

Volumens zu komprimieren und dadurch ihr spezifisches Gewicht um ein geringes zu vergrößern. Dass einer Ctenophore eine derartige Kraft nicht zu Gebote steht und dass ihre Wände einen derartigen Druck nicht auszuhalten im Stande sind, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

#### Litteratur.

- [1] Eimer, a) Zoologische Studien auf Capri. 1) Ueber *Beroë ovatus*. Leipzig 1873.  
b) Versuche über künstliche Teilbarkeit von *Beroë ovatus*. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. XVII.
- [2] Chun, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft, Bd. XI.
- [3] R. Hertwig, Ueber den Bau der Ctenophoren. Jena 1880.
- [4] O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.
- [5] Samassa, Zur Histologie der Ctenophoren. Archiv für mikr. Anat., Bd. XL.
- [6] B e t h e, Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 44, 1894.
- [7] D o g i e l, Die Nervenendigungen in der Schleimhaut der äußeren Genitalorgane des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 41, 1893.
- [8] O. u. R. Hertwig, Die Aktinien, anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften, Bd. 14.
- [9] O. Hertwig, Ueber die Anatomie und Histologie der Chaetognathen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 14.
- [10] Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1893.
- [11] D o g i e l, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Axenzylinderfortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 41, 1893.
- [12] N i e m a c k, Der nervöse Apparat in den Endscheiben der Froschzunge. Anatomische Hefte, 1892.

## Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht.

Von **Wilhelm Haacke**.

Unter allen Fragen der theoretischen Biologie, die heute im Vordergrund der Diskussion stehen, nimmt die nach der Wirkung der Befruchtung eine der ersten Stellen ein. Ich bin auf Grund ausgedehnter Versuche zu Anschauungen über die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht gelangt, die mir der Beachtung der Theoretiker und Praktiker auf biologischem Gebiete wert zu sein scheinen, und die ich im folgenden entwickeln will.

Meine Anschauungen stehen denjenigen Weismann's, der das Haupt einer ausgedehnten Biologenschule ist, diametral gegenüber, und es wird deshalb notwendig sein, dass ich zunächst meine Nichtüberein-

stimmung mit den Weismann'sehen Anschauungen über die Bedeutung der Befruchtung eingehend begründe.

Weismann hat seine Theorie der Befruchtung in einer nicht ganz einwandfreien Form vorgetragen, und diese Form ist Veranlassung gewesen zu einer Kritik, die meiner Ansicht nach nicht das Richtige trifft, und mit der ich mich hier zuerst beschäftigen will.

In seinem Vortrag über „Die inneren Fehler der Weismann'sehen Keimplasma-Theorie“ (Hamburg 1894), den ich allen Anhängern und Gegnern Weismann's zur Lektüre empfehlen möchte, sagt Georg Pfeffer, dass nach Weismann's Anschauungen der Vererbungsverhältnisse „die geschlechtliche Vermischung eigens und allein und nur zu dem Zwecke in die organische Welt eingeführt sei, um der Selektion das nötige Material an individuellen Variationen zur Verfügung zu stellen“. Pfeffer begründet dann seine Ansicht, dass zwischen diesem Satz und der ganzen Anschauung unserer zeitgenössischen Wissenschaft ein Widerspruch bestände, folgendermaßen: Er führt aus, dass Weismann einen Lehrsatz der Wissenschaft in einer durchaus teleologischen Fassung ausgesprochen habe, was zwar Sitte, aber eine recht schlechte Sitte, sei. Diese Sitte würde dadurch entschuldigt, dass man jeden teleologisch gefassten Satz durch eine einfache Umformung in einen kausalen überführen könne. Richtig wäre der umgeformte Satz aber nur dann, wenn der gedachte Zweck zur Wirklichkeit, wenn die Erfüllung des Zwecks Thatsache geworden sei. Man könne alle darwinistischen Erklärungen thatsächlicher Verhältnisse auch teleologisch ausdrücken, wenn das auch nicht zu rechtfertigen sei. „Das Schema für solche Sätze würde lauten: I) [Causal.] Weil das Wesen A durch die Eigenschaft B den Vorteil C vor seinen übrigen Artgenossen voraus hatte, wurde es durch Natur-Auslese zur herrschenden Form gemacht. II) [Teleologisch.] Das Wesen A hat die Eigenschaft B, damit es den Vorteil C genießt“. Der oben angeführte Weismann'sehe Satz würde nach Pfeffer dann folgendermaßen lauten: „II) [Teleologisch.] Der Sexualismus (A) hat die Eigenschaft (B), möglichst große Variation zu erzeugen, damit er (C) dieselbe der Selektion zur Verfügung stellen kann. I) [Causal.] Weil der Sexualismus (A) durch seine Eigenschaft (B) möglichst große Variation zu erzeugen, vor den übrigen Formen der Fortpflanzung den Vorteil (C) voraus hatte, diese der Natur-Auslese zur Verfügung zu stellen, so wurde er durch Natur-Auslese zur herrschenden Form gemacht“. Etwas fasslicher gestaltet, lautet dieser Satz nach Pfeffer: „Weil den mit Sexualität begabten Wesen ihre Eigenschaft, möglichst variable Nachkommenschaft zu erzeugen, im Kampf ums Dasein Vorteil brachte, wurde diese Form von Wesen die herrschende. Damit,“ fährt Pfeffer fort, „sind wir zu dem sonderbaren Gedanken gelangt, dass in dem gegenwärtigen Kampf um's Dasein die Eigenschaften

der zukünftigen Nachkommenschaft Vorteil bringen sollen! Diese Missgeburt von Gedanken ergibt sich aus der falschen Anschauung, dass man alle kausalen Verhältnisse final ausdrücken kann, während dies nur zulässig ist, wenn die Erfüllung des Zweckes Thatsache geworden ist. Der Zweck, den Weismann angibt, ist aber nicht nur keine Thatsache, sondern ist umgekehrt grade die Behauptung, die er zu beweisen sucht. Damit ist die logische Unhaltbarkeit der Weismann'schen Ansicht von dem Sinne des Sexualismus erwiesen“.

Ich glaube nicht, dass diese Deduktionen Pfeffer's einspruchsfrei sind. Ich glaube vielmehr, die Ansichten Weismann's lassen sich in kausaler Fassung folgendermaßen aussprechen: Geschlechtliche Fortpflanzung, oder, sagen wir lieber, wie Weismann gegenwärtig thun würde, Amphimixis gibt Gelegenheit zu ausgiebiger Variation. Ausgiebige Variation ermöglicht es dem Kampf um Dasein, eine passende Auswahl zu treffen. Mit anderen Worten: Weismann will, glaube ich, sagen, dass diejenigen Individuen, welche der Kampf ums Dasein zur Nachzucht auswählt, nur deshalb in genügender Anzahl vorhanden sind, weil Amphimixis, Mischung der Individuen, und damit nahezu unendlich verschiedenartige Kombination individueller Charaktere stattfindet, und in dieser Ansicht vermag ich keinen inneren Widerspruch zu entdecken. Dagegen werde ich im folgenden den Nachweis erbringen, dass die Befruchtung und die nach Weismann's Ansicht mit ihr verbundene Amphimixis nicht die Anzahl in verschiedener Weise abgeänderter Individuen erhöhen kann, dass also der Kampf ums Dasein, der durch Auswahl günstig abgeänderter Individuen nach Weismann zugleich die geschlechtliche Fortpflanzung zu einer allgemeinen Einrichtung heranzüchtete, nicht so wirken kann, wie Weismann es sich denkt.

Zu dem Zwecke, Weismann's Irrtum nachzuweisen, wird es nötig sein, Weismann's Theorie der Amphimixis und die mit ihr eng verknüpfte Determinantenlehre desselben Zoologen etwas näher ins Auge zu fassen.

Nach Weismann's Vererbungstheorie von 1892 sind bekanntlich sämtliche Organe des Organismus in der Keimzelle durch eine Anzahl von Determinanten oder Bestimmungsstücken vorgebildet, und diese sind enthalten in Gebilden, die Weismann „Ide“ genannt hat, und die ihrerseits in den von Weismann sogenannten Idanten, den Chromosomen des Zellkernes der übrigen Forscher, aufgereiht sind. Jedes Id soll das Vermögen haben, den ganzen Organismus zu reproduzieren, aber die Ide sind in der Keimzelle und den sich daraus entwickelnden übrigen Zellen des Körpers nicht bloß in der Einzahl enthalten, sondern jede Zelle enthält eine große Anzahl von Iden. Von den Iden der unbefruchteten Keimzelle wird durch die Richtungskörperbildung die Hälfte ausgestoßen, sowohl in der Ei- als auch in der

Samenzelle. Nachdem jede der beiden Keimzellen durch diese „Reduktionsteilung“ die Anzahl ihrer Ide auf die Hälfte herabgesetzt hat, erfolgt die Befruchtung, wodurch die ursprüngliche Anzahl der Ide wieder hergestellt wird. Indem nun bald diese bald jene Kombination von Iden, die alle mehr oder weniger verschieden von einander sein sollen, durch die Reduktionsteilung ausgestoßen wird, wird nach Weismann eine außerordentlich große Variabilität ermöglicht. Den geschilderten Prozess nennt Weismann „Amphimixis“ oder „Vermischung der Individuen“. Ohne Amphimixis soll es dem Kampf ums Dasein an einer genügend großen Anzahl von Variationen fehlen. Allein wir werden sehen, dass das Vorhandensein von Amphimixis keine ausgiebigere Variation ermöglicht, als ihr Fehlen, dass die Amphimixis demnach nicht die ihr von Weismann beigelegte Bedeutung haben kann.

Um diesen Nachweis zu führen, wollen wir einige einfache hypothetische Beispiele betrachten.

Es handle sich zunächst um eine Organismenart, die nur ein einziges Id in ihrer Keimzelle besitzt und sich nicht geschlechtlich fortpflanzt. In diesem Falle kann das Id nur nach Maßgabe der Anzahl der Determinanten, aus denen es besteht, und der Anzahl der Variationsmöglichkeiten jeder einzelnen Determinante variieren. Besteht es nur aus einer einzigen Determinante, so bezeichnet die Anzahl der Variationsmöglichkeiten dieser Determinante die Anzahl der verschiedenen möglichen Individuen, die sich aus dem Id entwickeln können. Sind zwei Variationsmöglichkeiten vorhanden, so können sich zweierlei verschiedene Individuen entwickeln, bei drei Variationsmöglichkeiten dreierlei, bei  $n$  ebensoviel verschiedene Individuen wie die Zahl  $n$  angibt.

Dieses Beispiel interessiert uns zunächst noch nicht. Ich habe es nur angeführt, um dadurch das bessere Verständnis der folgenden zu ermöglichen.

Es sei nicht ein Id in der Keimzelle enthalten, sondern sie berge deren zwei. Der Organismus, der sich aus dieser Keimzelle entwickelt, kann nun 1) einer sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Art angehören oder 2) einer durch geschlechtliche Fortpflanzung ausgezeichneten Species. Wir wollen beide Fälle gesondert betrachten, und in beiden Fällen wollen wir annehmen, dass in jedem Id nur eine einzige Determinante enthalten sei, und zwar eine Determinante mit zwei Variationsmöglichkeiten, welche letztere in beiden Iden dieselben sind. Die Variationsmöglichkeiten wollen wir mit  $a$  und  $b$  bezeichnen. Wir nehmen nun an, dass die Ide im Anfang einander gleich sind, und dass sie entweder infolge von Umbildungseinflüssen, die sie treffen, in gleicher oder ungleicher Weise verändert werden, oder dass sie auch unverändert bleiben können.

Bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung sind, wenn aus jedem der beiden Ide nichts anderes werden kann als ein Id mit dem Charakter a oder ein Id mit dem Charakter b, folgende Variationsmöglichkeiten vorhanden: 1) Das erste Id erhält den Charakter a, und das zweite Id erhält gleichfalls den Charakter a. 2) Das erste Id erhält den Charakter a, und das zweite den Charakter b. 3) Das erste Id erhält den Charakter b, und das zweite den Charakter a. 4) Das erste Id erhält den Charakter b, und das zweite erhält gleichfalls den Charakter b. Wenn wir nun annehmen, dass nur der Charakter a ein günstiges Verhalten bedeutet, so ist offenbar nur derjenige unserer 4 möglichen Fälle ein günstiger, in welchem beide Ide den Charakter a haben. Die Wahrscheinlichkeit, dass dieser günstige Fall eintritt, ist also  $\frac{1}{4}$ .

So ist es bei einer Organismenart, die sich ungeschlechtlich fortpflanzt, zwei aus je einer Determinante bestehende Ide enthält und für jede Determinante zwei in beiden Iden gleiche Variationsmöglichkeiten, unter denen eine günstig ist, besitzt. Wir wollen nun annehmen, dass bei dieser Art geschlechtliche Fortpflanzung eintritt, ohne dass sonst etwas geändert würde.

Wenn in dem von uns betrachteten Falle geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis eingeführt wird, so muss eines der Ide, von denen wir annehmen wollen, dass jedes in je einen „Idanten“ stecke, aus der Eizelle entfernt werden, ehe diese befruchtet wird, und dasselbe muss bei dem Spermatozoon, das in diese Eizelle eindringt, vor dem Befruchtungsakt geschehen. Wir wollen nun die beiden Ide der Eizelle mit 1, bzw. mit 2, und die des Spermatozoon mit 3, bzw. mit 4, bezeichnen. Durch die Reduktionsteilung kann aus der Eizelle entweder 1, oder 2, und aus dem Spermatozoon entweder 3, oder 4 ausgestoßen werden. Die befruchtungsfähige Eizelle, in der die Anzahl der Ide auf die Hälfte reduziert ist, kann demnach entweder das Id 1, oder das Id 2 enthalten, und das zur Befruchtung der Eizelle reife Spermatozoon entweder das Id 3, oder das Id 4. Es kann demnach die befruchtete Eizelle folgende Kombinationen enthalten: 1) Id 1 + Id 3; 2) Id 1 + Id 4; 3) Id 2 + Id 3; 4) Id 2 + Id 4. Andere Fälle sind unmöglich. Wenn nun, wie wir annehmen, jedes in der Eizelle und im Spermatozoon enthaltene Id nur eine Determinante enthält, die nach den beiden Richtungen a und b variieren kann, so erhalten wir folgende mögliche Fälle. In dem Fall, wo die befruchtete Eizelle die Ide 1 und 3 enthält, kann 1) das Id 1 die Modifikation a und das Id 3 ebenfalls die Modifikation a aufweisen; 2) kann Id 1 die Modifikation a, Id 3 die Variation b zeigen; 3) Id 1 zeigt b, und Id 3 zeigt a; 4) Id 1 zeigt b, und Id 3 ebenfalls die Modifikation b. Wir haben also folgende 4 Möglichkeiten von Variationen: aa, ab, ba, bb. — In dem Falle, wo die befruchtete Eizelle die Idkombination 1 + 4 enthält, haben wir genau dieselben Möglichkeiten wie bei der

Kombination 1 + 3, und dasselbe gilt von 2 + 3 und 2 + 4. Sämtliche mögliche Fälle zeigt folgende Tabelle:

1 + 3	1 + 4	2 + 3	2 + 4
1) aa	5) aa	9) aa	13) aa
2) ab	6) ab	10) ab	14) ab
3) ba	7) ba	11) ba	15) ba
4) bb	8) bb	12) bb	16) bb

Wenn nun, wie wir auch in diesem Falle, der sich nur dadurch von dem vorhin betrachteten Fall unterscheiden soll, dass hier Amphimixis besteht, dort aber nicht, annehmen, dass nur die Modifikation a eine günstige Abänderung bedeutet, wenn also nur diejenigen Individuen, die aus der Kombination aa hervorgehen, so beschaffen sind, dass sie im Kampf ums Dasein überleben können, so gibt es unter den 16 möglichen Einzelfällen, die wir hier haben, 4 günstige. Die Wahrscheinlichkeit, dass in der betreffenden Art erhaltungsmäßige Individuen erzeugt werden, ist also  $\frac{4}{16} = \frac{1}{4}$ , also genau ebenso groß wie in dem vorhin betrachteten Fall, wo keine Amphimixis, keine geschlechtliche Fortpflanzung stattfand. Es ist also völlig einerlei, ob diese existiert oder nicht, und der Beweis dafür, dass es so sein muss, lässt sich auch ganz allgemein führen. Wenn bei einer Organismenart  $n$  Ide mit je 1 Determinante, welche letztere  $n$  verschiedene Variationsmöglichkeiten besitzt, in jeder Keimzelle vorhanden sind, und wenn unter den  $n$  verschiedenen Variationsmöglichkeiten nur eine günstige ist, so ist die Wahrscheinlichkeit der Erzeugung bestmöglicher Individuen der betreffenden Art  $= \frac{1}{n^n}$ , einerlei, ob Amphimixis stattfindet oder nicht, ob also geschlechtliche Fortpflanzung besteht oder nicht.

Es sei mir gestattet, hier noch einen dritten hypothetischen Fall zu erläutern, in welchem die Keimzelle mehr als 2 Ide enthält: Es handle sich um 4 Ide in der Keimzelle, bestehend aus je einer Determinante und um zwei Variationsmöglichkeiten für jede Determinante, die natürlich bei allen 4 Iden dieselben sein müssen. Geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis soll zunächst fehlen. Die 4 Ide wollen wir mit 1, bezw. mit 2, 3 und 4, bezeichnen.

Wenn jedes Id entweder die Modifikation a, oder die Modifikation b annehmen kann, so sind unter den von uns gemachten Voraussetzungen folgende 16 Fälle möglich:

- |         |         |          |          |          |
|---------|---------|----------|----------|----------|
| 1) aaaa | 2) aaab | 6) aabb  | 12) bbba | 16) bbbb |
|         | 3) aaba | 7) abba  | 13) bbab |          |
|         | 4) abaa | 8) bbaa  | 14) babb |          |
|         | 5) baaa | 9) abab  | 15) abbb |          |
|         |         | 10) baba |          |          |
|         |         | 11) baab |          |          |

Wir wollen nun wieder annehmen, dass nur a eine günstige Abänderung bedeute, dass es aber nicht nötig sei, dass sämtliche Ide die Modifikation a aufweisen, sondern dass nur die halbe Anzahl der Ide, vermehrt um 1, die Variation a zu zeigen brauchen, um dem Individuum das Ueberleben zu sichern. Bei dieser Annahme sind unter den oben aufgezählten 16 Fällen die Fälle 1, 2, 3, 4 und 5 günstig. Die Wahrscheinlichkeit, dass die betreffende Organismenart erhaltungsmäßige Individuen hervorbringt, beträgt also bei unseren Prämissen  $\frac{5}{16}$ .

Wir wollen nun wieder annehmen, dass bei der betreffenden Organismenart geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis eingeführt würde, ohne dass sich sonst etwas verändere. Sobald dieses geschehen ist, haben wir es nicht mehr mit einer einzigen Keimzelle zu thun, sondern mit deren 2, von denen jede 4 Ide enthält. Die Eizelle soll die Ide 1, 2, 3 und 4, das Spermatozoon die Ide 5, 6, 7 und 8 bergen.

In der Eizelle sowohl als auch im Spermatozoon wird durch die Reduktionsteilung die Anzahl der Ide auf die Hälfte herabgesetzt, wobei folgende Fälle möglich sind: In der Eizelle können nach erfolgter Reduktionsteilung noch die Ide 1 und 2, oder 1 und 3, oder 1 und 4, oder 2 und 3, oder 2 und 4, oder 3 und 4 zurückgeblieben sein. Im Spermatozoon können entweder die Ide 5 und 6, oder 5 und 7, oder 5 und 8, oder 6 und 7, oder 6 und 8, oder 7 und 8 zurückgeblieben sein. Es können also in der befruchteten Eizelle die dadurch entsteht, dass das reduzierte Spermatozoon sich mit der reduzierten Eizelle verbindet, folgende 36 Kombinationen von Iden enthalten sein:

1256.	1356.	1456.	2356.	2456.	3456.
1257.	1357.	1457.	2357.	2457.	3457.
1258.	1358.	1458.	2358.	2458.	3458.
1267.	1367.	1467.	2367.	2467.	3467.
1268.	1368.	1468.	2368.	2468.	3468.
1278.	1378.	1478.	2378.	2478.	3478.

Von diesen 36 möglichen Idkombinationen wollen wir die erste ins Auge fassen, welche die Ide 1, 2, 5 und 6 enthält.

Es kann erstens jedes dieser Ide die Modifikation a aufweisen. Zweitens können 3 Ide die Modifikation a zeigen und nur 1 der 4 Ide die Modifikation b, und dieses eine Id kann entweder das Id 1, oder 2, oder 3, oder 4 sein. Drittens können 2 Ide die Modifikation a, und 2 die Modifikation b aufweisen, wobei wieder mehrere Fälle möglich sind. Viertens können 3 Ide die Modifikation b und nur 1 die Modifikation a zeigen, was abermals mehrere Fälle ergibt. Endlich können fünftens sämtliche Ide die Modifikation b haben. Wir erhalten also folgende 16 mögliche Fälle:

1) aaaa	2) aaab	6) aabb	12) bbba	16) bbbb
	3) aaba	7) abba	13) bbab	
	4) abaa	8) bbaa	14) babb	
	5) baaa	9) abab	15) abbb	
		10) baba		
		11) baab		

In dem Falle, wo die befruchtete Eizelle die Ide 1, 2, 5 und 6 enthält, sind also obige 16 Kombinationen möglich, und unter ihnen sind nach unseren Prämissen 5 günstige. Ganz dasselbe gilt aber von jeder der 35 übrigen der 36 möglichen Idkombinationen; bei jeder beträgt die Wahrscheinlichkeit, dass eine günstige Variation der durch Befruchtung entstandenen Keimzelle eintritt,  $\frac{5}{16}$ . Wir erhalten also im ganzen 36.16 mögliche Fälle, unter denen 36.5 günstige Fälle sind. Die Wahrscheinlichkeit, dass in der betreffenden Organismenart auf amphimixotischem Wege günstig abgeänderte Individuen erzeugt werden, ist also  $\frac{36.5}{36.16} = \frac{5}{16}$ . Sie ist also genau ebenso groß wie in dem vorher betrachteten Fall, wo keine Amphimixis bestand.

Wir haben also durch obige Exempel den Nachweis erbracht, dass es bei den Prämissen Weismann's völlig einerlei ist, ob Amphimixis besteht oder nicht.

Ich habe bereits in meinem Werke „Gestaltung und Vererbung“ (Leipzig 1893) eine allgemeine Formel aufgestellt, die uns zeigt, wie groß bei den Weismann'schen Annahmen die Wahrscheinlichkeit ist, dass in einer Organismenart erhaltungsmäßige Individuen erzeugt werden. Würden wir mit Hilfe jener Formel (l. c. S. 92) diese Wahrscheinlichkeit in dem von uns zuletzt betrachteten Falle berechnen, so würden wir gleichfalls  $\frac{5}{16}$  bekommen. Gegenwärtig kommt es nur darauf an, zu zeigen, dass Amphimixis nicht die Bedeutung haben kann, die Weismann ihr zuschreibt, dass sie bei den von Weismann gemachten Prämissen keine größere Anzahl günstiger Variationen ermöglicht, als die ungeschlechtliche Fortpflanzung, dass die geschlechtliche Fortpflanzung also nicht in der Weise, wie Weismann es annimmt, gezüchtet sein kann; denn nach Weismann ist die geschlechtliche Fortpflanzung nur deshalb von Vorteil, weil sie günstige Abänderungen in größerer Anzahl hervorbringen soll, als ungeschlechtliche Vermehrung, nicht aber, weil die auf geschlechtlichem Wege entstandenen Individuen ohne weiteres einen Vorteil über die auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen voraus hätten.

Weismann's Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung sind nach allem obigen unhaltbar. Wir wollen sie indessen noch nach einer von Weismann noch nicht in Betracht gezogenen Richtung hin verfolgen, damit uns nicht der Vorwurf gemacht werden kann, wir hätten Möglichkeiten außer Acht gelassen,

die Weismann, der ja so oft seine Anschauungen modifiziere, sich noch offen gehalten hätte.

Wir könnten nämlich noch fragen, ob denn alle Ide, beziehungsweise alle Determinanten eines Organes oder einer Zelle, oder wenigstens die Mehrzahl von ihnen, eine und dieselbe Modifikation aufweisen müssten, um den vom Kampf ums Dasein an sie gestellten Forderungen zu genügen, oder ob es nicht vielmehr auf eine bestimmte Mischung verschiedener Ide und Determinanten ankäme. In dem letzteren Falle würde nicht eine Anzahl gleichsinnig ausgebildeter Ide oder Determinanten den Ausschlag im Kampf ums Dasein geben, sondern die richtige Mischung ungleichsinnig ausgebildeter Ide, bezw. Determinanten.

Bis jetzt haben wir angenommen, dass für jedes Organ eine bestimmte Anzahl von Determinanten gleichsinnig abgeändert sein müsste, damit das betreffende Organ den Anforderungen der Umgebung genügt. Dabei haben wir gefunden, dass es einerlei ist, ob geschlechtliche Fortpflanzung und Amphimixis stattfindet oder nicht. Wir wollen jetzt einen Fall untersuchen unter der Voraussetzung, dass es auf eine richtige Mischung ungleichsinnig abgeänderter Ide beziehungsweise Determinanten ankomme.

Wir wollen annehmen, dass wir es in der Keimzelle einer Organismenart mit 2 Iden zu thun hätten, jedes bestehend aus nur einer einzigen Determinante, und dass für die Determinante jedes Ides 3 Variationsmöglichkeiten beständen, die wir mit a, bezw. mit b und c, bezeichnen wollen. Wir wollen ferner annehmen, die richtige Mischung sei ac, d. h. dass eines der beiden aus je einer Determinante bestehenden Ide die Modifikation a zeigen müsse, und das andere die Modifikation c, damit das aus der betreffenden Keimzelle hervorgehende Individuum den Anforderungen des Kampfs ums Dasein genügen kann.

Zunächst wollen wir unsern Fall bei Abwesenheit von geschlechtlicher Fortpflanzung und von Amphimixis betrachten. Es sind dann folgende einzelne Fälle möglich: 1) Das erste der beiden Ide zeigt den Charakter a, das zweite gleichfalls. 2) Das erste besitzt den Charakter a, das zweite den Charakter b. 3) Das erste zeigt a, das zweite c. 4) Das erste zeigt b, das zweite a. 5) Das erste zeigt b, das zweite gleichfalls b. 6) Das erste zeigt b, das zweite c. 7) Das erste zeigt c, das zweite a. 8) Das erste zeigt c, das zweite b. 9) Beide haben den Charakter c. Außer diesen 9 Fällen sind keine andern möglich. Wenn nun  $ac = ca$  die erforderliche Mischung ist, so haben wir unter unsern 9 möglichen Fällen 2 günstige. Die Wahrscheinlichkeit, mit welcher die Individuen einer Organismenart unter den gegebenen Voraussetzungen günstig variieren, ist also  $\frac{2}{9}$ .

Wenn wir nun wieder annehmen, dass bei der betreffenden Organismenart geschlechtliche Fortpflanzung mit Amphimixis eingeführt

würde, ohne dass sich sonst etwas änderte, so hätten wir zunächst 2 unreduzierte Keimzellen mit je 2 Iden. Die Ide der Eizelle wollen wir 1, bezw. 2, die des Spermatozoon 3, bezw. 4 nennen. Durch die Reduktionsteilung kann nun aus der Eizelle entweder 1 oder auch 2 ausgestoßen werden, oder, was dasselbe ist, es kann entweder 1 oder auch 2 in der Eizelle zurückbleiben, und im Spermatozoon kann entweder 3 oder 4 zurückbleiben. Die möglichen Idkombinationen in der befruchteten Eizelle sind also  $1 + 3$ ,  $1 + 4$ ,  $2 + 3$ ,  $2 + 4$ .

Den ersten dieser Fälle wollen wir nun wieder ins Auge fassen.

Jedes der beiden Ide, beziehungsweise die in ihm enthaltene Determinante, kann den Charakter a oder b, oder c haben, und zwar sind im ganzen wieder 9 Fälle möglich, nämlich: aa, ab, ac, ba, bb, be, ca, cb, cc. Da nun die Mischung  $ac = ca$  die günstige ist, so sind unter den 9 möglichen Fällen 2 günstige. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine befruchtete Eizelle, die aus den Iden 1 und 3 besteht, unter unseren Voraussetzungen den erforderlichen Charakter zeigt, beträgt also  $\frac{2}{9}$ . Dieselbe Wahrscheinlichkeit erhalten wir, wenn wir anstatt der Idkombination  $1 + 3$  die Idkombinationen  $1 + 4$ , bezw.  $2 + 3$  und  $2 + 4$ , in der befruchteten Eizelle haben. Im ganzen erhalten wir also 4.9 mögliche Fälle, und unter diesen 4.9 möglichen Fällen sind 4.2 günstige Fälle. Die Wahrscheinlichkeit, dass in unserer sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismenart erhaltungsmäßige Individuen erzeugt werden, beträgt also  $\frac{4.2}{4.9} = \frac{2}{9}$ . Wir haben also

wieder genau dieselbe Wahrscheinlichkeit wie in dem vorhin betrachteten Fall, wo keine geschlechtliche Fortpflanzung und keine Amphimixis bestand. Die Wahrscheinlichkeit günstigen Verhaltens der Individuen bleibt dieselbe ohne Amphimixis wie mit Amphimixis auch unter der Annahme, dass es auf eine bestimmte Mischung ungleichsinnig abgeänderter Ide, bezw. Determinanten, ankomme.

Es ist daher unmöglich, dass die Weismann'schen Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung richtig sind. Dass aber eine Einrichtung, die so weit in der organischen Welt verbreitet ist, wie die geschlechtliche Fortpflanzung, keinen erheblichen Nutzen haben sollte, ist ebenso unmöglich. Durch die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung stattfindende Mischung verschiedener Plasmen muss vielmehr besseres hergestellt werden, als bei dem Unterbleiben einer solchen Mischung. Das müssen wir unter allen Umständen annehmen. Nun haben wir aber gesehen, dass die Weismann'schen Annahmen zu der Folgerung führen, dass durch geschlechtliche Fortpflanzung nichts besseres erzielt wird als durch ungeschlechtliche. Wenn die geschlechtliche Fortpflanzung aber gleichwohl die Bedeutung hat, etwas besseres zu liefern, als ungeschlechtliche Fortpflanzung, so kann diese Bedeutung nur darin bestehen, dass sämtliche ge-

schlechtlich erzeugte Individuen einer Art an den Wohlthaten der geschlechtlichen Fortpflanzung teilnehmen.

Wie haben wir uns nun die Wirkung der geschlechtlichen Fortpflanzung vorzustellen? Nach meiner Anschauung in der Festigung des Gefüges und in der Herstellung einer Norm für jedes Organ einer Organismenart. Denn die einzelnen Individuen einer Art erleiden verschiedene Lebensschicksale. Das eine wird von diesen, das andere von jenen Umständen beeinflusst, das eine nach dieser, das andere nach jener Richtung abgeändert, und jede Veränderung eines Individuums muss sich auch auf die Keimzellen, die sich in ihm entwickeln, erstrecken. Wir dürfen annehmen, dass kein Individuum ausschließlich günstige Lebensschicksale erfährt, jedes Individuum und in ihm jede Keimzelle wird nach dieser oder jener Richtung hin ungünstig beeinflusst werden. Dadurch wird die Stabilität des plasmatischen Aufbaues der Keimzellen beeinträchtigt, die Keimzellen werden in ihrem Gefüge geschädigt werden. Durch die geschlechtliche Fortpflanzung, die eine gegenseitige Beeinflussung verschiedener Plasmen ermöglicht, gleichen sich die Schädigungen, die jedes einzelne individuelle Plasma erlitten hat, wieder aus. Die Norm wird wieder hergestellt, das Plasmagefüge wieder gefestigt.

Wie ich mir eine Festigung des Gefüges vorstelle, habe ich schon in meiner Antwort auf die von Lendenfeld'sche Kritik der Gemmarienlehre angedeutet (Biolog. Centralblatt, 1894, Nr. 14). Es ist durchaus nicht schwer, zu anschaulichen Vorstellungen über das, was ich Gefügefestigung nenne, zu gelangen. Gefügefestigung kann z. B. dadurch bewirkt werden, dass die einzelnen Elemente eines Bauwerks, wie es jedes meiner Gemmarien ist, dichter aneinander gehoben werden, und auch dadurch, dass die einzelnen Bausteine, die Gemmen, welche die Gemmarien zusammensetzen, so angeordnet werden, dass der Zerfall des Bauwerks weniger leicht als vorher möglich ist. Man legt ja bei einem aus Backsteinen errichteten Bau die einzelnen Ziegelsteine nicht so übereinander, dass die senkrecht stehenden Fugen zwischen ihnen in der Weise zu stehen kommen, dass sie in eine und dieselbe Ebene hineinfallen; vielmehr ordnet man die Steine in der einen Schicht der Länge, in der darüber gelegenen Schicht der Quere nach an, u. dergl. mehr. Ueber die größere oder geringere Festigkeit des Gefüges von Bauwerken gibt es ja anschauliche Beispiele in großer Anzahl. Eine Festigung des Plasmagefüges kann aber dadurch stattfinden, dass die Gemmarien aufeinander einwirken, und hierzu gibt die Befruchtung Gelegenheit. Die gegenseitige Beeinflussung und Festigung der Gemmarien erfolgt nach meiner Ansicht dadurch, dass sie einander anziehen, sich dichter zusammendrängen, und dadurch die Gemmen, aus denen sie bestehen, enger und besser aneinander schieben.

Ich nehme nun an, dass die fest gefügten Gemmarien zerstörenden

Einflüssen irgend welcher Art besser widerstehen, als die locker gebauten, dass also diejenigen tierischen und pflanzlichen Individuen, deren Plasma aus gut gefügten Gemmarien besteht, eine kräftigere Konstitution haben, als die mit schlecht gefügten Gemmarien, dass die ersteren im Kampf ums Dasein überleben, die letzteren nicht, dass also eine Gefügezuchtwahl oder konstitutionelle Auslese stattfindet. Da nun die geschlechtliche Fortpflanzung nach meiner Ansicht die Festigung des Gefüges begünstigt, so kann auch ich sagen, dass sie durch konstitutionelle Zuchtwahl zu einer ziemlich allgemeinen Einrichtung in der Organismenwelt geworden ist. Nötig ist die Befruchtung nicht in allen Fällen, und sie musste auch erst vorhanden sein, ehe die Auslese sich ihrer bemächtigen konnte. Was ihr Dasein anbelangt, so dürfte es, wie ich schon in „Gestaltung und Vererbung“ ausgeführt habe, auf das Vereinigungsbestreben von getrennten Massen gleichartiger Substanz zurückzuführen sein. Nachdem Befruchtung durch dieses Bestreben hier und da erfolgt war, gab es Individuen von verschiedener Gefügefestigkeit, nämlich auf ungeschlechtlichem Wege entstandene, relativ locker gefügte, und durch Befruchtung erzeugte mit festerem Gefüge. Die ersteren wurden durch die konstitutionelle Auslese zum Ueberleben bestimmt, während die letzteren zu Grunde gingen. Mit der Festigkeit des Gefüges wurde also auch die Einrichtung der Befruchtung allmählich herangezüchtet; sie wurde bei den meisten Organismenarten schließlich zu einer dauernden und unerlässlichen Institution. Wir haben somit gleich Weismann die weite Verbreitung der Befruchtung dadurch erklärt, dass wir sie durch Naturauslese herangezüchtet sein lassen.

Aber unsere Erklärung ist doch wesentlich verschieden von der Weismann'schen. Nach uns beseitigt die Befruchtung Abweichungen von der Norm, während sie nach Weismann gerade Abweichungen herbeiführt. Für den, der mit den Thatsachen der Tier- und Pflanzzüchtung bekannt ist, brauche ich wohl nicht weiter darauf hinzuweisen, dass diese Thatsachen für unsere Anschauung und gegen die Weismann'sche sprechen.

Die einzelnen Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung denke ich mir folgendermaßen: Es ist bekanntlich durch Oscar Hertwig nachgewiesen worden, dass die Reifungsvorgänge der Keimzelle zu einer Reduktion der Anzahl der Chromosomen oder Kernstäbe führen. Beim Pferdespulwurm (*Ascaris megalcephala*) teilt sich die Eimutterzelle zunächst auf dem Wege der gewöhnlichen Zellteilung in eine größere und eine kleinere Zelle, von denen jede ebensoviel Chromosomen besitzt wie die Mutterzelle. Auch diese beiden Zellen teilen sich, wobei indessen die Anzahl der Chromosomen in den aus der Teilung hervorgehenden vier Zellen um die Hälfte vermindert wird, weil die Chromosomen sich in diesem Falle nicht teilen, sondern weil

bei der Teilung der aus der Teilung der Eimutterzelle hervorgegangenen Zellen nur die halbe Anzahl der Chromosomen in jede aus der zweiten Teilung hervorgehende Zelle zu liegen kommt. Es entstehen im ganzen vier Zellen, eine große und drei kleine, von welcher letzteren die erste und die zweite aus der Teilung der kleineren, die dritte aus der Teilung der größeren der beiden durch die Teilung der Eimutterzelle entstandenen Zellen hervorgegangen ist. Die Reifungsvorgänge, die zur Bildung der Spermatozoen führen, erfolgen nach demselben Schema wie die Eireifungsvorgänge, mit der Ausnahme, dass anstatt dreier kleiner und einer großen Zelle vier gleich große Zellen gebildet werden. Das Wesentliche an dem Keimzellenreifungsprozesse ist, dass durch ihn die Anzahl der Chromosomen, welche die betreffende Organismenart charakterisiert, auf die Hälfte herabgesetzt wird. Dadurch nun, dass das fertige Spermatozoon in die zur Befruchtung reife Eizelle eindringt, wird die ursprüngliche Anzahl der Chromosomen wieder hergestellt. Es handelt sich bei dem Keimzellenreifungsprozesse also zweifellos um Reduktion der Chromosomenzahl. Ich schließe nun aber aus zahllosen von mir angestellten und demnächst zu publizierenden Vererbungsversuchen, dass dabei nicht bloß eine Reduktion der Anzahl der Chromosomen, die nach meiner Ansicht Vererbungsträger chemischer Eigenschaften sind, erfolgt, sondern auch eine solche der verschiedenen **formgebenden Plasmen**, als deren Sitz ich den Zelleib, insbesondere dessen organischen Mittelpunkt, das Centrosoma, betrachte. Nach meiner Anschauung besteht die befruchtete Eizelle und der Organismus, der sich aus ihr entwickelt, aus zwei verschiedenen Plasmamodifikationen der betreffenden Organismenart, und ich erkläre mir die eigentümlichen von mir beobachteten und in „Gestaltung und Vererbung“ im Auszuge mitgeteilten Vererbungserscheinungen dadurch, dass ich annehme, bei der Reduktionsteilung der Keimzellen werden diese beiden individuell verschiedenen Plasmen voneinander getrennt. Die reduzierte, also zur Befruchtung reife Keimzelle enthält nach meiner Anschauung nur eine einzige individuelle Plasmamodifikation, und dadurch, dass reduzierte Keimzellen miteinander verschmelzen, erhält die befruchtete Eizelle wieder zwei Plasmen. Diese letzteren wirken aufeinander ein, wodurch sie nach meiner Anschauung ihre Besonderheiten bis zu einem gewissen Grade ausgleichen. Sie verlieren dadurch namentlich die Abweichungen von der Norm, die jede individuelle Plasmamodifikation während des Lebens des Individuums erlitten hat. Indessen zeigen meine Vererbungsversuche, dass diese Ausgleicheung keine absolute ist. Ich muss vielmehr annehmen, dass die Differenzen zwischen den einzelnen Plasmamodifikationen nur geringer werden, dass sie aber nicht völlig schwinden, und ferner, dass sich die beiden bei der Befruchtung vereinigten Plasmen bei der Reduktionsteilung der Keimzellen wieder voneinander trennen, so

dass sich jedes aufs Neue mit einem anders gearteten Plasma verbinden kann. Dadurch muss die Befruchtung notwendigerweise die Bedeutung eines nivellierenden Prozesses erhalten, den ich außerdem als einen das Gefüge des Plasmas festigenden betrachte.

Eine ähnliche Wirkung wie die Verbindung zweier individuell modifizierter Plasmen hat nach meiner Ansicht die Vermischung verschiedener Kernstoffe. Da nun die Kernstoffe nach meiner Anschauung die Träger der Vererbung chemischer Eigentümlichkeiten sind, während die Vererbung morphologischer Charaktere an das Plasma des Zelleibes gebunden ist, so würde durch die Befruchtung sowohl die chemische Konstitution der Kernstoffe, als auch die morphologische des Plasmas fort und fort befestigt und normiert.

Wo die Verschiedenheiten zweier Plasmen von vornherein gering sind, kann durch die gegenseitige Anziehung der Gemmarien allerdings noch größere Aehnlichkeit herbeigeführt werden, aber eine absolute Ausgleichung findet wohl auch in diesem Falle nicht statt. Die Plasmen behalten vielmehr immer kleine individuelle Abweichungen von der Norm bei, so dass die Befruchtung immer wieder Gelegenheit zu Ausgleichungen hat, zumal die einzelnen Individuen verschiedene Lebensschicksale haben, die sich auch durch eine verschiedenartige Beeinflussung der Keimzellen geltend machen müssen.

Wenn nun die hier entwickelten Anschauungen über die Bedeutung der Befruchtung und der Keimzellenreife begründet sind, so erscheinen die wohlthätigen Folgen der Kreuzung und die verderblichen der Inzestzucht in neuem Lichte. Wenn jedes Individuum aus zwei verschiedenen Plasmen zusammengesetzt ist, deren Eigentümlichkeiten durch gegenseitige Berührung ausgeglichen werden, und wenn dadurch eine Befestigung der Plasmakonstitution zustande kommt, so müssen Individuen, die aus der Verbindung von nicht miteinander verwandten Eltern hervorgegangen sind, ein fester gefügtes Plasma haben und deshalb widerstandsfähiger gegen alle möglichen schädigenden Einflüsse sein, als solche Individuen, die ein Produkt der Blutschande oder Inzestzucht sind. Diese Behauptung ist jedoch, wie wir sehen werden, oberflächlich. Nicht jedes aus Inzestzucht hervorgegangene Individuum braucht notwendigerweise erheblich weniger resistenzfähig zu sein als jedes von nicht miteinander verwandten Eltern erzeugte Individuum. Wir werden zwar sehen, dass die Wahrscheinlichkeit, dass Inzestzucht die festigende Ausgleichung der Plasmen vereitelt, größer wird, wenn man fortgesetzte Inzestzucht treibt; allein auch dann können, wie sich zeigen wird, immer noch Individuen erzeugt werden, die aus verschiedenen und deshalb festigend aufeinander einwirkenden Plasmen kombiniert sind. Die Theorie der Inzestzucht, die ich im folgenden vortrage, wird nämlich Licht über das Zustandekommen der vielen voneinander abweichenden Unter-

suchungsergebnisse über die Folgen der Inzestzucht verbreiten. Bei der Darlegung dieser Theorie darf ich von den Zellkernstoffen absehen und mich nur auf die Plasmen des Zelleibes beschränken.

(Schluss folgt.)

## Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften.

Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien.

Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse  
vom 16. November 1894.

Das w. M. Herr Hofrat Prof. J. Wiesner überreicht den fünften Teil seiner Pflanzenphysiologischen Mitteilungen aus Buitenzorg unter dem Titel: „Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse“.

In dieser Abhandlung wird zuerst dargelegt, dass die ternifoliaten Gardenien (*G. Stanleyana* Hook., *G. Palenkahmana* T. et B., etc.) sympodiale Laubspresse bilden, und dass die scheinbare Dreiblättrigkeit der Laubquirle auf exorbitante Anisophyllie eines Blattpaares des reduzierten terminalen Blütensprosses zurückzuführen ist. Das anisophylle Blattpaar besteht aus einem großen Laubblatt, welches mit den beiden normalen gegenständigen Laubblättern zu einem dreigliedrigen Scheinwirtel vereinigt erscheint, und aus einem reduzierten, sich häufig der Wahrnehmung entziehenden Blattschüppchen.

An *Strobilanthes scaber* Nees wurde eine andere neue Form der Anisophyllie (laterale Anisophyllie) aufgefunden. Die Blätter dieser Pflanze stehen, obgleich sie der Anlage nach dekussiert angeordnet sind, infolge der fixen Lichtlage schließlich in einer Ebene; trotzdem werden die Sprosse anisophyll, indem die der Anlage nach äußeren (d. i. von der Mutteraxe abgewendeten) Blätter die größeren werden. Dieser scharf ausgesprochene Fall von „lateraler Anisophyllie“ hat daraufgeführt, dass auch unter unseren Gewächsen (z. B. bei *Cornus sanguinea*) diese Erscheinung, wenngleich in sehr abgeschwächtem Maße, vorkommt.

Die Anisophyllie unserer Gewächse beruht auf dem Zusammenwirken von äußeren (auf die ungleich orientierten Blätter in ungleichem Maße einwirkenden) Einflüssen und jener Form der Dorsiventralität, die der Verfasser als Exotrophie bezeichnet hat; letztere ist dadurch charakterisiert, dass die an den Seitensprossen stehenden äußeren, d. i. von der Mutteraxe abgekehrten Glieder sich stärker entwickeln als die inneren.

Auch bei dem Zustandekommen der Anisophyllie von *Strobilanthes scaber* sind äußere Einflüsse und das genannte Organisationsverhältnis im Spiele. Hingegen kommt die exorbitante Anisophyllie der ternifoliaten Gardenien ausschließlich durch Exotrophie zu Stande. Es ist dies ein Grenzfall; der erste, der bisher aufgefunden wurde. Auch der entgegengesetzte Grenzfall, dass bloß äußere Einflüsse Anisophyllie hervorrufen, wurde konstatiert.

Der Verfasser macht ferner auf einen dritten neuen Fall von Anisophyllie aufmerksam, den er mit dem Namen „sekundäre Anisophyllie“ bezeichnet. Derselbe wurde an einer *Tabernaemontana* beobachtet und besteht darin, dass die Exotrophie des Muttersprosses auch im Tochttersprosse zur Geltung kommt, und zwar dadurch, dass auch die lateralen Blattpaare anisophyll werden, wodurch die Anisophyllie vollständig wird, d. h. dass trotz dekussierter Anordnung bei stetem Wechsel von lateralen und medianen Paaren doch sämtliche Blätter ungleiche Größe annehmen.

Auch diese Form der Anisophyllie wurde an Seitensprossen zweiter Ordnung bei Pflanzen unserer Vegetation aufgefunden (*Viburnum Lantana*, *Epilobium parviflorum*, *Mentha aquatica* etc.), aber auch wieder in so abgeschwächter Form, dass ohne Kenntnis des in den Tropen beobachteten Falles die bei uns auftretenden Fälle wohl noch lange der Wahrnehmung sich entzogen hätten.

In biologischer Beziehung haben die Studien über Anisophyllie folgende Resultate ergeben:

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Haacke Wilhelm

Artikel/Article: [Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht. 145-159](#)