern vermengt mit andern Krankheitssymptomen. Die Jungen sind entweder ganz gesund — 13 von 30 Fällen —, oder sie sind mit den oben genannten verschiedenen Funktionsstörungen des Nervensystems, motorischen und trophischen Lähmungen behaftet, wie sie durchaus gar nicht zur Epilepsie gehören.

Wenn man also den Sachverhalt genau ausdrücken will, so wird man nicht sagen dürfen, die Epilepsie vererbt sich auf die Nachkommen, sondern vielmehr: derartige künstlich epileptisch gemachte Thiere übertragen auf einen Theil ihrer Nachkommen die Anlage zu verschiedenen Nervenkrankheiten, zu motorischen, weniger zu sensibeln, in ausgesprochener Weise aber zu trophischen Nervenlähmungen; in selteneren Fällen, und zwar in solchen, in welchen die Lähmungserscheinungen einen hohen Grad erreicht haben, überträgt sich auch die Epilepsie.

Wenn man nun bedenkt, dass doch schon eine be-

trächtliche Zahl von Krankheiten bekannt ist, welche auf der Anwesenheit eines lebendigen Krankheitserregers im Körper beruhen und welche durch diese Krankheitserreger von einem auf den andern Organismus übertragen werden können, dürfte man da nicht allein schon aus den eben angeführten Thatsachen mit grösserem Recht an einen noch unbekanntem Bacillus denken, der seinen Nährboden in der Nervensubstanz hat, als an eine morphologische Aenderung, etwa in der histologischen oder molekularen Struktur eines bestimmten Hirnthteils? Jedenfalls würde sich die Uebertragung einer solchen Strukturänderung auf die Keimzelle schwieriger verstehen lassen als die Uebertragung eines Bacillus durch Eindringen desselben in die älterliche Sperma- oder Eizelle. Für die Möglichkeit des Ersteren liegt noch keine einzige Thatsache vor, Letzteres ist für Syphilis, Blattern und neuerdings auch für Tuberkulose¹⁾ wahrscheinlich geworden, wenn auch der Bacillus selbst im Ei oder der Samenzelle noch nicht gesehen wurde; für die Muscardine-Krankheit der Seidenraupe ist es aber sicher erwiesen. Jedenfalls lässt sich auf diese Weise verstehen, warum die Jungen verschiedene Formen von Nervenkrankheiten bekommen, was unverständlich bleibt, wenn man annehmen will, es finde hier eine wirkliche Vererbung,

1) Auch bei Tuberkulose ist jetzt eine direkte Uebertragung des Krankheits-Erzeugers durch den Keim wahrscheinlich geworden, nachdem bei einem achtmonatlichen Kalbsfetus in den Lungen Tuberkel-Bacillenhaltige Knötchen nachgewiesen wurden, während die Mutter in hohem Grade an Lungen-Tuberkulose litt. Eine Infektion durch die Placentar-Gefässe wäre freilich wohl nicht ganz auszuschliessen. Vergl. „Fortschritte der Medicin“ Bd. III, 1885 p. 198.

d. h. eine erbliche Uebertragung eines morphologischen Charakters statt, einer krankhaften Strukturveränderung irgend eines Nervencentrums.

Auch die Art, wie die künstliche Epilepsie nach der Operation sich zeigt, spricht für die infektiöse Natur der Krankheit in diesen Fällen. Einmal folgt Epilepsie nicht bloß einer bestimmten Verletzung des Nervensystems nach, sondern den verschiedensten. Brown-Séguard rief sie hervor, indem er ein Stück der grauen Substanz des Gehirns herausschnitt, ferner, indem er das ganze Rückenmark durchschnitt, oder nur die eine Seitenhälfte, oder nur die Hinterstränge desselben, oder nur die Vorderstränge, oder indem er nur einen Stich ins Rückenmark ausführte. Am wirksamsten schießen die Verletzungen des Rückenmarks in der Strecke vom 8. Brust- bis 2. Lendenwirbel zu sein, allein der Erfolg trat auch zuweilen nach der Verletzung jedweden andern Abschnittes ein. Ferner trat Epilepsie ein nach Durchschneidung des Nervus ischiadicus, des Nervus popliteus internus, der hintern Wurzeln für die Nerven des Beins. In allen diesen Fällen entwickelt sich die Krankheit erst im Laufe von Tagen oder Wochen, und erst wenn 6—8 Wochen nach der Operation vergangen sind, ohne dass ein Anfall aufgetreten ist, kann man nach Brown-Séguard sicher sein, dass die Operation erfolglos war. Obersteiner sah stets erst „einige Tage nach der Durchschneidung eines Nervus ischiadicus“ die ersten Symptome einer beginnenden Erkrankung einsetzen: „an einer gewissen Parthie des Kopfes und Halses, auf der Seite der Operation nimmt die Empfind-

lichkeit ab“; „kneift man das Thier an dieser, Zone epileptogène genannten Gegend, so krümmt es sich nach der Seite der Verletzung, und es erfolgen einige heftige Kratzbewegungen mit dem Hinterbein derselben Seite; wartet man wieder einige Tage, mitunter mehrere Wochen, so wird nach Kneifen in der Zone mit diesen Kratzbewegungen ein vollständiger epileptischer Anfall eingeleitet“. Die Veränderung, welche die Durchschneidung an dem Nervenstamm verursacht, ist also offenbar nicht die direkte Ursache der Epilepsie, sondern nur die Einleitung zu einem Krankheitsprocess, der sich vom Nerven aus centripetalwärts fortsetzt nach irgend einem wie es scheint in der Pons und im verlängerten Mark, nach Andern¹⁾ in der Hirnrinde gelegenen Centrum. Nach der Ansicht Nothnagel's²⁾ müssen in jenem Centrum gewisse, ihrem Wesen nach noch völlig unbekannte, vielleicht histologische, vielleicht auch nur „molekulare“ Veränderungen hervorgerufen werden, welche eine funktionelle Veränderung, nämlich eine erhöhte Irritabilität der dort liegenden grauen Nervencentren, hervorrufen.

Nothnagel selbst hält es für „möglich, ja für wahrscheinlich“, dass in den Fällen, in welchen Epilepsie auf Nervendurchschneidung folgte, eine Neuritis ascendens

1) Vergl. Unvericht „Experimentelle und klinische Untersuchungen über die Epilepsie“. Berlin 1883. In Bezug auf die Frage der Vererbung ist es gleichgültig, an welchem Punkte des Gehirns das epileptische Centrum liegt.

2) Vergl. Ziemssen's Handbuch der spec. Pathologie und Therapie Bd. XII, 2. Hälfte; Artikel: „Epilepsie und Eklampsie“. Leipzig 1877.

d. h. also eine am Nerven sich hinaufziehende Entzündung die Ursache der centralen Veränderungen sei. Nach dem, was wir heute von Bakterien und den durch sie erzeugten Krankheitsprocessen wissen, fände wohl die oben geäußerte Vermuthung, dass es sich in diesen Fällen um eine Infektionskrankheit handelt, in dieser von Nothnagel angenommenen Neuritis ascendens eine nicht unwesentliche Stütze. Nimmt man aber noch hinzu, dass die Nachkommen solcher künstlich epileptischen Thiere selbst wieder epileptisch werden können, in den meisten Fällen aber überhaupt nur nervenkrank werden, bald in diesem bald in jenem Theil, bald mehr lokal, bald ganz allgemein (Marasmus in Folge trophischer Nervenstörungen), so wüsste ich wahrlich nicht, in welcher andrer Weise man ein Verständniss dieser Thatsachen gewinnen wollte, als durch die Annahme, dass es sich in diesen Fällen traumatischer Epilepsie — wenn ich so sagen darf — um eine Infektionskrankheit handelt, angeregt durch Mikroben, deren Nährboden die Nervensubstanz ist und deren erbliche Uebertragung auf ihrem Eindringen in die Eizelle und in das Spermatozoon beruht.

Obersteiner fand, dass die Jungen häufiger krank waren, wenn die Mutter, als wenn der Vater epileptisch war. Die Eizelle ist eben dem Samenfaden tausendmal an Masse überlegen, wird also auch häufiger von Mikroben inficirt werden und zahlreichere enthalten können.

Es versteht sich, dass damit nicht gesagt sein soll, dass jede Epilepsie auf Infektion, oder auf der Anwesenheit von Mikroben im Nervensystem beruhen müsse. Westphal erzeugte Epilepsie, indem er den Meer-

schweinchchen einen oder mehrere starke Schläge auf den Kopf versetzte, und hier trat der epileptische Anfall sofort ein und wiederholte sich später von selbst wieder. Von Mikroben kann also hier keine Rede sein, die Erschütterung muss vielmehr hier dieselben morphologischen und funktionellen Veränderungen in den Centren des Pons und der Medulla oblongata hervorgerufen haben, wie sie in jenen andern Fällen durch das Eindringen von Mikroben hervorgerufen wurden. Nothnagel sagt auch in Uebereinstimmung damit ausdrücklich: „Wahrscheinlich liegt der Epilepsie überhaupt nicht eine gleichmässige, stets wiederkehrende histologische Veränderung zu Grunde; vielmehr möchten verschiedenartige anatomische Alterationen den sie bildenden Symptomenkomplex hervorrufen können, vorausgesetzt, dass diese Alterationen immer die gleichen (anatomisch und auch physiologisch gleichwertigen) Partien in Brücke und verlängertem Marke betreffen“ (a. a. O. p. 269). Wie ein sensibler Nerv durch verschiedene Reizungen als Druck, Entzündung, Malaria-Infektion zu derselben Reaktion, zu Schmerz veranlasst wird, so könnten auch jene Nervencentren durch verschiedene Reize zu Auslösungen jener Krampf-Anfälle und ihren weiteren Folgen veranlasst werden, die wir Epilepsie nennen. Solche Reize wäre bei den Westphal'schen Fällen starke mechanische Erschütterung, bei den Brown-Séguard'schen das Eindringen von Microben.

Mag nun diese Ansicht richtig sein oder nicht, in keinem Fall wird man sich irgend eine Vorstellung davon machen können, wie es möglich sein soll, dass eine

morphologische, erworbene Abänderung, die nicht grob anatomisch, ja wahrscheinlich auch nicht histologisch, sondern die rein molekulärer Art ist, sich derart auf die Keimzellen des betreffenden Individuums übertragen sollte, um dort eine Veränderung in der feinsten Molekularstruktur des Keimplasma's zu veranlassen, und zwar eine solche, die zur Folge hat, dass diese Keimzelle, wenn sie befruchtet wird und sich zum neuen Thier aufbaut, zu der nämlichen epileptogenen Molekularstruktur jener Nerven-Elemente in dem grauen Kern des Pons und der Medulla oblongata führte, wie sie die Aeltern erworben hatten! Wie sollte das geschehen? Was sollte überhaupt in die Ei- oder Samenzelle hineingeführt werden, damit sie die betreffende Veränderung erlitte? Darwin'sche „Keimchen“ vielleicht? aber diese repräsentiren ein jedes eine Zelle; hier aber haben wir es nur mit Molekülen oder Molekülgruppen zu thun, man müsste also für jede Molekülgruppe ein besonderes Keimchen annehmen und somit die ohnehin schon unendliche Zahl der Keimchen noch um etliche Milliarden vermehrt denken! Aber gesetzt selbst, die Theorie der Pangenesis sei richtig, es cirkulirten wirklich „Keimchen“ im Körper und unter ihnen auch solche von jenen erkrankten Gehirnelementen, und auch von Letzteren gelangte ein Theil in die Keimzellen des Thieres, zu welch' abenteuerlichen Vorstellungen führte die weitere Verfolgung dieser Idee. Welch' umfassbare Menge von Keimchen müssten sich da in einem einzigen Samenfaden zusammenfinden, wenn jedes Molekül oder jede Molekülgruppe (Micell) des ganzen Körpers, welche zu irgend

einer Periode der Ontogenese an ihm Theil genommen hatte, nun auch in der Keimzelle durch ein Keimchen vertreten sein müsste! Und doch wäre dies die unvermeidliche Consequenz der Annahme, dass erworbene Molekularzustände bestimmter Zellgruppen sich vererben könnten. Nur mittelst einer Evolutionstheorie — und die Pangenesis Darwin's ist nichts Anderes — könnte dies theoretisch verständlich gemacht werden, d. h. durch die Annahme, dass die einzelnen Theile und Entwicklungszustände des Körpers als besondere Stückchen Materie schon im Keim enthalten wären, als Anlagen, die den betreffenden Theil und den betreffenden Zustand des Theils aus sich hervorgehen liessen, wenn die Reihe sich zu entwickeln an sie gekommen wäre.

Ich will nur kurz darauf hinweisen, in welche unlösbare Widersprüche man durch eine solche Theorie verwickelt würde. Ein und derselbe Körpertheil müsste durch eine Vielheit von Keimchen in Ei- oder Spermazelle vertreten sein, die den verschiedenen Entwicklungsstufen desselben entsprächen. Denn wenn Keimchen von jedem Theil des Körpers abgegeben werden, die diesen Theil, so wie er gerade augenblicklich ist, später beim Aufbau des jungen Thieres wieder bilden können, so müssen besondere Keimchen für jede Entwicklungsstufe abgegeben werden, wie dies Darwin in seiner „provisorischen Hypothese“ der Pangenesis auch ganz folgerichtig annimmt. Nun ist aber doch die Ontogenese eines jeden Theils ein Continuum und setzt sich in Wahrheit nicht aus getrennten Stufen

zusammen, sondern diese „Stufen“ sind von uns in den kontinuierlichen Gang der Ontogenese hineingetragen! Wir bilden hier wie überall in der Natur künstliche Abtheilungen, um uns dadurch den Ueberblick möglich zu machen und feste Punkte zu gewinnen inmitten des ununterbrochenen Formenflusses. Wie wir Arten im Verlauf der Phylogenese unterscheiden, während doch in Wahrheit nur allmähliche Umwandlungen ohne scharfe Grenzlinien stattgefunden haben, so sprechen wir auch von Stadien in der Ontogenese, während doch nie zu sagen ist, wann die eine Entwicklungsstufe aufhört und die folgende anfängt. Diese einzelnen „Stufen“ aber sich im Keim als besondere „Anlagen“ zu denken, scheint mir doch eine etwas kindliche Vorstellung zu sein, ähnlich derjenigen, welche den jugendlichen Schädel des heiligen Laurentius in Madrid, den erwachsenen in Rom aufbewahrt sein lässt.

Zu solchen Vorstellungen aber wird man nothwendig getrieben, wenn man die Vererbung erworbener Eigenschaften annimmt. Und doch gibt eine Evolutionstheorie allein noch die Möglichkeit, eine Erklärung zu versuchen; eine epigenetische Theorie kann daran gar nicht denken. Nach einer solchen enthält der Keim keine vorgebildeten Anlagen, sondern er ist in seiner Gesamtheit so beschaffen, seiner chemischen und molekulären Zusammensetzung nach, dass unter bestimmten Verhältnissen aus ihm ein bestimmter zweiter Zustand hervorgeht — ich will z. B. sagen: die zwei ersten Furchungszellen —; diese sind wiederum so beschaffen, dass aus

ihnen nur ein ganz bestimmter dritter Zustand hervor-
gehen kann — die vier ersten Furchungszellen, und
zwar die einer ganz bestimmten Species und eines ganz
bestimmten Individuums. Aus dem dritten Zustand
folgt der vierte u. s. w., — und so entsteht schliesslich
ein ausgebildeter Embryo und noch später ein erwach-
senes geschlechtsreifes Thier. Keiner seiner Theile war
im Ei, aus dem es sich entwickelt hat, als besondere
Anlage, als materielles, noch so kleines Theilchen
vorhanden; die Hauptmasse der Materie, aus der das
Thier besteht, ist ja überhaupt erst während seines
Wachthums hinzugekommen. Wenn also in irgend einem
Organ des fertigen Thieres eine ererbte Besonderheit sich
einstellt, so ist dieselbe Folge der vorangehenden Ent-
wicklungszustände, und wenn wir im Stande wären, bis
zur Molekularstruktur hinab alle diese aus einander her-
vorgegangenen Zustände rückwärts bis zur Eizelle hinab
zu durchschauen, so würden wir auch in dieser irgend
eine minimale Differenz in der Molekularstructur finden,
die sie von den übrigen Eizellen derselben Art unter-
scheidet und die die Ursache ist, weshalb auf einer viel
späteren Stufe der Entwicklung jene Besonderheit sich
einstellt. Nur auf diese Weise könnten wir uns die Ursache
der individuellen Unterschiede und also auch der individu-
ellen erblichen Krankheits-Anlagen vorstellen. Die ange-
borene erbliche Epilepsie, falls sie nicht auch, wie ver-
muthlich die erworbene, auf Mikrobien beruht, würde in
dieser Weise aufzufassen sein.

Nun fragt es sich aber, wie man sich vorstellen
könne, dass traumatische, also erworbene Epilepsie sich

den Keimzellen mittheilen könne! Offenbar fehlt dazu auf Grundlage der eben dargelegten epigenetischen Entwicklungstheorie jede Möglichkeit! Denn auf welche Weise sollte die Keimzelle von der in der Pons Varolii und der Medulla oblongata eingetretenen Molekular-Umstimmung, oder wenn man lieber will: histologischen Veränderung betroffen werden? Und nehmen wir selbst einen Augenblick an, trophische Nerveneinflüsse vermöchten vom Gehirn her einen Einfluss auf die Keimzellen auszuüben, und dieser könnte noch in etwas Anderm bestehen als in besserer oder schlechterer Ernährung, er vermöchte auch das Keimplasma in seiner sonst so unerschütterlichen Molekularstruktur zu verändern, wie sollte man sich vorstellen, dass diese Veränderung nun gerade in dem Sinne erfolgte, wie es nöthig wäre, um dem Idioplasma die Molekularstruktur der ersten ontogenetischen Stufe eines Epileptiker-Idioplasma's zu geben? Wie sollte nun die letzte ontogenetische Stufe der Epileptiker-Ganglienzellen (wie sie in der Pons des epileptischen Thieres ihren Sitz haben) dem Keimzellen-Idioplasma desselben Thieres diejenige Veränderung seiner Molekularstruktur aufprägen können, durch welche es zum Epileptiker-Keimplasma wird? nicht etwa dadurch, dass etwas hinzugefügt würde — die Epigenesis kennt keine „Anlagen“ in der Form vorgebildeter materieller Besonderheiten —, sondern so, dass die Gesamtmasse des Keim-Idioplasma's, um ein Minimum in seiner Molekularstruktur verändert würde. Mit vollkommenem Recht betont Nägeli, dass nur das feste Protoplasma Träger erblicher Anlagen sein kann, nicht das flüssige,

d. h. in Lösung übergegangene. Dafür liefert die Thatsache den unzweifelhaften Beweis, dass der Antheil von materieller Substanz, welchen der Vater zum Aufbau des Kindes liefert, fast bei allen Thieren ein ungleich geringerer ist als der der Mutter, ja bei den Säugethieren vielleicht nur etwa den „Hundertbillionsten Theil“ vom Antheil der Mutter beträgt, und dass trotzdem die Vererbungsintensität auf Seiten des Vaters ebenso gross ist als auf der der Mutter¹⁾. In unserm Fall nun kann — vom Standpunkt der Epigenese aus — kein Gehirnmolekül des epileptischen Thieres zu den Keimzellen in anderer als gelöster Form gelangen; es kann also auch kein direkter Zuwachs an Idioplasma ihnen zugeführt werden, ganz abgesehen davon, dass in den epileptisch veränderten Gehirnzellen oder -Fasern das letzte Stadium der epileptischen Anlage, in den Keimzellen dagegen das erste enthalten sein muss, dass also ein solcher Zuwachs nicht einmal etwas nützen könnte! Man darf bestimmt aussprechen, dass eine andere als höchstens blos nutritive Beeinflussung der Keimzellen unter der Voraussetzung der Epigenese unmöglich ist. Eine nutritive Beeinflussung könnte, denkbarerweise, durch Veränderungen in dem trophischen Einfluss des Nervensystems auf die Geschlechtsorgane eintreten, allein durch blosse Ernährungsdifferenzen kann die Struktur des Idioplasma's nicht geändert werden, jedenfalls nicht in dem bestimmten Sinn, in dem es hier verändert werden müsste.

Die Vererbung künstlich erzeugter Epilepsie liesse

1) Vergl. Nägeli, a. a. O. p. 110.

sich deshalb weder auf der Grundlage der epigenetischen Entwicklungstheorie erklären, noch auf der der evolutionistischen; sie ist nur zu verstehen unter der Annahme, dass (in diesen Fällen mindestens) die Epilepsie auf der Einschleppung und Anwesenheit von lebendigen Krankheitserregern, von Mikroben, beruht. Bis jetzt war die Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten, eben der Epilepsie, die einzige sichere Thatsache, welche für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt werden konnte. Ich glaube gezeigt zu haben, dass diese Stütze eine trügerische ist, nicht weil die Thatsache der Uebertragung der Krankheit unsicher wäre, sondern weil sie nicht auf Vererbung beruhen kann, sondern auf Ansteckung des Keimes beruhen muss.

Es ist mir überhaupt, seitdem ich die Vererbung erworbener Eigenschaften angezweifelt habe, kein Fall entgegengehalten worden, der meine Ansicht zu erschüttern im Stande gewesen wäre, wohl aber manche, bei welchen, wie in dem der künstlich erzeugten Epilepsie, zwar die Vererbung feststand, ohne dass es sich aber dabei um einen in Wahrheit erworbenen Charakter gehandelt hätte. So theilte mir Fritz Müller noch kürzlich einen Fall mit, welchen er selbst als „einen kaum anfechtbaren Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften“ auffasste. Die Beobachtung ist in mehrfacher Beziehung so interessant, dass ich sie hier mittheilen möchte. In dem betreffenden Brief heisst es: „Unter den Beständen zweier *Abutilon*-Arten, an denen ich nie, weder vorher, noch nachher sechsblättrige Blu-

men gesehen habe, war eine Pflanze, die einige wenige sechsblättrige Blumen trug. Da diese Blumen mit Blütenstaub derselben Pflanze unfruchtbar sind, musste ich, um Samen einer solchen sechsblättrigen Blume zu erhalten, dieselbe mit Blütenstaub einer anderen Pflanze befruchten, die nur fünfblättrige Blumen trug. An einer so erhaltenen Tochterpflanze der sechsblättrigen Mutter und des fünfblättrigen Vaters untersuchte ich nun drei Wochen lang alle Blumen; es waren 145 fünfblättrige, 103 sechsblättrige und 13 siebenblättrige! Während derselben Zeit wurden die Blumen einer anderen, von denselben beiden Eltern, aber von zwei fünfblättrigen Blumen stammenden Pflanze untersucht; es waren 454 fünf- und 6 sechsblättrige, also nur 1,3 % der letzteren“.

Gewiss wird man zugeben müssen, dass die grosse Zahl der abnormen sechsblättrigen Blüten bei der ersten der beiden Tochterpflanzen auf Vererbung beruhen muss. Allein die Sechsblättrigkeit ist keine erworbene, sondern nur eine neu auftretende Eigenschaft, sie ist nicht die Reaktion des pflanzlichen Organismus auf äussere Reize, sondern zeigte sich bei Pflanzen, die unter denselben äusseren Bedingungen standen wie die übrigen *Abutilon*-Pflanzen, die nur normale fünfblättrige Blüten trugen. Sie muss also aus der anererbten Anlage der Pflanze selbst hervorgegangen sein, sei es durch eine spontane Aenderung des Idioplasma's derselben, sei es dadurch, dass in dieser Pflanze grade älterliche Keimplasmen zusammentrafen, deren Combinirung im Tochterorganismus zu scheinbar oder zu wirklich neuen Cha-

rakteren führen musste. Wir wissen ja, dass das Keim-
plasma eines jeden Individuums nichts Einfaches ist,
sondern ein sehr Zusammengesetztes; es besteht aus ei-
ner Anzahl von Vorfahren-Keimplasmen, die in sehr ver-
schiedener Proportion darin vertreten sind. Obgleich
wir nun über die Wachsthumsvorgänge des Keimplasma's
und der aus ihm hervorgehenden ontogenetischen Idio-
plasma-Stufen direkt Nichts erfahren können, so wissen
wir doch, vornämlich aus den Erfahrungen am Menschen,
dass die Merkmale der Vorfahren in sehr verschiedenen
Combinationen und in sehr verschiedener Stärke bei den
Kindern auftreten. Dies lässt sich etwa durch die An-
nahme erklären, dass durch die Vereinigung der älter-
lichen Keimplasmen bei der Befruchtung die in ihnen
enthaltenen verschiedenen Vorfahren-Idioplasmen in ver-
schiedener Weise zusammentreffen, sich verbinden und
dadurch zu verschieden starkem Wachsthum gelangen.
Gleiche Vorfahren-Idioplasmen werden durch ihr Zusam-
mentreffen zur doppelten Wirkung gelangen, entgegen-
gesetzte werden sich aufheben, und zwischen diesen
beiden Extremen werden viele Zwischenstufen möglich
sein. Diese Combinationen werden aber nicht nur im
Momente der Befruchtung eintreten, sondern auch wäh-
rend der ganzen Ontogenese, auf jeder Stufe derselben,
denn jede Stufe hat ein aus Vorfahren-Idioplasma zu-
sammengesetztes Idioplasma.

Wir sind noch nicht weit genug, um im Einzelnen
nachweisen zu können, wieso aus solcher Combinirung
verschiedenartiger Idioplasmen wirklich neue Cha-
raktere hervorgehen können, aber doch scheint mir diese

Auffassung z. B. der Knospen-Variation die bei weitem natürlichste zu sein. Ein Fall ist auch bekannt, in welchem sich bis zu einem gewissen Punkt einsehen lässt, wie ein neuer Charakter auf diese Weise entstehen kann. Es gibt Kanarienvögel mit Federbüschen auf dem Kopf, paart man aber zwei solcher Vögel miteinander, so werden diese, anstatt besonders schöne Federbüsche zu bekommen, meist kahlköpfig¹⁾. Die Bildung des Federbusches beruht darauf, dass die Federn hier sparsamer stehen, und ein Streif der Haut des Kopfes überhaupt frei von Federn ist. Summirt sich nun diese sparsame Befiederung von beiden Aeltern her, so entsteht Kahlköpfigkeit, ein Charakter, der in der Vorfahrenreihe der heutigen Kanarienvögel wohl kaum je vorgekommen ist.

Worauf es nun beruht, wenn ein Blumenblatt mehr in einer Blume gebildet wird, wissen wir nicht, so wenig, als wir einsehen können, aus welchen Ursachen der eine Seestern fünf, der andere sechs Arme hat; in die Mysterien des Aufeinanderwirkens der zwei älterlichen Keimplasmen mit ihrer Unzahl von Vorfahren-Idioplasmata erster, zweiter bis xter Ordnung können wir im Einzelnen nicht eindringen, wir können aber trotzdem mit Bestimmtheit im Allgemeinen sagen, dass derartige Abweichungen das Resultat dieses verwickelten Kampfes der Idioplasmata in dem sich aufbauenden Organismus ist, nicht aber das Resultat äusserer Einwirkungen.

Wenn aber von erworbenen Charakteren gespro-

1) Siehe: Darwin „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation“. Stuttgart 1873.

chen wird und zwar in Bezug auf die Frage von der Umgestaltung der Arten, so können damit nur diejenigen Veränderungen gemeint sein, welche eben nicht von innen heraus entstanden sind, sondern als Reaktion des Organismus auf äussere Einflüsse, vor Allem als Folge vermehrten oder verminderten Gebrauchs eines Theils oder Organs. Denn es handelt sich darum, zu erfahren, ob veränderte Lebensbedingungen, indem sie das Thier zu neuen Gewohnheiten zwingen, dadurch allein schon den Organismus direkt umzugestalten vermögen, oder ob die Wirkungen des vermehrten oder verminderten Gebrauchs auf das einzelne Individuum beschränkt bleiben und eine Umgestaltung der Art durch sie auf direktem Wege nicht möglich ist.

Der von Fritz Müller beobachtete Fall ist aber noch in einer andern Beziehung von Interesse. Er scheint nämlich gegen meine Auffassung von der Vererbung zu sprechen, gegen die „Continuität des Keimplasma's“. Wenn eine einzelne Blume spezielle Abänderungen auf ihre Nachkommen übertragen kann, welche doch ihre Vorfahren nicht besessen haben, so liegt der Schluss nahe, dass hier nicht das Keimplasma der Aeltern in die Keimzellen der betreffenden Blume gelangt und dort die weiblichen Keimzellen gebildet haben könnten, sondern dass in der Blume neues Keimplasma entstanden sei. Denn die neuen Eigenschaften stammen ja eben von dieser Blume und nicht von den Aeltern. Allein die Sache lässt sich doch auch anders auffassen. Ein Abutilon-Busch mit vielen Hundert Blumen ist keine einfache Person, sondern ein Stock mit

vielen Personen, deren einzelne durch Knospung entstanden sind und zwar von dem ersten, aus dem Samen entwickelten Individuum.

Ich habe bisher die Knospung noch nicht in den Bereich meiner theoretischen Erörterungen gezogen, es leuchtet aber ein, dass ich von meinem Standpunkte aus sie durch die Annahme verständlich machen muss, dass in knospenden Individuen nicht nur unverändertes Idioplasma der ersten ontogenetischen Stufe (Keimplasma), sondern auch soweit verändertes enthalten ist, als es dem veränderten Bau der wurzellosen, auf dem Stamm oder den Aesten entspringenden Sprosse entspricht. Die Veränderung wird nur eine geringe sein, vielleicht sogar nur eine ganz unbedeutende, insofern es denkbar ist, dass die Hauptabweichungen der sekundären Sprosse von der primären Pflanze grossentheils von den veränderten Bedingungen abhängen könnten, unter welchen sie sich entwickeln — nicht frei in der Erde, sondern im Pflanzengewebe. So wird man sich vorstellen dürfen, dass solches Idioplasma, wenn es zu einem Blüthenspross auswächst, zugleich diesem und den in ihm sich entwickelnden Keimzellen den Ursprung gibt. Damit aber ist das Verständniss der von Fritz Müller angeführten Beobachtung angebahnt, denn wenn der ganze Spross, der die Blüthe treibt, aus demselben spezifischen Idioplasma hervorgeht, von dem ein Theil auch seine Keimzellen bildet, dann erklärt es sich, warum diese Keimzellen dieselben Vererbungstendenzen enthalten, die auch bei der betreffenden Blume zum Ausdruck gekommen sind. Dass aber überhaupt an

einem einzelnen Spross Abweichungen vorkommen können, das beruht wieder auf den oben auseinandergesetzten, im Laufe des Wachsthums eintretenden Verschiebungen in der Zusammensetzung des Idioplasma's, in dem verschiedenen Mengenverhältniss, in welchem die verschiedenen Vorfahren-Idioplasmen in ihm enthalten sein können.

Gerade in der F r i t z M ü l l e r'schen Beobachtung liegt eine schöne Bestätigung dieser Anschauung. Wäre es nämlich die einzelne Blume, welche ihre Sechsbliättrigkeit auf das Plasma ihrer Keimzellen übertrüge, dann verstünde man nicht, warum in dem Gegenversuch, bei der Kreuzung $\frac{1}{2}$ fünfblättriger mit fünfblättriger Blume doch auch einige sechsbliättrige Blumen zum Vorschein kamen, die doch sonst zu den grössten Seltenheiten gehören. Eine Erklärung dafür liegt nur in der Annahme, dass das in der Mutterpflanze enthaltene Keimplasma während seines Wachsthums und seiner Verbreitung durch alle Aeste und Sprosse des Stocks an vielen Stellen zu einer solchen Combination sich zusammengeordnet hatte, welche überall da, wo sie allein dominirte, zur Bildung sechsbliättriger Blumen führen musste. Ich will dabei gar nicht untersuchen, ob diese Combination etwa als Rückschlag aufgefasst werden kann, oder ob sie ein Novum darstellt. Das ist gleichgültig, aber die sechsbliättrigen Blumen des $\frac{1}{2}$ Gegenversuchs beweisen meines Erachtens, dass derartig kombiniertes Keimplasma in der Mutterpflanze verbreitet war und auch in solchen Sprossen vorkam, welche keine sechsbliättrigen Blumen hervorbrachten.



5. Zur Entstehung der Jungfernzeugung¹⁾.

Die Umwandlung der Wechselfortpflanzung (Heterogonie) zu reiner Jungfernzeugung (Parthenogenese) erfolgte offenbar nicht bloss aus den im Text erwähnten Motiven, vielmehr spielen dabei noch verschiedene Umstände mit. Auch kann reine Parthenogenese ohne die dauernde Zwischenstufe der Wechselfortpflanzung zu Stande kommen. So ist z. B. die reine und ausschliessliche Jungfernzeugung, mittelst welcher sich der grosse blattfüssige Kiemenfuss (Apus) an den meisten seiner Wohnplätze vermehrt, nicht durch Ausfall ehemaliger Geschlechtsgenerationen entstanden, sondern vielmehr einfach durch Wegfall der Männchen und gleichzeitiger Erwerbung der Fähigkeit der Weibchen, Eier hervorzubringen, die der Befruchtung nicht bedürfen. Wir sehen dies daraus, dass in diesem Falle hier und dort noch Kolonien vorkommen, in denen auch Männchen enthalten sind, oft sogar in bedeutender Zahl, wir würden es aber auch, ohne davon Kenntniss zu haben, daraus schliessen dürfen, dass der Kiefenfuss nur eine Form von Eiern hervorbringt, nämlich hartschalige Dauereier. Ueberall aber, wo die Parthenogenese zuerst im Wechsel mit geschlechtlicher Fortpflanzung eingeführt wurde, werden

1) Zusatz zu p. 57.

die Dauereier von der Geschlechtsgeneration hervorgebracht, während die Jungferngenerationen dünnschalige Eier erzeugen, deren Embryo sofort ausschlüpft. Darauf beruht es eben, dass die Parthenogenese zu einer sehr raschen Vermehrung der Kolonie führt. Bei dem Kiefenfuss wird diese Vermehrung der Individuenzahl auf ganz anderem Wege erzielt, nämlich dadurch, dass jedes Thier Weibchen ist, schon sehr früh anfängt Eier hervorzu bringen und damit in steigender Fruchtbarkeit bis zu seinem Tode fortfährt. Dadurch sammelt sich eine so ungeheure Zahl von Eiern auf dem Boden der Pfütze an, die die Kolonie bewohnt, dass nach der Austrocknung, bei der nächsten Füllung der Lache mit Wasser trotz vielfacher Zerstörung und Verschwemmung von Eiern doch immer noch eine grosse Zahl übrig bleibt, um einer zahlreichen Kolonie den Ursprung zu geben.

Diese Form der parthenogenetischen Fortpflanzung ist für solche Fälle besonders passend, in denen die Art wirkliche vom Wetter völlig abhängige Regenpfützen bewohnt, die jeden Augenblick wieder verschwinden können. Hier ist die Zeit, während deren die Kolonie leben kann, oft eine so kurze, dass sie nicht genügen würde, um mehrere Generationen durch Sommer- oder Subitan-Eier auseinander hervorgehen zu lassen; ehe noch die parthenogenetischen Generationen abgelaufen wären, müssten alle durch plötzliches Austrocknen der Pfütze zu Grunde gehen, und die Kolonie wäre damit ausgestorben, denn die geschlechtliche Generation war noch nicht aufgetreten, Dauereier also noch nicht gebildet.

Man sollte nun danach denken, dass solche Crusta-

ceen, welche, wie die Daphniden, sich durch diesen Modus der Wechselfortpflanzung entwickeln, in ganz ephemeren Wasser-Ansammlungen überhaupt sich nicht halten könnten. Allein die Natur hat auch hier einen Weg der Anpassung gefunden. Wie ich früher gezeigt habe ¹⁾, sind solche Daphniden-Arten, welche kleine Pfützen bewohnen, so regulirt, dass sie zwar auch zuerst durch Jungferzeugung sich vermehren und dann erst auf geschlechtlichem Wege und durch Dauereier, aber nur die erste, aus den Dauereiern geschlüpfte Generation besteht rein nur aus Jungferweibchen; schon die zweite enthält zahlreiche Geschlechtsthier, so dass also bei der raschen Entwicklung der Thiere schon wenige Tage nach Gründung der Kolonie, d. h. nach dem Ausschlüpfen der ersten Generation, Dauereier gebildet und abgelegt werden, und damit der Fortbestand der Kolonie gesichert ist.

Aber auch bei den Daphniden kann die Wechselfortpflanzung in reine Parthenogenese übergehen, und zwar durch Ausfall der Geschlechtsgenerationen. Bei einigen *Bosmina*- und *Chydorus*-Arten scheint dies eingetreten zu sein, wenn vielleicht auch nur an solchen Kolonien, deren Bestand das ganze Jahr hindurch gesichert ist, also bei Seebewohnern und den Bewohnern nie zufrierender Wasserleitungen und Brunnen. Aber auch bei den Insekten ist bei einigen Arten (*Chermes abietis*) reine Parthenogenese auf ähnliche Weise entstanden, nämlich durch Ausfall der Männchen bei der zweiten Generation.

1) Weismann, Naturgeschichte der Daphnoiden, Zeitschrift f. wiss. Zool. XXIII, 1879.

Keineswegs in allen Fällen liegen aber die Nützlichkeits-Motive, welche wir als Ursache eingetretener Parthenogenese ansehen dürfen, so klar vor. Manchmal hat es den Anschein, als herrsche dabei die vollste Willkür. So besonders bei der Parthenogenese der Muschelkrebse (Ostracoden). Hier pflanzt sich die eine Art rein nur durch Jungfernzeugung fort, die andere nur auf geschlechtlichem Wege, und eine dritte wechselt mit beiden Fortpflanzungsarten ab. Und doch stehen sich diese Arten alle sehr nahe, leben häufig miteinander an denselben Orten und scheinbar auch auf die gleiche Weise. Es ist aber dabei doch nicht zu vergessen, dass wir in die Einzelheiten des Lebens so kleiner Thiere nur mit grosser Schwierigkeit einigermaßen eindringen können, und dass da, wo für unsern Blick ganz gleiche Lebensverhältnisse vorliegen, dennoch tiefgreifende Unterschiede in Ernährung, Gewohnheiten, Feinden und Widerstandsmittel gegen Feinde, Angriffsmittel gegen Opfer bestehen können, die zwei am gleichen Orte lebende Arten doch auf eine ganz andere Existenz-Basis stellen. Dies kann nicht nur der Fall sein, sondern dies muss sogar meist so sein, sonst würden die Arten nicht auseinandergewichen sein.

Dass aber selbst bei ganz gleichen Lebensgewohnheiten, wie sie ja verschiedenen Kolonien ein und derselben Art zukommen, Verschiedenheit in der Fortpflanzungsweise vorkommt, kann entweder darauf beruhen, dass diese Kolonien unter verschiedenen äusseren Bedingungen leben, wie bei den oben erwähnten Daphniden *Bosmina* und *Chydorus*, oder aber darin, dass der Ueber-

gang von der geschlechtlichen Fortpflanzung zur Parthenogenese nicht in allen Kolonien der Art sich mit gleicher Leichtigkeit und Schnelligkeit vollzieht. Solange in einer Apus-Kolonie immer noch Männchen auftreten, wird die sexuelle Fortpflanzung nicht ganz schwinden können. Wenn wir nun auch die Ursachen, welche das Geschlecht bestimmen, noch durchaus nicht mit Sicherheit bezeichnen können, so darf doch behauptet werden, dass sie in zwei weit von einander getrennten Kolonien verschieden sein können. Sobald aber einmal Parthenogenese ein Vortheil für die Art ist, und ihre Existenz besser sichert als geschlechtliche Fortpflanzung, werden nicht nur solche Kolonien im Vortheil sein, welche weniger Männchen hervorbringen, sondern innerhalb der zweigeschlechtlichen Kolonien müssen auch solche Weibchen im Vortheil sein, deren Eier entwicklungsfähig sind, ohne dass eine Begattung vorhergegangen ist. Bei der Minderzahl der Männchen sind die anderen Weibchen nicht mehr sicher, der Befruchtung theilhaftig zu werden und entwicklungsfähige Eier abzulegen. Mit andern Worten: sobald überhaupt unter solchen Umständen Weibchen vorkommen, deren Eier von sich allein aus entwicklungsfähig sind, so bald muss auch die Entwicklungstendenz auf Beseitigung der geschlechtlichen Fortpflanzung gerichtet sein. Es scheint aber, dass wenigstens im Thierkreis der Gliederthiere die Fähigkeit, parthenogenetische Eier hervorzubringen, weit verbreitet ist.

6. Die Vererbungstheorie von Brooks ¹⁾.

Die einzige Theorie der geschlechtlichen Fortpflanzung, welche wenigstens in einem Punkte mit der meinigen übereinstimmt, ist vor zwei Jahren von W. K. Brooks in Baltimore aufgestellt worden ²⁾. Die Uebereinstimmung liegt darin, dass auch Brooks die geschlechtliche Fortpflanzung als das Mittel ansieht, dessen die Natur sich bedient, um Variationen hervorzubringen. Die Art, wie er sich vorstellt, dass die Variabilität entsteht, ist freilich weit von meiner Ansicht entfernt, wie wir denn überhaupt in der Grundanschauung auseinandergehen. Während ich die Continuität des Keimplasma's als Grundlage meiner theoretischen Auffassung der Vererbung hinstellte und deshalb dauernde und erbliche Veränderlichkeit nur dadurch entstanden denken kann, dass entweder äussere Einflüsse direkt das Keimplasma verändern, oder aber dass individuell verschiedenes Keimplasma zweier Individuen bei jeder Zeugung miteinander gemischt und zu den verschiedensten Combinationen verarbeitet wird, fusst Brooks im Gegentheil auf der Vererbbarkeit erworbener Abänderungen und derjenigen

1) Zusatz zu p. 28 u. f.

2) Vergl. W. K. Brooks „The law of Heredity a study of the cause of variation and the origin of living organisms.“ Baltimore 1883.

Anschauung, welche ich oben als den „Kreislauf des Keimplasma's“ bezeichnete.

Seine Theorie der Vererbung ist eine Modifikation der Darwin'schen Pangenesis. Auch er nimmt an, dass jede Zelle des Körpers höherer Organismen winzige Keimchen abwerfe, aber nicht immer und unter allen Umständen, sondern nur dann, wenn sie unter neue, ungewohnte Bedingungen geräth. Solange die gewöhnlichen Verhältnisse, an welche sie angepasst ist, anhalten, funktionirt die Zelle in ihrer specifischen Weise, als ein Theil des Körpers, sobald aber ihre Funktion gestört wird und ihre Lebensbedingungen ungünstig werden „it throws of small particles which are the germs or gemmules of this particular cell“.

Diese Keimchen können dann nach allen Theilen des Organismus gelangen, sie können in ein Eierstocksei eindringen oder in eine Knospe, aber die männliche Keimzelle hat eine besondere Anziehungskraft, sie in sich zu sammeln und aufzuspeichern.

Variabilität entsteht nun nach Brooks dadurch, dass bei der Befruchtung sich jedes Keimchen der Samenzelle mit demjenigen Theil des Eies vereinigt, „der bestimmt ist, im Laufe der Entwicklung zu derjenigen Zelle zu werden, welche der entspricht, von welcher der Keim her stammt“.

Wenn nun diese Zelle im Nachkommen sich entwickelt, so muss sie als Bastard Neigung haben zu variiren. Ein Eierstocksei wird sich ganz ebenso verhalten, und so werden die betreffenden Zellen so lange

variabel bleiben, bis eine günstige Abänderung von der Naturzüchtung aufgegriffen wird. Sobald dies eintritt, wird die „Keimchenproduktion aufhören, denn da der durch Selektion bevorzugte Organismus seine Eigenschaften von einem Ei hat, und da dieses seine Eigenschaften auf das Ei der folgenden Generation überträgt, so wird der betreffende bevorzugte Charakter zum festen Rassen-Charakter werden und wird von nun an als solcher von Generation auf Generation übertragen werden.

Auf diese Weise glaubt Brooks zwischen Darwin und Lamarck zu vermitteln, indem er zwar die äusseren Einflüsse den Körper oder einen Theil desselben variabel machen, die Natur der siegreichen Variation aber durch Selektion bestimmen lässt. Ein Unterschied von Darwin's Auffassung ist allerdings vorhanden, wenn auch nicht in der Grundanschauung. Darwin lässt auch den Organismus durch äussere Einflüsse variabel werden und nimmt an, dass erworbene, d. h. durch äussere Einflüsse hervorgerufene Abänderungen sich dem Keim mittheilen und vererbt werden können. Aber nach seiner Ansicht gibt jeder Theil des Organismus fortwährend Keimchen ab, die sich in den Keimzellen des Thiers ansammeln können, nach Brooks nur solche Theile, welche sich unter unvortheilhaften Bedingungen befinden oder deren Funktion gestört ist (p. 82). Auf diese Weise sucht der geistreiche Verfasser die unglaubliche Anzahl von Keimchen herabzumindern, welche sich nach Darwin's Theorie in den Keimzellen ansammeln müssen und dabei zugleich zu zeigen, dass stets gerade

diejenigen Theile variiren müssen, die nicht mehr gut den Lebensbedingungen angepasst sind.

Ich fürchte nur, dass Brooks hier zwei Dinge zusammenwirft, die verschieden sind und die nothwendig getrennt behandelt werden müssen, will man nicht zu unrichtigen Schlüssen gelangen, nämlich die Anpassung eines Körpertheils an den ganzen Körper, und die Anpassung dieses selben Theils an die äussern Verhältnisse. Das Erste kann der Fall sein ohne das Zweite, und wenn das Zweite fehlt, so folgt daraus nicht im Geringsten schon das Erste. Wie sollen Theile abändern, die den äussern Lebensbedingungen zwar schlecht angepasst sind, dagegen mit den übrigen Theilen des Körpers in vollkommener Harmonie stehen? Wenn für das Abwerfen der Variation erzeugenden Keimchen die „Lebensbedingungen“ der betreffenden Zellen „ungünstig“ werden müssen, so tritt dies doch in einem solchen Fall offenbar nicht ein. Gesetzt die Stacheln eines Igels seien nicht lang, oder nicht spitz genug, um dem Thier hinlänglichen Schutz zu verleihen, so kann doch daraus kein Anlass zum Keimchen-Abwerfen, d. h. zur Variabilität der Stacheln hervorgehen, denn die Matrix der Stacheln befindet sich ja unter vollkommen normalen und günstigen Bedingungen, mögen die Stacheln nun länger oder kürzer sein. Sie werden ja nicht davon betroffen, wenn in Folge zu kurzer Stacheln mehr Igel zu Grunde gehen als für die Art gut ist. Oder nehmen wir eine Raupe, die braun gefärbt ist, viel besser aber grün wäre, wie soll eine ungünstige Bedingung ihrer Hautzellen daraus hergeleitet werden, dass in Folge der braunen Färbung zahlreichere

Raupen von ihren Verfolgern entdeckt werden, als wenn sie grün wären? Und ganz ebenso steht es mit allen Anpassungen! Harmonie der Theile des Organismus ist die erste Bedingung der Lebensfähigkeit des Individuums; ist diese nicht vorhanden, so ist es eben krank, dadurch aber, dass ein Theil oder ein Charakter den äussern Lebensbedingungen nicht genügend angepasst ist, kann nimmermehr diese Harmonie, d. h. also die richtige Ernährung und Functionirung irgend eines Theils, irgend einer Zelle oder Zellengruppe gestört werden. Darwin lässt alle Zellen des Körpers fortwährend „Keimchen“ abgeben, und dagegen lässt sich zunächst nichts weiter sagen, als dass es nicht erwiesen und überaus unwahrscheinlich ist.

Ein weiterer wesentlicher Unterschied von Darwin's Pangenesis-Theorie liegt aber darin, dass Brooks den beiderlei Keimzellen eine verschiedene Rolle zuweist, indem er sie — wie oben schon angedeutet wurde — in verschiedenem Grade mit Keimchen beladen oder gefüllt sein lässt, die Eizelle mit viel weniger als die Samenzelle. Ihm ist die Eizelle das konservative Princip, welches der Vererbung der ächten Rasse-Charaktere, oder der Art-Charaktere vorsteht, während er die Samenzelle für das fortschrittliche Element erklärt, welches die Variationen vermittelt.

Die Umwandlung der Arten soll also grösstentheils dadurch zu Stande kommen, dass Theile, die durch äussere Einwirkung in ungünstige Lage versetzt variirt haben, Keimchen abwerfen, diese den Samenzellen zusenden, und dass nun diese Samenzellen durch die Befruchtung die

Variation weiter fortpflanzen. Eine Steigerung der Variation kommt dadurch zu Stande, dass die von der männlichen Keimzelle dem Ei zugeführten „Keimchen“ sich im Ei mit Theilchen „vereinigen oder conjugiren können, welche ihnen nicht genau äquivalent sind, vielmehr nur sehr nah verwandt.“ Brooks nennt dies eine „Bastardirung“, und da Bastarde variabler sind als reine Arten, so müssen also auch solche bastardirte Zellen variabler sein als andere.

Der Verfasser hat mit vielem Scharfsinn seine Theorie bis ins Einzelne auszuarbeiten und seine Annahmen, soweit möglich, durch Thatsachen zu stützen versucht. Es lässt sich auch nicht leugnen, dass es einzelne Thatsachen gibt, die so aussehen, als spiele die männliche Keimzelle eine andere Rolle bei der Bildung des neuen Organismus wie die weibliche.

So ist bekanntlich das Resultat der Kreuzung zwischen Pferd und Esel verschieden, je nachdem der Vater ein Pferd oder ein Esel war. Hengst und Eselin erzeugen das mehr pferdeähnliche Maulthier, Esel und Stute den dem Esel sehr ähnlichen Maulesel. Ich will davon absehen, dass viele Autoren, wie Darwin, Florens und Bechstein, der Meinung sind, dass der Einfluss des Esels überhaupt der stärkere sei, im weiblichen Geschlecht aber weniger stark, und will die Meinung von Brooks annehmen, nach welcher der Einfluss des Vaters in beiden Fällen grösser ist als der der Mutter. Verhielte es sich so bei allen Kreuzungen verschiedener Arten, überhaupt bei allen normalen Befruchtungen innerhalb derselben Art, dann würden wir aller-

dings auf einen, wenigstens der Stärke nach verschiedenen Einfluss der männlichen und der weiblichen Keimzelle auf das gemeinsame Produkt schliessen müssen. So verhält es sich aber keineswegs. Selbst bei Pferden kommt auch der umgekehrte Fall vor. „Gewisse Stuten von Rennpferden überlieferten stets ihren eignen Charakter, während andere den des Hengstes überwiegen liessen.“

Beim Menschen überwiegt ebenso häufig die mütterliche als die väterliche Anlage, und obwohl in gewissen Familien die meisten Kinder dem Vater, in anderen die meisten der Mutter nachschlagen, so gibt es doch wohl keine Familie mit zahlreichen Kindern, in denen alle Kinder vorwiegend demselben Erzeuger nachfolgen. Wenn wir nun, ohne einstweilen noch der tieferen Ursache nachzuspüren, das Überwiegen des einen Erzeugers auf eine grössere Stärke der „Vererbungskraft“ beziehen wollen, so werden wir also aus den Thatsachen nur das schliessen dürfen, dass diese „Vererbungskraft“ selten oder nie in den beiden zusammen sich conjugirenden Keimzellen genau gleich ist, sondern dass auch innerhalb derselben Art bald die männliche, bald die weibliche Zelle die stärkere ist, ja dass das Verhältniss dieser beiden Zellen wechselt, wenn sie von denselben beiden Individuen herrühren. Wie wären denn sonst die Kinder derselben Aeltern stets wieder in verschiedener Weise aus den Vererbungstendenzen der beiden Aeltern gemischt? Es müssen also hier die nacheinander reifenden Eizellen derselben Mutter und ebenso die Samenzellen desselben Vaters verschieden sein in der Stärke ihrer Vererbungskraft. Wir können uns so-

mit kaum darüber wundern, dass auch die relative Vererbungskraft der Keimzellen verschiedener Species eine verschiedene ist, wenn wir auch noch nicht einsehen, warum dies der Fall ist.

Es wäre übrigens nicht so schwierig, sich dies in allgemeiner Weise nach physiologischen Principien zurecht zu legen. Die Menge des Idioplasma's, welche in einer Keimzelle enthalten ist, ist sehr gering; sie muss während der Entwicklung des Organismus fort und fort durch Assimilation vermehrt werden. Sollte nun die Fähigkeit zu assimiliren beim Keimplasma und den aus ihm hervorgehenden Idioplasma der verschiedenen ontogenetischen Stufen nicht immer genau gleich sein bei der männlichen und weiblichen Keimzelle, so würde sich daraus ein rascheres Wachstum des väterlichen oder des mütterlichen Idioplasma's, und damit ein Ueberwiegen der väterlichen oder der mütterlichen Vererbungstendenzen ergeben. Offenbar gibt es nun niemals zwei Zellen der gleichen Art, die ganz identisch sind, und so werden sie auch in Bezug auf ihre Fähigkeit zu assimiliren kleine Unterschiede besitzen. Daraus erklärt sich die verschiedene „Vererbungskraft“ der in demselben Ovarium entstandenen Eizellen, noch leichter die verschiedene Vererbungskraft der in den Ovarien oder Spermarien verschiedener Individuen derselben Art entstandenen Keimzellen, am leichtesten schliesslich die verschiedene Vererbungskraft der Keimzellen verschiedener Arten.

Natürlich ist diese „Vererbungskraft“ immer etwas relatives, wie man aus den Kreuzungen verschiedener

Arten und Rassen leicht ersieht. So überwiegen bei Kreuzung der Pfauentaube mit der Lachtaube die Charaktere der Ersteren, bei der Kreuzung der Pfauentaube mit der Kropftaube aber die Charaktere der Letzteren¹⁾.

Nach weniger ausreichend für Begründung der Brook'schen Ansicht scheinen mir die Thatsachen zu sein, welche die Kreuzung von Bastarden mit der reinen Art und der daraus resultirende Grad von Variabilität der Nachkommen an die Hand gibt. Sie scheinen mir alle einer anderen Auslegung fähig als sie ihnen Brooks zu Theil werden lässt. Wenn ferner Brooks für seine Ansicht noch die sekundären Geschlechtsunterschiede herbeizieht, so scheint mir auch hier seine Auslegung der Thatsachen sehr angreifbar. Daraus dass die Männchen bei vielen Thierarten variabler sind oder stärker vom Urtypus abweichen als die Weibchen, kann man doch kaum schliessen, dass sie es sind, die Variabilität erzeugen. Gewiss hat bei vielen Arten das männliche Geschlecht in dem Umwandlungsprocess die Leitung übernommen, das weibliche Geschlecht ist nachgefolgt, allein dafür lassen sich unschwer bessere Erklärungen finden als die Annahme, „that something within the animal compels the male to lead and the female to follow in the evolution of new breeds“. Brooks hat mit vielem Scharfsinn einige Fälle herausgefunden, welche sich unter dem Darwin'schen Gesichtspunkt der geschlechtlichen Zuchtwahl nicht mit voller Sicherheit heute schon deuten lassen. Berechtigt dies aber schon

1) Siehe: Darwin „Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation“ Stuttgart 1873. Bd. II, p. 75.

dazu, das Princip für ungenügend zu halten und seine Zuflucht zu einer Vererbungstheorie zu nehmen, die ebenso complicirt als unwahrscheinlich ist? Die ganze Anschauung von der Uebertragung von „Keimchen“ aus den modificirten Körpertheilen in die Keimzellen beruht schon auf der unerwiesenen Voraussetzung: dass erworbene Charaktere vererbt werden können. Die Ansicht aber, dass die männliche Keimzelle eine andere Rolle zu spielen habe bei dem Aufbau des Embryo als die weibliche, scheint mir schon deshalb nicht haltbar, weil sie mit der einfachen Beobachtung in Widerspruch steht, dass die menschlichen Kinder im Ganzen ebensoviel vom Vater als von der Mutter erben können.



Ueber
die Zahl der Richtungskörper
und über ihre Bedeutung
für die
Vererbung

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1887.

Das Recht der Uebersetzung in fremde Sprachen bleibt vorbehalten.



Vorwort.

Vorliegende Schrift steht in innerem Zusammenhang mit der Reihe von kleinen Schriften, welche seit dem Jahre 1881 von mir veröffentlicht wurden, deren erste „die Dauer des Lebens“ behandelte, die letzte „die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung“. Am genauesten schliesst sie sich an die „Continuität des Keimplasmas“ an, ja sie ist gewissermassen gradezu aus dieser hervorgewachsen, indem sie anknüpft an die dort gegebene Erklärung von der Bedeutung der „Richtungskörperchen“ des thierischen Eies. Diese ruhte auf einem, wie ich heute mit noch grösserer Sicherheit glauben darf, guten und soliden Fundamente, auf dem Gedanken nämlich, dass in der Eizelle von hoher histologischer Differenzirung zwei verschiedenartige Kernsubstanzen nacheinander zur Geltung kommen. Fortgesetzte Untersuchung hat mir indessen gezeigt, dass die auf diesen Gedanken aufgebaute Erklärung nur zur Hälfte zutrifft, dass sie das Wesen der Richtungskörper-Bildung nicht erschöpft. Sie um einen wesentlichen Theil zu ergänzen, hofft die

vorliegende Abhandlung, und damit zugleich neues Licht zu werfen auf das Räthsel der geschlechtlichen Fortpflanzung und der von ihr abzuleitenden Parthenogenese.

Gewiss kann es sich auch hier nur um den Versuch einer Erklärung handeln, um eine Hypothese, nicht um das unanfechtbare Resultat des mathematischen Calcüls. Allein das ist für jetzt das Schicksal jeder biologischen Forschung, da der mathematische Schlüssel zur Eröffnung der Geheimnisse des Lebens noch immer nicht gefunden worden ist, und seine Entdeckung wohl auch noch ein wenig auf sich warten lassen wird. Wenn ich indessen auch nur eine Hypothese bieten kann, so hoffe ich, ist es doch keine willkürlich ersonnene und deshalb von heute auf morgen vergängliche, sondern eine aus dem sichern Boden der Thatsachen auf natürlichem Wege hervorgewachsene.

Kaum irgend Etwas ist im Stande der Hypothese den Stempel der Wahrheit so sehr aufzuprägen, wie der Umstand, dass unter ihrem Lichte nicht nur die Thatsachen verständlich erscheinen, für deren Erklärung sie aufgestellt wurde, sondern auch ferner liegende Erscheinungsgruppen. Grade dieses aber scheint mir hier zuzutreffen, indem die hier gegebene Deutung der Richtungskörper und die daraus abgeleiteten Vorstellungen von sehr verschiedenen Seiten her die Thatsachen der Fortpflanzung, Vererbung, ja auch der Artumwandlung zu einem zwar bei Weitem nicht lückenlosen, aber doch harmonischen und deshalb befriedigenden Gesamtbild vereinigen.

Die neuen Thatsachen, auf welche sich die hier entwickelten Ansichten gründen, werden an dieser Stelle nur kurz ihrem wesentlichsten Inhalte nach vorgeführt

werden. Es war mir hier in erster Linie um ihre geistige Verarbeitung zu thun, nicht um ihre ausführliche Darstellung. Diese Letztere wird an anderem Ort und in allernächster Zeit erfolgen, begleitet von den dazu nöthigen Abbildungen.

Freiburg i. Br., 30. Mai 1887.

Der Verfasser.



Inhalts-Uebersicht.

| | Seite |
|---|-------|
| I. Das parthenogenetische und das befruchtungsbedürftige Ei | 1 |
| Vorgang der Richtungskörper-Bildung weit verbreitet | 2 |
| Bedeutung der Richtungskörper nach Minot, Balfour und van Beneden | 3 |
| Eigene Hypothese von der Entfernung des „histogenen“ Kerntheils | 4 |
| Entscheidung durch die Entdeckung von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern | 10 |
| Parthenogenetische Eier bilden nur einen Richtungskörper, befruchtungsbedürftige deren zwei | 13 |
| Parthenogenese beruht auf dem Zurückbleiben des Kerntheils im Ei, der mit dem zweiten Richtungskörper sonst ausgestossen wird | 16 |
| Geschichte dieser Entdeckung | 17 |
| II. Bedeutung des zweiten Richtungskörpers | 24 |
| Widerlegung der Minot'schen Theorie | 25 |
| Die zweite Theilung der Richtungsspindel bedeutet eine Reduktion der Ahnen-Keimplasmen | 28 |

| | |
|--|-----------|
| Die theoretische Nothwendigkeit einer solchen Reduktion | 30 |
| Phyletische Entstehung des Keimplasmas der heutigen Arten | 33 |
| Die geforderte Reduktion entsteht durch eine besondere Art der Kerntheilung | 34 |
| Die Reduktionstheilung ist wahrscheinlich schon beobachtet worden | 36 |
| E. van Beneden's u. Carnoy's Beobachtungen | 36 |
| Zwei verschiedenartige physiologische Wirkungen der Karyokinese | 42 |
| Bedeutung der directen (amitotischen) Kerntheilung | 44 |
| Gründe, welche dafür sprechen, dass die Reduktionstheilung des Eikerns am Ende der Ovogenese liegt | 47 |
| Sie ist in der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers zu sehen | 49 |
| Entstehungsgeschichte dieser Ansicht | 49 |
| III. Die Verhältnisse bei den männlichen Keimzellen | 52 |
| Auch die männlichen Keimzellen bedürfen einer Reduktionstheilung | 53 |
| Das Keimplasma der Eltern muss in den Keimzellen des Kindes wieder enthalten sein | 53 |
| Vortheile, welche dem Ei aus dem späten Eintritt der Reduktionstheilung erwachsen | 55 |
| Ursachen der ungleichen Theilung bei der Abtrennung der Richtungskörper | 57 |
| Wegfall dieser Ursachen bei den Spermazellen | 59 |
| Die Spermatogenese weist verschiedene Arten der Kerntheilung auf | 60 |

| | Seite |
|---|-----------|
| Einige davon können als Reduktionstheilungen ge- deutet werden | 61 |
| Der „Nebenkern“ der Spermatiden enthält wohl das „histogene“ Kernplasma | 62 |
| IV. Die Verhältnisse bei den Pflanzen | 64 |
| V. Folgerungen in Bezug auf Vererbung | 67 |
| Die Keimzellen eines Individuums enthalten un- gleiche Combination von Vererbungstendenzen | 68 |
| Ungleichheit der Kinder eines Elternpaars | 69 |
| Identität bei Zwillingen, die aus einem Ei stammen | 70 |
| VI. Zusammenfassung | 73 |



I. Das parthenogenetische und das befruchtungsbedürftige Ei.

Bisher legte man keinen Werth darauf, ob von dem Ei einer Thierart ein oder zwei Richtungskörper abgeschnürt werden. Von vielen Beobachtern und bei vielen verschiedenen Thierformen, hohen wie niederen, waren zwei solche Körper beobachtet worden, bei andern Arten nur eines, bei wieder andern deren drei, vier und fünf (Bischoff beim Kaninchen), manche Beobachter erwähnten überhaupt nicht die Zahl der von ihnen beobachteten Richtungskörper und begnügten sich damit nur einfach von „Richtungskörpern“ zu sprechen. Wie hätte man auch grade der Zahl dieser Körper besondere Bedeutung beilegen und besondere Aufmerksamkeit schenken sollen, solange man in ihrer Bildung noch einen Vorgang von untergeordneter physiologischer Bedeutung sah, ein „Exkret“ des Eies, einen „Reinigungsprozess“ des Eies, eine „Verjüngung“ des Kerns, sogar „den Koth des Eies“, oder auch nur eine bloss historische Reminiscenz an uralte Vorgänge, aber heute ohne jede physiologische Bedeutung. Besonders die letzte Vermuthung entbehrte auch keineswegs stützender Gründe.

War man doch noch vor einem Jahrzehnt weit entfernt, das Auftreten der Richtungskörper als eine allgemeine, allen thierischen Eiern zukommende Erscheinung nachweisen zu können, und noch 1880 sagte Balfour in seinem vortrefflichen „Handbuch der vergleichenden Embryologie“: „Es ist sehr leicht möglich, um nicht zu sagen wahrscheinlich dass“ die Bildung von Richtungskörpern „allgemein im Thierreich vorkommt; aber der gegenwärtige Zustand unseres Wissens berechtigt uns noch nicht, dies bestimmt auszusprechen.“ Streng genommen sind wir auch heute noch nicht dazu berechtigt, denn noch sind Richtungskörper bei manchen Thiergruppen noch immer nicht nachgewiesen, so bei Reptilien und Vögeln, allein in bei weitem den meisten grossen Gruppen des Thierreichs kennt man sie, und überall, wo in neuerer Zeit und mit der vervollkommenen Technik unserer Tage nach ihnen gesucht wurde, da gelang es auch, sie zu finden.¹⁾

Vor Allem war es die tiefere Einsicht in den Befruchtungsvorgang, welche dazu führte, auch den die Befruchtung vorbereitenden Erscheinungen grösseres Interesse und ein genaues Studium zuzuwenden.

1) Den jüngsten Beleg dazu bildet die schöne Arbeit von O. Schultze „über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies“ (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 45, 1887). Es wird hier der Nachweis geliefert, dass sowohl beim Axolotlei, als bei dem Froschei zwei Richtungskörper ausgestossen werden, obgleich alle früheren Beobachter, unter ihnen auch O. Hertwig, dieselben nicht hatten auffinden können, und das Resultat des Letzteren in einer besonders darauf gerichteten Untersuchung in die Worte zusammengefasst wurde: „Das Keimbläschen wandelt sich hier in modificirter Weise um“ (Befrucht. des thier. Eies, III, p. 81).

O. Hertwig¹⁾ und Fol²⁾ zeigten, dass die Abschnürung der Richtungskörper mit einer Theilung der Kernsubstanz des Keimbläschens verbunden ist, Hertwig und Bütschli³⁾ wiesen dann die Zellnatur des aus dem Ei ausgestossenen Körpers nach und bahnten so der Auffassung den Weg, in dem Vorgang der Richtungskörper-Bildung eine allerdings sehr ungleiche Zelltheilung zu sehen. Aber auch jetzt hatte man noch keine Veranlassung, grade auf die Zahl der Körper besonderes Gewicht zu legen, nicht einmal dann, wenn man mit Minot⁴⁾, Balfour⁵⁾ und van Beneden dem Vorgang eine hohe physiologische Bedeutung beilegte und in dem ausgestossenen Stück den männlichen Theil der vorher zwitterigen Eizelle zu erkennen glaubte. Man konnte ja nicht wissen, wie sich die Volumina des vermeintlichen männlichen und des weiblichen Theils der Eizelle zu einander verhielten und es war a priori nicht zu sagen, ob dieser männliche Theil in einer, zwei oder mehreren Portionen aus dem Körper der Eizelle herausgeschafft werden musste.

Ja selbst, nachdem sich hauptsächlich durch Strasburger's Untersuchungen über den Befruchtungs-

1) O. Hertwig „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“, I, II und III. Morpholog. Jahrbuch 1875—77.

2) H. Fol „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux“ Genève—Bale—Lyon, 1879.

3) Bütschli „Entwicklungsgeschichtliche Beiträge“, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29, p. 237. 1877.

4) C. S. Minot „Account etc.“, Proceedings Boston Soc. nat. hist. Vol. XIX, p. 165. 1877.

5) F. M. Balfour „Handbuch der vergleichenden Embryologie“ übersetzt von Vetter. Jena 1880.

vorgang der phanerogamen Pflanzen die Ueberzeugung Bahn gebrochen hatte, dass die wesentliche Substanz bei der Befruchtung die Kernsubstanz sei, und dass somit die Hertwig'sche Ansicht richtig, und der Befruchtungsvorgang im Wesentlichen eine Kern-Copulation sei, selbst dann war man noch nicht nothwendig darauf hingewiesen, in der Zahl der Theilungen, welche der Kern des reifen Eies als Vorbereitung zur Befruchtung durchmacht, ein wesentliches Moment zu sehen.

So verhielt es sich noch zu der Zeit, als ich selbst einen Versuch machte, die Bedeutung der Richtungskörperbildung zu ergründen. Ich fusste auf der erwähnten, damals grade zum Durchbruch kommenden Vorstellung, dass das Idioplasma Nägeli's im Zellkern liege, dass also das Kernplasma die für Form und Leistung bestimmende Substanz enthalte. Daraus folgte, dass auch das „Keimplasma“, d. h. die Substanz, welche die Art und Weise der Embryonalentwicklung der Eizelle bestimmt, im Kernplasma der Eizelle enthalten sein muss. Der Begriff des Keimplasma's war schon vor dem Erscheinen des an fruchtbaren Gedanken so reichen Nägeli'schen Buches¹⁾ von mir aufgestellt worden²⁾, und fällt nicht ganz zusammen mit dem Nägeli'schen Begriff des Idioplasma's; es ist nur eine bestimmte Form des Idioplasma's, nämlich das der Keimzelle, das wichtigste von allen Idioplasmen, insofern alle übrigen daraus

1) Nägeli „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“, München und Leipzig 1884.

2) Weismann „Ueber die Vererbung“, Jena 1883, und „Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung“, Jena 1885.

hervorgehen und nur ontogenetische Entwicklungsstufen desselben sind. Ich suchte zu zeigen, dass diese ontogenetischen Entwicklungsstufen des Keimplasma's sich immer mehr und mehr von dem ursprünglichen molekulären Bau desselben entfernen müssen, bis sie am Ende der Embryogenese einen ganz specialisirten Charakter angenommen haben, wie er der Hervorrufung spezifischer Gewebezellen entspricht. Es schien mir nun nicht denkbar, dass das in den Kernen der Gewebezellen enthaltene, specialisirte Idioplasma sich wieder in die Anfangsstufe der ganzen Entwicklungsreihe sollte zurückverwandeln, dass es seinen specialisirten Charakter ablegen und wieder den allgemeinen der Keimsubstanz sollte annehmen können. Ich will die Gründe nicht wiederholen, welche mich zu dieser Vorstellung bestimmten, sie scheinen mir auch heute noch ausschlaggebend. Nimmt man sie einmal als zureichend an, so ergibt sich weiter eine interessante Folgerung auf die Keimzelle, zum mindesten doch auf solche Keimzellen, welche, wie die meisten thierischen Eier ein spezifisches, histologisches Gepräge besitzen. Denn offenbar weist dieses auf ein schon sehr specialisirtes, histogenes Idioplasma hin, welches somit im Kern dieser Eizellen seinen Sitz haben muss; andererseits aber wissen wir, dass nach Vollendung seines Wachsthums, seiner Dotter- und Schalenbildung das Ei Keimplasma enthält, da es sich zum Embryo zu entwickeln im Stande ist. Wir haben also hier gewissermassen zwei Naturen in einer Zelle, welche nach einander zur Geltung kommen und die wir der dargelegten Grund-

anschauung nach nur auf die Anwesenheit zweier differenter Idioplasmen beziehen können, die nacheinander die Eizelle beherrschen und ihre Leistungen bestimmen. Zuerst leitet histologisch specialisirtes Kernplasma die Histogenese des Eies und drückt demselben ein specifisches histologisches Gepräge auf, dann tritt Keimplasma an die Stelle und zwingt das Ei zum Aufbau des Embryo. Wenn nun das histogene oder ovogene Kernplasma der Eizelle zwar wohl aus Keimplasma hervorgehen, nicht aber sich in dasselbe zurückverwandeln kann (das Specialisirte kann aus dem Allgemeinen hervorgehen, nicht aber umgekehrt das Allgemeine aus dem Specialisirten), so gelangte man zu der Vorstellung dass aus dem schon in den jüngsten Eizellen vorhandenen Keimplasma sich zunächst ein specifisch histogenes, oder ovogenes Kernplasma bilde, welches die Eizelle beherrscht bis zu ihrer Reife, dann aber durch den inzwischen herangewachsenen Rest unveränderten Keimplasma's verdrängt und nun mit Hülfe von Kerntheilungen und in Gestalt von Richtungskörpern aus dem Ei entfernt werde. Die Bildung von Richtungskörpern bedeutete mir: die Entfernung des ovogenen Kerntheils aus der reifen Eizelle. Dieselbe war unerlässlich, sobald in der That eine Rückverwandlung im Keimplasma nicht eintreten kann; das ovogene Idioplasma war dann nach Reifung des Eies nicht weiter zu verwenden, ja es musste sogar dem Eintritt der Embryonalentwicklung hinderlich sein, da zwei verschiedenartige Kräfte das Ei unmöglich in der gleichen Weise bestimmen können, wie eine von ihnen

allein es gethan hätte. Wenn also die Embryobildung vor sich gehen sollte, so musste vorher der Einfluss des ovogenen Idioplasma's beseitigt werden, so schloss ich. Auf diese Weise schienen mir nicht nur die gewöhnlichen Fälle von Ei- und Embryonalbildung leichter verständlich zu werden, sondern vor Allem auch jene selteneren Fälle, in denen ein und dieselbe Species zwei Arten von Eiern hervorbringt, „Sommer- und Winter-Eier“, die nicht nur in der Grösse verschieden sind, sondern auch in der Beschaffenheit des Dotters und der Schale, während doch genau der gleiche Embryo aus beiden hervorgeht. Letzteres setzt voraus, dass sie auch genau dasselbe Keimplasma im Kern enthalten, Ersteres aber verlangt die Annahme, dass das Kernplasma in beiden verschieden sei, denn das histologische Gepräge der beiden Eiarten ist ein durchaus verschiedenes.

Da bei Kerntheilungen gleiche Massen von einander geschieden werden, so musste ich weiter schliessen, dass die Ausstossung des ovogenen Kernplasma's erst dann eintreten könne, wenn das Keimplasma im Kern der Eizelle wieder soweit herangewachsen ist, dass es als ebenbürtige Hälfte der ovogenen Kernsubstanz gegenüber treten kann. Wie sich nun aber die Massen heterogener Kernsubstanzen zu einander verhalten müssen, damit Kerntheilung eintritt, das wissen wir nicht, und so konnte man auch von dieser Hypothese aus wenigstens nicht mit Sicherheit auf die Nothwendigkeit von einmaliger oder zweimaliger Theilung des Eikerns schliessen. Es war nicht gradezu undenkbar, dass das ovogene Kernplasma voluminöser sei, als das Keimplasma

und dass es erst durch zwei successive Theilungen des Kerns vollkommen entfernt werden könne. Ich gestehe zwar, dass mir diese Annahme einiges Unbehagen verursachte, allein es fehlte zunächst an einer sicheren Handhabe, um hier tiefer einzudringen, und so begnügte ich mich einstweilen damit, überhaupt eine Erklärung des physiologischen Werthes der Richtungskörper gefunden zu haben, es der Zukunft überlassend, zu entscheiden, ob sie nicht bloß richtig, sondern auch erschöpfend sei. Dieselbe scheint bei einigen unserer besten Forscher nur geringen Beifall gefunden zu haben. Hensen¹⁾ kann meine „Gründe für eine Unterscheidung von Keimplasma und histogenem Plasma“ im Kern der Eizelle „nicht für zwingend anerkennen“, was sie vielleicht bisher auch noch nicht waren, und O. Hertwig²⁾ erwähnt meine Ansicht in seinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ überhaupt gar nicht, obwohl er in der Vorrede sagt: „in schwebenden Streitfragen habe ich zwar die Ansichten, welche mir die am meisten berechtigten zu sein schienen, der Darstellung hauptsächlich zu Grunde gelegt, dabei aber auch entgegengesetzte Auffassungen nicht unerwähnt gelassen. Die Minot'sche Hypothese wird besprochen, der Bütschli'schen³⁾ aber der Vorzug eingeräumt, obwohl diese beiden Hypothesen gar keine entsprechenden Gegensätze sind; die erste ist eine rein

1) Hensen „Die Grundlagen der Vererbung“, Zeitschr. f. wiss. Landwirthschaft, Berlin 1885, p. 749.

2) O. Hertwig „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere“, Jena 1886.

3) Bütschli „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörperchen“, Biol. Centralblatt, Bd. VI, p. 5. 1884.

physiologische, die andere eine rein morphologische Erklärung. Diesen Erfahrungen gegenüber möchte ich doch nochmals betonen, dass meine Hypothese eine einfache logische Consequenz aus dem Satz ist, dass die Kernsubstanz das Wesen einer Zelle bestimmt. Wie das geschieht, ist eine andere Frage, die nicht hierher gehört; wenn es nur feststeht, dass es so ist, so folgt aus der histologisch specialisirten Natur einer Zelle, dass sie auch ein dem entsprechendes Kernplasma enthält. Nun enthält das Ei aber auch Keimplasma, sobald es gereift ist, und es bieten sich also nur zwei Möglichkeiten: entweder das vorher ovogene Kernplasma vermag sich wieder in Keimplasma zu verwandeln, oder es vermag dies nicht. Ganz abgesehen nun von den Gründen, welche man für die eine oder die andere Möglichkeit anführen könnte, scheint mir hier die Thatsache ins Gewicht zu fallen, dass wirklich ein Körper vom reifen Ei ausgestossen wird, und noch weit mehr, dass dieser Körper Kernplasma der Eizelle enthält! Man könnte meinen, dass ein solcher Vorgang, wie ich ihn annehme, ohne Analogie sei, aber mit Unrecht, denn jede Embryogenese enthält zahlreiche Zelltheilungen, durch welche ungleiche Kernplasmen von einander getrennt werden müssen, und in allen diesen können wir uns den Vorgang auch nicht anders vorstellen, als dass die beiden verschiedenen Qualitäten von Kernplasma vorher in der Mutterzelle vereinigt waren, wenn wohl auch ihre Differenzirung erst in die letzte Periode vor der Zelltheilung fiel. — Vielleicht sind die gleich anzuführenden

neuen Thatsachen und die daraus abgeleiteten Anschauungen im Stande, auch den beiden genannten Forschern meine Hypothese vom histogenen Kernplasma der Keimzellen in günstigerem Lichte erscheinen zu lassen.

Zunächst hat sie wenigstens das eine Verdienst, mich auf gute Pfade geleitet zu haben.

Wenn wirklich die Richtungskörper die Bedeutung hatten, das „ovogene“ Kernplasma aus dem reifen Ei zu entfernen, dann mussten sie sich auch bei parthenogenetischen Eiern finden, denn diese besitzen ebensogut eine spezifische histologische Struktur, wie die der Befruchtung bedürftigen Eier. Gelang es also, bei Eiern, welche sich durch Parthenogenese entwickeln, die Abschnürung von Richtungskörpern zu beobachten, so war damit zwar noch kein förmlicher Beweis für meine Deutung derselben geführt, aber es war doch eine Thatsache gewonnen, die mit ihr im Einklang stand, und eine Vermuthung beseitigt, welche, wenn sie sich bestätigt hätte, ihr verderblich geworden wäre. Minot, Balfour und E. van Beneden mussten von ihrem Standpunkte aus das Fehlen von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern postuliren, und die Thatsachen hatten bisher mehr für sie zu sprechen geschienen, insofern es trotz mehrfachen Bemühungen doch niemals gelungen war, die Bildung dieser Körper bei parthenogenetischen Eiern zu erweisen.

Im Sommer 1885 gelang es mir zuerst, die Ausstossung eines Richtungskörpers bei dem parthenogenetischen Sommerei einer Daphnide, des *Polyphemus Ocu-*

lus festzustellen.¹⁾ So war also meine Deutung des fraglichen Vorgangs gestützt, und zugleich — wie es wenigstens zunächst scheinen musste — der Stab über die Minot'sche Deutung der Richtungskörperchen gebrochen; denn wenn auch nur bei einer einzigen Art von parthenogenetischen Eiern Richtungskörper gebildet werden, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern, so kann die Ausstossung von Richtungskörpern nicht die Entfernung des männlichen Elementes aus dem Ei bedeuten.

Uebrigens war der Wunsch, über die Bedeutung der Richtungskörper ins Klare zu kommen, nicht das einzige Motiv meiner Untersuchungen gewesen. Ich hoffte vielmehr zugleich auf diesem Wege in das Wesen der Parthenogenese tiefer eindringen zu können.

In der Schrift „über die Continuität des Keimplasmas“ hatte ich im dritten Abschnitt „über das Wesen der Parthenogenese“ mir klar zu werden versucht und war zu dem Schluss gekommen, dass der Unterschied zwischen dem Ei, welches fähig ist sich ohne Befruchtung zu entwickeln und demjenigen, welches der Befruchtung bedarf, in der Masse des Keimplasma's liegen müsse, welches im Ei enthalten ist. Ich nahm an, dass das reife parthenogenetische Ei nahezu doppelt soviel Keimplasma in seinem Kern enthalten müsse, als in dem befruchtungsbedürftigen Ei unmittelbar vor der Befruchtung enthalten ist, oder viel-

1) Diese Beobachtung wurde zuerst kurz mitgeteilt in meiner Schrift „Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung“, Jena, 1885, p. 122.

mehr, ich stellte mir vor, dass die Masse des Kernplasma's, welches nach Ausstossung der Richtungskörper noch im Ei zurückbleibt, bei beiden Eiern gleich sei, dass aber parthenogenetische Eier die Fähigkeit besässen, diese Masse durch Wachsthum aufs Doppelte zu vermehren und so aus eigener Kraft dieselbe Quantität von Keimplasma zu erzeugen, welche bei dem befruchtungsbedürftigen Ei durch das Hinzutreten des Spermakerns gebildet wird. Das war nur eine Hypothese, und „die ganzen Erwägungen“, welche zu ihr geführt hatten, „ruhten, soweit sie ins Einzelne gingen, auf willkürlicher Annahme“, aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet, ob die Embryobildung eintritt ohne Befruchtung, oder nicht, schien mir damals schon sicher und als ein „aus den Thatsachen hervorgehender Schluss“. Es schien mir auch nicht unmöglich, seine Richtigkeit geradezu zu erweisen, vielmehr wies ich darauf hin, dass durch Vergleichung der Kernmasse des parthenogenetischen und des befruchtungsbedürftigen Eies womöglich bei ein und derselben Art sich die Frage entscheiden lassen müsse (a. a. O. p. 102).

So erwuchs mir denn die Aufgabe, diese Vergleichung vorzunehmen. Das Ergebniss derselben war zunächst das schon erwähnte, dass auch bei Parthenogenese Richtungskörper gebildet werden; allein schon bei der ersten mit Erfolg untersuchten Art zeigte sich eine weitere Thatsache, die, wenn sie allgemein war und allen parthenogenetischen Eiern eigenthümlich, durchaus bedeutungsvoll sein musste: die Reifung des parthenogenetischen Eies ist mit der

Ausstossung **eines** Richtungskörpers verbunden, oder anders ausgedrückt: die Kernsubstanz des Keimbläschens wird nur einmal halbt, nicht wie bei den Eiern so zahlreicher anderer Thiere mit befruchtungsbedürftigen Eiern zweimal. War dies ein allgemeiner Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern, so war also damit meine oben dargelegte Hypothese „in ihrer Grundvorstellung“ in der That als richtig erwiesen; die Masse der Kernsubstanz entscheidet über die Fähigkeit des Eies, die Embryonalentwicklung durchzuführen, sie ist bei dem parthenogenetischen Ei doppelt so gross, als bei dem befruchtungsbedürftigen. Im Einzelnen aber war ich irre gegangen, denn der Unterschied in der Masse der Kernsubstanz wird nicht dadurch hervorgebracht, dass beide durch die Ausstossung zweier Richtungskörper zuerst auf $\frac{1}{4}$ ihrer ursprünglichen Kernsubstanz reducirt werden, und dass dann das parthenogenetische Ei seine Kernmasse durch Wachsthum wieder aufs Doppelte steigert, sondern dadurch, dass die Reduktion der ursprünglich vorhandenen Kernsubstanz im einen Falle eine geringere ist, als im andern; beim parthenogenetischen Ei wird sie durch einmalige Kerntheilung nur auf die Hälfte reducirt, beim befruchtungsbedürftigen Ei durch zwei successive Theilungen auf ein Viertel. Es lag nahe, den weiteren Schluss aus dieser Thatsache — falls sie sich als allgemein bestätigte — zu ziehen, dass die Bedeutung des ersten Richtungskörperchens eine andre sein müsse, als die des zweiten; nur das eine konnte die Ent-

fernung des „ovogenen“ Kernplasma's aus dem reifen Ei bedeuten, das zweite aber war offenbar eine Reduktion des Keimplasmas selbst auf die Hälfte. Gerade dieser Punkt schien mir von grosser Bedeutung, weil, wie ich schon längst erkannt hatte und wie weiter unten gezeigt werden soll, die Vererbungstheorie zu der Annahme zwingt, dass jeder Befruchtung eine Halbierung der Anzahl von Idioplasmen vorhergehen muss, welche in den Kernen des elterlichen Individuums vorhanden waren.

Ehe man aber den Sinn der Erscheinungen näher zu ergründen suchte, war es unerlässlich, die Allgemeinheit derselben festzustellen. Es gab zwei Wege, um dazu zu gelangen und den Nachweis zu führen, dass in der That parthenogenetische Eier allgemein nur ein Richtungskörperchen ausstossen, befruchtungsbedürftige aber deren zwei. Man konnte versuchen, bei Arten, welche sich sowohl parthenogenetisch, als zweigeschlechtlich fortpflanzen, die Reifungserscheinungen an beiderlei Eiern zu beobachten — das wäre die einfachste Entscheidung gewesen, vorausgesetzt, dass man sie an einer für den Induktionsbeweis genügenden Zahl von Arten durchführen konnte. Aber auch der andere Weg stand frei, welcher sogar der einzige gewesen sein würde, falls es keine Thiere mit zweierlei Art von Fortpflanzung gäbe; man konnte versuchen, bei einer grösseren Zahl von parthenogenetischen Eiern, womöglich aus verschiedenen Thiergruppen die Reifungserscheinungen festzustellen und sie dann mit dem zu vergleichen, was wir über die

Ausstossung der Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen Eiern so vieler Thierarten bereits Sichereres wissen.

Ich habe beide Wege zugleich eingeschlagen und auf dem zweiten derselben bin ich schon vor geraumer Zeit zu dem sicheren Ergebniss gelangt, dass in der That der oben bezeichnete Unterschied ein allgemeiner und durchgreifender ist. Es zeigte sich, dass bei allen parthenogenetischen Eiern, welche ich mit dem werthvollen Beistand meines Schülers, des Herrn Ischikawa aus Tokio noch ferner untersuchte, nur ein primäres Richtungskörperchen gebildet wird, und andererseits ergab mir eine möglichst umfassende Durchforschung der Litteratur, dass nicht ein einziger zweifelloser Fall bekannt ist, in welchem bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein Richtungskörper ausgestossen wird, dass hingegen sehr zahlreiche Fälle aus beinahe allen Thiergruppen vorliegen, in welchen es vollkommen sicher ist, dass deren zwei successiv gebildet werden. Manche ältere Beobachtungen sind dabei nicht zu gebrauchen, weil sie nur einfach die Anwesenheit von zwei Richtungskörpern erwähnen, ohne dass in den Beobachtungen ein Anhalt dafür geboten wäre, ob dieselben successiv vom Ei sich ablösten und nicht etwa erst durch nachträgliche Theilung eines einzigen vom Ei ausgestossenen Körpers entstanden waren. Auch bei Parthenogenese werden meistens zwei Richtungskörper gebildet, allein sie gehen aus einer solchen nachträglichen Theilung des einen vom Ei sich lösenden Körpers hervor. Diese nachträglichen Theilungen haben aber für das Ei und damit auch für die Deutung des Vorgangs nur eine untergeordnete

Bedeutung. Das Wesen des Vorgangs liegt darin, dass bei Parthenogenese der Kern der Eizelle sich nur einmal theilt, bei Befruchtungsbedürftigkeit zweimal, nicht darin, ob der ausgestossene Kern- und Zelltheil sich später direkt auflöst oder erst nach vorhergegangener Theilung. Man wird also unterscheiden müssen zwischen primären und sekundären Richtungskörpern. Thut man dies und lässt alle zweifelhaften Fälle der Litteratur bei Seite, so bleibt eine so grosse Zahl sicherer Beobachtungen übrig, dass die Thatsache als festgestellt betrachtet werden darf, dass bei allen befruchtungsbedürftigen Eiern zwei primäre Richtungszellen abgelöst werden, niemals weniger und niemals mehr.

Daraus ergab sich nun also der, wie ich glaube, recht bedeutungsvolle Satz: Der Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern liegt darin, dass bei ersteren nur eine primäre Richtungszelle ausgestossen wird, bei den letzteren deren zwei.

Als ich im Juli 1886 eine kurze Mittheilung¹⁾ über einen Theil der an parthenogenetischen Eiern gemachten Beobachtungen veröffentlichte, beschränkte ich mich ganz auf die Thatsachen und erwähnte diese Folgerung aus ihnen noch nicht, einfach deshalb, weil ich wünschte, erst dann damit hervortreten, wenn ich auch auf dem ersten der beiden bezeichneten Wege genügende Beobachtungen gewonnen hätte. Ich würde gern das gesammte aufzu-

1) Weismann „Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern“, Zool. Anzeiger 1886, p. 570.

bringende Beweismaterial auf einmal vorgelegt haben, ehe ich es unternahm, mit den weittragenden Schlüssen hervorzutreten, die sich mir aus dem neu gewonnenen Satz ergeben hatten. Leider zeigte sich das Untersuchungsmaterial, auf welches ich meine Hoffnung eines unmittelbar bevorstehenden Abschlusses der Untersuchungen damals gegründet hatte, als weniger günstig, wie ich angenommen hatte. Viele hundert Schnitte durch frisch abgelegte Wintereier von *Bythotrephes longimanus* wurden vergeblich angefertigt; sie gaben nicht den gehofften Aufschluss, und fortgesetzte Untersuchung an anderem Material hat zwar zu besseren Resultaten geführt, ist aber auch jetzt noch nicht vollständig abgeschlossen.

Ich würde deshalb auch jetzt noch nicht mit dem oben aufgestellten Satz hervorgetreten sein, wenn nicht von anderer Seite her derselbe Gedanke auf Grund meiner eigenen, sowie einer neuen Beobachtung gestreift worden wäre. In der neuesten Nummer des „biologischen Centralblattes“ gibt Blochmann¹⁾ über seine schon früher veröffentlichten, neuerdings aber noch weiter fortgesetzten Untersuchungen über die Bildung von Richtungskörpern bei den Insekteneiern Bericht. Bekanntlich hatte dieser feine und sorgfältige Beobachter schon früher den Nachweis geführt, dass auch bei den Insekten Richtungskörper gebildet werden, während man bis dahin dieselben vermisst hatte. Durch Blochmann sind sie bis jetzt

1) Blochmann, „Ueber die Richtungskörper bei den Insekten-eiern“. Biolog. Centralblatt, 15. April 1887.

bei Vertretern dreier verschiedener Insekten-Ordnungen nachgewiesen, so dass man in der That „sicher hoffen kann, auch bei den anderen Insekten Entsprechendes aufzufinden“. Dieser Nachweis ist wichtig und mir persönlich begreiflicher Weise sehr erwünscht, da ich von lange her dem Vorgang der Richtungszellen-Bildung eine hohe physiologische Bedeutung zugeschrieben habe, und es mit einer solchen unvereinbar wäre, wenn der Vorgang in ganzen Klassen von Thieren nicht vorkäme. Gerade eben, um diese Lücke in unserm Wissen auszufüllen und meine theoretischen Vorstellungen von dieser Seite her sicher zu stellen, hatte ich einem meiner Schüler, Herrn Dr. Stuhlmann¹⁾ das Thema der Reifung des Insekten-eies vorgeschlagen, und es ist ein sonderbares Spiel des Zufalls, dass es gerade ihm — wie freilich auch seinen zahlreichen Vorgängern — trotz vieler darauf verwendeter Mühe durchaus nicht glücken wollte, den erwarteten Befund auch wirklich zu beobachten. Ungunst der zur Untersuchung gewählten Arten mag an diesem Misserfolg wohl wesentlichen Antheil haben, jedenfalls ist jetzt an dem allgemeinen Vorkommen der Richtungs-Kerntheilung, wenn ich so sagen darf, bei den Insekten um so weniger zu zweifeln, als Blochmann in seinem neuesten Beitrag zur Kenntniss dieser Verhältnisse den Nachweis bringt, dass auch bei den Blattläusen Richtungskörper gebildet werden. Er untersuchte die Wintereier von *Aphis aceris* und stellte fest, dass die-

1) F. Stuhlmann, „Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus“, Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. I, p. 101.

selben zwei Richtungskörper successive von sich abschneiden. Auch bei den viviparen Aphiden konnte er einen Richtungskörper auf dünnen Schnitten nachweisen, wenn er auch dessen „Entstehung noch nicht in allen Phasen verfolgen konnte“. Derselbe bleibt, wie es scheint, hier ausnahmsweise lang erhalten und lässt sich noch nachweisen, wenn das Blastoderm schon gebildet ist, ja manchmal auch dann, „wenn die Entwicklung weiter fortgeschritten ist“. Geübte Beobachter der neuesten Zeit wie Will und Witlaczil hatten bisher an den parthenogenetischen Eiern der Blattläuse keine Richtungskörper auffinden können, und der jetzt von Blochmann erbrachte Beweis ihrer Existenz scheint mir schon deshalb von grossem Werth, weil man gerade hier bei den in vieler Beziehung so ungewöhnlich reducirten Eiern der Aphiden, bei denen z. B. der primäre Dotter und die Eischale gänzlich fehlen, am ersten auch einen Wegfall der Bildung von Richtungskörperchen hätte erwarten können, falls dieselben keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung besässen.

Ihre Anwesenheit bei Aphiden bestätigt von Neuem ihre hohe physiologische Bedeutung. Für die hier behandelte Hauptfrage aber haben diese Beobachtungen dadurch besonderes Interesse, dass bei den „parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Aphis nur ein Richtungskörper“ gefunden wurde, während „bei den befruchteten normaler Weise zwei entstehen“. Mit Recht findet der Verfasser „dieses Ergebniss auffallend übereinstimmend mit den „von mir gewonnenen“ Resultaten bei den Sommereiern verschiedener Daphniden“ und knüpft da-

ran die Bemerkung, „es wäre von grossem Interesse zu wissen, ob dabei ein allgemeines Gesetz vorliegt“. Darauf kann ich nun antworten: Dieses Gesetz liegt in der That vor. Nicht nur bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden, sondern, wie ich jetzt hinzufügen kann, auch der Ostracoden und Rotatorien¹⁾ wird nur ein primärer Richtungskörper gebildet, bei allen zur Befruchtung bestimmten Eiern aber deren zwei.

Ehe ich weitergehe zu den Schlüssen, welche aus dieser Thatsache zu ziehen sind, möchte ich gleich eine Schwierigkeit beseitigen, die denselben scheinbar diejenigen Eier bereiten, welche fakultativ befruchtungsbedürftig sind oder auch fähig zu parthenogenetischer Entwicklung. Bekanntlich ist dies bei den Bieneneiern der Fall. Man könnte einwerfen, dass ein und dasselbe Ei nur für die eine der beiden Entwicklungsarten bereit sein könne; entweder liege die Fähigkeit in ihm, zwei successive Kerntheilungen bei seiner Reifung einzugehen,

1) Bei den Sommereiern von Rotatorien haben Ischikawa und ich ein Richtungskörperchen beobachtet und konnten unzweifelhaft feststellen, dass ein zweites nicht gebildet wird. Die Richtungsspindel war schon von Tessin beobachtet worden, und Billet hatte Polkörperchen bei *Philodina* beobachtet, ohne indessen auf die Zahl derselben Werth zu legen. Alle diese Beobachtungen waren freilich keine sicheren Beweise für die Bildung von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern, solange es nicht feststand, dass die Sommereier der Rotatorien sich parthenogenetisch oder nur parthenogenetisch entwickeln. Jetzt — nachdem wir einmal wissen, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper ausstossen, dürfte man freilich auch den Rückschluss machen und schliessen, da das Sommerei von Rotatorien (*Lacinularia*) nur einen Richtungskörper ausstieß, muss es ein parthenogenetisches Ei gewesen sein. Es ist uns indessen gelungen, auch die Parthenogenese der Räderthiere direkt nachzuweisen, wie andern Orts gezeigt werden soll.

und dann werde es dadurch befruchtungsbedürftig, oder es liege in ihm, nur eine solche Theilung einzugehen und also nur ein Richtungskörperchen zu bilden, und dann sei es zu parthenogenetischer Entwicklung fähig. Es ist nun aber bei der Biene nicht zweifelhaft — wie ich in jener Abhandlung über das Wesen der Parthenogenese hervorhob —, dass dieselben Eier sich parthenogenetisch entwickeln, welche unter anderen Umständen befruchtet worden wären. Die Versuche von Bessels¹⁾, der junge Königinnen flügelahm machte und dadurch von der Begattung ausschloss, haben gezeigt, dass alle Eier, welche ein solches Weibchen legte, nur Drohnen lieferten, d. h. Männchen, welche bekanntlich aus parthenogenetischer Entwicklung hervorgehen. Andererseits aber haben die Bienenzüchter längst festgestellt, dass junge Königinnen, welche normaler Weise begattet wurden, lange Zeit hindurch nur Eier legen, aus denen Weibchen kommen, d. h. welche befruchtet waren. Dieselben Eier also (die untersten in den Eiröhren des Ovariums), welche bei den flügelahmen Weibchen sich parthenogenetisch entwickelten, werden bei normal begatteten Weibchen befruchtet, und es erhebt sich die Frage, auf welche Weise die Eier im Stande sind, sich den Umständen anzupassen, zwei Richtungskörper auszustossen, wenn sie befruchtet werden sollen, nur einen, wenn die Befruchtung ausbleibt.

Die Frage ist indessen vielleicht nicht so schwer zu

1) E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie, widerlegt durch das Experiment“. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18, p. 124. 1868.

lösen, als es scheint. Wenn man annehmen dürfte, dass in solchen fakultativ befruchtungsbedürftigen Eiern das zweite Polkörperchen erst dann ausgestossen wird, wenn ein Spermatozoon ins Ei eingedrungen ist, so würde die Erklärung gegeben sein, warum es sich beim Ausbleiben der Befruchtung parthenogenetisch entwickeln kann. Nun wissen wir ja allerdings durch Oscar Hertwig und Fol, dass bei den Eiern von Echinus die beiden Richtungskörper schon im Ovarium gebildet werden, also völlig unabhängig von der Befruchtung, allein in diesem und in anderen ähnlichen Fällen findet eben auch niemals parthenogenetische Entwicklung des Eies statt. Es liegen aber andere Beobachtungen vor, welche darauf hinweisen, dass wohl der erste, nicht aber der zweite Richtungskörper vor dem Eindringen des Spermatozoons gebildet wird. An völlig beweisenden Beobachtungen fehlt es zwar begreiflicher Weise, da kein Grund vorlag, so scharf zwischen erstem und zweitem Richtungskörper zu unterscheiden, aber bei zahlreichen Eiern scheint doch der zweite Polkörper stets erst auszutreten, wenn das Spermatozoon eingedrungen ist, und noch der jüngste Beobachter des Froscheies, O. Schultze, sah am unbefruchteten Ei nur das erste Polkörperchen hervortreten, wenn auch allerdings eine zweite Kernspindel sich bildete, das zweite Körperchen aber trat erst nach erfolgter Besamung aus dem Ei hervor. So liegt denn der Gedanke nahe, es möchte bei dem grössten Theil der thierischen Eier auch die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine reine „Reifungserscheinung“ des Eies und unabhängig von Besamung sein, bei einem Theil derselben,

besonders bei den Eiern der Arthropoden, erfolge die Bildung der zweiten Richtungsspindel erst auf den Reiz eines eingedrungenen Spermatozoon. Man würde — falls sich diese Vermuthung bestätigen sollte — begreifen können, warum gerade in bestimmten Thierklassen überall da Parthenogenese vorkommt, wo es die äusseren Lebensverhältnisse wünschenswerth erscheinen lassen, und ferner, warum bei so manchen Arten von Insekten sporadische Parthenogenese beobachtet wird, d. h. parthenogenetische Entwicklung einzelner Eier (Schmetterlinge). Kleine individuelle Verschiedenheiten in der Leichtigkeit, mit welcher die zweite Richtungsspindel unabhängig von Besamung gebildet wird, würden hier den Ausschlag geben, ob ein Ei zur Parthenogenese befähigt ist oder nicht. Sobald aber einmal die zweite Richtungsspindel gebildet ist, wird Parthenogenese ausgeschlossen sein, denn Richtungsspindel und Furchungsspindel sind zwei ganz verschiedene Dinge, und trotzdem sie die gleiche Menge und Art des Keimplasmas enthalten, so wird eine Umwandlung der einen in die andere dennoch kaum stattfinden können. Der folgende Abschnitt wird dies zeigen.



II. Die Bedeutung des zweiten Richtungkörpers.

Ueber die physiologische Bedeutung des ersten Richtungkörpers, oder besser der ersten Theilung des Keimbläschens wurde oben schon gesprochen und dieselbe als die Entfernung der mit der Reifung des Eies überflüssig und hinderlich gewordenen „ovogenen“ Kernsubstanz bezeichnet. In der That wüsste ich nicht, welch' anderen Sinn man diesem Vorgang unterlegen wollte, nachdem wir nun wissen, dass diese erste Theilung des Kerns sowohl den befruchtungsbedürftigen, als den parthenogenetischen Eiern zukommt. Es muss dadurch ein Theil des Kerns aus dem Ei entfernt werden, der beiden Eiarten bis zur Vollendung ihres Wachsthums nothwendig war und der dann überflüssig und zugleich hinderlich wird. Sehr interessant scheinen mir in dieser Beziehung die Beobachtungen von Blochmann¹⁾ an den Eiern von *Musca vomitoria*. Hier finden zwar die beiden successiven Theilungen des zur Kernspindel umgewandelten Keimbläschens statt, aber es werden nicht eigentliche Richtungkörper gebildet, sondern die beiden ihnen ent-

1) a. a. O. p. 110.

sprechenden Kerne, von denen der eine sich nochmals theilt, lagern sich nur auf die Oberfläche des Eies, allerdings „umgeben von einem Hofe dotterfreien Plasma's“, um später zu zerfallen. Es kommt also offenbar wesentlich darauf an, den Einfluss des Kernplasmas, welches in den Richtungskernen vom Eikern abgetrennt wird, auf die Eizelle zu eliminiren, mag dies nun durch eine förmliche Zelltheilung geschehen, wie es die Regel ist bei der grossen Mehrzahl thierischer Eier, oder nur durch die Theilung und Beiseiteschaffung des Kernes allein. Gewiss liegt im Vorkommen des letzteren Modus „noch ein weiterer Beweis für die Wichtigkeit des Vorgangs in physiologischer Beziehung“ und dies, zusammengenommen mit der Allgemeinheit des Vorkommens bei allen Eiern, parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen, zwingt dazu, ihm eine bestimmte Bedeutung beizulegen. Keine der verschiedenen Erklärungsversuche von der Bedeutung der Richtungskörper im Allgemeinen passt aber auf diesen ersten, ausser der von mir versuchten.

Anders steht es mit der Bedeutung der zweiten Kerntheilung oder des zweiten Richtungskörpers. Hier wäre die Möglichkeit gegeben, zur Ansicht Minot's, Balfour's und E. von Beneden's zurückzukehren, und in der Entfernung dieses Kerntheils die Entfernung des männlichen Theils der vorher zwitterigen Eizelle zu sehen. Der zweite Richtungskörper wird ja nur dann ausgestossen, wenn das Ei befruchtet werden soll, und es könnte ja auf den ersten Blick ganz plausibel erscheinen, dass diese Herrichtung des Eies zur Befruchtung auf der Weiblichmachung desselben beruhe. Ich glaube indessen

nicht, dass dem so ist, und bin der Meinung, dass dieser Vorgang einen ganz andern und viel tieferen Sinn hat.

Wie soll man sich denn überhaupt dieses vorherige Zwitterthum der Eizelle und das nachherige Weiblichwerden vorstellen? Was ist denn die Essenz, das Wesen der Weiblichkeit oder der Männlichkeit? Wir kennen weibliche und männliche Individuen bei den thierischen und pflanzlichen Arten. Die Unterschiede derselben beruhen theils darauf, dass sie verschieden geartete Fortpflanzungszellen hervorbringen, theils sind sie sekundärer Natur und stellen Anpassungen des Organismus an die Funktionen der Fortpflanzung dar, sind bestimmt, das andere Geschlecht anzulocken, oder das Zusammentreffen der beiderlei Fortpflanzungszellen zu sichern, oder schliesslich auch die Entwicklung des befruchteten Eies zu ermöglichen, unter Umständen dieselbe bis zum Heranwachsen des Kindes zu leiten. Aber alle diese Unterschiede — mögen sie noch so gross sein — berühren doch nicht die Wesenheit des Organismus in ihren letzten Grundlagen. Die Blutzellen des Weibes und des Mannes sind dieselben, die Nerven- und Muskelzellen ebenso, und selbst die Sexualzellen, so verschieden sie sind an Grösse, Aussehen und meist auch an Beweglichkeit, müssen doch dieselbe fundamentale Substanz enthalten, dasselbe Idioplasma, welches es mit sich bringt, dass von der weiblichen Keimzelle ebenso gut die männlichen, als die weiblichen Eigenschaften der mütterlichen Vorfahrenlinie vererbt werden, und von der männlichen ebenso gut die weiblichen, als die männlichen Eigenschaften der väterlichen Vorfahrenlinie. Die Kern-

substanz ist es also nicht, die geschlechtlich differenziert ist.

Ich habe früher schon darauf hingewiesen, dass in der eben erwähnten Vererbungsthatsache eine Widerlegung der Minot'schen Theorie liegt, da ja von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, und Strasburger¹⁾ hat denselben Einwurf geltend gemacht. Ich halte ihn für endgültig entscheidend, denn er entzieht der Theorie jede mögliche Ausflucht. Eine solche stand offen, solange man noch nicht wusste, dass der wesentliche Theil des Richtungskörperchens Kernsubstanz ist, und dass diese die Bedeutung von Idioplasma, von Vererbungssubstanz besitzt. Man hätte ja vielleicht sagen können, die Männlichkeit, welche aus dem Ei entfernt werde, bestehe nur in einem Zustand, etwa vergleichbar der Ladung mit positiver oder negativer Elektrizität, und dieser Zustand sei an die Substanz des Richtungskörpers gebunden, dessen Entfernung eben nur als Träger dieses unbekanntes Etwas Bedeutung habe. Ich möchte übrigens eine so unklare Vorstellung keinem der Forscher in die Schuhe schieben, die sich der Minot'schen Theorie angeschlossen haben. Sollte aber auch Jemand bereit sein, dieselbe anzunehmen, er würde damit Nichts mehr ausrichten, er würde dadurch nicht in den Stand gesetzt, die Theorie noch über Wasser zu halten, denn wir wissen jetzt, dass Kernsubstanz mit dem Richtungskörper entfernt wird, und

1) Strasburger „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage einer Theorie der Zeugung“, Jena 1884.

dies verlangt eine Erklärung, die von dieser Theorie aus nicht mehr gegeben werden kann, sobald die ausgestossene Kernsubstanz nicht bloß indifferenter Träger des unbekanntes „Princip“ der Männlichkeit ist, sondern Vererbungssubstanz. Ich glaube deshalb, dass die Minot-Balfour-van Beneden'sche Hypothese, ein so geistreicher und zur Zeit ihrer Aufstellung auch berechtigter Versuch sie gewesen, doch endgültig aufgegeben werden muss.

Meine Ansicht über die Bedeutung des zweiten Richtungkörpers ist kurz gesagt die, dass dadurch eine Reduktion des Keimplasma's erzielt wird, nicht bloß an Masse, sondern vor Allem an Complication der Zusammensetzung. Es wird durch diese zweite Kernteilung die übermäßige Anhäufung verschiedenartiger Vererbungs-Tendenzen oder Keimplasma-Arten verhindert, welche sonst nothwendig durch die Befruchtung eintreten müsste. Mit dem Richtungskern werden ebenso viele verschiedene Idioplasma-Arten aus dem Ei entfernt, als nachher durch den Spermakern wieder in dasselbe eingeführt werden, und es dient also diese zweite Theilung des Eikerns dazu, die Zahl der verschiedenen Idioplasma-Arten, welche das Keimplasma zusammensetzen im Laufe der Generationen immer auf derselben Höhe zu halten.

Um dies verständlich zu machen, bedarf es noch einer kurzen Auseinandersetzung.

Aus der ganzen glänzenden Reihe von Untersuchungen über den Befruchtungs-Vorgang, welche mit

Auerbach und Bütschli begann und durch Hertwig, Fol und Strasburger bis zu von Beneden hinzieht, viele andere verdiente Namen noch einschliessend, aus diesen allen und aus den theoretischen Erwägungen, wie sie von Pflüger, Nägeli und von mir selbst mit in die Wagschale gelegt wurden, geht jedenfalls das Eine mit Sicherheit hervor, dass es eine Vererbungssubstanz giebt, d. h. einen materiellen Träger der Vererbungstendenzen, und dass dieser in der Kernsubstanz der Keimzelle enthalten ist und zwar in demjenigen Theil derselben, welcher den Kernfaden bildet und welcher zu gewissen Perioden in der Gestalt von Schleifen oder Stäbchen erscheint. Weiter darf behauptet werden, dass die Befruchtung auf einer Aneinanderlagerung einer gleichen Anzahl väterlicher und mütterlicher Kernschleifen besteht, welche auf diese Weise den Furchungskern zusammensetzen. Es kommt hier nicht darauf an, ob die väterlichen und mütterlichen Kernschleifen früher oder später mit einander verschmelzen, oder ob sie getrennt bleiben, wesentlich für die hier anzustellenden Erwägungen ist nur, dass die vom Vater und von der Mutter stammende Vererbungssubstanz an Masse ganz oder nahezu gleich ist. Wenn nun die Keimzellen des Kindes die vereinigten Keimplasmen der Aeltern enthalten, und dabei die Masse des Keimplasma's in der einzelnen Keimzelle dieselbe bleiben soll, wie bei den Aeltern, so wird also nur halb so viel väterliches Keimplasma in den Keimzellen des Kindes enthalten sein, wie in der Keimzelle des Vaters enthalten war, und nur halb so viel mütter-

liches, als in der Keimzelle der Mutter enthalten war. Das ist ja die allbekannte Rechnung der Thierzüchter, welche nur statt Keimplasma „Blut“ sagen. Der Sprössling hat zur Hälfte väterliches, zur andern Hälfte mütterliches „Blut“, der Enkel enthält $\frac{1}{4}$ Blut vom mütterlichen Grossvater, $\frac{1}{4}$ von der mütterlichen Grossmutter u. s. w.

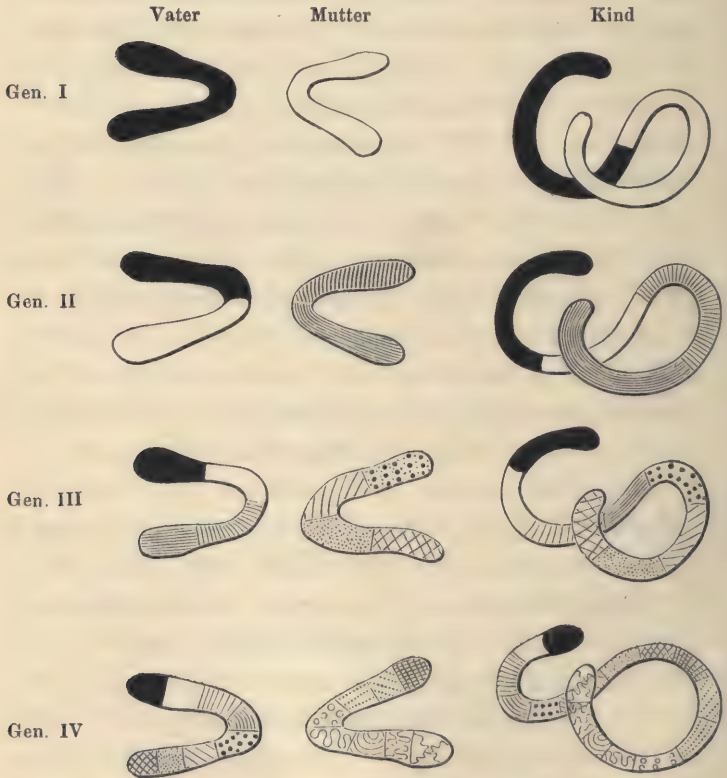
Stellen wir uns nun einmal vor, die geschlechtliche Fortpflanzung sei eben erst in die Thierwelt eingeführt worden und bisher habe nur ungeschlechtliche Fortpflanzung geherrscht, so muss das Keimplasma der ersten Generation einer Art, die beginnt sich geschlechtlich fortzupflanzen, noch völlig gleichartig sein; es muss bestehen aus vielen kleinsten Einheiten der Vererbungs-substanz, von denen jede der andern ganz gleich ist und von denen jede die Tendenz in sich trägt, unter gewissen Verhältnissen die gesammten Eigenschaften des Alters auf einen neuen (kindlichen) Organismus zu übertragen. In den Kindern dieser ersten geschlechtlich sich fortplanzenden Generation werden sich die beiden älterlichen Keimplasmen vereinigen, und in jeder Keimzelle, welche diese geschlechtlich erzeugte Generation hervorbringt, werden nun zwei Arten von Keimplasma enthalten sein: väterliches und mütterliches, aber jedes nur in halber Menge, wenn die Gesamtmenge des Keimplasma's das einmal bestimmte Mass einhalten soll; jedes der beiden Ahnenplasmen, wie ich es einfach bezeichnen will, wird also nur durch halb so viel Keimplasma-Einheiten vertreten sein, als in den älterlichen Keimzellen.

In der dritten Generation treten mit der Befruchtung zwei neue Ahnenplasmen zu den zwei schon vorhandenen hinzu, und in den Keimzellen dieser Generation müssen vier verschiedene Ahnenplasmen enthalten sein, von denen aber jede nur ein Viertel der Gesamtmasse ausmacht. In jeder folgenden Generation verdoppelt sich die Zahl der Ahnenplasmen, während ihre Masse halbiert wird. So wird in der vierten Generation jedes der 16 Ahnenplasmen nur $\frac{1}{16}$ der Gesamtmasse ausmachen, in der fünften jedes der 32 Ahnenplasmen nur $\frac{1}{32}$ u. s. f. Das Keimplasma der zehnten Generation würde aus 1024 verschiedenen Ahnenplasmen zusammengesetzt sein, das der n^{ten} aus n^2 . Schon in der zehnten Generation also würde jedes einzelne Ahnenplasma nur noch den 1024^{ten} Theil der Gesamtmasse des in einer einzelnen Keimzelle enthaltenen Keimplasma's bilden können. Wir wissen Nichts darüber, wie lange dieser Theilungsprocess der Ahnen-Keimplasmen sich fortsetzen kann, aber wenn er sich auch bis zur äussersten möglichen Grenze fortgesetzt hätte, soweit, dass jedes Ahnenplasma nur noch durch eine einzige Keimplasma-Einheit mehr vertreten war, zuletzt musste doch ein Zeitpunkt kommen, von dem ab eine weitere Halbierung nicht mehr möglich war, weil eben Einheiten ihrem Begriff nach nicht mehr theilbar sind; d. h. nicht mehr theilbar, ohne ihre Natur als Vererbungssubstanz zu verlieren.

Das umstehende Schema sucht dies anschaulich zu machen. In Generation I ist väterliches und mütterliches Keimplasma noch völlig homogen und enthält noch keine differenten Vererbungsqualitäten; das Keimplasma

des Kindes aber enthält zu gleichen Theilen zwei Arten von Keimplasma. In der zweiten Generation vereinigt sich dieses kindliche Keimplasma mit einem von anderen

Fig. 1.



Eltern abstammenden, aber ebenfalls nur aus zwei Ahnenplasmen zusammengesetzten Keimplasma und die daraus hervorgehende dritte Generation beherbergt nun in ihren Keimzellen vier verschiedene Ahnenplasmen u. s. w. Das

Schema reicht nur bis zum Kind der vierten Generation, dessen Keimzellen also 16 verschiedene Ahnenplasmen enthalten. Wenn wir uns aber vorstellen, die Keimplasma-Einheiten seien so gross, dass nur 16 in dem Kernfaden Platz hätten, dann würde also die Grenze der Theilbarkeit mit der fünften Generation schon erreicht sein und eine weitere Halbierung der Ahnenplasmen wäre unmöglich.

Mögen nun aber die Einheiten in Wirklichkeit noch so klein sein, so ist doch nicht zu zweifeln, dass die Grenze der Halbierungsmöglichkeit bei allen heute lebenden Arten längst erreicht ist, da von allen angenommen werden muss, dass sie sich nicht erst seit zehn oder hundert Generationen auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. Sie müssen alle schon so viele verschiedene Ahnen-Keimplasmen enthalten, als sie überhaupt zu enthalten fähig sind, und es entsteht also die Frage, wie denn nun heute die geschlechtliche Fortpflanzung vor sich gehen kann, ohne dass die Masse des Keimplasma's, welches zu einer Keimzelle gehört, sich mit jeder neuen Generation verdoppelt?

Darauf giebt es nur eine Antwort, welche lautet: durch eine in jeder Generation sich wiederholende Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen.

Das muss so sein; fraglich ist nur, wie und zu welcher Zeit diese postulierte Reduktion zu Stande kommt.

Da das Keimplasma nach unserer Anschauung im

Kern seinen Sitz hat, so kann die geforderte Reduktion also nur durch Kerntheilung sich vollziehen, und es muss, ganz abgesehen davon, was allenfalls davon schon beobachtet sein möchte, behauptet werden, es müsse eine Art der Kerntheilung geben, durch welche die im Mutterkern enthaltenen Ahnenplasmen dergestalt auf die Tochterkerne vertheilt werden, dass jedem Tochterkern nur die halbe Zahl derselben zukomme. Nach Roux's¹⁾ scharfsinniger Darlegung brauchen wir wohl nicht mehr zu zweifeln, dass die so ungemein umständliche und verwickelte karyokinetische Kerntheilung, wie man sie bisher kannte, als ein Mittel angesehen werden muss, „den Kern nicht bloß seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen.“ In der unendlichen Mehrzahl der Fälle handelt es sich offenbar darum, eine möglichst gleichmässige Vertheilung der Kernsubstanz in die Tochterkerne zu bewirken, und zwar in dem Sinn, dass jede „differente Qualität“, die im Mutterkern enthalten ist, auf jede der beiden Tochterkerne übergeht. Diese Auslegung der gewöhnlichen Karyokinese ist nicht so unsicher, als sie vielleicht auf den ersten Blick erscheint. Freilich können wir die Ahnenplasmen nicht direkt sehen, oder wissen wenigstens nicht, welche und wie grosse Theile des Kernfadens wir dafür ansprechen müssen, allein wenn die Längsspaltung der Kernschleifen, solange sie in der Aequatorialebene der Kernspindel liegen, wie sie Fleming zuerst entdeckte, überhaupt einen Sinn haben

1) Wilhelm Roux „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren“, Leipzig 1884.

soll, so kann es nur der einer möglichst gleichen Theilung und Vertheilung der kleinsten verschiedenartigen Elemente des Kernfadens sein. Es ist ja festgestellt, dass die beiden Spaltheilften der Schleifen niemals in den gleichen Tochterkern wandern, sondern die eine in diesen, die andere in den anderen. Nicht um eine der Masse nach absolut gleiche Theilung des Kerns kann es sich also dabei handeln, sondern darum, dass gewisse verschiedene Qualitäten des Kernfadens alle ohne Ausnahme beiden Tochterkernen zukommen. Diese verschiedenen Qualitäten sind aber eben nichts Anderes, als das, was ich Ahnenplasmen genannt habe, die Keimplasmen der verschiedenen Vorfahren, welche in grosser Zahl, aber ein jedes nur in geringer Menge im Kernfaden enthalten sein müssen. Die grosse Zahl wird nicht nur durch die Vererbungserscheinungen gefordert, sondern sie geht auch aus der relativ bedeutenden Gesamtlänge des Kernfadens hervor; die geringe Masse des einzelnen folgt daraus. Beide zusammen aber lassen auf eine im Ganzen lineare Anordnung der Ahnenplasmen in den dünnen, fadenförmigen Kernschleifen schliessen, und die Thatsache der Längsspaltung dieser Schleifen scheint mir nahezu ein Beweis für diese Art der Anordnung zu sein, indem eben nur unter dieser Voraussetzung der Vorgang einen Sinn hat.

So steht es mit der Art der Karyokinese, welche noch bis vor Kurzem allein zur Beobachtung gekommen war. Wenn aber die postulierte Reduktionstheilung wirklich existirt, dann muss noch eine andere Art der Karyo-

kinese vorkommen, bei welcher die primären Kernschleifen des Aequators nicht gespalten werden, sondern ungetheilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet. Dann hätten wir die verlangte Herabsetzung der Zahl der Ahnenplasmen, indem jeder Tochterkern nur die Hälfte der Gesamtzahl des Mutterkerns erhielt.

Dieser zweite Modus der Karyokinese muss nun nicht bloß existiren, sondern er ist wohl bereits beobachtet und nur noch nicht in diesem Sinn gedeutet worden.

Hierher wird schon E. von Beneden's¹⁾ Beobachtung an dem Ei von *Ascaris megalcephala* zu rechnen sein, ich meine seine Angabe, dass die Theilung des Kerns bei Bildung des Richtungskörpers von dem gewöhnlichen Schema der Karyokinese abweiche, indem die Theilungsebene hier senkrecht auf der gewöhnlichen Theilungsebene stehe. Carnoy²⁾ hat später diese Angabe ihrem Hauptinhalt nach bestätigt und noch hinzugefügt, dass von den acht Kernschleifen, welche im Aequator der Spindel sich zusammenfinden, vier mit dem ersten Polkörper entfernt werden, und von den vier im Ei zurückbleibenden wiederum die Hälfte, also zwei mit dem zweiten Richtungskörper. Schon in der ersten dieser beiden Theilungen müsste eine Reduktionstheilung ge-

1) E. von Beneden „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire“, Gand et Leipzig, Paris 1883.

2) J. B. Carnoy „La Cytodiérèse de l'oeuf, la vésicule germinative et les globules polaires de l'*Ascaris megalcephala*“, Louvain, Gand, Lierre 1886.

sehen werden, falls es sicher wäre, dass jede der acht Kernschleifen aus verschiedenem Ahnenplasma bestände. Dies ist nun aber nicht anzunehmen, wenn es auch direkt nicht zu widerlegen ist, insofern wir die Ahnenplasmen nicht sehen können. Trotzdem aber muss behauptet werden, dass die Entfernung der ersten vier Schleifen eine Verminderung des Kerns in seiner Ahnenplasmen-Zahl nicht bedeuten könne, weil — wie bereits gesagt wurde — eine zweimalige Halbierung der Ahnenplasmen-Zahl nicht denkbar ist, und weil dieser erste Richtungskörper auch den parthenogenetischen Eiern zukommt, bei denen eine solche Halbierung überhaupt nicht stattfinden kann. Der karyokinetische Vorgang lässt sich aber auch vollkommen gut als Abspaltung des ovogenen Kernplasma's auffassen, denn wir wissen durch die Beobachtungen Flemming's und Carnoy's, dass unter Umständen noch nachträgliche Spaltungen und damit Verdoppelungen der Kernschleifen vorkommen, d. h. solche, die erst an dem Material der Tochterkerne ablaufen. Dies beweist aber, meines Erachtens, dass es Kerne giebt, in welchen dieselben Ahnenplasmen doppelt, d. h. in zwei verschiedenen Schleifen vorkommen. Solche in Bezug auf ihre Zusammensetzung aus Ahnenplasmen „identische Schleifen“ können aber sehr wohl verschiedene ontogenetische Stufen dieser Idio plasmen enthalten, und das wird hier der Fall sein, wenn vier Schleifen der ersten Kernspindel als ovogenes, die vier anderen als Keimplasma aufgefasst werden müssen. Die Theilung der ersten Richtungsspindel wird somit nicht als Reduktionstheilung angesehen werden

dürfen, sondern als eine Aequationstheilung¹⁾ ganz analog derjenigen, welche nach meiner Auffassung den Aufbau des Embryo leiten. Dies würde geradezu bewiesen sein, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass die acht Schleifen der Richtungsspindel durch Längsspaltung aus nur vier primären Schleifen entstanden wären, denn die Längsspaltung des Kernfadens ist ja eben gerade das Mittel, um die verschiedenen ontogenetischen Stufen des Idio- plasmas (der Kernsubstanz) von einander zu trennen, ohne dass dabei zugleich eine Verminderung der Ahnen- plasmen in den Tochterkernen eintritt. So habe ich früher schon zu zeigen versucht, dass die ontogenetische Entwicklung des Eies mit einer stufenweisen, von Theilung zu Theilung vorschreitenden Umwandlung des Kern- plasma's verbunden sein muss, und dies wird zwar keines- wegs immer, aber doch sehr häufig in der Weise geschehen, dass differente Qualitäten des Kernplasma's durch die Kerntheilung von einander getrennt werden. Gleich wird das Kernplasma der Tochterkerne sein, wenn die beiden Tochterzellen entsprechende Theile des Em- bryo's potentia enthalten, wie z. B. die beiden ersten Furchungszellen des Froscheies, welche nach Roux²⁾ der rechten und linken Hälfte des Thieres entsprechen; ungleich aber muss es sein, wenn die Theilungshälften verschiedenartige Theile des Embryo's aus sich entwickeln. In beiden Fällen aber verläuft die Karyo- kinese mit Längsspaltung der Kernfäden und wir dürfen daraus schliessen — was übrigens auch durch die Ver-

1) In dem S. 42 dargelegten Sinn.

2) Wilhelm Roux „Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo“, Nr. 3, Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1885, S. 45.

erbungserscheinungen bestätigt wird — dass alle diese Kerne, mögen sie die gleiche oder eine verschiedene ontogenetische Umwandlung des Kernplasmas eingegangen sein, doch in ihrem Gehalt an Ahnenplasmen gleich sind. Während der ganzen Furchung des Eies und dem gesammten Aufbau des Embryos müssen sämmtliche Ahnenplasmen, welche im Keimplasma der befruchteten Eizelle vorhanden gewesen waren, auch in jeder der folgenden Zellen noch enthalten bleiben.

Somit steht nichts der Auffassung im Wege, in den vier Schleifen des ersten Richtungskörpers das ovogene Kernplasma zu sehen, d. h. ein durch sämmtliche Ahnenplasmen vertretenes, aber auf einer vorgeschrittenen, specialisirten ontogenetischen Stufe befindliches Idioplasma.

In der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers aber wird mit Recht eine Reduktionstheilung erblickt werden, durch welche die Hälfte der verschiedenen Ahnen-Keimplasmen in Gestalt von zwei Kernschleifen ausgestossen würde. Denn anzunehmen, dass die vier Schleifen der zweiten Richtungsspindel paarweise identisch wären, dazu liegt kein Grund vor, vielmehr fordern schon die Thatsachen der Vererbung, dass eine möglichst grosse Anzahl von Ahnenplasmen im Keimplasma jeder Keimzelle angehäuft ist, und dass somit die mehrfache Zahl der Schleifen hier nicht blos eine Vermehrung der Masse bedeutet, sondern eine Vervielfachung der Zahl differenter Ahnenplasmen. Ist dieser Schluss richtig, dann kann kein Zweifel daran sein, dass die zweite Theilung des Eikerns eine Reduktionstheilung in dem oben angegebenen Sinne ist.

Es liegen aber noch andere Beobachtungen vor, die, wenn sie völlig richtig sind, ebenfalls als Reduktions-theilungen aufzufassen wären. Es sind dies alle jene Fälle, in welchen entweder die Längsspaltung der Kernschleifen ganz unterbleibt, oder aber erst eintritt, nachdem die Schleifen bereits den Aequator der Spindel verlassen haben und den beiden Polen zustreben. Beides ist für die hier behandelte Frage gleichbedeutend, denn in beiden Fällen gelangt nur die halbe Zahl der primären Kernschleifen nach den beiden Polen. Vorausgesetzt also, dass die primären Schleifen nicht zum Theil identisch waren, müssen dann die beiden Tochterkerne nur die Hälfte der Zahl von Ahnenplasmen enthalten, welche der Mutterkern enthielt. Ob sich die Schleifen dann auf dem Weg nach den Polen, oder auch erst am Pol durch Spaltung verdoppeln, das ist für die in ihnen enthaltene Zahl differenter Ahnenplasmen gleichgültig, denn diese wird davon nicht weiter berührt, sie kann weder zu-, noch abnehmen, nur die Masse der verschiedenen Ahnenplasmen kann dadurch vermehrt werden. Ich beziehe mich hier auf Beobachtungen von Carnoy¹⁾, angestellt an den Samenbildungszellen verschiedener Arthropoden. Wenn freilich die Vermuthung Flemmings²⁾ sich bestätigte, dass bei allen diesen Beobachtungen übersehen worden sei, dass die Schleifen des Aequators gar keine primären Schleifen sind, sondern sekundäre, ent-

1) Carnoy, „La Cytodiérèse chez les Arthropodes“. Louvain, Gand. Lierre 1885.

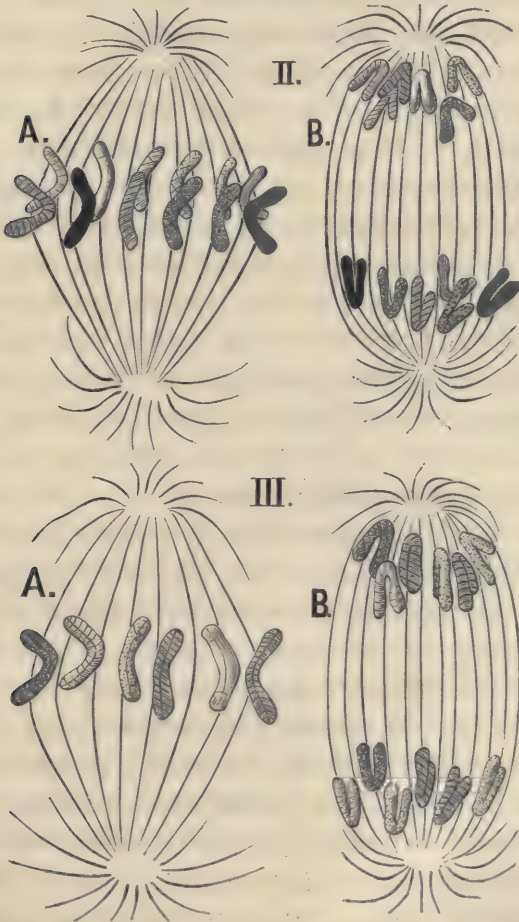
2) Flemming, „Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle“ in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

standen durch Längsspaltung des Kernfadens in früheren Stadien der Kinese, dann dürften sie nicht als Reduktionstheilungen aufgefasst werden. Darüber können nun nur neue Untersuchungen entscheiden. So viel Vortreffliches auch auf dem Gebiet der Karyokinese schon geleistet worden ist, so fehlt doch noch sehr Vieles bis zu vollständiger Erkenntniss, und bei den grossen Schwierigkeiten, welche besonders die Kleinheit des Objectes der Beobachtung entgegenstellt, ist dies auch wahrlich nicht zu verwundern. Gerade die neuesten Mittheilungen Fleming's liefern wieder den Beweis, dass wir noch mitten in der Forschung drin stehen und dass höchst interessante und wichtige Vorgänge sich der Wahrnehmung bisher noch entzogen hatten. Nur sehr allmählich wird die sichere Basis der Thatsachen gewonnen, und bis jetzt herrscht noch viel Widerstreit der Meinungen. Ich würde es deshalb auch für gänzlich nutzlos halten, wollte ich mich hier darauf einlassen, die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über Karyokinese etwa alle bis ins Einzelste von meinem Gesichtspunkt aus gegen einander abzuwägen und kritisch zu sichten. Es genügt mir, gezeigt zu haben, wie man sich etwa die geforderte Reduktionstheilung denken könne und zugleich darauf hingewiesen zu haben, dass auch jetzt schon Beobachtungen vorliegen, welche in diesem Sinne aufgefasst werden können. Sollte ich mich aber selbst in dieser Deutung irren, so scheint mir doch die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduktion der Ahnenplasmen so sicher begründet, dass die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden

müssen, wenn sie auch in den bis jetzt bekannten Thatsachen noch nicht enthalten sein sollten. Der physiologischen Wirkung nach muss es zwei Arten der Karyokinese geben, erstens eine Form, durch welche sämtliche Ahnenplasmen halbirt jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden, und zweitens eine Theilungsart, durch welche jeder Tochterkern nur die halbe Zahl der Ahnenplasmen des Mutterkerns erhält; die erstere könnte man Aequationstheilung nennen, die zweite Reduktionstheilung. Natürlich müssen diese ihrer Wirkung nach verschiedenen Vorgänge auch morphologische Unterschiede enthalten, aber es ist nicht anzunehmen, dass dieselben stets sichtbar hervortreten. Wie bei der Theilung der ersten und der zweiten Richtungsspindel von *Ascaris megalcephala* im Wesentlichen derselbe morphologische Verlauf der Karyokinese vorliegt, wir aber dennoch ihm eine verschiedene physiologische Bedeutung zuschreiben müssen, so kann es auch in anderen Fällen sein. Die Reduktionstheilung wird immer von einer Halbirung der Zahl der Kernschleifen oder von einer Quertheilung derselben (falls eine solche vorkommt) begleitet sein müssen, aber dies allein hat nur dann die Wirkung einer Reduktionstheilung, wenn keine identischen Schleifen vorhanden sind. Ob dies aber der Fall ist, das wird nicht immer leicht zu entscheiden sein. Umgekehrt freilich muss eine Karyokinese, welche mit Längsspaltung der Schleifen vor dem Auseinanderücken derselben in die Tochterkerne verbunden ist, soweit ich sehe, immer als Aequationstheilung aufgefasst werden. Wenn ich also in den untenstehenden Figuren

2 und 3 ein Schema für diese beiden Formen der Karyokinese gebe, so soll damit keineswegs gesagt sein, dass dieselben nicht auch in anderer Form denkbar seien.

Figg. 2 und 3.



Die Fig. 2 zeigt in A eine Kernspindel, in deren

Aequatorialzone 12 primäre Kernschleifen liegen. Die weisse oder schwarze Färbung derselben soll nur die Uebersicht erleichtern und die Schraffirung soll andeuten, dass jede Schleife wieder andere Ahnenplasmen enthält. In B sieht man dann 6 Schleifen nach dem einen und 6 nach dem andern Pol wandern. Dies die Reduktionstheilung. Fig. 3 gibt ein Schema der Aequationstheilung. Sechs Schleifen der Aequatorialzone in A, deren verschiedene Schraffirung und Färbung andeutet, dass sie alle verschiedene Ahnenplasmen enthalten, spalten sich, wie die Längslinie auf ihnen andeutet, der Länge nach und ihre Spaltheilften wandern in B nach den Polen, so dass also an jedem Pol nicht nur wieder je 6 Schleifen liegen, sondern auch an jedem derselben alle 9 Combinationen wieder vertreten sind.

Vielleicht wären Manche geneigt, auch in der „direkten“ Kerntheilung eine Reduktionstheilung zu sehen, allein ich möchte glauben, dass dies mit Unrecht geschähe. Allerdings wird durch die direkte Theilung der Fadenknäuel in zwei der Masse nach gleiche Hälften getheilt, aber dies geschieht doch nur ganz roh und gewissermassen auf gut Glück, so dass von einer regelmässigen Vertheilung der Ahnenplasmen auf die beiden Tochterkerne wohl schwerlich die Rede sein kann. Offenbar aber muss die Reduktionstheilung eine ganz regelmässige und auch eine gleichmässige Vertheilung der Ahnenplasmen bewirken, nur nicht in dem Sinn, dass jedes Ahnenplasma des Mutterkerns in jedem der beiden Tochterkerne vertreten wäre. Wenn aber von — ich will sagen — acht Kernschleifen der „Aequatorialplatten“

vier in den einen, vier in den andern Tochterkern übergehen, dann enthält zwar jeder Tochterkern andere Ahnenplasmen, aber jeder gleich viele derselben. Und das ist ein Postulat der Theorie, denn die Reduktionstheilung muss genau die Hälfte der ursprünglichen Anzahl der Ahnenplasmen beseitigen, und genau ebenso viele müssen durch den Spermakern später wieder dem Ei ersetzt werden. Das wäre durch direkte Kerntheilung wohl kaum zu erreichen.

Ich komme zu der Frage, ob wir wirklich, wie oben schon im Voraus behauptet wurde, in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers die Reducirung der Ahnenplasmen des Eizellenkerns zu sehen haben. So nahe diese Annahme liegt, da es ja eben an einer Erklärung der Bedeutung dieses Vorgangs noch mangelt, so wird es doch nicht nutzlos sein, auch die anderen Möglichkeiten ins Auge zu fassen.

Es wäre ja ganz wohl denkbar, dass die jüngsten Eizellen, welche sich noch durch Theilung vermehren, neben gewöhnlichen Kerntheilungen auch eine Reduktionstheilung eingingen. Natürlich dürfte dies nur ein einziges Mal geschehen, denn wiederholte es sich, so würde die Anzahl der Ahnen-Idioplasmen im Kern der Keimzellen stärker herabsinken, als sie später bei der Befruchtung erhöht wird, und es würde also im Laufe der Generationen ein dauerndes Sinken der Zahl der Ahnenplasmen eintreten, welches mit ihrer gänzlichen Reduktion auf eine einzige Art, nämlich auf das väterliche oder mütterliche enden müsste. Dem widersprechen aber die Vererbungserscheinungen. Obgleich nun dieser

frühe Eintritt der Reduktionstheilung den Vortheil bieten würde, dass dabei nichts verloren zu gehen brauchte, so glaube ich doch nicht, dass er in Wirklichkeit stattfindet. Gewichtige Gründe lassen sich dagegen anführen.

Vor Allem spricht die Parthenogenese dagegen. Wenn im jugendlichen Ovarium schon die Zahl der von den Aeltern überkommenen Ahnenplasmaen auf die Hälfte herabgesetzt würde, wie würde es sich dann mit der parthenogenetischen Entwicklung verhalten, die doch bei so zahlreichen Arten eingetreten ist? Man kann zwar nicht behaupten, dass sie dadurch ausgeschlossen würde, denn sobald — wie oben gezeigt wurde — die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung von der absoluten Masse des Keimplasmas abhängt, welches im reifen Ei enthalten ist, könnte diese erforderliche Menge durch Wachstum hervorgebracht werden, ganz unabhängig davon, aus wie vielen verschiedenen Arten von Ahnen-Idioplasmataen dasselbe zusammengesetzt wäre, etwa so wie die Grösse eines Körnerhaufens auch nicht davon abhängt, wie vielerlei verschiedene Körnerarten darin enthalten sind, sondern davon, wie gross die Zahl der Körner überhaupt ist. Aber in anderer Beziehung führt diese Annahme zu Ungeheuerlichkeiten. Zunächst dadurch, dass dann bei fortgesetzter Fortpflanzung durch Parthenogenese die Zahl der Ahnenplasmaen in den Keimzellen sich in der oben erwähnten Weise mit jeder neuen Generation um die Hälfte vermindern müsste, also schon nach zehn Generationen nur noch $\frac{1}{1024}$ der ursprünglichen Zahl betragen würde.

Nun könnte man ja allerdings die Vermuthung aufstellen, dass mit der Einführung der Parthenogenese bei einer Art der die Ahnenplasmen-Zahl reducirende Theilungsmodus der jungen Eizellen abgeschafft worden sei, allein dieser Einwurf ist nicht stichhaltig, weil es Arten gibt mit facultativer Parthenogenese, d. h. mit Eiern, welche sich ebensowohl durch Parthenogenese, als durch Befruchtung entwickeln können (Biene). Gerade diese Fälle weisen, wie mir scheint, auf das Bestimmteste darauf hin, dass die Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen nur in der Zeit unmittelbar vor dem Eintritt der Embryonalentwicklung des Eies fallen könne, mit andern Worten in die Zeit der Eireife. In dieser Zeit erst fällt bei dem Bienenei die Entscheidung darüber, ob es sich parthenogenetisch, oder mittelst Befruchtung zum Embryo entwickeln soll, und dieses geschieht, wie oben bereits gezeigt wurde, dadurch, dass in ersterem Fall nur ein, im letzteren noch ein zweites Richtungskörperchen ausgestossen wird. Wenn aber — wie wir gesehen haben — die Fortpflanzung mittelst Befruchtung nothwendig eine Halbierung der von den Aeltern ererbten Zahl von Ahnen-Idioplasmen postulirt, was liegt dann näher, als in der zweiten Theilung des Eikerns und der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers eben diesen Vorgang der Halbierung zu sehen und anzunehmen, dass diese zweite Theilung des Eikerns eine ungleiche in dem oben dargelegten Sinne ist, nämlich so, dass die eine Hälfte der Ahnenplasmen im Eikern bleibt, um später durch Copulation mit

dem Spermakern wieder auf die ursprüngliche Anzahl heranzuwachsen, die andere aber im Richtungskörper ausgestossen wird und zu Grunde geht.

Dazu kommt noch, dass die Beobachtungen — soweit sie sich bis zu diesen feinsten Vorgängen erstrecken — in der That eine Herabminderung der Schleifenzahl auf die Hälfte nachweisen. Es wurde eben erwähnt, dass nach Carnoy dies bei *Ascaris megalcephala* der Fall ist. Derselbe Autor schildert aber den Vorgang der Richtungskörperbildung noch bei einer grösseren Zahl von Nematoden¹⁾, und nach ihm verläuft derselbe so, dass die Zahl der Ahnenplasmen dadurch halbirt werden muss, sei es, dass die halbe Zahl der primären Kernschleifen in den Richtungskern übergeht, die andere im Ei zurückbleibt, sei es, dass wie bei *Ophiostomum mucronatum* die primären Kernstäbchen der Quere nach sich theilen, was dieselbe Wirkung haben muss. Allerdings erwarten diese Angaben noch ihre Bestätigung, und bei der Schwierigkeit solcher Beobachtungen an ungünstigen Objekten darf auch an mancherlei Irrthümer im Einzelnen gedacht werden, aber es scheint mir doch kein Grund vorzuliegen, sie in ihrem wesentlichen Inhalt anzuzweifeln. Dieser aber liegt für mich in der Thatsache, dass die Zahl der primären Schleifen durch die Richtungskörper-Theilung halbirt wird.

Wollte man aber selbst dies nicht als sicher begründet zugeben, so ist doch jedenfalls nicht anzuzweifeln,

1) Carnoy, „La Cytodiérèse de l'oeuf; la vésicule germinative et les globules polaires chez quelques Nématodes“. Louvain, Gand, Lierre 1886.

dass durch die Theilung der zweiten Richtungsspindel die Masse desselben Kernes getheilt wird, der bei parthenogenetischer Entwicklung des Eies als Furchungskern funktionirt haben würde. Dies ist die einfache logische Folgerung aus den beiden Thatsachen: erstens, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper austossen, und zweitens, dass es Eier mit fakultativer Befruchtung giebt (Biene), bei welchen es also völlig sicher ist, dass dieselbe Kernhälfte, welche beim befruchtungsbedürftigen Ei als zweiter Richtungskörper ausgestossen wird, beim parthenogenetischen zurückbleibt und als Hälfte des Furchungskernes funktionirt. Damit aber ist erwiesen, dass auch die ausgestossene Hälfte des Kernes aus ächtem Keimplasma besteht, und es ist somit eine sichere Grundlage für die Annahme bereitet, dass die Theilung der zweiten Richtungsspindel als eine Reduktionstheilung anzusehen ist.

Die Ueberzeugung, dass geschlechtliche Fortpflanzung mit einer in jeder Generation sich wiederholenden Verminderung der Zahl der Ahnenplasmen auf die Hälfte verbunden sein müsse, hat sich mir schon vor geraumer Zeit gebildet. Als ich 1885 mit meiner Theorie von der Continuität des Keimplasma's hervortrat, hatte ich lange vorher schon hin und her erwogen, ob nicht die Theilung der Richtungsspindel und die Ausstossung der Richtungskörper in diesem Sinne gedeutet werden müsse. Allein die zweimalige successive Theilung des Eikernes machte mich irre, sie schien mir eine solche Deutung nicht zuzulassen, da durch sie die Masse des Kernes nicht halbirt,

sondern geviertheilt wird. Eine Viertheilung der Zahl der Ahnenplasmen hätte aber — wie bereits gezeigt wurde — eine stete Abnahme derselben zur Folge gehabt, die bis zum vollständigen Verschwinden derselben geführt haben müsste, und dies widerstreitet den That- sachen der Vererbung. Aus diesem Grund musste ich damals auch der Ansicht Strasburger's entgegen- treten, der die Ausstossung der Richtungskörper als eine Halb- irung der Masse der Kernsubstanz auffasste¹⁾. Mit Recht musste ich dieser Ansicht damals entgegen- halten, dass „die Masse des im Keimbläschen enthaltenen Idioplasma's thatsächlich nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt wird, da ja zwei Theilungen hin- tereinander folgen.“ Wohl hatte ich auch schon den Gedanken erwogen, ob nicht am Ende die beiden succes- siven Theilungen eine ganz verschiedene Bedeutung haben könnten, ob nicht das eine die Entfernung des ovogenen Kernplasma's, das andere die Reduktion zwar nicht der Masse blos des Keimplasma's, wohl aber der Zahl der Ahnenplasmen bedeute; allein zu der Annahme einer solchen Verschiedenheit fehlte damals jeder thatsächliche Anhalt, und ich scheute mich, einen solchen Gedanken auch nur als Vermuthung zu äussern, dem ich damals noch keine sichere Grundlage mitgeben konnte. Der morphologische Vorgang ist bei der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers so ausserordentlich ähnlich, dass man eine derartige Vermuthung als ein leeres Spiel mit phantastischen Einfällen hätte ansehen können.

1) a. a. O. p. 131.

Aehnlich ist es später Hensen¹⁾ gegangen, insofern derselbe den richtigen Gedanken, dass eine Verminderung der „Erbstücke im Ei“ nothwendig sei und dass diese mit der Ausstossung der Richtungskörper vor sich gehe, in seinem letzten Theil wieder verwarf, weil er ihn mit der damals gerade durch mich bekannt gewordenen Thatsache unvereinbar glaubte, dass auch bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper auftreten. Er schloss seine Betrachtung mit den Worten: „Die Richtigkeit dieses auffallenden Befundes vorausgesetzt, ist die Halbirungshypothese über den Haufen geworfen und es bleibt zunächst nur die ziemlich unbestimmte Erklärung, dass ein Reinigungsprocess der Entwicklung des Eies vorhergehen müsse.“ Immerhin aber ist Hensen der Einzige, der bisher dem Gedanken, dass die geschlechtliche Fortpflanzung eine regelmässig eintretende „Verminderung der Erbstücke im Ei“ bedinge, Ausdruck gegeben hat.

1) Hensen, „Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis“, Zeitschr. f. wissenschaftl. Landwirthschaft, Berlin 1885, p. 731.



III. Die Verhältnisse bei den männlichen Keimzellen.

Wenn das Ergebniss der bisherigen Gedankenreihen richtig ist, wenn in der That das Keimplasma der zur Befruchtung bestimmten Eizelle eine Halbierung der Zahl der in ihm enthaltenen Ahnenplasmen erleiden muss, dann kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe Verminderung der Ahnenplasmen auch im Keimplasma der männlichen Keimzellen zu irgend einer Zeit und in irgend einer Weise stattfinden wird. Dies muss so sein, wenn es überhaupt richtig ist, dass in den jungen Keimzellen eines neuen Individuums dieselbe Kernsubstanz, dasselbe Keimplasma enthalten ist, welches in der befruchteten Eizelle enthalten war, aus der sich das betreffende Individuum entwickelt hat. Letzteres wird nun vor Allem dann so sein müssen, wenn die früher begründete Theorie von der Continuität des Keimplasma's auf Wahrheit beruht; denn diese Theorie nimmt ja eben an, dass bei der Entwicklung des befruchteten Eies nicht alles Keimplasma die verschiedenen Stufen ontogenetischer Umwandlung durchmacht, dass vielmehr ein Minimum desselben unverändert bleibt, um später unter Vermeh-

rung seiner Masse die Keimzellen des jungen Organismus zu bilden. Nach dieser Voraussetzung also muss in der That das Keimplasma der Aeltern sich unverändert und vollständig in den Keimzellen des Kindes wiederfinden. Wäre diese Theorie falsch, würde das Keimplasma der Keimzellen neu vom Organismus gebildet, etwa aus den „Keimchen“ Darwin's, welche von allen Seiten den Keimzellen zuströmten, dann liesse sich nicht verstehen, warum nicht längst die Einrichtung getroffen worden wäre, dass sich in jeder Keimzelle nur die Hälfte der im Körper des Ältern vorhandenen Ahnen-Keimplasmen ansammelte. Insofern ist die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers — meine Deutung derselben als richtig angenommen — ein indirekter Beweis für die Richtigkeit der Theorie von der Continuität des Keimplasma's, wenigstens gegenüber der von so Manchen noch immer festgehaltenen Pangenesis. Wenn freilich eine Art von Kreislauf des Idioplasma's im Sinne Strasburger's bestände, so dass also aus den ontogenetischen Endstadien desselben wieder die Anfangsstufe, das Keimplasma, durch Umwandlung hervorgehen könnte, dann wäre ebenfalls nicht abzusehen, wie irgend welche Ahnenplasmen auf diesem Wege verloren gegangen sein sollten.

Mag nun diese Ansicht, oder die von der Continuität des Keimplasma's die richtige sein, in beiden Fällen müssen auch die männlichen Keimzellen, welche sich im jungen Thier bilden, dasselbe Keimplasma enthalten, welches im befruchteten mütterlichen Ei enthalten war, d. h. also alle Ahnenkeimplasmen des Vaters und der Mutter. Es muss also auch hier eine Reduktion der-

selben stattfinden, denn fände sie nicht statt, so müsste bei jeder Befruchtung sich die Zahl der Ahnenplasmen um die Hälfte vermehren; die Eizelle würde $\frac{1}{2}$ liefern, die Samenzelle aber $\frac{2}{2}$ der Gesamtzahl des älterlichen Keimplasma's. Es liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, dass dieser Reduktionsprocess gerade genau auf dieselbe Weise vor sich gehen müsste, wie bei der Eizelle d. h. durch Ausstossung eines Richtungskörpers; im Gegentheil sind die Verhältnisse der Spermatogenese so wesentlich andere, als bei der Ovogenese, dass man erwarten darf, denselben Vorgang hier in anderen Formen ablaufen zu finden.

Die Eizelle entledigt sich der überschüssigen Ahnenplasmen erst am Ende ihrer ovarialen Entwicklungsbahn, und zwar in einer Form, die den abgetrennten Theil des Keimplasma's der Vernichtung preisgibt. Das ist gewiss auffallend, da Keimplasma doch eine kostbare Substanz ist, und alle Verschwendung, die die Natur so vielfach damit zu treiben scheint, durch Hervorbringung enormer Massen von Samen- oder Eizellen eben nur scheinbar ist, in Wahrheit aber eines der Mittel darstellt, welche die Art existenzfähig machen. Vielleicht lässt sich aber auch hier dieser Luxus als ein scheinbarer nachweisen, indem gezeigt wird, dass gerade die hier eingehaltene Art der Reduktion vortheilhaft und damit also auch — *ceteris paribus* — nothwendig war. Denn wir sehen ja überall, soweit unsere Einsicht reicht, dass das Nützliche auch das Wirkliche ist, es sei denn, dass es überhaupt nicht erreichbar war, oder aber nur unter Herbeiziehung anderweitiger, den Nutzen wieder aufhebender Schädlichkeiten.

Wenn nun gefragt wird, warum die Natur hier eine solche Verschwendung mit Keimplasma treibt, so liegt vielleicht in Folgendem eine befriedigende Antwort darauf.

Gesetzt, die nothwendige Reducirung des Keimplasma's geschehe nicht durch die Abtrennung des zweiten Richtungskörpers, sondern sie erfolge schon bei der Theilung der ersten Urcizelle, die sich im Embryo bildet, und die aus dieser Theilung hervorgehenden beiden ersten Eizellen enthielten also bereits nur noch die Hälfte der Ahnenplasma-Zahl von Mutter und Vater. In diesem Falle wäre der Hauptzweck, die Reduktion der Ahnenplasma durch diese eine Theilung erreicht, und die bei der Vermehrung dieser zwei ersten Keimzellen noch folgenden Kerntheilungen könnten alle als Aequationstheilungen, das heisst, nach dem gewöhnlichen Schema der Kerntheilung vor sich gehen. Aber vielleicht ist es der Natur nicht blos um diesen Hauptzweck zu thun, sondern sie erreicht dabei noch gewisse Nebenerfolge. In dem eben angenommenen Falle könnten die Eizellen des reifen Ovariums nur zwei verschiedene Combinationen von Keimplasma enthalten, die Combination a und die Combination b; wenn auch Hunderttausende und Millionen von Eizellen gebildet würden, sie müssten alle entweder a oder b enthalten, und es würden also aus diesen Eiern — soweit wenigstens die weibliche Keimzelle in Betracht kommt — nur zweierlei Individuen hervorgehen können, nämlich Kinder a' und Kinder b' und alle a'-Kinder müssten unter sich so ähnlich sein, wie ähnliche Zwillinge, ebenso alle b'-Kinder.

Wenn nun aber nicht die erste Keimzelle des Embryo schon die Reduktions-Theilung eingeht, sondern erst die hundertste, so werden hundert Zellen zugleich die Theilung vollziehen und es werden somit 200 verschiedene Combinationen von Ahnenplasma entstehen und 200 verschiedene Sorten von Keimzellen im reifen Ovarium zu finden sein. Eine noch grössere Zahl von verschiedenartigen Combinationen der Vererbungstendenzen wird entstehen, wenn die Reduktions-Theilung noch später eintritt, unzweifelhaft aber muss die Verschiedenartigkeit in der Zusammensetzung des Keimplama's am grössten ausfallen, wenn die Reduktionstheilung gar nicht mehr in die Vermehrungsperiode der Keimzellen hineinfällt, sondern erst am Ende der gesammten ovarialen Ei-entwicklung stattfindet, nämlich gesondert bei jedem ausgewachsenen und zur Embryonalentwicklung reifen Ei. In diesem Falle wird es so viele verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen geben, als es Eier giebt, denn — wie schon oben gezeigt wurde — ist es kaum denkbar, dass ein so complicirter Körper, als es die aus zahllosen differenten Einheiten zusammengesetzte Kernsubstanz der Eizelle sein muss, sich jemals wieder ganz genau in der gleichen Weise theilen sollte. Es wird also hier jedes Ei eine etwas andere Combination von Vererbungstendenzen enthalten, und die Kinder, welche aus verschiedenen Keimzellen einer Mutter hervorgehen, werden somit niemals identisch sein können. Mit anderen Worten: es wird durch diese Art der Reduktions-theilung eine möglichst grosse Variabilität der Descendenten gesichert.

Nach meiner Deutung des zweiten Richtungskörpers würde nun die letztere Annahme wirklich vorliegen und es würde somit die Erklärung sich darbieten, dass die Reduktion des Keimplasma's deshalb ans Ende der ovariellen Eientwicklung gelegt wurde, weil dadurch die grösstmögliche Fülle individueller Variationen der Nachkommen bewirkt wurde.

Dies dürfte wohl, wenn ich nicht irre, eine neue Stütze für den schon früher ¹⁾ von mir geäusserten und begründeten Gedanken abgeben, dass die geschlechtliche Fortpflanzung in erster Linie der Erhaltung und steten Neugestaltung der individuellen Variabilität zu dienen habe, diesem Grundpfeiler der Umgestaltung der Arten.

Wenn aber gefragt wird, ob denn nicht die Reduktionstheilung zwar auch ans Ende der ovariellen Eientwicklung gelegt werden konnte, aber so, dass die andere Hälfte des sich theilenden Kerns auch erhalten blieb und nicht geopfert werden musste, so bin ich geneigt, die Theilung des reifen Eies in zwei Eier verbunden mit der Reduktion als die phyletische Vorstufe des heutigen Zustandes anzusehen. Ich denke mir, dass die Theilung der reifen Eizelle, welche heute eine so überaus ungleiche ist, in weit entlegener Vorzeit eine gleiche war, dass sie aber aus Nützlichkeitsrücksichten und Hand in Hand mit der höheren Ausbildung der thierischen Eier nach und nach immer ungleicher geworden ist. Im Speciellen anzugeben, welche Nützlich-

1) Weismann, „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie“, Jena 1886.

keitsrücksichten hier entscheidend gewesen sind, ist zur Stunde noch kaum thunlich, dass aber vor Allem die kolossale Grösse, welche viele thierische Eizellen erreichen dabei in Betracht kommt, lässt sich wohl vermuthen.

Gerade dieser Punkt scheint mir gegenüber den männlichen Keimzellen beachtenswerth. Wie die weiblichen Keimzellen der Thiere sich durch Grösse auszeichnen, so die männlichen im Allgemeinen durch Kleinheit. Dass eine grosse, dotterreiche Eizelle erst aufs Doppelte ihrer definitiven Grösse heranwachsen sollte, um dann eine gleiche Theilung einzugehen, wird in den meisten Fällen physiologisch unmöglich sein. Werden doch ohnehin schon alle denkbaren Mittel, wie Nährzellen, Zufuhr durch Follikelzellen u. s. w. angewandt, um die Eizelle auf das erreichbare Maximum von Grösse hinaufzubringen. Vor dem Ausgewachsensein des Eies kann aber die Reduktionstheilung des Kerns deshalb nicht stattfinden, weil das ovogene Kernplasma noch die Eizelle beherrscht und dieses erst entfernt sein muss, ehe das Keimplasma die Herrschaft übernehmen kann. So wenigstens würde ich mir die Sache zurecht legen.

Ganz anders nun steht es bei den meist winzigen Spermazellen. Hier wäre eine Reduktionstheilung des Kerns gegen Ende der Spermazellenbildung ganz wohl mit einer gleichen Theilung der Zellen denkbar, d. h. also derart, dass beide Theilsprösslinge Samenzellen blieben, keines dem Richtungskörper entsprechend zu Grunde ginge. Aber auch die andere Möglichkeit dürfte ins Auge gefasst werden, dass hier die Reduktionstheilung in eine

frühere Periode der Samenzellenbildung fällt. Wenigstens dürfte hier das oben für die Eizellen geltend gemachte Moment einer daraus hervorgehenden allzugrossen Gleichartigkeit der Keimzellen nicht so schwer in die Waagschale fallen. Bei den Eizellen mag wohl viel darauf ankommen, dass jede einzelne Eizelle ihr besonderes individuelles Gepräge hat, wie dies durch eine etwas abweichende Mischung des Keimplasmas erzeugt wird, denn hier kommen zwar niemals alle, aber doch häufig ein bedeutender Procentsatz der Eizellen auch wirklich zur Entwicklung; die Produktion von Samenzellen aber ist bei den meisten Thieren eine so ungeheure, dass nur ein ganz verschwindend kleiner Procentsatz derselben zur Befruchtung gelangt. Wenn nun also auch je 10, oder je 100 Spermatozoen genau die gleiche Mischung von Keimplasma enthielten, so dass also — soweit der väterliche Einfluss reicht — 10 oder 100 völlig ähnliche Individuen daraus hervorgehen müssten, wenn sie alle zur Befruchtung gelangten, so wird dies eben doch niemals eintreten, weil eben nur eines von 100,000 Spermatozoen oder von einer Million zur Befruchtung gelangt. Von diesem Gesichtspunkt aus würde man erwarten müssen, dass die Reduktionstheilung des Keimkerns hier nicht erst am Ende der Samenentwicklung, sondern schon früher eintrete. Es fehlt an einem zwingenden Grunde, der die Verschiebung dieser Theilung bis ans Ende der Entwicklung hätte bewirken müssen, und ohne einen solchen kann Naturzüchtung nicht in Thätigkeit treten. Natürlich ist es denkbar, dass andere Gründe vorhanden sind, welche eine solche Verschiebung dennoch nothwendig

machten, indessen lassen sie sich zunächst nicht erkennen. Den Einfluss des spezifisch histogenen Kernplasmas, des „spermogenen“, würde ich hier nicht als einen solchen Grund ansehen, weil die Massenverhältnisse ganz andere sind, als bei der Eizellenbildung, und weil es nicht undenkbar scheint, dass die geringe Menge von ächtem Keimplasma, welche ja auf jeder Stufe der Spermabildung in den Kernen vorhanden sein muss, auch bei einem Uebergewicht des spermogenen Kernplasmas zugleich mit diesem eine Theilung nach dem Reduktionsmodus einginge.

Sobald wir erst bestimmt wissen, welche der verschiedenen Formen der Kerntheilung Reduktionstheilungen sind, sobald wird sich diese Frage in Bezug auf die Spermatogenese mit aller Sicherheit entscheiden lassen. So viel aber kann man jetzt schon sagen, dass zu verschiedenen Perioden der Samenbildung auch verschiedene Formen der Kerntheilung vorkommen. Das geht mir nicht nur aus eigenen Beobachtungen hervor, sondern ist auch schon von Anderen gesehen und hervorgehoben worden. So haben E. van Beneden und Julin¹⁾ schon 1884 es ausgesprochen, dass in der Spermatogenese von *Ascaris megalocéphala* direkte und karyokinetische Kerntheilung miteinander abwechseln. So betont Carnoy²⁾, dass nicht selten in demselben Hoden die verschiedenen Zellgenerationen bedeutende Differenzen hinsichtlich der Karyokinese zeigen können, „ja es kann

1) E. van Beneden u. Julin, „La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale“. Bruxelles 1884.

2) Carnoy, „La Cytodiérèse chez les Arthropodes“.

dies selbst so weit gehen, dass direkte und indirekte Theilung nebeneinander hergehen können.“ Auch Platner¹⁾ in seiner vortrefflichen Schrift über die Karyokinese bei den Lepidopteren macht darauf aufmerksam, dass die Karyokinese der Spermatocyten sich wesentlich unterscheidet von der der Spermatogonien. Seiner Darstellung nach liesse sich die letztere ganz wohl als Reduktionstheilung deuten, denn es wird hier gar keine Aequatorialplatte gebildet und die Chromatin-Stäbchen (oder -Körner, wie sie hier bezeichnender zu nennen wären) bleiben von vorn herein nördlich und südlich vom Aequator liegen, um schliesslich an den entsprechenden Polen sich zum Tochterkern zu vereinigen. Wenn Carnoy richtig gesehen hat, kommt aber in den Samenmutterzellen noch die oben schon erwähnte und einstweilen als Reduktionstheilung gedeutete Karyokinese vor, bei welcher die Chromatin-Stäbchen sich nicht der Länge nach spalten, oder doch erst nachträglich, nachdem sie bereits die Aequatorialplatte verlassen haben und gegen die Pole vorrücken. Carnoy selbst legt diesen Beobachtungen insofern keine besondere Bedeutung bei, als er in ihnen nur den Beweis sieht, dass die Längsspaltung der Kernschleifen bei verschiedenen Arten früher oder später eintreten kann, am Aequator, oder erst auf dem Weg nach den Polen, oder sogar erst an den Polen selbst. Aus seinen Angaben lässt sich nicht ersehen, ob die betreffende Kerntheilungsform etwa nur in einer

1) Gustav Platner, „Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung“. Internation. Monatschrift f. Anatomie und Histologie, Bd. III, Heft 10. Leipzig 1886.

bestimmten Zellgeneration der Spermatogenese vorkommt, wie es der Fall sein müsste, wenn es sich hier wirklich um eine Reduktionstheilung handelte. Solange dieser Punkt nicht entschieden ist, lässt sich schon deshalb nicht mit Sicherheit darüber urtheilen, ob wir in der besprochenen Form der Karyokinese wirklich die gesuchte Reduktionstheilung sehen dürfen. Neue, von diesen Gesichtspunkten aus unternommene Untersuchungen sind erforderlich, um hier zur Klarheit zu gelangen. Es würde auch hier Nichts nützen, jetzt schon weiter zu gehen und die zahlreichen Beobachtungen über Spermatogenese, wie sie bis jetzt vorliegen, einer genauen Sichtung zu unterziehen in Bezug auf etwaige Anhaltspunkte für die theoretische Forderung.

Nur das sei noch erwähnt, dass von den verschiedenen Kernen und Körpern, die von verschiedenen Beobachtern und an verschiedenem Material als Richtungskörper der Samenzellen oder Samenbildner in Anspruch genommen worden sind, meiner Ansicht nach der als „Nebenkern“ in den letzten Samenbildnern, den „Spermatiden“ Lavalette's¹⁾ beschriebene Körper am ersten noch diese Bedeutung haben dürfte. Ich möchte ihn aber nicht dem zweiten, sondern dem ersten Richtungskörper der Eizellen gleichstellen, d. h. ich wäre geneigt, in ihm den ausgestossenen oder doch durch innere Umwandlung unwirksam gemachten histogenen Theil des Kernplasma's zu sehen. Zwei Gründe bestimmen

1) La Valette St. George, „Ueber die Genese der Samenkörper. Fünfte Mittheilung. Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen“. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XV. 1878.

mich dazu: erstens ist es, wie oben zu zeigen versucht wurde, wahrscheinlicher, dass die Ahnenplasmen hier nicht durch Ausstossung beseitigt werden, sondern mittelst einer gleichen Zelltheilung, und zweitens verlangt die Theorie, dass das histogene Kernplasma erst am Ende der Gewebekonstruktion ausser Kraft trete.

Die ganze Frage der Kernumwandlung ist in Bezug auf die Einzelheiten bei den männlichen Keimzellen noch nicht spruchreif. Aus den bisher vorliegenden, äusserst zahlreichen und zum grossen Theil feinen und sorgfältigen Beobachtungen lässt sich noch nicht mit einiger Sicherheit abnehmen, wann und wie die Reduktionstheilung des Kerns vor sich geht, noch auch welche Vorgänge die Reinigung des Keimplasma's von dem bloss histogenen Theil des Nukleoplasma's bedeuten. Aber gerade für die weitere Forschung ist es vielleicht nicht ohne Werth gewesen, wenn ich versucht habe, die auf dem viel sichreren Gebiet der weiblichen Keimzelle gewonnenen Anschauungen auf dieses zu übertragen und so die Fragen aufzuzeigen, welche hier zunächst zu lösen wären.



IV. Die Verhältnisse bei den Pflanzen.

Es bleibt mir noch übrig, einen flüchtigen Blick auf die Pflanzen zu werfen. Offenbar kann die Reduktionstheilung der Keimkerne, wenn sie überhaupt vorkommt, nicht auf die Keimzellen der Thiere beschränkt sein, es muss sich ein entsprechender Vorgang auch bei Pflanzen vorfinden, denn die geschlechtliche Fortpflanzung ist ihrem Wesen nach identisch bei Thieren und bei Pflanzen, und wenn beim thierischen Ei der Copulation des Eikernes eine Ausstossung der halben Zahl der Ahnenplasmen vorhergehen muss, so ist diese Nothwendigkeit auch für die Pflanzen als gegeben anzunehmen.

Ob aber der Vorgang hier stets in Form einer Richtungskörper-Bildung auftritt und nicht vielleicht vorwiegend, oder doch häufig in Form einer gleichen Zelltheilung, das ist eine andere Frage. Allerdings kommen ja, wie wir hauptsächlich durch Strasburger¹⁾ er-

1) a. a. O. p. 92.

fahren haben, auch bei zahlreichen Pflanzen Richtungskörper vor, d. h. es schnüren sich durch Theilung Zellen von der Keimzelle ab, die keine weitere Bedeutung mehr haben und zu Grunde gehen. Aber es ist mir doch zweifelhaft, ob man in ihrer Bildung stets die Entfernung der Hälfte der Ahnenplasmen zu sehen hat und nicht vielmehr die Beseitigung des histogenen Kernplasma's der Keimzelle. Dass auch bei hochdifferenzirten pflanzlichen Keimzellen, besonders männlichen, histogenes Kernplasma vorhanden sein, folglich auch bei der Reifung der Zelle beseitigt werden muss, scheint mir angenommen werden zu müssen, wenn man überhaupt diese ganze Vorstellung vom histogenen Kernplasma der Keimzellen annimmt. Allerdings ist es, wie ich früher schon sagte, sehr wohl denkbar, dass es ganz indifferente Keimzellen gibt, denen ein specifisch histologisches Gepräge noch ganz fehlt, und dann wird auch histogenes Kernplasma fehlen und ein Richtungskörper, der dasselbe aus der reifenden Keimzelle hinausschafft. Damit stimmt es, dass nicht überall bei den Pflanzen „Richtungskörper“ vorkommen. Ich möchte auch keineswegs behaupten, dass sie überall, wo sie vorkommen, die eben erwähnte Bedeutung haben müssen, ich wollte nur darauf hinweisen, dass die für die pflanzlichen Keimzellen postulierte Reduktionstheilung des Kerns nicht nothwendigerweise immer in ihrer Bildung zu suchen sein dürfte, sondern vielleicht häufiger in gleichen Theilungen der Keimzellen zu irgend einer Periode ihrer Genese.

Es scheint mir auch nicht ausgeschlossen, dass ein Theil dieser pflanzlichen „Richtungskörper“ noch eine

ganz andre Bedeutung haben könnte, nämlich die, irgend eine specielle Neben-Funktion, etwa bei der Befruchtung zu leisten; so vielleicht die sogenannten „Bauchkanalzellen“ der Archegoniaten und Coniferen. Seitdem ich weiss, dass nicht einmal die beiden „Richtungskörper“ der thierischen Eier identisch sind, die doch äusserlich so vollkommen mit einander übereinstimmen und auch auf die gleiche Weise entstehen, bin ich mehr als früher geneigt, auch in den immerhin recht verschiedenartigen pflanzlichen „Richtungskörpern“ eine etwas gemischte Gesellschaft zu vermuthen.

Ich fühle mich aber durchaus nicht berechtigt, auf diesem Gebiete in irgend einer specielleren Weise mitzureden und muss es den Botanikern überlassen, über diese Fragen zu entscheiden. Nur den allgemeinen Schluss, dass auch bei den Pflanzen eine Reduktionstheilung der Keimzellen-Kerne vorkommen muss, wollte ich aussprechen.



V. Folgerungen in Bezug auf Vererbung.

Die in den vorhergehenden Abschnitten entwickelten Vorstellungen führen zu merkwürdigen Schlüssen in Bezug auf die Theorie der Vererbung, die mit den bisherigen Vorstellungen über Vererbung keineswegs harmoniren. Wenn nämlich jedes Ei bei seiner Reifung die Hälfte seiner Ahnen-Idioplasmen ausstösst, dann können die Keimzellen einer und derselben Mutter nicht die gleichen Vererbungstendenzen enthalten, man müsste denn die gewagte und durch Nichts zu begründende Annahme machen wollen, es würden bei allen Eiern die entsprechenden Ahnenplasmen zurückbehalten. Wenn man aber bedenkt, wie zahlreiche Ahnenplasmen in einem Kern enthalten sein müssen, ferner wie unwahrscheinlich es ist, dass dieselben sich in jeder Keimzelle genau in derselben Weise zusammenordnen, und schliesslich wie unglaublich, dass der Kernfaden in jeder Keimzelle genau an den nämlichen Stellen zu Schleifen oder Stäbchen durchschnitten werden sollte, so wird man eine Reduktionstheilung des Kerns, die so präcis arbeitet, dass in allen Keimzellen desselben Ovariums genau dieselben Ahnenplasmen mit dem Richtungskörper entfernt würden, für ein Ding der Unmöglichkeit halten. Wenn

nun aber bei dem einem Ei diese, bei dem andern jene Gruppe von Ahnenplasmen ausgestossen wird, dann kann kein Ei in Bezug auf die in ihm enthaltenen Vererbungstendenzen dem andern völlig gleich, sie müssen alle verschieden sein; die Verschiedenheit wird in vielen Fällen nur eine geringe sein, wenn eben nahezu die gleiche Combination von Ahnenplasmen im Ei zurückgeblieben ist, sie wird aber unter Umständen auch eine relativ starke sein, wenn die im Ei zurückgebliebene Combination der Ahnenplasmen eine möglichst differente ist. Es wäre hier noch Vieles zu sagen, aber es würde mich jetzt zu weit von meinem Hauptthema ab- und in das Gebiet einer neuen Vererbungstheorie hineinführen. Ich hoffe bei späterer Gelegenheit die hier nur angedeuteten vererbungstheoretischen Gedanken weiterführen zu können und möchte hier nur zeigen, dass die Consequenzen, zu welchen meine Auffassung der zweiten Eikernteilung und des zweiten Richtungkörpers führen, keineswegs mit den Vererbungsthatfachen in Widerspruch stehen, dieselben vielmehr besser erklären, als es bisher möglich war.

Dass die Kinder eines menschlichen Elternpaares niemals völlig ähnlich sind, liess sich bisher nur durch die ganz vage Vorstellung verstehen, dass bei dem Einen die Vererbungstendenzen des Grossvaters, bei dem Andern die der Grossmutter, bei dem Dritten die des Urgrossvaters u. s. f. in den Vordergrund träten, ohne dass man im Geringsten hätte angeben können, warum dies geschieht. Oder man berief sich sogar auf die verschiedenen Ernährungseinflüsse, unter denen ja allerdings

jedes Ei schon im Ovarium und auch später noch je nach seiner Lage und seiner unmittelbaren Umgebung steht. Ich selbst habe früher dieses Moment mit zur Erklärung herbeigezogen ¹⁾, ehe ich mir klar bewusst war, wie verschwindend klein und ohnmächtig Ernährungs-Einflüsse gegenüber Vererbungstendenzen sind. Jetzt wird die Verschiedenheit der Kinder eines Paares einfach daraus zu verstehen sein, dass die verschiedenen mütterlichen Keimzellen — von den väterlichen soll später die Rede sein — verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen enthalten, somit also verschiedene Combinationen von Vererbungstendenzen, und dass dieselben durch ihr Zusammenwirken natürlich auch eine verschiedene Resultante geben, d. h. einen mehr oder weniger verschiedenen Sprössling.

Aber auch von der entgegengesetzten Seite her lässt sich die Ansicht von der Ungleichheit der Keimzellen mit grosser Wahrscheinlichkeit begründen, indem nämlich gezeigt werden kann, dass Identität der Sprösslinge nur dann vorkommt, wenn dieselben aus ein und derselben Eizelle herkommen. Es giebt bekanntlich unter den Kindern eines menschlichen Aelternpaares ausnahmsweise solche, welche sich bis zum Verwechseln ähnlich sehen; dies sind aber immer und ausnahmslos Zwillinge und es spricht Alles dafür, dass sie aus einem Ei stammen! Das heisst also mit anderen Worten: Die beiden Kinder sind vollkommen ähnlich, weil sie aus ein und demselben Eikeim hervorgingen,

1) Weismann, „Studien zur Descendenztheorie“, II, p. 306, Leipzig 1876.

der natürlich auch nur einerlei Combination von Ahnen-Keimplasmen und somit von Vererbungstendenzen enthalten konnte. Die Componenten, welche den Aufbau des Organismus durch ihr Zusammenwirken leiten, waren dieselben, folglich mussten auch die Resultate, der Sprössling, beide Male derselbe sein: Zwillinge, die aus einem Ei stammen, sind identisch. Dies ist ein Satz, der zwar noch nicht mathematisch erwiesen werden kann, der aber als nahezu sicher betrachtet werden darf. Es giebt nun aber auch Zwillinge, welche diesen hohen Grad von Aehnlichkeit nicht besitzen, dies ist sogar der weitaus häufigere Fall, und seine Erklärung liegt darin, dass hier zwei Eizellen zu gleicher Zeit befruchtet wurden. In der That finden sich auch bei den meisten Zwillingen zwei Chorion und Amnien, viel seltener deren nur eines. Nur insofern ist der Beweis noch nicht vollständig, dass die ähnlichen Zwillinge stets aus einem Ei abstammen, als begreiflicherweise das Zusammentreffen der Abstammung aus einem Ei und der hohen Aehnlichkeit nur in wenigen Fällen erst festgestellt werden konnte. Wir sehen also, dass unter Ernährungsbedingungen, die so gleichartig sind, als man es nur wünschen kann, zwei Eizellen sich zu ungleichen Zwillingen entwickeln, eine Eizelle aber zu ähnlichen. Ob das Letztere immer eintritt, lässt sich heute noch nicht sagen. Es wäre ja denkbar, dass der Anstoss zur Doppelbildung der Eizelle durch das Eindringen zweier Samenfäden gegeben würde, diese aber würden schwerlich — wie oben gezeigt wurde — ganz identische Vererbungstendenzen enthalten, und somit müssten dann aus einer Eizelle

zwei minder ähnliche Zwillinge hervorgehen. Es scheinen in der That „einzelne Fälle beobachtet worden zu sein, in welchen Kinder aus einem Amnios Verschiedenheiten zeigten“. Ich glaube aber nicht, dass stets zwei Samenfäden dazu gehören, damit Zwillingsbildung in einem Ei eintrete. Allerdings wissen wir ja durch Hermann Fol¹⁾, dass Superfötation bei Seestern-Eiern mehrfach gleichzeitige Ansätze zur Embryonal-Entwicklung hervorruft, aber es entstehen daraus nicht mehrere Embryonen und junge Thiere, sondern die Embryonalentwicklung hört bald auf, und das Ei stirbt ab. Auch die neueren Beobachtungen von Born²⁾ an Froscheiern machen es zwar wahrscheinlich, dass das Eindringen von zwei Spermatozoen Doppelbildungen am Ei hervorrufen, aber auch hier handelte es sich immer nur um Missbildungen, nicht um Zwillinge. Von den Zwillingsbildungen aus einem Ei, wie sie für das Vogelei festgestellt sind, wissen wir nichts davon, dass sie in Folge von Superfötation entstanden sind. Wenn aber angenommen werden darf, dass die menschlichen Zwillinge mit hoher Aehnlichkeit nur aus einem Ei herkommen, dann scheint es mir recht wahrscheinlich, dass sie auch nur von einer Samenzelle befruchtet worden sind. Denn es ist nicht abzusehen, wie diese hohe Aehnlichkeit zu Stande kommen sollte, wenn zwei verschiedene männliche Keimzellen dabei im Spiel gewesen wären, von denen wir doch an-

1) Fol, „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie“, Genève, Bâle, Lyon. 1879.

2) Born, „Ueber Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung“, Breslauer ärztl. Zeitschrift 1882.

nehmen müssen, dass sie nur äusserst selten, vielleicht sogar niemals identisches Keimplasma enthalten werden. Der Eikern wird sich mit einer Samenzelle verbinden, aber der aus dieser Vereinigung hervorgehende Furchungskern wird sich sammt dem Ei in zwei Tochterkerne theilen, ohne dass die normaler Weise dabei stattfindende ontogenetische Veränderung des Keimplasmas eintritt. Das Kernplasma der beiden Tochterzellen bleibt zunächst noch Keimplasma und dann erst beginnt die ontogenetische Umwandlung desselben, die dann natürlich in beiden in der gleichen Weise erfolgen und zu zwei identischen Sprösslingen führen muss. Das ist wenigstens doch eine mögliche Erklärung, die so lange vorhalten kann, bis die Beobachtung sie bestätigt oder widerlegt, und die zudem durch bekannte Knospungsvorgänge am Ei niederer Thiere gestützt wird.



VI. Zusammenfassung.

Fasse ich die Ergebnisse dieser Schrift kurz zusammen, so ist die fundamentale Thatsache, auf der sich alles Uebrige aufbaut, die, dass bei allen befruchtungsbedürftigen thierischen Eiern zwei Richtungskörperchen als Vorbereitung zur Embryonalentwicklung ausgestossen werden, bei allen parthenogenetischen Eiern nur eines.

Dies beseitigt zunächst eine jede rein morphologische Erklärung des Vorgangs. Wäre derselbe physiologisch bedeutungslos, so müsste die phyletische Reminiscenz einer zweimaligen Theilung des Eikerns beim parthenogenetischen Ei ebenso gut beibehalten worden sein, als beim befruchtungsbedürftigen.

Nach meiner Ansicht bedeutet das erste Richtungskörperchen die Entfernung des nach Erlangung der Reife überflüssig gewordenen ovogenen Kernplasmas, das zweite kann hingegen nur die Entfernung eines Theiles des Keimplasmas selbst bedeuten, und zwar in der Art, dass dadurch die Zahl der Ahnen-Idioplasmen, welche es zusammensetzen, auf die Hälfte reducirt wird. Diese Reduktion muss auch in den männlichen Keimzellen stattfinden, ohne dass es aber bei diesen schon heute

möglich wäre, sie mit Sicherheit auf einen der bisher beobachteten histologischen Vorgänge der Spermatogenese zu beziehen.

Parthenogenese tritt ein, wenn die ganze Summe der von den Aeltern ererbten Ahnen-Keimplasmen im Kern der Eizelle verharret. Entwicklung durch Befruchtung aber bedingt, dass zuvor die Hälfte dieser Ahnenplasmen aus dem Ei ausgestossen werde, worauf dann die zurückgebliebene Hälfte im Akt der Copulation mit dem Spermakern sich wieder zu der ursprünglichen Zahl ergänzt.

In beiden Fällen hängt der Eintritt der Embryogenese von dem Vorhandensein einer bestimmten, und zwar der gleichen Masse von Keimplasma ab. Diese wird beim befruchtungsbedürftigen Ei durch den Hinzutritt des Spermakerns hergestellt, und der Beginn der Embryogenese folgt daher der Befruchtung auf dem Fusse nach. Das parthenogenetische Ei enthält die nöthige Masse von Keimplasma schon in sich, und dieselbe tritt in Thätigkeit, sobald der eine Richtungskörper das Ei vom ovogenen Kernplasma befreit hat. Die früher einmal von mir aufgeworfene Frage: wann ist das parthenogenetische Ei entwicklungsfähig? lässt jetzt die präzise Antwort zu: unmittelbar nach Ausstossung des Richtungskörpers.

Für die Theorie der Vererbung ergibt sich aus Vorstehendem die bedeutungsvolle Folgerung, dass die Keimzellen eines bestimmten Individuums nicht die gleichen Vererbungstendenzen enthalten, sondern dass sie alle in dieser Beziehung verschieden sind, dass keine genau die-

selbe Combination von Vererbungstendenzen enthält, wie die andere, und dass eben hierauf die längst bekannte Verschiedenheit der Kinder eines menschlichen Aelternpaares beruht.

Der tiefere Sinn dieser Einrichtung muss aber wohl ohne Zweifel in der dadurch unausgesetzt erhaltenen und stets wieder neu combinirten individuellen Variabilität gesehen werden, wie denn dadurch die geschlechtliche Fortpflanzung selbst um so mehr in dem Lichte einer Einrichtung erscheint, durch die ein immer wechselnder Reichtum individueller Gestaltung hervorgerufen wird.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 343

Ueber die Hypothese

einer

Vererbung von Verletzungen

Vortrag

gehalten am 20. September 1888 auf der Naturforscher-
Versammlung zu Köln

von

Dr. August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1889.



Es ist bekannt, in welcher Weise Lamarck den Prozess der allmäligen Umwandlung der Arten sich vollziehen liess, als er zum ersten Mal es versuchte, in den Mechanismus desselben einzudringen und die Ursachen zu ergründen, welche ihn hervorrufen. Eine Aenderung im Bau eines Theils kommt nach seiner Ansicht hauptsächlich dadurch zu Stande, dass die betreffende Art in neue Lebensverhältnisse geräth, und dadurch veranlasst wird, neue Gewohnheiten anzunehmen. Diese ihrerseits bedingen dann eine erhöhte oder eine verminderte Thätigkeit gewisser Theile und in Folge dessen auch eine kräftigere oder schwächere Ausbildung derselben, welche sich schliesslich auf die Nachkommen überträgt. Wenn nun diese Nachkommen unter denselben abgeänderten Verhältnissen weiter leben und also auch dieselbe abgeänderte Art, jenen Theil zu gebrauchen, beibehalten, so muss sich bei ihnen im Laufe ihres Lebens die von den Vorfahren überkommene Abänderung des Theils in derselben Richtung noch weiter steigern, und so bei jeder folgenden Generation, solange bis das Maximum der möglichen Abänderung erreicht ist.

Auf diese Weise konnte Lamarck vor Allem solche Veränderungen scheinbar ganz befriedigend erklären, welche in einer blossen Vergrösserung oder Verkleinerung eines Theils bestehen; z. B. den langen Hals des Schwans und anderer Schwimmvögel durch die Gewohnheit des Gründelns, die Schwimmfüsse derselben Thiere durch die Gewohnheit, das Wasser mit weit gespreizten Zehen zu schlagen u. s. w. Auf diese Weise vermochte er aber auch umgekehrt die Verkümmernng eines Theils zu erklären, der nicht mehr gebraucht wird, z. B. die Rückbildung der Augen bei Thieren, welche in Höhlen leben, oder in den dunkeln Tiefen unserer Seen und des Meeres.

Es leuchtet aber ein, dass bei dieser Erklärung die stillschweigende Voraussetzung gemacht ist, dass solche durch Uebung oder durch Nichtgebrauch eines Theils entstandene Veränderungen wirklich auf die Nachkommen übertragen werden: sie setzt die Vererbung erworbener Charaktere voraus.

Lamarck nahm diese Voraussetzung stillschweigend als selbstverständlich an, und als ein halbes Jahrhundert später sein glücklicherer Nachfolger Charles Darwin die Descendenztheorie neu begründete, glaubte auch er dieses Lamarck'schen Erklärungsprinzips nicht ganz entrathen zu können, obgleich er, wie Sie wissen, das neue und jedenfalls überaus tiefgreifende Prinzip der Selektion zur Erklärung der Umwandlungen hinzub brachte. Aber er nahm doch das Lamarck'sche Prinzip nicht ohne eingehende Prüfung an, sondern bemühte sich, aus den ihm vorliegenden Thatsachen zu

entnehmen, ob denn auch wirklich derlei Veränderungen, wie sie z. B. durch Uebung im Einzelleben gesetzt werden, auf die Nachkommen vererbt werden können. Besonders die verschiedenen Angaben über vermeintliche Vererbung von Verstümmelungen schienen ihm dies, wenn auch nicht gradezu zu beweisen, so doch sehr wahrscheinlich zu machen ¹⁾, und er kam so zu dem Schluss, dass man keinen zureichenden Grund habe die Vererbung erworbener Abänderungen in Abrede zu stellen. In seinen Werken spielen deshalb Gebrauch und Nichtgebrauch als direkte Umwandlungsfaktoren neben der natürlichen Züchtung immer noch eine bedeutsame Rolle.

Darwin war nicht nur ein genialer und erfindungsreicher, sondern auch ein ausserordentlich ruhig und umsichtig prüfender Forscher; was er als seine Ueberzeugung aussprach, war gewiss sehr wohl und reiflich erwogen. Diesen Eindruck gewinnt Jeder, der seine Schriften studirt, und darin mag es zum Theil liegen, dass erst seit wenigen Jahren die Zweifel an der Richtigkeit des auch von ihm angenommenen Lamarck'schen Prinzips Wurzel gefasst, und zu einer bestimmten Leugnung einer Vererbung solcher vom fertigen Körper nachträglich erworbener Eigenschaften geführt haben. Ich wenigstens gestehe gern, dass ich lange Zeit in dieser Hinsicht unter dem Banne des Darwin'schen

¹⁾ In seinem Werke über „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“ heisst es in Bd. II, p. 28: „Im Ganzen können wir kaum umhin, zuzugeben, dass Verletzungen und Verstümmelungen, besonders wenn ihnen Krankheit folgt oder vielleicht ausschliesslich, wenn ihnen eine solche folgt, gelegentlich vererbt werden.“

Geistes gestanden habe und dass ich erst von einer ganz andern — nämlich der theoretischen Seite her zum Zweifel an der Vererbung erworbener Charaktere geführt werden musste, ehe sich allmählig und im Laufe weiterer Untersuchungen immer bestimmter die Ueberzeugung in mir ausbildete, dass eine solche Art der Vererbung überhaupt nicht existirt. Zweifel daran sind in den letzten Jahren auch von Andern gelegentlich geäußert worden, so von den Physiologen Dubois-Reymond und Pflüger, und in Bezug auf eine bestimmte Gruppe erworbener Eigenschaften, nämlich die künstlichen Verstümmelungen, hat schon unser grosser Philosoph Kant ihre Vererbungsfähigkeit bestimmt in Abrede gestellt ¹⁾, und in neuerer Zeit ist ihm darin Wilhelm His mit kaum geringerer Entschiedenheit nachgefolgt ²⁾.

Wenn nun wirklich eine Vererbung erworbener Eigenschaften nicht möglich wäre, so ergäbe sich daraus die Nothwendigkeit einer wesentlichen Umgestaltung der Transmutationslehre, wir müssten dann auf das Lamarck'sche Erklärungsprinzip vollkommen verzichten, während das Darwin-Wallace'sche Prinzip der Selektion eine ungemein erhöhte Bedeutung erhielte.

¹⁾ Allerdings auf Grund vollkommen irriger theoretischer Vorstellungen von der Unveränderlichkeit der Art. Vergleiche den Aufsatz von Brock, „Einige ältere Autoren über die Vererbung erworbener Eigenschaften“ im „Biolog. Centralblatt“ Bd. VIII, p. 491 (1888), sowie Hugo Spitzer, „Beiträge zur Descendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft“. Leipzig 1886, p. 515 u. f.

²⁾ W. His, „Unsere Körperform“. Leipzig 1875.

Als ich vor mehreren Jahren in einer kleinen Schrift „Ueber die Vererbung“¹⁾ zum ersten Mal mit dieser Ansicht hervortrat, war ich mir der Tragweite dieses Gedankens wohl bewusst. Ich wusste wohl, dass sich unserer Erklärung der Artumwandlung Hindernisse von anscheinend unübersteiglicher Art in den Weg stellen, sobald wir das Prinzip der direkten Umwandlung des Körpers durch äussere Einflüsse aufgeben, und ich würde deshalb nicht gewagt haben, das Lamarck'sche Prinzip anzugreifen, wenn ich nicht damals schon im Stande gewesen wäre, zu zeigen, dass wenigstens bei einem bedeutenden Theil der zu erklärenden Thatsachen diese Hindernisse nur scheinbare sind. Ganze Reihen von Erscheinungen, wie z. B. das Rudimentärwerden von Theilen durch Nichtgebrauch, lassen sich sehr wohl und sogar recht einfach auch ohne Zuhülfenahme des Lamarck'schen Prinzips verstehen, und bei andern, wie z. B. bei den Instinkten, lässt sich zeigen, dass ein nicht unerheblicher Theil von ihnen, nämlich alle Instinkte, welche nur einmal im Leben ausgeübt werden, unmöglich durch vererbte Uebung entstanden sein können, ein Beweis, der es auch für die übrigen Zustände überflüssig macht, das Lamarck'sche Prinzip zur Erklärung herbeizuziehen. Nun will ich keineswegs behaupten, dass es nicht etwa noch Erscheinungen gäbe, für welche eine solche vom Lamarck'schen Prinzip unabhängige Erklärung noch nicht gefunden, oder doch noch nicht geltend gemacht worden ist, aber auf der andern Seite

¹⁾ Jena bei Gustav Fischer, 1883.

scheint mir auch noch nie bewiesen worden zu sein, dass wir ohne das Lamarck'sche Prinzip mit der Erklärung der Erscheinungen nicht fertig werden können. Ich wenigstens kenne keine Thatsachen, denen gegenüber wir von vornherein die Hoffnung aufgeben müssten, sie auch ohne Zuhülfenahme des Lamarck'schen Prinzips erklären zu lernen.

Natürlich aber ist damit, dass gezeigt wird, wir könnten in Bezug auf die Erklärung der Erscheinungen auch ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften auskommen, noch durchaus nicht bewiesen, dass wir dies auch müssen, dass mit andern Worten eine derartige Vererbung nicht existirt. So wenig, als wir von einem Schiff, welches wir in weiter Ferne dahinsegeln sehen, bloß deshalb schon behaupten können, es bewege sich nur durch die Segel vorwärts, und nicht etwa zugleich durch Dampf, weil die Vorwärtsbewegung des Schiffes durch die Segel allein erklärbar scheint. Wir werden vielmehr zunächst versuchen müssen, zu zeigen, dass das Schiff eine Dampfmaschine nicht besitzt, oder doch wenigstens, dass eine solche durchaus nicht nachgewiesen werden kann.

Dies nun glaube ich heute thun zu können, ich glaube Ihnen zeigen zu können, dass das thatsächliche Bestehen einer Vererbung erworbener Charaktere direkt nicht zu erweisen ist, dass es direkte Beweise für die Existenz des Lamarck'schen Prinzips nicht gibt.

Wenn Sie fragen: Was haben denn die Vertheidiger

und Anhänger der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften an Thatsachen zu ihren Gunsten anzuführen? welches sind die Beobachtungen, die z. B. einen Darwin zur Annahme einer solchen Hypothese bestimmten, oder ihn doch verhinderten, eine solche zurückzuweisen, so kann sich die Antwort darauf kurz fassen. Es gibt eine kleine Zahl von Beobachtungen am Menschen und an den dem Menschen nächststehenden Thieren, welche zu beweisen scheinen, dass unter Umständen Verletzungen, Verstümmelungen des Körpers auf die Nachkommen vererbt werden können. Eine Kuh, welche sich ihr Horn abgestossen hatte, warf ein Kalb mit missbildetem Horn, ein Stier, dem der Schwanz abgeklemmt worden war, produzierte fortan schwanzlose Kälber, eine Mutter, der in ihrer Jugend der Daumen gequetscht und missbildet worden war, genas später einer Tochter mit missbildetem Daumen u. s. w.

Zum Theil allerdings fehlt jede Garantie für die Glaubwürdigkeit solcher Angaben und sie haben — wie His und vor ihm Kant schon sagte — keinen höheren Werth als den von Anekdoten, zum andern Theil aber kann man dies doch nicht so ohne Weiteres behaupten, und eine ganz kleine Anzahl solcher Beobachtungen kann in der That eine wissenschaftliche Prüfung und Werthschätzung beanspruchen. Ich werde sogleich näher darauf eingehen, möchte aber zuvor nochmals hervorheben, dass wir an Thatsachen, welche das Vorkommen einer Vererbung erworbener Eigenschaften direkt beweisen könnten, nichts Anderes anzuführen haben, als eben diese Fälle von Verletzungen; Beobachtungen über Ver-

erbung funktioneller Hypertrophie oder Atrophie gibt es nicht, und es ist auch kaum zu erwarten, dass wir deren in Zukunft erhalten werden, denn dies Gebiet ist dem Experiment kaum zugänglich. Die einzigen direkten Stützen für die Hypothese, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden können, bilden also jene eben angedeuteten Beobachtungen über die Vererbung von Verletzungen. Aus diesem Grunde haben denn auch die Vertheidiger der Vererbung von erworbenen Eigenschaften, welche in den letzten Jahren ziemlich zahlreich aufgetreten sind, sich bemüht, diesen Beobachtungen entscheidendes Gewicht beizulegen, und aus demselben Grunde liegt es mir, der ich auf dem entgegengesetzten Standpunkt stehe, ob, meine Ansicht über den Werth dieser scheinbaren Beweise für eine Vererbung von Verletzungen eingehend zu begründen.

Dass Verletzungen erworbene Eigenschaften sind, kann wohl kaum bezweifelt werden; sie entspringen nicht aus einer Keimesanlage, sondern sind einfach Reaktionen des Körpers auf äussere Eingriffe; sie sind — wie ich mich kürzlich ausdrückte — rein somatogene¹⁾

¹⁾ Da die Bezeichnung von „erworbenen“ Charakteren nicht von Allen in dem scharf umgrenzten Sinn genommen wird, in dem sie von Zoologen und Botanikern gebraucht wird, so schlug ich vor, in Fällen, wo ein Missverstehen möglich ist, statt „erworben“ das Wort „somatogen“ zu gebrauchen, d. h. vom Körper — Soma — im Gegensatz zur Keimsubstanz ausgegangen, solche Eigenschaften aber, die aus der Beschaffenheit des Keims hervorgegangen sind, als „blastogene“. Wenn man einem Menschen einen Finger abschneidet, so ist seine Vierfingrigkeit eine somatogene oder erworbene Eigenschaft; wenn dagegen ein Kind mit sechs Fingern geboren wird, so muss diese Sechsfingrigkeit aus

Charaktere, solche die nur vom Körper, Soma, im Gegensatz zu den Keimzellen ausgehen.

Wenn sie wirklich vererbt werden müssten, oder auch nur hier und da vererbt werden könnten, so wäre das eine mächtige Stütze für den Lamarckismus, die Vererbung funktioneller Hypertrophie oder Atrophie würde dadurch in hohem Grade wahrscheinlich. Aus diesem Grunde also wird es durchaus geboten sein, dass die Forschung wenn möglich darüber zu einem bestimmten Schlussergebniss gelangt, ob Verletzungen vererbt werden können oder nicht.

Fassen wir nun die Thatsachen, welche bis jetzt dafür vorgebracht sind, etwas näher in's Auge. Natürlich ist es nicht meine Absicht, jeden einzelnen Fall hier vorzulegen, der je einmal irgendwo und von irgend Jemand erzählt worden ist. Dabei würde wenig herauskommen. Ich möchte im Gegentheil eine ganz kleine Zahl von Fällen verschiedener Art auswählen, und zwar vor Allem solche, welche von den Gegnern als besonders starke Beweise für ihre Ansicht vorgebracht worden sind, Fälle, deren Thatbestand zugleich möglichst sicher und möglichst vollständig festzustellen ist. An diesen Fällen will ich zu zeigen versuchen, dass sie nicht beweisend sind, sondern ganz anders aufgefasst werden müssen. Die Unzulänglichkeit des Beweises liegt nicht immer in demselben Umstand, und man könnte ganz wohl danach verschiedene Kategorien von Fällen unterscheiden.

einer eigenthümlichen Beschaffenheit der Keimsubstanz hervorgegangen sein, sie ist also eine „blastogene“ Eigenschaft.

Zuerst sei nur kurz derjenigen Fälle gedacht, bei welchen es überhaupt an der nöthigen Kritik gefehlt hat.

Dahin gehören die schwanzlosen Kätzchen, welche auf der vorjährigen Naturforscher-Versammlung in Wiesbaden vorgezeigt wurden und — wie die Zeitungen berichteten ¹⁾ — dort „so grosses Aufsehen hervorriefen“. Diese hatten ihre Schwanzlosigkeit (resp. ihren Stummelschwanz) von der Mutter geerbt, welche ihrerseits den Schwanz „angeblich“ durch Ueberfahren verloren haben soll. Nicht nur der Besitzer der Kätzchen, Herr Dr. Zacharias, hielt dieselben damals für einen Beweis für die Vererbung von Verstümmelungen, sondern in einem neuerdings erschienenen Werke, welches sich betitelt „Ueber die Entstehung der Arten auf Grundlage des Vererbens erworbener Eigenschaften“, figuriren diese Kätzchen schon in der Vorrede als „werthvoller“ Fall von Vererbung einer Verstümmelung, und bilden so einen Theil des Fundamentes, auf welchem die theoretischen Anschauungen des Verfassers sich aufbauen.

Gewiss würde nun auch das Fehlen des Schwanzes bei Kätzchen, welche von einer Mutter abstammen, der der Schwanz abgefahren worden war, ein Gegenstand des Nachdenkens für uns gewesen sein. Leider fehlt aber jede sichere Kunde, wie die Mutterkatze zu ihrer Schwanzlosigkeit gekommen ist, und die Annahme, der Schwanz sei derselben „abgefahren“ worden, ist eine reine Vermuthung, für die nicht einmal irgend ein Augenzeuge angeführt werden kann. Ohne vollkommene Sicherheit

¹⁾ Siehe z. B. die Beilage des „Schwäbischen Merkur“ vom 5. Oktober 1887.

über diesen Punkt ist aber mit einem solchen Fall gar nichts anzufangen, und der Entdecker desselben hat sehr recht gethan, dies nachträglich selbst zuzugeben ¹⁾. Denn angeborene Schwanzlosigkeit kennt man bei Katzen schon seit langer Zeit. Die schwanzlose Rasse der Insel Man findet sich, wenn ich nicht irre, schon in der ersten Auflage der „Entstehung der Arten“ angeführt — ich meine nicht das oben erwähnte, gleichnamige Buch Herrn Professor Eimer's, sondern seinen Darwin'schen Vorläufer. Ueber ihre erste Entstehung wissen wir so wenig als über die Entstehung jener merkwürdigen sechs- bis siebenzehigen Katzen-Rasse, welche Eduard Poulton vor einigen Jahren aus Oxford beschrieben und durch neun Generationen hindurch verfolgt hat ²⁾. Es sind dies eben angeborene Missbildungen, aus unbekannter Keimesänderung hervorgegangen, wie deren ja mancherlei seit lange bekannt sind, an deren Vererbbarkeit niemals Jemand gezweifelt hat. In der Existenz der schwanzlosen Katzen-Rasse von Man einen Beweis für die Vererbung von Verstümmelungen zu sehen und etwa anzunehmen, der Stammkatze sei der Schwanz abgefahren worden, würde nicht eben sehr viel mehr berechtigt sein,

¹⁾ Zacharias, „Zur Frage der Vererbung von Traumatismen“. Anatom. Anzeiger, Jahrg. III, 1888, p. 377.

²⁾ Poulton in „Nature“ Vol. XXIX, 1883, p. 20 und Vol. XXXV, 1886, p. 38. Sechszehige Katzen müssen nicht so selten sein, wenigstens schreibt mir Professor W. N. Parker, dass in Cardiff ebenfalls eine Familie von Katzen gefunden worden sei, die an allen Füßen 6 Zehen haben. Auch Darwin erwähnt solcher Fälle („Variiren der Thiere und Pflanzen etc.“ 2. Aufl. Bd. II, p. 16, 1873).

als die sechszehige Katzen-Rasse von einer Stammutter abzuleiten, der Jemand auf die Füße getreten hätte.

Wenn es aber in solchem Falle feststände, dass der Mutter der Schwanz verstümmelt worden wäre, so läge darin noch kein zwingender Beweis dafür, dass die Schwanzstummel der Jungen auf Vererbung von der Mutter beruhen müssten. Sie könnten ja auch auf Vererbung von dem unbekanntem Vater her beruhen. In dem hier angeführten Falle wird es allerdings sich nicht so verhalten, da in mehreren Würfen der Mutterkatze schwanzlose Junge vorkamen. Sonst aber würde die Möglichkeit, dass der Vater angeborene Schwanzlosigkeit besessen und vererbt haben könnte, sehr wohl mit in Anschlag gebracht werden müssen. Der folgende Fall ist in dieser Beziehung recht lehrreich.

In vergangenem Sommer wurde mir von einem befreundeten Kollegen Herrn Professor Schottelius in Freiburg ein Kätzchen mit angeborenem Stummelschwanz gebracht, welches derselbe in Waldkirch, einem kleinen Städtchen im südlichen Schwarzwald, zufällig entdeckt hatte. Die Mutter des Kätzchens besass einen völlig normalen Schwanz, der Vater liess sich, wie gewöhnlich bei Katzen, nicht direkt feststellen. Man hätte also auf plötzliches, spontanes Auftreten des Schwanzmangels rathen können, oder auf Abstammung von einem künstlich des Schwanzes beraubten Kater.

Genauere Erkundigung ergab nun folgenden, ziemlich unerwarteten Aufschluss. In Waldkirch werden seit einigen Jahren ziemlich häufig Kätzchen ohne Schwanz geboren, und zwar von den verschiedensten Müttern,

und man erklärt sich dort diese Thatsache dadurch, dass vor einigen Jahren ein Geistlicher dort wohnte, dessen Frau, eine Engländerin, einen schwanzlosen Kater von der Insel Man besass. In der That dürfte wohl allein aus der völlig sichergestellten Thatsache der mehrjährigen Anwesenheit dieses Katers in Waldkirch eine Wahrscheinlichkeit für die Annahme hervorgehen, dass sämtliche schwanzlose Kätzchen Waldkirchs direkte oder indirekte Nachkommen von ihm seien. So gut aber ein Kater von der Insel Man in den Schwarzwald gerathen kann, wird er auch anderswohin verschleppt werden können. Die Insel Man ist aber keineswegs der einzige Ort, an welchem stummelschwänzige (sogenannte „schwanzlose“) Katzen häufiger beobachtet worden sind. In manchen Gegenden Japans bilden sie eine von den Bewohnern bevorzugte Rasse, worauf ich nachher zurückkommen werde.

Doch kehren wir uns von Beobachtungen ab, die eine Vererbung von Verletzungen schon deshalb nicht beweisen, weil die erste und unerlässlichste Voraussetzung, dass es sich dabei wirklich um Verletzungen handelt, nicht feststeht, und wenden uns ernsthafteren „Beweisen“ zu. Wir können noch bei den Schwänzen unserer Hausthiere stehen bleiben, denn es kommen hier nicht ganz selten spontane und beträchtliche Verkürzungen und Verkrümmungen des Schwanzes vor, und da nun zugleich in manchen Ländern und Gegenden die Sitte besteht, den Thieren in der Jugend den Schwanz zu stützen, so ist dieses Zusammentreffen in kausalen Zusammenhang gebracht und die Frage aufgeworfen worden,

ob nicht in Folge der viele Generationen hindurch geübten künstlichen Verstümmelung die Neigung zu spontanem Auftreten von Stummelschwänzen entstanden sei. Diese Vermuthung sieht auf den ersten Blick auch recht plausibel aus, allein eine scharfe wissenschaftliche Kritik, wie sie Döderlein, Richter und Bonnet geübt haben, in Verbindung mit einer genauen und sorgfältigen anatomischen Untersuchung hat ergeben, dass wenigstens in den genau untersuchten Fällen ein solcher Kausalzusammenhang nicht bestand, dass die spontanen Stummelschwänze, wie sie besonders bei Katzen und Hunden gelegentlich vorkommen, einen ganz andern Ursprung haben, als die einer Erbschaft künstlicher Verstümmelung. Sie beruhen auf einer angeborenen Bildungs-Anomalie, die sich leicht und stark vererbt, sie sind Missbildungen, wie sechste Finger oder Zehen, oder besser, wie verkümmerte Finger und Zehen, die ja auch zuweilen vorkommen. Bonnet¹⁾ zeigte, dass die Stummelschwänze bei Hunden auf einem Fehlen mehrerer Wirbel beruhen, verbunden mit abnormer Verknöcherung und zuweilen auch mit vorzeitiger Verwachsung der Schwanzwirbel untereinander; oder genauer und mit den Worten Bonnet's ausgedrückt: „Es handelt sich in den zwei ersten, von ihm untersuchten Fällen um eine vom distalen Ende der Schweifwirbelsäule her platzgreifende Reduktion in der Wirbelzahl, gleichzeitig auftretend mit Ankylo-

¹⁾ Bonnet, „Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften“, Anat. Anzeiger Bd. III, 1888, p. 584, und: in den „Beiträgen zur patholog. Anatomie und allgem. Pathologie“ von Ziegler und Nauwerck, Bd. IV, 1888.

sirung der mehr oder minder missbildeten Wirbel mit Persistenz eines wechselnd grossen Hautanhanges (so genannten weichen Schwanzes), Verbildungen, die nachweisbar auf dem Wege der Vererbung von der Mutter auf die folgenden Generationen in progressiver Ausdehnung, sowohl was die Zahl der fehlenden Wirbel, als auch was die Zahl der stummelschwänzigen Individuen betrifft, übergegangen sind.“

In einem dritten Falle fand Bonnet „neben dem Defekte von 4—7, normalerweise vorhandenen Wirbeln die Schweifwirbelsäule nicht nur in ihrem distalen Theile, wie bei den Hunden A und B, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung ausgezeichnet durch die mit Missbildung der normalen Form einhergehende Tendenz zu frühzeitiger Ankylosirung“.

Dazu kommt noch, dass die letzten drei bis vier Wirbel des Schwanzes in allen drei Fällen verbogen sind, entweder quer zur Längsachse des Schwanzes gestellt, oder sogar vollständig zurückgebogen, so dass die Spitze des Schwanzes nach vorn sieht.

Es leuchtet ein, dass alle diese Veränderungen andere sind, als sie bei einer Vererbung der Verstümmelung des Schwanzkappens zu erwarten wären. Vererbte sich der künstliche Defekt, so müssten nicht eine wechselnde Anzahl der mittleren Schwanzwirbel fehlen, sondern vor Allem die der Schwanzspitze. Die vorhandenen Wirbel hätten auch keine Ursache krankhaft entartet zu sein, wie es thatsächlich bei der Mehrzahl der vorhandenen Schwanzwirbel in den untersuchten Hunden der Fall war.

Ganz ähnliche Ergebnisse erhielt Döderlein an

den schon oben erwähnten „schwanzlosen“ Katzen Japans. „Die rudimentären Schwanzwirbel waren zu einer kurzen, dünnen und unbeweglichen Spirale verkümmert, die mit Haaren bedeckt als dicker Knollen dem Hintertheil der Katze aufsass.“

Wenn man aber auch davon absehen wollte, dass der anatomische Befund solcher Stummelschwänze gar nicht zusammentrifft mit dem einer künstlichen Verstümmelung des Schwanzes, so liesse sich doch die Hypothese, dass es sich hier um Vererbung eines künstlichen Defektes handle, nicht aufrecht erhalten, denn in den untersuchten Fällen war der „Stammutter“ der betreffenden Hunde „der Schwanz gar nicht coupirt worden“, ja in einem Falle handelte es sich um eine Rasse (Dachshund), bei welcher eine solche Verstümmelung, soviel man weiss, niemals Sitte gewesen ist.

Alle genau untersuchten Fälle haben also ergeben, dass von einer Vererbung künstlicher Verstümmelung nicht die Rede sein kann, dass vielmehr eine sog. „spontane“ Missbildung vorliegt, welche mit dem „Coupiren“ der Schwänze nichts zu thun hat.

Fragen wir aber nach den Ursachen dieser „spontanen Missbildung“, so kommen wir zu ganz interessanten Ergebnissen. Bonnet selbst hat schon hervorgehoben, dass die Verkümmerng der Schwanzwirbelsäule in sehr verschiedenem Grade vorgefunden wurde. Bald fehlten nur 4 Wirbel, bald bis zu 10, und auch der Grad der Verkümmerng der Schwanzwirbelsäule und der Grad der Verwachsung der Wirbel untereinander war in verschiedenen Fällen ein ganz verschiedener. Mit Recht

folgert Bonnet hieraus, dass bei diesen Thieren ein langsamer und allmäliger Rückbildungsprozess im Gange ist, auf Verkürzung des Schwanzes gewissermassen abzielend. Natürlich darf dies nicht wörtlich genommen und etwa die Vorstellung damit verbunden werden, als sei der Rückbildungsprozess der Ausfluss einer im Organismus gelegenen hypothetischen Entwicklungskraft, welche es auf Beseitigung des Schwanzes abgesehen hätte. Wir stehen hier im Gegentheil gerade vor einem Falle, der sehr schön zeigt, wie der Anschein einer bestimmt gerichteten Entwicklung zu Stande kommen kann, ohne dass irgend eine zielstrebige Kraft dabei im Spiele zu sein braucht.

Diese Neigung zum Rudimentärwerden des Schwanzes bei Katzen und Hunden lässt sich durch das, was ich früher den Prozess der Panmixie¹⁾ genannt habe, in einfachster Weise erklären. Dem domestizirten Hund und der domestizirten Katze ist der Schwanz wohl kaum noch von irgend einem Nutzen; wenigstens geht kein Hund und keine Katze deshalb zu Grunde, weil sie einen unvollkommenen Schwanz besitzen. Naturzüchtung übt deshalb keinen Einfluss auf diesen Theil mehr aus, und gelegentliche Unvollkommenheiten desselben werden nicht mehr durch den frühen Untergang ihrer Besitzer ansgermerzt, sondern können sich auf Nachkommen übertragen.

Während die schwanzlose Fuchs-Rasse, welche nach Settegast auf dem Jagdgrund des Prinzen Wilhelm

¹⁾ Siehe: „Ueber die Vererbung“. Jena 1883, p. 35.

zu Solms-Braunfels in diesem Jahrhundert einmal auftrat, bald wieder verschwand, hat sich die Stummelschwänzigkeit bei Katzen und Hunden vielfach erhalten. Natürlich! da in dem Defekt des Schwanzes kein Grund der Inferiorität des Individuums gelegen war.

Aber noch nach einer andern Seite hin scheinen mir diese Thatsachen bemerkenswerth.

Ich erwähnte vorhin der schwanzlosen Katzen-Rasse von der Insel Man. Wir haben keine Ueberlieferung darüber wie es kam, dass die Nachkommen der ersten mit missbildetem Schwanz auf dieser Insel geborenen Katze sich so vermehren und verbreiten konnten, dass sie jetzt die Majorität auf der Insel bilden. Aber wir können uns leicht davon eine Vorstellung machen, wenn wir erfahren, dass in Japan die schwanzlosen Katzen besonders gesucht sind¹⁾, weil man davon überzeugt ist, „dass solche Katzen den Beruf der Mäusetödtung viel energischer betreiben, als gewöhnliche Katzen. Jedermann wünscht also eine schwanzlose Katze zu haben, ja man schneidet — wenn man Katzen mit angeborenem Stummelschwanz nicht bekommen kann — normalen Katzen den Schwanz ab, weil man glaubt, dass das bessere Mäusen und sonstige Vorzüge eben von der Schwanzlosigkeit abhängen. Die Folge davon ist einfach die, dass „in vielen Gegenden von Japan geschwänzte

¹⁾ Siehe die interessanten Bemerkungen Döderlein's über diesen Punkt, die mir von meinem japanischen Schüler und Freunde Herrn Dr. C. Ischikawa vollkommen bestätigt worden sind. (Döderlein, „Ueber schwanzlose Katzen“, Zool. Anzeiger vom 21. November 1887, No. 265.)

Katzen geradezu zu den Seltenheiten gehören“. In dem Städtchen Waldkirch nun, von dessen Katzen oben schon die Rede war, tritt merkwürdigerweise bereits genau dieselbe Sage von der grösseren Vorzüglichkeit schwanzloser Katzen auf, und auch dort wünscht man solche Katzen zu besitzen. Wir sehen also, wie eine geringe, aber augenfällige Variation sofort energische Züchtungsprozesse veranlassen kann, die dieser Variation zum Sieg verhelfen, ein Fingerzeig für uns, vorsichtig zu sein in der Aburtheilung über den so oft angezweifelten Prozess der sexuellen Züchtung, der ja auch mit solchen funktionell gleichgültigen, aber in's Auge fallenden Variationen arbeitet. Hier hat der Mensch eine Variation bevorzugt, offenbar nur, weil ihn das Neue und Absonderliche daran überraschte und anzog; er hat ihr einen eingebildeten Werth beigelegt und hat durch künstliche Züchtung ihr zur Herrschaft über die Normalform verholfen. Es lässt sich nicht einsehen, warum nicht das Gleiche bei Thieren in Bezug auf die sexuelle Auswahl sollte geschehen können.

Kehren wir aber nach dieser kleinen Abschweifung zur Vererbung von Verstümmelungen zurück.

Wir haben gesehen, dass die Stummelschwänze der Katzen und Hunde, soweit sie einer wissenschaftlichen Untersuchung unterzogen wurden, nicht auf Vererbung künstlicher Verstümmelung beruhen, sondern auf einem spontan eingetretenen Rückbildungsprozess der Schwanzwirbelsäule. Nun könnte man ja immer noch der Meinung sein, dass die habituellen künstlichen Verstümmelungen des Schwanzes, wie sie bei Hunden und auch

bei Katzen an manchen Orten geübt werden, wenn sie auch nicht alle spontanen Stummelschwänze veranlasst haben, so doch eine Anzahl derselben hervorgerufen hätten; man könnte sagen: der Umstand, dass Stummelschwänze spontan auftreten können, widerlegt noch nicht unsere Vermutung, dass sie in andern Fällen, nämlich da, wo Verstümmelung die Konstitution der Eltern beeinflusst hat, nicht dennoch auf einer Vererbung solcher Verstümmelungen beruhen könne.

Offenbar vermag hier nur der Versuch zu entscheiden, natürlich nicht der Versuch an Katzen und Hunden, wie Bonnet sehr richtig bemerkt, sondern der Versuch an solchen Thieren, deren Schwanz nicht schon in vielfachem Verkümmierungsprozess begriffen ist. Bonnet schlägt vor, „die ganze Angelegenheit an weissen Mäusen oder Ratten zu prüfen, bei denen Stummelschwänze als Missbildung nicht bekannt, und die Schwanzlänge stets eine sehr gleichmässige ist“.

Ehe noch dieser Vorschlag gemacht worden war, hatte ich ihn schon in Angriff genommen, obwohl dies ja Solchen näher gelegen hätte, welche die Vererbung von Verstümmelungen behaupten, als mir, der ich dieselbe bestreite. Ich gestehe auch offen, dass ich diese Versuche nur ungern unternommen habe, da ich nicht hoffen konnte, andere als rein negative Resultate zu erhalten. Da mir indessen auch solche nicht ganz werthlos zu sein schienen für die Entscheidung der schwebenden Frage, und da die zahlreichen Vertheidiger der Vererbung erworbener Charaktere keine Anstalten machten, ihre

Meinung durch das Experiment zu erhärten, so unterzog ich mich dieser nicht eben grossen Mühe.

Die Versuche wurden mit weissen Mäusen angestellt und im Oktober vorigen Jahres begonnen. Zwölf Mäuse, 7 Weibchen und 5 Männchen, machten den Anfang, indem ihnen am 17. Oktober 1887 sämmtlich der Schwanz abgeschnitten wurde. Am 16. November erschienen bereits die zwei ersten Würfe von Jungen, und da die Tragzeit der Maus nur 22—24 Tage beträgt, so stammten also diese ersten Jungen bereits aus der Zeit der Schwanzlosigkeit der Eltern. Es waren ihrer zusammen achtzehn, alle mit völlig normalen Schwänzen von 11—12 mm Länge. Diese, wie auch alle später noch nachfolgenden Jungen, wurden aus dem Zwinger entfernt, sei es dass sie getödtet und konservirt oder aber zu weiterer Zucht verwendet wurden. In diesem Zwinger I, der also die erwähnten 12 Mäuse erster Generation enthielt, wurden nun im Laufe von 14 Monaten, nämlich bis zum 17. Dezember 1888, 333 Junge geboren, von denen keins einen Stummelschwanz, oder auch nur einen um Weniges kürzeren Schwanz besitzt, als ihn die Jungen unverstümmelter Eltern aufweisen.

Man konnte nun aber glauben, dass sich die Wirkungen der Verstümmelung erst in einer der folgenden Generationen geltend machen würden. Ich brachte deshalb 15 Junge vom 2. Dezember 1887 in einen Zwinger Nr. II, nachdem sie gerade sehend und behaart geworden waren, und schnitt ihnen die Schwänze ab. Die Thierchen produzirten vom 2. Dezember 1887 bis zum 17. Dezember 1888 233 Junge, alle mit normalen Schwänzen.

In derselben Weise wurden am 1. März 1888 14 Junge der zweiten Generation in einen Zwinger Nr. III gesetzt und der Schwänze beraubt; allein auch ihre Nachkommenschaft, 141 der Zahl nach bis zum 17. Dezember 1888, enthielt wiederum nicht ein einziges Thier mit abnormem Schwanz. Ganz ebenso ging es mit der vierten Generation, welche vom 4. April 1888 an in einem Zwinger Nr. IV erzogen und in derselben Weise behandelt wurde; in der Zeit vom 23. April bis 17. Dezember 1888 brachte sie 117 normalschwänzige Junge hervor; desgleichen eine fünfte Generation in Zwinger V vom 15. September bis 17. Dezember 1888 die Zahl von 25 Jungen, alle mit normalen Schwänzen.

Der Versuch sollte damit nicht abgeschlossen sein, vielmehr wurde auch noch eine Anzahl Junge der sechsten Generation isolirt und künstlich entschwänzt, doch brachten dieselben bisher noch keine Nachkommenschaft hervor.

Es wurden also bisher von fünf Generationen künstlich entschwänzter Eltern 849 Junge geboren, von denen keins einen Stummelschwanz oder sonst eine Abnormität des Schwanzes aufwies. Aber nicht nur dieses; genaue Messung zeigte, dass auch nicht etwa eine geringe Verkürzung des Schwanzes vorhanden war. Die Länge des Schwanzes der Neugeborenen schwankt innerhalb recht geringer Grenzen, nämlich zwischen 10,5 und 12 mm; bei keinem der Jungen beträgt sie weniger als 10,5 mm, und die Jungen der späteren Generationen verhalten sich in der Schwanzlänge genau so, wie die der ersten Generation: die Schwanzlänge nimmt also im

Laufe der fünf Generationen in keiner bemerkbaren Weise ab.

Was beweisen nun diese Versuche? Widerlegen sie ein für allemal die Ansicht, dass Verletzungen vererbt werden können? Gewiss nicht so ohne Weiteres! Wollte man das aus ihnen allein und ohne Zuhilfenahme anderer Thatsachen folgern, so würde dem mit Recht entgegengehalten werden können, man hätte dabei versäumt, die Möglichkeit in Rechnung zu ziehen, dass die Wirkung der Verstümmelung nicht sogleich in der zweiten, dritten, vierten oder fünften Generation hervortrete, dass sie vielmehr durch mehrere Generationen hindurch latent bleibe, um erst später, etwa in der sechsten, zehnten, zwanzigsten oder hundertsten Generation als ererbte Missbildung in die Erscheinung zu treten. Wir könnten auch nicht viel gegen einen solchen Einwurf vorbringen, denn es gibt thatsächlich Erscheinungen der Abänderung, welche auf einer solchen allmäligen, zunächst noch unmerklichen Umstimmung oder besser Abänderung des Keimplasmas beruhen müssen, die erst nach Generationen als sichtbare Abänderung der Nachkommen in die Erscheinung tritt. Das wilde Stiefmütterchen verändert sich nicht sofort, wenn es in Gartenland gepflanzt wird. Es bleibt zuerst scheinbar unverändert, früher oder später aber im Laufe der Generationen treten zuerst an dieser, dann an jener Pflanze Variationen auf, hauptsächlich in der Grösse und Farbe der Blumen, und diese pflanzen sich durch Samen fort, sind also der Ausfluss einer Keimesabänderung. Dass solche Variationen niemals schon in der ersten Garten-

Generation vorkommen, beweist, dass sie durch allmälige Umwandlung des Keimplasmas vorbereitet worden sein müssen.

Es ist also an und für sich durchaus nicht unzulässig, wenn man die abändernde Einwirkung eines äussern Einflusses auf das Keimplasma sich als eine allmälige, im Laufe der Generationen sich steigende vorstellt, welche erst dann zu einer sichtbaren Abänderung des Körpers (Soma) selbst führt, wenn sie eine gewisse Höhe erreicht hat.

So würde man theoretisch nichts Entscheidendes dagegen vorbringen können, wenn Jemand behaupten wollte, die Vererbung von Verstümmelungen brauche 1000 Generationen, um sichtbar zu werden, denn wir können die Stärke der Einflüsse nicht a priori abschätzen, welche im Stande sind, das Keimplasma zu verändern, und können nur durch die Erfahrung darüber belehrt werden, wie viele Generationen hindurch sie einwirken müssen, ehe sie in die Erscheinung treten.

Wenn deshalb Verstümmelungen wirklich — wie die Gegner behaupten — als solche Abänderungs-Einflüsse auf das Keimplasma einwirkten, dann liesse sich die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit nicht in Abrede stellen, dass die Vererbungserscheinungen selbst nicht sofort, sondern erst in einer späteren Generation zum Vorschein kämen.

Die Versuche mit den Mäusen allein bilden deshalb gegen eine solche Annahme noch keinen vollen Beweis, sie müssten vielmehr bis ins Unendliche fortgesetzt werden, ehe man mit relativer Sicherheit sagen

könnte: es findet keine Vererbung statt. Allein so wie die Dinge liegen, sind sie — wie mir scheint — dennoch ein entscheidender Beweis gegen die Behauptung, dass Verstümmelungen vererbt werden können, und zwar einfach deshalb, weil durch sie nachgewiesen wird, dass Verstümmelungen, die in fünf aufeinander folgenden Generationen sich wiederholten, keine Vererbungswirkung erkennen liessen, trotzdem sie bei beiden Eltern vorhanden waren. Man darf nicht vergessen, dass alle sog. „Beweise“, die bisher für eine Vererbung von Verstümmelungen vorgebracht wurden, die Vererbung einer einmaligen Verstümmelung behaupten, welche sofort in der folgenden Generation in die Erscheinung trat. Auch bezieht sich in allen diesen Fällen die Verstümmelung nur auf einen der Eltern, nicht wie bei den Mäuse-Versuchen auf beide. Diesen Versuchen gegenüber fallen alle diese „Beweise“ in nichts zusammen, sie müssen alle zusammen auf Irrthum beruhen.

Wenn eine Verstümmelung, hier also das Abschneiden der Schwänze, welche an beiden Eltern fünf Generationen hindurch ausgeübt wurde, sich an keinem der 849 Nachkommen in irgend einem Grade wieder zeigte, so wird es wohl mehr als unwahrscheinlich sein, dass jemals eine einmalige und gar nur bei einem der Eltern eingetretene Verstümmelung sich auf die Kinder vererben sollte, noch dazu in einer so ausgeprägten Form, wie es in allen den sogenannten beweisenden Fällen behauptet wird — man denke nur an Blumenbach's Mann mit dem krumm geheilten kleinen Finger, dessen Söhne dann eine Verbildung desselben Fingers aufwiesen,

an den oben erwähnten Stier, dem der Schwanz abgeklemmt wurde und der fortan nur schwanzlose Kälber produzierte, oder an jene Mutter, welche im 18. Jahre den Finger brach, der in Folge dessen steif blieb, und deren beide Söhne „dasselbe Gebrechen“ an dem nämlichen Finger haben!

Wenn aber diese Beweise fallen, dann gibt es überhaupt keine Thatsachen mehr, welche auch nur im allerentferntesten für die Möglichkeit einer Vererbung von Verstümmelungen sprechen, denn obgleich mancherlei Fälle bekannt sind, in welchen gewisse Verstümmelungen durch Hunderte von Generationen hindurch fortgesetzt wurden, so findet sich darunter auch nicht ein einziger, in welchem sich die Verstümmelung vererbt hätte, alle vielmehr haben ein negatives Resultat ergeben. Bekanntlich üben verschiedene Völker seit uralten Zeiten gewisse Verstümmelungen, aber keine derselben hat zu einer erblichen Verbildung des betreffenden Theils geführt, weder die Circumcision¹⁾, noch das Ausschlagen der Schneidezähne, noch das Bohren von Löchern in Lippe oder Nase, noch endlich die so ausserordentlich weit getriebene künstliche Verkleinerung und Verkrüppelung der Füße bei den Chinesinnen. Kein Kind der betreffenden Völker bringt diese Abzeichen

¹⁾ In Bezug auf die Circumcision muss dieser Satz dahin erläutert werden, dass zwar allerdings bei den Völkern mit ritueller Circumcision zuweilen einzelne Kinder mit schwach entwickeltem Präputium geboren werden, dass dies aber hier nicht öfter vorkommt, als bei andern Völkern, bei welchen die Circumcision nicht üblich ist. Ziemlich umfassende statistische Untersuchungen haben zu diesem Ergebniss geführt.

mit auf die Welt, sie müssen in jeder Generation neu erworben werden.

Auch bei Thieren lassen sich solche Fälle nachweisen. Herr Professor Kühn in Halle machte mich darauf aufmerksam, dass bei einer bestimmten Rasse von Schafen seit mehr als 100 Jahren der Schwanz gestutzt wird — aus bestimmten praktischen Gründen —, dass aber noch niemals (Nathusius) ein Schaf ohne Schwanz, oder mit einem blossen Stummelschwanz in dieser Rasse geboren worden ist. Dies wiegt wohl um so schwerer, als es andere Schaf-Rassen gibt (Fettsteiss-Schafe), bei welchen das Fehlen des Schwanzes Rassen-Charakter ist. Es liegt also nicht etwa in der Natur des Schafschwanzes, unausrottbar zu sein.

Einen recht hübschen Fall führt Settegast an, wenn auch wohl in anderer Absicht. „Die Krähenarten haben alle um Nasenlöcher und Schnabelwurzel steife, borstenartige Federn, nur die Saatkrähe nicht. Diese besitzt sie zwar auch, solange sie im Neste sitzt, bald nach dem Ausfliegen aber verlieren sie sich und „kommen niemals mehr zum Vorschein“. Die Saatkrähe bohrt nämlich, indem sie ihrer Nahrung nachgeht, mit dem Schnabel tief in den Boden. Dadurch werden die Federn am Schnabel vollständig abgerieben und können bei dem unablässigen Bohren auch nicht wieder nachwachsen. Dennoch hat diese Eigenthümlichkeit, seit ewigen (?) Zeiten fortdauernd erworben, noch nie dahin geführt, dass in einem Neste ein Individuum mit angeborenem nackten Gesicht vorgekommen wäre.“

So haben wir auch keinen Grund, eine solche für die

Mäuse-Versuche zu vermuthen, falls dieselben durch Hunderte oder Tausende von Generationen fortgesetzt würden. Die ganze Vermuthung einer kumulativen Wirkung von Verstümmelungen schwebt vielmehr vollständig in der Luft und kann sich auf nichts stützen, als auf die Thatsache, dass kumulative Umwandlungen des Keimplasmas vorkommen, womit aber begreiflicherweise noch nicht gesagt ist, dass Verstümmelungen zu denjenigen Einflüssen gehören, welche im Stande sind, abändernd auf das Keimplasma einzuwirken. Nach Allem, was uns von Thatsachen vorliegt, haben sie diese Wirkung nicht.

Mag man sich aber selbst der freien Vermuthung hingeben, bei noch längerer Generationsfolge könne doch einmal die betreffende Verstümmelung erblich werden, so scheint mir doch aus den Mäuse-Versuchen jedenfalls soviel hervorzugehen, dass einmalige Verletzungen sich in keinem Grade vererben. Man müsste denn annehmen wollen, dass der Schwanz-Mangel sich weniger leicht vererbte, als andere Verstümmelungen, oder dass die Mäuse geringere Vererbungskraft besäßen, als andere Thiere. Für beide Annahmen liegt aber nicht der geringste Grund vor. Im Gegentheil war ja von den Vertheidigern des Lamarck'schen Prinzips immer gerade auf die Vererbbarkeit von Schwanz-Verstümmelungen hingewiesen worden.

Man hat freilich schon öfters gemeint, eine derartige Vererbung brauche ja nicht in jedem Falle einzutreten, sie könne möglicherweise nur hier und da, unter ganz besonders gestalteten Bedingungen, die wir nicht kennen, zum Vorschein kommen, und deshalb seien alle negativen

Versuche und alle Nachweise von der Irrthümlichkeit der für eine Vererbung von Verstümmelungen vorgebrachten „Beweise“ hinfällig und nicht entscheidend. Erst in jüngster Zeit noch hat ein tüchtiger jüngerer Zoologe bei Gelegenheit der Kant'schen Bekämpfung der betreffenden Vererbungsart gemeint: es würde wohl selbst der entschiedenste Gegner der Vererbung von Verstümmelungen heute nicht wagen, mit solcher Schroffheit diesen Standpunkt zu vertreten, wie dies seiner Zeit von Kant geschehen sei, „denn es wird doch wohl zugegeben werden müssen, dass Vererbung erworbener Eigenschaften mindestens als seltene Ausnahmen einmal stattfinden können“. Aehnliches hört man gesprächsweise des Oefteren, obwohl doch damit die ganze Frage über's Knie abgebrochen wird, denn es heisst doch wohl nichts Anderes, als dass die Vererbung erworbener Eigenschaften nachgewiesen sei. Denn wenn eine solche Vererbung überhaupt stattfinden kann, so existirt sie also, und es ist theoretisch einerlei, ob sie seltener oder häufiger thatsächlich eintritt. Man hat manchmal die Vererbung „launenhaft“ genannt und in gewissem Sinne ist sie dies auch, d. h. sie erscheint uns so, weil unsere Einsicht in die Tiefe des Vorgangs nicht hinabreicht. Wir können nicht voraussagen, ob ein eigenthümlicher Charakter des Vaters beim Kind wieder auftreten wird oder nicht, noch weniger ob er bei dem ersten oder zweiten, oder bei einem der folgenden Kinder wieder auftreten wird, so wenig, als wir voraussagen können, ob ein Kind die Nase seines Vaters oder seiner Mutter, oder die des einen seiner Grosseltern bekommen wird.

Das heisst aber sicherlich nicht, dass dies dem Zufall anheim gegeben wäre, vielmehr wird Niemand daran zweifeln dürfen, dass dies Alles vollkommen gesetzmässig vor sich geht und dass mit der Befruchtung des Eies auch über die Nase des Kindes bereits entschieden ist. Das Zusammenwirken der in den beiden kopulirten Keimzellen enthaltenen Entwicklungstendenzen führt mit Nothwendigkeit diese oder jene Nasenform herbei. Wir können auch Einiges von den Gesetzen, nach welchen dies geschieht, aus den beobachteten Thatsachen ableiten. So z. B. werden unter einer grossen Zahl von Kindern derselben Eltern immer einige die Nasenform der Mutter oder überhaupt der mütterlichen Seite bekommen, andere die Nase der väterlichen Seite u. s. w.

Wenden wir dies auf die behauptete Vererbung von Verstümmelungen an, so müsste, falls dieselbe überhaupt möglich wäre, sie in einer bestimmten grossen Zahl von Fällen x mal eintreten, sie müsste um so leichter eintreten, wenn beide Eltern gleichermassen verstümmelt sind, oder wenn die Verstümmelung in mehreren oder gar vielen Generationen sich wiederholt hätte u. s. w. Dass sie aber in 800 Fällen günstigster Art nicht eintreten sollte, um dann plötzlich einmal in einem Falle einzutreten, in dem man es am wenigsten erwartet hätte, ist äusserst unwahrscheinlich. Diejenigen, welche in den so zweifelhaften Angaben von Vererbung einmaliger und einseitiger (in Bezug auf die Eltern) Verstümmelungen Beweise für die Existenz der bestrittenen Vererbungsart sehen wollen, vergessen ganz, dass dieselbe einen höchst wunderbaren und jedenfalls

äusserst verwickelten Apparat voraussetzt, der, wäre er überhaupt vorhanden, sich regelmässig unter bestimmten Bedingungen, nicht aber blos in „seltenen Ausnahmefällen“ manifestiren würde. Die Natur schafft nicht komplizirte Maschinerien, um sie dann unbenutzt liegen zu lassen; wenn sie überhaupt vorhanden sind, dann sind sie durch und für den Gebrauch vorhanden und dann müssten wir ihre Wirkungen sicher und bestimmt beobachten können. Wie komplizirt aber der Apparat für Bewirkung einer Vererbung von Verstimmungen (überhaupt erworbener Charaktere) sein müsste, kann man sich leicht klar machen, wie ich früher schon an einem andern Orte zu zeigen versucht habe. Die Uebertragung einer Narbe auf die Nachkommen z. B. setzt zunächst voraus, dass jede mechanische Veränderung des Körpers (Soma) eine Veränderung in den Keimzellen setzt. Das Wesen dieser Veränderung kann nicht in einer blossen Ernährungsdifferenz bestehen, die ja nur ein rascheres oder verlangsamtes Wachsthum der Zelle bewirken könnte, sie müsste vielmehr derart sein, dass dadurch das Keimplasma in seiner molekularen Struktur verändert würde. Diese Veränderung würde aber derjenigen, die an der Peripherie des Körpers eingetreten ist, also der Narbenbildung, nicht im geringsten ähnlich sein können, denn im Keimplasma gibt es weder eine Haut, noch überhaupt die Anlage irgend eines der späteren Organe, sondern nur eine solche einheitliche Molekularstruktur, welche im Laufe der Tausende von Umwandlungsstufen der Ontogenese zur Bildung eines Soma und einer Haut führen muss. Die Veränderung

des Keimplasmas, welche die Vererbung der Narbe ermöglichen soll, müsste also derart sein, dass dadurch der Verlauf der Ontogenese in einem der spätesten Stadien so beeinflusst würde, dass dadurch an einer bestimmten Stelle der Haut eine Unterbrechung der normalen Hautbildung durch Einschiebung von Narbengewebe eintreten müsste. Ich will nun keineswegs behaupten, dass Veränderungen des Keimplasmas von gleich minutiösem Grade nicht vorkommen könnten, im Gegentheil: die individuelle Variation zeigt uns, dass das Keimplasma alle kleinsten Eigenheiten des Individuums thatsächlich und zwar der Möglichkeit nach in sich enthält; wie es aber denkbar erscheinen könnte, dass solche minutiöse Veränderungen des Keimplasmas durch das Auftreten einer Narbe oder sonstigen Verstümmelung des Körpers in den Keimzellen verursacht werden sollte, das versuche ich vergeblich zu begreifen. In dieser Hinsicht glaube ich der Blumenbach'schen Forderung nahezu genügen zu können, der geneigt war, sich gegen die Annahme einer Vererbung von Verstümmelungen zu erklären, dies aber an die Bedingung des Beweises knüpfte, „dass eine solche Vererbung überhaupt nicht stattfinden könnte“. Wenn man dafür auch nicht einen strengen „Beweis“ führen kann, so vermag doch sehr wohl gezeigt zu werden, dass der Apparat, den eine solche Vererbung voraussetzt, ein so unendlich verwickelter, ja geradezu unfassbarer sein müsste, dass wir wohl berechtigt sind, an der Möglichkeit seiner Existenz so lange zu zweifeln, als nicht Thatsachen vorliegen, die beweisen, dass er dennoch vorhanden sein muss. Ich glaube deshalb

nicht, dass es richtig war, wenn kürzlich ¹⁾ gesagt wurde, dass dieser Blumenbach'schen Forderung heute ebensowenig genügt werden könnte, als es damals möglich war. Sollte nun aber dennoch eine solche geheime Sympathie-Maschinerie zwischen den Theilen des Körpers und den Keimzellen vorhanden sein, durch welche es bewirkt würde, dass jede Veränderung der Ersten sich in den Letzteren gewissermassen in einer andern Sprache abphotographirten, dann würde diese wunderbare Maschinerie sicherlich in ihren Wirkungen wahrnehmbar und dem Experiment zugänglich sein. Nicht jeder Körper fällt zu Boden, wenn er seines Stützpunktes beraubt wird, der Luftballon, die Wasserstoff-Seifenblase steigen vielmehr empor, aber die Schwerkraft, da sie vorhanden ist, lässt sich dennoch durch den Versuch nachweisen, trotz dieser scheinbaren Verhüllungen ihres Daseins; so müsste auch eine Kraft für Uebertragung von Verstümmelungen auf die Keimzellen sich in ihren Wirkungen erkennen lassen, wenn man sie dem Experiment unterwirft. Jedenfalls hat man kein Recht, aus dem Nichtvorhandensein solcher Wirkungen auf das Vorhandensein einer solchen Kraft zu schliessen.

Bis jetzt aber wissen wir nichts davon, dass solche Wirkungen jemals eintreten, denn allein schon die hier mitgetheilten Versuche machen alle jene Fälle von scheinbarer Vererbung einmaliger Verletzungen beweisunkräftig.

Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass solche

¹⁾ Siehe: Brock „im Biolog. Centralblatt“ Bd. VIII, p. 497, 1888.

Fälle immer auf schlechter Beobachtung beruhen müssten. Um uns ganz klar darüber zu werden, möchte ich Ihnen noch zwei weitere Kategorien von Beobachtungen auführen dürfen.

Es gibt zunächst eine ganze Reihe von Fällen scheinbarer Vererbung von Verletzungen, bei welchen in Wahrheit nicht die Verletzung oder ihre Folgen selbst vererbt worden sind, sondern nur eine besonders vulnerable Anlage des betreffenden Theils. Richter¹⁾ hat vor Kurzem darauf aufmerksam gemacht, dass geringe und äusserlich unmerkliche Grade von Hemmungsbildungen häufig vorkommen, und dass sie geneigt sind auf geringe äussere Anlässe hin zu sichtbaren Entartungen der betreffenden Theile zu führen. Da sich nun die Anlage zur Hemmungsbildung als Keimes-Anlage vererbt, gelegentlich auch in gesteigertem Grade, so kann also auf diese Weise der Schein entstehen, als ob die Folge der Verletzung sich vererbt hätte. Auf diese Weise erklärt Richter z. B. den oft citirten Fall von dem Soldaten, der 15 Jahre vor seiner Verheirathung das linke Auge „durch Eiterung“ verlor und dessen beide Söhne links verbildete (mikrophthalme) Augen hatten. Mikrophthalmie ist eine Hemmungsbildung; der Soldat verlor nach Richter's Auffassung sein Auge nicht blos, weil es verletzt wurde, sondern weil es von vornherein krankhaft angelegt und deshalb leichter verletzbar war; er vererbte auch nicht die Verletzung oder den Erfolg der-

¹⁾ W. Richter, „Zur Vererbung erworbener Charaktere“, *Biolog. Centralblatt*, Bd. VIII, p. 289, 1888.

selben auf seine Söhne, sondern die Mikrophthalmie, welche auch bei ihm der Anlage nach schon angeboren gewesen war, bei den Söhnen aber von vornherein schon und ohne nachweisbaren äussern Anstoss zur Verbildung des Auges führte. Hierher möchte ich auch den Fall rechnen, welchen Darwin noch in den letzten Jahren seines Lebens für die Vererbung erworbener Eigenschaften geltend machte und welcher „die Vererbung einer durch Frostbeulen bewirkten Missbildung des Daumens zu beweisen scheint“. Einem Gentleman war in den Knabenjahren von der Kälte die Haut beider Daumen bösartig aufgesprungen, womit sich irgend eine Hautkrankheit verband. Seine Daumen schwellen stark an und blieben für lange Zeit in diesem Zustande. Als sie heilten, waren sie verunstaltet, und die Nägel blieben nachmals für immer seltsam schmal, kurz und dick. Zwei seiner Kinder hatten „ähnlich missbildete Daumen“, und auch in der folgenden Generation zeigten sich bei zwei Töchtern „missbildete Daumen an beiden Händen“. Zu einem sicheren Urtheil zwar ist dieser, wie fast alle solche Fälle, viel zu ungenau bekannt, aber man wird doch daran denken dürfen, wie ungleich die Empfänglichkeit der Haut für die Wirkungen der Kälte, also gewissermassen ihre Vulnerabilität nach dieser Richtung hin bei verschiedenen Individuen ist, wie leicht und stark manche Kinder von Frostbeulen befallen werden, wie schwach und vorübergehend dagegen andere. Zuweilen kommen beiderlei Kinder in ein und derselben Familie vor, und die grosse oder geringe Neigung zur Frostbeulen-Bildung fällt zusammen mit der verschie-

denen Beschaffenheit der Haut, in welcher die Einen dem Vater, die Andern der Mutter nachgeschlagen sind. Bei dem Vater des Darwin'schen Falles¹⁾ war offenbar hochgradige Vulnerabilität der Daumenhaut angeboren, und diese wird sich vererbt haben und bei den betreffenden Nachkommen vielleicht schon sehr früh und auf geringfügige Kältewirkungen hin zu ähnlichen Missbildungen des Daumens geführt haben, wie sie der Vater durch starke Einwirkung von Kälte in höherem Grade besessen hatte.

Die letzte Kategorie von Fällen, welche ich hier in's Auge fassen möchte, betrifft solche Beobachtungen, bei denen zwar die Verletzung des Elters feststeht, bei welchen auch eine der Verletzung ähnliche Missbildung beim Kind aufgetreten ist, bei welchen aber eine genaue

¹⁾ Der betreffende Fall ist nicht von Darwin selbst beobachtet, sondern demselben von einem Herrn J. P. Bishop von Perry in Nordamerika mitgeteilt worden (siehe Kosmos, Bd. IX, p. 458). Abgesehen davon, dass eine Sicherheit dafür, dass der betreffende Vater nicht etwa eine angeborene Missbildung des Daumens besessen hat, mangelt, fehlen auch alle genaueren Zeitangaben über die Erkrankungszeit der Daumen, sowie über die Zeit, in welcher bei Kindern und Enkeln die „Missbildung“ der Daumen zuerst beobachtet wurde; ob schon bei der Geburt, oder erst später. Auch müssten Abbildungen der Daumen von einer eingehenden Kritik gefordert werden. Ich würde wegen dieser ungenügenden tatsächlichen Unterlage den Fall gar nicht angeführt haben, wenn es mir nicht zur Erläuterung des Gedankens passend erschienen wäre. Dass damit gerade die richtige Erklärung dieses Falles getroffen wäre, soll durchaus nicht behauptet werden. Es könnte sehr wohl auch eine angeborene Missbildung der Daumen vorgelegen haben, die der Betreffende im höheren Alter — als er bereits Kinder und Enkel besass und ihm die Abnormität der Daumen bei diesen auffiel — längst vergessen hatte.

Untersuchung zeigt, dass die Missbildung bei Elter und Kind sich in Wahrheit gar nicht entsprechen.

Dahin rechne ich einen Fall, der erst in diesem Jahre bekannt geworden ist, und zwar durch einen Anthropologen und Arzt, der ihn so genau und gut als möglich beobachtet und in seiner Vorgeschichte festgestellt hat. Herr Dr. Emil Schmidt war es, welcher auf der diesjährigen Anthropologen-Versammlung zu Bonn einen Fall mittheilte, der in der That auf den ersten Blick durchaus zu beweisen scheint, dass künstlich erzeugte Verbildungen des menschlichen Ohrs sich vererben können. Da mir das ganze über diesen Fall gesammelte Material von Herrn Dr. Schmidt in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurde, so war ich in der Lage, eine genauere Prüfung dieses Falles vornehmen zu können, als sie sonst in den meisten Fällen möglich ist, und ich gehe um so lieber im Näheren auf ihn ein, als er mir für die Geschichte der menschlichen Irrungen in diesen Dingen von prinzipieller Wichtigkeit zu sein scheint.

In einer sehr achtungswerthen und in Bezug auf ihre Angaben durchaus zuverlässigen Familie besitzt die Mutter auf der einen Seite ein gespaltenes Ohrläppchen (Fig. 1, *Lob*). Sie erinnert sich sehr bestimmt, dass ihr in einem Alter von 6—10 Jahren beim Spielen von einem andern Kind der Ohrring ausgerissen worden war, und dass die Wunde spaltförmig heilte, so dass später im hintern Theil des Ohrläppchens ein neues Loch für den Ohrring gestochen werden musste. Sie bekam später

sieben Kinder, und von diesen hatte das zweite — jetzt ein Mann — auf der „gleichen Seite wie die Mutter ein gespaltenes“ Ohrläppchen (Fig. 2, *Lob* und *SpH*). Ob die Mutter vor der Verletzung des Ohrs etwa schon eine angeborene Missbildung des Ohrs an sich trug, ist

Fig. 1.



zwar unbekannt, ist aber sehr unwahrscheinlich, erstens nach dem heutigen Aussehen des Ohrs und zweitens deshalb, weil angeborene Spaltung des Ohrläppchens bis jetzt überhaupt noch nicht beobachtet worden ist. Die Eltern der Mutter hatten keine Missbildung des Ohrs. Der Schluss scheint unvermeidlich, dass hier wirklich

eine Vererbung der künstlichen Spaltung des Ohrläppchens vorliegt.

Urtheilen wir aber nicht zu rasch, sondern betrachten zuvor die Abbildungen der beiden Ohren, wie sie nach einer Photographie hier wiedergegeben sind. Zunächst fällt auf, dass die Missbildung am Ohr des Sohnes ganz

Fig. 2.



anders aussieht, als an dem der Mutter. Das Ohrläppchen der Letzteren ist ganz normal gebildet, breit und wohl entwickelt, und zeigt nur in der Mitte seiner Fläche die senkrechte vernarbte Rinne (R), die von der Verletzung herrührt, und dahinter eine zweite künstliche Durchbohrung für den Ohrring (R^1). Das Ohrläppchen des

Sohnes dagegen ist winzig klein, ja man könnte behaupten, dass es ganz fehlte. Eine Spaltung desselben ist nach meiner Auffassung überhaupt nicht vorhanden, denn die viel höher stehende hintere Ecke des Ohrs (*SpH*) ist kein Theil des Ohrläppchens, wie man denken könnte, sondern das untere Ende des Ohrrandes, des sog. Helix (*H*). Wenn man aber auch etwa über die Deutung dieser Theile anderer Meinung sein könnte, so bleibt doch ein Umstand zu berücksichtigen, der mir gradezu entscheidend zu sein scheint, und der die Deutung dieser Missbildung als Vererbung einer Verletzung gradezu ausschliesst.

Vergleicht man nämlich die beiden Ohren miteinander, das der Mutter mit dem des Sohnes, so wird es nicht nur dem Anatomen, sondern jedem künstlerisch gebildeten Auge sofort auffallen, dass dieselben in ihrer Gestalt im Ganzen, wie in allen Einzelheiten gänzlich verschieden sind. Der Ohrrand (Helix *H*) ist bei der Mutter oben sehr breit abgerundet, beim Sohn schmal und spitz, die sog. Crura Anthelias (*CrAh*) sind bei der Mutter völlig normal gebildet mit tiefer Einsenkung dazwischen und nach oben auseinander weichend, während sie beim Sohne kaum angedeutet sind durch eine kleine und seichte Einbuchtung. Sie laufen auch bei ihm nicht nach oben, sondern fast grade nach vorn, was Alles dem Ohr ein ganz anderes Aussehen verleiht. Auch die Concha (*Cch*) ist völlig verschieden gestaltet bei Mutter und Sohn, und der tiefe Einschnitt im untern Theil des Ohrs, die sog. Incisura intertragica (*Ine*) ist beim Sohn fast grade nach abwärts

gerichtet, während er bei der Mutter die gewöhnliche schräg nach vorn ziehende Richtung hat. Kurz Alles an den beiden Ohren ist so verschieden, als es bei den Ohren zweier Menschen überhaupt nur sein kann.

Dies heisst nun aber offenbar nichts Anderes, als dass der Sohn gar nicht das Ohr seiner Mutter besitzt, sondern wahrscheinlich das seines Vaters oder Grossvaters. Leider sind Vater und Grossvater schon vor langer Zeit gestorben, so dass sich darüber keine Sicherheit mehr gewinnen lässt. In jedem Falle ist es nicht das Ohr der Mutter, welches der Sohn besitzt, und es wäre wohl sehr gewagt, wollte man annehmen, der Sohn habe zwar das Ohr vom Vater, aber die Missbildung des Ohrläppchens von der Mutter geerbt, eine Missbildung, die, wie mir wenigstens unzweifelhaft scheint, noch dazu eine ganz andere ist, als die Rissnarbe bei der Mutter. — Ich nannte diesen Fall einen prinzipiell interessanten, und zwar deshalb, weil er recht deutlich zeigt, einmal wie schwer es ist, selbst in einem relativ so günstig liegenden Fall das zu sicherer Beurtheilung desselben unumgänglich nothwendige Material zusammen zu bekommen, und dann vor Allem, wie sorgfältig die Abnormität selbst verglichen und geprüft werden muss, wenn man nicht zu ganz falschen Schlüssen geführt werden will. Das ist bis jetzt wohl recht selten so gewissenhaft geschehen, als es nothwendig ist, man hat sich meist damit begnügt, festzustellen, dass beim Kind eine Abnormität an demselben Theil vorhanden ist, der beim Elter durch Verletzung missbildet worden war.

Wenn aber von Vererbung einer Verstümmelung geredet werden soll, so muss vor Allem gezeigt werden, dass die Missbildung des Kindes der Verstümmelung des Elters auch wirklich entspricht.

Deshalb sind die Beobachtungen aus älterer Zeit meist ganz unbrauchbar.

Wie leicht man getäuscht werden kann, hätte ich vor Kurzem beinahe an mir selbst erlebt.

In einer mir befreundeten Familie machte mich der Vater — um mich von der Vererbbarkeit von Verletzungen zu überzeugen — auf eine lineare Narbe an seinem linken Ohr aufmerksam, die vom obern Rande des Helix an auf dem hintern Schenkel des Anthelix eine Strecke weit hinabließ und demselben das Ansehen eines ziemlich scharfen und schmalen Kammes verlieh. Die Narbe rührte von einem Schlägerhieb her, den der Betreffende während seiner Studienzeit erhalten hatte. Seltsamerweise wies das linke Ohr seines fünfjährigen Töchterchens eine ganz ähnliche Bildung auf; der hintere Schenkel des Anthelix bildete auch hier einen ziemlich scharfen und schmalen Kamm, wie beim Vater; nur die Narbe fehlte. Das rechte Ohr des Kindes aber zeigte diese auffallende Bildung nicht. Ich gestehe, dass ich von diesem Thatbestand im ersten Augenblick recht frappirt war, allein das Räthsel löste sich bald und einfach. Ich bat den Vater, mir auch sein rechtes Ohr zu zeigen, und siehe da: dieselbe zugeschärfte Form des hintern Schenkels des Anthelix, wie am linken Ohr! Nur die Narbe fehlte, welche am linken Ohr die Erhebung des betreffenden Theils noch mehr verschärfte. Wir

hatten es also mit einer individuellen Eigenthümlichkeit der Ohrbildung des Vaters zu thun, die sich auf das eine Ohr des Kindes übertragen hatte, nicht aber mit der Vererbung einer Verletzung.

So werden sich viele der angeblichen Beweise für eine Vererbung von Verletzungen als blos scheinbare auflösen lassen. Dass dies bei allen gelingen würde, ist deshalb nicht zu erwarten, weil die Untersuchung in den meisten Fällen eine unvollständige bleiben muss, weil besonders die betreffenden Theile der Vorfahren gar nicht, oder nur ungenügend herbeigezogen werden können. Daher kommen denn auch von Zeit zu Zeit immer wieder neue derartige „Beweise“ zum Vorschein, bei denen stets etwas, und meist recht viel fehlt, um ein vollgültiges Urtheil zu gestatten. Aber man wird zugeben müssen, dass auch die grösste Zahl von halben Beweisen noch keinen einzigen ganzen gibt. Man wird aber auch umgekehrt behaupten dürfen, dass ein einzelner, wenn auch sehr wohl konstatarter Fall vom Zusammentreffen einer Verletzung beim Elter mit einer ähnlichen Missbildung beim Kind noch durchaus kein Beweis für die Vererbung von Verletzungen ist. Nicht jedes „post hoc“ ist schon ein „propter hoc“. Nichts macht dies anschaulicher, als der Vergleich zwischen den „Beweisen“ für die Vererbung von Verletzungen, welche heute noch Geltung beanspruchen, und den Beweisen für jenen bis in die Mitte dieses Jahrhunderts hinein aufrechterhaltenen Glauben an das sog. „Versehen“ in der Hoffnung befindlicher Frauen. Viele von diesen Berichten über sog. „Versehen“ sind

eitel Ammenmärchen und beruhen auf allerhand nachträglichen Erfindungen und Kombinationen. Es lässt sich aber durchaus nicht in Abrede stellen, dass es einzelne ganz gute und richtige Beobachtungen gibt, in welchen irgend ein Merkmal des Kindes in frappanter Weise an einen tiefen psychischen Eindruck erinnert, durch welchen die Mutter während der Entwicklung des Kindes erschüttert wurde. So wurde mir von glaubwürdiger Seite folgender Fall mitgeteilt. Ein bekannter medizinischer Schriftsteller unserer Tage verletzte sich am Unterschenkel über dem Knöchel durch ein fallendes Messer. Seine im dritten Monat befindliche Frau, die dabei stand, erschrak darüber, und das später geborene Kind hatte an derselben Stelle über dem Knöchel ein ungewöhnliches Hautmal. Man hat es jetzt fast vergessen, wie zäh sich diese Vorstellung vom „Versehen“ noch bis gegen die Mitte dieses Jahrhunderts auch in der Wissenschaft erhielt, aber man braucht nur das verbreitetste deutsche Lehrbuch der Physiologie aus den dreissiger Jahren, dasjenige von Burdach zur Hand zu nehmen, um sich davon zu überzeugen. Nicht nur werden eine Menge von „beweisenden“ Einzelfällen vom Menschen und sogar von Thieren (Kuh und Hirsch) mitgeteilt, sondern es wird auch versucht, eine theoretische Erklärung des angenommenen Vorgangs zu geben. Dies wird durch folgendes kleine Wortspiel zu Stande gebracht: „Die Phantasie beeinflusst die Funktion der Organe“; die Funktion des Embryo aber ist der „Bildungstrieb, also kann sich dieser Einfluss (der mütterlichen Phantasie) auch nur in Bildungsabweichungen kund

geben“. So kommt Burdach durch Vertauschung des Begriffes der Funktion mit dem des Werdens der Organe zu dem Schlusse, dass „gleichnamige Organe von Mutter und Frucht in solcher Uebereinstimmung“ stünden, dass bei Verletzung der Ersteren eine ähnliche „Veränderung der Bildung in den Letzteren entstehen kann“. Es scheint mir für die Beurtheilung der hier behandelten Frage von der Vererbung von Verstümmelungen nicht ohne Nutzen, sich zu vergegenwärtigen, dass die Lehre vom „Versehen“ noch vor Kurzem mit dem Anspruch auf wissenschaftliche Berechtigung auftrat und ihre „Beweise“ in wissenschaftliche Formen einkleidete. Lesen wir doch bei Burdach selbst den genauen Nachweis, dass solche heftige seelische Erschütterungen, wie sie das Versehen bedingen, nicht nur auf eine, sondern auf mehrere successiv geborene Kinder ihren Einfluss ausüben können, und zwar mit abnehmender Stärke. „Eine junge Frau erschrak in ihrer ersten Schwangerschaft über ein Kind mit einer Hasenscharte und ängstigte sich fortdauernd mit der Vorstellung, dass ihr Kind ebenso missstaltet sein würde. Sie gebar ein Kind mit vollkommener Hasenscharte, später eins mit gespaltener Oberlippe, dann ein drittes mit einem rothen Streifen auf der Oberlippe.“

Was kann man solchen „Beweisen“ gegenüber sagen? Vielleicht und wahrscheinlich mit Recht, dass der sonst als tüchtiger Physiologe angesehene Burdach in diesen Dingen etwas leichtgläubig war. Allein es liegen eben auch Fälle vor, an deren Genauigkeit kein Zweifel möglich ist. Ich erinnere Sie nur an einen solchen, der von

keinem Geringeren herrührt, als von unserm berühmten Embryologen Karl Ernst von Bär¹⁾. „Eine Frau wurde durch einen in der Ferne sichtbaren Brand sehr beunruhigt, weil sie die Flamme in die Gegend ihrer Heimath versetzte. Da diese 7 Meilen entfernt war, so dauerte es lange, bis man sich hierüber Gewissheit verschafft hatte, und diese lange Ungewissheit wirkte auf die Phantasie der Frau ein, so dass sie lange nachher noch versicherte, stets die Flamme vor dem Auge zu haben. 2—3 Monate nach dem Brande wurde sie von einer Tocher entbunden, welche einen rothen Fleck auf der Stirn hatte, der nach oben spitz zulief in Form einer auflodernden Flamme; er wurde erst im 7. Jahre unkenntlich.“ Bär fügt noch hinzu: „Ich erzähle diesen Fall, weil ich ihn zu genau kenne, da er meine eigene Schwester betrifft, und weil die Klage über die Flamme vor den Augen vor der Entbindung geführt und nicht etwa erst nachher die „Ursache“ der sonderbaren Bildung beim Kinde in den Eindrücken gesucht wurde, welche die Mutter früher getroffen hatten.“

Hier haben wir also einen vollkommen sichern Fall; der Name Bär's bürgt uns für seine absolute Genauigkeit. Warum hat nun die Wissenschaft trotzdem, besonders seit den betreffenden Darlegungen Bergmann's und Rudolf Leuckart's²⁾, die ganze Lehre vom Versehen verworfen und endgültig aus der Wissenschaft entfernt?

¹⁾ Siehe „Handwörterbuch der Physiologie“ von Rud. Wagner; Artikel „Zeugung“ von Rud. Leuckart.

²⁾ Siehe „Lehrbuch der Physiologie“ von Burdach, Bd. II, p. 128, 1835—40.

Nun, aus vielen und entscheidenden Gründen, die schon von Andern geltend gemacht sind und die ich nicht alle hier wiederholen will: zunächst offenbar deshalb, weil unsere gereifere Einsicht in die Physiologie des Körpers uns einen solchen kausalen Zusammenhang zwischen besondern Zeichen des Kindes und, wenn ich mich kurz so ausdrücken darf, „korrespondirenden“ psychischen Eindrücken der Mutter als eine unstatthafte Annahme erscheinen lässt. Dann aber vor Allem, weil ein einziges solches Zusammentreffen von einer Vorstellung der Mutter mit einer Abnormität des Kindes noch keinen Beweis für einen ursächlichen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen abgibt.

Genau derselbe Grund muss nun auch gegen alle diejenigen Beweise für die vermeintliche Vererbung von Verstümmelungen geltend gemacht werden, bei welchen wirklich ein Zusammentreffen einer Verstümmelung des Elters mit einer angeborenen und korrespondirenden Missbildung des Kindes festgestellt ist. So will ich auch nicht bezweifeln, dass unter den vielen Tausenden von Studirten, deren Gesicht von sog. „Schmissen“ geziert ist, auch einmal einer sich befinden könnte, dessen Sohn an der nämlichen Stelle ein Muttermal hat, an welcher beim Vater die Narbe sich befindet. Es kommen ja mancherlei Muttermäler vor, warum nicht auch einmal eins gerade an dieser Stelle und gerade von der Gestalt einer Narbe?

Dann hätten wir also einen Fall, wie ihn sich die Anhänger der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften längst gewünscht haben, einen Fall, von dem

sie meinten, er würde allein schon genügen, um das ganze Gebäude der Gegner über den Haufen zu werfen!

Aber inwiefern wäre denn ein solcher Fall, wenn er wirklich nachgewiesen würde, mehr im Stande, die behauptete Art der Vererbung zu erweisen, als jener von v. Bär erzählte Fall die Behauptung vom Versehen?

Ich meine, in der ganz ausserordentlichen Seltenheit solcher Fälle liegt ein starker Hinweis darauf, dass es sich um ein zufälliges Zusammentreffen handelt, nicht um ein kausales. Könnten wirklich Schmissee vererbt werden, so müssten wir erwarten, solchen der väterlichen Narbe korrespondirenden Muttermälern sehr häufig zu begegnen, in nahezu allen Fällen nämlich, in denen der Sohn die Gesichtsbildung des Vaters geerbt hat. Dann müssten wir wirklich bei der jetzt herrschenden Mode eines Theils unserer Studirenden, sich das Gesicht mit einer möglichst grossen Zahl solcher Linien zu tätowiren, für die Schönheit der nächsten Generation ernstlich besorgt sein.

Ich habe vom „Versehen“ gesprochen, weil ich Ihnen daran zeigen wollte, wie noch in unsern Tagen bedeutende und scharfsinnige Naturforscher an einer Vorstellung festhielten und Beweise für dieselbe zu haben glaubten, die heute von der Wissenschaft gänzlich und, wie wir glauben, für alle Zeit verlassen ist. Es besteht aber auch ausserdem ein recht genauer Zusammenhang zwischen dem „Versehen“ und der Vererbung von Verletzungen, ja sie werden sogar zuweilen miteinander wechselt.

In einer populären naturwissenschaftlichen Zeitschrift,

die ich übrigens für diesen Fehlschuss eines Korrespondenten nicht verantwortlich machen will, konnte man noch in vorigem Jahre folgenden Fall als einen Beweis für die Vererbung von Verletzungen angeführt finden: „Im November 1864 brach ein trächtiges Merinoschaf das rechte Vorderbein und zwar ungefähr 2“ oberhalb des Kniegelenks.“ „Der Bruch wurde geschient und war im März, als die Mutter lammt, längst wieder geheilt. Das geborene Lamm zeigte nun an demselben Bein und genau an derselben Stelle, an welcher die Mutter dasselbe gebrochen hatte — einen 2—3“ breiten Ring schwarzer Wolle.“ Wenn wir nun selbst einen „Ring schwarzer Wolle“ als eine dem „Beinbruch“ der Mutter entsprechende Bildung anerkennen wollten, so wäre der Fall doch unmöglich als Vererbung einer Verletzung deutbar, sondern höchstens als ein Fall von „Versehen“, denn es wird ausdrücklich angegeben, dass das Mutter-schaf bereits trächtig war, als es das Bein brach; die heutige Wissenschaft aber lehrt uns, dass mit der Kopulation von Ei und Samen-Zelle die virtuelle Vererbung abgeschlossen ist¹⁾; was aus der Eizelle werden wird, das ist mit dieser Kopulation bestimmt, das Individuum mit allen seinen Einzel-Anlagen ist damit gegeben.

Solche Geschichtchen, wenn sie als „merkwürdige Thatsachen, welche die Vererbung von Verletzungen beweisen“ sollen, aufgeführt werden, verdienen wohl die Geringschätzung, mit welcher sie von Kant und von His behandelt wurden, oder auch die scherzhafte Er-

¹⁾ Siehe V. Hensen, „Physiologie der Zeugung“. Leipzig 1881.

wiederung, welche ich grade diesem Falle von Lämmlein mit dem schwarzen Ring am Bein zu Theil werden liess, indem ich erwiderte: „Wie schade, dass die schwarze Wolle nicht in Form von Buchstaben angeordnet war, welche zusammen die Inschrift bildeten: „Zum Andenken an den Beinbruch meiner werthen Frau Mama“!“

Die Märchen vom „Versehen“ und von der Vererbung von Verletzungen und Verstümmelungen hängen eng zusammen und können beide vor der heutigen Wissenschaft nicht mehr bestehen. Man kann Niemand verhindern, an solche Dinge zu glauben, aber eine Berechtigung, als wissenschaftliche Thatsachen oder auch nur als wissenschaftliche Probleme zu gelten, haben beide wie mir scheint heute nicht mehr. Das erste Märchen liegt bereits seit den vierziger Jahren in der wissenschaftlichen Rumpelkammer, das andere, denke ich, können wir heute eben dahin verweisen, ohne befürchten zu müssen, dass es später wieder daraus hervorgeholt werden möchte.

Ich brauche aber nicht besonders zu sagen, dass mit einer unnachsichtlichen Verwerfung einer Vererbung von Verletzungen keineswegs nun auch die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften überhaupt schon entschieden ist. Wenn auch ich selbst mich immer mehr in der Ansicht bestärkt finde, dass eine solche nicht existirt und dass wir die Erscheinungen, welche uns die Umwandlung der Arten darbieten, ohne die Hülfe dieser Hypothese zu erklären suchen müssen, so bin ich doch weit entfernt dieses Problem damit für endgültig gelöst

zu halten, dass die Vererbung von Verletzungen in's Reich der Fabel verwiesen werden konnte. Aber soviel scheint mir in der That damit gewonnen zu sein, dass die einzigen Thatsachen, welche direkt eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu beweisen schienen, damit beseitigt sind, und dass somit dieser Hypothese der einzige feste Boden entzogen wird, auf welcher sie fussen konnte. Wir werden uns in Zukunft nicht mehr mit jedem neuen sog. „Beweis“ für eine Vererbung von Verletzungen herumzuschlagen haben, sondern die weitere Forschung kann sich auf das Gebiet konzentriren, auf welchem die Entscheidung über das Lamarck'sche Prinzip liegt: auf die Erklärung der beobachteten Umwandlungs-Erscheinungen.

Können sie, wie ich es glaube, ohne Zuhülfenahme dieses Prinzips erklärt werden, dann haben wir kein Recht eine Vererbungsform anzunehmen, die wir nirgends als existirend nachweisen können, und nur wenn gezeigt werden könnte, dass wir ohne diese Annahme durchaus und für immer nicht ausreichen werden, dürfen und müssen wir sie annehmen. Ich kann die Sachlage nicht besser kennzeichnen, als indem ich auf den obigen Vergleich vom Schiff nochmals zurückkomme! Wir sehen es mit vollen Segeln dahinfahren, wir können weder Räder noch Schraube an ihm entdecken, und soweit wir mit unsern kurzichtigen Augen urtheilen können, ist auch kein Kamin vorhanden, oder sonst ein Zeichen, welches auf eine im Innern verborgene Dampfmaschine schliessen liesse. So haben wir sicherlich kein Recht auf die Anwesenheit einer solchen und auf ihre Bethei-

ligung an der Bewegung des Schiffes zu schliessen, es sei denn, dass diese Bewegungen derartige sind, dass sie unmöglich aus der Wirkung von Wind, Strömung und Steuer allein erklärt werden können. Nur wenn die Erscheinungen der Bewegung der organischen Formenreihen sich als unerklärbar herausstellen ohne die Hypothese einer Vererbung erworbener Eigenschaften, nur dann werden wir berechtigt sein, dieselbe anzunehmen.



Amphimixis

oder :

Die Vermischung der Individuen.

Von

August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.

Mit 12 Abbildungen im Text.



Jena.

Verlag von Gustav Fischer.

1891.

Vorwort.

Der vorliegende Aufsatz bildet den Schluss der Reihe von Abhandlungen über biologische Probleme, welche sich im Laufe dieses letzten Jahrzehnts einander gefolgt sind. Sie begannen mit einer Untersuchung über die Dauer des Lebens, führten dann zu der Frage über die biologische Wurzel des Todes und wandten sich später gewissen Erscheinungen der Vererbung und Fortpflanzung zu, deren thatsächlichen Bestand sie zu klären und zu sichern, deren Wesen und Bedeutung sie zu ergründen suchten.

In wie genauem innern Zusammenhang diese Arbeiten über scheinbar recht verschiedenartige Fragen stehen, wird vielleicht erst durch diesen letzten Aufsatz ganz klar werden, der gewissermassen den Schlussstein zu dem Gesamtbau aller vorhergehenden bildet, wenn auch seine Hauptaufgabe nur das Problem der sog. „geschlechtlichen Fortpflanzung“ ist. Dass das, was wir so zu nennen gewohnt sind, im Grunde eigentlich gar keine blosse Fortpflanzung ist, sondern ein Vorgang *sui generis*, der mit Fortpflanzung verbunden sein kann und bei höheren Thieren und Pflanzen auch meist verbunden ist, bei niedern aber getrennt von ihr abläuft, dass seine Bedeutung nicht in der Erhaltung

der Lebensbewegung liegt, sondern in der Vermischung der Individualitäten, — diese Gedanken besser noch als in den früheren Aufsätzen zu begründen, war das Endziel dieser letzten Abhandlung.

Zu seiner Erreichung war es erste Vorbedingung, auf die merkwürdigen morphologischen Vorgänge, welche die Reifung der Fortpflanzungszellen begleiten, zurückzukommen und ihre Deutung auf Grundlage der neuesten Erfahrungen, wenn möglich, nun endgültig richtig zu stellen. Es war aber auch ferner unerlässlich, die auf diesem Gebiete gewonnenen Anschauungen auf das der Conjugation zu übertragen, sowie manche andere Erscheinungen zu der Betrachtung herbeizuziehen, wie die verschiedenen Formen der Fortpflanzung, gewisse Seiten der Vererbungsfrage, die Unsterblichkeit der Einzelligen, weil sie alle auf das Innigste untereinander zusammenhängen und sich gegenseitig bedingen.

So sind die Gedanken-Fäden, welche sich durch die vorhergehenden Aufsätze hindurchziehen, an vielen Hauptpunkten hier wieder aufgenommen und zu gemeinsamem Geflecht vereinigt worden. Möchten die neuen Vorstellungen, zu welchen diese Untersuchungen hingeleitet haben, weiterer Forschung ein fruchtbarer Boden werden.

Lindau am Bodensee d. 12. September 1891.

August Weismann.

Uebersicht.

| | pag. |
|---|------|
| Einleitung | 1 |
| I. Die Bedeutung der Reifungsvorgänge der Keimzellen | 15 |
| Die Reifung des Eies | 15 |
| Die Reifung der Samenzellen | 20 |
| Die zweimalige Halbirung der Kernsubstanz bei der Keimzellen-Bildung | 28 |
| Andere Typen der Keimzellen-Reifung | 52 |
| Einwürfe | 61 |
| II. Vererbung bei parthenogenetischer Fortpflanzung | 68 |
| Die Reifungsvorgänge im parthenogenetischen Ei | 68 |
| Beobachtungen über Vererbung bei Parthenogenese | 81 |
| Entstehung des parthenogenetischen Eies aus dem befruchtungsbedürftigen | 97 |
| III. Amphimixis als Conjugation und Befruchtung | 106 |
| Thatsachen der Conjugation | 106 |
| Deutung der Erscheinungen | 115 |
| Einwürfe | 122 |
| Tiefere Bedeutung der Conjugation | 125 |
| Amphimixis bei allen Einzelligen | 131 |
| Verjüngungs- und Vermischungs-Theorie | 135 |
| Gibt es einen natürlichen Tod bei den Einzelligen? | 147 |
| Das Auftreten der Amphimixis in der Organismenwelt | 158 |

Einleitung.

Schon ist mehr als ein Decennium verflossen, seitdem die biologische Forschung sich mit erneuter Energie der Lösung der Befruchtungs-Frage zugewandt hat. Nachdem die Brüder Hertwig und Fol zuerst die Vereinigung der Kerne von Samenzelle und Ei kennen gelernt und gezeigt hatten, dass das Ei vor seiner Befruchtung eine gewisse vorbereitende Veränderung durchmache, welche in der Ausstossung der schon früher bekannten Richtungskörperchen bestehe, versuchte man in die Bedeutung dieses Vorgangs einzudringen. Was konnte es sein, das aus der Eizelle entfernt werden musste, ehe sie befruchtungsfähig war? Die erste Antwort, welche darauf versucht wurde, beruhte auf der bis dahin wohl allgemein herrschenden, wenn auch nirgends klar formulirten Vorstellung, dass die Befruchtung eine Vereinigung gegensätzlicher Kräfte sei, gewissermassen eines männlichen und weiblichen Principis, welche durch ihre Vereinigung das Leben neu anfachen, welches ohne diese „Verjüngung“ allmählig auslöschen müsse. Gewiss war es völlig gerechtfertigt, auf Grund dieser überkommenen Vorstellung von der Bedeutung der Befruchtung den Versuch zu machen, die aus dem reifenden Ei ausgestossenen Körperchen als die Träger des einen dieser beiden

gegensätzlichen Kräfte zu betrachten, welche vorher in der Eizelle vereint gewesen waren, nun aber, wo es sich darum handelte, das Ei befruchtungsfähig zu machen, getrennt werden mussten. Die Richtungskörper wurden demnach als die Träger des männlichen Princips ausgefasst, durch dessen Entfernung das Ei nun erst geschlechtlich differenzirt, d. h. weiblich gemacht wurde. Der Gedanke war nicht nur geistreich, sondern, was mehr ist, er war eine richtige Consequenz aus den bisherigen unbestimmten Vorstellungen über das Wesen der Befruchtung; er musste aufgestellt werden, wenn es zu einer Klärung dieser Vorstellungen selbst kommen sollte. Ich wenigstens bin gewiss der Letzte, der auf die drei Forscher, welche diese Hypothese aufstellten, den ersten Stein wirft, wenn ich auch vielleicht am meisten dazu beigetragen habe, dieselbe als unrichtig nachzuweisen. Es gibt nothwendige Irrthümer, durch die der Weg zur Wahrheit geht.

Was mich gegen die Deutung Sedgwick-Minot's, Balfour's und Edouard van Beneden's von vornherein einnahm, waren nicht nur gewisse einzelne, später mit Recht gegen sie geltend gemachte Vererbungs-Erscheinungen, sondern es war die Thatsache der Vererbung überhaupt und die Vorstellung vom Wesen der Befruchtung, zu welcher ich damals schon auf Grundlage dieser Thatsache gekommen war, ohne freilich ihre Richtigkeit mir selbst oder Andern schon erweisen zu können.

Es treten uns bei der amphigonen Fortpflanzung zwei Erscheinungen zugleich entgegen, nämlich erstens die Befruchtung im eigentlichen Sinne, d. h. die Thatsache, dass das Ei nur dann sich zum neuen Wesen entwickelt, wenn es mit der Samenzelle sich vereinigt hat, wonach diese Ver-

einigung als eine „Belebung des Eies“ erscheint (V. Hensen), und dann die Vermischung zweier Vererbungstendenzen. Seit den ältesten Zeiten musste es ins Auge fallen, dass die Eigenschaften des Vaters ebenso wohl als die der Mutter sich in dem Kinde wieder zeigen können. Theilweise stellte man sich diese Uebertragung in materiellem Sinne vor, indem man Etwas von der Substanz der Mutter oder des Vaters als Grundlage des kindlichen Organismus dachte, theilweise fasste man es als die blossе Uebertragung einer Bewegung auf. So gibt nach Aristoteles der Vater nur den Anstoss zur Bewegung, die Mutter aber liefert den Stoff, Löwenhoek und die übrigen „Spermatisten“ liessen den Samen allein die Substanz bilden für den Fötus, während seine Gegner Swammerdam und Malpighi als sog. „Ovisten“ wieder auf Aristoteles zurückgingen, insofern sie nur die Mutter materielle Substanz, nämlich das Ei liefern liessen, den männlichen Einfluss aber auf eine „Aura seminalis“, also doch wohl auch eine Bewegungsübertragung beschränkten. Einzelne stellten sich die Vererbung durch die Befruchtung als einen rein immateriellen Vorgang vor. So Harvey in seiner merkwürdigen und bis ins Einzelne ausgedachten Befruchtungstheorie, nach welcher die Conception ein geistiger Vorgang ist, indem die den Gehirnwindungen vergleichbaren Falten der Uterus-Schleimhaut auf die Einwirkung des Samens den Fötus in sich erzeugen sollten, ähnlich wie das Gehirn auf die Einwirkung äusserer Eindrücke Gedanken in sich erzeugt. Der doch offenbar von der Conception des Weibes hergenommene tropische Ausdruck der Conception eines Gedankens wurde also hier wieder rückwärts zur Erklärung des Vorgangs benutzt, von welchem er hergenommen war.

Durch alle Befruchtungstheorien bis auf die neueste Zeit herauf geht aber der Grundgedanke, dass bei der geschlechtlichen Fortpflanzung grade die Befruchtung, d. h. die „Belebung des Eies“ die Hauptsache und, sozusagen, der eigentliche Zweck ist. Die andere Seite dieser Fortpflanzungsweise trat dagegen sehr zurück; dass bei der Befruchtung zugleich zwei verschiedene Anlagen, männlich diejenigen ^{weiblich} des Vaters und der Mutter, zu der einzigen des Kindes verschmolzen wurden, erschien nebensächlich, ja selbstverständlich als eine gewissermassen unvermeidliche Nebenwirkung der Befruchtung. Wenn dies auch nirgends ausgesprochen wurde, so klingt es doch durch alle Aeusserungen der alten und modernen Schriftsteller hindurch. Solange man keine andere Zeugung kannte, als die geschlechtliche, war ja auch diese Auffassung der Befruchtung unvermeidlich, es mussten eben, so schien es, immer zwei Individuen zusammenwirken, um ein drittes ins Leben zu rufen, und da konnte es kaum sehr überraschen, wenn dieses neue Wesen seinen beiden Erzeugern ähnlicher ausfiel, als irgend welchen andern Lebewesen. Aber auch in der neueren Zeit, als man andere Fortpflanzungsweisen bei Thieren und Pflanzen kennen gelernt hatte, sah man doch zunächst darin keinen Anlass, diese Auffassung der Befruchtung als eines belebenden, neues Leben hervorrufenden Processes zu ändern. Denn nicht alle höheren Wesen besitzen das Vermögen ungeschlechtlicher Vermehrung, und es leuchtete ein, dass eine gewisse Complicirtheit der Organisation diesen Vermehrungsprocess ausschloss. Dann aber genügt auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung selbst bei niedern Organismen bei Weitem nicht immer für alle Erfordernisse der Arterhaltung, und die Er-

zeugung neuer Individuen aus einzelligen, befruchtungsfähigen Keimen musste daneben als ein wesentlicher Vortheil erscheinen.

Die erste Thatsache, welche die Auffassung der Befruchtung als eines Lebensweckers zu erschüttern geeignet gewesen wäre, war die durch C. Th. von Siebold¹⁾ und Rudolph Leuckart²⁾ entdeckte Parthenogenese. Als man erkannt hatte, dass ein Ei unter Umständen sich auch ohne Befruchtung zum neuen Organismus entwickeln kann, so hätte dies allein wohl schon genügen können, um zu schliessen, dass „Belebung des Keimes“ nicht der „Zweck“ der Befruchtung, ich meine der Grund ihrer Einführung in die Lebenserscheinungen sein kann. Allein wie lange hat es gedauert, bis die Thatsache der Parthenogenese allgemein anerkannt war! sie ist es in gewissen Kreisen heute noch nicht. Noch vor zehn Jahren hielt sie ein hervorragender Physiologe, Pflüger, nicht für erwiesen, und die meisten Botaniker waren noch geneigt, an ihrem Vorkommen nicht nur bei Pflanzen, sondern auch bei Thieren zu zweifeln, weil es damals so schien, als ob sie bei Pflanzen fehlte und nur irrigerweise bisher angenommen worden sei. Als dann de Bary und Farlow bei einigen Farnen die Erscheinung unzweifelhaft nachgewiesen hatten, Andere sie bei gewissen Pilzen, den Basidiomyceten, auffanden, somit also das Vorkommen von Parthenogenese bei einigen Pflanzen und bei vielen Thieren nicht mehr zu läugnen war, versuchte man die Erscheinung in das Prokrustesbett der überkommenen

¹⁾ C. Th. von Siebold, „Wahre Parthenogenesis“, Leipzig 1856.

²⁾ Rudolph Leuckart, „Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten“, Frankfurt 1858.

Vorstellungen von der Befruchtung hineinzupressen. Früher schon war durch den geistreichen französischen Forscher *Balbiani* die Ansicht aufgestellt worden, dass schon an den Keimstätten, den Ovarien und Spermarien, eine bis dahin übersehene, gewissermassen geheime Vorbefruchtung stattfände, die dann also neben der eigentlichen, bisher bekannten Befruchtung vorkäme und in Fällen von Parthenogenese als Ersatz für diese Letztere dienen müsse. So tief war die Vorstellung eingewurzelt, dass neues Leben nur durch Befruchtung entstehen könne.

Aber selbst solche Forscher, welche an der Thatsächlichkeit der Parthenogenese nun nicht mehr zweifelten, konnten sich nicht sofort und vollständig von den überkommenen Anschauungen losreissen, vielmehr machten auch sie den Versuch, die neuen Thatsachen in die Form der alten Anschauungen einzupassen. Vielleicht der interessanteste Versuch dieser Art rührt von *V. Hensen* her. Er erkennt zwar vollkommen an, dass durch die Parthenogenese die „bisherigen Anschauungen über geschlechtliche Fortpflanzung umgestossen sind“, indem dadurch der bisherigen Fundamentalsatz der geschlechtlichen Zeugung hinfällig wird, welcher lautete, dass eine der beiderlei Geschlechtszellen für sich allein nicht entwicklungsfähig sei, aber er meint, dass wir dieser „immerhin vereinzelt Fälle halber es nicht missachten dürfen, dass die Nothwendigkeit der Befruchtung sehr überwiegt und bis in die tiefsten Regionen das Treiben der Bionten beherrscht“ (*Phys. d. Zeug.* p. 160). *Hensen* knüpfte nun an die Thatsache an, dass bei manchen Thieren (Bienen und Wespen) durch Parthenogenesis nur männliche Individuen hervorgebracht werden, bei andern, nämlich bei *Psyche*,

Solenobia (Schmetterlingen) und bei Apus, Artemia und Limnadia nur weibliche, ferner daran, dass bei manchen Schmetterlingen (Liparis) einzelne Eier die Fähigkeit aufweisen, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, aber nur zu Männchen, oder sogar nur zu Raupen, die später absterben, oder schliesslich gar nur zu irgend einem späteren oder früheren Embryonalstadium. Daraus folgert er, dass es sich hier „um eine Stufenfolge von Erscheinungen handelt,“ „um eine Abstufung von Entwicklungsfähigkeit und Zeugungsfähigkeit, also von Eigenschaften, die man füglich als sexuelle Kraft bezeichnen kann.“ Er dachte sich also damals, wenn ich ihn recht verstehe, dass diese „sexuelle Kraft“ zwar für gewöhnlich nur durch Befruchtung in die Eizelle gelangt, dass sie aber unter Umständen in den weiblichen Keimzellen allein enthalten sein könne und zwar in verschiedenem Grade. Solche Eier können dann auch ohne Befruchtung die Embryonalentwicklung eingehen und je nach der Höhe ihrer „sexuellen Kraft“ ein kürzeres oder längeres Stück weit die Entwicklung durchlaufen, manche nur bis zu einem gewissen Furchungsstadium, andere bis zur Vollendung des Raupenstadiums, noch andere bis zur Herstellung des geschlechtsreifen Thiers, des Schmetterlings. Aber auch dann noch gibt es verschiedene Stufen der „sexuellen Kraft“, denn Hensen betrachtet die Männchen offenbar als das Erzeugniss geringerer „sexueller Kraft“ als die Weibchen; Eier, aus welchen bei Ausbleiben der Befruchtung nur Männchen hervorgehen (Biene), sind für ihn solche von geringerer „sexueller Kraft“, als Eier, aus welchen bei Ausbleiben der Befruchtung nur Weibchen hervorgehen. Auch diese Anschauung beruht in letzter Instanz auf der Vorstellung von der Lebenserhaltung des

Befruchtungsvorgangs, denn Männchen allein können die Art nicht erhalten und Eier, welche ohne Befruchtung nur Männchen hervorbringen, sind ausser Stande, das Leben dauernd zu erhalten, führen zum Untergang der Art, wie Eier von noch geringerer „sexueller Kraft“ schon zum Untergang des Embryos oder doch der Raupe führen. Eine Consequenz dieser Anschauung war es, wenn Hensen es zweifelhaft fand, „ob die sexuelle Kraft so weit gesteigert werden kann, dass die Männchen ganz entbehrlich werden“, ob also Parthenogenese nicht nur einige Generationen hindurch, sondern auf unbegrenzte Generationsreihen hinaus, also wie die geschlechtliche Fortpflanzung andauern könne. Hensen stand übrigens dieser letzteren Frage vorurtheilsfrei gegenüber und erwartete die Entscheidung von den Thatsachen, und wirklich lag ja auch für ihn theoretisch keine Unmöglichkeit vor, dass sich die „sexuelle Kraft“ in den Weibchen nicht soweit sollte steigern können. Er stand überhaupt damals schon unsern heutigen Ansichten über Befruchtung weit näher, als viele Andere. Denn die Mehrzahl der Forscher hielt Parthenogenese für den Nacherfolg einer ihr in früheren Generationen vorausgegangenen Befruchtung und stellte sich vor, dass diese „Nachwirkung“ niemals auf unbegrenzte Generationen hinaus anhalten könne, sondern dass der „belebende“ oder „verjüngende“ Einfluss der Befruchtung immer wieder von Zeit zu Zeit eintreten müsse, wenn die Fortpflanzungsfähigkeit nicht erlöschen solle. Auf dieser Grundvorstellung von „der Belebung des Keimes durch die Befruchtung“ beruht das bei fast allen Schriftstellern bis jetzt hervorgetretene Widerstreben, die vorgelegten Thatsachen dauernder rein parthenogenetischer Fortpflanzung z. B. bei

den Ostracoden anzuerkennen. Es ist ja richtig, dass ein absoluter Beweis für die unbegrenzte Dauer dieser Fortpflanzungsweise nicht beigebracht werden kann, da der Beobachtung unbegrenzte Zeiträume und ungezählte Generationsfolgen nicht zur Verfügung stehen; aber wer zweifelt daran, dass die unserem Bewusstsein am tiefsten eingeprägte und in diesem Sinne „gewöhnlichste“ Fortpflanzung, die geschlechtliche, unbegrenzt andauern kann? und doch ist für diese Annahme ebenso wenig ein Beweis durch die Erfahrung möglich. Es hält, scheint es, sehr schwer, sich von der eingewurzelten Vorstellung, dass Befruchtung ein das Leben erneuernder Vorgang, eine „Lebens-Verjüngung“ sei, loszumachen, so wenig man auch zu sagen weiss, welcher Natur eigentlich dieser Vorgang der Verjüngung sein möge. Unbewusst spielt hier die alte Vorstellung von einer besondern „Lebenskraft“ mit herein, eine Vorstellung, die gewiss nicht dadurch schon wissenschaftliche Berechtigung erhält, dass wir, wie Bunge ganz richtig bemerkt, heute noch immer recht weit davon entfernt sind, irgend einen der Lebensvorgänge bis in seine letzten Wurzeln klar zu legen und auf die bekannten Kräfte zurückzuführen. Ich glaube kaum, dass wir dazu jemals im Stande sein werden, aber solange nicht nachgewiesen wird, dass principielle Gründe die Erklärbarkeit der Lebensvorgänge durch die bekannten chemisch-physikalischen Kräfte der Materie ausschliessen, solange erscheint mir ein Aufgeben des Versuchs einer solchen Erklärung von Seiten der Wissenschaft nicht berechtigt. Die Vorstellung von einer Lebenskraft und die von der Befruchtung, als einer Lebenserneuerung, hängen inniger zusammen, als man gewöhnlich sich bewusst wird.

Die Thatsache der Uebertragung der beiden elterlichen Vererbungstendenzen auf das Kind zusammen mit der Thatsache der Parthenogenese führten mich schon früh auf die Vorstellung, das Wesentliche der Befruchtung möchte nicht in der angenommenen „Belebung“ des Eies, oder in einer Vereinigung entgegengesetzter („polarer“) Kräfte zu suchen sein, sondern eben grade in der Vereinigung zweier Vererbungstendenzen, in der Vermischung also der Eigenschaften zweier Individualitäten. Was bei der Befruchtung von der männlichen und der weiblichen Seite zusammenkommt, sei also nicht seinem innersten Wesen nach grundverschieden, sondern vielmehr grade im Wesentlichen gleich und nur in Punkten secundärer Bedeutung verschieden. In diesem Sinne war es gemeint, wenn ich schon kurze Zeit nach der Entdeckung des fundamentalen Befruchtungsvorgangs den Satz aussprach, dass die beiden Keimzellen, welche sich bei der Befruchtung verbinden, sich verhielten wie Eins zu Eins, d. h. dass sie ihrem Wesen nach gleich seien.

War diese Auffassung die richtige, so musste die oben erwähnte Deutung der Richtungskörper-Ausstossung, wie sie Sedgwick-Minot, Balfour und E. van Beneden gegeben hatten, irrig sein, denn dann gab es überhaupt kein männliches „Princip“, welches aus dem Ei ausgestossen werden konnte, es gab nur väterliche oder mütterliche Vererbungssubstanz; war dagegen jene Minot'sche Gonoblastiden-Theorie begründet, dann musste meine Vermuthung, es handle sich bei der Befruchtung wesentlich nur um die Vereinigung zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen, aufgegeben werden.

Die Entscheidung schien mir durch die Parthenogenese

möglich zu sein. Wenn parthenogenetische Eier sich entwickeln, ohne vorher Richtungskörper auszustossen, so musste dies der Minot'schen „Ersatztheorie“, wie sie O. Hertwig neuerdings genannt hat, eine wesentliche Stütze sein; wurden indessen auch hier Richtungskörper gebildet, dann konnten sie unmöglich das „männliche Princip“ der Eizelle bedeuten. Es gelang mir zuerst bei den parthenogenetischen Eiern einer Daphnide, *Polyphemus Oculus*, einen Richtungskörper nachzuweisen und später in Verbindung mit Ischikawa bei den parthenogenetischen Eiern verschiedner anderer Daphniden-Arten, wie auch bei solchen von Ostracoden und Räderthieren denselben Nachweis zu führen. Blochmann wies einen Richtungskörper bei den parthenogenetischen Eiern von Blattläusen nach, und es unterlag so keinem Zweifel mehr, dass bei den meisten, wenn nicht bei allen parthenogenetischen Eiern Richtungskörper gebildet werden. Die „Ersatztheorie“ musste somit aufgegeben werden, und es fragte sich, was man an ihre Stelle setzen könne.

Noch ehe das Vorkommen von Richtungskörpern bei Parthenogenese völlig sicher gestellt war, hatte ich versucht, der Ersatztheorie eine andere Deutung der Richtungskörperbildung gegenüber zu stellen. Jedermann weiss, wie durch Auerbach, Bütschli, Flemming und Andere die Vorgänge der Kerntheilung zuerst zu unserer Kenntniss gebracht und der Nachweis eines höchst wunderbaren und minutiösen Theilungs-Apparates geführt worden war, offenbar dazu bestimmt, die bis dahin noch räthselhafte „chromatische Substanz“ des Kerns, die sog. Kernschleifen, aufs Genaueste der Länge nach halbirt den zwei neu sich bilden-

den Tochterkernen zuzuführen. Diese chromatischen „Stäbchen“ des Kerns traten nun in ein neues Licht, als E. van Beneden uns zuerst die Thatsache kennen lehrte, dass bei der Befruchtung diese Kernstäbchen in gleicher Anzahl in den beiden Kernen der männlichen und weiblichen Keimzelle enthalten sind und sich nebeneinander lagern, um so den Chromatingehalt des ersten Embryonalkerns zu bilden. Aus diesen und einigen andern Thatsachen wurde es zunächst immer wahrscheinlicher, dass die Chromatinstäbchen das Wesentlichste beim Befruchtungsprozess sind, diejenige Substanz, um deren Vereinigung es sich dabei in erster Linie handelt, dass sie der Träger der Vererbungstendenzen ist. In diesem Sinne sprachen sich kurz hintereinander Strasburger, O. Hertwig, ich selbst und v. Kölliker aus; wir betrachteten die Stäbchensubstanz des Kerns als das von Nägeli seiner Zeit in scharfsinnigem Gedankengang erschlossene und geforderte Idioplasma, die nicht flüssige, sondern organisirte, eine complicirte, feinste Structur besitzende, von einer auf die andere Generation sich übertragende Vererbungssubstanz.

Damit war aber immer noch nicht entschieden, ob nicht doch eine „Belebung des Keims“ in der Befruchtung zu sehen sei, und O. Hertwig war offenbar von diesem Gedanken noch nicht losgekommen, wenn er in derselben, eben erwähnten Schrift vom Jahre 1885 bei dem Satz stehen blieb, „die befruchtende Substanz ist zugleich der Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden.“ In gewissem Sinne könnte man zwar auch heute noch diese Ausdrucksweise aufrecht halten und von einer „befruchtenden Substanz“ sprechen, insofern ja in der

That die Substanzmenge beider bei der Befruchtung zusammenwirkender Kerne erforderlich zu sein scheint, damit die Entwicklung beginne. Dabei handelt es sich aber nur um die Herstellung einer gewissen zur Entwicklung erforderlichen Quantität von Kernsubstanz, und die Parthenogenese zeigt uns, dass diese Quantität durch Unterbleiben der zweiten Richtungskörpertheilung auch von einer Geschlechtszelle allein geliefert werden kann. Eine „befruchtende Substanz“ also im eigentlichen und bisher üblichen Sinne des Wortes gibt es nicht, und der Gedankenschritt von der alten zur neuen Befruchtungslehre vollendete sich erst dadurch, dass man diese Vorstellung einer „befruchtenden Substanz“ im alten Sinne völlig aufgab und erkannte, dass die Befruchtung überhaupt keinen andern Sinn habe, als den, die Vererbungssubstanz zweier Individuen in einem neuen Individuum zusammenzubringen.

Dieser Schritt erfolgte durch Strasburger und mich. Ersterer erkannte mit mir und O. Hertwig die Wesensgleichheit der beiden Geschlechtszellen in Bezug auf ihren Hauptbestandtheil und die secundäre Natur ihrer Unterschiede, er ging aber über Letzteren hinaus, indem er „alle Geschlechtsdifferenzirungen“ nur als Mittel auffasste, um die beiden zum Geschlechtsact nothwendigen Zellkerne zusammenzuführen. Diese Auffassung theilte ich nicht nur vollkommen, sondern verwarf von ihr aus die ganze bisherige dynamische Befruchtungstheorie, indem ich den Zweck der Befruchtung nicht mehr in einer „Belebung des Keimes“, in einer „Verjüngung des Lebensprozesses“ erkennen konnte, sondern einfach in der Vermischung

zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen. Was bisher gewissermassen nur eine unvermeidliche Nebenwirkung geschehen hatte, eben diese Vermischung, wurde dadurch zur Hauptsache, und was bisher als das Wesentliche gegolten hatte, die „Belebung des Keims“ durch Zusammenwirken zweier entgegengesetzter Geschlechtszellen, sank vom Endzweck zum blossen Mittel herab. So sehr war ich damals schon überzeugt, dass die Thatsachen keine andre Deutung mehr gestatteten, dass ich es gradezu aussprach ¹⁾, man müsse einen Eikern ebenso gut mit einem andern Eikern „befruchten“, d. h. entwicklungsfähig machen können, als mit einem Spermakern. Es heisst in jener Schrift: „Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würde dieser wahrscheinlich die Rolle des Spermakerns übernehmen, sich mit dem eignen Kern des ersten Eies copuliren und damit den Beweis liefern, dass Ei und Spermakern in der That gleich sind“. Bekanntlich ist dieser Versuch einige Jahre später durch Boveri ausgeführt worden, wenn auch mit zwei Spermakernen, nicht mit zwei Eikernen. Der Verjüngungstheorie aber hielt ich entgegen, dass nicht etwa „polare“ Gegensätze und deren Vereinigung das Wesen der Befruchtung ausmachten, dass es überhaupt dabei keine „männliche“ und „weibliche“ Substanz der Kernstäbchen gebe, sondern nur eine „mütterliche und väterliche“ Substanz, dass das Wesen der Befruchtung nichts Anderes bedeuten könne, als eine Vermischung der Vererbungstendenzen von Vater und Mutter,

¹⁾ Weismann, „Die Continuität des Keimplasmas“, Jena 1885, p. 120.

I.

Die Bedeutung der Reifungs-Vorgänge der Keimzellen.

Die Reifung des Eies.

Auf diese soeben entwickelten Vorstellungen gestützt, suchte ich nun die bisherige Deutung der Richtungskörperbildung beim thierischen Ei durch eine andere zu ersetzen. Wenn es nicht das „männliche“ Princip war, welches mit den Richtungszellen aus dem gereiften Ei entfernt werden muss, was Anderes konnte es sein?

Durch Giard, Bütschli und O. Hertwig war schon früher die Zellnatur der Richtungskörper bewiesen worden, van Beneden hatte gezeigt, dass sie Chromatin enthalten und dass bei jeder der beiden Zelltheilungen, welche zur Abschnürung einer Richtungszelle führen, die Hälfte der im Ei enthaltenen Chromatosomen mit dem Kern der Richtungszelle aus dem Ei austritt. Wenn nun das Chromatin das Idioplasma ist, d. h. die Vererbungssubstanz, diejenige Substanz, welche die Natur, das Wesen der Zelle und ihrer Descendenz bestimmt, so müssen verschiedenartige Zellen auch verschiedenartiges Idioplasma enthalten. So gestaltete

sich meine früher schon aufgestellte Keimplasma-Theorie einfach in folgender Weise. Die befruchtete Eizelle enthält in ihrem Kern Keimplasma, d. h. ein mit sämtlichen Vererbungstendenzen der Art ausgerüstetes Idioplasma; bei jeder der Zelltheilungen, durch welche das Ei zum ganzen Organismus wird, spaltet sich dieses Idioplasma in zwei, der Masse nach gleiche Hälften für die Kerne der beiden Tochterzellen; diese sind aber ihrem Wesen nach nicht immer gleich, vielmehr nur da, wo Zellen gleicher Bedeutung entstehen, überall da aber verschieden, wo Zellen von verschiedener Entwicklungsbedeutung aus der Theilung hervorgehen. Das Keimplasma der Eizelle verändert sich also während der Ontogenese stetig, indem die in ihm enthaltenen Entwicklungstendenzen sich zerlegen und auf die Zellen der successiven Zellgenerationen mehr und mehr vertheilen, bis schliesslich jede Zellenart des Körpers nur noch diejenigen Entwicklungstendenzen enthält, die ihrer specifischen histologischen Natur entsprechen. Jede specifische Zelle wird also beherrscht von ihrem specifischen Idioplasma.

Sobald ich einmal zu dieser Vorstellung gelangt war, lag es nahe, ja war es unvermeidlich, die Verschiedenheiten zwischen Samen- und Eizelle ebenfalls auf ein verschiedenes specifisches Idioplasma zu beziehen, welches der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrückt. Da nun aber beiderlei Keimzellen, weibliche und männliche, zugleich auch Keimplasma enthalten müssen, da ja dieses es ist, welches bei der Befruchtung sich im Furchungskern vereinigt, so schloss ich, dass in den Keimzellen von vornherein zwar Keimplasma als Kernsubstanz enthalten sei, dass aber ein Theil desselben,

gewissermassen als erste ontogenetische Entwicklungsvorstufe, sich als spezifisches Sperma- oder Ei-Idioplasm abspalte, um die Keimzelle während ihres Wachstums und der Ausbildung ihrer spezifischen histologischen Charaktere zu leiten. Die Bedeutung der Zelltheilungen, durch welche die Richtungskörper abgetrennt werden, suchte ich darin, dass durch sie das nach der Erlangung ihrer definitiven Gestalt überflüssig gewordene „spermogene“ oder „ovogene“ Idioplasm aus dem Ei entfernt werde, während im Ei das inzwischen zu grösserer Masse herangewachsene Keimplasm allein zurückbliebe. Ich sah also in der Abschnürung der Richtungszellen die Entfernung des histogenen Keimzellen-Idioplasm.

Noch während ich mit der Ausarbeitung dieses Erklärungsversuches beschäftigt war, fand ich selbst aber neue Thatsachen, welche mich zu einer Modification dieser Erklärung veranlassten und zu derjenigen Auffassung führten, welche — wie sich jetzt zeigt — die richtige ist, zu der Auffassung der Richtungkörperbildung als eines Reductionsprozesses der Vererbungssubstanz.

Diese Thatsache war die Entdeckung des Zahlengesetzes der Richtungskörper, d. h. der Erscheinung, dass bei allen befruchtungsbedürftigen thierischen Eiern zwei primäre Richtungskörper sich successive von der Eizelle abtrennen, bei den regulär parthenogenetischen aber nur eins. Nun konnte höchstens noch die erste Richtungszelle das ovogene Idioplasm enthalten, die zweite musste eine andere Bedeutung haben; denn wenn überhaupt der Gedanke von der Nothwendigkeit der Entfernung des spezifischen Kernplasm der Eizelle richtig war, so musste diese

Substanz ebenso gut und vollständig aus dem parthenogenetischen, als aus dem befruchtungsbedürftigen Ei herausgeschafft werden. Die zweite Richtungstheilung musste in jedem Falle einen andern Sinn haben. Zuerst in dem Aufsatz über die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung (1885) habe ich sie als eine „Reduction der Vererbungssubstanz“ gedeutet, in dem Sinne nämlich, dass bei der Halbierung der Kernsubstanz für beide Tochterkerne eine Verminderung der Zahl der darin enthaltenen „Ahnenplasmen“ auf die Hälfte eintrete. Unter „Ahnenplasmen“ aber verstand ich die Einheiten des Keimplasmas verschiedener Vorfahren, welche meiner Ansicht nach in jedem heutigen Keimplasma enthalten sein müssen. Wenn das Keimplasma der lebenden Wesen vor Einführung der geschlechtlichen Fortpflanzung nur die Entwicklungstendenzen des einen Individuums enthalten konnte, so musste sich dies durch die geschlechtliche Fortpflanzung dergestalt ändern, dass nun bei jeder Befruchtung zwei individuell verschiedene Keimplasmen sich im Kern des Eies zusammenordneten; die Zahl dieser individuell verschiedenen Keimplasma-Arten musste aber nothwendig mit jeder weiteren Generation sich verdoppeln, und zwar so lange, bis die sich bei der Befruchtung vereinigenden Keimplasmen nicht mehr halbierbar waren, ohne ihre Fähigkeit, den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, aufzugeben, d. h. also, bis sie die Minimalgrenze ihrer Masse erreicht hatten. Von diesem Augenblick an konnte geschlechtliche Fortpflanzung nur dadurch ermöglicht werden, dass entweder die Kernsubstanz an Masse fort und fort um das Doppelte anwuchs, oder — da dies nicht möglich war — dadurch, dass vor jeder Befruchtung das Keim-

plasma jeder Keimzelle halbirt wurde, nicht blos der Masse nach, sondern vor Allem der darin enthaltenen Individualitäts-Einheiten nach, eben jenen Ahnen-Keimplasmen, oder wie ich sie kurz nannte: Ahnenplasmen.

So deutete ich also nach Entdeckung des Zahlengesetzes der Richtungskörper die erste Richtungstheilung als Entfernung des ovogenen Idioplasmas aus dem Ei, die zweite aber als die Halbierung der Zahl der im Keimplasma enthaltenen Ahnenplasmen. Diese musste erfolgen, damit im befruchteten Ei sich die Zahl der Ahnenplasmen nicht verdoppele, und die nothwendige Consequenz dieser Ansicht war, dass auch die Samenzelle eine Herabsetzung ihrer Ahnenplasmen auf die Hälfte erfahre. Ich postulirte daher eine Reductionstheilung auch für die Samenzellen, und es unterlag für mich „keinem Zweifel“, dass auch bei ihnen „zu irgend einer Zeit und in irgend einer Weise“ dieser Vorgang stattfinden müsse, wenn es mir auch durchaus nicht nothwendig schien, dass er genau in denselben Formen ablaufe, wie bei den Eizellen. Ich bezeichnete ¹⁾ es sogar im Voraus als „ganz wohl denkbar“, dass diese Theilung hier insofern in anderer Weise vor sich gehe, wie beim Ei, als hier beide Tochterzellen gleich gross ausfallen und beide zu Samenzellen werden könnten, keine demnach die Gestalt eines verkümmernenden Richtungskörpers annehme.

¹⁾ Siehe: Schrift No. VI, p. 58 (1887).

Die Reifung der Samenzellen.

Es ist mir nicht vergönnt gewesen, selbst die Thatsachen beizubringen, welche die Richtigkeit dieser Voraussage in Betreff der Samenzellen bestätigten; meine seit lange leidenden Augen, welche schon so manchmal meiner mikroskopischen Forschung Halt geboten haben, machten mir auch jetzt wieder die Fortsetzung dieser Arbeiten unmöglich. Dafür hat aber Oscar Hertwig vor Kurzem eine Darstellung der Entwicklung der Samenzellen von *Ascaris megaloccephala* gegeben, welche in schönster Weise die Reductionstheilung beider männlichen Keimzellen nicht nur nachweist, sondern auch zeigt, dass sie grade in der Weise verläuft, wie ich es als möglich vorausgesehen hatte.¹⁾

Da durch diese neuen Thatsachen unsere Ideen über den Vorgang der Befruchtung nach mehreren Seiten hin den Abschluss erhalten, so mögen sie in kurzer Zusammenfassung hier mitgetheilt werden. Vielleicht gelingt es dann, auch in den Sinn und die Bedeutung jenes Reductionsprozesses noch etwas tiefer als bisher einzudringen.

Bekanntlich gilt *Ascaris megaloccephala* seit Edouard van Beneden's klassischen Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei diesem Wurm als das günstigste Object für die Beobachtung der feinsten Vorgänge in den Kernen der Keimzellen; die Kernstäbchen sind hier nicht nur verhältnissmässig sehr gross, sondern auch sehr gering an Zahl. Boveri hat zuerst gezeigt, dass in Bezug auf diese Zahl zwei Varietäten des Wurms existiren, von denen

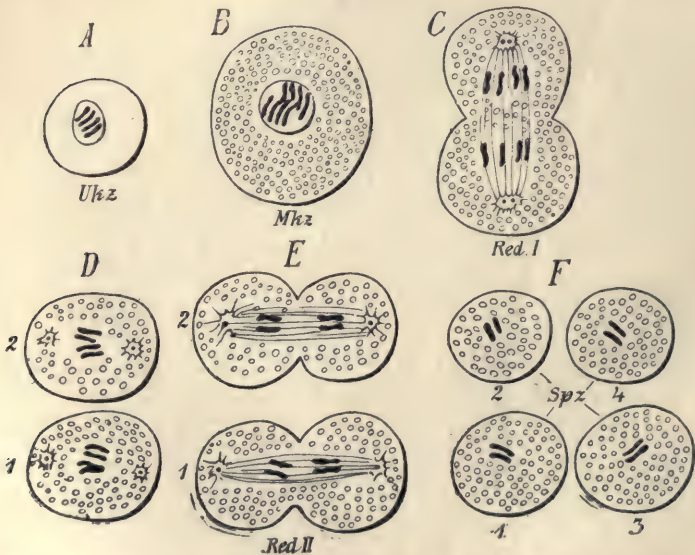
¹⁾ Oscar Hertwig, „Ueber Ei- und Samenbildung bei Nematoden“, Archiv f. mikr. Anat. 1890.

die eine zwei Kernstäbchen in den jungen Keimzellen enthält, die andere deren vier. O. Hertwig fand jetzt, dass sich dieser Unterschied — wie zu erwarten war — auch auf das männliche Geschlecht erstreckt, dessen jüngste Keimzellen in der einen Varietät ebenfalls nur zwei, in der andern vier Kernstäbchen aufweisen. Er bezeichnet die erste Varietät als *Var. univalens*, die zweite als *Variatio bivalens*. Da die Vorgänge der Samenbildung bei beiden sich nur durch die Zahl der Kernstäbchen unterscheiden, so werde ich der folgenden Darstellung nur die eine Varietät, die *Var. bivalens* zu Grunde legen.

Die Ausbildung der Samenzellen lässt hier drei Stadien unterscheiden. Das erste derselben besteht aus den „*Ur-samenzellen*“, den jüngsten Keimzellen, deren nächste Aufgabe es ist, sich durch fortgesetzte Zweitheilung zu vermehren. Die Theilung des Kerns geschieht durch Mitose nach dem gewöhnlichen Schema; die vier Kernstäbchen spalten sich der Länge nach und ihre Spaltheilungen werden den beiden Tochterkernen zugewiesen. Erst nach längerer Dauer dieses Vermehrungsprozesses gehen diese Zellen in das zweite Stadium, das der „*Samen-Mutterzellen*“ über. Als solche vermehren sie sich zunächst nicht mehr, sondern wachsen nur bedeutend und ihr Kern nimmt die sog. Ruheform an, d. h. es bildet sich ein Kerngerüst, in welchem die Kernstäbchen sich „auflösen“. Erst wenn diese Zellen ihre definitive Grösse erreicht haben, beginnen die Vorbereitungen zu neuen Theilungen und zwar zu nur zweien, die unmittelbar aufeinander folgen und die ganze Entwicklung abschliessen. Diese nun enthalten die von mir postulierte Reductionstheilung. Aus den im Kernnetz fein vertheilt enthaltenen Chromatin-

körnchen bilden sich acht zuerst lange und wenig dichte Stäbchen oder Fäden, die sich dann zu kurzen dicken Stäbchen verkürzen und durch die inzwischen aufgetretenen Polkörperchen oder Centrosomen derart gerichtet werden, dass vier von ihnen dem einen, die vier andern dem andern Pole zugewandt sind. Es erfolgt nun eine Theilung des Kerns und der Zelle, deren Resultat also zwei Tochterzellen sind, von welchen jede wieder ebenso viele Stäbchen enthält als die Ursamenzellen, nämlich vier. Daran schliesst sich unmittelbar, und ohne dass der Kern vorher ein Ruhestadium durchläuft, nach demselben Schema eine zweite Theilung, durch welche die Zahl der Stäbchen abermals halbiert wird,

Fig. I.



Samenbildung von *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*, frei nach O. Hertwig. *A* Ursamenzelle, *B* Muttersamenzelle, *C* erste Reductionstheilung, *D* die beiden Tochterzellen, *E* zweite Reductionstheilung, *F* die vier Einzelzellen-Samenzellen.

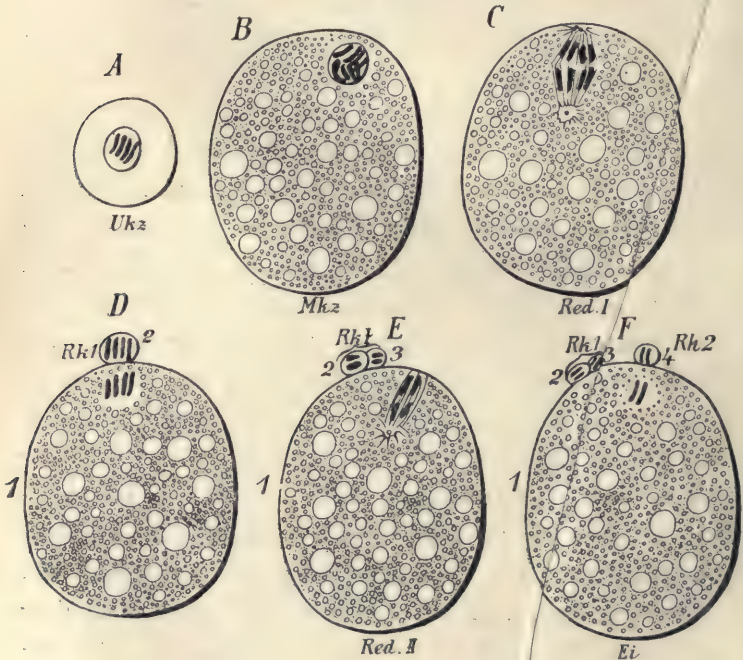
so dass schliesslich jede Tochterzelle zweiter Ordnung deren nur eins enthält.

In Bezug auf die Kernstäbchen besteht also der ganze Vorgang darin, dass zuerst die ursprüngliche Zahl der Stäbchen von vier auf acht verdoppelt wird, um dann durch zwei aufeinander folgende Theilungen zunächst halbirt, dann gevertelt zu werden. Das Endresultat ist somit eine Halbierung der in den Ursamenzellen enthaltenen Stäbchenzahl.

Bekanntlich geschieht genau dasselbe durch die beiden Richtungstheilungen der Eizelle. Auch hier vermehrt sich zuerst die Stäbchenzahl auf das Doppelte, um dann durch zwei aufeinander folgende Theilungen auf die halbe Zahl herabgesetzt zu werden. Ueberhaupt weist die Eibildung in ihren Grundzügen genau denselben Entwicklungsgang auf wie die Samenzelle. Die von O. Hertwig für die Samenentwicklung nachgewiesenen zwei ersten Stadien finden sich auch bei der Eibildung wieder: das Stadium der Ureier entspricht den Ursamenzellen und das der „Eimutterzellen“ oder der zu voller Grösse herangewachsenen Eier unmittelbar vor den Reductionstheilungen entspricht den Samen-Mutterzellen. Ein Unterschied besteht nur darin, dass die Eier in diesem zweiten Stadium meist schon ihre definitive Gestalt und Grösse erreichen, meist auch schon ihre Hüllen ausgebildet haben, und dass meist erst am abgelegten oder doch schon aus dem Ovarium ausgetretenen Ei jene beiden letzten Theilungen stattfinden, die zusammen als Reductionstheilung aufzufassen sind. Damit hängt es dann auch offenbar zusammen, wie ich früher schon geltend machte, dass die Zelltheilung hier eine so ungleiche ist und dass die

Tochterzellen, welche aus ihr hervorgehen, nicht alle als Eier functioniren können, vielmehr nur die grösste von ihnen, diejenige, die allein das nöthige Nahrungsmaterial zum Aufbau des Embryo in sich enthält.

Fig. II.



Eibildung von *Ascaris megalocephala var. bivalens*.

Im Uebrigen aber entspricht die Bildung der Richtungszellen durchaus den beiden Theilungen der Samenanterzellen; es sind in beiden Fällen zwei successive Zelltheilungen, denn auch bei der Eibildung theilen sich beide Tochterzellen erster Generation noch einmal, nicht nur die grössere, die Eizelle, sondern auch die Richtungszelle. Bekanntlich theilt

sich die erste der beiden primären Richtungszellen stets in zwei secundäre Richtungszellen, und man hat sich bisher immer vergeblich nach der Bedeutung dieses scheinbar zwecklosen Vorgangs gefragt. Jetzt sehen wir, dass er auf einer Fortführung der phylogenetischen Entwicklung, auf einer Beibehaltung der früher einmal herrschenden gleichen Reductionstheilung der Ureizelle in vier functionsfähige Eizellen beruht.

Aber noch in einem andern, offenbar entscheidenden Punkt entsprechen sich die Reductionstheilungen bei Eiern und Samenzellen, nämlich in der Art und Weise, wie die Kernstäbchen auf die Tochterkerne vertheilt werden. Der Prozess der Karyokinese verläuft hier anders als bei irgend einer andern Kerntheilung des Körpers, indem nämlich hier keine Längsspaltung, d. h. Verdopplung der Kernstäbchen eintritt, durch welche jedes ursprüngliche Stäbchen der Aequatorialplatte beiden Tochterkernen zugeführt wird, sondern statt dessen die halbe Zahl der Stäbchen nach dem einen, die andere halbe Zahl derselben nach dem andern Pol der Spindel geführt wird. Zwischen beiden Theilungen liegt auch kein Ruhestadium des Kerns, während dessen die Stäbchen sich wieder auf das Kerngerüst vertheilen, sondern unmittelbar nacheinander folgen sich die beiden Theilungen. Wenn die von mir geforderte Reductionstheilung überhaupt existirt, so muss sie hier liegen, denn soweit überhaupt ein Beweis durch Beobachtung für dieselbe geleistet werden kann, soweit liegt er hier vor. Die Zahl der Kernstäbchen wird auf die Hälfte herabgesetzt, die Masse der Kernsubstanz wird also jedenfalls halbt. Wenn wir aber annehmen müssen, dass die Kernstäbchen eines Kerns nicht absolut gleich sind,

sondern aus verschiedenem, von verschiedenen Vorfahren herührendem Keimplasma, d. h. aus Ahnenplasmen bestehen, dann ist damit auch die Reduktion der Ahnenplasmen zugestanden.

Nur in einem Punkt lassen uns die durch O. Hertwig beigebrachten neuen Thatsachen im Dunkeln. Wir sehen wohl, dass hier wie bei der Eizelle eine Reduktion der Kernstäbchenzahl auf die Hälfte erfolgt, wir fragen aber vergeblich, warum hierzu zwei successive Theilungen erforderlich sind, während doch — so scheint es — eine einzige genügen müsste. Ich hatte daraus, dass bei parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörperchen sich vom Ei ablöst statt der zwei, welche von allen befruchtungsbedürftigen Eiern sich abtrennen, den Schluss gezogen, dass die erste der beiden Theilungen eine andere Bedeutung haben müsste als die zweite; ich hielt die zweite Theilung allein für die Reductionstheilung, und dies war ein logisch vollkommen richtiger Schluss, solange man noch nicht wusste, dass in der Eimutterzelle die doppelte Zahl von Stäbchen vorhanden ist, wie in der Ureizelle. Da es sich bei der geforderten Reductionstheilung nur um eine Halbierung des Kernmaterials handeln konnte, so musste eine Theilung dafür genügen. Wir wissen jetzt, dass zwei Theilungen dafür nothwendig sind, weil die Zahl der Stäbchen sich vor Beginn der Reductionstheilungen zuerst verdoppelt. Aber wozu dient diese Verdoppelung? das ist der dunkle Punkt, den auch die Spermatogenese von *Ascaris* nicht ohne Weiteres aufklärt. Meine frühere Deutung der ersten Richtungskörpertheilung als der Entfernung des „ovogenen“ Kernplasmas aus dem Ei muss fallen, darüber kann heute kein Zweifel mehr sein, aber wie

erklären wir jetzt die Nothwendigkeit von zwei Theilungen besser? Warum muss das Kernmaterial erst auf das Doppelte gebracht werden, wenn es sich doch darum handelt, es auf die Hälfte herabzusetzen? Auch O. Hertwig stellt diese Frage, ohne aber jetzt schon eine Antwort darauf geben zu können. Er hofft, dass „durch ein genaueres Studium der Art und Weise, wie die chromatischen Elemente für die zwei einander folgenden Theilungen angelegt werden, vielleicht in Zukunft noch eine Vertiefung unserer Kenntnisse von dem Wesen des ganzen Verbreitungsprozesses herbeigeführt werden könne.“ Ich hoffe das auch; in den Vorgängen, welche im ruhenden Kern der Ei- und Samenzelle die Herstellung einer Doppelzahl von Chromatinstäbchen herbeiführen, liegt ohne Zweifel der Schlüssel zum Verständniss der Nothwendigkeit dieser Verdoppelung, die zunächst so überflüssig und räthselvoll aussieht.

Ob es nun gelingen wird, die dabei sich abspielenden Vorgänge durch die blosse Beobachtung klar zu legen, ich meine, ob die morphologischen Vorgänge sich soweit ins Kleinste hinein verfolgen lassen werden, dass man aus ihnen allein schon den Sinn des Prozesses erkennt, lässt sich nicht im Voraus sagen. Ohne die Führung leitender Gedanken, so möchte ich glauben, wird es kaum möglich sein, die Aufmerksamkeit des Beobachters dem Wesentlichen zuzuwenden, zumal hier wahrscheinlich Differenzen der Substanz mit im Spiele sind, die man überhaupt nicht sehen, die man aber vielleicht mit einiger Sicherheit erschliessen kann.

So möchte es vielleicht auch möglich sein, von der Basis der Hertwig'schen Beobachtungen aus noch etwas tiefer in die Bedeutung der merkwürdigen Vorgänge der

Reductionstheilung einzudringen, wenn man die Thatsachen vom Gesichtspunkt der Ahnenplasmen-Theorie aus ins Auge fasst.

Die zweimalige Halbierung der Kernsubstanz bei der Keimzellen-Bildung.

In Bezug auf das Ei könnte diese Frage auch so formulirt werden: Was bedeutet die erste Richtungstheilung, da ja doch die zweite allein zur Halbierung der Kernsubstanz genügen würde? In Bezug auf die Samen-Mutterzelle muss die Frage lauten: warum werden zwei Theilungen ausgeführt, da eine allein die Normalzahl der Kernschleifen auf die Hälfte herabsetzen würde. Die nächste Antwort auf beide Fragen liegt darin, dass die Kernstäbchenzahl zu Beginn des Reductionsprocesses sich verdoppelt, folglich geviertelt werden muss, wenn schliesslich eine Herabsetzung auf die Hälfte der Normalzahl eintreten soll. So werden wir zu der Frage geleitet, weshalb ist eine anfängliche Verdoppelung der Kernstäbchen erforderlich?

Wenn man die Spermatogenese allein ins Auge fasst, könnte man daran denken, es möchte sich hier einfach darum handeln, die Zahl der Samenzellen möglichst zu erhöhen, also auf das Vierfache zu bringen, statt nur auf das Doppelte; allein der Vergleich mit der Ei-Mutterzelle, von deren vier Nachkommen nur einer zur vollen Ausbildung kommt, macht jede weitere Erörterung dieses Gedankens überflüssig.

Meine Vermuthung ist in dem Folgenden enthalten. Ich gehe aus von der Vorstellung, welche mich zu dem Reductionsgedanken geleitet hat, d. h. von der Zusammensetzung des

Keimplasmas, also der wirksamen Substanz der Kernstäbchen aus „Ahnenplasma“. Wie ich seiner Zeit schon bei der ersten Darlegung dieser Idee entwickelte, gelangt man zu dieser Vorstellung unter gewissen Voraussetzungen mit Nothwendigkeit. Die erste Voraussetzung ist die, dass die Vererbungssubstanz der beiden Eltern bei ihrer Vereinigung bei der Befruchtung nicht zu einer Masse verschmilzt, sondern eine gewisse Selbstständigkeit bewahrt. Dies stimmt insoweit mit den Thatsachen, als bei der Befruchtung väterliche und mütterliche Stäbchen zwar in nächster Nachbarschaft im selben Kerne zu liegen kommen, nicht aber wirklich zu einer einzigen Masse verschmelzen. Gesetzt nun, dies bliebe während der ganzen Ontogenese so, so würde man sich die Thätigkeit der Kernstäbchen nicht anders denken, als so, dass in jeder Zelle väterliche und mütterliche Kernstäbchen in gleicher Zahl lägen und dass beide zusammen die Zelle beeinflussten. Wie das etwa geschähe, wissen wir heute noch nicht, und es kann auch hier ganz bei Seite bleiben, da wenigstens so viel feststeht, dass es geschieht. Es würde also dann sowohl das väterliche als das mütterliche Kernstäbchen der befruchteten Eizelle die Entwicklungstendenzen der Art voll und ganz enthalten, so also, dass jedes von ihnen, wenn es allein, d. h. bei Abwesenheit des andern in genügender Menge vorhanden wäre, um das Ei zur Entwicklung zu bestimmen, es Alles in sich enthielte, was nöthig ist, um ein vollständiges Individuum der Art aus diesem Ei hervorgehen zu lassen. Ebenso würde es sich auf jedem folgenden Stadium der Embryogenese verhalten, nur mit dem Unterschied, dass nur die noch fehlenden, nicht aber die schon zurückgelegten Stadien *potentia* in den Embryonalzellen enthalten wären;

aber auch dann noch enthielte jede Zelle ihre getrennten väterlichen und mütterlichen Kernstäbchen, von denen jede Stäbchenart für sich allein im Stande sein würde, alle folgenden Stadien hervorzurufen. So bliebe es auf dem ganzen Weg von der befruchteten Eizelle der ersten Generation bis zu den Keimzellen, männlichen oder weiblichen, des daraus hervorgehenden kindlichen Organismus. Es erfolgte also nicht eine Verschmelzung der beiderlei Kernsubstanzen zu einer Masse, derart dass etwa die entsprechenden Anlagen beider Eltern sich zusammenlagerten, sondern die Vererbungssubstanz des Vaters bliebe für sich, wie diejenige der Mutter. Diese Substanzen nun sind also Einheiten, von denen jede sämtliche Anlagen enthält, welche zur Herstellung eines Individuums erforderlich sind, jede aber mit individueller Färbung, also nicht völlig gleich. Solche Einheiten habe ich Ahnenplasmen genannt und stelle mir vor, dass bei den heute lebenden Organismen in dem Chromatin einer reifen Keimzelle deren mehrere, oder viele enthalten sind, dass also jedes elterliche Kernstäbchen eine gewisse Anzahl derselben bedeutet.

Ich habe oben schon kurz daran erinnert, wie ich die Anhäufung vieler solcher Ahnenplasmen in einer Kernmasse ableite und daraus wieder die Nothwendigkeit einer Reduktionstheilung. Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einmal darauf zurückzukommen. Die beiden elterlichen Keimplasmen, welche sich beim phyletischen Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung zum ersten Mal zum Furchungskern des Kindes vereinigten, können nur je eine einzige Individualität potentia enthalten haben, sie müssen in gewissem Sinne also „völlig gleichartig“ gewesen sein. Das schliesst

natürlich eine sehr complicirte Structur, eine Zusammensetzung aus einer Menge verschiedner „Anlagen“, oder doch verschiedenartiger Theilchen durchaus nicht aus; wohl aber bedingt es, dass jede solche „Anlage“ nur einmal und also auch nur in einer einzigen Varietät vorhanden war. Ich denke mir dieses primäre Keimplasma ganz so, wie ein einziges „Ahnenplasma“ der heutigen Arten, nur vielleicht relativ grösser, d. h. seine einzelnen „Anlagen“ noch nicht auf das heute nothwendige Minimum von Masse beschränkt.

In den Keimzellen des ersten geschlechtlich erzeugten Individuums aber ändert sich dies. Nun treten die Kernstäbchen der beiden Eltern zu einem Kern zusammen und bilden zusammen die Vererbungssubstanz des Kindes. Wenn nun, wie vorausgesetzt wurde, die väterliche und mütterliche Vererbungssubstanz nicht verschmilzt, sondern nur höchstens sich aneinanderlegt, so müssen in den Keimzellen dieser Kinder zwei der Species nach gleiche, dem Individuum nach aber verschiedene solche Substanzen nebeneinander enthalten sein. Soll nun die Masse der Kernsubstanz nicht vermehrt werden, so muss die Masse jeder der beiden Arten von Kernsubstanz auf die Hälfte herabgesetzt werden. Stellen wir uns die Kernsubstanz einer solchen Keimzelle zu einem Faden verbunden vor, so wird die eine Hälfte desselben aus väterlichem, die andere aus mütterlichem Keimplasma bestehen.

Ich erinnere hier an die schematischen Bilder, durch welche ich in meiner früheren Abhandlung klar zu machen suchte, wie nun in jeder folgenden Generation die doppelte Zahl von „Ahnenplasmen“ verschiedener Art im Keimplasma

zusammentreffen und wie die einzelnen in ihm zusammentreffenden Keimplasmen bei der Bildung der Keimzellen für die folgende Generation jedesmal auf die Hälfte an Masse verkleinert werden müssen, wenn nicht die Gesamtmasse des Keimplasmas jedesmal auf das Doppelte anwachsen soll. Zuletzt aber muss einmal eine Grenze dieser steten Verkleinerung der „Ahnenplasmen“ erreicht werden, und zwar dann, wenn die Substanzmenge, welche nöthig ist, damit alle „Anlagen“ des Individuums darin enthalten sein können, ihr Minimum erreicht hat. Offenbar kann diese Einheit nicht unendlich klein werden, sie muss vielmehr immer eine gewisse, wenn wohl auch sehr geringe Grösse beibehalten. Das geht schon aus dem höchst complicirten Bau hervor, den wir ihr ohne alle Frage zuschreiben müssen. Diese Einheit der heutigen Keimplasmen nun nannte ich ein „Ahnenplasma“. Man hat mich vielfach dahin missverstanden, als hätte ich damit die letzten biologischen Einheiten des Idioplasmas bezeichnen wollen. Nichts hat mir ferner gelegen; ich denke mir das einzelne Ahnenplasma vielmehr von sehr verwickeltem Bau, zusammengesetzt aus ungemein zahlreichen biologischen Einheiten, und habe dies nur deshalb ganz unberührt gelassen, weil es zur Entwicklung des Begriffes der Reductionstheilung entbehrlich schien. Wenn ich die Einheit des Ahnenplasmas untheilbar nannte, so war damit nicht die mechanische Untheilbarkeit gemeint, sondern jene Untheilbarkeit, welche darauf beruht, dass eine Einheit, wenn sie getheilt wird, ihren ursprünglichen Charakter verliert. Wenn man einen Hund in zwei Hälften zerlegt, so ist keine der beiden Hälften mehr ein Hund, und ebenso ist — dem Begriffe nach — ein halbes

Ahnenplasma kein Ahnenplasma mehr, d. h. nicht mehr eine zur Hervorrufung eines vollständigen Individuums befähigte Vererbungs-Einheit, oder wenn wir es mit Bezug auf seinen feinsten Bau ausdrücken wollen: ein Hälfte allein enthält nicht mehr alle Anlagen zum ganzen Individuum. Bei jeder neuen Befruchtung also müsste die doppelte Zahl dieser Einheiten zusammenkommen, wenn nicht vor ihrer Vereinigung eine Halbierung ihrer Zahl einträte. Die Nothwendigkeit einer solchen Halbierung ist es, welche durch den vorhergehenden Gedankengang klargelegt werden sollte.

Fussend auf ihn, postulierte ich für beiderlei Keimzellen eine der Befruchtung vorhergehende „Reductionstheilung“ des Kernmaterials, d. h. eine Theilung, die der gewöhnlichen Theilung entgegengesetzt sei, indem sie nicht wie diese sämtliche Ahnenplasmen auf beide Tochterkerne gleichmässig vertheile — „Aequationstheilung“ —, sondern die Zahl der Ahnenplasmen halbiere, dem einen Tochterkern diese Ahnenplasmen, dem andern jene zuführe. Für das Ei sah ich die verlangte Reductionstheilung in der zweiten Richtungstheilung, von der durch die vorzüglichen Untersuchungen van Beneden's und Carnoy's an *Ascaris megaloccephala* damals schon bekannt war, dass durch sie zwei von den vier Kernstäbchen dem zweiten Richtungskörper zugeführt werden, während die zwei andern den Eikern bilden.

Der Gedanke der Reductionstheilung, wie ich ihn damals entwickelt habe, scheint bisher bei den deutschen Forschern wenig Beifall gefunden zu haben. Ausser Platner und Oscar Hertwig weiss ich nur noch Henking der ihn angenommen hätte. Ersterer gebraucht den Aus-

druck, ohne sich darüber zu erklären, ob er ihn in meinem Sinne gebraucht. Dies versteht sich aber nicht von selbst, da man ja auch die blosse Halbiring der Chromatin-Masse so bezeichnen kann. Das, was wir sehen können, ist ja überhaupt nur die Massenreduction, und auch die Platner-Hertwig'schen Entdeckungen lehren uns direct nicht mehr, als dass bei den beiden Theilungen der Mutterzelle die Zahl der Kernstäbchen und damit zugleich die Masse der Vererbungssubstanz auf die Hälfte herabgesetzt wird. O. Hertwig scheint meine eben entwickelte Deutung anzunehmen, wenigstens findet er, „ich hätte darin das Rechte getroffen, wenn ich den Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, als eine Reductionstheilung bezeichne, durch welche vom Keimplasma so viel entfernt werde, als nachher durch den Samenkern wieder eingeführt werde“. Auch seine eigne Definition von der Bedeutung des Vorgangs scheint mit der meinigen übereinzustimmen, wenn er sagt: „Es soll dadurch in einfachster Weise verhindert werden, dass durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird.“

Erwägt man aber weiter, dass O. Hertwig die Ahnenplasmen-Theorie verwirft und im Gegensatz zu ihr ein völliges Verschmelzen des mütterlichen und väterlichen Keimplasmas annimmt, so überzeugt man sich, dass für Hertwig der Reductionsvorgang in dem Sinne, wie ich ihn aufgestellt habe, nicht wohl existiren kann, und dass die einzige Reduction, welche von seinem Standpunkte aus denkbar ist, eine

einfache Massen-Reduction ist. Offenbar ist dies nicht seine Meinung, denn er spricht ja auch von „chromatischen Elementen“, allein es fragt sich, welcherlei Elemente dies sein sollen, wenn Ahnenplasmen nicht existiren. Mir scheint, dass nur unter der Voraussetzung von Ahnenplasmen ein Reduktionsvorgang Sinn hat, es sei denn, man spreche von blosser Massen-Reduction. Dass aber eine Massen-Reduction der Zweck dieser merkwürdigen, nirgends in der ganzen Entwicklungsgeschichte der Thiere sich wiederholenden Doppeltheilung der Kernsubstanz sein sollte, ist wohl sehr unwahrscheinlich. Erst wird die Masse der Kernsubstanz aufs Doppelte gebracht, damit sie nachher durch zwei Theilungen auf die Hälfte herabgesetzt werde! Es wäre offenbar einfacher, wenn die vorherige Vermehrung der Masse unterbliebe, ja es lässt sich nicht einmal einsehen, warum nicht die Kernsubstanz der Ei- und Samen-Mutterzelle, anstatt auf das Vierfache der Masse heranzuwachsen, die für die fertige Ei- oder Samenzelle erforderlich ist, nicht von vornherein nur bis zum Einfachen anwächst. Man könnte etwa einwerfen, dass das Wachsthum der Ei- und Samenmutterzelle und ihre histologische Ausbildung eine solche Masse von Kernsubstanz erfordere. Wir wissen nun zwar wenig oder nichts über die Beziehungen zwischen der Masse der Kernsubstanz und der Masse des Zellkörpers, dass aber dieses Verhältniss in diesem Falle bestimmend wäre, muss schon deshalb bezweifelt werden, weil Ei- und Samenzelle meistens so ausserordentlich verschieden an Grösse sind, weil ferner vor Allem die Eizellen bei verschiedenen Arten sehr verschiedene Grössen erreichen u. s. w. Wissen wir doch durch Boveri, dass selbst bei ein und

derselben Art zwei Varietäten der sonst ununterscheidbaren Keimzellen existiren, von denen die eine die doppelte Zahl von Kernstäbchen und, soweit man urtheilen kann, auch die doppelte Masse von Kernsubstanz enthält, wie die andere. Also bei der Reductionstheilung kann es sich nicht um eine blosse Massentheilung handeln.

Es bleiben also für O. Hertwig die „chromatischen Elemente“. Was sind nun aber diese Elemente? Sind es die kleinsten Lebenstheilchen, etwa die Pangene von de Vries? Bekanntlich hat dieser ausgezeichnete Botaniker in einer höchst anregenden und ideenreichen Schrift entwickelt, wie er sich die Kernsubstanz der befruchteten Eizelle aus zahllosen kleinsten Theilchen zusammengesetzt denkt, die er Pangene nennt. Er möchte damit an Darwin's Pangenesis erinnern, mit der seine eigene Theorie einige Aehnlichkeit hat. Diese Pangene nun sind nicht wie die „Keimchen“ Darwin's Zellen-Erzeuger, sondern sie sind die Träger der verschiedenen Eigenschaften der Zellen. Nimmt man nun mit de Vries an, die Kernsubstanz der Keimzellen bestehe aus zahlreichen Arten solcher Pangene, so kann man dieselben sich entweder ganz ungeordnet aber gleichmässig gemischt darin enthalten denken, oder aber in bestimmter Weise geordnet. Im ersteren Fall würde eine jede Theilung (Reduction) der Masse nichts Anderes bewirken, als eine Massenverringerung, die Bestandtheile beider Hälften würden dieselben bleiben, die „chromatischen Elemente“ würden dadurch keineswegs auf die Hälfte herabgesetzt, sondern in jeder Hälfte würden alle Elemente enthalten sein. Wären aber diese Pangene in einer bestimmten Ordnung im Keimplasma enthalten, und bezeichnen wir

einmal die Gruppen derselben mit Hertwig als Anlagen, ohne uns irgend näher darüber auszusprechen, wie diese Anlagen etwa zu denken sind, so muss eine Halbierung der Masse des Keimplasmas oder der Kernsubstanz zwei Hälften geben, von denen keine alle Anlagen enthält, die zum Aufbau des Individuums erforderlich sind, wohl aber viele Doppelanlagen. Denn Hertwig stellt sich vor, dass die „Anlagen“, welche im Keimplasma der mütterlichen und väterlichen Keimzelle nach seiner Anschauung enthalten sind (a. a. O. p. 110), sich mischen, wie dies auch de Vries angenommen hat. Er bezeichnet es „als nicht unwahrscheinlich“, dass bei der von ihm vorausgesetzten völligen Mischung und Durchdringung der elterlichen Kernsubstanzen „gleiche Anlagen sich enger aneinander schliessen werden, als entferntere, und dass sich aus gleichen, aber variirenden Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunft eine Mittelform durch gegenseitige Beeinflussung bildet“. Ich habe das Wort Mittelform gesperrt drucken lassen, weil mir grade darauf Alles anzukommen scheint, denn offenbar kann die Mittelform einer Anlage nun nur als eine, nicht mehr als zwei getrennte Anlagen angesehen werden. Es würde also nach Hertwig aus der Verschmelzung der beiden elterlichen Keimplasmen eine mittlere Form von Keimplasma hervorgehen, welches nicht mehr jede „Anlage“ doppelt, sondern nur noch einfach besässe. Dieses Keimplasma könnte wachsen, es könnte durch eine grössere oder kleinere Masse repräsentirt sein, aber es könnte unmöglich halbirt werden, ohne seinen Charakter als Keimplasma zu verlieren, es sei denn, dass es vorher aufs Doppelte angewachsen und dass alle seine Anlagen verdoppelt und symmetrisch zu beiden Seiten der

Theilungsebene angeordnet wären, wie die Antimeren bei einem bilateralen Thier. Aber auch in dem letzten Falle würde eine Reductionstheilung, d. h. eine Beseitigung der halben Zahl entsprechender, aber individuell verschiedener chromatischer Elemente nicht möglich sein, weil beide Theilhälften genau dieselben Anlagen enthalten müssten! O. Hertwig täuscht sich, wenn er glaubt, eine Reductionstheilung nicht nur der Masse der Kernsubstanz, sondern auch der „chromatischen Elemente“ annehmen zu können. In seinem durch Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen „Anlagen“ bestehenden Keimplasma gibt es gar keine verschiedenartigen Anlagen ein und desselben Theiles oder Organes, die elterlichen Verschiedenheiten haben sich ja nach seiner Annahme ausgeglichen und es ist jede „Anlage“ nur in einer Mittel-Varietät vorhanden. Woher sollte da die Nothwendigkeit oder auch nur die Möglichkeit einer Reduction kommen? Welche Einheiten sollen an Zahl reducirt werden?

Man sieht, wir kommen um die Annahme höherer Einheiten des Keimplasmas nicht herum, von denen die einzelne den gesammten Anlagencomplex der Art enthält, mag man dieselben nun mit mir „Ahnenplasmen“ nennen, oder anderswie. Ich werde an einem anderen Ort ausführen, dass diese Annahme aber keineswegs nur zum Verständniss der Reductionstheilung nothwendig ist, sondern dass sie auch von den Vererbungserscheinungen selbst gefordert wird. Hier wollte ich nur zeigen, dass der Begriff der Reductionstheilung die Vielfachheit äquivalenter, aber individuell gefärbter Einheiten im Keimplasma des befruch-

teten Eies voraussetzt und ohne diese Voraussetzung einen Sinn überhaupt nicht hat.

Wenn wir also heute mit noch grösserer Sicherheit als vor einigen Jahren die Doppeltheilung der Ei- und Samenzellen als einen Reductionsvorgang auffassen dürfen, so liegt darin zugleich ein weiterer Beleg dafür, dass das Keimplasma aus „Ahnenplasmen“ zusammengesetzt ist, d. h. aus Vererbungseinheiten höherer Ordnung, von denen jede — falls sie allein die Eizelle beherrschen würde — die gesamte Ontogenese zu leiten, also ein vollständiges Individuum der Art herzustellen im Stande wäre.

Ehe ich nun zu zeigen suche, in welcher Weise man von dieser Grundanschauung aus neues Licht auf die in den letzten Jahren errungenen neuen Thatsachen werfen kann, möchte ich nur noch einige Worte über die Selbstständigkeit der mütterlichen und väterlichen Chromosomen sagen.

Nach meiner Ansicht ist das Kernstäbchen aus einer Reihe von Ahnenplasmen zusammengesetzt, welche unter sich in keinem tieferen Zusammenhange stehen, sondern sich nur äusserlich an einander reihen; sie bilden also keine „Individualitäten“ (Boveri), worunter man doch wohl etwas Ganzes im Sinne einer innern gesetzmässigen Beziehung der Theile zu einander verstehen muss, welches ihre mechanische Zerlegung in dem Ganzen gleichwerthige lebens- und functionsfähige Stücke verbietet. Derartige „Individualitäten“ sind für mich nur die Ahnenplasmen oder, wie ich sie von jetzt an kürzer nennen möchte: die Ide.¹⁾ Diese

¹⁾ Die Ausdrücke: Id und Idant sollen an Nägeli's „Idioplasmata“ erinnern, dessen Theile sie sind. Es schien mir durchaus

könnten nicht geteilt werden, ohne ihrer Fähigkeit, den Aufbau eines Individuums zu leiten, verlustig zu gehen, während nach meiner Auffassung die Reihen von Ahnenplasma, welche das Stäbchen oder den „Idanten“¹⁾ zusammensetzen, sehr wohl an beliebiger Stelle getrennt und durch andre Reihen von Ahnenplasma ergänzt werden könnten, ohne dadurch in ihrer Grundkraft, die Ontogenese der betreffenden Art zu leiten, etwas einzubüssen. Nur die Individualität des aus dieser Ontogenese hervorgehenden Bion würde dadurch mehr oder weniger stark verändert werden.

Für mich würde also an und für sich die Auflösung der Chromatinstäbe oder Idanten bei jedem „Ruhestadium“ des Kerns nichts Unannehmbares enthalten, wenn dabei nur die einzelnen Ide unaufgelöst blieben, allein gewisse, gleich zu erwähnende Vererbungsthatfachen sprechen dafür, dass die spezifische Vererbungssubstanz des einen oder andern der beiden Eltern in den Keimzellen des Kindes wieder enthalten sein kann, und dies setzt voraus, dass es wenigstens möglich, ja wohl auch die Regel ist, dass die Anordnung und Zusammensetzung der Idanten aus Iden von der elterlichen bis zur kindlichen Keimzelle sich gleich bleibt. Ich möchte also annehmen, dass mindestens auf dem Weg von Keimzelle zu Keimzelle die Ansicht von Beneden's und Boveri's im Allgemeinen die richtige wäre, welche annehmen, dass die „Chromosomen“ (Idanten)

nöthig, kurze Ausdrücke an Stelle der schwerfälligen „Ahnenplasma“ und „Chromosomen“, oder der oft so wenig zutreffenden „Kernstäbchen“, „Kernschleifen“ u. s. w. zu setzen.

¹⁾ Siehe vorstehende Note.

sich im ruhenden Kern nur scheinbar auflösen, dass sie in Wirklichkeit aber erhalten bleiben. Ich denke mir, dass sie sich nach Ablauf des Ruhestadiums in der Regel wieder aus denselben Iden und meistens auch mit derselben Reihenfolge der Ide wieder zusammensetzen, die sie schon bei der vorgehenden Kerntheilung besessen hatten. Wir haben bisher schon so überraschend feine mechanische Einrichtungen in der Zelle kennen gelernt, dass es nicht für unmöglich gehalten werden darf, dass auch für die Aufrechterhaltung der ursprünglichen Anordnung der Stäbchen-Elemente (d. h. der Ide) Vorsorge getroffen sein kann. Sollte hier eine directe Entscheidung durch die Beobachtung auch in Zukunft nicht möglich sein, so wird man doch auf demselben Umwege zu einiger Sicherheit gelangen können, welchen in diesen feinsten biologischen Fragen überhaupt die letzte Entscheidung zusteht, auf dem Umwege der Prüfung an den Vererbungsthatsachen. Für jetzt scheint mir eine solche Thatsache allein schon für die Continuität der Idanten den Ausschlag zu geben, ich meine, die nicht seltene Beobachtung, dass das Kind vorwiegend, ja fast ausschliesslich dem einen der Eltern allein in hohem Grade gleicht. Würden die Elemente der Chromatinstäbchen, d. h. die Ahnenplasmen in jedem Ruhestadium des Kerns regellos durcheinander gemengt, um später dann in beliebiger Zusammenordnung auf die Idanten vertheilt zu werden, dann könnten kaum jemals die zerstreuten Ide sich wieder zu den ursprünglichen mütterlichen oder väterlichen Idanten zusammenfinden. Das individuelle Gepräge des Kernstäbchens (Idanten) kann aber nur auf seiner Zusammensetzung aus bestimmten Iden beruhen. Trotzdem werden wir uns diese

Zusammensetzung nicht als etwas ein für allemal Unveränderliches denken dürfen. Der thatsächlich beobachtete stete Wechsel der Individualität im Laufe der Generationen, die Nimmer-Wiederkehr ein und dasselben Individuums erfordern, so scheint mir, die Annahme, dass auch die Anordnung der Ide innerhalb des Idanten gelegentlich verändert werden kann, wenn auch nicht bei jeder Reconstruction desselben, sondern nur dann und wann im Laufe der Generationen.

Ich brauche indessen auf die Begründung einer solchen langsamen, gewissermassen „säkularen“ Veränderung der Idanten hier nicht näher einzutreten und wende mich jetzt zu der oben gestellten Frage nach dem Sinn und der Bedeutung der durch O. Hertwig für *Ascaris* sicher gestellten Thatsache, dass die von mir für Ei- und Samenzelle geforderte Reduction der Idioplasma-Elemente (Ide) eine zweimalige Kern- und Zelltheilung nothwendig macht, oder, was dasselbe ist, zur Erklärung der Thatsache, dass die Idantenzahl erst auf das Doppelte gebracht wird, ehe sie auf die Hälfte herabgesetzt werden kann. Da alle bekannten befruchtungsbedürftigen Eier zwei primäre Richtungskörper besitzen, so werden wir schliessen dürfen, dass auch die zweimalige Theilung der Samen-Mutterzellen von *Ascaris megaloccephala* eine typische und allgemeine, keine untergeordnete und nebensächliche Bedeutung hat.

Wenn, wie oben gezeigt wurde, die Bedeutung der anfänglichen Vermehrung der Chromatinstäbchen auf das Doppelte nicht in dem Bedürfniss der wachsenden Ei- oder Samenzelle liegen kann, so muss sie anderswo gesucht werden. Sie liegt, so möchte ich annehmen, in dem Bestreben,

eine möglichst vielgestaltige Mischung der vom Vater und von der Mutter herstammenden Vererbungs-Einheiten herbeizuführen.¹⁾

Wenn die geschlechtliche Fortpflanzung den ersten Zweck hat, die Vererbungstendenzen zweier Individuen zu combiniren, und zwar nicht nur vorübergehend, nämlich blos in dem einen, aus der einzelnen Befruchtung hervorgehenden Individuum, sondern dauernd, d. h. auch in den Keimzellen dieses Individuums und damit in allen folgenden Generationen, so muss die mechanische Möglichkeit gegeben sein, dass eine Combination väterlicher und mütterlicher Idanten bei einander bleiben kann in den reifen Keimzellen des Individuums. Diese ist nun offenbar dann gegeben, wenn die Reductionstheilung keinen Unterschied macht zwischen mütterlichen und väterlichen Kernstäbchen, sondern die Halbiring der Stäbchenzahl so ausführt, dass beliebige Combinationen derselben gebildet werden können, dass also von vier Stäbchen $a+b$ und $c+d$ sowohl die Gruppen $a+b$, d. h. die väterlichen Stäbchen, und $c+d$, d. h. die mütterlichen Stäbchen in je eine fertige Keimzelle zu liegen kommen, als auch Combinationen $a+c$ und $b+d$, oder $a+d$ und $b+c$, d. h. also Combinationen von je einem väterlichen und je einem mütterlichen Element.

Nun leuchtet es ein, dass auf diese Weise nur sehr wenige Combinationen verschiedener Art möglich sind; in dem eben angenommenen Fall von vier Kernstäbchen nur sechs.

¹⁾ Histologen werden vielleicht einwerfen, dass die Verdopplung der Idanten einfach auf einer Verschiebung ihrer gewöhnlichen Längsspaltung in die Zeit vor der Spindelbildung beruhe. Dies wird auch richtig sein, ist aber nur eine Erklärung für das Zustandekommen, nicht für die Bedeutung der Verdopplung.

Wird nun aber vor der Halbierung der Stäbchenzahl jedes Stäbchen verdoppelt — wie es thatsächlich geschieht —, so ergibt sich daraus eine grössere Zahl möglicher Combinationen, nämlich deren zehn. Das heisst also, ein Individuum einer solchen Art kann zehn in Bezug auf die individuellen Vererbungstendenzen verschiedene Arten von Eiern oder Samenzellen hervorbringen. Bei der Befruchtung eines solchen Eies durch die Samenzelle eines andern Individuums würden dann zwei fremde Idanten hinzutreten. Jeder Elter producirt zehn verschiedene Arten von Keimzellen, es könnten also so viele individuell verschiedene Kinder aus der Verbindung eines Elternpaares hervorgehen, als Combinationen möglich sind zwischen den zehn Spermazellen-Arten des Vaters und den zehn Eizellen-Arten der Mutter, d. h. zehn Mal zehn = 100. Ich glaube also, dass die Längsspaltung der Idanten und die daraus resultirende Verdoppelung ihrer Zahl die Bedeutung hat, dass dadurch die Zahl der möglichen Combinationen der Idanten erhöht wird.

Ob die Erhöhung, wie sie dadurch möglich wird, schon genügt, um gewisse Vererbungserscheinungen zu erklären, könnte bezweifelt werden. Es ist — so viel man weiss — noch niemals vorgekommen, dass von den successive geborenen Kindern eines menschlichen Elternpaares jemals zwei identisch gewesen wären in dem Sinne, in welchem wir von identischen Zwillingen reden. Genau das gleiche Keimplasma scheint also niemals bei verschiedenen Befruchtungen der gleichen Eltern gebildet zu werden; nur in dem ausnahmsweisen Falle, dass das befruchtete Ei zweien Kindern den Ursprung gibt, wenn also das Keimplasma der beiden Kinder aus

derselben einen Eizelle und Samenzelle herrührt, entstehen identische Kinder. Nun können ja allerdings 100 verschiedene Keimplasma-Mischungen unter den angegebenen Bedingungen gebildet werden, und ein menschliches Elternpaar erzeugt kaum jemals mehr als dreissig Kinder; allein wenn deren auch nur zehn wären, so könnte sich doch eine von den hundert möglichen Combinationen zwei Mal wiederholen. Es könnte also bezweifelt werden von diesem Gesichtspunkte aus, ob die Einrichtung der Verdoppelung der Idanten in den Keim-Mutterzellen mit nachfolgender doppelter Reductionstheilung genügt, um die Thatsache zu erklären, dass identische Kinder nur als Zwillinge aus einem Ei vorkommen.

Dem ist nun zunächst entgegenzuhalten, dass die oben gemachte Annahme von nur vier Idanten für den Menschen jedenfalls nicht zutrifft, und dass wir andererseits bei solchen Arten, die wie *Ascaris megalocephala bivalens* wirklich nur vier Idanten aufweisen, die Erscheinungen der Vererbung in Bezug auf die feinen individuellen Unterschiede nicht kennen. Es ist durchaus denkbar, dass viele befruchtete Eier eines Weibchens dieser Art wirklich genau dasselbe Keimplasma, d. h. genau dieselbe Combination von Iden enthalten — wir wissen darüber nichts. Leider kennen wir auch die typische Zahl der Idanten beim Menschen nicht; nur so viel lässt sich sagen, dass sie wahrscheinlich höher als vier ist. Nun muss aber die Zahl der möglichen Idanten-Combinationen mit der Zunahme der Idanten-Ziffer ungemein anwachsen. Schon gewisse Mollusken, wie *Carinaria* und *Phyllirhoe*, besitzen 32 Idanten, bei Crustaceen kommen noch erheblich höhere Zahlen vor. Bei acht Idanten erhält man ohne Verdopplung

siebenzig Combinationen, mit Verdopplung 266; bei 12 Idanten ohne Verdopplung 924, mit 8074 Combinationen; bei 16 Idanten ohne: 12,870, mit Verdopplung 258,570; bei 20 Idanten ohne Verdopplung 184,756 Combinationen, mit Verdopplung 8,533,660; bei 32 Idanten würde man mit Verdopplung etwa das 500fache an Combinationen erhalten wie ohne Verdopplung.¹⁾

Wenn man nun bedenkt, dass bei der Befruchtung von beiden Seiten her die gleiche Zahl von Idanten zusammentritt und dass jede der elterlichen Idanten-Gruppen nur eine der zahlreichen Combinationen darstellt, welche bei der betreffenden Art möglich sind, so ergibt sich, dass die Zahl der Keimplasma-Variationen, welche ein Elternpaar möglicherweise zu liefern im Stande ist, eine ganz ungeheure sein muss, denn sie wird durch Multiplication der mütterlichen mit der väterlichen Combinationen-Zahl erhalten. Für 12 Idanten beträgt sie also schon 8074×8074 . Obgleich nun auch bei einer noch so grossen Zahl von Combinationen die Möglichkeit nicht durchaus ausgeschlossen ist, dass dieselbe Combination sich zwei oder mehrere Male wiederhole und dass grade diese Keimzellen mit identischer Keimplasma-Mischung auch zur Entwicklung gelange, so ist doch die Wahrscheinlichkeit, dass dies geschehe, so ausserordentlich gering, dass sie praktisch gleich Null zu setzen sein wird, und dass wir uns nicht wundern dürfen, wenn noch niemals unter den successiven Kindern eines menschlichen Elternpaares identische beobachtet worden sind.

Mir scheint deshalb, dass die Verdopplung der Idanten

¹⁾ Ich verdanke diese Zahlen der Güte meines mathematischen Freundes, Professor Lüroth in Freiburg.

vor der Reductionstheilung den Sinn hat, eine fast unendliche Zahl von verschiedenen Keimplasma-Mischungen zu ermöglichen und dadurch die individuellen Unterschiede in so vielen verschiedenen Combinationen der Naturzüchtung zur Verfügung zu stellen, als Individuen entstehen.

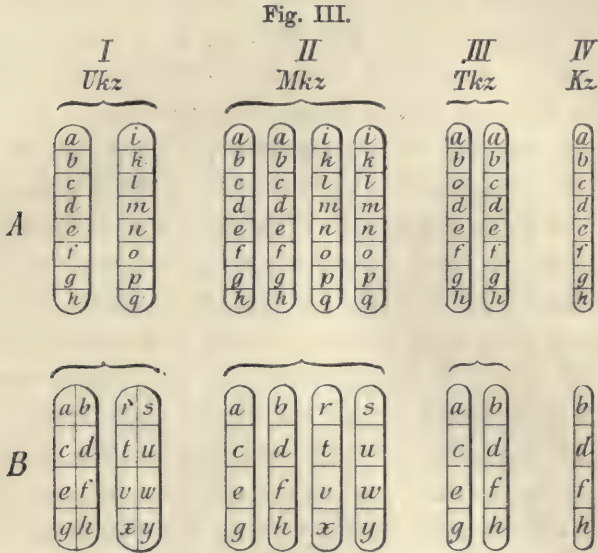
Man könnte vielleicht einwerfen, dass dies auch ohne Verdoppelung der Stäbchen erreichbar gewesen wäre, dass zwar der Unterschied der Combinationen-Ziffer mit und ohne Verdoppelung der Stäbchen ein sehr beträchtlicher sei, dass aber voraussichtlich auch die Ziffer, wie sie die einfachen Stäbchen ergeben, genügt hätte, da ja in Wirklichkeit nie so viele Nachkommen sich entwickeln, als Combinationen möglich sind. Acht Idanten ergeben ohne Verdopplung 70 Combinationen; diese multiplicirt mit den 70 Combinationen des andern Elters geben 4900 Combinationen von Keimplasma des befruchteten Eies, also die Möglichkeit von ebenso vielen nicht-identischen Kindern eines Elternpaars. Man könnte meinen, dass dies für alle Fälle genügen müsste, denn wenn auch von vielen Thieren ausserordentlich viel mehr Keimzellen hervorgebracht werden, 100,000 ja über eine Million Eier — nicht zu gedenken der kleinen Samenfäden so kommt doch nur ein kleiner Procentsatz derselben zur Entwicklung, und von diesen wiederum gelangen nur die allerwenigsten zur Reife und zur Fortpflanzung. Es genügt also — so könnte man meinen —, wenn nur wenigstens ein paar tausend Combinationen von Keimplasma mehr vorkommen, als Individuen schliesslich zur Reife gelangen.

Dagegen lässt sich aber Vieles erwidern. Wenn wir auch nicht durch Rechnung feststellen können, wie viele In-

dividuen verschiedener Charaktermischung Naturzüchtung nöthig hat, um die Artentwicklung zu leiten, so können wir doch kaum übersehen, dass eine möglichst grosse Auswahl allein es sichern kann, dass immer die bestmöglichen Anpassungen aller Theile und Organe zu Stande kommen. Grade darin, dass ein so gewaltiger Ueberschuss an Individuen von jeder Generation hervorgebracht wird, liegt ja allein die Möglichkeit so intensiver Selectionsvorgänge, wie sie fortwährend stattfinden müssen, wenn die Anpassungen aller Theile Erklärung finden sollen. Wenn aber von den Tausenden von Keimen, welche in früheren oder späteren Stadien im Kampfe ums Dasein unterliegen, immer je hundert die gleiche Mischung individueller Charaktere enthielten, dann würden diese hundert der Naturzüchtung gegenüber nicht mehr gelten, als ein einziges. Nur dadurch, dass ein jeder befruchtete Keim oder das daraus hervorgehende Individuum vom andern etwas verschieden ist in Bezug auf die Combination von Charakteren, wird eine so allseitige und so intensive Anpassung überhaupt erst möglich werden. Es kommt also in der That darauf an, dass so viele Keimplasma-Combinations der Naturzüchtung dargeboten werden, als nur immer möglich.

Dabei ist auch zu berücksichtigen, dass die hohen Ziffern für die Zahl der möglichen Combinationen, wie sie die mathematische Berechnung liefert, in Wirklichkeit bei Weitem nicht erreicht werden dürften. Denn erstens mussten wir für die Berechnung eine völlig schrankenlose Combinationsfähigkeit der Stäbchen annehmen, diese ist aber weder erwiesen noch wahrscheinlich. Vielmehr wird man vermuthen dürfen, dass gewisse Combinationen leichter eintreten und

deshalb häufiger vorkommen werden, als andere. Dann aber ist nicht zu vergessen, dass in dem Keimplasma identische Ahnenplasmen (Ide) und ganze identische Idanten



Schema des Verhaltens der Idanten in den verschiedenen Stadien der Keimzellen-Entwicklung bei *Ascaris univalens*. Die Reihe A zeigt das wirkliche Verhalten derselben, bei welchem das Endresultat Halbierung der Id-Ziffer von I ist; die Reihe B zeigt, dass bei Annahme einer zweireihigen Anordnung der Ide in den Idanten von I Viertelung der Ide das End-Resultat sein müsste. Jede Gruppe der Figur zeigt die Idanten einer Zelle des betreffenden Stadiums.

vorkommen werden. Nicht in jedem, vielleicht in keinem Individuum einer Art werden lauter differente Ide enthalten sein, denn in zahlreichen Fällen werden die beiden Eltern eines Individuums in irgend einem Grade blutsverwandt sein, folglich die gleichen oder doch ähnlich zusammengesetzte Idanten enthalten. Obleich wir durch directe Beobachtung

nichts über diesen Punkt erfahren können, so lässt es sich doch beweisen, dass unter den Idanten eines Kernes identische vorkommen können. Grade die Thatsache der Verdoppelung der Stäbchen vor den Reductionstheilungen beweist dies schon, was sich übrigens auch aus andern Verhältnissen mit gleicher Sicherheit erschliessen lässt. Die beiden Idanten, welche durch Längsspaltung in den Keim-Mutterzellen aus einem entstehen, müssen aus derselben Ahnenplasmen-Combination bestehen. Wäre es nicht so, und enthielte jedes der beiden Tochterstäbchen andere Ide, so würde durch diese Längsspaltung nothwendig schon die Zahl der Ide des einzelnen Idanten auf die Hälfte vermindert werden. Dies kann aber nicht sein, weil sonst die beiden nun folgenden Reductionstheilungen die Gesamtzahl der Ide in jeder Keimzelle auf ein Viertel herabsetzen würden. Bei *Ascaris univalens* sind zwei Idanten die Norm; sie werden durch Längsspaltung auf vier vermehrt, und in jede fertige Samen- oder Eizelle, die aus den zwei nachfolgenden Reductionstheilungen hervorgeht, kommt einer von diesen vier Idanten zu liegen. Folglich muss dieser die Hälfte sämmtlicher in den zwei Idanten der Ur-Keimzellen enthaltenen Ide in sich enthalten, also ebenso viele als der Mutter-Idant enthielt, aus dem er durch Längsspaltung hervorging. Auf vorstehender schematischen Figur bedeuten die kleinen Buchstaben *a, b, c* u. s. w. die Ide, welche die Idanten zusammensetzen. Die Ziffern *I—IV* stellen die vier Stadien der Urkeimzelle, der Mutterzelle erster und zweiter Ordnung und der Keimzelle vor, vertreten durch ihre Idanten. Die Reihe *A* zeigt die acht Ide, welche jeden der beiden Idanten einer Urkeimzelle bilden mögen, in einreihiger

Anordnung, die Reihe *B* in zweireihiger. In Reihe *A* entstehen durch Spaltung der Idanten von Stadium *I* die vier Idanten 1, 1 und 2, 2 des Stadiums *II*, d. h. je zwei identische Idanten, in Reihe *B* entstehen durch Spaltung von 1 und 2 des Stadiums *I* vier differente Idanten 1, 2, 3, 4 des Stadiums *II*, von denen jeder nur vier Ide enthält. In Folge dessen vermindern die beiden nun folgenden Reductionstheilungen die Gesamtzahl der Ide einer Zelle zuerst von 16 auf 8, und dann von 8 auf 4, d. h. auf ein Viertel der Normalzahl der Ide, während in Reihe *A* die von der Theorie geforderte Halbierung der Ide-Zahl von 16 (Stadium *I*) auf 8 (Stadium *IV*) auch wirklich eintritt.

Es darf also als sicher betrachtet werden, dass dieselben Abnenplasmen mehrfach in dem Keimplasma einer Keimzelle enthalten sein, ja dass ganze identische Stäbchen nebeneinander vorkommen können. Auch durch die Befruchtung werden, wie schon erwähnt, nicht selten identische Stäbchen von beiden elterlichen Seiten her zusammentreffen müssen, und zwar um so häufiger, je mehr Inzucht im weitesten Sinne stattgefunden hat, d. h. je begrenzter die Zahl der auf einem bestimmten Wohngebiet vorhandenen und sich kreuzenden Individuen war, und je geringer die Zahl der Gründer der betreffenden Art. Wenn wir diese Verhältnisse berücksichtigen, so werden wir begreifen, warum die Natur eine scheinbar weit über das Bedürfniss hinausgehende Menge von Keimplasma-Veränderungen bei den Keimzellen ein und desselben Individuums vorgesehen hat. Es ist ähnlich wie mit der scheinbaren Verschwendung, welche sie treibt, wenn sie beim Spulwurm oder beim Stör Millionen von Keimzellen von jedem Individuum der Art hervorbringen

lässt. Wir wissen heute, dass sie es thun muss, weil nur dadurch gesichert werden konnte, dass durchschnittlich wenigstens einer oder zwei dieser Keime zu voller Entfaltung gelangen und so den Bestand der Art erhalten.

Andere Typen der Keimzellen-Reifung.

Ich muss hier nachholen, dass schon vor O. Hertwig durch Platner ganz ähnliche Angaben über die zweimalige Reductionstheilung der Samen-Mutterzellen der Schmetterlinge und Schnecken gemacht, die anfängliche Verdoppelung der Idanten (Chromosomen) und ihre endliche Herabsetzung auf die Hälfte beobachtet worden war, und dass auch die Untersuchungen Flemming's über die Samenbildung von Salamandra eine anfängliche Vermehrung der Kernfäden auf das Doppelte der Normalzahl nachweisen, überhaupt Verhältnisse erkennen lassen, welche, wie auch Hertwig hervorhebt, sich wohl in das Schema der Reductionstheilungen von *Ascaris* einfügen lassen. Platner hat auch bereits die Homologie zwischen Samen- und Eibildung, zwischen den beiden Theilungen der Samen-Mutterzellen und den beiden „Richtungstheilungen“ des Eies erkannt. Da also bei einem Wurm, bei Insekten und bei einem Wirbelthier dieselben Homologien zwischen Samen- und Eibildung sich gezeigt hatten, und da ausserdem eine zweimalige Richtungstheilung bei allen Metazoen durch das Auftreten zweier primärer Richtungskörper sicher gestellt war, so durfte man wohl erwarten, dass hier ein Vorgang von allgemeiner Bedeutung vorliege, der sich bei der Bildung der Geschlechtszellen

mindestens doch aller Metazoen im Wesentlichen in derselben Weise wiederfinde.

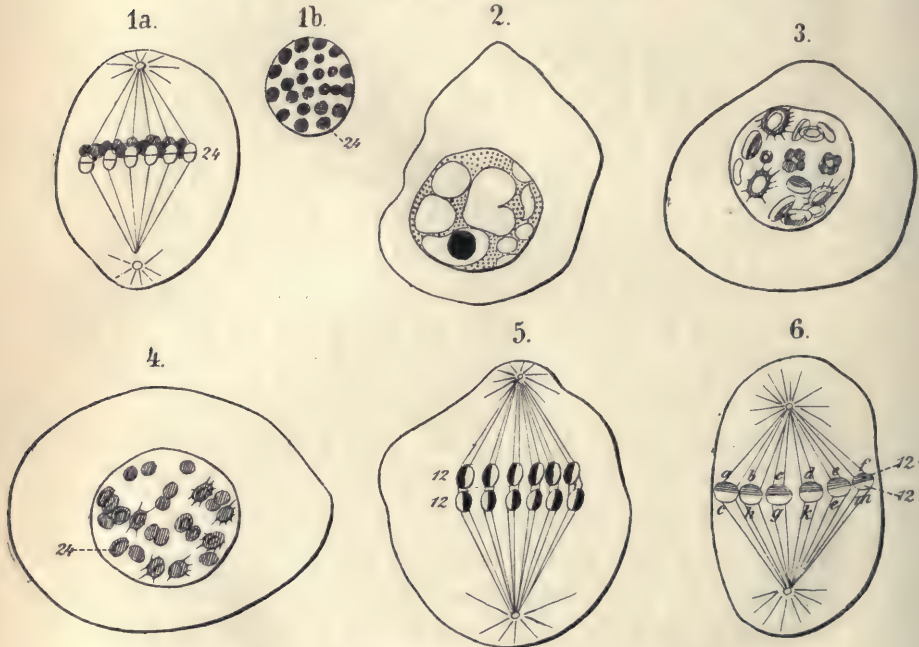
Um so überraschender musste es erscheinen, als Henking bei der Ei- und Samenbildung eines Insektes, *Pyrrhocoris apterus*, beide Vorgänge nach einem wesentlich andern Schema vor sich gehend darstellte. Die Beobachtungen dieses Forschers sind offenbar genau und zuverlässig, und wenn auch ihre Auslegung, wie sie der Verfasser gibt, zuträfe, so wäre es unmöglich, den Reifungs-Vorgängen bei diesem Insekt und den übrigen bisher studirten Thieren denselben Sinn unterzulegen. Ich glaube aber, dass Henking's Deutung des Beobachteten in einem Punkte irrt, und dass die scheinbar so tiefen Verschiedenheiten in den Vorgängen sich ausgleichen lassen, ja dass grade sie geeignet sind, das Wesentliche des Prozesses klarer hervortreten zu lassen.

Der Unterschied zwischen der Samenbildung von *Pyrrhocoris* und der von *Ascaris* beruht darauf, dass bei *Pyrrhocoris* vor der ersten Theilung der Samenmutterzellen keine Verdoppelung der Idanten statthat; dennoch erfolgt diese erste Theilung in ähnlicher Weise wie bei *Ascaris*, d. h. so, dass durch sie die vorhandene Zahl von Idanten, hier 24, halbiert wird, indem 12 in den einen und 12 in den andern Tochterkern übergehen. *Jede der beiden Tochterzellen vollzieht dann die zweite Theilung scheinbar in der gewöhnlichen Weise, indem jede der 12 Idanten sich längs spaltet, und sodann je eine Hälfte in jeden Enkelkern übergeführt wird. Diese Enkelzellen sind dann auch hier die Samenzellen, und das Endresultat des Vorgangs ist somit das gleiche wie überall: die reife Geschlechtszelle enthält nur die halbe

Zahl der bei der betreffenden Art vorkommenden Normalziffer von Idanten.

Henking deutet nun die von ihm in ähnlicher Weise

Fig. IV.



Samenbildung von *Pyrrhocoris*, frei nach Henking. 1. Ursamenzelle mit Theilungsspindel, a. Seitenansicht, b. Polansicht der Aequatorialplatte. 2. Samenmutterzelle. 3. Samenmutterzelle in Vorbereitung zu den Reductionstheilungen. 4. Eben solche nach Theilung der Chromatinringe in 24 Doppel-Idanten. 5. Erste Reduktionstheilung. 6. Zweite Reduktionstheilung.

auch bei der Eibildung beobachteten Vorgänge folgendermassen: die erste Theilung der Mutterzellen ist die von mir postulierte Reduktionstheilung, denn sie allein setzt bereits

die Normalzahl der Idanten auf die Hälfte herab; die zweite Theilung ist das, was ich „Aequationstheilung“ genannt habe, d. h. eine Kerntheilung, bei welcher sämtliche Iden in beide Tochterkerne übergehen, indem die Spaltung des Idanten auf einer Verdoppelung jeden Ids durch Theilung beruht.

Wenn sich dies so verhielte, dann würde die oben gegebene Erklärung der Verdoppelung der Idanten in den Mutterzellen von *Ascaris* hinfällig werden, und ich bezweifle, dass eine andere Erklärung von irgend welcher Wahrscheinlichkeit dafür gegeben werden könnte. Henking sucht den Widerspruch der beiderseitigen Beobachtungen dadurch zu versöhnen, dass er die Verdopplung der Stäbchen bei *Ascaris* überhaupt bezweifelt. Ich habe mich indessen an den Präparaten eines meiner Schüler, Herrn Arnold Spuler's, überzeugt, dass diese Verdopplung nicht in Abrede gestellt werden kann. Dazu kommt noch, dass doch grade sie erst uns das Verständniss eröffnet für die zweimalige Theilung der Mutterzellen. Weshalb denn überall diese zweimalige Theilung, deren wir doch eben wegen der überall nachgewiesenen Zweizahl der Richtungskörper des Eies vollkommen sicher sind? Wenn man blos die Spermatogenese ins Auge fasst, könnte man vielleicht geneigt sein, sich mit der Antwort zufrieden zu geben, dass eben die Zahl der Samenzellen vierfach so gross sein soll, als die der Mutterzellen. Allein — wie oben schon angedeutet wurde — eine blosse Vermehrung der Samenzellen hätte ebenso wohl und in jeglichem Grade durch weitere Theilungen der Ursamenzellen erreicht werden können, und wenn wir bedenken, dass auch die Ei-Mutterzelle diese zweimalige Theilung durch-

macht, bei welchen drei der Tochterzellen als Richtungskörper einfach zu Grunde gehen, so leuchtet ein, dass eine tiefere Nothwendigkeit hier obwaltet. Sollte Jemand aber daran zweifeln, und etwa mit Lameere und Boveri immer noch meinen, die Richtungskörperbildung sei eine bloss phyletische Reminiscenz, so sei er daran erinnert, dass rudimentäre Organe und Vorgänge immer variiren und dass es gradezu undenkbar wäre, dass bei allen Metazoen mit geschlechtlicher Fortpflanzung diese beiden obsoleten Kerntheilungen sich erhalten haben sollten, um sofort auf eine herabzusinken, sobald regelmässige Parthenogenese eintritt.

Die zweimalige Theilung muss also einen Sinn haben, und zwar denselben bei der Samen- und der Eibildung.

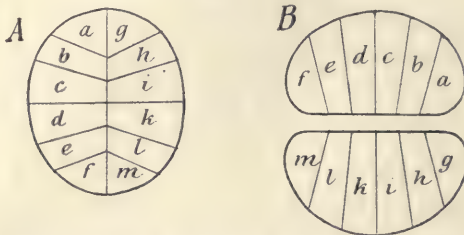
Ich glaube nun, dass diese Bedeutung die oben skizzirte ist, und dass sich die Henking'schen Beobachtungen ohne Schwierigkeit dem bei den übrigen Arten beobachteten Schema der Geschlechtszellen-Bildung einreihen lassen. Henking nennt die erste Theilung der Mutterzellen eine Reduktionstheilung, die zweite eine Aequationstheilung und glaubt dabei diese Ausdrücke in meinem Sinne zu gebrauchen. Das ist aber doch nicht ganz der Fall. Unter Reduktionstheilung verstehe ich eine jede Kerntheilung, durch welche die Zahl der Ide, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird; unter Aequationstheilung eine solche, durch welche jedem Tochterkern die volle Id-Ziffer des ruhenden Kerns der Mutterzelle zugeführt wird. Im letzteren Fall wird zugleich jeder Tochterkern dieselben Ide erhalten, im ersteren würde dies nur in dem Falle eintreten müssen, wenn der Mutterkern lauter

identische Ide enthielt. Ich habe niemals behauptet, dass diese beiden entgegengesetzten Theilungsarten auch äusserlich stets erkennbar und unterscheidbar sein müssten; auch habe ich die „Chromosomen“ der Autoren nicht als meine „Ahnenplasmen“ bezeichnet. Nur unter dieser Voraussetzung aber würde eine Reducirung der Id-Ziffer auf die Hälfte — d. h. eine Reductionstheilung in meinem Sinne — stets als eine Verminderung der Chromosomen auftreten müssen. Die Schemata für Reductions- und Aequationstheilung, wie ich sie 1887 aufstellte, sind allerdings in dieser Weise gedacht, dass erstere zugleich eine Halbierung der Idantenzahl mit sich führt, letztere nicht, allein ich fügte ausdrücklich hinzu, dass „damit keineswegs gesagt sein solle, dass eine Reductionstheilung nicht auch in anderer Form denkbar sei“. Wohl erschien es mir damals als ob eine Kerntheilung, welche mit Längsspaltung der zur Aequatorialplatte der Spindel geordneten Idanten verbunden ist, kaum anders denn als Aequationstheilung aufgefasst werden könne, allein auch dazu fügte ich ein „soweit ich sehe“ beschränkend hinzu. Nur wenn man eine lineare und einreihige Anordnung der Ide im Idanten annimmt, bedingt die Längsspaltung des Stäbchens eine Aequationstheilung; ob diese Anordnung aber überall vorhanden ist, kann fraglich erscheinen, und ich möchte sie für die zweite Theilung der Mutterzellen von *Pyrrhocoris* nicht annehmen, vielmehr glauben, dass die Ide hier zweireihig nebeneinander stehen und dass der Idant eigentlich ein Doppel-Idant ist. Dann würde diese Theilung eine neue Art von Reductionstheilung sein. Fig. V soll einen solchen Doppel-Idanten, wie ich sie in der zweiten Reductionsspindel annehmen möchte, dar-

stellen. Die Buchstaben $a b c \dots m$ bedeuten die Ide, die Linie $x \dots x$ die Spaltungsebene. Man sieht dass, bei einer solchen Zusammensetzung die Spaltung des Idanten eine Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte für jeden Tochterkern bedeuten muss.

Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht nicht nur die Unmöglichkeit, die allgemeine Existenz einer zweiten Theilung zu begreifen, wenn es sich nicht dabei um eine wesentliche Veränderung der Kernsubstanz handelte, sondern auch die Bilder, welche Henking von dem Vorgang gibt, wie sich sogleich zeigen wird.

Fig. V.



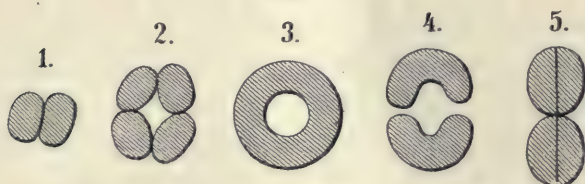
A Einer der Doppel-Idanten aus der Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel. *B* Ein solcher, nach seiner Spaltung in der Aequatorialplatte der zweiten Reductionsspindel. Vergleiche: Fig. IV, 5 u. 6.

Die Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel setzt sich aus zwei Mal zwölf in zwei Kränzen angeordneten Idanten zusammen (Fig. IV, 5); zwölf gehen nach dem einen, zwölf nach dem andern Pol; das ist die erste Reduction (Fig. 5). Nun ist aber deutlich zu sehen, dass jede dieser Idanten von Anfang an doppelt ist, dass er aus zwei Hälften besteht, die in der ersten Reductionsspindel (Fig. 5) nebeneinander liegen. In der zweiten (Fig. 6) drehen sie sich und liegen dann übereinander, und zwischen ihnen er-

folgt die Spaltung in die für je einen Tochterkern bestimmten Hälften. Wenn nun diese beiden so früh schon vorgebildeten Hälften die gleichen Ide enthielten, dann hätten wir freilich hier eine Aequationstheilung, allein es scheint mir nichts für diese Annahme, Manches aber für die entgegengesetzte zu sprechen.

Fragen wir nach dem Ursprung jener Doppel-Idanten der ersten Reductions-Aequatorialplatte, so differenziren sich aus dem ruhenden Kern der Mutterzelle (Fig. IV, 2) gefärbte

Fig. VI.



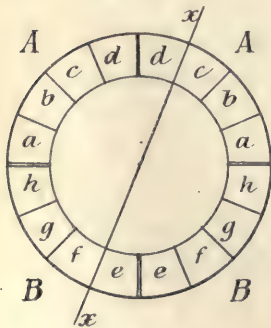
Bildung der Doppel-Idanten bei Pyrrhocoris.

Stränge und Kugeln von Chromatin, die sich zu der sehr auffallenden Figur von Kränzen verbinden (Fig. 3). Es scheinen zwölf solcher Kränze gebildet zu werden, wenn sie auch nie alle gleichzeitig zu sehen sind, sondern stets einer oder der andere noch nicht fertig ausgebildet oder schon wieder zerlegt ist. Denn jeder derselben theilt sich in zwei gleiche Hälften, die sich dann kuglig zusammenziehen und die 24 kugligen Idanten der Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel liefern (Fig. IV, 4 und 5). Wir haben nun wohl alle Ursache, einen Vorgang von so bestimmtem Charakter nicht für bedeutungslos zu halten. Direct von der Beobachtung ablesen können wir freilich die Bedeutung dieser Kranzbildung nicht; wenn wir aber mit der leitenden

Idee der Zusammensetzung des Idioplasmas aus Iden an die Frage herantreten, so lässt sich dem Vorgang ein Sinn recht wohl unterlegen.

Während des Rubestadiums sind die Ide im Kern zerstreut, sie sammeln sich nachher wieder — wie ich annehme — nahezu in derselben Ordnung, die sie vorher hatten, zu Idanten, wachsen aber dabei heran und verdoppeln sich, ohne sich aber schon von einander zu trennen (Fig. VI, 1). Je zwei dieser Doppel-Idanten verbinden sich nun miteinander zum Kranz (Fig. II, 2 und 3), und dieser theilt sich später an irgend einer Stelle in zwei gleiche Hälften (4), so dass aus jedem Kranze wieder zwei neue Doppel-Idanten hervorgehen (5), die nun aber von den ursprünglich den Kranz bildenden verschieden sein können. Denn wie Figur VII zeigt, können dann je nach der Lage der Theilungsebene xx verschiedene Combinationen von Iden die Kranzhälften zusammensetzen.

Fig. VII.



Ein Kranz, der aus den vier Idanten A, A, B, B sich gebildet hat und der nun durch die verschiebbare Spaltungsebene $x \dots x$ in zwei Doppel-Idanten getheilt werden wird. Die kleinen Buchstaben bedeuten die Ide, deren hier nur vier für jeden Idanten angenommen sind.

So gelangen also nach dieser Hypothese in die Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel 24 in zwei Reihen übereinander liegende Doppel-Idanten (Fig. 9), deren

Trennung in einfache Idanten die zweite Reductionstheilung übernimmt (Fig. 9).

Bereits seit einigen Jahren hatte ich mir im Stillen die Umgruppierung der Ide zu Idanten, wie ich sie in der Reductionstheilung enthalten glaube, durch das Bild eines Kranzes von Iden veranschaulicht, durch welches eine verschiebbare Theilungsebene gelegt wurde. Was ich rein schematisch ausgedacht hatte, das scheint hier von der Natur wirklich ausgeführt zu sein.

Die Kranzbildung des Idioplasmas bei der Reductionstheilung der Keimzellen ist nun nicht bloß auf *Pyrrhocoris* beschränkt, vielmehr hat Flemming schon vor längerer Zeit eine ganz ähnliche ringförmige Bildung bei *Salamandra* beschrieben, und mein Assistent, Herr Dr. Häcker, hat neuerdings bei gewissen Copepoden die Bildung von Idioplasma-Kränzen in den Ei-Mutterzellen beobachtet, deren Entwicklungsgeschichte zwar auch nicht völlig mit der der Kränze von *Pyrrhocoris* zusammenfällt, aber doch wohl auch demselben Hauptzweck dient: der Neugruppierung der Ide.

Einwürfe.

Gegen meine Deutung der Reifungs-Vorgänge bei *Ascaris* kann der Einwurf erhoben werden, dass dieselbe zwar wohl für die Varietät *bivalens* und für alle anderen Thiere mit vier oder mehr Idanten passe, nicht aber für solche mit zwei Idanten und darum eben gar nicht für *Ascaris univalens*. Denn wo in der Mutterzelle nur zwei Idanten enthalten sind, bekomme die fertige Keimzelle nur einen, und es sei deshalb ganz gleichgültig, ob den beiden Reductionstheilun-

gen eine Verdoppelung der Idanten vorhergehe oder nicht. Diese Verdoppelung und die daraus resultirende Nothwendigkeit zweimaliger Theilung werde also durch meine Auslegung nicht erklärt.

Das ist für diese eine Variation von *Ascaris megaloccephala* vollkommen richtig; es fragt sich aber, ob man deshalb allein schon den ganzen Erklärungsversuch für hin-fällig erklären darf.

Zunächst ist bekannt, dass noch bei keinem anderen lebenden Wesen eine so geringe Idantenzahl gefunden worden ist, wie bei dieser Varietät von *Ascaris megaloccephala*. Selbst die Zahl vier findet sich selten, und schon bei den nächsten Verwandten von dieser *Ascaris*-Art, z. B. bei *Ascaris lumbricoides*, finden sich zwölf Idanten, bei andern Nematoden nach Carnoy 8 bis 16, bei *Sagitta* nach Boveri 18, ebenso bei *Echinus*, bei einer Meduse (*Tiara*) 28 und bei drei verschiedenen Mollusken-Gattungen 32 Idanten. *Ascaris m. univalens* bildet also geradezu einen Ausnahmefall und dürfte vielleicht sogar von diesem Gesichtspunkt aus aufgefasst werden, zumal die Varietät *bivalens* mit vier Idanten die häufigere zu sein scheint. Wir wissen ja nichts über die Vererbungserscheinungen des Pferde-Spulwurms und können nicht beurtheilen, ob die Kinder der Variation *bivalens* nicht vielleicht wirklich verschiedenartiger sind, als die der Variation *univalens*. Jedenfalls dürfte *bivalens* die Stammform sein.

Es hat sich mir beim Studium der letzten O. Hertwig-schen Arbeit aber auch der Gedanke aufgedrängt, ob nicht bei *Ascaris univalens* die Neu-Combinirung der Ide noch in einer andern Weise ermöglicht werde, als bloß durch die

verschiedene Zusammenstellung der Idanten, und ich will diesen Gedanken hier mittheilen, damit seine Berechtigung an den Thatsachen geprüft werden kann. Mir selbst ist das Material dazu nicht zugänglich gewesen, da die Varietät univalens hier im Südwesten Deutschlands nicht vorzukommen scheint.

In den Mutter-Samenzellen von *Ascaris univalens* bilden sich aus dem im Kernnetz vertheilten Chromatin des Ruhezustandes vier lange, dünne Fäden, die sich derart zusammenlagern, dass sie sich in einem Punkte kreuzen und dort durch eine Kittmasse („Linin“) verbunden werden. Sie bilden so eine „ophiurenartige“ Figur, indem die Kreuzungstelle die Körperscheibe des Seesterns, die beiden Hälften jeden Fadens zwei Arme desselben darstellen. Nach O. Hertwig verkürzt sich dann nach und nach jeder der vier Fäden, bis er zuletzt nur noch einen kurzen, dicken Zapfen darstellt. Diese vier Zapfen ordnen sich dann zu zwei Paaren an, mit ihren Grundflächen dicht aufeinander stehend, wenn die erste Reductionsspindel sich bildet, und je ein Paar rückt schliesslich in je einen Tochterkern.

Natürlich hat O. Hertwig diese Vorgänge nicht direct verfolgen können, sondern er hat sie durch Combinirung vieler beobachteter Stadien erschlossen. Ich möchte eine etwas andere Deutung der von ihm gegebenen Bilder versuchen, indem ich frage, ob nicht etwa die vier Fäden, welche die Ophiurenform darstellen, nicht blos durch einfache Verkürzung sich zu den Zapfen umgestalten, sondern zugleich durch eine Verlöthung je zweier Fadenhälften, dergestalt, dass je zwei Arme der Ophiure sich aneinander legen und miteinander verwachsen. Manche Einzelheiten

sprechen für diese Vermuthung. Zunächst hat doch wohl die verkittende „Lininmasse“ im Kreuzungspunkt der Fäden irgend eine Bedeutung. Lässt man die Stäbchen nur durch Verkürzung der langen Fäden entstehen, so hat sie keinen Sinn, den sie sofort erhält, sobald man sich denkt, dass es hier auf eine Verkoppelung der Fadenhälften ankommt. Sollen die Fadenhälften — die Arme der Ophiure — durch das Spiel des achromatischen Fadennetzes hin und her bewegt und zu einander geführt werden, so bedürfen sie eines centralen Stützpunktes, eben der Körperscheibe der Ophiure. Gegen die Annahme einer so starken Verkürzung der Fäden, wie sie nöthig wäre, um aus einem ganzen Faden ein so kurzes und dickes Stäbchen zu machen, lässt sich zwar a priori nichts Entscheidendes sagen, da starke Verkürzung von Kernfäden auch sonst vorkommt, aber Hertwig selbst hat offenbar dieser Annahme zuerst etwas widerstrebt, da er zwar zur Stütze derselben an „die beträchtliche Verkürzung“ erinnert, „welche von den Samenzellen von Salamandra die Fäden erfahren, wenn sie aus dem Knäuelstadium sich zur Aequatorialplatte anordnen“, aber hinzufügt: „So bedeutend wie an dem vorliegenden Object wird freilich die Verkürzung sonst nirgends ausfallen.“

Auch die zweispitzige Gestalt der Stäbchen deutet auf eine Zusammensetzung aus zwei der Länge nach aneinander gelöthete Fäden, und endlich auch die Lage dieser Zapfen, die mit ihren Grundflächen aufeinander stehen, gewissermassen „dos à dos“, lässt sich besser verstehen, wenn benachbarte Arme der Ophiure miteinander verlöthet wurden, als wenn man annimmt, dass jeder der langen primären Chromatinfäden sich zum Zapfen verkürzt habe.

Man würde in letzterem Falle doch erwarten müssen, dass der Zapfen mitten in der Lininmasse der Ophiurenscheibe liege, was nach den Hertwig'schen Bildern nicht der Fall ist.

Nun wird man freilich mit Recht fragen, wo denn die Beobachtungen sind, welche das Verwachsen je zweier Fadenhälften erkennen lassen. Ein so feiner Beobachter wie O. Hertwig könne diese Stadien doch kaum ganz übersehen haben, wenn sie überhaupt vorkämen. Das gestehe ich gern zu, allein auf Tafel I findet sich eine ganze Reihe von Bildern, auf welchen je zwei Arme der Ophiurenfigur einander genähert, ja selbst mehr oder weniger miteinander verlöthet sind. Vielleicht dürften die Figg. 27, 28 u. 29 in diesem Sinne aufzufassen sein, und wir würden dann daraus entnehmen können, dass die Fäden erst zu verschmelzen beginnen, wenn sie sich schon beträchtlich verkürzt haben, und ferner, dass die Verlöthung an der Kreuzungsstelle beginnt und gegen die Spitze hin vorschreitet, so dass zuletzt nur noch die zwei Spitzen frei bleiben. Mit Sicherheit lässt sich aber natürlich nur nach den Präparaten urtheilen, und O. Hertwig wird selbst am besten im Stande sein, an der Fülle seiner Schnittpräparate zu entscheiden, ob meine oder seine bisherige Deutung die richtige ist.

Sollte sich meine Vermuthung bestätigen, dann würde sich auch für eine so geringe Zahl von Idanten, wie sie bei univalens vorhanden ist, eine höhere Combinationsziffer ergeben, indem die Hälften der Stäbchen die Zahl der combinirbaren Einheiten verdoppelten.

Sehr einfach würde sich für alle Arten, *Ascaris m. uni-*

valens mit eingeschlossen, die Neu-Combinirung des Keimplasmas erklären, wenn man annehmen dürfte, dass die Idanten sich nach jedem Ruhezustand des Kerns aus regellos zerstreuten Iden neu zusammenfügten. Allein dem steht die oben schon geltend gemachte Thatsache der einseitigen Vererbung entgegen.

Es versteht sich übrigens wohl von selbst, dass ich nicht entfernt beanspruche, in der Deutung des Einzelnen überall das Richtige getroffen zu haben. Erst wenn an der Hand meiner Deutungs-Versuche die Vorgänge von Neuem geprüft und neue Thatsachen aufgefunden sein werden, wird man Schritt für Schritt grössere Sicherheit gewinnen. Besonders von der vergleichenden Untersuchung der entsprechenden Vorgänge bei vielen verschiedenen Thiergruppen möchte ich weiteren Fortschritt erwarten. Für jetzt aber darf man wohl zufrieden sein, wenn wenigstens der Sinn und die Bedeutung der beiden Kerntheilungen im Grossen und Ganzen richtig erkannt ist.

Ob dies der Fall ist, wird die Zukunft lehren. Einstweilen spricht wohl dafür, dass es unter der Leitung dieses Gedankens gelingt, die scheinbar unvereinbaren Vorgänge bei *Ascaris* und *Pyrrhocoris* unter einem Gesichtspunkt zu vereinigen. Die beiden Theilungen der Keim-Mutterzellen bedeuten danach eine Periode der Reduction und des Umbaues des Idioplasmas. Handelte es sich blos um die Reduction, d. h. eine Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte, so würde eine einzige Theilung genügt haben; die zweite wurde dadurch nöthig, dass zugleich eine möglichst grosse Mannichfaltigkeit des Keimplasmas erreicht werden sollte. Bei der Verfolgung dieser beiden Ziele wird

nicht immer genau der gleiche Weg eingehalten, sondern die Natur schlägt etwas verschiedene Wege ein, die aber immer in den Hauptstationen der beiden Kerntheilungen zusammentreffen. Zwei dieser Wege haben wir einerseits durch O. Hertwig, andererseits durch Henking kennen gelernt; vielleicht enthalten die Beobachtungen Flemming's über die Samenbildung von Salamandra einen dritten, die von Häcker einen vierten, die aber alle in dem Endziel zusammenlaufen werden.

II.

Vererbung bei parthenogenetischer Fortpflanzung.

Die Reifungsvorgänge im parthenogenetischen Ei und ihre Deutung.

Nachdem einmal erkannt war, dass die spezifische Entwicklung eines Eies zum ausgebildeten Individuum in erster Linie von der Kernsubstanz abhängt, insofern diese es ist, welche dem vorher gewissermassen noch indifferenten Zellkörper bestimmte Differenzirungen aufzwingt und dem Gesamt-Gebilde der Eizelle bestimmte Vermehrungs- und Differenzirungsweisen mittheilt, so lag es nahe, auch der Quantität der Kernsubstanz eine Bedeutung dabei zuzuschreiben und sich vorzustellen, dass eine gewisse Menge von Kernsubstanz dazu gehöre, damit die Embryogenese einer Eizelle beginnen könne. Ich habe deshalb schon vor geraumer Zeit die Fähigkeit mancher Eizellen, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, darin gesucht, dass sie die doppelte Menge von Keimplasma enthalten möchten wie befruchtungsbedürftige Eier, oder dass sie solche durch Wachstumsprozesse erzeugen könnten, in Uebereinstimmung hierin mit Strasburger, der denselben Gedanken aussprach. Als es

dann später gelang, den Nachweis zu führen, dass auch parthenogenetische Eier Richtungskörper bilden, aber nur einen statt zwei, so schloss ich daraus, wie oben schon erwähnt, dass nur die zweite Richtungskörper-Bildung die von der Theorie geforderte Halbiring der Id-Zahl bedeute, denn man konnte nicht annehmen, dass eine solche Halbiring bei Parthenogenese vorkomme. Die den beiden Ei-Arten gemeinsame erste Kernsubstanz-Halbiring fasste ich als die Entfernung einer für beide Ei-Arten nicht mehr brauchbaren Kernsubstanz auf, das Ausbleiben der zweiten Kerntheilung beim parthenogenetischen Ei aber als das Mittel, dem Ei die zur Durchführung der Embryogenese nöthige Menge von Keimplasma zu erhalten.

Wie oben schon gesagt wurde, fällt an dieser meiner damaligen Deutung der Richtungstheilungen die Auslegung der ersten Theilung als einer Ausstossung eines specifischen ovogenen Kernplasmas. Die Thatsachen der Spermatogenese, wie wir sie neuerdings durch O. Hertwig kennen gelernt haben, widerlegen dieselbe, indem sie zeigen, dass das Kern-Idioplasm aller Richtungskörper Keimplasma sein muss, so gut als das im Ei zurückbleibende Kernplasma. Die Richtungstheilungen des Eies entsprechen genau den beiden Reductionstheilungen der Samen-Mutterzellen, wie ein Blick auf die Figuren I und II lehrt. Durch sie entstehen aus der Samen-Mutterzelle vier Samenzellen, von denen jede die halbe Idanten-Zahl der Art enthält (auf der Abbildung zwei). Durch die zwei Richtungstheilungen der Ei-Mutterzelle entsteht das Ei (1) und die drei Richtungskörper (2, 3 und 4), von denen jeder ebenfalls zwei Indanten enthält. Da es bei den vier Samenzellen nicht zweifelhaft sein kann,

dass ihr Idioplasma Keimplasma ist, so wird es auch bei den drei Richtungskörpern so angenommen werden müssen.

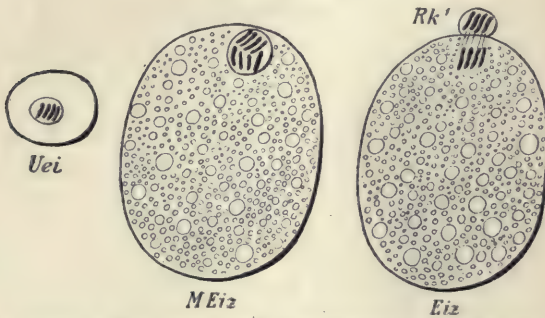
Wenn nun also bei regelmässig parthenogenetischen Eiern stets ein Richtungskörper gebildet wird, so könnte es scheinen, als bleibe zur Erklärung desselben jetzt nur noch die Deutung als einer blossen phyletischen Reminiscenz übrig. Es fragt sich indessen, ob dies zutrifft, und um dies, soweit als heute möglich, klar zu legen, habe ich dieser Schrift den vorliegenden Abschnitt über Parthenogenese hinzugefügt.

Ohne Zweifel lehrt uns die Spermatogenese, dass die zwei „Reductionstheilungen“ ursprünglich auch bei den weiblichen Keimzellen die nächste Aufgabe hatten, aus jeder Mutterkeimzelle vier definitive Keimzellen hervorgehen zu lassen. Allein gerade die Spermatogenese lehrt uns auch, dass damit zugleich ein Reductionsprozess der Idanten sehr eigenthümlicher Art verbunden ist. Die Normalzahl der Idanten wird dadurch in den fertigen Samenzellen auf die Hälfte herabgesetzt, und dieses Ziel wird auf dem Umweg erreicht, dass diese Normalzahl zuerst auf das Doppelte vermehrt wird und darauf durch zwei successive Theilungen auf die Hälfte vermindert.

Wenn wir nun sehen, dass bei normaler Parthenogenese die eine der beiden Reductionstheilungen wegfällt, die andere aber bestehen bleibt, so werden wir die bestehen bleibende schon deshalb nicht als eine bedeutungslose Reminiscenz eines in phyletischer Vorzeit bedeutungsvollen Vorgangs auffassen dürfen, weil dieselbe bei allen regelmässig parthenogenetischen Eiern vorkommt, welche bisher darauf untersucht werden konnten. Allerdings sind dies nur achtzehn

Arten, aber Arten aus verschiedenen Gruppen des Thierreichs: acht Daphniden, ein Branchiopode, zwei Ostracoden, drei Räderthiere und vier Insekten. Bei allen dasselbe eine Richtungskörperchen und also, so müssen wir schliessen, bei allen dieselbe scheinbar nutzlose Verdopplung der Idanten mit nachfolgender Herabsetzung auf die Hälfte, wie es das beistehende Schema der Figur VIII zeigt, bei welchem der leichteren

Fig. VIII.



Schema der Reifung des parthenogenetischen Eies.

Vergleichung mit den Figuren I und II halber ebenfalls nur vier Idanten als Normalzahl angenommen sind. Einer solchen Regelmässigkeit gegenüber lohnt es sich doch wohl, zu überlegen, ob diese seltsame Einrichtung nicht dennoch einen Sinn und eine Bedeutung haben könnte.

Im ersten Abschnitt wurde zu zeigen versucht, dass die Bedeutung der beiden „Reductionstheilungen“ bei männlichen und weiblichen Keimzellen eine doppelte sei: erstens die Verminderung der Ide auf die Hälfte und zweitens die Zusammenstellung der Idanten zu neuen Combinationen. Das erste Ziel wäre auch mit einer einzigen Kerntheilung zu erreichen gewesen, das zweite dagegen nur sehr unvollkom-

men, weil eine Neumischung der Idanten dann am ausgiebigsten vor sich gehen kann, wenn vorher eine Verdoppelung derselben stattgefunden hat; eine Verdoppelung der Idanten-Zahl macht aber zwei Reductionstheilungen nöthig, falls die Normalzahl derselben auf die Hälfte herabgesetzt werden soll.

Dass nun bei regelmässig parthenogenetischen Eiern eine Herabsetzung der Normalzahl der Idanten nicht stattfindet, lässt sich schon daraus schliessen, dass in den parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina* eine grosse Zahl von Idanten vorkommt, nämlich 24 oder 26. Fände bei jeder Eireifung eine Herabsetzung der ursprünglichen Normalziffer der Art auf die Hälfte statt, so müsste sich die Zahl der Idanten von einer Generation zur andern auf die Hälfte verringern, und wir würden heute nur noch einen Idanten bei *Artemia* vorfinden können. Entweder also ist diese eine Richtungstheilung überhaupt keine Reductionstheilung, oder es geht ihr eine Verdoppelung der Idantenzahl voraus, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern.

Wäre das Letztere der Fall, so hätten wir also hier eine einfache Beibehaltung der ersten Richtungstheilung der befruchtungsbedürftigen Eier.

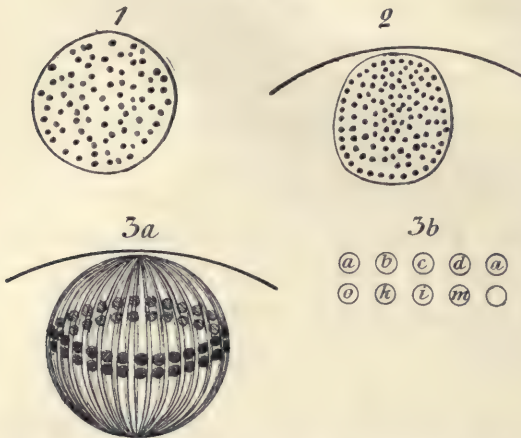
Leider gab mir die directe Beobachtung bis jetzt darüber noch keinen ganz sichern Aufschluss. Herr Dr. Otto vom Rath hatte die Freundlichkeit, zahlreiche meiner alten Schnittpräparate¹⁾ von parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina* daraufhin durchzusehen und mir die entscheidenden

¹⁾ Vergleiche: Weismann u. Ischikawa, „Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper“, Zoologische Jahrbücher Bd. III, p. 575; 1888.

Bilder vorzulegen. Aus den früheren Untersuchungen desselben Materials wusste ich schon, dass das Keimbläschen, wenn es an die Oberfläche steigt, eine grosse Zahl ziemlich gleichmässig vertheilter Chromatin-Körnchen enthält. Es zeigte sich jetzt, dass diese Körnchen nicht etwa schon die definitiven Chromosome oder Idanten sind; sie sind kleiner und viel zahlreicher (Fig. IX, 1). In einem Keimbläschen zählte ich deren 115, in einem, welches schon zur Spindel sich umwandelte, zählte ich deren 115, die alle in der Aequatorialebene lagen (Fig. IX, 2), in einem zweiten nur 77, einem dritten 70 und in einem vierten nur 57. In der Aequatorialplatte der fertigen Richtungsspindel aber liegen zu einem Doppelkranz geordnet stets 48—52 kuglige Idanten (Fig. IX, 3a). Diese Letzteren müssen also durch Verschmelzung mehrerer der primären Chromatinkörnchen entstehen, und die grosse Verschiedenheit in der Zahl der Letzteren muss darauf beruhen, dass in dem einen der untersuchten Keimbläschen dieser Verschmelzungsprozess schon weiter vorgerückt war, als in dem andern. Von den 48—52 Idanten der Aequatorialplatte rücken 24—28 nach dem einen und ebenso viele nach dem andern Pol. Wenn das Charakteristische der Reductionstheilung in einer Verminderung der Ide besteht, dann würde diese Richtungstheilung nur in dem Fall als eine Reductionstheilung mit Sicherheit anzusprechen sein, wenn alle 48—52 Idanten sich direct aus den primären Chromatinkörnern gebildet hätten; sie würde aber eine Aequationstheilung sein können, wenn zuerst nur ein Kranz von 24 bis 26 Idanten die Aequatorialplatte bildete und sodann eine Verdoppelung und Theilung der Idanten einträte. In letzterem Falle würden die beiden übereinander liegenden Idanten

identische, d. h. aus den gleichen Iden zusammengesetzte sein, es würden also die gleichen Idanten jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden. Anders, wenn die beiden übereinander liegenden Idanten selbstständig sich aus verschiedenen freien Iden (Chromatinkörnern) gebildet haben. In diesem Falle wird die idioplasmatische Zusammensetzung der beiden Tochterkerne eine verschiedene werden müssen.

Fig. IX.



Artemia. Keimbläschen des parthenogenetischen Eies vor und während der Richtungsteilung; halbschematisch, nach eignen Präparaten.

1. Zahlreiche Chromatinkörner durch die ganze Dicke des Keimbläschens zerstreut.
2. Zahlreiche Chromatinkörner (115) in der Aequatorialebene allein versammelt.
- 3a. Dieselben zu einem Doppelkranz von 52 Idanten geordnet in der Richtungsspindel.
- 3b. Ein Stück des Doppelkranzes mit Bezeichnung der Idanten.

Da wir den Chromatinkörnchen nicht ansehen können, ob sie aus gleichem oder verschiedenem Idioplasma bestehen,

so lässt die directe Beobachtung zunächst nichts Sicheres darüber aussagen, ob hier eine Aequations- oder eine Reductionstheilung vorliegt. Vielleicht gelingt es später auf einem andern Wege dennoch, eine directe Entscheidung darüber herbeizuführen, und Untersuchungen in dieser Richtung sind bereits eingeleitet; für jetzt aber muss man sich mit Wahrscheinlichkeitsgründen behelfen. Da dürfte denn zunächst geltend zu machen sein, dass die erste Theilung bei befruchtungsbedürftigen Eiern überall eine Reductionstheilung ist. Da *Artemia* heute noch in manchen ihrer Colonien sich geschlechtlich fortpflanzt, so darf es wohl als wahrscheinlich angesehen werden, dass sie in den parthenogenetischen Colonien, in welchen ihre Eier die zweite Richtungstheilung aufgegeben, die erste aber beibehalten haben, diese erste auch in ihrer ursprünglichen Form, d. h. als Reductionstheilung erhalten geblieben sei.

Dafür spricht dann noch ferner der Umstand, dass es Herrn Dr. vom Rath niemals gelang, in der Aequatorialplatte der Richtungsspindel von *Artemia* einfache Idanten zu beobachten; sie waren stets doppelt, zwei grosse runde Körner übereinander (Fig. IX, 3). Wenn man nun weiter erwägt, dass im Beginn der Umbildung des Keimbläschens zur Spindel die Chromatinkörnchen durch das ganze Keimbläschen zerstreut liegen (Fig. IX, 1), dass sie dann, indem sie zugleich mehrfach miteinander verschmelzen, sich in die Aequatorialebene der Spindel in einfacher Lage einordnen, nicht als blosser Kranz von Körnchen, sondern als eine ovale, von den Chromatinkörnern gebildete Scheibe (Fig. IX, 2), und dass sie dann erst zum Doppelkranz geordnet auftreten (Fig. IX, 3), so darf man wohl schliessen, dass je zwei Idanten

dieses Doppelkranzes nicht wie bei der gewöhnlichen Aequationstheilung durch Verdoppelung und Theilung je eines Idanten gebildet wurden, sondern dadurch, dass sich die unabhängig von einander entstandenen Idanten der ovalen Aequatorialebene nachträglich zum Doppelkranz übereinander gelagert haben. Dann hätten wir also eine echte Reductionstheilung.

Somit ist es wohl berechtigt, als das Wahrscheinlichste anzunehmen, dass hier eine Reductionstheilung vorliegt, und zwar eine solche mit vorhergehender Verdoppelung der Idanten.

Verhält sich dies so, so wird es nicht zweifelhaft sein können, dass die Wirkung dieser Einrichtung hier dieselbe sein muss, wie die des gleichen Vorgangs beim befruchtungsbedürftigen Ei. Diese aber besteht, wie im ersten Abschnitt zu zeigen versucht wurde, in einer Neu-Combinirung der Idanten. Wir werden also zu der Ansicht geführt, dass auch im parthenogenetischen Ei eine Veränderung in der Zusammensetzung des Keimplasmas von Generation zu Generation stattfinden kann.

Gehen wir von dem Punkt der phyletischen Entwicklung aus, an welchem Parthenogenese zuerst ansetzte, so bestand also damals schon jeder Idant der Ureizellen aus einer Reihe differenter Ide. Diese wurden nun zum ersten Male nicht auf die halbe Gesamtzahl herabgesetzt durch die beiden Richtungstheilungen, sondern ihre Zahl wurde in dem fertigen Ei wieder dieselbe, die sie in der Ureizelle gewesen war, nachdem sie vorher in der Mutter-Eizelle auf das Doppelte angewachsen, dann aber durch die erste Richtungstheilung wieder auf die Hälfte herabgesetzt worden war (Fig. VIII).

Bei dieser Herabsetzung nun konnte die Neu-Combinirung eintreten, ja sie musste eintreten, wenn man nicht annehmen will, dass die durch die vorhergehende Verdoppelung entstandenen gleichen Idanten sich stets genau auf beide Tochterkerne vertheilen. Dies würde durch eine Aequationstheilung des Kerns geschehen. Grade dadurch, dass bei ihr die Verdoppelung und Theilung der Idanten erst eintritt, wenn dieselben schon zur Aequatorialplatte geordnet sind, wird diese Wirkung erzielt und gesichert; sobald aber, wie dies hier der Fall ist, die Verdoppelung schon vorher erfolgt, werden die beiden Theilhälften eines Idanten wohl gelegentlich ebenfalls sich auf beide Tochterkerne vertheilen können, aber sie werden ebenso wohl auch beide in ein und denselben Tochterkern gelangen können. Auf dieser Freiheit der Vertheilung der vorhandenen Idanten beruht ihre Neu-Combinirung bei der Reductionstheilung, und der Unterschied zwischen einer gewöhnlichen Kerntheilung und der hier betrachteten Reductionstheilung beruht im Wesentlichen darauf, dass bei Letzterer eine zeitliche Verschiebung der Verdoppelung der Idanten stattgefunden hat.'

Wenn also heute eine *Artemia*-Art, die sich bisher nur zweigeschlechtlich fortgepflanzt hatte, zur Parthenogenese überginge, so würden trotz der von nun an ausbleibenden Vermischung der Idanten des Eies mit solchen einer Samenzelle dennoch die Nachkommen eines Weibchens nicht lauter „identische Zwillinge“ zu sein brauchen. Bei zwanzig differenten Idanten würden, wenn auch nicht 377 Millionen, wie die Rechnung ergibt, so doch eine so grosse Zahl verschiedener Combinationen der in den Ureiern vorhandenen Idanten vorkommen können, dass nur selten zwei Eier dieser Mutter

identisch sein würden. Unter den möglichen Combinationen würde sich auch diejenige befinden, welche in den somatischen und den Ureizellen der Mutter vorhanden war, nämlich je ein Idant von jeder Art, und ein solches Ei müsste, falls es zur Entwicklung gelangt, ein mit der Mutter „identisches“ Individuum liefern, d. h. ein solches, welches der Mutter gleich wäre mit Ausnahme der durch verschiedenartige äussere Einflüsse etwa gesetzten Ablenkungen der ererbten Entwicklungsrichtung.

Wir brauchen nun keineswegs anzunehmen, dass alle Combinationen gleiche Wahrscheinlichkeit haben; wenn nur überhaupt irgend ein Grad von Veränderlichkeit in der Zusammensetzung des Keimplasmas möglich ist, so ergeben sich daraus merkwürdige Consequenzen. Zunächst muss bei fortgesetzter reiner Parthenogenese die Zahl der im Idioplasma enthaltenen differenten Idanten immer mehr abnehmen. Sollte sie nicht abnehmen, so dürfte niemals eine neue Combination eintreten, sondern stets die der ersten parthenogenetischen Mutter beibehalten werden, bei zwanzig Idanten also die Combination aller dieser zwanzig Idanten $a - u$. Würde statt dieser Combination sich eine andere bilden, also z. B. $a, \alpha, b, c, d . . . u$, so müsste einer der Idanten doppelt vorkommen, z. B. a , folglich — da die Zahl der Idanten dieselbe bleibt — würde einer der übrigen fehlen müssen, z. B. f . Die Folge würde sein, dass in sämtlichen Descendenten der betreffenden Tochter der Idant f nicht mehr vorkäme. Wenn sich nun auch die Ausschaltung eines der Idanten der Stammutter A nicht in jeder Generation wiederholte, sondern nur in je zehn Generationen, so würde doch in hundert Generationen die Zahl

der **differenten** Idanten von zwanzig auf zehn gesunken sein, und die übrigen zehn wären mit einem der zehn ersten identisch. Das Keimplasma würde sich also dann aus den Idanten *aa, bb, cc, dd, ee, ff, gg, hh, ii, kk* zusammensetzen. Im Laufe von weiteren Generationsfolgen aber würde sich die Zahl der **differenten** Stäbchen noch mehr vermindern können, wenn auch in immer langsamerem Tempo.

Wir werden also erwarten müssen, dass bei fortgesetzter, nicht von zweigeschlechtlicher Fortpflanzung unterbrochener Parthenogenese zuletzt eine grosse Einförmigkeit des Keimplasmas und in Folge dessen auch der Individuen eintreten werde. Man kann daran nicht zweifeln, wenn man bedenkt, dass jede Vereinfachung des Keimplasmas, wenn sie einmal eingetreten ist, nicht wieder rückgängig gemacht werden kann, da ja eben die Befruchtung, d. h. die Zufuhr fremder Idanten ausgeschlossen ist. Sobald also die Reductionstheilung auch nur einen der zwanzig mütterlichen Idanten doppelt in den Furchungskern des Eies führt, muss ein anderer der im mütterlichen Keimplasma enthaltenen Idanten nicht nur für die aus dem Ei sich entwickelnde Tochter, sondern auch für alle ihre Nachkommen jeglichen Grades unwiederbringlich verloren sein. Nun ist aber unter den zahlreichen möglichen Idanten-Combinationen nur eine einzige, welche keine Verminderung der Zahl differenter Idanten herbeiführt, nämlich die oben erwähnte Combination *a, b, c, d . . . u*, also die genaue Wiederholung der mütterlichen Combination. Das Eintreten einer Verminderung der differenten Idanten ist also sehr viel wahrscheinlicher, als das Gleichbleiben ihrer Anzahl, und diese Wahrscheinlichkeit wird sich in jeder folgenden Generation wiederholen, so lange, bis nur

noch zwei Arten von Idanten im Keimplasma vorhanden sind. Sobald dieser Punkt erreicht ist, dreht sich die Sache um, denn nun wird die Wahrscheinlichkeit, dass durch die Reductionstheilung bloß Idanten *a* oder bloß solche *b* dem Eikern zugetheilt werden, weit geringer als die, dass neben *a*- auch noch *b*-Idanten vorkommen werden.

Dies leuchtet sofort ein, wenn man ein bestimmtes Beispiel sich vor Augen hält. Setzen wir der Einfachheit halber statt der bisher angenommenen zwanzig Idanten nur zehn, welche bereits auf nur zwei differente Arten *a* und *b* reducirt sind, so verdoppeln sich diese in den Mutter-Eizellen auf zwanzig, zehn *a* und zehn *b*. Es sind dann folgende Combinationen möglich für den durch die Reducirungstheilung gebildeten Keimkern¹⁾ des Eies:

$$\begin{aligned} &10a; 9a + 1b; 8a + 2b; 7a + 3b; 6a + 4b; \\ &5a + 5b; 4a + 6b; 3a + 7b; 2a + 8b; \\ &a + 9b; 10b. \end{aligned}$$

Das heisst also, dass unter den elf möglichen Combinationen nur zwei sich befinden, welche bloß die eine Idantenart enthalten; alle anderen enthalten beide. Bei der Normalzahl von zwanzig Idanten würden 2 unter 41 Combinationen bloß *a* oder bloß *b* enthalten, bei der Normalzahl von vierzig Idanten zwei unter 81.

Das heisst natürlich nicht, dass die Verminderung bis auf eine Idantenart unwahrscheinlich sei, sondern nur, dass

¹⁾ Nach dem Vorgang von Strasburger gebrauche ich das Wort „Keimkern“ für das bisher gebräuchliche „Furchungskern“, also allgemein für den Kern des reifen Eies, von welchem die Embryonal-Entwicklung ausgeht, mag derselbe parthenogenetisch oder amphigon entstanden sein.

sie zunächst noch bedeutend in der Minorität bleiben, d. h. bei nur sehr wenigen unter zahlreichen Eiern derselben Mutter vorkommen wird. Dies wird sich in den folgenden Generationen ändern müssen, denn nur bei einer der elf aufgeführten Combinationen sind *a* und *b* in gleicher Anzahl vorhanden, und nur die Nachkommen dieses Keimplasmas werden meistens ein aus *a* und *b* gemischtes Keimplasma erhalten, bei allen anderen der elf Combinationen überwiegt entweder *a* oder *b*, und je nach der Stärke dieses Ueberwiegens ergibt sich die Wahrscheinlichkeit einer grösseren oder geringeren Zahl von Eiern, die nur *a* oder nur *b* enthalten. Man wird also sagen dürfen, dass bei fortgesetzter Parthenogenese das Keimplasma immer einfacher wird in Bezug auf seine Zusammensetzung aus Iden, bis es nur noch aus zwei Idanten-Arten besteht, dass aber diese Zusammensetzung aus zwei Idanten-Arten sich dann lange Zeiträume hindurch halten kann, hin und her schwankend zwischen einer wechselnden Majorität bald der einen, bald der andern Art. Unter den Eiern eines solchen Weibchens können aber immer einzelne vorkommen, deren Keimplasma nur noch den einen von beiden Idanten enthält.

Beobachtungen über Vererbung bei Parthenogenese.

Als ich seiner Zeit den Gedanken entwickelte, die geschlechtliche Fortpflanzung habe in letzter Instanz die Bedeutung, den Betrag an individueller Variabilität zu sichern, welcher für die phyletische Entwicklung der Organismenwelt durch Selectionsprozesse nöthig ist, zog ich daraus den Schluss, dass Parthenogenese, wenn sie unaus-

gesetzt die einzige Fortpflanzungsart wird, die Anpassung einer Art an neue Lebensbedingungen ausschliessen müsste.¹⁾ Wenn — so folgerte ich — die stets von Neuem wiederholte Vermischung zweier Individualitäten erforderlich ist, damit Selectionsprozesse die nöthige Auswahl von Combinationen individueller Eigenschaften vorfinden, dann wird diese Auswahl nicht in dem erforderlichem Grad vorhanden sein, wenn parthenogenetische Vermehrung dieselben Combinationen durch lange Generationsfolgen auf immer zahlreichere Individuen überträgt; es wird eine Masse „identischer“ Individuen entstehen müssen, d. h. Individuen, die genau denselben Grundstock vererbbarer Anlagen in sich enthalten, die sich also höchstens durch „passante“ Eigenschaften unterscheiden können, d. h. durch solche, welche die Folge der Einwirkung verschiedenartiger äusserer Einflüsse auf den in Bildung begriffenen oder schon ausgebildeten Körper sind. Ich drückte dies damals dahin aus, dass rein parthenogenetische Arten „auf den Aussterbe-Etat gesetzt“ seien, „nicht in dem Sinne, dass sie unter den jetzt herrschenden Lebensbedingungen aussterben müssten, wohl aber in dem, dass sie unfähig seien, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen, sich in neue Arten umzuwandeln“. Ich zog diese Consequenz in aller Schärfe, obwohl ich mir damals schon dachte, dass sie vielleicht gemildert werden müsste, denn ich erwog damals schon die Möglichkeit, ob nicht die Folgen der bei den Vorfahren stattgefundenen geschlechtlichen Fortpflanzung sich in den späteren rein parthenogenetischen Generationen noch geltend machen können. Ob aber eine

¹⁾ „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung“, Jena 1886, p. 58.

·blosse Umordnung der Ide innerhalb der Idanten genügen würde, um eine andere Combination individueller Eigenschaften hervorzurufen, musste wohl sehr zweifelhaft erscheinen, und doch wäre dies die einzige Veränderung des Keimplasmas gewesen, welche nach dem damaligen Stand unseres Wissens hätte angenommen werden können, denn eine Reductionstheilung liess sich damals für parthenogenetische Eier nicht annehmen, weil wir noch nicht wussten, dass die Zahl der Idanten sich verdoppelt, ehe die erste Richtungstheilung eintritt, und weil eine Halbiring der Idanten-Zahl ohne eine solche vorgängige Vermehrung derselben auf das Doppelte nothwendig ihre Zahl in wenigen Generationen auf eins herabgemindert hätte. Jetzt stehen die Dinge anders, jetzt lässt sich der Satz aufstellen, dass auch bei Parthenogenese die Combination der Idanten in den verschiedenen Keimzellen ein und derselben Mutter eine wechselnde sein kann. Man wird deshalb auch parthenogenetischen Arten einen gewissen Grad von Veränderungs-fähigkeit zusprechen dürfen, wenn auch einen erheblich geringeren, als zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden.

Schon im Jahr 1884 begann ich eine Reihe von Versuchen, die über die Variabilität rein parthenogenetischer Arten Aufschluss geben sollte. Dieselben werden heute noch fortgesetzt, und ich hoffe, später einmal ausführlicher über sie berichten zu können. Ich wählte dazu einen Muschelkrebs, der sich durch auffallende und leicht controlirbare Zeichnung der Schale auszeichnet. Es standen mir von der betreffenden Art, *Cypris reptans*, zwei im Freien aufgefundene recht verschieden gezeichnete Varietäten zu Gebote. Die Art ist hier rein parthenogenetisch; ich habe wenigstens noch

niemals ein Männchen und ebenso wenig jemals ein Weibchen mit gefülltem Recuptaculum aufgefunden. Besonders das Letztere sichert die völlige Abwesenheit von Männchen, da man in Colonien einer Cypris-Art, welche Männchen enthalten, stets die Samen-Behälter sämtlicher reifen Weibchen mit Samen gefüllt findet.¹⁾ Wenn also auch der Zufall mir unter den vielen Hunderten von Individuen, die ich auf ihr Geschlecht prüfte, stets nur die Weibchen in die Hand gespielt hätte, so hätte mir doch der Samen in ihren Receptaculis die Anwesenheit von Männchen anzeigen müssen, falls solche vorhanden gewesen wären. Allein das Receptaculum war ausnahmslos leer, zu welcher Jahreszeit, unter welchen äussern Existenzbedingungen der Colonie ich auch untersuchte.

Meine beiden Abarten unterscheiden sich dadurch, (Fig. X), dass die Varietät A heller gefärbt ist, indem sie auf der lehmgelben Grundfarbe ihrer Schale nur einige dunkelgrüne Flecke von geringer Ausdehnung besitzt, während die Varietät B dadurch dunkelgrün erscheint, dass bei ihr dieselben Flecken bedeutend grösser sind und nur wenig von der lehmgelben Grundfarbe der Schale frei lassen. Die Flecke sind nach Zahl und Stellung bei beiden Arten genau dieselben und der Unterschied in der Zeichnung ist lediglich ein quantitativer, allerdings aber ein beträchtlicher, so dass man mit blossem Auge schon, und auf den ersten Blick erkennt, ob man die helle oder die dunkle Abart vor sich hat.

Ich stellte die Versuche in der Weise an, dass ich ein Thier in einem kleinen Glasaquarium isolirte und es sich

¹⁾ Vergleiche darüber meine früheren Angaben in „Parthenogenese bei Ostracoden“, Zool. Anzeiger Bd. III, p. 81. 1880.

so lange vermehren liess, bis das ganze Gefäss voll von erwachsenen und selbst wieder eierlegenden Nachkommen war. Dann wurde die Colonie gemustert, der grösste Theil derselben getödtet und aufbewahrt, ein oder mehrere Thiere aber zur Nachzucht ausgewählt, um in neu hergerichteten

Fig. X.



Cypris reptans var. A u. B.

Aquarien jedes für sich wieder angesiedelt zu werden. Auf diese Weise sind mir im Laufe dieser sieben Jahre viele Tausende von Individuen durch die Hände gegangen, denn die Thiere vermehren sich sehr rasch und zwar während des ganzen Jahres.

Das erste und auffallendste Resultat war das einer ungemein grossen Aehnlichkeit der Nachkommen einer Mutter sowohl unter sich als mit der Mutter.

Völlig identische Individuen habe ich zwar nicht statuiren können, wenn es auch oft zuerst den Anschein hatte, als lägen solche vor; kleine Unterschiede fanden sich immer vor, soweit meine Untersuchung reichte, aber die Unterschiede waren häufig so gering, dass man zweifelhaft sein muss, ob sie auf verschiedner Anlage, oder nur auf verschiedner Ernährung u. s. w. beruhen, die ja niemals bei zwei Individuen, nicht einmal bei identischen Zwillingen des Menschen völlig gleich sein können. Auch im Laufe zahlreicher Generationen trat in der Regel keine Veränderung ein, wenn ich von den gleich zu erwähnenden Ausnahmen absehe. Ich besitze heute noch Colonien von *A* und solche von *B*, welche von ihren beiden Vorfahren *A* und *B* aus dem Jahre 1884 nicht zu unterscheiden sind, d. h. welche genau den Zeichnungstypus dieser Stammthiere beibehalten haben. Wenn man sechs Generationen für das Jahr rechnet, was bei Züchtung im Zimmer nicht zu viel sein wird, so würden sich etwa vierzig Generationen seit 1884 gefolgt sein.

Zuerst versuchte ich künstliche Züchtung der beiden Formen; ich wählte die dunkelsten Individuen einer Colonie der Abart *A* zur Nachzucht aus und die hellsten einer Colonie von *B*, in der Absicht, dadurch vielleicht im Laufe der Generationen die Abart *A* in die Abart *B* und umgekehrt überzuführen. Aber ich erhielt keine entscheidenden Resultate; vielleicht weil ich nicht richtig zur Nachzucht auswählte, denn bei der grossen Aehnlichkeit der Thiere ist es schwer und oft kaum möglich, zu sagen, welches Individuum grössere Flecken besitzt, vielleicht auch, weil ich passante Unterschiede für ererbte nahm, was natürlich nicht zu vermeiden ist.

Um so mehr war ich überrascht, als ich im Jahr 1887

in einem Aquarium der hellen Abart *A* neben typischen Individuen dieser lehmgelben Form auch solche der dunkelgrünen Abart *B* fand. Ich dachte zuerst an eine Verunreinigung des Aquariums, so wenig auch die Möglichkeit einer solchen vorlag, da natürlich bei allen diesen Versuchen stets mit grösster Vorsicht verfahren wurde. Aber trotz der peinlichsten Sorgfalt in dieser Beziehung, die jede Möglichkeit einer Verschleppung von Eiern ausschloss, kam nach einiger Zeit noch ein ebensolcher Fall in einem andern Aquarium der Abart *A* vor und nach längerer Zeit abermals einer. Es gelang nun auch in dem betreffenden Aquarium Zwischenformen zwischen beiden Abarten aufzufinden, die in den ersten beobachteten Fällen vermisst worden waren. Auch im Mai dieses Jahres (1891) ist wieder ein solcher Fall beobachtet worden, bei welchem festgestellt werden konnte, dass nur ein einziges Thier unter 540 erwachsenen Cypris der hellen Abart ganz plötzlich und unvermittelt in die scharf ausgesprochene dunkle Abart übergesprungen war. Fünf Nachkommen derselben glichen der Mutter genau.

Lange Zeit harrete ich vergebens darauf, dass die umgekehrte Umwandlung einmal vorkommen möchte, ich meine, dass in einer Colonie der dunkeln Abart helle Individuen der Form *A* aufgetreten wären, und ich neigte mich schon zu der Ansicht hin, dass die dunkle Abart *B* die Stammform beider sei, als mir im Winter 1890 auf 91 eine Colonie von *B* vorkam, in welcher neben typischen Individuen der Abart *B*, die seit mehreren Jahren darin gezüchtet worden war, auch eine geringere Zahl typischer Individuen der Abart *A* sich vorfand. Die Colonie stammte von einem dunkeln Individuum ab, welches im Laufe von sieben Jahren viele Hunderte

von Nachkommen hervorgebracht hatte, alle von der typischen dunkeln Abart.

Man möchte vielleicht an den verändernden Einfluss äusserer Bedingungen denken, um diese Abweichungen zu erklären, allein diese sind hier dadurch völlig ausgeschlossen, dass stets beide Formen nebeneinander in demselben kleinen Aquarium, also genau unter denselben äussern Bedingungen auftraten. Innere Ursachen, d. h. Veränderungen in der Zusammensetzung des Keimplasmas dürfen allein zur Erklärung dieser auffälligen Erscheinungen herangezogen werden. Die Erklärung ist aber vom Standpunkt der Idanten-Theorie nicht schwer zu geben, ja diese Beobachtungen scheinen mir fast ein Beweis für die oben dargelegte Ansicht zu sein, dass auch bei Parthenogenese eine Reductionstheilung und damit also auch eine Neu-Combinirung der Idanten stattfindet.

Die Thatsache, dass sowohl die Form *A* in *B* übergehen kann, als auch umgekehrt *B* in *A*, lässt schliessen, dass beide Typen zu einer Zeit entstanden sind, als sie sich noch nicht ausschliesslich durch Parthenogenese fortpflanzten; andernfalls könnten nicht die Ide *a* im Keimplasma von Thieren des Typus *B*, und umgekehrt nicht die Ide *b* im Keimplasma von Thieren des Typus *A* enthalten sein. Nur durch die in einer wohl nicht weit zurückgelegenen Zeit noch stattfindende geschlechtliche Fortpflanzung kann das Nebeneinander beider Id-Arten seine Erklärung finden.

Nehmen wir die Verhältnisse möglichst einfach an. Es seien nur vier Idanten im Keimplasma; davon seien drei gänzlich aus Iden des Typus *A*, eins ganz aus Iden des Typus *B* zusammengesetzt. Die vier Idanten der Urkeimzellen, *a a a b* verdoppeln sich in den Mutterkeimzellen durch Längs-

spaltung und ergeben also die acht Stäbchen $a a a a a b b$. Setzen wir nun den für den Rückschlag in die Abart B günstigsten Fall, so werden wir diesen in einem Ei sehen müssen, bei welchem die Reductionstheilung so erfolgt, dass die Stäbchen-Combination $a a a a$ in die Richtungszelle zu liegen kommt, während die Combination $a a b b$ den Keimkern des Eies bildet. Die Tochter, welche aus diesem Ei hervorgeht, enthält in ihren Urkeimzellen wieder die Combination $a a b b$, in ihren Mutterkeimzellen die verdoppelten Stäbchen $a a a a b b b b$, und nun liegt schon die Möglichkeit einer Reductionstheilung vor, welche die vier Idanten b zusammen in den Keimkern einer Eizelle führt; aus einem Ei mit dem Keimplasma $b b b b$ muss aber unzweifelhaft ein Individuum der Abart B hervorgehen.

In dem angenommenen, jedenfalls viel zu einfachen Fall könnte also der Rückschlag auf die andere Abart schon in der dritten Generation eintreten, sobald aber, wie es in Wirklichkeit meistens der Fall sein wird, die Idantenzahl eine grössere ist und der Bruchtheil der Variation b ein viel kleinerer, wird das alleinige Vorherrschen von Idanten b viel langsamer eintreten und überhaupt viel seltener, da es vom Zufall abhängt, ob grade Combinationen von mehreren Idanten b vorkommen, und ob die Individuen, welche sich aus solchen Eiern entwickeln, und die natürlich viel seltener sein müssen, als solche mit weit überwiegender Mehrzahl von Idanten a , nicht zufällig früher zu Grunde gehen, ehe sie sich fortpflanzen. Und auch dann ist noch keine Sicherheit gegeben, dass unter den von dieser Mutter hervorgebrachten Eiern auch solche mit einer noch gesteigerten Anhäufung von b -Stäbchen vorkommen u. s. w.

Diese theoretischen Vorstellungen stimmen gut mit den Resultaten der Züchtung. Die Abart *A* kann zwar Nachkommen von der Abart *B* hervorbringen, aber nicht in allen Zuchten kommt es dazu und oft erst nach zahlreichen Generationen. Ebenso ist es mit der Abart *B* in Bezug auf ihre Erzeugung der Abart *A*. In beiden Fällen auch sind es immer nur einzelne Individuen, die in die andere Abart übergehen, niemals etwa sämtliche Nachkommen einer Mutter. Immer fanden sich in demselben Aquarium, in dem ein solcher Uebergang vorkam, zahlreiche Individuen der Stammform daneben, ein Beweis, dass es immer nur seltne Ausnahme ist, wenn eine solche extreme Keimplasma-Combination sich bildet. Ist sie aber einmal entstanden, dann erzeugt eine solche Mutter in allen beobachteten Fällen wieder Nachkommen ihres eigenen Typus, eine Mutter also, die von der Abart *A* abstammt, selbst aber zum Typus *B* übergegangen ist, verhält sich ganz so, als ob ihre Vorfahren dem Typus *B* angehört hätten. Sie bringt Nachkommen der Abart *B* hervor, die nun für lange Generationsfolgen den Typus *B* beibehalten. In dem oben angesetzten Beispiel würde der Typus *B* für immer beibehalten werden, da wir dort die vier allein vorhandenen Idanten alle als *b* angenommen haben. Dies wird in Wirklichkeit wohl selten vorkommen, da das Keimplasma verwickelter zusammengesetzt sein dürfte, als es hier angenommen wurde, da nicht nur zahlreichere Idanten in demselben enthalten sind, sondern auch die Zusammensetzung der einzelnen Idanten selbst sich auf die Dauer nicht völlig gleichbleiben wird, wie oben (Theil I) zu zeigen versucht wurde. Wenn die Idanten keine ganz unwandelbaren Einheiten sind in Bezug auf ihre Zu-

sammensetzung aus Iden, wenn vielmehr bei ihrer jedesmaligen Neuformung aus den im Kernnetz vertheilten Iden gelegentlich eine Abweichung in der Aufreihung der Ide vorkommt, dann könnte man sich sogar vorstellen, dass durch solche Verschiebungen ein Keimplasma *a*, welches gar keine reinen *b*-Idanten enthält, vielmehr nur noch einzelne der Abart *B* zugehörige Ide innerhalb von *a*-Idanten, dennoch im Laufe der Generationen zu Rückschlägen nach der Abart *B* führen könnte. Doch das sind Feinheiten, auf welche näher einzutreten für jetzt noch zu früh wäre, da wir ja noch ganz in den ersten Anfängen einer Kenntniss der Vererbungserscheinungen bei Parthenogenese stehen.

So viel aber scheint mir gewonnen, dass wir behaupten dürfen, auch bei Parthenogenese finde eine individuelle Variation statt, welche wie bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in der Zusammensetzung des Keimplasmas selbst ihren Grund hat, also auf Vererbung beruht und selbst wieder vererbbar ist. Ich habe also früher geirrt, insofern ich rein parthenogenetischen Arten die Fähigkeit der Umbildung durch Selectionsprozesse ganz absprach; sie können dieselbe noch in einem gewissen Grade besitzen. Der Hauptsache nach aber hatte ich vollkommen Recht, denn dass diese Umbildungsfähigkeit eine weit geringere sein muss, als bei zweigeschlechtlichen Arten, das geht ebenso sehr aus den angeführten Beobachtungen als aus den theoretischen Erwägungen hervor. Letztere zeigen, dass im Laufe der Generationen die Zusammensetzung des Keimplasmas immer einfacher werden muss, und erstere bestätigen dies, indem sie eine auffallende Gleichförmigkeit der Nachkommen durch zahlreiche Generationen hindurch nachweisen.

Der Vortheil einer complicirten Mischung von vielerlei Individual-Anlagen, den die amphigonen Vorfahren den parthenogenetischen Arten gebracht haben, geht nach und nach verloren, und wir werden sagen dürfen, dass rein parthenogenetische Arten die Umbildungsfähigkeit durch Selectionsprozesse um so vollständiger einbüßen werden, je länger die reine Parthenogenese bereits angedauert hat. Soweit wir heute schon urtheilen können stimmt dies auch mit den That-sachen, insofern sehr entwickelte, artenreiche Gruppen des zoologischen Systems sich niemals aus rein parthenogenetischen Arten zusammensetzen. Im Thierreich sind vor Allem die Phyllopoden und Ostracoden unter den Krustern durch die Häufigkeit parthenogenetischer Fortpflanzung bekannt. Allein nur ganz vereinzelt Arten haben reine Parthenogenese, wie eben grade diese *Cypris reptans* und eine Reihe anderer *Cypris*-Arten. Unter den Phyllopoden ist mir nur *Limnadia Hermannii* bekannt, bei welcher noch niemals Männchen gefunden wurden, und grade diese Art scheint recht selten geworden zu sein. Bei den übrigen Arten mit Parthenogenese giebt es etweder neben rein parthenogenetischen Colonien auch solche, die aus beiden Geschlechtern bestehen, wie bei *Apus caneriformis*, oder es findet in denselben Colonien ein regelmässiger Wechsel parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Generationen statt, wie bei nahezu allen bekannten Arten von Daphniden. Die reiche Entwicklung dieser systematischen Gruppe hat also unausgesetzt unter dem die Variationen mischenden Einfluss der amphigonen Fortpflanzung gestanden. Ganz ebenso verhält es sich bei den Blattläusen, den Rindenläusen,

den Gallwespen. Alle diese Thiergruppen zeichnen sich durch einen grossen Reichthum an Arten aus, bei allen aber intervenirt stets von Zeit zu Zeit die Mischung der Individuen durch Befruchtung von Eiern, wenn auch nicht selten mehrere rein parthenogenetische Generationen die zweigeschlechtlichen von einander trennen.

Grade in dem zähen Festhalten der amphigonen Fortpflanzung bei solchen Arten, wie die Reblaus, scheint mir ein starker Hinweis auf die Richtigkeit meiner Ansicht von der Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu liegen. Wer freilich auch heute noch in der Befruchtung eine Erneuerung der „Lebenskraft“, eine „Verjüngung“ sucht, der braucht diese Auffassung der Amphigonie als ewig sprudelnden Quells erblicher individueller Variation nicht, um diese auffällige Beibehaltung der Amphigonie zu verstehen. Wer aber mit mir schon allein in den etwa vierzig auseinander hervorgezüchteten rein parthenogenetischen Generationen von *Cypris reptans* eine Widerlegung dieser „Verjüngungslehre“ erblickt, der wird schwerlich eine andere Erklärung für dieses zähe Festhalten auffinden können. Man erinnere sich nur an die Reblaus und ihre nächsten Verwandten, bei welchen alljährlich viele rein parthenogenetische Generationen aufeinander folgen und ungemessene Vervielfachung der Individuen hervorbringen, dann aber eine Geschlechtsgeneration auftritt, bestehend aus winzigen flügellosen Männchen und Weibchen ohne Mundwerkzeuge, die nichts zu leisten haben, als unmittelbar nach ihrer Geburt sich zu paaren und zusammen ein befruchtetes Ei zu liefern. Also nicht eine Vermehrung, sondern eine Verminderung der Individuen wird hier durch die geschlechtliche

Fortpflanzung gesetzt, grade wie durch die Conjugation der niederen Einzelligen, und dennoch wird sie beibehalten. Es muss also doch wohl ein grosser Vortheil in ihrer Beibehaltung gelegen sein.

Sie kann aber verloren gehen, und wir können für jetzt nicht sagen, ob etwa augenblickliche Vortheile, welche reine Parthenogenese gewährte, im Stande waren, diese die Anpassungsfähigkeit der Art gewährleistende Einrichtung zu unterdrücken. Wir können nicht entfernt so tief in die Einzelheiten des Kampfes ums Dasein hineinschauen, um beurtheilen zu können, ob eine Art etwa in eine so kritische Lage versetzt werden kann, dass sie nur noch durch die möglichst intensive Vermehrung, wie solche durch Parthenogenese gesetzt wird, sich über Wasser halten kann. In einem solchen Fall würde dann die Amphigonie aufgegeben werden müssen, denn es bliebe nur die Wahl zwischen Untergang und Parthenogenese, und es würde dann gewissermassen die Zukunft der Art ihrer augenblicklichen Erhaltung geopfert. Doch soll damit keineswegs gesagt sein, dass nur in dieser Weise der Ausfall geschlechtlicher Fortpflanzung sich verstehen lasse. Die Frage ist ja eben erst gestellt, wir können nicht beanspruchen, sie sofort auch befriedigend zu beantworten.

Es ist hier der Ort, noch kurz der Pflanzen zu gedenken. Leider liegen — soviel mir bekannt — bis jetzt noch keine weiteren Beobachtungen vor, welche uns bestimmt berechtigen, dieselben Vorgänge für die Reifung weiblicher und männlicher Sexualzellen bei den Pflanzen anzunehmen, welche für die Thiere jetzt nachgewiesen sind. Strasburger und Andere haben allerdings schon vor Jahren Zelltheilungen an den

Mutterzellen von beiderlei Fortpflanzungszellen kennen gelehrt, die den Reductionstheilungen der thierischen Mutterkeimzellen ähnlich sind. Ob aber auch hier eine Verdoppelung der Idanten der zweimaligen Halbiring ihrer Anzahl vorbergeht, scheint noch unbekannt. Wenn man auch vermuthen darf, dass auch hier in irgend einer Weise dafür Sorge getragen ist, dass die Zahl der Ide halbirt und dabei ihre Neugruppirung vorgesehen ist, so wird sich doch nicht vorhersagen lassen, ob dies Alles genau in derselben Weise vor sich geht, wie bei den Thieren. Man darf vielleicht sogar erwarten, dass hier Abweichungen von dem bei den Thieren üblichen Reductionsprozess vorkommen, welche den Sinn und die Bedeutung desselben noch schärfer hervortreten lassen werden.

Im Allgemeinen wird man aber erwarten dürfen, dass auch bei pflanzlicher Parthenogenese die Variationsbreite abnimmt und damit die Fähigkeit zur Umgestaltung der Arten durch Züchtungsprozesse. Umgestaltungen durch directe Beeinflussung des Keimplasmas sind natürlich hier wie dort immer noch denkbar, aber wir wissen über solche, etwa aus klimatischen oder Ernährungs-Einflüssen hervorgehende Abänderungen des Keimplasmas zur Stunde noch so wenig, dass nicht zu sagen ist, wie weit sie etwa reichen.

Parthenogenese wurde noch vor zehn Jahren von den Botanikern überhaupt angezweifelt, dann wenigstens für ausnehmend selten gehalten und fast nur für Pflanzen anerkannt, die sich unter der Cultur des Menschen befinden, wie *Pteris eretica*, von denen man also eine gewisse Neigung zum Entarten annehmen konnte, oder die doch wenigstens der Regelung ihres Baues und ihre Lebensverrichtungen

durch Naturzüchtung nicht mehr unterworfen waren. Jetzt betrachtet man eine ganze Gruppe von Pilzen, die Saprolegnien, welche einige Gattungen mit vielen Arten ausmachen, als rein parthenogenetisch. Auch viele Gattungen und Arten der Ascomyceten sollen sicher „nicht sexuell“ sein, die amphigone Fortpflanzung der Ascidiomyceten „ist sehr zweifelhaft“ und „die Basidiomyceten zeigen uns eine grosse gestaltenreiche Pflanzenfamilie mit Hunderten von Gattungen und Arten, die keine Spur von geschlechtlicher Fortpflanzung weder heute besitzen, noch wahrscheinlich jemals besaßen.“¹⁾

Wenn die letzte Angabe zutrifft, dann würde also bei den Basidiomyceten von Parthenogenese keine Rede sein können, denn diese setzt als ihre Wurzel amphigone Fortpflanzung bei den Vorfahren voraus. Parthenogenese heisst Jungfernzeugung und bedeutet die Entwicklungsfähigkeit weiblicher Keimzellen ohne Befruchtung; die Parthenogenese hat sich aus der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung entwickelt durch Ausfall der Männchen und der männlichen Keimzellen; darüber kann nach unseren heutigen Kenntnissen ein Zweifel nicht mehr bestehen. Nicht jeder einzellige Keim ist seiner Phylogese nach ein Ei. Man sollte diesen Unterschied zwischen Parthenogenese und „asexueller Fortpflanzung“ durch einzellige Keime jetzt auch auf botanischem Gebiet anerkennen und durchführen. Dies ist indessen, wie man aus vorstehendem Citat das Botanikers Vines ersieht, durchaus nicht geschehen, und so ist es auch nicht wohl möglich, aus der „asexuellen“ Fortpflanzung der genannten Pilze und der Thatsache ihrer phyletischen Entfaltung zu zahlreichen

¹⁾ Vergleiche: Vines in „Nature“ No. 1043, Vol. 40, p. 626. 1889.

Gattungen und Arten sichere Schlüsse auf die durch Vererbung bedingte Variationsbreite bei parthenogenetischer Fortpflanzung zu ziehen. Die Lebensbedingungen der Pilze sind bekanntlich stark abweichend von denjenigen der meisten andern Pflanzen; es scheint nicht undenkbar, dass hiermit der Wegfall oder das Fehlen der Amphigonie zusammenhängt, indem diese Lebensbedingungen stärker, als es sonst der Fall ist, das Keimplasma selbst direct beeinflussen und variabel machen könnten. Wir sehen ja Variabilität auch bei andern Pflanzen entstehen, wenn sie sehr günstigen Ernährungsbedingungen unterworfen werden. Doch soll den Untersuchungen der Botaniker mit dieser Vermuthung durchaus nicht vorgegriffen sein.

Entstehung des parthenogenetischen Eies aus dem befruchtungsbedürftigen.

Wie soeben schon gesagt wurde, muss die Parthenogenese aus der sexuellen Fortpflanzung hervorgegangen sein. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Keime sind weibliche Keimzellen, welche die Fähigkeit erlangt haben, sich ohne Befruchtung zum neuen Organismus zu entwickeln. Es handelt sich jetzt noch darum, zu untersuchen, auf welchem Wege dies geschehen ist.

Ich möchte zunächst noch einmal an die Gonoplastidentheorie erinnern, deren Princip sich zwar als unhaltbar erwiesen hat, welche aber dennoch eine richtige Anschauung enthält, wenigstens in der Form, welche ihr von Balfour gegeben wurde. Dieser gedankenreiche Forscher sprach sich dahin aus, es möchte die Einrichtung der Richtungskörper

aus dem Grunde von der Natur eingeführt worden sein, damit dadurch Parthenogenese verhütet werde. Er stellte sich also vor, dass Parthenogenese eintreten würde, falls die Richtungskörper — nach ihm das „männliche Princip“ — im Ei verblieben. Wenn nun auch die Sache sich wohl etwas anders verhält, insofern die Richtungstheilungen des Eies zunächst eine Anpassung an die Befruchtung waren, so haben sie doch zugleich die Wirkung, die Entwicklungsfähigkeit des Eies zu hemmen, und man kann in gewissem Sinne sagen, ihr Austritt verhüte die parthenogenetische Entwicklung des Eies. Allerdings wissen wir heute, dass auch bei parthenogenetischen Eiern ein Richtungskörper entfernt wird, und der Unterschied vom befruchtungsbedürftigen Ei liegt in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers; aber es bleibt doch immer der richtige Gedanke, dass Etwas aus dem Ei entfernt wird, was zu seiner Entwicklungsfähigkeit nothwendig ist. Nach unsern heutigen Vorstellungen ist dies nicht ein unbekanntes „männliches Princip“, sondern ein gewisses Quantum von Keimplasma.

Wenn wir daher untersuchen wollen, auf welchem Wege wohl das seit den ältesten Zeiten der vielzelligen Wesen befruchtungsbedürftige Ei zu parthenogenetischer Entwicklung fähig gemacht worden ist, so liegt der Gedanke am nächsten, es möchte dies durch Unterdrückung der zweiten Richtungstheilung herbeigeführt worden sein. In diesem Falle würde die erste Richtungstheilung die Herabsetzung der vorher aufs Doppelte vermehrten Idanten auf ihre Normalziffer bewirken, und wenn nun die zweite Richtungstheilung unterbleibt, so behält die Eizelle genau so viele Kernsubstanz, als sie enthalten würde, wenn nach Eintritt der

zweiten Richtungstheilung Befruchtung erfolgt wäre. Da nun regelmässig parthenogenetische Eier stets nur einen Richtungskörper bilden, so kann diese Vermuthung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Dennoch liegen Thatsachen vor, welche beweisen, dass Parthenogenese noch auf einem andern Wege erreicht werden kann.

Bekanntlich hat Blochmann für die Eier der Bienen, welche in Drohnenzellen abgelegt worden waren, denselben Verlauf der Eireifung beobachtet, wie für die Eier aus weiblichen Zellen. Bei beiden erfolgt die Bildung von zwei Richtungskernen, bei beiden also wird die Kernsubstanz zwei Mal hintereinander halbirt. Dennoch entwickelt sich der aus der zweiten Theilung hervorgehende Eikern auch bei den unbefruchtet bleibenden männlichen Eiern zum Keimkern, während er bei den weiblichen Eiern erst nach seiner Vereinigung mit dem Kern der befruchtenden Samenzelle fähig wird, die Embryogenese einzuleiten.

Aehnlich verhält es sich bei den Eiern solcher Schmetterlinge, welche zwar in ihrer überwiegenden Majorität befruchtungsbedürftig sind, welche aber in einzelnen Fällen sich parthenogenetisch entwickeln. Platner fand bei *Liparis dispar*, dass solche Eier ganz ebenso wie die befruchtungsbedürftigen zwei primäre Richtungskörper bilden.

Daraus geht hervor, dass Parthenogenese auch dann noch möglich ist, wenn die Quantität des Keimplasmas im Ei auf die Hälfte vermindert wurde. Rolph bezog seinerzeit Parthenogenese auf bessere Ernährung; Strasburger vermuthete, indem er diesen Gedanken der inzwischen erkannten Bedeutung der Kernsubstanz anpasste, es möchten „besonders günstige Ernährungsbedingungen dem Mangel an

Nucleo-Idioplasma entgegenwirken“. Er nahm an, dass das Nucleoplasma auch bei parthenogenetischen Eiern allgemein auf die Hälfte reducirt werde und dass „der auf die Hälfte reducirte Eikern nicht vermöge, die Entwicklungsvorgänge im Zellkörper anzuregen“. Ich selbst sprach es bestimmt aus, dass grade auch bei der exceptionellen Parthenogenese einzelner Eier der Unterschied zwischen Eiern, die zur Parthenogenese fähig sind, und solchen, die es nicht sind, nicht ein qualitativer, sondern ein quantitativer sein muss.¹⁾ Ich schloss aus den Verhältnissen bei exceptioneller Parthenogenese, dass eine bestimmte Menge von Keimplasma im Eikern enthalten sein muss, wenn er im Stande sein soll, die Embryogenese einzuleiten und durchzuführen, und dass bei exceptioneller Parthenogenese die halbe im Ei zurückbleibende Keimplasmamenge ungewöhnlicherweise die Fähigkeit besitze, wieder aufs Doppelte heranzuwachsen. Es ist mir wohl bekannt, dass manche seither aufgefundene Thatsachen dieser Annahme im Wege zu stehen scheinen, allein ich glaube, dass dies nur ein Schein ist. So könnte man meiner Ansicht die zwei Varietäten von *Ascaris megalocephala* entgegenhalten, von welchen die eine zwei Kernstäbchen im Furchungskern enthält, die andere deren vier. Man könnte daraus schliessen wollen, dass die Masse der Kernsubstanz nicht den Eintritt der Entwicklung bedinge, sondern irgend etwas Anderes, etwa die „Attractionsphären“ und die in ihnen liegenden, von E. van Beneden entdeckten Centrankörperchen, die „Centrosomen“ Boveri's. Ich bestreite nicht die Bedeutung dieser merkwürdigen Körperchen

¹⁾ „Continuität des Keimplasmas“, Jena 1885, p. 90.

für den Eintritt der Kerntheilung, aber wissen wir, woher sie kommen und ob nicht grade sie wieder ihrerseits vom Kern-Idioplasma bedingt, ja vielleicht geschaffen werden?

Ich halte dies nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich. Die Verschiedenheiten in der Embryogenese zweier verwandter Arten beruhen nicht allein auf verschiedener Differenzirung der einzelnen den Körper aufbauender Zellen, sondern ebenso sehr auch auf ihrer Zahl und der relativen und absoluten Zellenzahl der Körpertheile. Ein und derselbe Körpertheil sei bei der einen Art lang, bei der andern kurz, so gehen bei der ersten mehr Zellen in den Bau desselben ein, als bei der zweiten, oder mit andern Worten: die Stärke der Zellvermehrung der ersten Embryonalzellen dieses Körpertheils ist bei der einen Art grösser als bei der zweiten. Wenn nun dieser Zelltheilungs-Modus durch die spezifische Natur des betreffenden Centrosomas jener Anlagezellen bestimmt wird, so würde also die Embryogenese in ihrer Qualität sehr wesentlich bestimmt durch das Centrosoma, d. h. durch einen Theil, der im Zellkörper liegt und den man bisher auch als einen Theil des Zellkörpers aufgefasst hat.

Wir wissen nicht, ob dies so ist; möglicherweise könnte das Centrosoma ursprünglich aus dem Kern stammen. Aber gesetzt auch, dasselbe sei nicht nur nach Lage, sondern auch nach Ursprung ein Theil des Zellkörpers, so werden wir doch seine Thätigkeit in Abhängigkeit vom Kern und der Kernsubstanz denken müssen. Die Centrosomen sind der bewegende, also der Haupttheil des merkwürdigen Mechanismus, der die Kerntheilung besorgt. Ist derselbe einmal in Thätigkeit, so vollzieht er die Theilung in vorgeschriebener Weise, wie eine Spinnmaschine, die ihre Hunderte

von Fäden dreht, dass aber der Apparat in Bewegung gesetzt wird, hängt nicht von ihm, sondern hängt offenbar von inneren Zuständen der Zelle ab, die eine Rückwirkung auf den Theilungsapparat haben und ihn in den Zustand versetzen, in welchem er zur Thätigkeit übergehen muss. Wie wollte man es anders verstehen, dass das Centrosoma zwar, wie Flemming neuerdings zeigt, immer im Zellkörper vorhanden ist, aber nur periodisch zur Kerntheilung schreitet? Nun werden aber, wie wir wissen, die innern Zustände der Zelle in erster Linie ihrer Qualität nach von der Kernsubstanz bestimmt, folglich muss auch das Centrosoma und der von ihm geleitete Theilungs-Apparat in letzter Instanz von der Kernsubstanz in Bewegung gesetzt und der Rhythmus der Zelltheilung von dieser den ganzen Aufbau des Organismus beherrschenden Substanz bestimmt werden. Wäre es anders, so wäre diese Substanz keine Vererbungssubstanz.¹⁾

So wenig wir also auch zur Stunde über die im Innern der Zelle zwischen Kern und Zellkörper und wieder zwischen diesem und dem Centrosoma sich abspielenden Vorgänge

¹⁾ Mit dieser Ansicht stimmt sehr gut die neueste Beobachtung Fol's, nach welcher die Centrosomen der Ei- und Samenzelle sich bei der Befruchtung theilen, um sich dann halb und halb zu vereinigen und so die beiden Polkörper der ersten Furchungsspindel zu bilden. Vergl. Fol: „La quadrille des Centres“, Genève 1891. Uebrigens enthält diese Beobachtung nichts Ueberraschendes, da hier nichts Anderes geschieht, als was jeder Kerntheilung vorausgeht: die Verdopplung des Centrosomas. Die beiden Geschlechtskerne verhalten sich hierin ganz wie selbstständige Kerne, wie sie denn auch bei manchen Arten auch äusserlich noch lange ihre Selbstständigkeit behalten, indem die Verschmelzung zu einem einzigen Kern erst in späteren Furchungsstadien erfolgt. Brieflich mir mitgetheilte Beobachtungen von Dr. Ischikawa an Cyclopiden und unabhängig davon angestellte Beobachtungen meines Assistenten Herrn Dr. Häcker's an denselben Thieren bezeugen dies.

im Einzelnen wissen, soviel, glaube ich, darf doch als sicher betrachtet werden, dass Alles, was in der Zelle geschieht, einschliesslich den Rhythmus und die Qualität der Vermehrung, von der Kernsubstanz abhängt. Ist dies aber so, dann kann auch die Quantität dieser Kernsubstanz keine gleichgültige Sache sein, und es muss ein Minimum derselben geben, unterhalb dessen die Beherrschung der Lebensvorgänge der Zelle nicht mehr vollständig erfolgen kann. Ist dies aber richtig, dann werden wir auch berechtigt sein, die exceptionelle Parthenogenese durch die Annahme zu erklären, das Kernplasma einzelner Eier einer Art besitze das Vermögen des Wachthums in grösserem Maasse als die Majorität derselben, oder in dem Falle der Biene, jedes Ei besitze die Fähigkeit, sein auf die Hälfte reducirtes Kernplasma, wenn es nicht durch Befruchtung wieder auf das Normalmaass gebracht wird, durch Wachsthum wieder auf die doppelte Masse zu bringen.

Diese Erklärung stimmt auf das Schönste mit allen That- sachen, soweit ich sie übersehe, ganz besonders auch mit der schon in früherer Zeit von verschiedenen Forschern gemachten Beobachtung, dass unbefruchtete Eier verschiedener Thierarten, z. B. des Seidenschmetterlings, häufig zwar in Embryonalentwicklung eintreten, sie aber nicht zu Ende führen, sondern auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben. Dies wird sofort verständlich, wenn man die Beherrschung der Zelle von der Quantität des Kernplasmas abhängig denkt. Je nachdem das durch Ausstossung der beiden Richtungszellen auf die Hälfte herabgesetzte Keimplasma eine geringere oder eine stärkere Wachsthum-

kraft besitzt, genügt das Quantum an Keimplasma zwar zur Anregung der ersten Theilungen der Eizelle, nicht aber zur Durchführung der ganzen Embryogenese, oder aber es genügt dazu. In einer früheren Schrift ¹⁾ habe ich dies theoretisch verständlich zu machen gesucht und verweise auf jene Stelle. Hier aber möchte ich noch hinzufügen, dass ich seither mich selbst davon überzeugt habe, dass die Angaben, auf welchen ich dabei fusste, richtig sind. Ich habe in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Ischikawa verschiedene Schmetterlingseier, welche unbefruchtet geblieben waren, auf ihre Entwicklungsfähigkeit untersucht und konnte beobachten, dass in der That einzelne Eier in die Embryogenese eintreten, dass von diesen aber die meisten auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben und nur ganz wenige es bis zur vollen Ausbildung des Räumchens bringen. So erhielten wir von vielen (etwa 100) unbefruchteten Eiern von *Agria Tau* nur ein völlig ausgebildetes Räumchen, viele Eier schrumpften nach wenigen Tagen, andere aber blieben prall, und diese zeigten dann meist eine grössere Anzahl von Blastodermzellen im Dotter, entwickelten sich sehr langsam und wohl auch ²⁾ unregelmässig weiter und hielten sich so einen ganzen Monat lang, bis auch sie schrumpften und zu Grunde gingen. Die Eier ein und desselben Weibchens also sind in Bezug auf ihre Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung graduell verschieden, und da diese individuelle Verschiedenheit nicht im Dotter liegen kann, insofern derselbe als Ernährungstoff bei allen Eiern in gleicher Weise und in gleichem

¹⁾ „Die Continuität des Keimplasmas“, Jena 1885, p. 92 u. f.

²⁾ Die Untersuchung war nicht auf die Embryogenese im Einzelnen gerichtet.

Ueberfluss vorhanden ist, so wird sie wohl auf einen Unterschied in der Wachsthumsschnelligkeit des Keimplasmas bezogen werden dürfen; wenigstens wüsste ich nicht anzugeben, auf welch anderes Moment man sie beziehen könnte.

Damit ist indessen nicht gesagt, dass Parthenogenese nicht auch auf dem zuerst angedeuteten Weg der Unterdrückung der zweiten Richtungstheilung entstanden sein könnte. Ich möchte vielmehr glauben, dass regelmässige Parthenogenese immer auf diesem Wege entstanden ist, da sonst der Wegfall der zweiten Richtungstheilung hier kein so allgemeiner und ausnahmsloser sein könnte. Bei facultativer Parthenogenese aber konnte dieser Weg nicht eingeschlagen werden, weil dasselbe Ei, welches zur parthenogenetischen Entwicklung befähigt war, doch auch befruchtungsfähig bleiben sollte. Dazu aber gehörte die Reduction des Keimplasmas, wie sie durch die zweite Richtungstheilung gesetzt wird. Sollte einmal Parthenogenese möglich gemacht, daneben aber die Befruchtungsfähigkeit beibehalten werden, so blieb nichts übrig, als den gewöhnlichen Gang der Eireifung beizubehalten, die im Ei zurückbleibende Hälfte des Keimplasmas aber mit erhöhter Wachstumsfähigkeit auszustatten.

III.

Amphimixis als Conjugation und Befruchtung.

Thatsachen der Conjugation.

Schon seit langer Zeit hat man die Conjugation der Einzelligen der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vielzelligen verglichen und mehr oder weniger ihr gleichgestellt. Es lag ja auch nahe, das mehr oder weniger vollständige Verschmelzen zweier einzelligen Wesen dem Verschmelzen der beiden Geschlechtszellen der Vielzelligen zu vergleichen und in beiden den im Wesentlichen gleichen Vorgang zu vermuthen. Man fand sich in dieser Vermuthung nur bestärkt, als die Beobachtung zu lehren schien, dass die Fortpflanzung durch Zweitheilung bei den Einzelligen nicht unbegrenzt andauern kann, ohne dass Conjugation von Zeit zu Zeit stattfindet. Man dachte sich die Conjugation als einen „befruchtenden“ Vorgang, der dem Organismus wieder von Neuem die im Erlöschen begriffene Fähigkeit der Zweitheilung verleihe, und zwar auf viele Theilungen zugleich, ganz ähnlich, wie ja auch durch die Befruchtung bei den Vielzelligen ein auf viele Zellgenerationen hinaus anhaltender Vermehrungs-

prozess der Zellen, die Embryogenese, ermöglicht werde. Das Zellmaterial, welches hier zum Aufbau des vielzelligen Organismus verwandt werde, das erscheine dort als Succession zahlreicher Generationen von Einzelligen, in beiden Fällen aber beruhe die Fähigkeit zu einer solchen Zellvermehrung auf dem Vorausgehen einer solchen Zellverschmelzung, durch welche eben erst die lebendige Kraft zu Tag trete, welche die Fortpflanzung ermögliche.

So etwa hätten sich die Vorstellungen formuliren lassen, welche sich in den Biologen des vorvorigen Jahrzehnts — natürlich mit verschiedentlichen Abweichungen — ausgebildet hatten. Auch die bahnbrechenden Entdeckungen Bütschli's über die Conjugation der Infusorien änderte daran nichts Wesentliches, wenn sie auch in den damals noch recht räthselhaften Umwandlungen der Kerne eine Erscheinung kennen lehrten, zu welcher ein Analogon in den Erscheinungen der Befruchtung noch nicht bekannt war.

Heute ist dieses Analogon — dank in erster Linie den Forschungen der Brüder Hertwig, Fol's und E. van Beneden's gefunden, und wir dürfen die Zusammenstellung von Conjugation und Befruchtung als vollkommen gerechtfertigt anerkennen, und zwar mit um so grösserer Sicherheit, als nun auch die von Bütschli begonnenen Forschungen über die Conjugation der Infusorien durch die vorzüglichen Arbeiten mehrerer Forscher, durch Balbiani, Engelmann, Gruber und R. Hertwig, vor Allem aber durch die umfassenden und bewunderungswürdigen Arbeiten von Maupas¹⁾ zu höher Klarheit geführt haben.

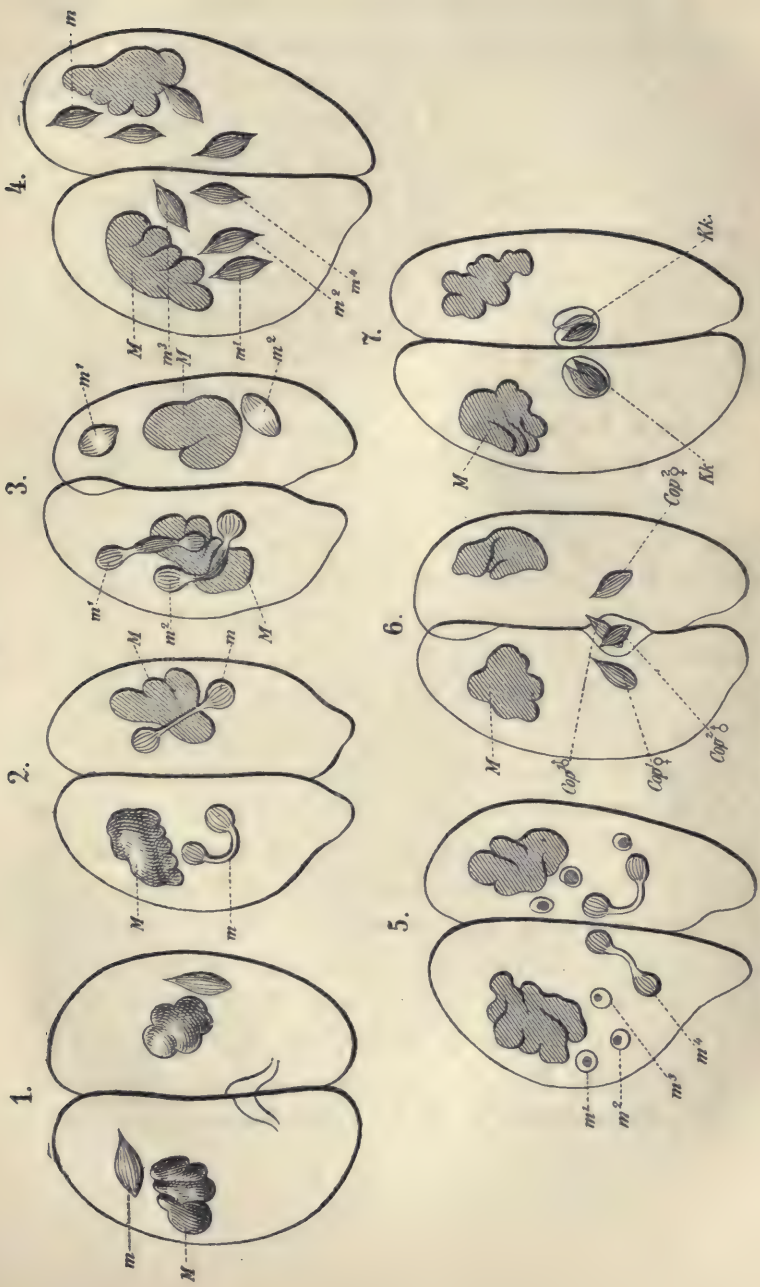
¹⁾ Man würde die schönen Untersuchungen von Maupas mit noch reinerer Freude lesen, wenn sie nicht öfters mit Ausfällen gegen

Wenn aber auch jetzt die Uebereinstimmung von Befruchtungs- und Conjugationsvorgängen mit Sicherheit behauptet werden darf und sich insofern die Ahnungen einer früheren Zeit in diesem allgemeinen Sinn bestätigen, so können doch, nach meiner Ansicht wenigstens, die früher gehegten Vorstellungen über die tiefere Bedeutung dieser beiden Vorgänge nicht mehr beibehalten werden, und sowohl Conjugation als Befruchtung erscheinen in einem ganz andern Lichte, wenn wir das, was wir heute über die sie ausmachenden sichtbaren Vorgänge wissen, unbefangen und mit Zurücklassung altererbter Vorurtheile ansehen und vergleichen. Wechselseitig wirft der eine Vorgang Licht auf den andern und der eigentliche Sinn beider wird erst dadurch völlig klar.

Ich erinnere zuerst kurz an die Thatsachen der Conjugation, wie sie durch Maupas sichergestellt und durch R. Hertwig in höchst werthvoller Weise bestätigt und erweitert worden sind, indem ich die Kernveränderungen, welche bei *Paramaecium caudatum* die Conjugation begleiten, in einigen frei nach Maupas gezeichneten Stadien hier beigebe (Fig. XI). *M* bedeutet Macronucleus, *m* Micronu-

Diejenigen durchsetzt wären, welche vor ihm auf diesem Gebiete gearbeitet haben. Er sollte nicht vergessen haben, dass Irrthum auch den Besten unvermeidlich ist, dass es das Schicksal jeder, auch der vortrefflichsten Arbeit ist, von einem Späteren überflügelt zu werden, ja dass grade darauf der ganze Fortschritt der Wissenschaft beruht. Man kann die Irrthümer seiner Vorgänger verbessern, ohne doch das Bewusstsein zu verlieren, auf ihren Schultern zu stehen. Dass man weiter kommt als sie, ist zum guten Theil grade ihr Verdienst, indem sie den Nachfolger auf eine höhere Basis gestellt haben, als die war, von der sie selbst ausgingen, und es ist ein schlechter Dank, sie dafür als „oberflächlich“, „ungenau“ u. s. w. hinzustellen.

Fig. XI.



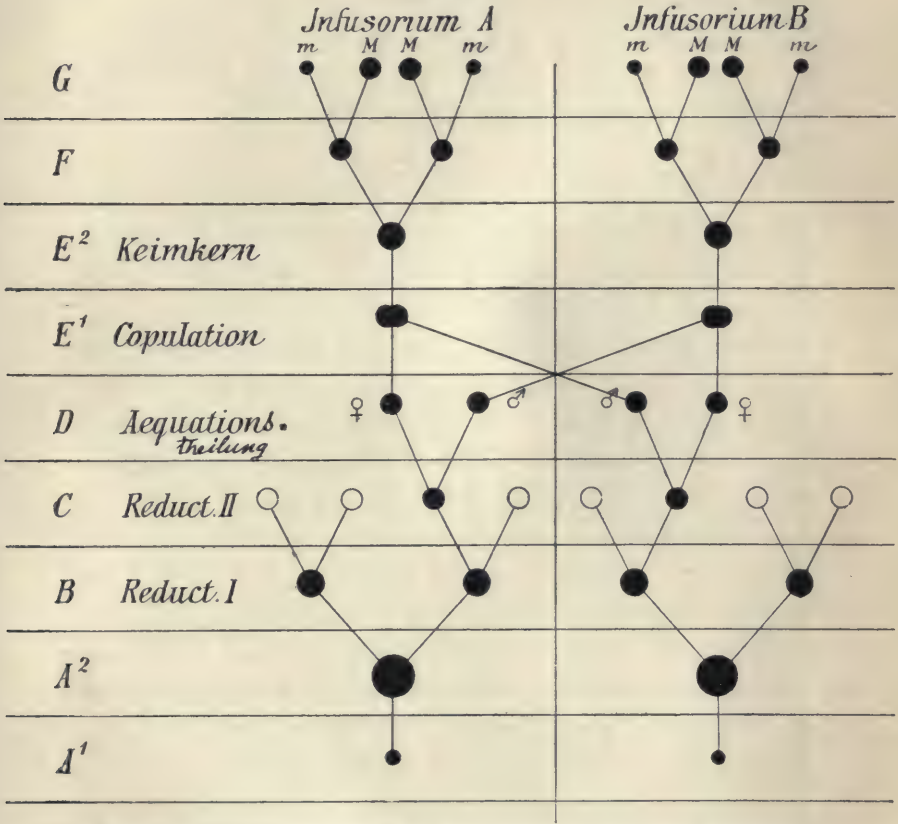
Conjugation von *Paramecium caudatum*, frei nach Maupas.
 M = Macronucleus. m = Micronucleus. Cop = Copulationskern. Kk = Keimkern.

cleus, m^1 und m^2 in Fig. 3 bedeuten die beiden Tochterkerne, die aus der ersten Theilung des Micronucleus hervorgehen, m^{1-4} in Fig. 4 die vier Enkelkerne desselben, wie sie die Theilung dieser Tochterkerne hervorbringt. In Fig. 5 sind drei von diesen bereits in Auflösung begriffen (m^{1-3}), während der vierte (m^4) abermals zur Theilungsspindel ausgezogen ist, um sich in die beiden Copulationskerne cop^1 und cop^2 zu theilen. Fig. 6 zeigt das Hinüberwandern des männlichen Copulationskerns jeden Thiers in das andere, und Fig. 7 die Vereinigung je eines männlichen und weiblichen Kerns zum Keimkern (Kk).

Noch deutlicher tritt das Wesentliche an diesen Vorgängen hervor, wenn man das beistehende Schema der Veränderungen des Micronucleus betrachtet, welches *Maupas* von *Colpidium truncatum* gegeben hat. Figur XII stellt die Kern-Veränderungen innerhalb zweier sich conjugirender Individuen dieses Infusoriums rein schematisch dar. Die schwarzen Flecke bedeuten persistirende Kerne, die hellen solche, die sich auflösen und zu Grunde gehen. In beiden Thieren spielen sich genau die gleichen Vorgänge ab. Der Micronucleus wächst zuerst von seiner früheren Kleinheit (A^1) zu bedeutenderem Umfang heran und ist in Stadium A^2 zu einer ersten Theilung bereit, die die beiden Kerne des Stadiums B hervorbringt. Jeder dieser Tochterkerne theilt sich dann nochmals, und so entstehen die vier Enkelkerne des Stadiums C . Von diesen gehen drei zu Grunde, indem sie sich auflösen, und nur einer theilt sich nochmals und bringt so zwei Kerne hervor, die dem Sperma- und dem Eikern der Metazoen zu vergleichen sind. Man kann sie als männlichen und weiblichen Copulationskern bezeichnen

und unter dem männlichen denjenigen verstehen, der aus dem Thier, welchem er bisher angehörte, hinüberwandert in

Fig. XII.



Schema der Veränderungen des Micronucleus bei der Conjugation eines ciliaten Infusoriums, nach dem von Maupas für Colpidium truncatum gegebenen Schema.

das andere Thier, um dort mit dem weiblichen Copulationskern desselben zu verschmelzen. So entsteht das Stadium E

des Schemas: der „mixotische Kern“,¹⁾ das Analogon des „Keimkerns“ bei der Befruchtung.

Während der alte Macronucleus zerfällt und sich auflöst, gehen aus diesem „Keimkern“ nun durch zweimalige Theilung (Stad. *F* u. *G*) zwei neue Macro- und zwei neue Micronuclei hervor, die Einleitung zu der nun eintretenden ersten Zweitheilung des ganzen Thieres.

Das Wesentliche des Vorgangs ist die Vereinigung gleicher Mengen von Kernsubstanz aus jedem der beiden Thiere in jedem, und die Ausbildung dieser aus zwei Individuen stammenden Kernsubstanzen zu den jedes der Exconjugirten beherrschenden Kernen. Dies stimmt insoweit mit dem Befruchtungsvorgang, als auch bei diesem zwei aus verschiedenen Individuen stammende, der Masse nach gleiche Kernsubstanzen sich zu einem neuen Keimkern vereinigen. Da wir einmal wissen, dass die „Kernsubstanz“ das leitende Prinzip der Zelle ist, das Nägeli'sche „Idioplasma“, die Vererbungssubstanz, so werden wir sagen dürfen, dass sowohl Conjugation als Befruchtung im Wesentlichen nichts Anderes sind als eine Vermischung der Vererbungssubstanz zweier Individuen. Es sei mir gestattet, für diesen Vorgang der Idioplasma-Vermischung zweier Individuen den besondern Namen der *Amphimixis* einzuführen. Die Nützlichkeit, ja die Nothwendigkeit einer solchen besondern Bezeichnung wird sich bald herausstellen. Fassen wir zunächst nur die direct beobachtbaren Erscheinungen ins Auge, so ergeben sich neben der schon betonten Uebereinstimmung

¹⁾ Unter einem „mixotischen“ Kern verstehe ich einen durch *Amphimixis* entstandenen, also einen Kern, der zu gleichen Theilen aus dem Idioplasma zweier Individuen besteht.

der beiden Formen der Amphimixis in den Grundzügen doch auch nicht unbedeutende Verschiedenheiten zwischen Conjugation und Befruchtung.

Diese liegen schon darin, dass bei den Infusorien, deren Conjugation wir am besten kennen, zwei Arten von Kernen vorkommen, ein sogenannter Macronucleus und ein Micronucleus. Man hat dem Ersteren die Leitung der vegetativen Functionen zugeschrieben, den Letztern als den „Fortpflanzungskern“ bezeichnet. Sicher ist, dass beide Kerne aus demselben Material hervorgehen, nämlich aus dem mixotischen Kern des exconjugirten Thieres, dem Keimkern. Es ist also gewiss richtig, dass ihre Differenzirung auf dem Princip der Arbeitstheilung beruht, und Maupas wird wohl auch die Bedeutung des Macronucleus nahezu treffen, wenn er ihn dem „bon fonctionnement des organes de la vie végétative et à la forme individuelle“ vorstehen lässt, eine Auffassung, die sich mit der von Bütschli, Gruber und Hertwig nicht vollständig deckt, indem diese ihn bloß als den „Stoffwechselkern“ bezeichnen. Der Micronucleus dient, wie die Thatsachen lehren, in erster Linie der Amphimixis, denn nur aus seiner Substanz bilden sich die Copulationskerne. Schwerlich werden wir indessen seine Thätigkeit darauf beschränkt denken dürfen. Mehrere Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass er auch ausserhalb der Conjugationsperiode eine Function hat. Bei vielen Arten kommt er nicht in der Einzahl vor, sondern es finden sich regelmässig zwei Micronuclei während der ganzen Theilungsperiode, obwohl bei der Conjugation nur einer von Beiden verwendet wird, der andre aber sich auflöst. Bei andern Arten kommen mehrere Micronuclei vor, ja bei Stentor

Roeselii finden sich achtundzwanzig in regelmässiger Vertheilung durch das ganze Thier. Dies weist darauf hin, dass während der Vermehrungsperiode des Infusoriums die Masse seines Idioplasmas grösser sein muss, als während der Conjugationsperiode, und dieses wiederum deutet auf eine Thätigkeit während der Fortpflanzungsperiode hin. Welcher Art diese ist, weiss ich nicht und möchte auch keine Vermuthung darüber äussern, da diese Frage hier nicht wesentlich in Betracht kommt. Soviel steht fest, dass in Bezug auf die Conjugation die Micronuclei die Continuität des Keimplasmas vermitteln. Bei den Metazoen wird dieselbe nach meiner Ansicht in vielen Fällen nicht so direct hergestellt, sondern, wie ich glaube, durch unsichtbar kleine Mengen von Keimplasma, welche vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigemischt sind. Bei ihnen kann diese Zurücklegung nur erschlossen werden, hier wird thatsächlich in einer der Beobachtung zugänglichen Weise ein Theil des Idioplasmas in Form der Micronuclei für die Verwendung der nächsten Generation zurückgelegt. Diese Kernsubstanz des Micronucleus allein ist unsterblich, d. h. setzt die Lebensbewegung ins Unbegrenzte fort, nicht so die des Macronucleus, die sich vielmehr in dieser Beziehung wesentlich anders verhält.

Wie bei den Metazoen der gesammte Zellenbau des Körpers (Soma) sich durch die Lebensprozesse abnützt und einem natürlichen Tode verfällt, so kann auch der Macronucleus der Infusorien nicht auf unbegrenzte Generationsfolgen hinaus weiter funktioniren, sondern muss von Zeit zu Zeit erneuert werden, und zwar wird er, wie wir gesehen haben, aus dem Keimkern neu gebildet, der durch die Amphimixis der beiden Copulationskerne entsteht. Während der Bildung

eines neuen Macronucleus zerfällt der alte und löst sich auf. Das sind Vorgänge, die ein Analogon bei der Befruchtung nicht haben. Auf ihre tiefere Bedeutung werde ich später zurückkommen.

Ein weiterer Unterschied zwischen Befruchtung und Conjugation besteht darin, dass die Copulationskerne der Infusorien aus dreimaliger Kerntheilung des Micronucleus hervorgehen, während die Kerne der Ei- und der Samenzellen der Metazoen bloß aus zweimaliger Theilung der Mutterzelle sich ableiten.

Deutung der Erscheinungen.

Es scheint vielleicht sehr gewagt, die soeben hervorgehobenen Unterschiede und Uebereinstimmungen zwischen den beiden Formen der Amphimixis heute schon in ihrer Bedeutung ergründen zu wollen, allein ich möchte das Wagniss unternehmen, sei es auch nur, um dadurch der weiteren Forschung eine bestimmte Richtung zu geben. Wenn ich meine in den früheren Abschnitten entwickelten theoretischen Vorstellungen von Befruchtung und Vererbung zu Grunde lege, so glaube ich nicht, dass wir auf alle Einsicht in die Vorgänge der Conjugation, wie wir sie heute kennen, zu verzichten brauchen, jedenfalls glaube ich, dass die weitere Forschung sehr viel fruchtbarer werden wird, wenn man irgend eine bestimmte Deutung der Vorgänge zu prüfen unternimmt, als wenn man beobachtet, ohne zu wissen was man sucht.

Schon vielfach sind die vorbereitenden Theilungen des Micronucleus der Bildung der Richtungskörper bei den

thierischen Eiern verglichen worden. Wenn man die beiden Vorgänge nur ihrer physiologischen Bedeutung nach ins Auge fasst, so ist dieser Vergleich sicherlich zutreffend, wenn man aber die einzelnen Phasen homologisirt¹⁾ und für morphologisch gleichwerthig erklärt, so ist er unrichtig, da Homologien auf gleicher Abstammung zweier Lebensformen beruhen, Niemand aber glauben wird, dass die höheren Thiere von den ciliaten Infusorien abstammen. Die Form der Conjugation, die die Letzteren aufweisen, ist wohl schon weit entfernt von der einfachsten Form derselben, wie sie bei niederen Einzelligen vorkommt, und ein directer Zusammenhang zwischen der Conjugation der Ciliaten und der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen kann nicht angenommen werden. Damit fällt jede Homologisirung der einzelnen Phasen dieser beiden Formen der Amphimixis, wenn auch der Vorgang in seinen Grundzügen sicherlich homologisierbar ist, da er aus derselben Wurzel, der Conjugation niederster Lebewesen hervorgewachsen ist.

Wenn nun aber dennoch — wie ich zu zeigen suchen werde — auch viele der Einzelvorgänge bei beiden Formen einander der Bedeutung nach entsprechen, so zeigt das von Neuem, wie tiefgreifend diese Bedeutung sein muss, denn nicht gemeinsame Abstammung hat hier die gleichen Vorgänge hervorgerufen, sondern die physiologische Nothwendigkeit, etwa so wie die von Semper²⁾ auf dem Rücken gewisser Landschnecken (*Onchidium*) entdeckten Augen nicht deshalb in ihrem Bau mit Wirbelthier-Augen übereinstimmen,

¹⁾ Vergleiche z. B. A. Giard, „Sur les globules polaires et les Homologues de ces éléments chez les infusoires ciliés“, Paris 1890.

²⁾ C. Semper, „Ueber Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus“.

weil diese Schnecken von Wirbelthieren stammten, sondern weil die geforderte Leistung des Auges auf Grundlage der Natur des Lichtes und der histologischen Beschaffenheit des Schnecken-Rückens einen solchen Bau bedingte.

Als Grundlage meiner Deutung der die Amphimixis einleitenden Kerntheilungen betrachte ich die Thatsache, dass der Micronucleus der Infusorien Kernstäbchen oder Idanten besitzt, eine Thatsache, die wir Pfitzner,¹⁾ R. Bergh,²⁾ Maupas und Balbiani³⁾ verdanken. Damit ist es festgestellt, dass der Bau des Idioplasmas bei den Infusorien übereinstimmt mit dem der Metazoen, und wir sind berechtigt, die Vorstellungen, die wir bei diesen Letzteren von seinem Verhalten und seiner Bedeutung gewonnen haben, auf diese Protozoen zu übertragen, vor Allem die Vorstellung von der individuellen Verschiedenheit der Idanten eines Kerns.

Bei der von R. Bergh untersuchten *Urostyla grandis* sind in der Spindel des in Theilung begriffenen Micronucleus neun stäbchenförmige Idanten zu sehen (a. a. O. Fig. 9). Da nur die eine Seite der Spindel gezeichnet ist, so wird die Gesamtzahl der Idanten etwa achtzehn betragen. Es wird nun von allen Beobachtern der Conjugationserscheinungen übereinstimmend hervorgehoben, dass die erste Vorbereitung des Micronucleus zur Conjugation in einer bedeutenden

¹⁾ Pfitzner, „Zur Kenntniss der Kerntheilung von *Opalina ranarum*“, *Morph. Jahrbuch* Bd. XI, p. 454; 1886.

²⁾ R. Bergh, „*Recherches sur les noyaux de l'Urostyla*“, Liège 1889.

³⁾ Balbiani, „*Sur la structure intime du noyau de Loxophyllum meleagris*“, *Zool. Anzeiger* No. 329 u. 330; 1890.

Vergrößerung bestehe.¹⁾ Maupas²⁾ gibt eine Reihe von vierzehn Bildern, welche dieses Heranwachsen des Micronucleus und seine Umbildung zur Spindel darstellt, und berechnet die Massenzunahme während dieser Periode auf das Achtfache des ursprünglichen Volumens.

Richard Hertwig,³⁾ der diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit zuwandte, fand den Micronucleus eines Paramecium, welches grade aus der Theilung hervorgegangen war, sehr klein, nämlich kleiner als drei Mikro, den Micronucleus eines zur Conjugation schreitenden Thiers dagegen 75 Mikro im Durchmesser.

Diese enorme Grössenzunahme beruht gewiss zum grössten Theil auf einem Wachsthum der achromatischen Substanz, welche bei den nun folgenden Theilungen eine sehr wesentliche und eigenthümliche Rolle spielt, allein es ist deshalb

¹⁾ Dass die Infusorien nicht die einzigen Protozoen sind, deren Idioplasma in Gestalt von Idanten auftritt, beweisen die schönen Beobachtungen Schewiakoff's: „Ueber die karyokinetische Kerntheilung der *Englypha alveolata*“ im „Morpholog. Jahrbuch“ Bd. 13, p. 193; 1888. Es werden dort nicht blos Idanten (Chromosomen) von Schleifenform nachgewiesen, sondern auch ihr Verhalten bei der Karyokinese mit solcher Genauigkeit dargestellt, dass kein Zweifel darüber sein kann, die beschriebene Karyokinese sei eine Aequationstheilung. Die Längsspaltung dieser Schleifen wurde nicht nur an fixirten Präparaten, sondern auch am lebenden in Theilung begriffenen Thier beobachtet. Offenbar ist das Object ein sehr günstiges, und es würde von grossem Werthe sein, das Verhalten der Kerne bei der Conjugation von *Euglypha* auf die hier entwickelten Gesichtspunkte hin zu prüfen.

²⁾ Maupas, „Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés“, Archives de Zool. expér. et gén. 2 sér. Vol. VII, Pl. IX, Fig. 1—14. Paris 1890.

³⁾ R. Hertwig, „Ueber die Conjugation d. Infusorien“, München 1889.

durchaus nicht ausgeschlossen, dass nicht zugleich auch ein Wachsthum des Idioplasmas stattfindet. Ich nehme nun an, dass diese Vergrößerung des Micronucleus mit einer Verdoppelung der Idanten durch Längsspaltung verbunden ist. Leider lässt sich für jetzt ein Beweis für diese Annahme noch nicht erbringen, da es bisher Niemand eingefallen ist, die Zahl der Idanten in einem zur Conjugation sich vorbereitenden Micronucleus mit derjenigen des in Theilung begriffenen Infusoriums zu vergleichen, und die wenigen Bilder, welche bis jetzt von dem einen oder dem andern Stadium vorliegen, keinen sichern Schluss zulassen. Immerhin sprechen die Abbildungen, welche Maupas von dem zur Conjugation sich vorbereitenden Micronucleus von *Paramecium candatum* und *Onychodromus grandis* gibt, insofern eher für meine Ansicht, als die Zahl der Idanten hier jedenfalls eine sehr grosse ist, bei der ersten Art zähle ich 21 in der abgebildeten halben Spindel, was also etwa 42 für die ganze ergäbe. Doch will ich darauf kein allzu grosses Gewicht legen; die Einfachheit der Erklärung der Umwandlungen des Micronucleus, wie ich sie jetzt versuchen will, scheint mir eine stärkere Stütze für die Richtigkeit meiner Annahme.

Wenn diese Annahme richtig ist, dann löst sich das Räthsel dieser verwirrenden Theilungen und Wiederauflösungen des Micronucleus in sehr einfacher Weise. Dann ist die erste und zweite Theilung eine Reductionstheilung, welche die vorher verdoppelte Zahl der Idanten auf die Hälfte der Norm herabsetzen, genau entsprechend den beiden Reductionstheilungen der Samen- und der Ei-Mutterzellen. Die dritte Theilung aber, welche einen der

vier Enkelkerne des Micronucleus in die beiden Copulationskerne theilt, den männlichen und den weiblichen, ist eine Aequationstheilung, bei welcher die Tochterkerne dieselbe Zahl von Idanten behalten, welche der Mutterkern besass. Diese letzte Theilung hat kein Analogon bei den Metazoen, einfach deshalb, weil bei diesen die Keimzellen immer nur männlich oder weiblich sind, während bei den Infusorien derselbe Micronucleus beiderlei Copulationskerne zu liefern hat.

Von den vier Enkelkernen des Micronucleus gehen drei zu Grunde, indem sie sich auflösen; nur einer theilt sich noch einmal und liefert die Copulationskerne (Stadium *D* des Schemas). Dass die andern sich auflösen, begreift sich insoweit, als dieselben überflüssig sind und keine Verwendung finden können, wie dies ebenso auch für die Richtungskörper der thierischen Eier gilt. Schwieriger ist es, eine Erklärung dafür zu finden, warum sie überhaupt alle drei gebildet werden, und noch schwieriger, die eigentliche Ursache, die *causa efficiens* ihrer Auflösung anzugeben.

In Betreff der letzten Frage kann vielleicht eine Beobachtung von Maupas auf den richtigen Weg führen. Derselbe glaubt beobachtet zu haben, dass von den vier Enkelkernen des Micronucleus immer derjenige die beiden Copulationskerne liefert, der grade der Substanzbrücke zwischen beiden Conjugirten am nächsten liege. Nur dieser entwickle sich weiter, während die drei entfernter liegenden zum Untergang verurtheilt seien und der Auflösung verfallen. Es sei nur die zufällige Lage, welche darüber entscheide, welcher der vier Kerne sich weiter entwickle.

Danach würde die *causa efficiens*, welche bewirkt, dass

einer der Enkelkerne sich zum Erzeuger der Copulationskerne aufschwingt, in irgend einem Einfluss gesucht werden müssen, der von dem entsprechenden Kern des andern Thieres ausginge und der natürlich den zunächst liegenden der vier Enkelkerne am stärksten trafe.

Jedenfalls wird man annehmen dürfen, dass das Idioplasma der vier Enkelkerne des Micronucleus im Wesentlichen, also abgesehen von den individuellen Unterschieden der Idanten, gleich sei, d. h. dass in jedem derselben dieselbe Zahl von Idanten der Species und des betreffenden Entwicklungsstadiums enthalten sei, nämlich die Hälfte der Normalzahl der betreffenden Art. Bei *Urostyla grandis* würden ihrer neun zu erwarten sein. Da nun, nach unsrer Annahme, der Micronucleus während seines Wachstums von Stadium A^1 bis zu A^2 die Zahl seiner Idanten durch Längsspaltung verdoppelt, also von 18 auf 36 gebracht hat, so werden die beiden nun folgenden Reductionstheilungen nicht nur eine Verminderung der Idanten von 36 wieder auf 18 (Stadium *B*) und von 18 auf 9 (Stadium *C*) bringen müssen, sondern es wird auch Neugruppirung der Idanten eintreten können, genau so, wie bei den analogen Reductionstheilungen der Ei- und Samenzellen. Da jeder der 18 Idanten des Micronucleus verdoppelt wurde, so wird also in dem vergrößerten Micronucleus des Stadiums A^2 jeder der 18 individuell verschiedenen Idanten $A-S$ zwei Mal vorhanden sein, und es können nun bei den beiden Reductionstheilungen eine Anzahl verschiedener Combinationen von je 9 Idanten zu Stande kommen, ganz wie dies in Theil I dieser Schrift für die Ei- und Samenzelle ausgeführt wurde.

Wenn nun auch im einzelnen Thier nur je vier der zahlreichen möglichen Combinationen verwirklicht werden können, so darf man doch vielleicht darin, dass wenigstens vier verschiedene Möglichkeiten zur Auswahl gestellt werden, den Grund erblicken, warum alle vier Enkelkerne des Micronucleus gebildet werden und warum beide Tochterkerne desselben (*a* und *b*) die zweite Reductionstheilung eingehen, während doch in unserm Schema die Theilung von *b* allein genügt hätte, um die Entstehung der Copulationskerne zu sichern.

Einwürfe.

Man wird meiner Deutung einwerfen, dass sie sich auf einen Bildungs-Modus der Copulationskerne stütze, der zwar weit verbreitet sei unter den Infusorien, der aber nicht der einzige sei. In der That gibt *Maupas*, auf den ich mich hier allein stützen kann, für die Oxytrichiden einen etwas andern Bildungs-Modus an. Wenn ich davon absehe, dass hier zwei Micronuclei in conjugationsreifen Thier liegen, so besteht der Unterschied darin, dass hier nicht einer, sondern zwei der Enkelkerne des Micronucleus eine nochmalige Theilung erleiden. Es entstehen also zwei Paare von Copulationskernen, von denen aber nur eins zur Verwendung gelangt, das andre sich auflöst. Meine theoretische Erklärung wird davon nicht berührt.

Die einzige Thatsache, welche mit derselben nicht ohne Weiteres stimmt, ist das Verhalten des Micronucleus in dem männlichen Thier bei den Vorticellen. Bei diesem geht nämlich der Wachstumsperiode des Micronucleus (Stadium A^1 — A^2) schon eine Theilung voraus. Ihre Bedeutung wüsste

ich jetzt nicht zu errathen, wenn sie nicht etwa einfach darin liegt, dass dadurch acht statt bloß vier verschiedene Idanten-Combinationen zur Auswahl des einen wirklich functionirenden Copulationskerns dargeboten werden. Ein Blick auf die entsprechende Figur bei Maupas (a. a. O., p. 364) macht dies sofort klar. Jedenfalls ist diese überzählige Theilung eine Aequationstheilung.

So dürfte aus den Abweichungen von dem Theilungsmodus des Micronucleus wohl kein stichhaltiger Einwand gegen meine Deutung hergenommen werden können.

Dass aber die von mir als Reductionstheilungen gedeuteten Vorgänge wirklich solche sind, das scheint aus einigen der von Maupas gegebenen Figuren hervorzugehen, so aus den Figg. 9—13 auf Taf. XVIII, die die Theilungsspindel von *Onychodromus grandis* in ihrer Entwicklung darstellen. Die stäbchenförmigen Chromosomen liegen in der Längsrichtung und scheinen sich der Quere nach zu theilen. Da wir uns die Ide der Länge nach in ihnen aufgereiht denken müssen, so würde also dadurch eine Herabminderung der Idzahl jeden Stäbchens auf die Hälfte bewirkt. Volle Sicherheit lässt sich freilich aus diesen Bildern nicht gewinnen; neue, speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen müssen sie bringen. Der ganze Kerntheilungsmechanismus zeigt sich doch in wesentlichen Punkten verschieden von dem der Metazoen, so dass man ohne vorherige umfassende Untersuchungen ein sicheres Urtheil darüber nicht haben kann, was hier als Reductionstheilung zu betrachten sei.

Nach meiner Auffassung läge also die Bedeutung der dreimaligen Theilungen des Micronucleus darin, dass einer-

seits eine Herabsetzung der Idantenzahl und zugleich eine Neucombinirung der Idanten dadurch erzielt wird, andererseits aber die beiden Copulationskerne differenzirt werden.

Dass eine Reduction der Ide auf die Halbnormalzahl stattfinden muss, wird von Niemandem bezweifelt werden, der mit mir in der Amphimixis eben grade die Vereinigung der aus Iden zusammengesetzten Idioplasmen zweier Individuen erblickt. Die Amphimixis der Einzelligen kann sich hierin von der der Metazoen unmöglich unterscheiden. Etwas Anderes aber ist es, ob meine Annahme, dass es auch hier auf Neucombinirung des Idioplasmas ankomme, sich sicher stellen lässt. Man möchte dem vielleicht einwerfen, dass bei einem Protozoon die theoretische Möglichkeit, eine grosse Zahl von individuellen Variationen des Idioplasmas hervorzubringen, nutzlos sei, da ja das einzelne Thier doch nur eine der vielen möglichen Combinationen zu verwirklichen in der Lage sei. Aus der Conjugation gehen ja nur die beiden Thiere hervor, die in dieselbe eintraten; es findet keine Vermehrung derselben statt, so dass die verschiedenen durch die Reductionstheilung erzeugten Kerne etwa auch auf verschiedene Thiere vertheilt werden könnten, so wie die vier Samenzellen, welche aus einer Samen-Mutterzelle hervorgehen, vier verschiedene Idanten-Combinationen enthalten können.

Der Einwurf ist indessen leicht zu entkräften. Es verhält sich hier genau so, wie bei der Eibildung der Metazoen. Wie dort aus jeder Ei-Mutterzelle nur ein Ei mit nur einer Idanten-Combination hervorgehen kann, während die übrigen drei Combinationen in den Richtungszellen zu Grunde gehen, so ist dies auch hier; die übrigen Enkelkerne

des Micronucleus lösen sich auf, nur einer bleibt erhalten. Bedeutung gewinnt der Vorgang erst dadurch, dass Hunderte und Tausende von Ei-Mutterzellen von genau der gleichen Idanten-Combination diesem Neugruppirungs-Vorgang der Idanten unterworfen werden. Dies verhält sich aber bei den Infusorien ganz ebenso, denn auch hier enthalten Hunderte und Tausende von Thieren genau dieselbe Combination, alle diejenigen nämlich, die von demselben aus der Conjugation hervorgegangenen Vorfahren abstammen. Wie die sämtlichen Eizellen einer Mutter identisches Keimplasma enthalten würden, falls sie nicht vor ihrer völligen Reife die Reductionstheilungen durchmachten, so würden auch alle Nachkommen eines aus der Conjugation hervorgegangenen Infusoriums dieselbe Idanten-Combination enthalten müssen, wenn nicht mehrfache Reductionstheilungen der Bildung der Copulationskerne vorhergingen. Mannichfaltigkeit in der individuellen Färbung der Vererbungssubstanz ist es also, was durch diese Theilungen bewirkt wird.

Tiefere Bedeutung der Conjugation.

Dass die tiefere Bedeutung der Conjugation mit der von der geschlechtlichen Fortpflanzung zusammenfällt, kann wohl heute von Niemandem mehr bestritten werden. In beiden Fällen erscheint der Vorgang als Kern-Copulation und zwar als die Verbindung zweier „Halbkern“, wenn man so sagen will, zu einem Ganzkern, d. h. zweier Kerne, welche nur die halbe Masse von Vererbungssubstanz (Idioplasm) und auch nur die halbe Zahl indi-

vidueller Vererbungs-Einheiten oder Ide enthalten, und es wird durch ihre Vereinigung ein neuer Kern gebildet, der wieder die der betreffenden Art normale Menge von Vererbungs-substanz und von Iden enthält. Dies ist meine Auffassung des Befruchtungsvorganges bei den Vielzelligen gewesen, die ich jetzt, wo wir durch Maupas die lange schon geahnte und halb schon beobachtete Kernvermischung bei der Conjugation zur Thatsache erhoben sehen, auf die Einzelligen übertrage. Wer meine Ide nicht annimmt, wird sich darauf beschränken müssen, zu sagen, dass die Kernverbindung bei der Conjugation und bei der Befruchtung zwei individuell verschiedene Vererbungssubstanzen oder Idio-plasmen zu gleichen Mengen miteinander zu einem neuen Kern vereinige.

Die schon im Jahre 1873 von mir ausgesprochene, später aber von Strasburger, O. Hertwig und mir begründete Lehre von der Wesensgleichheit der weiblichen und männlichen Befruchtungszellen kann jetzt mit voller Sicherheit auf die Conjugation übertragen werden, wie denn auch Maupas bereits die beiden Copulationskerne als im Wesentlichen gleich bezeichnet hat. Sie sind dies sicherlich, insofern sie nicht den tiefen Gegensatz enthalten, wie man ihn als das „männliche und das weibliche Princip“ für die Ei- und Samenzelle annahm.

Wenn wir uns nun vorstellen dürfen, dass die in gleicher Weise bei Infusorien und Metazoen auftretende „Kernsub-stanz“ in beiden Fällen auch die gleiche Bedeutung hat, dann werden wir — wie es oben schon geschehen ist — den Schluss ziehen dürfen, dass es sich bei der Conjugation wie bei der Befruchtung im Wesentlichen um eine Vermischung

der Vererbungstendenzen zweier Individuen handelt.

Als ich seinerzeit die Ansicht entwickelte, nach welcher der letzte Sinn und die eigentliche Ursache des Vorhandenseins einer geschlechtlichen Fortpflanzung eben in dieser stets wieder von Neuem sich wiederholenden Vermischung der Vererbungs-Tendenzen verschiedener Individuen beruht, stellte ich ganz allgemein die Metazoen und Metaphyten den Protozoen und Protophyten gegenüber. Ich machte geltend, dass bei Ersteren, den Vielzelligen, die Hauptquelle, welche Variabilität erzeugt, nämlich die den Körper verändernden äussern Einflüsse, Gebrauch und Nichtgebrauch mit eingeschlossen, keinen Werth für die die Arten umwandelnden Selectionsprozesse haben könnten, weil sie somatogene Veränderungen seien und als solche nicht vererbt werden könnten. Vererbt können nur die im Keimplasma liegenden Anlagen werden, diese aber werden durch jene äussern Agentien entweder gar nicht berührt, oder doch nicht oder nur selten in der den bewirkten somatogenen Veränderungen correspondirenden Weise verändert. Obgleich ich natürlich das Keimplasma selbst als nicht durchaus unveränderlich den äusseren Einwirkungen gegenüber annahm, so lehrt doch die ungewöhliche Zähigkeit der Vererbung, dass diese Veränderlichkeit eine geringe und in unmerklich kleinen Schritten erfolgende sein muss. Sie könnte wohl die Quelle zur allmäligen Abänderung aller Individuen einer Art werden, wenn dieselben lange Generationsfolgen hindurch von den gleichen verändernden Einflüssen getroffen werden, nicht aber die Quelle der stets hin und her schwankenden, in tausend und aber tausenden von Combinationen wechselnden individuellen

Abweichungen. Grade diese proteusartige individuelle Variabilität aber ist die unentbehrliche Voraussetzung aller Selectionsprozesse, und die stete Vermischung der individuellen Vererbungstendenzen, wie sie durch geschlechtliche Fortpflanzung gesetzt wird, schien mir die Quelle dieser Variabilität. Ich bin heute wenn möglich noch mehr von der Richtigkeit dieser Ansicht überzeugt, und ich möchte sie nach einer Seite hin noch erweitern.

Ich stellte damals die „Einzelligen“ als diejenigen Lebewesen hin, bei welchen äussere Einflüsse direct schon vererbare Abweichungen hervorbringen könnten, da ja die Fortpflanzung durch Zweitheilung der Zelle erfolgt und Veränderungen, die die Zelle erlitten hat, sich auf die beiden Theilhälften von selbst übertragen müssen. Ich führte als Beispiel ein Moner im Sinne Häckel's an, d. h. also ein kernloses Wesen. Ich vermied es damals absichtlich, auf die mit Kern versehenen eigentlichen „Einzelligen“ einzugehen, weil es mir zunächst nur darauf ankam, dem allgemeinen Gedanken, dass die geschlechtliche Fortpflanzung da sei, um die individuelle Variabilität herzustellen, Eingang zu verschaffen. Ich war mir aber wohl bewusst, dass bei den mit Kern versehenen Einzelligen, vor Allem bei den innerhalb ihrer Schranke der Einzelligkeit so überaus hoch differenzirten Infusorien, eine so einfache Uebertragung erworbener Eigenschaften wohl kaum anzunehmen sei. Heute, wo wir den Vorgang der Conjugation in seinen wesentlichsten Zügen sicher kennen, mag es gestattet sein, dieser Frage etwas näher zu treten.

Schon allein die heute erkannte Thatsache, dass die Con-

jugation der Infusorien eine Vermischung der Kernsubstanzen zweier Individuen ist, lässt schliessen, dass bei ihnen in derselben Art und Weise, wie dies bei den Keimzellen der Metazoen nachgewiesenermassen der Fall ist, die gesammte Individualität der Zelle, also auch des Zellkörpers in dieser Kernsubstanz als Anlage oder Vererbungstendenz enthalten ist. Die Nussbaum'schen Versuche über künstliche Theilbarkeit der Infusorien und diejenigen von Gruber, letztere auf meine Veranlassung im Freiburger zoologischen Institut ausgeführt, beweisen, dass der Kern die Wiederherstellung des verstümmelten Thieres leitet, dass in ihm also das Wesen des ganzen Organismus mit allen seinen Einzelheiten in irgend einer Weise enthalten sein muss. Wir werden uns also vorzustellen haben, dass alle Variationen, welche in Folge äusserer Einflüsse am Infusorium eintreten, nur dann auf die Theilsprösslinge übertragen werden können, wenn sie von correspondirenden Abänderungen der Kernsubstanz begleitet sind, oder mit andern Worten: wir gewinnen die Ueberzeugung, dass auch hier eine Vererbung „somatogener“ Abänderungen im Allgemeinen nicht stattfindet, nämlich eben nur dann, wenn dieselbe von entsprechenden blastogenen Veränderungen begleitet sind. Beide Ausdrücke sind hier nur in übertragenem Sinn anwendbar; dem „Soma“ der Metazoen entspricht der Zellkörper, dem „Keim“ die Kernsubstanz. Die abgerissene Borste eines Infusoriums tritt bei den Theilsprösslingen desselben wieder auf, weil die Anlage dazu in der Kernsubstanz desselben enthalten ist; Verstümmelungen werden also hier so wenig als bei den Metazoen vererbt werden. Aber nicht nur alle Verletzungen des Zellkörpers eines Infusoriums werden nicht von correspondirenden

Abänderungen der Kernsubstanz begleitet und können sich deshalb nicht vererben, sondern es erscheint auch sehr fraglich, ob die Veränderungen, welche Gebrauch und Nichtgebrauch etwa setzen mögen, mehr vererbbar sind, als dies bei den Metazoen der Fall ist. Directe Beobachtungen darüber, dass der stärkere Gebrauch gewisser Cilien eines Infusoriums, wie er durch eine gewisse neue Art der Ernährung oder durch den Zwang gegen stärkere Wasserströmungen anzukämpfen, etwa gesetzt werden könnte, liegen nicht vor, aber man wird nicht zweifeln dürfen, dass bei diesen kleinen und relativ einfachen Organismen functionelle Hypertrophie und Atrophie ganz dieselbe Rolle spielen, wie bei den grossen und relativ sehr viel complicirteren Metazoen. Ich erinnere an die vortrefflichen Darlegungen, welche Wilhelm Roux seinerzeit in Bezug auf hohe Organismen darüber gegeben hat. Wenn nun also gewisse Wimpern eines Infusoriums durch verstärkte Functionirung grösser würden, wie sollen wir uns vorstellen, dass sich diese Abänderung auf die im Kern residirende Vererbungssubstanz überträgt? Der Weg dahin ist allerdings nicht so weit, als z. B. der vom Gehirn oder den Fingermuskeln eines Menschen zu seinen Generationszellen, aber Entfernung ist wie jede Grösse ein relativer Begriff, und es fragt sich nur, ob für uns irgend ein Grund ersichtlich ist, der zu der Annahme berechtigt, das verstärkte Wachstum der betreffenden Cilie verursache eine correspondirende Veränderung in der Kernsubstanz des Thieres. Ist das aber nicht der Fall, so ist eine Vererbung dieser „erworbenen“ Veränderung hier ebenso unmöglich, als sie es beim Menschen ist. Denn wie sollte z. B. eine Verstärkung etwa der adoralen Wimperzone eines Stentor sich auf seine

beiden Theilsprösslinge übertragen, da der hintere derselben einen ganz neuen Mund bilden muss? Man wird mich darauf verweisen, dass R. Hertwig beobachtet zu haben glaubt, dass der Mund des hintern Thiers durch „Knospung“ vom vordern aus entsteht, allein die künstliche Quertheilung des Stentor, wie sie Gruber ausgeführt hat, beweist, dass die Mundbildung des hintern Theilstücks von der Anwesenheit des primären Mundes nicht bedingt wird, sondern auch unabhängig davon geschehen kann, wenn nur ein Stück des Kerns in das Theilstück übergegangen ist.

Ich glaube deshalb, dass wir bei diesen höchst differenzirten Protozoen ganz wie bei den Metazoen eine Vererbung „erworbener“ Abänderungen bestreiten und uns vorstellen müssen, dass auch hier die phyletischen Umbildungsprozesse vom „Keimplasma“ ausgehen, d. h. also hier vom Idioplasma des Kerns.

Nun verstehen wir auch, warum die Natur bei diesen Thieren schon einen so hohen Werth auf die periodische Vermischung der Kernsubstanzen je zweier Individuen legt, warum sie überhaupt hier schon die Amphimixis eingeführt hat. Es kommt offenbar auch hier schon darauf an, ein stets wechselndes Material an Combinationen individueller Charaktere dem Prozess der Naturzüchtung darzubieten.

Amphimixis bei allen Einzelligen.

Man wird diesen Gedankengang noch weiter abwärts fortsetzen und fragen dürfen, ob nicht etwa alle wirklich einzelligen Organismen, d. h. alle diejenigen, bei welchen der Gegensatz von Zellkern und Zellkörper vorhanden ist, in

derselben Weise zu beurtheilen sind. Man wird dieser Folgerung kaum ausweichen können, vorausgesetzt dass der Zellkern überall im Wesentlichen dieselbe Bedeutung hat. Daran wird aber kaum zu zweifeln sein. Enthält er aber in der That auch bei den scheinbar formlosen niedersten Einzelligen die das Ganze, also auch den Zellkörper beherrschende und bestimmende Substanz, dann wird auch hier alle dauernde und daher vererbare Variation des Zellkörpers wie des Kerns nur von dieser Kernsubstanz ausgehen können, und directe Veränderungen des Zellkörpers, wenn sie nur durch äussere Einwirkungen hervorgerufen wurden, werden so wenig erblich sein können, als es Substanzverluste des Infusorienkörpers sind. Auch Veränderungen in der Molekularstructur des Zellkörpers, wie man sie sich etwa eintretend denken kann durch stärkere Functionirung desselben in einer bestimmten Richtung, z. B. durch energischeres Kriechen einer Amöbe, wird zwar vielleicht direkt auf die Theilsprösslinge übergehen, wird aber wieder verschwinden, wenn die Ursache aufhört, welche die Verstärkung des Kriechens nothwendig machte.

Ich möchte deshalb meinen früheren Satz, dass die „Einzelligen“ der Urquell der individuellen Ungleichheit seien, in dem Sinne, dass bei ihnen jede durch äussere Einflüsse oder durch Gebrauch und Nichtgebrauch hervorgerufene Abänderung erblich sein müsse, um eine Stufe weiter gegen den Anfang des Lebens hin zurückschieben und sagen, dass nur solche niedersten Organismen, welche noch keine Differenzirung in Kern und Zellkörper besitzen, in dieser Weise auf äussere Einflüsse reagiren werden. Bei ihnen müssen in der That Variationen, welche einmal entstanden sind, einerlei aus welcher Ursache, auch vererbt werden, und die

individuelle erbliche Variabilität wird also bei ihnen direct durch die Einflüsse der Aussenwelt entstehen. Blosser Substanzverluste aber werden auch hier nicht unter den Begriff der individuellen Variation zu bringen sein und werden bei diesen einfachsten Wesen ebenso gut durch Regeneration ersetzt werden, als bei den Einzelligen. Wenigstens scheint mir kein Widerspruch darin zu liegen, dass die Molekularstructur eines solchen „Moners“, auch ohne dass ein Kern als leitendes Organ vorhanden ist, dennoch eine bestimmte äussere Gestalt und Grösse potentia in sich enthalte und nach Defecten aus sich heraus wieder anstrebe. Wachstum und Theilung sind ja selbst der Ausfluss einer solchen in der Molekularstructur z. B. eines Bacteriums begründeten Tendenz. Bei gänzlich formlosen niedersten Wesen, deren Grösse unbestimmt ist, wie wir sie zwar nicht kennen, aber wohl als Anfangsstufen organischen Lebens annehmen müssen,¹⁾ fällt diese ganze Frage überhaupt fort.

Es ist interessant, dass der Kern von diesen Gesichtspunkten aus noch in einem neuen Lichte erscheint. Durch Vermittelung der Conjugation und Befruchtung wird er zu einem Organ für Erhaltung, stete Erneuerung und Umformung der individuellen erblichen Variabilität. Daneben aber spielt er auch noch die Rolle, den Körper vor allzu starker Einwirkung verändernder äusserer Einflüsse zu schützen, indem er ihr Erblichwerden verhindert, nicht activ, sondern nur dadurch, dass nicht jede äussere Einwirkung auch die Kernsubstanz in correspondirender Weise verändert, diese aber bei jeder

¹⁾ Siehe: Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“, München 1884.

Theilung den alten Zustand des Zellkörpers, wie er als Anlage in ihr enthalten ist, wieder herzustellen bestrebt ist. Er erscheint somit zugleich als conservatives und als progressives Element, ganz wie wir das nach meiner Ansicht auch für die Sexualzellen der höheren Bionten früher schon behaupten durften. Conservativ wirken die Generationszellen, indem sie mit unglaublicher Zähigkeit die einmal in ihnen liegenden Vererbungstendenzen festhalten, und vor Allem Alles abweisen, was an Veränderungen am Soma durch äussere Einwirkungen auftritt; progressiv aber wirken sie durch die Amphimixis, die periodische Vermischung der Vererbungsanlagen je zweier Keimzellen, welche, wie wir gesehen haben, zugleich von einer Beseitigung des einen Theils dieser Anlagen und von einer Neu-Combinirung des andern derselben auf beiden elterlichen Seiten begleitet wird.

Wenn nun meine Auffassung von der Bedeutung der Conjugation, wie der Amphimixis überhaupt, richtig ist, dann werden wir erwarten müssen, dass alle Einzelligen sie besitzen, dass sie also auch bei den zahlreichen niederen Formen derselben aufgefunden werden wird, bei denen sie bisher noch nicht beobachtet wurde. Es ist aber auch keineswegs a priori auszuschliessen, dass bei Kernlosen, also bei Moneren nicht auch eine Conjugation in Form einer Verschmelzung zweier Individuen vorkommen könne, ja es möchte vielleicht grade hier die Verschmelzung zweier ganzer Bionten behufs Vermischung der Charaktere zuerst ihren Anfang genommen haben. Man kennt ja auch von gewissen Bacillariaeen eine Conjugation, und wenn es auch für jetzt noch nicht unzweifelhaft sicher ist, ob die betreffenden Arten, z. B. *Cocconeis pediculus*, wirklich kernlos sind, so deutet

doch Manches im Verlauf des Processes darauf hin, dass hier die ganze Masse des Bion das copulirende Idioplasma enthält; so vor Allem die Kleinheit der copulirenden Individuen, welche den Vergleich mit der Reductionstheilung der Kerne behufs Amphimixis nahe legt. Ich glaube deshalb auch nicht, dass man mit Maupas die Conjugation ganz allgemein als eine Kerncopulation bezeichnen sollte.

Verjüngungs- und Vermischungs-Theorie.

Die tiefere Bedeutung jeder Form der Amphimixis, heisse sie Conjugation, Befruchtung oder sonstwie, liegt also nach meiner Auffassung in der Schaffung derjenigen individuellen erblichen Variabilität, wie sie für das Zustandekommen von Selectionsprozessen erforderlich oder doch am günstigsten ist und wie sie durch die periodische Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungssubstanzen gesetzt wird.

Dass eine solche Vermischung die nächste Folge der Amphimixis ist, kann heute überhaupt nicht mehr in Abrede gestellt werden, und vielleicht wird sich bald die Ueberzeugung Bahn brechen, dass auch die Folgen derselben wirklich eine derartige Variabilität sein muss. Es ist aber bekannt, dass viele Forscher, ja wohl die Meisten, die sich überhaupt darüber ausgesprochen haben, der Ansicht sind, dass diese Vermischung zweier Vererbungssubstanzen doch nicht der eigentliche Zweck der Amphimixis, nicht ihre letzte und wichtigste Folge sei, nicht der Grund, aus dem sie überhaupt in die Organismenwelt eingeführt worden ist. Offenbar könnte ja auch meine Ansicht von der Variabilität

erzeugenden Wirkung der Amphimixis richtig sein, ohne doch das Wesen der Befruchtung oder der Conjugation schon zu erschöpfen. Was ich als die Hauptwirkung derselben ansehe, könnte nur eine Nebenwirkung sein, und die eigentliche Bedeutung dieser Vorgänge könnte in einer von mir verkannten oder übersehenen Folge dieser Vorgänge liegen.

Man weiss, dass von jeher bis zu unsern Tagen die Befruchtung als ein Belebungs Vorgang aufgefasst worden ist, ohne den die Entwicklung des Eies überhaupt nicht stattfinden kann, oder doch nur „ausnahmsweise“. Ich will nicht wiederholen, was schon im ersten Theil dieser Schrift über diese Ansicht gesagt wurde, auch ihre allmäligen Wandlungen nicht verfolgen, wohl aber möchte ich hier die Stütze, welche sie von jeher und in unsern Tagen wieder aufs Neue aus dem Vorgang der Conjugation entnehmen zu können meint, einer Prüfung unterziehen.

Maupas, der vortreffliche Erforscher der Lebensvorgänge der Infusorien, denkt sich die Wirkung der Conjugation derart, dass durch dieselbe die Fortdauer der Art gesichert werde, sie theile den Thieren die Eigenschaft mit, „de renouveler et rajeunir les sources de la vie“. Also Verjüngung wäre die tiefste Bedeutung der Conjugation, wie solches schon früher von Bütschli, Engelmann, Hensen und E. van Beneden, ganz kürzlich noch von R. Hertwig theils bloß für Conjugation, theils für Befruchtung, oder für Beides angenommen worden war. Auch Maupas betrachtet die beiden Vorgänge als im Wesentlichen gleich und fasst sie also beide als „Verjüngung“ des Lebens, welches ohne ihr Dazwischentreten früher oder später erlöschen müsse. Er unterscheidet dabei scharf zwischen dieser etwas mystischen

Verjüngung und jener, welche in der Erneuerung vieler äusserer Theile des Thieres besteht, des Mundes, der Borsten und Wimpern u. s. w. Eine solche Regeneration ist zwar thatsächlich mit der Conjugation verbunden, allein sie kommt auch bei jeder Theilung des Infusoriums vor und kann deshalb nicht der Grund des Conjugations-Vorgangs sein. Die „Verjüngung“, welche Maupas als das Wesen der Conjugation betrachtet, ist etwas ganz Anderes und wird sich kaum anders bezeichnen lassen, denn als „Erneuerung der Lebenskraft“, den Ausdruck im Sinne der früheren Naturphilosophen gebraucht. Alle andern Auslegungen dieser „Verjüngung“, die man versucht hat, sind unklar und unbefriedigend. Ob nun das Zurückgreifen auf eine besondere „Lebenskraft“ sich mit unsrer heutigen Physiologie verträgt, darf wohl bezweifelt werden. Allerdings hat es ja zu keiner Zeit an Vertheidigern derselben ganz gefehlt, und noch in neuester Zeit hat ein geistreicher Physiologe, Bunge, die alte Lebenskraft — allerdings mit vieler Reserve — wieder auf den Schild gehoben. In jedem Falle würde dieselbe erst dann angenommen werden dürfen, wenn sich herausstellen sollte, dass die Lebenserscheinungen ohne diese Annahme keine Aussicht haben, jemals auch nur im Princip erklärt werden zu können. Es ist ganz richtig, wenn Bunge¹⁾ sagt, dass wir heute noch nicht im Stande sind, irgend einen einfachen Lebensvorgang aus den bekannten chemischen und physikalischen Kräften vollständig zu erklären, aber damit ist gewiss noch lange nicht die Unerklärbarkeit desselben aus diesen Principien bewiesen. Dazu

¹⁾ Gustav Bunge, „Vitalismus und Mechanismus“, ein Vortrag. Leipzig 1886.

kommt, dass eine Verjüngung des Lebens durch Conjugation im Sinne von Maupas Allem widerspricht, was wir sonst von den natürlichen Vorgängen wissen, wie ich dies schon in einer früheren Schrift angedeutet habe. Wieso eine nahezu erschöpfte Lebenskraft dadurch wieder auf ihre ursprüngliche Höhe gehoben werden soll, dass sie sich mit einer andern Portion derselben ebenso erschöpften Kraft verbindet, finde ich wenig begreiflich. Maupas weiss darauf nur zu erwidern, dass wir das Wesen keines „phénomène primordial“ kennen, allein wenn wir auch die chemischen Prozesse, welche z. B. das Phänomen der Assimilation hervorbringen, nicht in ihrem ganzen Zusammenhang verfolgen können, weil dasselbe sehr verwickelt ist und sich seine rasch ineinander übergehenden Stadien bis jetzt nicht einzeln erkennen liessen, so folgt doch daraus keineswegs die principielle Unbegreiflichkeit des Vorgangs. Diese aber liegt, meines Erachtens, bei dem „rajeunissement karyogamique“ vor, von dem man weder den Ausgangspunkt, den Erschöpfungszustand der „Lebenskraft“ noch den Endpunkt, ihre „Verjüngung“, noch irgend etwas von den dazwischenliegenden Stadien weiss; das Ganze ist einfach ein Phantasiegebilde, hervorgegangen aus der alten, tief eingewurzelten Vorstellung von der Nothwendigkeit des Todes und der „belebenden“ Wirkung der Befruchtung. Ich verzichte übrigens darauf, meine Widerlegung der Maupas'schen Ansichten auf die principielle Verwerfung des Verjüngungsgedankens zu gründen; ich bedarf dieser Stütze nicht.

Wenn wir die Frage stellen, wie kommt man überhaupt dazu, die Amphimixis als eine Erneuerung oder Verjüngung der Lebenskraft aufzu-

fassen, weshalb ist man nicht damit zufrieden, in dieser Vereinigung von zwei Kernen das zu sehen, was die Beobachtung uns lehrt, die Verbindung zweier Kernsubstanzen und somit die Vermischung zweier, individuell verschiedener Vererbungs-Anlagen? Maupas selbst gibt zu, dass dies vorliege, ja sogar, dass darin eine Beförderung der Variabilität liege, wie sie zu Selectionsprozessen erforderlich ist. Warum begnügt man sich mit diesem Resultat nicht, warum sucht man in dem Vorgang noch mehr?

Offenbar aus keinem andern Grunde, als weil man von der altererbten Vorstellung durchdrungen ist, dass ohne „Befruchtung“ eine Entwicklung des Eies nicht stattfinden könne, dass „Befruchtung“ gleich „Belebung“ sei. Ist nun aber diese Vorstellung nicht längst durch die Thatsachen widerlegt? Wissen wir nicht, dass ein Ei sich unter Umständen auch ohne Befruchtung entwickeln kann? und ist dies nicht in vielen Fällen, z. B. bei Apus und bei der Biene, dasselbe Ei, welches auch befruchtet werden kann? Niemand würde es eingefallen sein, in der „Befruchtung“ eine Belebung des Eies zu sehen, wenn die grosse Mehrzahl der Eier sich parthenogenetisch entwickelte und wenn die Wissenschaft zuerst die Parthenogenese, dann erst die Entwicklung mit Befruchtung kennen gelernt hätte. Man würde dann gesagt haben: es muss in der Vermischung zweier Vererbungstendenzen irgend ein Vortheil gelegen sein, der zur Einführung der Amphimixis geführt hat. Nun liegt die Sache umgekehrt; die Menschheit hat Jahrhunderte hindurch die Vermischung als die unerlässliche Vorbedingung der Entwicklung eines Sprösslings gekannt, und nun, da man findet, dass ein Ei unter Umständen sich auch ohne Befruchtung

entwickelt, kann man sich nicht von dem alten Vorurtheil los machen, dass die Vermischung eben nicht Vorbedingung der Entwicklung sei, sondern ein accessorisches Moment, das seine besondere und ganz andere Bedeutung in sich trägt. Man klammert sich an eine behauptete „Nachwirkung“ des belebenden Einflusses der Befruchtung auf mehrere, auf viele Generationen, und gegen ein so unlogisches Verfahren ist auch mit Thatsachen nichts zu machen, denn die Zahl der Generationen, für welche diese Nachwirkung ausreicht, hängt ganz vom Belieben des Argumentirenden ab und wächst mit der Länge der durch Beobachtung nachgewiesenen Reihe parthenogenetischer Generationen. Auch Maupas findet die Zahl dieser Generationen, welche bei einigen „selten“ Arten von Crustaceen und Insekten sich folgen können, durchaus ungenügend, um daraus den Schluss zu ziehen, dass diese „agamen“ Generationen unbegrenzt andauern könnten. Ich glaube nun allerdings, dass sie in den meisten Fällen wirklich nicht unbegrenzt andauern, weil es eben von der Natur meist auf eine cyklische Fortpflanzung der Art abgesehen ist, auf einen regelmässigen Wechsel von Parthenogenese und geschlechtlicher Fortpflanzung. Nun gibt es aber doch Arten, wie die zu meinen Versuchen benutzte *Cypris reptans* (siehe: Theil II dieser Schrift), bei welcher zweifellos ein solcher Cyklus nicht mehr existirt und bei welcher Parthenogenese ununterbrochen andauert. Vierzig Generationen, die ich ungefähr beobachtet habe, sind zwar noch keine endlose Reihe, aber ein Cyklus, der erst nach vierzig „agamen“ Generationen wieder eine sexuelle brächte, ist bisher noch nicht bekannt geworden. Ob aber derartige Fälle selten, wie Maupas meint, oder häufig sind, ist in Bezug

auf ihre Beweiskraft wohl gleichgültig. Ja wenn sie selbst wirklich ganz fehlten, so läge doch darin noch kein Beweis für die Verjüngungstheorie. Denn auch die Vermischungstheorie — wenn ich meine Ansicht so nennen soll — fusst auf einer arterhaltenden Wirkung der Amphimixis und lässt somit erwarten, dass die Natur überall, wo es nur immer möglich war, Amphimixis in die Fortpflanzungsgeschichte einer Art eingefügt und diese Einfügung obligatorisch gemacht haben wird. Wir könnten uns also gar nicht wundern, wenn Fälle rein agamer Fortpflanzung wirklich nicht vorkämen. Eine „Belebungs-Wirkung“ der Amphimixis würde damit nicht erwiesen sein.

Umgekehrt aber beweist, wie mir scheint, ein einziger Fall fortgesetzter agamer Fortpflanzung, dass Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerlässlich sein kann.

Wenn aber auch nicht unerlässlich, so zeigt doch eben die Seltenheit rein agamer Fortpflanzung, dass sie eine allgemeine und deshalb auch tiefe Bedeutung haben muss. Ihr Vortheil kann sich nicht bloß auf das einzelne Bion beziehen, denn dies kann auch auf „agamem“ Weg entstehen, ohne dadurch irgend etwas an Lebensenergie einzubüssen, es muss also ein Vortheil sein, der sich auf Art-Erhaltung und Art-Veränderung bezieht. Nehmen wir nun einmal an, die Amphimixis gewähre einen solchen Vortheil, der natürlich um so grösser sein wird, je öfter im Laufe der Generationen Amphimixis eintritt, und fragen wir darauf hin: wie würde die Natur es am besten anzufangen haben, um dieser Amphimixis die möglichst grosse Verbreitung in der Organismenwelt zu geben?

Die Antwort darauf möchte etwa folgendermassen lauten:

In Bezug auf die vielzelligen Pflanzen und Thiere würde die Vermehrung durch Knospung und Theilung ihrer grossen Vortheile halber zwar beibehalten werden können, aber stets nur auf eine kürzere oder längere Reihe von Generationen. Da aber die geforderte Amphimixis nur dann ausführbar ist, wenn sämtliche Vererbungs-Anlagen des Individuums in einer einzigen Zelle und zwar in deren Kern concentrirt werden, so musste die Einrichtung der Fortpflanzung durch einzellige Keime getroffen und die Amphimixis mit der Fortpflanzung verknüpft werden. Es ist meiner Erinnerung nach noch niemals hervorgehoben worden, dass die Ontogenese der Metazoen und, soviel ich sehe, auch der Metaphyten in erster Linie auf der Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung oder besser auf der von einzelligen Keimen beruht. Nur deshalb, weil sämtliche Vererbungs-Anlagen eines Thieres in einer Zelle concentrirt werden müssen, müssen diese Anlagen auch entwickelt und in der ungefähren Reihenfolge ihrer phyletischen Entstehung als Entwicklungsstadien durchlaufen werden. Wohl gibt es ja ausser den zur geschlechtlichen Fortpflanzung bestimmten Keimen auch noch andere einzellige Keime, Sporen u. s. w., und es liegt auf der Hand, dass die Einzelligkeit der Keime noch andere Vortheile mit sich bringt, als den, die Amphimixis zu ermöglichen, allein keiner dieser einzelligen agamen Keime hat auch nur annähernd die allgemeine Verbreitung wie die Geschlechtszellen, und der Ursprung und das allgemeine Vorkommen der einzelligen Keime ist daher wohl gewiss bei diesen zu suchen.

Ich habe früher gezeigt, wie die Geschlechtszellen, nachdem sie zum ersten Mal von der Natur eingerichtet worden waren, etwa bei einfachen Zellecolonien wie die heute noch

lebende *Pandorina*, nach einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Generationen geschlechtlicher Fortpflanzung schon zur Einrichtung der Reductionstheilung des Kerns kommen mussten, weil sonst durch die periodisch sich wiederholende Vereinigung der Kernsubstanz verschiedener Individuen eine stete Verdopplung der Einheiten dieser Substanz hätte eintreten müssen. Diese Reductionstheilung, welche jetzt für beide Geschlechtszellen der Metazoen sicher nachgewiesen ist, hat aber noch eine andere Seite.

Wir gingen von dem Satz aus, dass die Natur es auf möglichst allgemeine Durchführung der Amphimixis abgesehen habe. Wie konnte sie dies besser erreichen, als indem sie die einzelligen Keime unfähig machte, sich allein für sich zu entwickeln?

Allerdings sind die männlichen Keimzellen durch ihre speciellen Anpassungen an ihren Beruf, die Eizelle aufzusuchen und sich in sie einzubohren, meistens schon so schlecht mit Nährstoffen ausgerüstet, dass eine selbstständige Entwicklung derselben zu einem neuen Bion ohnehin unmöglich wäre, aber bei der Eizelle ist dies anders, und dieser wird die Entwicklungsfähigkeit dadurch genommen, dass die Reductionstheilung ihr die Hälfte ihres Keimplasmas entführt.

Wie verhält es sich nun bei den Einzelligen? Auch hier soll — unserer Voraussetzung nach — periodische Amphimixis von der Natur gesichert werden. Dafür wird es unerlässlich sein, dass wie bei Metazoen und Metaphyten dafür gesorgt werde, dass die zur Copulation bestimmten Thiere zu gewissen Perioden sich paarweise anziehen, dass ihre Kerne in denjenigen Zustand versetzt werden, in welchem sie zur Copulation am geeignetsten sind, d. h. dass sie an Masse

verringert, an Vererbungs-Einheiten (Iden) auf die Hälfte reducirt werden. Alles dies geschieht wirklich. Aber es genügt noch nicht, um den Erfolg völlig zu sichern, denn die Versuche von Maupas lehren, dass trotzdem die Conjugation auch ausbleiben kann. Der Zustand der Brunst, in welchem die Infusorien einander aufsuchen, um sich paarweise zu verbinden, tritt zwar unter gewissen äussern Verhältnissen zu bestimmter Zeit ein, bleibt aber aus, wenn die äussern Verhältnisse dafür nicht günstig sind, und dann erlischt nach einiger Zeit die Fähigkeit zur Conjugation der betreffenden Colonie vollkommen. Ich nehme die Maupas'schen Beobachtungen als richtig und übe an ihnen keinerlei Kritik, aber aus seinen eignen Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, dass seine Deutungen dieser Thatsache durchaus irrig sind, wenn er meint, damit die Verjüngungstheorie stützen zu können. Solche Colonien nämlich, welche die richtige Zeit zur Conjugation verpasst haben, sterben dann nach und nach aus, Maupas meint, sie stürben eines „natürlichen“ Todes in Folge von Altersschwäche. Er glaubt damit einen „physiologischen“ Tod für die Einzelligen nachgewiesen und meinen Ausspruch von der potentiellen Unsterblichkeit derselben widerlegt zu haben.

Aber ich glaube, die von ihm beigebrachten Thatsachen sind noch einer andern und richtigeren Auslegung fähig.

Denn was geschieht, wenn eine Colonie den günstigen Zeitpunkt zur Conjugation verpasst und dadurch die Fähigkeit dazu verloren hat? Dasselbe, was bei der Eizelle geschieht, welche die Reife erreicht und ihre Richtungskörper ausgestossen hat — sie verlieren ihre Entwicklungsfähigkeit und gehen zu Grunde. Dies wird,

so möchte ich vermuthen, in beiden Fällen auch dieselbe Ursache haben: die Reduction der Kernsubstanz, bei den Infusorien also der Substanz des Micronucleus. Das Ei geht zu Grunde, weil seine Kernsubstanz zur Leitung der Ontogenese nicht ausreicht und weil sie ebenso wenig zur Erhaltung des Eies eingerichtet ist; das Infusorium geht zu Grunde, weil sein Macronucleus periodisch erneuert werden muss und weil dies nicht geschehen kann, wenn der Micronucleus zu Grunde geht. Dieser aber geht früher oder später thatsächlich zu Grunde, wie *Maupas* uns berichtet, falls die richtige Zeit zur Conjugation verpasst wird.

Fragt man nun, wie es komme, dass dieser Micronucleus schwindet, wenn Conjugation ausbleibt, so antwortet *Maupas*: die nothwendige Verjüngung des Thiers ist unterblieben, es verfällt dem Greisenalter (*sénescence*) und schliesslich seinem „natürlichen“ Tode. Ich kann dem nicht zustimmen. Die bedeutsamen innern Veränderungen, welche bei der Conjugation erfolgen, sind offenbar von langer Hand her vorbereitet, und Thiere, welche sich zur Conjugation gedrängt fühlen, besitzen bereits innere Zustände des Micro- und des Macronucleus, welche zu tiefen Veränderungen des einen oder des andern, oder beider früher oder später führen müssen, mag nun Conjugation eintreten, oder ausbleiben. Diese Veränderungen aber werden in beiden Fällen im Wesentlichen dieselben sein: Zerfall des Macro-, Zertheilung des Micronucleus. Nur eins erfolgt nicht: die Copulation mit dem Kern eines andern Individuums. Nun wissen wir ja aber, dass die Theilungsproducte des Micronucleus sich alle auflösen bis auf den einen, der die beiden Copulationskerne liefert, und dass dieser eine immer derjenige ist, welcher der Verbin-

dungsbrücke zwischen beiden gepaarten Thieren am nächsten liegt. Wenn es nun also der Einfluss des andern Paarlings ist, der diesen einen Enkelkern befähigt sich weiter zu entwickeln, so wird man schliessen dürfen, dass bei Ausbleiben der Conjugation auch dieser sich auflöst. Darin aber scheint mir die Ursache zu liegen, welche bewirkt, dass in den Nachkommen eines derartig veränderten Thieres die Lebensenergie sich abschwächt und schliesslich ganz aufhört. Es ist die gleiche Sache, wie beim Ei; die „Reifungsvorgänge“, wie sie die Befruchtung einleiten, setzen derartige Veränderungen, dass dadurch das Weiterleben der Eizelle ausgeschlossen ist, es sei denn sie werde befruchtet.

Maupas wird mir antworten, es sei nicht erwiesen, dass derartige Veränderungen eintreten, falls Conjugation ausbleibt, er habe sie an seinen an der Conjugation verhinderten Infusorien nie beobachtet. Er hat sie eben als Alters-Erscheinungen aufgefasst; jetzt aber wird es die nächste Aufgabe sein, genau zu verfolgen, welche Veränderungen an Macro- und Micronucleus eintreten, wenn die Colonie an der Conjugation verhindert wird. Die Untersuchung wird schwierig sein, da sie sich über zahlreiche Generationen von Thieren erstrecken muss, und da das Ende der Conjugationsperiode nicht mit Sicherheit im Voraus zu bestimmen ist und auch nach den Beobachtungen von Maupas nicht gleichzeitig bei allen Thieren einer Colonie eintritt.

Es ist nicht durchaus nöthig, dass die Veränderungen solcher an der Conjugation verhinderter Thiere genau in derselben Weise und denselben Schritten erfolge, wie sie bei conjugirten Thieren erfolgt. Dies ist sogar a priori sehr unwahrscheinlich. Denn man muss nicht vergessen, dass die

Conjugationsperiode sich über viele Generationen hinzieht, während derer sich die inneren Zustände, die die Conjugation herbeiführen sollen, allmählig ausbilden, ihren Höhepunkt erreichen und sich wieder verlieren. Gelangt ein Thier noch rechtzeitig zur Conjugation, dann nehmen auch die längst vorbereiteten Reifungsvorgänge noch ihren normalen Verlauf, wird aber diese Periode verpasst, dann wird die ganze weitere Entwicklung eben eine *abnormale*; das Thier vermehrt sich noch immer weiter, oft noch hundert Mal und mehr, aber es ist von dem ihm vorgezeichneten Wege der normalen Entwicklung abgewichen, seine Kerne entarten, bald der *Macro-* bald der *Micronucleus* zuerst, und zuletzt kann weder die *Assimilation* noch auch selbst die vollkommene Ausbildung der Körperform aufrecht erhalten werden, und ein Thier nach dem andern stirbt aus. Die Unregelmässigkeit in der Folge dieser Erscheinungen, wie sie *Maupas* beschreibt, deutet schon darauf hin, dass ein *abnormaler* Prozess hier vorliegt.

Gibt es einen natürlichen Tod bei den Einzelligen?

Was könnte uns nun veranlassen, diesen Vorgang dem normalen Tod der Metazoen gleich zu stellen? Doch wohl nur die überkommene Meinung, es müsse überall einen normalen „*physiologischen*“ Tod geben. Man übersieht dabei, dass die *Conjugation* für das *Infusorium* die *Norm* ist, ein Vorgang, der in seiner periodischen Wiederkehr von der Natur vorgesehen und auf welchen die ganze Lebensmechanik des *Infusoriums* gewissermassen berechnet ist. Die Natur will die *Amphimixis* und erzwingt sie eben durch jene innern Umwandlungen, welche die Thiere zur Paarung

treiben und welche sie so verändern, dass sie beim künstlichen Verhindern der Conjugation nach und nach zum Leben unfähig werden. Es ist — wie eben schon hervorgehoben wurde — genau dasselbe, wie das Ausbleiben der Befruchtung. Die Samenzelle, welche nicht zur Vereinigung mit der Eizelle gelangt, geht zu Grunde. Wenn Jemand Freude daran hat, unsere kaum erst etwas geklärten Vorstellungen von Neuem wieder zu verwirren, so kann er dies ja den „normalen Tod“ der Samenzelle nennen; ich nenne es im Gegentheil einen „zufälligen“ Tod, wenn ich auch wohl weiss, dass dieser unglückliche Zufall unendlich viel häufiger eintritt, als die glückliche Erreichung des der Samenzelle vorgezeichneten normalen Lebenszieles. Bei den meisten Thierarten gehen Millionen von Samenzellen zu Grunde, ehe eine einzige einmal ihr Ziel erreicht; ja grade deshalb sind ihrer ja so ungeheuer viele, weil der Weg zum Ei so schwer zu finden ist. Soll man nun dieses Zugrundegehen als etwas Normales bezeichnen, weil es häufig eintritt? ist nicht die Erreichung des Eies das normale Ziel des Lebensganges eines Samenfadens? und ist das Zugrundegehen der zahlreichen verirrtten Samenzellen nicht die einfache Folge davon, dass sie auf ein längeres selbstständiges Leben nicht eingerichtet sind? dass ihre lebendige Kraft bald erschöpft ist, weil keine Vorkehrung für ihre Erneuerung durch Nahrungsaufnahme getroffen ist? Ist diese aber etwa deshalb nicht getroffen worden, weil sie nicht hätte getroffen werden können, auch wenn es wünschenswerth gewesen wäre? Ich denke, die Samenzellen haben deshalb keinen Mund und keine sonstigen Einrichtungen zu ihrer Ernährung erhalten, weil sie sie zur Erreichung des Zweckes, zu dem sie da sind, nicht brauchen, sonst aber

hätten sie auch zum Weiterleben eingerichtet werden können. Nutzlose Einrichtungen werden eben nicht getroffen. Verirrte Samenzellen haben keinen Werth mehr für die Art, sie können ruhig zu Grunde gehen, und ganz ebenso ist es bei den Infusorien, welche die Conjugation verpasst haben; sie sind werthlos für die Art, denn die Erhaltung der Art fordert periodische Kreuzung der Individuen, und dazu sind sie nicht mehr fähig. Hätten die Infusorien nicht für diese Kreuzung eingerichtet werden müssen, so würden sie ohne Amphimixis unbegrenzt weiter leben, grade so, wie ein parthenogenetisches Ei weiter lebt. Aber grade diese Veränderungen, welche das Infusorium copulationsfähig machen, entziehen ihm die Möglichkeit, ohne Conjugation unbegrenzt weiter zu leben, wie dem Ei die beiden Reductionstheilungen diese Möglichkeit entziehen. Die Parallele kann sogar noch genauer durchgeführt werden, denn wie Kupffer und Böhm¹⁾ an *Petromyzon* gezeigt haben, gibt es Thiere, deren Eier nur die erste Richtungstheilung eingehen, solange sie nicht mit einer Samenzelle in Berührung kommen, die zweite aber erst, nachdem ein Samenfaden in sie eingedrungen ist. Solche Eier behalten also, wenn sie unbefruchtet bleiben, so viel Keimplasma in sich, als sie zur Embryogenese brauchen, werden aber trotzdem unfähig zu parthenogenetischer Entwicklung. Wir wissen zur Stunde noch nicht zu sagen, auf welchen intimen Veränderungen diese Unfähigkeit beruht, soviel aber dürfen wir schliessen, dass sie eine Folge der die Amphimixis vorbereitenden Veränderungen ist. Diese Eier sind schon so vollständig auf Amphimixis eingerichtet, dass ihre Entwicklungsfähigkeit schon durch die

¹⁾ Böhm, „Ueber die Befruchtung des Neunaugen-Eies“, Sitzgsber. d. math.-phys. Klasse d. bayr. Akad. d. Wissensch. zu München, 1887.

Vorbereitungen dazu aufgehoben wird. Wie aber Eier, welche diese innern Veränderungen einmal eingegangen sind, nicht ewig auf dieser Stufe stehen bleiben können, sondern sehr bald sich weiter und zwar derart verändern, dass sie nun auch zur Befruchtung nicht mehr geeignet sind und schliesslich zerfallen, grade so verhält es sich mit den Infusorien: sie werden nach Verpassung der Conjugationszeit unfähig zur Conjugation und zuletzt auch zum Leben.

Es gäbe nur einen Gesichtspunkt, soviel ich sehe, von welchem aus sich das allmälige Absterben der nicht zur Conjugation gelangten Infusorien als eine Art von natürlichem Tod mit Recht auffassen liesse. Wenn es gelänge nachzuweisen, dass dieses Zugrundegehen auf einer speciell auf diesen Punkt gerichteten Anpassung beruhte. Dieser Gesichtspunkt lag natürlich Maupas fern, der ja grade auf der alten Anschauung besteht, nach welcher der Tod ein allgemeines Attribut des Lebens und keine Anpassungserscheinung ist. Man könnte aber von meinem Standpunkt aus folgendermassen argumentiren. Conjugation sollte periodisch stattfinden, weil Kreuzung der Individuen zur Erhaltung und Weiterbildung der Art nothwendig ist. Wenn es nun nicht möglich war, den wirklichen Eintritt derselben für alle oder doch die grosse Mehrzahl der Thiere und der Colonien zu sichern, dann würde die Gefahr vorgelegen haben, dass nichtgekreuzte Thiere, ja nichtgekreuzte ganze Colonien die Ueberhand bekommen hätten. Um dies zu verhindern, musste den Thieren, welche nicht zur Conjugation gelangten, die unbegrenzte Lebensdauer abgeschnitten, kurz ein natürlicher Tod eingerichtet werden, und dies geschah, indem z. B. der Macro-

nucleus des Thieres so gebildet wurde, dass er sich durch den Stoffwechsel abnützte, der Micronucleus aber so, dass er durch die die Amphimixis vorbereitenden Theilungen der Auflösung anheimfallen musste oder wie immer man sich dies sonst zurechtlegen wollte.

Principiell hätte ich gegen eine solche Auffassung nichts einzuwenden, doch glaube ich kaum, dass sie richtig ist; die Analogie mit den Sexualzellen spricht gegen sie. Ich zweifle durchaus nicht daran, dass es der Natur möglich gewesen wäre, einen natürlichen Tod für die der Conjugation entgangenen Thiere einzurichten, falls dies zur Erhaltung der Art nöthig gewesen wäre, aber es scheint nicht nöthig gewesen zu sein, da solche Thiere ohnehin schon zu Grunde gehen. Schwerlich wird Jemand behaupten wollen, das Zugrundegehen einer verirrtten Samenzelle beruhe auf der besonders für sie getroffenen Einrichtung eines natürlichen Todes. Sie geht offenbar im Gegentheil einfach dadurch zu Grunde, dass die für ihr Weiterleben erforderlichen Lebensbedingungen ihr versagt blieben — nämlich die Copulation mit der Eizelle. Aber auch diese Letztere stirbt aus demselben Grunde ab, wenn sie nicht befruchtet wird. Ich habe vor Jahren einmal beschrieben, wie verschieden sich die Eier zweier nächstverwandter Crustaceenarten verhalten, wenn sie keine Aussicht haben befruchtet zu werden.¹⁾ Wenn man ein Weibchen von *Moina paradoxa*, welches Winter-eier in seinem Ovarium trägt, von Männchen absperrt, so legt es trotzdem seine Eier in den Brutraum ab; dort aber

¹⁾ Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden“, Leipzig 1876—79, Abhandlung IV, „Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Winter-eiern“.

zerfallen dieselben schon nach wenigen Stunden vollständig und werden von eindringendem Wasser fortgeschwemmt. Ganz anders bei *Moina rectirostris*. Hier wird das reife Winterei, welches bereit zur Ablage in den Brutraum des Ovarium des Thieres fast ganz erfüllt, nicht abgelegt, wenn nicht ein Männchen vorhanden ist und von ihm die Begattung eingeleitet wurde. Das isolirte Weibchen behält sein Ei im Ovarium, und dasselbe bleibt mehrere Tage lang scheinbar unverändert und wohl auch noch befruchtungsfähig. Dann aber verändert es sein Aussehen, verliert die gleichmässig feinkörnige Beschaffenheit, seine Fetttropfen und Eiweisstheilchen ballen sich zu grösseren unregelmässigen Schollen zusammen, die nun nach und nach, aber immerhin ziemlich rasch der Resorption anheimfallen. Statt des Wintereies werden nun parthenogenetische Sommereier gebildet, und man kann sagen, dass die Substanzmenge des Wintereies bei ausbleibender Begattung dem Thiere und der Art nicht verloren geht, sondern zur Bildung neuer und nicht befruchtungsbedürftiger Eier verwandt wird. Niemand wird zweifeln, dass die Gewohnheit, das Winterei erst auf den Reiz der Begattung hin abzulegen, eine Anpassung ist, aber wer möchte wagen, das Zerfallen des im Ovarium zurückbleibenden unbefruchteten Eies in diesem Sinne zu deuten? Gewiss ist dieser Zerfall zweckmässig, aber es gibt auch unbeabsichtigte Zweckmässigkeiten, und die andere *Moina*-Art beweist, dass wir es hier mit einer von diesen zu thun haben, denn bei dieser zerfällt das Ei im Brutraum, falls die Befruchtung ausbleibt. Das Zerfallen an und für sich ist also keine Anpassung, sondern die einfache Folge der Constitution des Eies, welches eben durch

die Vorbereitung zu der ihm bevorstehenden Befruchtung so verändert wird, dass es sich weder zum Embryo entwickeln, noch fortleben kann. Ganz ähnlich steht es — wenn ich nicht irre — mit dem Infusorium; das allmälige Entarten der nicht zur Conjugation gelangten Thiere ist wohl keine besondere Anpassung, sondern eine unmittelbare und ohne besondere Gegenmassregeln¹⁾ unvermeidliche Folge der zur Einleitung der Conjugation nothwendigen innern Umgestaltungen.

Es wird also auch in dem Sinne einer Anpassung zur Verhütung des Ueberhandnehmens unconjugirter Thiere nicht von einem natürlichen Tode gesprochen werden können; von einem solchen in Bezug auf „die Infusorien“ im Allgemeinen könnte ohnehin nicht die Rede sein, da es ja nur die abnormerweise nicht zur Conjugation gelangten Thiere wären, für welche der natürliche Tod eingerichtet worden wäre.

Wir brauchen also überhaupt nicht darüber zu streiten, ob das Aussterben der Jungesellen unter den Infusorien eine ad hoc getroffene Anpassung ist, direct dazu eingeführt, diese gemeinschädlichen Individuen zu beseitigen, oder ob dasselbe, wie ich lieber annehmen möchte, schon von selbst erfolgt durch die auch bei ihnen eintretenden vorbereitenden Veränderungen zur Paarung. Auch in dem ersteren Falle wäre Maupas nicht damit gedient, da der von ihm be-

¹⁾ Bei diesen „Gegenmassregeln“ denke ich an die von R. Hertwig gefundenen interessanten Thatsachen, welche von ihm als eine „Parthenogenese“ der Infusorien gedeutet werden. Die Sache scheint aber noch nicht reif genug, um hier genauer erörtert zu werden. Vergl. R. Hertwig, „Ueber die Conjugation der Infusorien“, München 1889.

hauptete natürliche Tod das Gegentheil einer Anpassung ist, nämlich eine primäre Eigenschaft des Lebens, die Eigenschaft, sich selbst durch sich selbst zu erschöpfen. Die Infusorien müssen sterben, so lautet seine Ansicht, sie können aber durch das Zaubermittel der Conjugation gerettet und ihr Leben wieder um eine Spanne Zeit verlängert werden.

Das ist eine Ansicht, die sich nicht eigentlich widerlegen lässt, man kann nur zeigen: dass sie ihren Ursprung in unserer früheren mystischen Anschauung vom Leben hat und dass sie überflüssig ist.

Wie lange schon hat man nicht die Conjugation die „geschlechtliche Fortpflanzung“ der Infusorien genannt, ehe man noch das Genauere des Vorgangs kannte. Das Tertium comparationis war die Verschmelzung zweier Zellen zu einer, wie solche der Befruchtung und der Conjugation, wenigstens in ihrer ursprünglichen Form eigen ist. Ich habe schon seit vielen Jahren in meinen Vorlesungen hervorgehoben, dass Conjugation überhaupt keine Fortpflanzung ist, sondern viel eher das Gegentheil davon. Denn Fortpflanzung schliesst eine Vermehrung der Individuenzahl ein, mindestens doch um eins, hier aber liegt eine Verminderung vor: Zwei schmelzen zu Einem zusammen. Es hätte also schon längst geschlossen werden können, dass der Vorgang, den wir in der Conjugation und in der Befruchtung vor uns sehen, an und für sich mit der Fortpflanzung nichts zu thun hat. Zu dieser Erkenntniss ist Maupas jetzt gekommen und entwickelt sie vollkommen klar und richtig, wenn er sagt, dass die Befruchtung bei den Metazoen zwar immer mit der Fortpflanzung verknüpft ist, dass dies aber an und für sich nicht nothwendig so sein müsse

und dass thatsächlich bei den Infusorien die Conjugation nichts mit der Fortpflanzung zu thun habe. Die Meisten hatten bis dahin geglaubt, dass die Conjugation die erlöschende Fähigkeit zur Zweitheilung wieder auffrische; Maupas zeigt, dass dem nicht so ist, dass nicht nur die Zweitheilung nach der Conjugation zuerst langsamer erfolgt als vorher, sondern dass Thiere, die an der Conjugation gehindert werden, lange Zeit noch fortfahren sich zu theilen.

Die Ansicht, welche er damit widerlegte, war keine durch sichere Beobachtungen der Wissenschaft aufgenöthigte gewesen, sondern eine von jenen Anschauungen, welche bewusst oder unbewusst aus andern überkommenen und eingewurzelten Anschauungen übertragen werden. Die „lebenweckende“ Befruchtung schien lange Zeit die Vorbedingung aller Entwicklung und Fortpflanzung zu sein. Die dem entgegenstehenden Thatsachen wirkten zunächst nicht stark genug, um diese Grundvorstellung zu erschüttern; das Vorurtheil, dass der Zauber der Befruchtung das eigentlich lebenerhaltende und lebenerweckende Princip sei, blieb bestehen, und die Thatsachen der ungeschlechtlichen und parthenogenetischen Fortpflanzung wurden mittelst irgend welcher Ausflüchte — Wirkung der Befruchtung über mehrere Generationen hinaus etc. — in das Prokrustes-Bett dieser Grundanschauung hineingezwängt.

Auch Maupas bleibt in dieser alten Grundanschauung halb noch stecken. Obgleich er richtig erkannt hat, dass Befruchtung und Fortpflanzung zwei ganz verschiedene, ja eigentlich entgegengesetzte Vorgänge sind, dass sie zwar verbunden sein können (bei den Metazoen), aber durchaus nicht immer verbunden sind (Protozoen), so behält er den-

noch die alte Ansicht von der das Leben erneuernden Wirkung der Amphimixis bei, nennt sie ein „rajeunissement karyogamique“ und erklärt sie für das Mittel, welches das sonst dem Tod verfallene Leben immer wieder von Neuem anfacht. Er vergisst ganz, dass diese Anschauung lediglich auf der Thatsache der Befruchtung bei den Metazoen beruht, d. h. auf der dort vorhandenen unzertrennlichen Verbindung von Befruchtung und Fortpflanzung, von welcher er selbst zeigt, dass sie bei den Protozoen fehlt. Die Consequenz dieses Fehlers, dass nämlich in diesem Fall das „post hoc“ kein „propter hoc“ ist, übersieht er und beharrt auf dem alten Standpunkte, der doch nur so lange Berechtigung hatte, als man noch glauben musste, dass neues Leben nur aus Amphimixis entstehen könne, d. h. dass Fortpflanzung stets mit Befruchtung verbunden sei.

Für mich ist — wie schön gesagt wurde — die Fähigkeit unbegrenzter Fortdauer des einmal begonnenen Lebensprozesses die eigentliche Grundeigenschaft desselben. Dieselbe fehlt nun bekanntlich so zahlreichen Lebensformen, dass man sie die längste Zeit ganz übersehen und grade die zeitliche Beschränkung des Lebens und den Eintritt des natürlichen Todes für ein alles Lebendige beherrschendes Grundgesetz gehalten hat. Ohne Zweifel ist die Fähigkeit zur Unsterblichkeit in sehr vielen Fällen grösseren und kleineren Complexen lebender Substanz verloren gegangen, und es scheint mir von Interesse, den Ursachen nachzuforschen, welche diesen Verlust herbeiführten, ihn nothwendig oder doch vortheilhaft machten.

Es sei nur kurz daran erinnert, in welcher Weise sich die Sterblichkeit der Metazoen verstehen lässt, da in früheren

Aufsätzen davon bereits gehandelt wurde und meine Ansicht darüber sich in keinem wesentlichen Theil geändert hat. Die Unsterblichkeit der Einzelligen übertrug sich bei den Metazoen und Metaphyten auf die Keimzellen, mögen diese nun geschlechtlich differenzirt, d. h. für die Amphimixis eingerichtet sein, oder nicht. In beiden Fällen besitzen sie die potentielle Unsterblichkeit, d. h. sie können unter den ihnen durch ihre Zusammensetzung vorgeschriebenen Bedingungen die Lebensbewegung ins Unbegrenzte fortsetzen. Für die geschlechtlich differenzirten Keimzellen gehört zu diesen Bedingungen die Vereinigung zweier derselben in der Amphimixis, bei den „agamen“ und parthenogenetischen Keimzellen fällt diese Bedingung entweder ganz aus, oder sie braucht nur nach gewissen Perioden einmal wieder erfüllt zu werden.

Ich will nicht wiederholen, warum nach meiner Ansicht dem Soma der Metazoen die Fähigkeit unbegrenzter Fortdauer verloren gehen konnte oder musste, und warum für dasselbe der natürliche Tod eingeführt wurde, ich will nur daran erinnern, dass jede Fähigkeit nach dem Princip der Panmixie verloren gehen muss, sobald sie aufgehört hat nothwendig zu sein. Sobald aber die Differenzirung in Soma und Keimzellen, d. h. die Bildung von Metazoen und Metaphyten erfolgt war, trat dies ein; die Art konnte erhalten werden, auch ohne dass das einzelne Individuum unsterblich blieb. Ob diese Unsterblichkeit bei der hohen Differenzirung des Metazoenkörpers überhaupt noch möglich, und wenn dies, ob sie nützlich gewesen wäre, kann hier unerörtert bleiben — genug, sie war nicht nothwendig.

Bei den Protozoen war sie die unvermeidliche Vorbedingung für die Erhaltung der Arten.

Potentielle Unsterblichkeit kommt also nur den niedersten Organismen bis herauf zu den Einzelligen, und den Keimzellen der Vielzelligen zu, aber auch hier ist sie an die Erfüllung von Bedingungen geknüpft, und diese sind nicht nur die gewöhnlichen Bedingungen der Ernährung, der passenden Medien u. s. w., sondern in den meisten Fällen gesellt sich dazu noch die Bedingung der Amphimixis.

Das Auftreten der Amphimixis in der Organismenwelt.

Wenn wir nun nicht im Stande wären, irgend einen Effect der Amphimixis zu ermitteln, der uns die Allgemeinheit dieser Erscheinung verständlich machte, dann bliebe wohl nichts übrig, als die Verjüngungstheorie anzunehmen. Denn nicht nur zeigt uns die Amphimixis eine Ausbreitung über die gesammte Organismenwelt, soweit wir dieselbe genauer kennen, sondern die Gestaltung derselben ist in tiefgreifender Weise durch sie bedingt und würde ohne sie eine wesentlich andere sein.

Es wurde oben schon geltend gemacht, dass die Nothwendigkeit einer Ontogenese bei den Metazoen wesentlich auf der Nothwendigkeit der Amphimixis beruht, indem dieselbe die Concentrirung der gesammten Anlagen der Art im Kern einer einzigen Zelle zur Voraussetzung hat. Aber nicht nur alle die verschiedenen Formen der directen Ontogenese, sondern auch die verwickelten und so verschiedenartigen Formen des Generationswechsels bei Thieren und Pflanzen beruhen zum grossen und wesentlichsten Theil auf

der Nothwendigkeit, Amphimixis möglich zu machen. Ich sage: „Nothwendigkeit“, weil ich Alles, was wirklich ist, auch für nothwendig halte, auch das, was wir gewöhnlich nur für nützlich erklären, denn in der Natur scheint mir das wirklich Nützliche, d. h. dasjenige, was nicht etwa nur allein für sich gedacht, sondern in Verbindung mit allen seinen Consequenzen nützlich ist, immer auch nothwendig zu sein. Das Nützliche wird zum Nothwendigen, sobald es möglich ist. In diesem Sinne wird man die Amphimixis, weil sie offenbar einen tiefen und wesentlichen Nutzen mit sich führt, für nothwendig erklären dürfen.

Wie wenig sie aber im gewöhnlichen Sinn nothwendig ist, das zeigt am besten ihre ungemein elastische Anpassungsfähigkeit.

Wäre sie wirklich eine „Verjüngung“, d. h. eine Verhinderung des sonst unvermeidlichen Todes, dann müssten wir sie als einen Fundamentalvorgang ausnahmslos überall vorfinden. Dass dies nicht der Fall ist, braucht nicht erst gesagt zu werden. Am allerwenigsten dürfte ihr Auftreten als in offener Abhängigkeit von den äussern Lebensbedingungen stehen. Grade dies aber ist der Fall; ihre Periodicität lässt sich als auf Anpassung beruhend nachweisen.

Bei vielen Tausenden höherer Thierarten tritt Amphimixis jedesmal zwischen je zwei Generationen ein; kein Ei kann sich ohne Befruchtung entwickeln. So ist es bei sämtlichen Wirbelthieren. Dann sehen wir plötzlich einzelne Ausnahmen von diesem vermeintlichen Gesetz in dem Kreis der Gliederthiere auftauchen. Die Eier, von denen man glaubte, sie müssen befruchtet werden, um sich entwickeln zu können,

haben bei einer Art zur Hälfte die Fähigkeit erlangt, auch ohne Befruchtung sich zu entwickeln, und zwar zu männlichen Thieren (Biene), während dieselben Eier, wenn sie befruchtet werden, zu weiblichen Thieren werden. Wie aber hier die Männchen, so entstehen bei den Blattläusen Weibchen aus unbefruchteten Eiern, und zwar werden hier nicht bloß eine, sondern zwei, drei oder selbst viele Generationen hintereinander ohne Amphimixis hervorgebracht, dann aber folgt wieder eine Geschlechtsgeneration und Amphimixis findet statt. Wie wenig es sich bei diesem Vorgang um einen Vermehrungsprozess handelt, wie derselbe vielmehr nur äusserlich in den meisten Fällen mit diesem verbunden ist, das zeigt sich bei den Rindenläusen, z. B. bei Phylloxera, denn, wie schon gesagt, besteht ihre Geschlechtsgeneration aus winzigen Thieren ohne Mund und ohne Fähigkeit der Nahrungsaufnahme. Die Weibchen legen nur ein einziges Ei, so dass also hier wie bei der ursprünglichen Form der Conjugation die Zahl der Individuen durch die Fortpflanzung nicht vermehrt, sondern auf die Hälfte herabgesetzt wird. Die Natur könnte uns nicht deutlicher sagen, welchen hohen Werth sie auf die Amphimixis legt, aber auch nicht eindringlicher predigen, dass Vermehrung und Amphimixis zwei getrennte Dinge sind, und dass die Belebung neuer Keime nicht von Letzterer in Abhängigkeit zu stehen braucht.

Wäre Amphimixis ein Verjüngungsprozess, dann könnte seine Wiederholung im Lebenslauf der Arten nicht so kolossalen Schwankungen ausgesetzt sein, bald in jeder Generation sich wiederholen, bald eine, bald zwei, drei, zehn Generationen überspringen, bald in vierzig Generationen ausbleiben, wie ich es für *Cypris reptans* nachgewiesen habe. Man hat

freilich gesagt, es käme hier nicht auf die Generationszahlen der Individuen, sondern auf die der Zellen an, und hat sich die Sache so vorgestellt, als ob etwa nach jeder millionsten oder hunderttausendsten Zellgeneration wieder eine Amphimixis eintreten müsse, damit das Leben andauere. Man hat auch — wie oben schon erwähnt wurde — die „agamen“ Zellgenerationen der Infusorien, welche zwischen einer und der folgenden Conjugationsperiode sich folgen, der Gesammtheit der Zellen verglichen, welche die Person eines Metazoons zusammensetzen, und diese ontogenetischen Zellfolgen in ihrer Gesammtheit den Millionen von Individuen der Infusorien-Colonie gleichgestellt. Für eine bestimmte Zahl von Zellgenerationen soll dann in dem einen und dem andern Fall die verjüngende und lebenerneuende Wirkung der Amphimixis ausreichen. Ich muss bekennen, dass ich dies für Naturphilosophie im schlechten Sinne, d. h. für Spielerei mit unklaren Begriffen halte. Widerlegt wird es schon durch die eine Thatsache, dass der Zellecyklus der Ontogenese bei den höchsten Wirbelthieren und ihrem niedersten Vertreter, dem Amphioxus an Länge gradezu unvergleichbar ist, und nicht minder durch die Erscheinungen der cyklischen Entwicklung, welche uns zeigen, dass in dem einen Fall die Befruchtung nur für eine Ontogenese, im andern für zwei, im andern für drei, sechs oder zehn Ontogenesen ausreicht, gar nicht zu reden von den Fällen, in welchen vierzig Ontogenesen aufeinander folgten, ohne dass Amphimixis wiederkehrte.

Betrachtet man die Amphimixis als eine Anpassung, wenn auch als eine solche von hoher Wichtigkeit, so klären sich die Erscheinungen in einfacher Weise. Wir nehmen nichts an, als dass Amphimixis vortheilhaft ist für die phyletische Entwicklung des Lebens, inclusive die Erhaltung der einmal

erreichten Anpassungshöhe jeder Lebensform (Art), denn diese hängt ebenso sehr von der unausgesetzten Thätigkeit der Naturzüchtung ab, als die Umprägung der Arten. Je öfter **Amphimixis** also im Leben einer Art wiederholt werden kann, um so besser wird diese erhalten werden, um so leichter auch wird sie sich neuen Lebensbedingungen anpassen, d. h. sich umformen.

Bei den Einzelligen muss **Amphimixis** zuerst in der Gestalt aufgetreten sein, in der wir sie heute noch bei den meisten Einzelligen (Flagellaten, Sporozoen, Rhizopoden) kennen: nämlich als völlige Verschmelzung zweier Bionten zu einem.¹⁾

Da dieser Vorgang der Fortpflanzung, d. h. der Vermehrung **direct** entgegenarbeitet, so konnte er nur in grösseren Perioden sich wiederholen,

¹⁾ Maupas schiebt mir (a. a. O. p. 492) die Meinung zu, dass **Conjugation** bei niederen und höheren Protozoen verschiedene Bedeutung hätte, und findet diese „*manière de voir*“ „*superficielle*“ etc. Ich habe nie eine solche Ansicht gehabt, und die einzige Stelle, die in solcher Weise missverstanden worden sein kann („Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung“ p. 52), handelt von der phyletischen Entstehung der **Conjugation**. Wer die Stelle nachlesen will, wird dort eine mit aller Reserve ausgesprochene Vermuthung über die ursprüngliche Bedeutung der Verschmelzung zweier Einzelligen finden. Einen Anfang muss die **Conjugation** doch gehabt haben, und da sie in ihrer heutigen Gestalt in meinen Augen eine Variabilitätsquelle bedeutet, so muss sie ursprünglich eine andere Bedeutung gehabt haben, denn um ihren Nachkommen Variabilität zu sichern, werden sich schwerlich je zwei Moneren vereinigt haben. Es muss also hier ein **Functionswechsel** stattgefunden, oder wie Dohrn es seinerzeit sehr klar schon ausgedrückt hat: es muss eine Nebenwirkung der ursprünglichen Hauptwirkung später zur Hauptsache geworden sein. Maupas nimmt die **Conjugation** als etwas Gegebenes und macht keinen Versuch, sie als etwas Gewordenes zu begreifen. Ich mache ihm daraus keinen Vorwurf, aber sollte es wirklich so „*oberflächlich*“ sein, auch über die Entstehung einer Einrichtung nachzudenken?

sollte nicht die Vermehrung einer solchen Colonie wesentlich beeinträchtigt werden. So sehen wir denn heute noch die Conjugation bei den Einzelligen periodisch auftreten, und zwar — wie uns *Maupas* von den Infusorien gelehrt hat — erst nach einer grossen Zahl von Generationen (120—300) sich wiederholen.

Bei den Metazoen war *Amphimixis*, wie wir sahen, nur dadurch möglich, dass dieselben sich — mochten sie auch noch so zusammengesetzt sein aus Millionen in verschiedenster Weise differenzirten und zu Geweben, Organen und Systemen combinirten Zellen — dennoch wieder mit allen ihren Anlagen in den winzigen Raum der Kernsubstanz einer einzigen Zelle zurückzogen oder concentrirten. Die Folge war eine höchst verwickelte Ontogenese, und es liegt auf der Hand, dass vielerlei Lebensverhältnisse eintreten konnten, welche es wünschenswerth erscheinen liessen, dass die Vermehrung der Art nicht blos und ausschliesslich auf diesem langen, umständlichen und deshalb gefahrvollen Weg erfolgte, dass also nicht die Entstehung eines jeden neuen Individuums mit *Amphimixis* verbunden wurde. So begreifen wir die grosse Ausdehnung und Anwendung der „ungeschlechtlichen“ Fortpflanzung bei den niederen Metazoen, wie bei den Pflanzen.

Es kommt aber hier noch ein Moment hinzu, nämlich die bei beiden genannten Gruppen eintretende Bildung einer höheren Individualitätsstufe: des *Stockes*. Diese war nur durch Theilung oder Knospung der Personen zu erreichen, d. h. durch eine Art der Vermehrung, welche einen innern Zusammenhang der aus einander hervorgehenden Personen möglich macht. Diese Art der Vermehrung liess sich aber nicht mit *Amphimixis* verknüpfen, weil bei ihr die mecha-

nischen Vorbedingungen dazu fehlen. So gab es sich also hier schon durch die Stockbildung, dass Amphimixis nicht in jeder Generation von Personen, sondern nur periodisch in bestimmten Generationen derselben auftrat und daraus folgte dann die Einführung des Generationswechsels, d. h. des Wechsels einer Vermehrung mit und einer solchen ohne Amphimixis. Vieles spielt hier noch mit hinein, was an dieser Stelle weiter auszuführen überflüssig wäre, so vor Allem die allmähig immer höher entwickelte Individualisirung des Stockes durch Differenzirung seiner Personen nach dem Princip der Arbeitstheilung, wie solches schon durch Rudolph Leuckart vor so langen Jahren in überzeugender Weise entwickelt wurde.

Wir verstehen also, warum hier eine kürzere oder längere Reihe von Generationen vorübergeht, ehe wieder einmal die Vermehrung mit Amphimixis verbunden ist. Es ist die nothwendige Folge der Bildung hochdifferenzirter Thierstöcke.

Natürlich soll damit nicht entfernt geläugnet werden, dass ein Wechsel der Fortpflanzungsweise nicht auch ohne Stockbildung eintreten könnte. In derselben Gruppe der Polypen und Quallen, in welcher der eben berührte Generationswechsel eine so verbreitete Erscheinung ist, finden wir auch Arten, die keine Stöcke bilden und die dennoch eine Reihe von Generationen auf dem Wege der Theilung oder Knospung hervorbringen, ehe wieder eine Periode geschlechtlicher Fortpflanzung eintritt. Hier ist offenbar der bloss Wegfall der umständlichen und gefahrvolleren Embryogenese und die damit verbundene raschere Vermehrung das ausschlaggebende Moment gewesen, welches die Amphimixis auf bestimmte Generationen beschränkt hat. So verhält es sich bei unserm Süßwasserpolyphen, der Hydra. Die Länge

der „agamen“ Perioden ist durch die äusseren Lebensbedingungen so regulirt, dass die durch die Amphimixis bedingte Concentrirung sämmtlicher Anlagen der Art in einer Zelle zugleich dazu benutzt wurde, um Dauereier zu bilden, d. h. um die Art über die ungünstige Jahreszeit hinüber zu bringen.

Wie wenig aber die Existenz und die Dauer ungeschlechtlicher Vermehrungs-Perioden mit der Zahl der das einzelne Bion zusammensetzenden Zellen zu thun hat, ergibt sich wieder aus dem gänzlich verschiedenen Verhalten nächstverwandter Thierformen. In derselben Gruppe der Polypen-Medusen finden wir Arten mit langer Periode ungeschlechtlicher Fortpflanzung neben andern, bei welchen dieselbe gänzlich ausgefallen ist, und somit jede Generation unter dem directen Einfluss der Amphimixis steht, d. h. aus befruchtetem Ei hervorgeht. Es gibt bekanntlich Medusen, welche von einem Polypenstock hervorknospen und welche als die Geschlechtsgeneration dieses Stockes damit zugleich das Ende einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen bezeichnen, und es gibt andere Medusen, welche stets nur aus einem befruchteten Ei entstehen und selbst nur befruchtungsbedürftige, d. h. auf Amphimixis eingerichtete Eier hervorbringen.

In anderer Weise hängt die Organisationshöhe mit der Einschaltung ungeschlechtlicher Generationen zwischen die geschlechtlichen und also mit der Periodicität der Amphimixis zusammen. Insofern nämlich, als die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten der Theilung und Knospung bei den höchsten und complicirtesten Metazoen nicht mehr ausführbar sind. Nur bei den niedersten Thierkreisen der Metazoen, bei Coelenteraten, Würmern und Echinodermen kommen sie noch vor, schon bei den Gliederthieren fehlen sie und ebenso bei Mollusken und Wirbelthieren.

Hier — so könnte man denken — wird nun also jeder Act der Vermehrung auch mit Amphimixis verbunden sein, denn wenn Vermehrung durch Theilung und Knospung der Complicirtheit des Baues dieser Thiere halber nicht ausführbar war und daher die Rückkehr zu einzelligen Keimen doch in jeder Generation erfolgen und eine umständliche Ontogenese durchgeführt werden musste, so wird sich die Natur den Vortheil nicht haben entgehen lassen, mit der Einzelligkeit der Keime jedesmal auch Amphimixis zu verbinden. Wir müssten also erwarten, in diesen Thiergruppen nur noch geschlechtliche Fortpflanzung vorzufinden. In dieser Erwartung finden wir uns aber insofern doch getäuscht, als sie nur in der grossen Mehrzahl der Fälle eintritt. In einer Minderzahl aber ist die Amphimixis nicht allgemein durchgeführt, trotzdem die Einzelligkeit der Keime sie so leicht gestattete, sie auch bei dieser Minderzahl bereits mit der Fortpflanzung verknüpft gewesen war und nur in verschiedenem Grade wieder aufgegeben wurde. Nichts zeigt besser als diese Fälle der parthenogenetischen Eientwicklung, wie auch hier das Nützlichkeits-Princip das ausschlaggebende ist. Die Umwandlung der ursprünglich grade für die Ermöglichung der Amphimixis geschaffenen weiblichen Geschlechtszellen zu Keimen, welche der Befruchtung nicht mehr bedürfen, ist der Kunstgriff, dessen sich die Natur dort bedient hat, um Amphimixis zu vermeiden, wo eine Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung wegen allzu hoher Differenzirung des Körperbaues nicht mehr möglich ist.

Hierin liegt — wie beiläufig erwähnt sei — die Lösung eines Räthsels, das mir lange Zeit unlösbar schien, nämlich der auffallenden Beschränkung der Parthenogenese auf wenige bestimmte Gruppen des Thier-

reichs. Sie findet sich bekanntlich nur bei Crustaceen, Insecten und bei den Räderthieren; weder bei Würmern, noch bei Coelenteraten und Echinodermen,¹⁾ und ebenso wenig wieder bei den höchsten Thierkreisen, den Mollusken und Wirbelthieren, ist sie nachgewiesen. Die Lösung liegt darin, dass die niedern Thierkreise der Parthenogenese entbehren, weil sie sie nicht nöthig hatten. Wo hier eine Vermehrung ohne Amphimixis vortheilhaft war, konnte sie leichter und besser durch Theilung oder Knospung erreicht werden. Das Fehlen der Parthenogenese bei den höheren Thierkreisen möchte aber wohl darin seinen Grund haben, dass hier keine Momente eintraten, welche es vortheilhaft erscheinen liessen, die Amphimixis von dem Vermehrungs-Vorgang abzulösen. Dies wird besonders deutlich, wenn wir untersuchen, aus welchen Gründen dies bei den Gliederthieren vielfach vortheilhaft gewesen sein muss.

Periodische Ungunst der Lebensbedingungen hat vielfach den Anlass zur Einführung der Parthenogenese bei Arthropoden und Räderthieren gegeben. Ich brauche nur auf meine oben schon angezogenen Daphniden-Arbeiten zu verweisen, in welchen diese Frage bereits eingehend erörtert wurde. Ueberall wo eine Art auf kleinen Wohngebieten zerstreut lebt, und wo diese rasch wechselnden äussern Einflüssen ausgesetzt sind, die kürzere Zeit hindurch zwar sehr günstig für Leben und Vermehrung, dann aber plötzlich ganz ungünstig, ja zerstörend werden, muss es von grossem Vortheil sein, wenn eine möglichst rasche Vermehrung der Individuen während der günstigen Perioden

¹⁾ Es ist mir nicht unbekannt, dass sie für einzelne Coelenteraten behauptet worden ist. Ob es sich aber hier wirklich um Parthenogenese handelt, scheint mir noch zweifelhaft. Uebrigens würden einzelne Ausnahmen hier die Bedeutung der Regel nicht beeinträchtigen.

stattfinden kann. Darin liegt, so zeigte ich damals, der Vortheil der Parthenogenese in diesen Fällen; denn einmal muss die Vermehrung schon allein dadurch eine um das Vielfache intensivere werden, wenn alle Individuen Weibchen sind, oder, allgemeiner ausgedrückt, wenn alle Keimzellen, welche überhaupt hervorgebracht werden, ein neues Thier liefern. Eine weitere Beschleunigung der Vermehrung tritt aber noch dadurch ein, dass jede Verzögerung der Entwicklung, wie sie durch die Copulation und Befruchtung gesetzt wird, wegfällt.

Von diesen Gesichtspunkten aus erklärt sich nicht nur die Einführung parthenogenetischer Entwicklung im Allgemeinen, sondern auch ihre specielle Gestalt im einzelnen Falle. Bei Daphniden, welche wie die Moina-Arten kleine, rasch sich füllende, aber auch rasch wieder austrocknende Pfützen bewohnen, ist die Zahl der vom Beginn der Coloniegründung an sich folgenden rein parthenogenetischen Generationen eine sehr kleine. Bei *Moina paradoxa* und *rectirostris* treten schon in der zweiten Generation Männchen auf, und einzelne der Weibchen bilden befruchtungsbedürftige Dauereier. Geschähe dies nicht, träte nicht geschlechtliche Fortpflanzung, d. h. Vermehrung mit Amphimixis schon sehr bald nach Gründung der Colonie ein, so würde es häufig vorkommen müssen, dass plötzliche Trockniss die Colonie vernichtete, ohne dass „Dauereier“ gebildet worden wären, die das Leben derselben in latentem Zustand über die Periode der Austrocknung hin erhalten; die Kolonie würde völlig aussterben. Nun hätten ja — so könnte man einwerfen — recht gut auch parthenogenetische Eier mit Dauerschale versehen werden können, wie dies thatsächlich bei andern Phyllopoden, z. B. *Apus*, geschehen ist.

Aber offenbar handelte es sich hier grade darum, der Art den Vortheil der periodisch sich wiederholenden Amphimixis zu sichern, und so wurde diese mit der Bildung der Dauereier verbunden, und die Fortpflanzung so regulirt, dass die Zahl der parthenogenetischen Generationen von der durchschnittlichen Dauer der günstigen Lebensperiode bestimmt wurde. So folgen sich bei den Sumpfbewohnern unter den Daphniden mehrere rein parthenogenetische Generationen, ehe wieder eine zweigeschlechtliche folgt, bei den Seebewohnern aber, deren Existenzbedingungen in unsern Breiten nur durch die Winterkälte unterbrochen werden, ist der Cyklus noch länger. Bei einzelnen Arten kann die Amphimixis sogar ganz aufgegeben werden, und zwar scheint dies am ehesten dann zu geschehen, wenn nicht zweierlei Eier gebildet werden, von welchen die einen zugleich die Dauereier und befruchtungsbedürftig sind, sondern wenn nur eine Art von Eiern gebildet wird, die dann natürlich auch mit schützender Dauerschale versehen sein müssen. So sind bekanntlich bei *Apus cancriformis*, dem gemeinen Kiefenfuss, die meisten seiner Colonien rein parthenogenetisch, und dasselbe findet sich bei einer grösseren Anzahl von Muschelkrebschen des Süsswassers.

Als ich vor einem Jahrzehnt zum ersten Male auf die Parthenogenese dieser kleinen Krebse aufmerksam machte,¹⁾ konnte ich schon drei Stufen dieser Fortpflanzung bei ihnen unterscheiden, die erste durch solche Arten gebildet, welche wie z. B. *Cypris monacha* in jeder Generation sich geschlechtlich fortpflanzen, dann eine zweite, bei welcher mehrere parthenogenetische Generationen mit einer ge-

¹⁾ Siehe: Zoolog. Anzeiger 1880, p. 72 „Parthenogenese bei Ostracoden“.

schlechtlichen abwechseln, und schliesslich eine dritte, welche aus solchen Arten bestehen, bei welchen Männchen bisher noch nie gefunden werden konnten und von welchen heute bei einer Art, *Cypris reptans*, vierzig Generationen lang die reine Parthenogenese durch Beobachtung festgestellt wurde.

Warum nun in diesem und einigen andern Fällen der Vortheil der *Amphimixis* gänzlich aufgegeben wurde, muss dahingestellt bleiben. Nicht jedes Räthsel der Biologie ist heute schon lösbar oder mit Vortheil discutirbar. Doch möchte es sich hier wohl nicht mehr allein um Anpassung handeln, sondern um ein gewissermassen elementares Ueberwuchertwerden der mit *Amphimixis* verbundenen Vermehrung durch die Parthenogenese. Nicht Alles, was wünschenswerth ist, ist auch möglich, und nachdem einmal die Parthenogenese den Vererbungs-Anlagen einer Art einverleibt ist, mögen Verhältnisse eintreten können, unter welchen die Parthenogenese durch die Macht der Vererbung auch auf die Zweigeschlechtliche Generation übertragen wird, ohne, dass Selection etwas dagegen ausrichten könnte. Mag übrigens diese Andeutung auf richtige Pfade führen, oder nicht, jedenfalls ist es für die hier im Vordergrunde stehende Frage klar, dass das Aufgeben eines Vortheils immerhin im Allgemeinen begreiflich ist, während das Aufgeben eines „Verjüngungsprozesses“ des Lebens mit der Fortdauer dieses Lebens in Widerspruch steht.

Es würde von grossem Interesse sein, die verschiedenen Fälle von Parthenogenese von den hier aufgestellten Gesichtspunkten aus genauer ins Auge zu fassen, indessen kennen wir die Lebensverhältnisse der in Betracht kommenden Thiere vielfach nicht hinreichend genau, um die Vortheile abwägen zu können, die der Wegfall der *Amphimixis* oder besser die

Einführung der Parthenogenese in einer grösseren oder geringeren Anzahl von Generationen ihnen gewähren musste. Einige Andeutungen in dieser Richtung seien aber noch gestattet.

Bei der artenreichen Gruppe der Blatt- und Rindensläuse spielt Parthenogenese eine grosse Rolle. Theils werden die Eier abgelegt, theils auch machen sie die Embryonalentwicklung im Innern des Mutterthieres durch. In beiden Fällen beruht der Vortheil der Parthenogenese wie bei den Daphniden auf der ungemein gesteigerten Vermehrung, die natürlich bei den viviparen Aphiden am raschesten ist, da hier die Jungen, ehe sie noch geboren sind, schon selbst wieder Embryonen in sich erzeugen. Es handelt sich aber hier wohl weniger um eine möglichst rasche Ausnutzung einer der Zeit nach beschränkten und wechsellvollen Entwicklungsperiode der Colonie, als vielmehr um die möglichst intensive Ausbeutung einer in den Pflanzensäften überaus reichlich gegebenen Nahrungsquelle. Die massenhafte Hervorbringung von Individuen sichert die Colonie und damit auch die Art vor der Vernichtung durch ihre zahlreichen Feinde, die dann wieder grade durch das massenhafte Auftreten ihrer Opfer selbst wieder an Zahl wachsen und so die Schnelligkeit der Vermehrung dieser Pflanzen-Parasiten auf das höchstmögliche Maass steigern mussten. Hier sehen wir dann auch viele rein parthenogenetische Generationen einander folgen, und die Amphimixis wird nur durch eine einzige Generation von Männchen und Weibchen gesichert, die gegen den Schluss der Periode reichlichsten Nahrungsvorraths auftritt.

Umgekehrt finden wir bei vielen Gallwespen je eine parthenogenetische mit je einer zweigeschlechtlichen Generation abwechseln, und zwar gewöhnlich so, dass die Ge-

schlechtsgeneration im Sommer, die parthenogenetische im ersten Frühjahr oder selbst im Winter auftritt. Dass diese beiden Generationen auch in ihrem Bau verschieden sind, oft sogar sehr verschieden, hängt damit zusammen, dass sie ganz verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt sind, dass sie vor Allem ihre Eier in andere und anders beschaffene Pflanzentheile legen und deshalb einen ganz verschiedenen Lege-Apparat besitzen müssen u. s. w. Doch das braucht uns hier nicht zu beschäftigen. Der Vortheil des Ausfalls der Amphimixis in der Wintergeneration scheint mir hier in der aussergewöhnlichen Ungunst der äussern Lebensbedingungen zu liegen, welchen diese Generation ausgesetzt ist. Manche von diesen kleinen Wespen, z. B. *Biorhiza aptera*, schlüpft mitten im Winter an warmen Tagen des Decembers oder Januars aus, um sofort an den Eichenbüschen hinauf zu kriechen und ihre Eier in die Tiefe der Winterknospen abzulegen, deren schützende harte Deckblätter sie mit ihrem Legestachel mühsam durchbohrt. Ohne Nahrung zu sich zu nehmen, und oft unterbrochen von eintretender Kälte oder der langen Nacht, setzt sie dies Geschäft fort, bis sie ihre Eier alle geborgen hat, oder bis der Tod durch Schnee oder Kälte sie darin unterbricht. Es leuchtet ein, dass dies Verhältnisse sind, unter denen viele Thiere zu Grunde gehen müssen, ehe sie die Eiablage vollzogen haben, und so musste es gewiss ein grosser Vortheil für die Erhaltung der Art sein, wenn nicht nur das sich Aufsuchen der Geschlechter und die Begattung wegfallen konnte, sondern wenn auch jedes Thier, das überhaupt sich durchkämpfte, auch gleich entwicklungsfähige Keime ablegen konnte — wenn jedes Weibchen war.

Es liesse sich über die Anlässe zur Beseitigung der

Amphimixis aus einzelnen oder mehreren Generationen noch Vieles sagen, das Wenige aber wird genügen, um zu zeigen, dass die Einführung der Parthenogenese auf Anpassung an die Lebensverhältnisse beruht, dass die Fortpflanzung ohne Amphimixis überall da aus der geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgeht, wo ein bedeutender Vortheil für die Erhaltung der Art darin gelegen ist. Wir dürfen wohl annehmen, dass es sich dabei um ein Abwägen der Vortheile handelt, welche die Einführung der Parthenogenese bringen muss, gegenüber den Nachtheilen, welche das Aufgeben der Amphimixis mit sich führt. Wir haben nun zwar für die Letzteren noch viel weniger ein sicheres oder selbst nur annäherndes Maass, als für die Ersteren, aber wenn überhaupt meine Ansicht von der Bedeutung der Amphimixis als des Urquells der individuellen Variation richtig ist, dann wird ihr Aussetzen in einzelnen Generationen oder selbst in einer Reihe von Generationen leicht dadurch ausgeglichen werden, dass sie doch immer wieder eintritt und immer wieder von Neuem die Complexe individueller Anlagen zu neuen Combinationen durcheinander mischt. Der Schaden wird um so geringer sein, je grösser die Fruchtbarkeit der Art ist, und damit mag es zusammenhängen, dass wir Parthenogenese meist nur bei Arten mit grosser Fruchtbarkeit antreffen. Individuen, welche von der Höhe der Art-Organisation einen Schritt herabgesunken sind, werden um so eher durch den Kampf ums Dasein ausgemerzt werden dürfen, ohne dass dadurch der Bestand der Art selbst bedroht erscheint. Vielleicht liegt darin der Grund, warum bei einigen wenigen Arten von Krebsen (Cypris-Arten) und Insekten (Rhodites Rosae) die Amphimixis gänzlich ausfallen konnte,

ohne dass sich doch bisher irgend ein Zeichen der Art-Degeneration bei ihnen erkennen lässt.

So viel darf behauptet werden, dass der Ausfall der Amphimixis, wo er auch immer stattfindet, seinen ersten Grund in Anpassung hat, dass der Wechsel zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung, wie wir ihn bei Polypen-Medusen, Bandwürmern u. s. w. finden, in ähnlichen Anforderungen der Lebensbedingungen seinen Grund hat, wie der Wechsel zwischen ein- und zweigeschlechtlichen Generationen, wie wir ihn von Insekten, Crustaceen u. s. w. kennen. In beiden Fällen wird die Amphimixis auf bestimmte Generationen beschränkt, weil sie nicht durchaus nothwendig in jeder Generation auftreten muss und weil ihre Beschränkung von grossem Vortheil ist. Das Mittel, durch welches diese Beschränkung herbeigeführt wird, ist in beiden Fällen ein anderes, nicht etwa weil parthenogenetische Entwicklung sich für die niedern Metazoen nicht hätte einrichten lassen, sondern weil die Natur ihrer hier nicht bedurfte, da sie über das viel wirksamere und gestaltungsreichere Mittel der Theilung und Knospung verfügt. Erst wo dieses ihr nicht mehr zu Gebote stand, musste sie die Geschlechtszellen wieder so umwandeln, dass ihre Entwicklungsfähigkeit nicht mehr an Amphimixis gebunden war.

Es gibt wohl keine Pflanzen, denen das Vermögen der Vermehrung durch Knospung gänzlich abhanden gekommen wäre. Nicht nur die Bildung von Stöcken (Cormen), sondern auch die ausgiebigste Vervielfältigung der Personen und Stöcke auf diesem Wege stand der Natur hier überall zu Gebote, und sie hat davon im reichsten Maasse Gebrauch gemacht. Damit wird es wohl zusammenhängen, dass echte Parthenogenese im Allgemeinen selten ist bei den Pflanzen

und sich nur in wenigen Gruppen vorfindet. Ich muss es besseren Kennern des Pflanzenreichs, als ich es leider bin, überlassen, die Gründe aufzusuchen, weshalb doch auch hier gelegentlich einzellige Keime, die ursprünglich auf Amphimixis eingerichtet waren, später in parthenogenetische Keime umgewandelt wurden. Der bei den niederen Pflanzenklassen ausgedehnt vorkommende Generationswechsel erscheint hier in einer etwas andern Gestalt als in den niedern Thierkreisen, insofern hier nicht nur die mit Amphimixis verknüpfte, sondern auch die agame Vermehrung von einzelligen Keimen ausgeht. Farne, Moose, Lykopodien bringen grosse Massen solcher „Sporen“ hervor, deren Einzelligkeit sicherlich nicht daher rührt, dass sie bei weit entlegenen Vorfahren auf Amphimixis eingerichtet gewesen wären. Vielmehr ist die Einzelligkeit dieser Keime wohl durch die andern Vortheile bedingt gewesen, welche, wie oben schon angedeutet wurde, in der Kleinheit derselben liegen: durch die Leichtigkeit ihres Transportes mittelst Wind und Wasser und durch die Möglichkeit ihrer massenhaften Hervorbringung.

Fassen wir zusammen, so hat sich gezeigt, dass Amphimixis überall da in die Lebenserscheinungen der Arten eingefügt ist, wo es ohne Schädigung anderer vitaler Interessen thunlich war, dass sie unabhängig von der Fortpflanzung auftritt, wo eine Verbindung mit derselben zwar wohl möglich, aber nutzlos gewesen wäre — bei den Einzelligen —, dass sie sich mit der Fortpflanzung verbindet, wo sie eben nur dadurch erst möglich wird — bei den Vielzelligen. Es hat sich ferner gezeigt, dass sie um so häufiger in den Lebenslauf einer Art eingeschaltet ist, je mehr die Lebensverhältnisse derselben dies ohne sonstige Nachtheile gestatten.

Wo es weder auf Stockbildung noch auf rapideste Vermehrung der Individuen in kürzester Zeit ankommt, da sehen wir Amphimixis mit der Entstehung jedes neuen Individuums verknüpft, wo aber die Existenz der Art gefährdet sein würde, falls nicht in raschester Folge und ohne allen Aufenthalt neue Generationen aus der alten entständen, da sehen wir Amphimixis nicht als den unzertrennlichen Begleiter jeder Zeugung, sondern da tritt sie nur bei der Hervorbringung gewisser Generationen ein. Deutet dies Alles schon unverkennbar darauf hin, dass Amphimixis keine unerlässliche Bedingung des Lebens, keine Lebens-Erneuerung oder „Verjüngung“ sein kann, sondern ein Vorgang, der zwar von tiefgreifender Bedeutung, aber kein die Fortdauer des Lebensprozesses bedingender ist, so wird dies in noch helleres Licht gesetzt, wenn man erkennt, wie genau beim Wechsel agamer und amphimixotischer Fortpflanzung die Zahl der agamen Generationen entsprechend den Lebensbedingungen der Art geregelt ist. Die seltnere oder häufigere Wiederholung der Amphimixis im Lebensgang einer Art entspringt nicht der physischen Natur der Art, sondern ihren Lebensbedingungen; ihre Regulirung beruht auf Anpassung; sie kann auch ganz ausgeschaltet werden, und das Leben der Art dauert dennoch fort. Ich wüsste nicht, was uns veranlassen sollte, nachdem wir alles dieses erkannt haben, noch länger zu vermuthen, es müsse in der Amphimixis noch mehr enthalten sein, als ein für die Erhaltung und Umbildung der Arten wesentlicher Vortheil.