

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. in Erlangen

Prof. in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XVIII. Band.

1. November 1898.

Nr. 21.

Inhalt: **Weismann**, Ueber Germinal-Selektion, eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. — **Mazzarelli**, Bemerkungen über die Analniere der freilebenden Larven der Opisthobranchier. — **Höber**, Neue Methoden der Blutuntersuchung. — **Kaiserling**, Praktikum der wissenschaftlichen Photographie.

A. Weismann, Ueber Germinal-Selektion, eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. (Jena. Gustav Fischer. 1896.)

Kritisches Referat von A. Spuler in Erlangen.

Auf breiterer Basis als in der früher referierten Schrift „Neue Gedanken zur Vererbungs-Frage“ (s. Biol. Centralbl., 1898, S. 203 ff.) unternimmt es A. Weismann nachzuweisen, dass, wenn auch die primären Variationen immer zufällig sind, ein innerer Mechanismus besteht, der sie zwingt in bestimmter Richtung weiter zu gehen. Wenn man nicht nur seine Theorien, sondern das Theoretisieren überhaupt hart angegriffen und den Wert der kleinsten neuen Thatsache unendlich höher als den „der schönsten Theorie“ taxiert hat, so betont Weismann die Berechtigung und den Wert von Theorien in den Naturwissenschaften. Es „verbindet erst die Theorie die Thatsachen zur wirklichen Wissenschaft und ist die unerlässliche Bedingung jedes bedeutenderen wissenschaftlichen Fortschritts“.

Bei den verwickelten Erscheinungen der Vererbung reichen wir nicht aus mit Stoffeinheiten, „wir müssen weiter oben anfangen und die Annahme von Lebens-Einheiten und von Vererbungs-Einheiten machen“. Auf dem Wege der Entwicklungs-Mechanik ist für das Vererbungs-Problem wenig oder nichts zu gewinnen, denn die Rätsel der Vererbung liegen nicht in der Typen-Ontogenese, sondern in der der Individuen. Deshalb „müssen wir uns aus den beobachteten Vererbungs-Thatsachen eine möglichst ins Einzelne ausgearbeitete Theorie machen“, und eine solche sollte Weismann's Keimplasma-Theorie sein. — „Das eigentliche Endziel dieser Schrift ist die Rehabilitierung des Selektionsprinzips.“

Trotz der vielen, zum Teil leidenschaftlichen Angriffe, welche in neuerer Zeit gegen die Bedeutung oder sogar gegen die geringste Berechtigung der Darwin'schen Hypothese gerichtet worden sind, kann Weismann nicht glauben, dass sie je „wieder verschwände aus der Reihe der großen Erklärungsprinzipien, mittels deren wir uns den Geheimnissen der Natur zu nähern suchen“. Er erblickt darin einen Rückschlag auf die Ueberschätzung des Selektionsprinzips in dem Sinne, dass man seine Wirkungsweise schon ganz zu verstehen glaubte und dann, je mehr man eindrang, um so deutlicher sah, dass daran noch Etwas fehlt. Schwierigkeiten, die um so schwerer wiegen, als es uns nicht gelingen will, den Vorgang im einzelnen Falle als wirklich existierend nachzuweisen.

„Am niederdrückendsten von Allen vielleicht ist dann noch der Umstand, dass wir kaum in irgend einem in der freien Natur vorkommenden Falle überhaupt nur sagen können, ob eine beobachtete Variation nützlich ist oder nicht.“ Dem Referenten möchte dieser Punkt gerade nicht so aussichtslos scheinen, er möchte nur an das von ihm schon vor einigen Jahren hervorgehobene Auftreten von Nonnenvarietäten in Berlins näherer Umgebung erinnern¹⁾. Trotz unserem Unvermögen dem einzelnen Fall zu folgen, dürften wir nicht das Prinzip der

1) Siehe Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. zu Straßburg, 1895, S. 128. Inzwischen hatte ich Gelegenheit in Berlin und dem nördlichen Deutschland in diesem August die *Psilura monacha* wiederum zu beobachten. Die zuerst an den elektrischen Lichtern im Norden Berlins sich zeigenden Falter, die also aus der Nähe stammten, zeigten viel häufiger dunkle Formen, darunter viel zahlreicher die typische *ab. eremita* als vor 6 Jahren; in den späteren Tagen der Flugzeit traten die dunkeln Formen etwas zurück. Schon in der näheren Umgebung Berlins war, sowohl am Müggelsee wie auf der Spandauer Seite, eine Abnahme der dunkeln Formen zu konstatieren — was ja zum Teil auf Uebersehen der dunkeln Exemplare beruhen könnte. In Stettin waren dunkle Varietäten recht spärlich, wengleich auch dort die Tiere meist nicht die scharfen Zeichnungen hatten, wie wir sie in Süddeutschland so häufig finden. Auf Rügen sah ich meist recht helle Tiere, ebenso im Mecklenburgischen und in Holstein. Wie mir Herr E. Hering in Stettin freundlichst mitteilte, waren dort dunkle Exemplare in den vorausgehenden Jahren häufiger als heuer. Bei diesen Verhältnissen in unmittelbarer Nähe der See erscheint es ausgeschlossen, etwa den nassen Sommer für das zahlreiche Erscheinen der *eremita*-Form in und unmittelbar bei Berlin verantwortlich zu machen (analog dem Vorkommen von *ab. zatima* des *Spilosoma lucricipedum*). Durch die Zucht von in Berlin gesammelten Raupen und Weiterzucht der Eier von an verschiedenen Punkten gefangenen Weibchen durch mehrere Generationen wäre man unter Berücksichtigung eines zahlreichen gesammelten, in Freiheit entwickelten Vergleichsmaterials meines Erachtens in der Lage, auf die Fragen nach der Art der Umbildung der Nonne und nach deren Ursachen eine befriedigende Antwort zu erhalten. Bei der enormen Bedeutung einer derartigen Untersuchung ist zu hoffen, dass sie in Angriff genommen werde — mir ist es leider zur Zeit aus verschiedenen Gründen unmöglich, selbst die Sache zu bearbeiten.

Selektion fallen lassen, denn für offenkundige Anpassungen ist keine andere natürliche Entstehungsweise denkbar.

Um dies näher darzulegen, bespricht nunmehr Weismann das so bekannte und lehrreiche Beispiel des Schmetterlingsflügels. Wenn Referent auf diesen Teil kritisch eingeht, so geschieht dies in der Ueberzeugung, dass man bei Beurteilung der für die Theorie grundlegenden Thatsachen nicht kritisch genug vorgehen kann. Gerade die wohlfeilen, sehr oft bei nur etwas näherem Zusehen unhaltbaren Erklärungen von Thatsachen nach dem Darwin'schen Prinzip haben meines Erachtens vielfach die Hauptschuld, wenn einzelne nüchterne Naturforscher sich in Opposition nicht nur zur Darwin'schen, sondern prinzipiell zu jeder Theorie stellen. — Aber auch so wohldurchdachte Ausführungen wie die meines hochverehrten Lehrers scheinen mir nicht ganz einwurfsfrei, und die Lösung des Problems kann nur gefördert werden, wenn man gegenteilige Anschauungen, und beträfen sie teilweise auch nur Punkte von sekundärer Bedeutung, geltend macht.

Nachdem Weismann zugegeben, dass gewisse Regeln der Zeichnung vorkämen, die indess nur für kleine Formengruppen, öfters nicht einmal für eine Gattung maßgebend seien, sagt er: „Wenn innere Gesetze die Zeichnung des Schmetterlingsflügels bestimmten, so müssten wir erwarten, dass sich irgend welche allgemeine Normen aufstellen ließen, sei es nun, dass Ober- und Unterseite der Flügel gleich, sei es, dass sie verschieden sein müssten, oder dass die Vorderflügel gleich oder anders gefärbt wären, wie die Hinterflügel u. s. w. In Wirklichkeit aber kommen alle möglichen Kombinationen neben einander vor und keine Regel geht durch.“ Sobald wir aber „das Prinzip der Nützlichkeit mit hereinziehen, wissen wir, warum bei den Tagfaltern die Oberseite die bunten Farben allein zu tragen pflegt, die Unterseite aber protektiv gefärbt ist, oder warum bei den Nachtfaltern die Vorderflügel wie Rinde oder altes Holz oder wie ein Blatt aussehen, während die im Ruhen verdeckten Hinterflügel allein lebhaft gefärbt sind.“ — Wenn man „auch von den zahlreichen Fällen eigentlicher Mimicry ganz absieht, die immerhin das schärfste Beweismaterial¹⁾ darstellen, so lassen doch schon die angeführten Thatsachen keinen Zweifel darüber, dass nicht innere Notwendigkeit, sog. Bildungsgesetze, die Flächen des Schmetterlingsflügels bemalt hat, sondern dass die Lebensbedingungen den Pinsel führen“. In der Thatsache, dass die meist auffallenden Farbenmuster immuner Schmetterlinge, wie der Heliconiden, oben und unten auf den Flügeln gleich sind, könnte man ein Gesetz annehmen und sagen: „Heliconidenmuster schlägt von oben nach unten durch. Allein unter den zahlreichen Nachahmern der Heliconiden steht auch die Gattung *Protogonius*, welche oben das Farbenmuster der Heliconide, unten aber

1) Vom Ref. gesperrt.

ein prachtvolles Blattmuster trägt. Während des Flugs erscheint sie als Heliconide, im Sitzen als Blatt.“

Sehen wir uns diese Ausführungen etwas näher an!

Im ersten zitierten Satze werden Zeichnung und Färbung als ein und dasselbe angesehen, was gar nicht zutrifft. Gleich gezeichnete Schmetterlinge können die verschiedensten Färbungen aufweisen. Die Färbung wollen wir als etwas ungemein Variables aus dem Spiele lassen und nur die Zeichnung näher berücksichtigen. Ich habe vor längerer Zeit nachgewiesen, dass bei den Nymphaliden und Satyriden Ober- und Unterseite, im Prinzip Vorder- und Hinterflügel gleich gezeichnet sind, dasselbe habe ich ausführlicher für die Equitiden durchgeführt, dasselbe gilt für alle andern Rhopaloceren — also bei den Rhopaloceren ist als ausgemacht anzusehen, dass Vorder- und Hinterflügel, Ober- und Unterseite entsprechende, resp. identische Zeichnung ursprünglich trugen. Wie sehr dieser Zusammenhang sich noch jetzt geltend macht, zeigen die Varietäten, z. B. die vielfachen und auffälligen der *Thais*-Arten, bei denen das gleiche Element der Zeichnung fast immer auf Ober- und Unterseite, auf Vorder- und Hinterflügel in gleicher Richtung im Einzelfalle variiert. Nun sind aber diese Uebereinstimmungen nicht auf die Rhopaloceren beschränkt. Sie gelten für die Saturniden, Lipariden und Arctiiden ebenso. Für letztere ist der Nachweis nicht ganz leicht, indess findet man sich, wenn man *fasciata* und die *Spilosoma*-Formen als Ausgangspunkt wählt, leicht durch¹⁾. Das gleiche gilt für die Pyraliden und die von ihnen ausgehenden Geometriden und Noctuen, allerdings bei diesen nur für einzelne Formen direkt zu erweisen. — Die Zeichnung ist für große Gruppen sicher einheitlich angelegt. Diese Anlage ist gegeben; durch Umänderung dieser Anlage entstehen die Zeichnungen der einzelnen Familien und aus diesen die einzelnen Muster in verschiedenster Weise. Für viele Fälle — für alle, die eine sympathische Färbung betreffen, ist es ohne weiteres einleuchtend —, werden Selektionsprozesse mehr oder weniger die Umgestaltung der Zeichnung geleitet haben, für viele aber nicht. Es ist leider für die hierher gehörigen Formen, so z. B. die *Papilios* zum größten Teil nicht möglich festzustellen, welcherlei Einflüsse die Umgestaltung bewirken — dass jedoch gewisse Richtungen bei der Entwicklung eingehalten werden, ist nicht zu verkennen. Aber es tritt bei fast allen Variationen der Tagfalter, Arctiiden etc. deutlich in Erscheinung, dass zunächst Vorder- und Hinterflügel in gleicher Richtung variieren. Der Fortschritt ist also ein leichter, wenn die Entwicklung so fortschreitet. Daraus erklärt es sich, dass zumeist extreme Zeichnungsformen die Zusammengehörigkeit der Variationen von Vorder- und Hinterflügel deutlich illustrieren. Gehen Vorder- und Hinterflügel ver-

1) Die seit Jahren fast abgeschlossene diesbezügliche Untersuchung fertig zu stellen, hat mir leider bisher die Zeit gefehlt.

schiedene Wege, so handelt es sich zumeist um ein Diffuswerden der Zeichnungselemente oder Zerspaltung derselben — woher das so kommt, darüber kann ich jetzt keinerlei Aufschluss geben.

Wenn Weismann die Fälle von eigentlicher Mimicry als das schärfste Beweismaterial ansieht, so scheint er mir dabei nicht genügend zu berücksichtigen, dass die Parallelen meist nach Schmetterlingsgleichnamen aufgestellt sind; und wer nicht die Tiere im Leben beobachtet, kann meines Erachtens kein Urteil darüber abgeben, ob Mimicry vorliegt oder nicht. Der sicher festgestellten Fälle dürften sehr wenige sein, denn wer kein geübtes Auge hat, also gewohnt ist, fliegende Schmetterlinge zu erkennen, kann als kompetenter Beurteiler nicht gelten. Die Tiere, welche die Falter jagen, haben sicherlich ein mindestens so gutes Unterscheidungsvermögen wie der Mensch, dessen Sehkraft doch wohl geringer sein dürfte als die durchschnittliche der Vögel. Vor allem aber scheint es mir nach allem, was ich beobachten konnte, unmöglich, dass Falter mit differenter Flügelgeäder-Architektur gleich fliegen — und gar manche, zunächst frappant scheinende Mimicry-Fälle scheinen mir aus diesem Grunde nicht stichhaltig. Wie schnell man mit der Feststellung eines mimetischen Verhaltens vielfach bei der Hand ist, zeigt der zuletzt citierte Satz Weismanns. Man muss es doch für bedenklich halten, einfach anzunehmen, dass die Erscheinung des fliegenden Falters nur durch die Färbung der Oberseite bedingt sei, wie er es thatsächlich thut, indem er von dem unten mit Blattmuster versehenen Protagonius sagt: „während des Flugs erscheint sie als Heliconide“ und später gar meint, „so gehörte doch nahezu Blindheit dazu, um zu leugnen, dass diese Schmetterlinge im Sitzen und im Flug in wirksamer Weise geschützt sind“. Ich bin im übrigen ganz der Ansicht Weismann's, dass es nur Selektionsprozesse gewesen sein können, welche die wunderbaren Anpassungen bewirkt haben, nur meine ich, um dies nochmals zu betonen, die ursprüngliche Gleichheit der Zeichnung auf Vorder- und Hinterflügel, auf Ober- und Unterseite und die Neigung dieses Verhalten bei den meisten Variationen wieder hervortreten zu lassen, ist eine Thatsache, welche für die Art und Weise der Umbildung von einschneidender Bedeutung war, und diese Gleichheit erstreckt sich nicht bloß auf die so augenfällige Augenfleckenreihe der Nymphalo-Satyriden, für die Weismann zugiebt, dass sie auf innere Direktive hin entstanden sei. Dass diese Fleckenreihe vorhanden ist, beruht eben darin, dass die Zeichnungsanlage überhaupt ererbt ist, die Art ihrer Ausbildung im Einzelfalle ist genau so viel von der Selektion abhängig, wie die der übrigen Zeichnungselemente.

In allen Fällen von Selektion kommen wir ohne die Voraussetzung nicht aus, „dass sich die nützlichen Variationen in einer für den Züchtungsprozess hinreichend großen Anzahl von

Individuen stets darbieten“. Wie groß ist diese Voraussetzung, wenn man bedenkt, wie komplizierte Aenderungen oft durch die Abänderung eines Teiles bedingt sind; man denke nur an die parallelgehende Abänderung der Gebrauchsweise eines Teiles und die nötigen Aenderungen im Centralnervensystem! Die Thatsache einer gleichzeitigen, funktionell zwar harmonischen, aber ihrem Wesen nach ganz verschiedenartigen Abänderung zahlreicher Teile deutet „sehr bestimmt darauf hin, dass der Selektion Darwin's und Wallace's noch etwas fehlt“. „Wir müssen zu erkennen suchen, wie es kommt, dass die nützlichen Variationen immer da sind!“

Dass es unzulässig ist zur Erklärung der Coadaption das Lamarck'sche Prinzip anzurufen, hat Weismann früher eingehend bewiesen; auch als Arbeitshypothese, wie Lloyd Morgan will, kann er es nicht gelten lassen, dagegen sprechen allein schon die Abänderungen rein passiv funktionierender Teile. Aber nicht nur die Erscheinungen der Coadaption, auch die Einzelheiten anderer Verhältnisse und besonders auch die Erscheinungen der Verkümmern wertlos gewordener Teile zeigen, dass die gewöhnliche Selektion, die „Personal-Selektion“ nicht Alles allein bewirkt. „Wir sehen vielmehr solche Rückbildungen wie einen stetigen, aus innern Ursachen hervorfließenden Entwicklungsprozess seinen Ablauf nehmen, bei dem von einer Auswahl der Personen, einem Ueberleben des Passendsten, d. h. desjenigen mit dem kleineren Rudiment, gar keine Rede sein kann“. Dem Referenten will scheinen, als ob wir das nicht direkt sehen, sondern nach verschiedenen Beobachtungen annehmen; man sollte nicht durch zu lebhaft Ausdrucksweise Gegnern Gelegenheit zu hämischen Bemerkungen über den „Descendenz-Roman“ geben.

Weismann's Schlussfolgerung ist nun folgende: „Wenn wir durch die Thatsachen von allen Seiten zu der Annahme gedrängt werden, dass die nützlichen Variationen, welche die Selektion erst ermöglichen, immer da sind, dann muss ein tieferer Zusammenhang zwischen der Nützlichkeit einer Variation und ihrem wirklichen Auftreten bestehen, oder mit andern Worten: die Variationsrichtung eines Teils muss durch die Nützlichkeit bestimmt werden.“

Zahlreiche Thatsachen der künstlichen Züchtung erhärten den Satz: „Allein durch Auswahl der Plus- und Minus-Variationen eines Charakters wird derselbe zu fortgesetzter Abänderung nach der Plus- oder Minus-Richtung bestimmt; oder anders ausgedrückt: Es „wird der Keim derart progressiv verändert, wie es der Hervorbringung einer bestimmt gerichteten, progressiven Variation des betreffenden Teils entspricht.“

Soweit befinden wir uns auf dem Boden der Thatsachen oder unmittelbaren Schlüsse aus den Thatsachen. „Wollen wir aber versuchen, tiefer einzudringen, so bedürfen wir der Hypothese.“ Die nächstliegende Erklärung ist die Annahme, dass der Nullpunkt, um den erwiesenermaßen die Variationen schwanken, durch Personal-selektion in ihr gleich gerichtetem Sinne verschoben werde. Dass dies nicht der einzige Faktor in der Bestimmung und Bewirkung der Variationsrichtung sein kann, zeigen die Erscheinungen des Rudimentär-werdens überflüssiger Organe, bei denen zumeist aktive Selektion in Darwin'schem Sinne keine Rolle spielt.

Eben deswegen hat Weismann das Prinzip der Panmixie aufgestellt. Diejenigen seiner Gegner, „welche zwar nicht jede Wirkung der Panmixie in Abrede stellten, wohl aber ihr Ausreichen zur Erklärung des völligen Schwunds einen Theils, haben insoweit Recht gehabt,“ wie W. gern anerkennt, „wenn sie auch außer Stande waren, etwas Positives zu leisten und seine noch unvollkommene Erklärung zu einer vollständigen zu machen.“

Das positive Prinzip, das dies leisten soll, ist die Germinal-Selektion, die Weismann in der vorhergehenden Schrift schon aufgezeigt hat. An der hinteren Extremität der Wale demonstriert er diesmal zunächst die Wirksamkeit des Prozesses, wobei er merkwürdiger Weise den den ganzen Vorgang einleitenden Selektionsprozess nicht erwähnt. Denn so lange kein Anstoß in einer Richtung erfolgt, schwanken die Variationen symmetrisch um den Nullpunkt. Gerade an dem gewählten Beispiel erscheint es leicht eine plausible Deutung der einleitenden Selektion zu geben, wenn man den aus dem Kleinerwerden der hintern Extremität samt Beckengürtel sich ergebenden Einfluss auf Körperform und Einheitlichkeit der Bewegung von Rumpf und Schwanz ins Auge fasst; — Momente die sehr wohl zur Erklärung des Verschwindens der hintern Extremität durch „aktive Selektion“ ohne Zuhilfenahme der Germinalselektion oder der Panmixie genügend erscheinen könnten.

Wie das Verschwinden, so lässt sich auch das Zunehmen eines Charakters in dem von Weismann gewählten Bilde der aus Biophoren zusammengesetzten Determinanten veranschaulichen. Während bisher eine unausgesetzte sich auf die Mehrzahl der Individuen erstreckende Nachhilfe der Personal-Selektion angenommen werden musste, genügt, wenn man das neue Prinzip acceptiert, ein Ausmerzen der durchschnittlich schlechtesten Formen. „Auf diese Weise fängt es an, verständlich zu werden, wieso gleichzeitig eine ganze Menge von Veränderungen verschiedener Art und sehr verschiedenen Grades durch Personal-Selektion geleitet werden kann.“ Mir scheint, dass das vorher ebenso verständlich war, ich vermag in Weismann's Aus-

führungen keinerlei Begründung für diesen Satz zu finden, denn bisher nahm er doch selbst nicht an, wie es jetzt im vorausgehenden Absatz heisst, dass Personal-Selektion nur auf einen bestimmten Teil allein gerichtet sein könne, das widerspräche doch zu sehr der „Allmacht der Naturzüchtung“. Dass die für den einzelnen Prozess jetzt nur seltener benötigte Naturzüchtung sich nunmehr mit mehr Charakteren abgeben könne — einen derartigen, nach dem vorausgehenden Passus allerdings nicht auszuschließenden anthropomorphistischen Gedanken vermag ich Weismann nicht zuzutrauen. — Da jeder Teil von vollkommener Anpassung zwar etwas hin und her schwanken, eine bestimmte Variationsrichtung aber wegen des Eingreifens der Selektion, sowie der Grad der Abweichung Selektionswert erreicht, nicht zu stande kommen kann, so haben wir damit „zugleich eine befriedigende Erklärung der Konstanz wohlangepasster Arten und Charaktere gewonnen“ — wie dem Referenten scheinen will, trotz der neuen Annahme, denn zuvor war die Konstanz sicherlich befriedigend erklärt.

Auch für qualitative Abänderungen gelten diese Prinzipien wie in erster Linie die Erwägung zeigt, „dass bei weitem die meisten Qualitäts-Aenderungen, welche hier in Betracht kommen, auf Quantitäts-Aenderungen beruhen“. Das Eingreifen der Selektion beginnt „nicht erst bei den „Anlagen“ des Keimes, den Determinanten, sondern bei den letzten Lebens-Einheiten, den Biophoren, jenen dem Auge zwar nicht mehr sichtbaren, wohl aber dem Verstand mit derselben Sicherheit erschließbaren Elementen, als wenn sie sichtbar wären“¹⁾. Da nach Weismann's Annahme die spezifische Natur der (doch wohl auch unsichtbaren) Determinanten auf dem Zahlenverhältnis der sie zusammensetzenden verschiedenartigen Biophoren beruht, unter den Biophoren aber ebenfalls ein Kampf um die Nahrung, und damit eine Bevorzugung der kräftigeren stattfinden muss, so geben Weismann's Ansichten ein Bild davon, wie eine Qualitätsänderung auf unsichtbaren Quantitätsänderungen beruhen kann. „Auf diese Weise gewinnen wir eine Vorstellung davon, wie es mechanisch möglich ist, dass geschieht, was wir doch geschehen sehen, dass nämlich die von den Lebens-

1) In Zusatz 5 weist Weismann darauf hin, dass nicht Herbert Spencer in seinen „Principles of Biology“ 1864—68 sondern Brücke in seiner berühmten Schrift „Elementarorganismen, Wien, Sitzungsber. Ac. Wiss. vom 10. Oktober 1861 sich das Verdienst erworben hat, in genialer Konzeption die notwendige Annahme kleinster biologischer Einheiten, zwischen Molekül und Zelle, erkannt zu haben, zumal Spencers „physiological units“, wie Delage (La structure du Protoplasma et les théories sur l'Hérédité etc. Paris 1895), richtig bemerkt —, im Grunde nur vergrößerte Moleküle sind nicht aber derartige Kombinationen verschiedenartiger Moleküle, dass sie durch ihr Zusammenwirken die Lebenserscheinungen hervorbringen müssen.

umständen geforderten nützlichen¹⁾ Variationen immer (d. h. so häufig) aufzutreten im Stande sind. Und nur, wenn dies möglich ist, verstehen wir, wie so ganz beliebig umfassende Teile des Körpers als Variations-Einheiten auftreten und gleich oder verschieden variieren können, ganz nach Bedürfnis, d. h. nach Vorschrift der Lebensbedingungen.“

Wenn man auch zugeben mag, dass für die Entstehung nützlicher Variationen — NB. nur soweit sie in der Entwicklungsrichtung liegen —, diese Theorie sehr plausibel erscheint, so ist doch gar nicht einzusehen, warum nur durch sie ein Auftreten verschiedenartigster Teile als Variations-Einheiten verständlich werden soll.

Zur Erläuterung zeigt Weismann an dem „einfachsten Fall“ der gleichartigen Umfärbung der ganzen untern Flügelfläche eines Waldschmetterlings, der, zunächst der Ruhe in Bodennähe angepasst bräunlich gefärbt, sich in einen oben in den Zweigen ruhenden mit grüner Unterseite umbildet, wie er sich den Prozess nach seiner neuen Theorie denkt. Ist durch Zahlenverschiebung der Biophoren eine Kombination innerhalb der Determinante möglich, welche die zugehörige Schuppe grüner macht, so wird diese, sowie sie einmal eintritt, fixiert durch Personalsektion, und damit ist der Germinal-selektionsprozess eingeleitet.

Das Beispiel scheint recht einfach — wenn man sich indess die Umbildungsfülle näher ansieht, so erhebt sich eine Reihe von Fragen, die wir aufwerfen müssen. Es zeigt sich sehr häufig, dass beim Auftreten neuer Zeichnungs- resp. Färbungscharaktere Zeichnungen wieder bei Beginn der Bildung auftreten, welche bei der Stammform der Varietät sich nicht finden, welche diese Stammform phyletisch aber in früheren Stadien besaß. Wenn sie nicht mehr da sind, so soll das die Folge einer Germinalsektion sein. Es sind dann die Determinanten die stärkeren, welche durch ihr Ueberwiegen das Verschwinden einer früheren Zeichnung veranlasst haben. Bei der Weiterentwicklung der Art zeigt sich aber, dass gerade bei dieser die Stellen als Ausgangspunkt der Zeichnung dienen, welche die größte Tendenz zur Uebereinstimmung mit der Grundfarbe haben müssten. Läge nun die Weiterentwicklung in einer weitergehenden gleichartigen physiologischen Differenzierung der betreffenden Schuppen, so wäre das ja durch die Germinalsektion leicht darzulegen. Ist aber das Gegenteil der Fall, so scheint mir das nach der neuen Theorie nicht wohl erklärbar. Auf diese Fortentwicklung vom Rückschlag aus habe ich erst kürzlich aufmerksam gemacht²⁾.

Wenden wir uns den Resultaten der Temperaturexperimente zu, die wir ja zum großen Teile Weismann's Arbeiten und Beispielen

1) Vom Ref. gesperrt!

2) Diese Zeitschrift 1897 S. 570.

verdanken. Die kritische Zeit liegt zumeist im Beginn des Puppenstadiums. Weismann hat eingehend darzulegen versucht, dass wir die Resultate am besten durch Auslösung verschiedener Anlagen, d. h. der Thätigkeit gewisser Determinanten erklären könnten. Wären die Resultate, die die Experimente ergeben, gleichartig, oder nur positiv oder negativ für die einzelnen Fälle, dann könnte man wohl mit der Erklärung auskommen. Woher kommt aber die Verschiedenheit der Fälle, wenn wirklich von den ersten Stadien der Entwicklung ab ein Id und seine Determinanten die Entwicklung leiten, da diese doch eine Arbeitshypertrophie erfahren durch ihre Thätigkeit, zudem bei Arten, die sich unzweifelhaft in ganz bestimmter Richtung entwickelt haben?

Zur Erklärung müsste man wohl annehmen, dass jede Schuppe, also jede Zelle, für ihre verschiedenen Lebensperioden verschiedene Determinanten enthielte, die aber von den jeweiligen Lebensbedingungen der Zellen in ihrer Energie abhängig wären.

Wenn bei gewissen Faltern durch Kälte- regressive, durch Wärme-Einwirkung progressive Varietäten entstehen, so können doch die regressiven Formen nur auftreten, wenn die herrschenden, kräftigsten, ein Weitergehen der Variation in der Entwicklungsrichtung veranlassenden Determinanten durch Kälte geschädigt werden, aber nur durch Kälte an den ersten Puppentagen, denn kurz vorher oder nachher könnte ihnen diese nichts anhaben.

Da die Entwicklung der gleichen Farbe bei den einen Zellen gehemmt oder gesteigert, bei andern nicht alteriert wird, so müsste der gleiche physiologische Vorgang in verschiedenen Zellen durch verschieden geartete, resp. empfindliche Determinanten geleitet werden.

Kann uns eine derartige Umschreibung der Thatsachen mittels der Determinantenhypothese wirklich eine Erklärung, d. h. eine Zurückführung auf bekannte Verhältnisse geben? oder kann dergleichen uns zur Auffindung neuer Thatsachen führen, also einen heuristischen Wert besitzen? Aber solcherlei Hilfshypothesen müssen wir machen, wenn wir die Thatsachen nach der Germinalselektionshypothese „erklären“ wollen.

Wenn aber auch dieses Auftreten atavistischer Formen mit so und so vielen Hilfshypothesen mit der Theorie vereinbar wäre, wie steht es mit dem Auftreten progressiver Formen, z. B. der *V. vulcanica* ähnelnden *atalanta*-Formen bei Wärmeeinwirkung?

Wie ist das möglich, da doch eine diesbezügliche Germinalselektion nicht stattgehabt haben kann, die auslösbaren Determinanten also nicht da sind, denn sonst müsste bei der Natur des hypothetischen Prozesses diese Form sich finden in den südlichsten europäischen Ländern. Wenn aber in dem Falle eine in einer bestimmten Entwicklungsrichtung liegende Form ohne die Germinalselektion erhalten wird, —

da kann doch dies Prinzip zum mindesten nicht als ein die Thatsachen allein erklärendes gelten!

Wie sehr Weismann von der Allmacht der Naturzüchtung (Personal-Selektion) zurückgekommen ist, zeigt deutlich der Passus über Mimicry. Nur durch die Selektionsprozesse im Keimplasma erscheint es nunmehr überhaupt begreiflich, dass eine immune Art durch mehrere andere nachgeahmt wird, oder dass verschiedene immune Vorbilder durch eine und dieselbe Art nachgeahmt werden. Bei solchen Fällen „müssen die der Personen-Zuchtwahl sich anbietenden Variationen selbst schon durch das Prinzip des Ueberdauerns des Zweckmäßigen hervorgerufen worden sein“.

Auch hier seien dem Referenten einige Bemerkungen gestattet. Als besonders zwingend wird das auffallende Ziegelrot von *Acraea egina*, der „immunen“ Form, und deren „Nachahmern“ *Papilio ridleyanus* und *Pseudacraea boisduvalii* angeführt.

„Wir können nicht annehmen, dass eine solche (sonst bei Tagfaltern kaum vorkommende) Färbung zufällig gerade bei diesen einzigen zwei Arten als Variation aufgetreten sei, die mit der *Acraea* zusammen an denselben Orten desselben Landes und Weltteils fliegen. Wohl wäre es denkbar, dass richtungslose Variation dieses Ziegelrot zufällig einmal hervorgebracht hätte, dass sie es aber dreimal und gerade bei drei Arten, welche zusammen vorkommen, sonst aber sich nicht nahe stehen, gethan haben sollte, ist eine Annahme, viel gewaltsamer, als die eines kausalen Zusammenhanges dieser Koineidenz“.

Ein Richten der Variation durch Germinalselektion ist nur möglich, wenn eine erste Variation von Selektionswert den Anstoß zu dem Prozesse gegeben hat. Da gemeinsamen Ahnen des *Papilio* und der systematisch weit abstehenden *Pseudacraea* das Ziegelrot sicher nicht zukam, so müssen wir auch bei Annahme der Germinalselektion ein zweimaliges resp., wenn wir das „Vorbild“, die *Acraea*, hinzunehmen, ein dreimaliges selbständiges Auftreten einer ziegelrötlichen Varietät annehmen. Also beidemale die gleiche gewaltsame Annahme, ob wir die Erklärung mit oder ohne Germinalselektion geben wollen. Warum könnte denn die Erscheinung nicht in lokalen Verhältnissen der Heimat der drei Arten ihre Ursache haben? Zudem aber, ist etwa *Pap. ridleyanus* durch Abweichen in einer Richtung aus dem Normaltypus eines *Papilio* entstanden zu denken? Müssten bei dem schon erwähnten Parallelismus zwischen Ober- und Unterflügel-Variationen nicht auch trotz Germinalselektion verschiedene Entwicklungsrichtungen aufeinander gefolgt sein, um das „Ziel“ zu erreichen? Wird also der Fall durch Annahme der Germinalselektion verständlicher? Das Auftreten bestimmter Entwicklungsrichtungen ist eine feststehende Thatsache unabhängig von der Determinantenlehre und ihren Konsequenzen.

Dann das andere Beispiel von Dixey, dessen Arbeit mir leider unzugänglich ist. Ich vermag nicht einzusehen, wie man behaupten kann, bei Pieriden habe sich von einer einzelnen Flügelstelle aus ein den ganzen Flügel bedeckendes Zeichnungsmuster gebildet, da deren Urzeichnung mit der die ganze Flügelfläche einnehmenden Querbindenzeichnung der Equitiden übereinstimmt, worauf ich früher schon hingewiesen habe.

Wenn Weismann in der Polemik gegen O. Hertwig meint: „Es müssen im Keim Teile enthalten sein, die bestimmten Teilen des fertigen Organismus entsprechen“, so scheint mir dies durchaus nicht erwiesen — warum können denn nicht bestimmte Architekturverhältnisse die Ursache sein; ich vermag nur die Notwendigkeit des Vorhandenseins einzelner Teile im Keimplasma, die Teilen im Tiere entsprechen, für die Weismann'sche Theorie einzusehen. An dieser Stelle ist auch darauf hinzuweisen, dass Weismann's Theorie für die Erklärung der Regeneration große Schwierigkeiten bietet, wenn ich auch nicht daran zweifle, dass ihr geistvoller Schöpfer auch zu deren Erklärung passende Hypothesen bereit hat.

Um die Notwendigkeit der Annahme verschiedener Teilchen im Keime für die Teile des Organismus darzuthun, führt W. aus, dass es nicht denkbar sei, „dass Lebensformen, die in hundert selbständig variablen Punkten von einander abweichen, aus derselben Keimsubstanz entstanden sein sollten, wie solche, welche nur in zwei oder zehn oder zwanzig Punkten auseinandergehen, weil erbliche Charaktere nicht durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden, welche den in Entwicklung begriffenen Organismus treffen“. Weismann's Ausführung wäre zutreffend, wenn jemand für verschiedene Formen identisches Keimplasma annähme, aber das thut doch Niemand, wenn er für die einzelne Form annimmt, dass ihr Plasma nicht aus den einzelnen Teilen des Organismus entsprechenden verschiedenen Einheiten aufgebaut sei.

Ferner wäre doch eine Folge der Weismann'schen Ansicht, dass zwei nur in einem Punkt verschiedene Formen nur für den Punkt verschiedene Einheiten im Keimplasma hätten, dass aber in sehr vielen Punkten verschiedene Formen, in entsprechend vielen Einheiten differentes Keimplasma besäßen. Was wir über die Bastardierung der Schmetterlinge wissen, scheint mir nicht sehr für eine solche Annahme zu sprechen, vielmehr aber für eine Aenderung des ganzen Keimes als Ursache von Veränderungen; doch gebe ich gerne zu, dass wir nur sehr wenig von den thatsächlich differenten Punkten wahrnehmen können und auch, dass unsere Kenntnisse in dem Punkte noch sehr große Lücken aufweisen. Wie die Annahme einer Germinalselektion erklären sollte, dass ev. bei Kreuzung einer weiter entwickelten Form mit der Stammform der Typus der Stammform der durchschlagende ist, ist ebenfalls ein

schwieriges Problem. Jedenfalls weist uns Weismann's Theorie darauf hin, wie wichtig für das ganze Vererbungsproblem solche Bastardierungsversuche sind ¹⁾).

Weismann hält seine Auffassung des Keimplasmas für die einfachere gegenüber der Vorstellung, dass dasselbe aus lauter gleichen Einheiten zusammengesetzt sei. Da alle erblichen Unterschiede „im Keim enthalten sein müssen, so lastet auf diesen gleichen Einheiten die Verpflichtung, eine ganz ungeheuerliche Anzahl von Verschiedenheiten an sich anbringen zu können. Dies wäre aber nur dann möglich, wenn sie ungemein kompliziert zusammengesetzt wären, d. h. wenn in jedem von ihnen nahezu ebenso viele veränderbare Teilchen enthalten wären, als nach meiner Ansicht Determinanten im gesamten Keim enthalten sein müssen“. „Denn was selbständig, d. h. für sich, vom Keim aus variieren kann, das muss dort durch irgend ein Substanzteilchen derart vertreten sein, dass dessen Veränderung keine andere Veränderung bei dem sich aus dem Keim entwickelnden Organismus setzt, als eben nur an dem von ihm abhängigen Teil“.

„Die sog. »epigenetische« Theorie mit gleichen Keimeseinheiten ist deshalb eigentlich nichts Anderes, als eine Evolutionstheorie mit unbewusster Zurückverlegung der Anlagen in die Moleküle und Atome, eine, wie mir (W.) scheint, unstatthafte Vorstellung. Eine wirkliche Epigenese aus völlig gleichartigen, nicht bloß aus untereinander gleichen Einheiten ist nicht denkbar“.

Möge man der Determinantenlehre als Erklärung der Rätsel der Vererbung auch jeden Wert absprechen, jedenfalls habe sie einen heuristischen Wert und sie habe auch insofern schon fruchtbar gewirkt, als sie uns eine präzisere Formulierung von Problemen ermöglicht und unklare Vorstellungen beseitigt habe.

Nur bei ungleichen Komponenten des Keimplasmas sei eine Bevorzugung des bessern (Germinal-Selektion) denkbar und somit ein Richten der Variation, das doch thatsächlich sich finde und das Rätsel sei, welches zu lösen ist. „Der Grad der Zweckmäßigkeit selbst, den ein Teil besitzt, ruft dessen Variationsrichtung hervor“.

Mir scheint, dass Weismann nur zu diesen Urteilen kommen konnte, indem er den sich entwickelnden Organismus als ein von den Lebensbedingungen direkt ganz unabhängiges Wesen nahm, denn bei Berücksichtigung der individuellen Regenerations- und Anpassungs-

1) Beiläufig nur möchte ich bemerken, dass es nicht gut zugänglich scheint, die Fensterbildung auf den Schmetterlingsflügeln zu der „Verkümmernung nutzloser Organe“ zu rechnen. Diese Stellen scheinen mir nach den zumeist dort befindlichen Schuppen zu schließen höchst differenzierte, nicht durch Wegfall der Selektion verkümmerte Schuppen-Bezirke zu sein.

erscheinungen, bei Berücksichtigung der ganzen Heilungsvorgänge nach Verletzungen hätte er zu einer so starren Präformationslehre nicht kommen können. Was den letzten Satz anlangt, so vermag ich in den vorausgehenden Ausführungen keinerlei auf Thatsachen sich stützenden Beweis für ihn zu finden.

Diese Germinalselektionslehre verleihe der Selektionslehre „den Grad von innerer Vollendung und Abrundung, den sie den mannigfachen Zweifeln gegenüber“, die sich wieder sie erhoben haben, bedarf. Aber ein Bedenken vermag sie nicht zu beseitigen, dasjenige der Nützlichkeit der Anfangsstufen, nach W.'s Ansicht das mindest Schwerwiegende. Da wir aber in keinem Falle über den Selektionswert einer Abänderung ein Urteil hätten, oder eine Erfahrung machen könnten, so sei die Annahme der Nützlichkeit der Anfangsstufen „unendlich viel wahrscheinlicher“, weil wir mit dieser Annahme die rätselhafte Thatsache der Anpassung verständlich machen könnten, mit der gegenteiligen aber nicht.

Mir scheint zur Erklärung der thatsächlich zu konstatierenden Entwicklungsrichtungen die Annahme der Germinalselektion keineswegs notwendig. Wenn an einem sich entwickelnden Organismus oder an gewissen ausgebildeten künstliche Defekte gesetzt werden, so sehen wir, dass der Organismus Kräfte besitzt, welche bestrebt sind, den Normalzustand wieder herbeizuführen. Wir können auch nicht selten wahrnehmen, dass bei jugendlichen Organismen vorhandene Abweichungen von der Norm im Laufe der Entwicklung ausgeglichen werden. Es wird also das Leben eines Lebewesens mit beherrscht von Kräften, die es dem Normaltypus zu nähern bestrebt sind. Tritt eine Varietät auf, so ist dies nur möglich, wenn die sie bedingende Variation des Keimes im Stande war diese entgegenstehenden Kräfte zu überwinden. Ist aber einmal der Typus so abgeändert worden, so muss der Prozess weitergehen, denn es ist ja eine Variation nur dann möglich, wenn diese Variationstendenz stärker war als die Kräfte, welche das Individuum dem Typus zu nähern bestimmt sind.

So scheint mir, wenn wir die Organismenwelt als eine gewordene betrachten, dass es wunderbar wäre, wenn keine „Entwicklungsrichtungen“ zu konstatieren wären. Die Annahme der Präformation auch des kleinsten Verhaltens des Organismus im Keime ist meines Erachtens zur Erklärung gerade dieser Erscheinungen überflüssig und dass sie, — jede Zelle sei ja in ihren verschiedenen Stadien genau vom Keim aus determiniert — die Entstehung der mesenchymatischen Gewebe und erst die pathologischen Prozesse im Mesenchym erklären soll, das scheint mir schon deshalb unmöglich, weil der Keim, der männliche zumal, wenn wir den Determinanten auch nur Molekülgröße zusprechen, ihre Unmasse gar nicht enthalten könnte. Die Thatsache, dass ein zunächst unter abnormen Verhältnissen ab-

norm gewordener Organismus unter normalen sich der Norm nähert, scheint mir mit der Germinalselektion unvereinbar, da die zunächst zur Herbeiführung des abnormen Zustandes in Thätigkeit tretenden und dadurch sich kräftigenden Determinanten später an durch Unthätigkeit geschwächte die Herrschaft abgeben müssten.

Diese neue Arbeit Weismann's führt die Uebertragung des Malthus'schen Prinzips auf die lebende Natur konsequent durch.

Zu der Darwin-Wallace'schen Personalselektion tritt die Histional-Auslese, der „Kampf der Teile“ W. Roux' und die Germinal-Selektion, welche Weismann in dieser Schrift eingehend dargelegt hat. In allen Stufen ist das Leben von der Zweckmäßigkeit beherrscht „Alles ist zweckmäßig“. „Wir kennen nur ein natürliches Erklärungsprinzip für diese Thatsache, das der Auslese des Existenzfähigen aus dem Entstehungsfähigen“.

Fassen wir den ersten Satz negativ, so können wir ihm beipflichten, Nichts zweckwidriges bleibt in der Natur erhalten, das Gegenteil zu behaupten wäre ein Nonsens. Soweit wird kein Vernünftiger der Selektionslehre widersprechen. Dass aber die hier vorliegende konsequente Durchführung des Malthus'schen Prinzips auf Grund einer unbegründeten Annahme über die Natur des Keimplasmas, wenn man sie auch als geistvolle Hypothese bewundern kann, Vielen als eine befriedigende Lösung der Rätsel über die Ursachen der Artbildung erscheinen wird, oder auch nur, dass wir auf diesem rein spekulativen Wege tiefer in die Rätsel eindringen werden, das möchten wir bezweifeln, so hoch wir auch den Wert der konsequenten Durchführung einer Theorie zur klaren Herausstellung eines Problems anschlagen. Uns scheint nur ein weiteres Vordringen auf Grund experimentell phylogenetischer Studien möglich, wie wir dies schon oft betont haben. [121]

Bemerkungen über die Analnere der freilebenden Larven der Opisthobranchier.

Von Dr. G. Mazzarelli,

Privatdozent der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der k. Universität zu Neapel.

In seiner neuesten interessanten Arbeit über die Entwicklung der Lungenschnecke (*Limax maximus* L.) behauptet Meisenheimer [1] hinsichtlich der Analnere der Opisthobranchierlarven:

1. dass sich aus den Untersuchungen von Heymons über die Entwicklung von *Umbrella mediterranea* Lam. [2] ergebe, dass das in Frage stehende Organ ektodermalen Ursprungs sei;
2. dass für die Ansicht von Heymons, das Organ sei eine Urnere, auch der Umstand spreche, dass jenes Organ schon vor der Schließung der Larven atrophiere und sodann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Spuler Arnold

Artikel/Article: [A. Weismann, Ueber Germinal-Selektion, eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. 753-767](#)