

In Wirklichkeit gibt es keine derartigen Übergangsorganismen, weil es keinen Übergang zwischen Symbiose und Nichtsymbiose gibt. Entweder ist eine Symbiose mit Cyanophyceen vorhanden — und dann haben wir eine echte Pflanze vor uns, oder es ist keine Symbiose da — und dann haben wir es mit einem echten Tier<sup>204</sup>) zu tun — mit Ausnahme der Fälle, selbstverständlich, wenn ein Organismus, frei von Chromatophoren, aus einem schon vollständig determinierten Gewächs hervorgegangen ist. Jeder Organismus ist darum entweder ein Tier, eine Pflanze oder ein Mykoid.

Alles Vorhergehende ist schematisch auf beiliegender Tafel ausgedrückt.

Auf dieser Tafel ist das Mykoplasma durch dünne, das Amöboplasma durch starke Linien und die Cyanophyceen oder Chromatophoren durch unterbrochene Linien bezeichnet.

Aus der Tafel ist ersichtlich, dass die organische Welt aus zwei Stämmen zusammengesetzt ist, welche aus zwei selbständigen Wurzeln sprossen; der linke Stamm gebildet aus den Urbakterien — Biokokken, ist das Reich der Mykoiden, welches in seiner Fortschreitung zwei große Gruppen Pilze ergibt — *Basidiomycetes* (Hutpilze) und *Ascomycetes* (Schlauchpilze) und einen Seitenzweig der Cyanophyceen. Dieser Stamm erschien früher als der andere. Später entstand das zweite Plasma, das Amöboplasma in Form von Moneren. Die Mikrokokken, vielfach in diese Moneren eindringend (I. Symbiose), bildeten den Kern und folglichen die Zelle und gaben auf diese Weise den einfachen Tieren — den Amöben und Flagellaten — den Ursprung. In die letzteren drangen in der Folge die Cyanophyceen ein (II. Symbiose), das Reich der Pflanzen bildend. Ein Seitenzweig des letzteren (links) stellen die Leucophyceen vor. Die übrigen Amöben und Infusorien entwickelten sich zum Tierreich.

## Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen.

Von F. Braem.

Die Fortpflanzung der irdischen Lebewelt vollzieht sich auf zwei scheinbar ganz verschiedenen Wegen, geschlechtlich und ungeschlechtlich.

204) In bezug auf Pflanzen steht die Sache ganz ebenso wie in bezug auf die Flechten, welche von sich aus eine Symbiose von Pilzen mit Algen vorstellen. Entweder ist die Symbiose vorhanden, dann sind es Flechten, oder die Symbiose ist nicht vorhanden, dann sind es Pilze; es gibt keine Übergänge und kann auch keine geben.

Die geschlechtliche Fortpflanzung wird durch besondere Zellen, die Geschlechtszellen, vermittelt und in der Regel erst durch die Befruchtung, d. h. durch die Vereinigung je zweier, als Ei und Samenkörper differenzierter Geschlechtszellen ausgelöst. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung dagegen besteht in einer Vervielfältigung des aus dem Ei hervorgegangenen Individuums selbst, sei es, dass dieses schon völlig ausgestaltet ist oder dass es sich noch in jugendlichem Zustande befindet. Wie das Individuum, namentlich auf den tieferen Stufen der Organisation, fähig bleibt, selbst auf die schwersten Verletzungen mit einer Neubildung der zerstörten Teile zu antworten, diese Teile also nicht nur einmal, sondern wiederholt hervorzubringen vermag, so ist es auch fähig, sich als Ganzes spontan zu vervielfältigen, neue Individuen gewissermaßen durch bloßes Wachstum zu erzeugen. Die Entwicklungsenergie erschöpft sich also nicht in dem einzelnen Individuum, sondern reicht hin, deren mehrere, ja viele zu bilden.

## Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

### 1. Die Teilung.

Im einfachsten Falle erscheint die ungeschlechtliche Vermehrung als Teilung: das Individuum zerschnürt sich in einen oder mehrere Teile, und jeder derselben erwächst zu einem neuen Individuum. Bei sehr einfacher Organisation oder in embryonalen Zuständen ist dies ohne weiteres möglich, weil sich da in jedem Abschnitte des Körpers ungefähr alle Teile zusammenfinden, die der Gesamtorganismus braucht. Auf höheren Stufen können besondere Verhältnisse die Teilung anbahnen. So bestehen die Ringelwürmer aus einer großen Zahl gleichartiger Körperabschnitte, die wie die Glieder einer Kette aneinander gereiht sind. In jedem Gliede sind sämtliche lebenswichtigen Organe des Tieres vertreten. Dadurch ist, trotz starker Kompliziertheit im Einzelnen, doch noch eine Teilung des Ganzen ermöglicht: die Kette zerschnürt sich, und jedes Stück der Kette ist selbst eine Kette.

### 2. Die Knospung<sup>1)</sup>.

a) Durch mehrere Keimschichten (Somatoblastie).

Weiter hinauf in der Tierreihe als die Teilung reicht die Knospung, die andere Form der ungeschlechtlichen Vermehrung.

1) Nachträglich gestatte ich mir eine kurze Bemerkung über die Knospenbildung von *Hydra* hier einzufügen.

Ich habe vor 16 Jahren in diesen Blättern (Bd. XIV, 1894, S. 140 ff.) die Behauptungen einer Arbeit von Albert Lang zurückgewiesen, wonach die Knospen der Hydroiden lediglich vom Ektoderm des Muttertieres gebildet werden sollten, indem dessen Zellen durch Einwanderung in das Entoderm das Knospentoderm begründen sollten. Nun ist neuerdings eine Untersuchung erschienen, die in dem

Ihr Wesen besteht darin, dass ein eng umschriebenes Feld am Körper des Individuums zu einem neuen Individuum auswächst, wie an der Pflanze ein Zweig. In diesem Knospungsfelde müssen aber wiederum alle zur Ausbildung eines Individuums der betreffenden Art erforderlichen Gewebsteile vertreten sein, und da sich bei vielzelligen Tieren alle Organe aus 2—3 frühzeitig geschiedenen Zellschichten oder „Keimblättern“ entwickeln, so müssen zum wenigsten diese daselbst sich vorfinden, natürlich in einem noch bildungsfähigen, „embryonalen“ Zustand. Infolgedessen heben sich die Knospungspunkte gleichsam als embryonale Inseln um so mehr von den übrigen Geweben des mütterlichen Körpers ab, je höher derselbe organisiert ist und je vielseitigere Leistungen er zu erfüllen hat. Das geht so weit, dass das Knospungsmaterial schließlich nur an einer ganz bestimmten Stelle des mütterlichen Körpers lokalisiert wird, und dass alle Neubildungen von diesem Materiale bestritten werden. Aus ihm kann dann zunächst eine Urknospe in Gestalt eines langen Stabes hervordachsen, von dem die Tochtertiere entweder durch Teilung sich abschnüren oder an dem sie als Knospen zweiter Ordnung gebildet werden (Stolo prolifer der Tunicaten). Oder die aus jenem Material sich entwickelnde erste Knospe verbraucht das Material nur zum Teil für sich selbst, einen anderen Teil lässt sie zurück für die nächste Knospe, die von dem durch Zellteilung sich stetig ergänzenden Material wiederum einen Rest für die dritte Knospe erübrigt und so fort (phylactoläme Bryozoen). Wir können dieses Verhältnis als Kontinuität des Knospungsmaterials bezeichnen, in ganz gleichem Sinne, wie man von einer Kontinuität der Keimzellen oder des Keimplasmas zu sprechen pflegt.

gleichen Fahrwasser segelt wie jene Arbeit, deren Resultat sie speziell für die braune Hydra bestätigt. Sie findet sich in den „Arbeiten aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien“, Bd. XVIII, 1909, S. 61ff. und ist mir erst jetzt bekannt geworden. Der Verfasser ist J. Hadzi. Ich betone gegenüber dieser Arbeit auf Grund eines reichen Beobachtungsmaterials an *Hydra fusca* und *viridis* auf das bestimmteste, dass in keinem gut konservierten, gut geschnittenen und richtig beurteilten Präparat irgend etwas zu finden ist, was den behaupteten Übergang von Zellen des Ektoderms in das Entoderm beweisen könnte. In keinem Stadium der Knospenbildung, auch nicht auf den frühesten, ist irgendwelche Unschärfe in der Begrenzung der beiden Hauptschichten des Körpers zu konstatieren, und an den Punkten der beginnenden Knospung sind reichlich embryonale Zellen und Teilungsfiguren im Entoderm vorhanden. Ich halte die Angaben, die ich in meiner zitierten Schrift gegen Lang gemacht habe, in jeder Beziehung aufrecht und bemerke ausdrücklich, dass die dort gegebenen Bilder, obwohl als Textfiguren reproduziert, doch in keiner Weise schematisiert sind, sondern in völliger Treue die Verhältnisse des Originals wiedergeben. Auf eine eingehende Würdigung der Arbeit von Hadzi und eine vollständigeren Darlegung meines Materials, das dann nicht bloß in Textfiguren erscheinen soll, werde ich mich erst einlassen, wenn jene Arbeit in weiteren Kreisen ähnlich überschätzt werden sollte wie seinerzeit die Arbeit von Lang.

Wir sehen also, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung sich in ihrem Verlauf schließlich derart zuspitzt, dass sich ganz ungesucht Anklänge an die geschlechtliche Fortpflanzung ergeben. Immer aber bleibt zwischen beiden jene wichtigste Schranke bestehen: die ungeschlechtliche Fortpflanzung arbeitet mit Zellen, die durch ihre Sonderung in verschiedene Keimblätter schon die ersten für das Individuum charakteristischen Differenzierungen durchgemacht haben, während die Keimzellen, das Material der geschlechtlichen Fortpflanzung, von allen solchen Differenzierungen frei bleiben.

Nun gibt es indessen einen Fall, der auch diese Kluft anscheinend ausfüllt.

#### b) Die Knospung durch Keimzellen (Gonoblastie).

Vor 15 Jahren bereits entdeckte C. Chun die Tatsache, dass bei der Medusengruppe der Margeliden, Tieren, die der allbekannten *Hydra* unserer Flüsse und Seen verwandt sind, Knospen gebildet werden, die nur aus einer Keimschicht, dem Hautblatt, ihre Entstehung nehmen. Embryonale Zellen dieser Hautschicht beginnen sich an bestimmten Punkten zu häufen, zu ordnen und weiterhin alle die Differenzierungen durchzumachen, die zur Herstellung eines neuen Individuums erforderlich sind. Ist dieses erwachsen, so löst es sich von dem Muttertier los und führt ein selbständiges Dasein.

Hier liefert also ein aus zwei scharf gesonderten Keimschichten bestehender Organismus eine Knospe, die wiederum aus zwei ganz gleichgebildeten Keimschichten besteht, die aber nur aus einer der beiden mütterlichen Keimschichten ihren Ursprung genommen hat.

Dieser Befund war zu seltsam und zu gut verbürgt, als dass er nicht vielfach Beachtung gefunden hätte. Aber die Beachtung, die er fand, entsprach lange nicht seiner Bedeutung: man registrierte ihn als eine Anomalie. Chun selbst verwertete ihn zur Bekämpfung der Ansicht, dass die Keimblätter Primitivorgane seien: „Den Keimblättern sind weder histologische noch auch organogenetische Prädispositionen eigen“, daher lassen sich auch keine allgemeinen Regeln über ihre Beziehung zur Knospenbildung aufstellen.

Ohne Zweifel ging das zu weit. Abgesehen von dem neuen Fall spricht sich die organbildende Kraft der Keimblätter in der Knospenbildung sonst sehr deutlich aus. Und auch dieser neue Fall zeigt sich bei näherer Betrachtung keineswegs als so unstürzlerisch, wie es zur Zeit seines Bekanntwerdens schien. Er ist vielmehr eine höchst wertvolle Erweiterung unseres Wissens, indem er von der ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung eine Brücke schlägt.

Es handelt sich bei ihm offenbar um eine ganz neue Form der Knospung, um die Knospung durch Keimzellen, also eben das Zellmaterial, aus dem auch die geschlechtliche Fortpflanzung ihren

Bedarf deckt. Eine nähere Begründung dieser Auffassung habe ich in einem früheren Aufsatz der vorliegenden Zeitschrift (Bd. XXVIII, 1908, S. 790 ff.) zu geben versucht. Jetzt genüge der Hinweis, dass die knospenbildenden Zellen den jungen Keimzellen vollständig gleichen, dass beide in derselben Keimschicht, dem Hautblatte, gelegen sind, dass Knospen und Geschlechtszellen an denselben Punkten der Körperoberfläche auftreten, und dass die Knospung erlischt, wenn die Keimzellen sich zu Eiern und Samenkörpern umwandeln und so ihrem eigentlichen Berufe zu dienen beginnen.

Das prinzipiell Wichtige ist hier dies, dass es nicht mehr die Körperzellen des Individuums sind, welche die Knospung vermitteln. Die knospenbildenden Zellen sind auch von der ersten und ursprünglichsten Arbeitsteilung, welche der individuelle Zellenstaat durchmachte, von der Differenzierung in Keimblätter, frei geblieben. Es bedarf keines Zusammenwirkens verschiedener Zellsorten mehr, um den Gesamtorganismus zu erzeugen. Eine einzige Zellsorte bewirkt dies. Rein und restlos stellt sich in ihr die bildende Kraft des Gesamtorganismus dar, und eben dadurch steht das Knospungsmaterial auch physiologisch den Keimzellen gleich. Nur der eine Unterschied bleibt noch: in der Knospe vereinigen sich zahlreiche Keimzellen zu gemeinsamer Tätigkeit, während die Keimzellen als Geschlechtsprodukte jede für sich ihren Weg verfolgen.

Wenn uns der Sprung von den Körperzellen zu den Keimzellen zunächst wie ein schroffer Bruch mit einem bis dahin befolgten Prinzip erscheint, so kommt das daher, dass die Keimzellen in ganz besonderem Grade von dem Geheimnis der Zeugung unwittert sind. Im Grunde aber ist das Geheimnis bei ihnen nicht größer als bei jeder Entwicklung überhaupt. Die Keimzellen sind nichts anderes als embryonale Zellen, die von allen Differenzierungen des Individuums frei und im vollen Besitz der ursprünglichen Entwicklungsfähigkeit des Eies, der Urzelle, geblieben sind. Wenn also die Knospung bei den Mangeliden von den Körperzellen zu den Keimzellen hinübergreift, so bedeutet das nur, dass sie um eine Stufe tiefer ins Embryonalleben zurückgeht und statt des in zwei Zellsorten gespaltenen Bildungsmaterials die vollkommen indifferenten Embryonalzellen wählt. Es ist tatsächlich nur ein Schritt auf einem längst eingeschlagenen Wege: denn die Tendenz, embryonale Zellen in ihren Dienst zu ziehen, spricht sich im ganzen Verlauf der ungeschlechtlichen Vermehrung deutlich genug aus.

Wichtig aber bleibt dieser Schritt gleichwohl, weil er, als der letzte am Ziel, die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit der geschlechtlichen in unmittelbare Verbindung bringt. Das Tor ist gesprengt und die Bahn liegt nun frei nach beiden Seiten. Werfen wir einen Blick auf die Aussicht, die sich uns damit eröffnet.

### Die geschlechtliche Fortpflanzung.

Das Problem der geschlechtlichen Fortpflanzung ist so eng verknüpft mit dem Problem der Befruchtung, dass beide uns fast zusammenzufallen scheinen. Ist doch die Befruchtung, d. h. die Vereinigung zweier verschiedener Vererbungselemente, gerade das, was der geschlechtlichen Fortpflanzung ihren biologischen Wert gibt. Durch die Befruchtung wird die Vereinzelung der Individuen durchbrochen, die Lebenswellen getrennter Wesen fließen zusammen, und der Erwerb des einen vereinigt sich mit dem des andern, teils ausgleichend, teils steigernd, in der Nachkommenschaft. Durch die Befruchtung werden die Individuen gleicher oder ähnlicher Art zu einem Ganzen verknüpft, zu einem einzigen Körper, dessen zahllose Glieder durch beständigen Säftetausch unter sich und mit dem Ganzen zusammenhängen. Ohne Befruchtung würde das Organismenreich nur aus individuellen Anpassungsformen bestehen, unbegrenzt wechselnd wie die Lebensverhältnisse selbst, aber es gäbe keine durch Blutmischung zusammengehaltenen Formenkreise, keine Familie, keine Art, keine in sich gefestigte Gruppe.

So bedeutsam aber die geschlechtliche Mischung auch ist, so braucht sie doch darum noch nichts Ursprüngliches zu sein. Ein anderes ist das Werkzeug und ein anderer der Gebrauch, der davon gemacht wird. Das Werkzeug, in unserem Falle die Geschlechtszellen, musste vorhanden sein, ehe die Natur es zum Zweck der Befruchtung in ihren Dienst stellen konnte. Bevor der komplizierte Mechanismus der Befruchtung in Tätigkeit trat, muss es Zellen gegeben haben, die als geschlechtslose Keinzellen die Fortpflanzung vermittelten.

Es bedarf jedoch nicht einmal dieser Erwägung, um festzustellen, dass die Befruchtung in der Tat etwas Sekundäres, etwas für das regenerative Grundvermögen der Geschlechtszellen gar nicht Notwendiges ist. Wir wissen, dass alle Geschlechtszellen, Eier wie Samenkörper, auch in ihrer gegenwärtigen Differenzierung das mikrokosmische Äquivalent des Individuums sind, zu dem sie gehören, dass jede für sich die Kraft hat, dieses Individuum wieder zu erzeugen, und dass sie dazu in gewissen Fällen nicht bloß potentiell, sondern tatsächlich imstande ist. So liefert bei der im Tier- und Pflanzenreiche verbreiteten Parthenogenese die unbefruchtete Eizelle den fertigen Organismus, in anderen Fällen gelingt es durch bloße chemische Beeinflussung das normalerweise befruchtungsbedürftige Ei zur Entwicklung anzuregen, und selbst vom Samenkörper ist es glaubhaft bezeugt, dass er für sich allein ein neues Individuum hervorzubringen vermag, wenn man ihm nur das geeignete Arbeitsmaterial (ein kernloses Eifragment) zur Verfügung stellt. Bei den Protozoen endlich sind die Geschlechtszellen nichts anderes als die leicht veränderten Individuen selbst, die unter Umständen auch

ohne Befruchtung fortleben und sich weiter auf ungeschlechtlichem Wege vermehren können.

Sind nun die Geschlechtszellen ursprünglich nur Zellen von absoluter Embryonalität, die auch ohne Befruchtung entwickelungsfähig waren, so ergibt sich von selbst, dass auch sie im Dienste einer ungeschlechtlichen Vermehrung gestanden haben. Diese Entwicklung durch einzelne Embryonalzellen würde nur als der Gipfel und Schlussstein jener Zeugungsweise erscheinen, die wir bei der Knospung der Margeliden noch durch mehrere solcher Zellen bewirkt sehen. Die geschlechtliche Fortpflanzung aber, die mit Befruchtung verknüpft ist, würde die ungeschlechtliche Fortpflanzung voraussetzen und als eine weitere Komplikation derselben zu betrachten sein, indem die Fortpflanzungszellen zweier verschiedener Individuen miteinander verschmolzen und in gemeinsamer Tätigkeit das neue Individuum bildeten.

Wie es kam, dass bei den ursprünglich geschlechtslosen Keimzellen allmählich ein Bedürfnis nach Konjugation sich einstellte, das bleibt natürlich ein ungelöstes Problem. Aber dieses Problem ist kein neues. Es ist identisch mit dem, wie es kommt, dass bei unseren Infusorien, die sich hunderte von Generationen hindurch mittels einfacher Teilung vermehren, schließlich doch eine Erschöpfung, eine Art Krankheit eintritt, für die die Verschmelzung mit einem anderen Individuum das Heilmittel ist. Mag man diesen Zustand als einen Altersverfall, oder als Ermüdung, oder als eine Verarmung des Stoffwechsels auffassen — alles das dürfte auf eins herauskommen —, sicher ist, dass er einen äußersten Grad individueller Differenzierung darstellt, über den der Organismus aus eigener Kraft nicht hinweg kann und den er durch die Vereinigung mit einem Individuum der entgegengesetzten Differenzierungsrichtung zu paralysieren sucht: die Konjugation wirkt entspannend für beide Teile, und indem sie die Differenzierungen ausgleicht, stellt sie in dem Verschmelzungsprodukt die normale Organisation und die ursprüngliche Entwicklungsfähigkeit wieder her. Wie sie also bei den Infusorien die Folge und das spontane Ergebnis bestimmter Differenzierungen ist, so ließe sich denken, dass auch bei den Keimzellen, oder den Individuen, denen sie angehörten, ein Drang nach Kopulation zuerst da aufkam, wo der Organismus in einseitiger Anpassung an bestimmte Verhältnisse die Grenze seines Differenzierungsvermögens erreicht hatte und dem Verfall entgegenging: ein Notbehelf der Natur, die an gefährdeter Stelle durch ein Bedürfnis sprach und einen neuen Weg zur Erhaltung des Lebens wies.

Wir können uns vorstellen, dass dieser Weg anfangs nur selten beschritten wurde und dass nach einmal erfolgter Konjugation zweier Keimzellen das daraus hervorgehende Individuum wieder fähig war,

sich viele Generationen hindurch in der früheren Weise geschlechtslos fortzupflanzen. Durch die Konjugation waren der individuellen Entwicklung neue Quellen erschlossen worden, indem durch Zuführung neuer Vererbungsmomente neue Variationsmöglichkeiten geschaffen waren. So konnte abermals eine Periode der ungeschlechtlichen, d. h. rein individuellen Fortpflanzung beginnen, bis die Erschöpfung der durch die erste Konjugation gesetzten Entwicklungsmöglichkeiten eine Wiederholung des Geschlechtsaktes nötig machte; ein Verhältnis, wie es ähnlich noch heute beim Generationswechsel besteht, dessen verschiedene Formen wir wohl als Reste aus sehr alter Zeit und nicht bloß als Anpassungen der Entwicklung an besondere Lebensumstände zu betrachten haben<sup>2)</sup>).

Für die Verschmelzung werden zunächst vermutlich die Zellen der gleichen Keimdrüse in Betracht gekommen sein, falls nämlich unter ihnen Variationen auftraten, welche die zur Befruchtung nötige Affinität zueinander besaßen. Durch einen solchen der Selbstbefruchtung entsprechenden Vorgang war aber doch nur ein bescheidener Gewinn zu erzielen, weil ja die Keimzellen eines und desselben Individuums nur in ganz engen Grenzen variieren können und im wesentlichen immer die Eigenart ihres Erzeugers reproduzieren müssen. Anders verhielt es sich, sobald die (etwa in das umgebende Wasser entleerten) Keimzellen des einen Individuums Gelegenheit fanden, sich mit denen eines anderen zu begatten: in diesem Augenblick erst hatte die Befruchtung ihre volle und unabsehbare Bedeutung erlangt. Jetzt erst war die Schranke des Einzelwesens durchbrochen, und die vererbaren Eigenschaften zweier verschiedener Individuen vereinigten sich in dem Nachkommen zu einem Wesen mit anders gearteten Kräften und neuen Entwicklungsmöglichkeiten. Ja, im Laufe der Zeit flossen in dem einzelnen Individuum nicht nur die Eigenschaften von zwei, sondern die von unzähligen Vorfahren zusammen, in buntem Wechsel gemischt, zu immer neuen Kombinationen verwoben. Ein ganzer Formenkreis verkörperte sich in dem Nachwuchs. An Stelle der individuellen Entwicklung trat die Entwicklung der Art, an Stelle der Fortpflanzung des Einzelwesens die Fortpflanzung eines sexuellen Verbandes.

Die systematische Art ist ein Produkt der geschlechtlichen Mischung. Sie ist gleichsam ein Individuum neuer Ordnung, ein Individuum von ungeheuren Dimensionen, und, infolge der wechselnden Kombinierbarkeit seiner Teile, von einer Gestaltungsfähigkeit, wie sie der festgefügte Organismus niemals erreichen könnte.

2) Eine solche Auffassung des Generationswechsels findet sich schon bei W. Wedekind, „Generationswechsel, Metamorphose und direkte Entwicklung“, Zool. Anzeiger, Bd. 29 (1906), S. 790 ff. Auch W. sieht in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung „überall das Ursprüngliche“. Obwohl er dabei in einigen Punkten zu weit geht, enthält sein Aufsatz doch manches Beachtenswerte.

### Phylogenetische Fragen.

Teilung und Knospung, Sporogonie und geschlechtliche Fortpflanzung, sie alle sind Äußerungen eines und desselben organischen Grundvermögens, nämlich der Kraft, aus einem Teil das Ganze zu bilden. In dieser Kraft spricht sich das Lebensprinzip am unmittelbarsten aus, und, selbst unerklärbar, bietet sie die Erklärung für alle Erscheinungen der Fortpflanzung und Entwicklung.

Ohne Frage arbeitet unter den verschiedenen Fortpflanzungsarten die Teilung mit den einfachsten, die geschlechtliche Fortpflanzung mit den kompliziertesten Mitteln. Besteht also in der organischen Welt ein Fortgang vom Einfachen zum Komplizierten und vom Allgemeinen zum Besonderen, so müssen wir annehmen, dass die Teilung die ursprünglichste Form der Fortpflanzung war, die Knospung ihr folgte und die Befruchtung zuletzt auftrat.

Zu der gleichen Annahme führt noch ein anderer Weg. Überall, wo wir im Leben der Individuen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung noch heute begegnen, ist sie das Frühere, die geschlechtliche Fortpflanzung das Spätere. Immer ist die ungeschlechtliche Vermehrung am lebhaftesten in der Jugend, später erst, bei den ausgestalteten Formen, folgt die Geschlechtsreife, oft so spät, dass sie geradezu den Charakter einer Alterserscheinung gewinnt. Wenn nun der alte Satz, dass die ontogenetische Entwicklung ein Abbild der phylogenetischen ist, nur irgendwie sich bewährt, so müssen wir folgern, dass in der Urzeit des Lebens die ungeschlechtliche Fortpflanzung die herrschende war und erst in einer späteren Periode der geschlechtlichen wich.

Dass dieser Schluss mit den Tatsachen der Entwicklung vereinbar ist, und dass fortlaufende Übergänge von der Teilung zur Knospung, von der Knospung zur Keimzellenbildung und zur geschlechtlichen Fortpflanzung hinführen, ist oben gezeigt worden. Unsere Auffassung weicht aber doch so sehr von der landläufigen ab, dass wir noch einen Augenblick bei dieser verweilen müssen, freilich nur, um unsere Stellungnahme ihr gegenüber zu kennzeichnen.

Der wichtigste Einwand, der uns gemacht werden kann, erwächst aus folgender Überlegung.

Die Geschlechtsprodukte sind gleich den Protozoen einfache Zellen. Auch die Protozoen unterliegen am Ende ihres individuellen Lebens einer Differenzierung, die einen geschlechtlichen Vorgang vermittelt. Da nun die höheren Organismen aller Wahrscheinlichkeit nach von einzelligen abstammen, die man sich in der Art unserer heutigen Protozoen vorstellt, so könnte die geschlechtliche Fortpflanzung bereits von diesen Urwesen her übernommen sein. Sie wäre demnach bei den höheren Organismen nicht erst erworben, sondern würde deren angestammten Besitz bilden.

Diese Ansicht hat auf den ersten Blick etwas bestechend Einfaches, bei genauerem Zusehen ist sie jedoch weder einfach noch zwingend. Nicht einfach, weil sie für das Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung bei den vielzelligen Formen überall erst nach besonderen Motiven suchen muss und es hier aus der geschlechtlichen Fortpflanzung herleiten, bei den Protozoen aber den umgekehrten Weg einschlagen muss; nicht zwingend, weil sie von der unsicheren Annahme ausgeht, dass die einzelligen Urwesen, die sich zu vielzelligen Organismen entwickelten, schon im Anfang alle die biologischen Eigenschaften besaßen, die wir heutzutage bei unseren Protozoen beobachten. Aber die letzteren sind ja, gerade nach der landläufigen Anschauung, das Produkt einer millionen-jährigen Entwicklung, die von den Anfängen des Lebens bis in unsere Zeit hinaufreicht. Muss das, was gegenwärtig bei ihnen besteht, darum schon in der Urzeit bestanden haben? Kann nicht auch bei den Protozoen die geschlechtliche Differenzierung erst spät, später vielleicht als bei den übrigen Tieren, erworben sein? Was zwingt zu der Annahme, dass diese bis zur heutigen Stunde im Einzellenstadium verbliebenen Wesen die Abbilder jener Zellen sind, die fähig waren, sich bis zu den höchsten Spitzen des Tierreiches zu erheben? Eine ganze Welt scheint zwischen beiden zu liegen.

Doch wir können diesen Fragen hier nicht weiter nachgehen. Es sollte nur angedeutet werden, dass die herrschende Ansicht von der Ursprünglichkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung keineswegs so sicher begründet ist, dass nicht für andere Auffassungen Raum bliebe. —

Ein weiteres Problem, das wir berühren müssen, ist die Entstehung der Arten. Wird das Verständnis derselben nicht erschwert, wenn wir annehmen, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung eine Zeit lang allein die Entwicklung beherrscht habe? Darüber noch einige Worte.

Es wurde bereits betont, wie hoch die geschlechtliche Fortpflanzung als artbildender Faktor zu bewerten ist. Wir sehen sie nicht nur, wie üblich, als ein Hilfsmittel der Artbildung an, sondern halten sie für die erste und eigentliche Ursache jeder artlichen Begrenzung. Mit dem Auftreten der geschlechtlichen Mischung entsteht die systematische Art als Gemeinschaft der sexuell vertretbaren Individuen. Indem die geschlechtliche Mischung diesen Formenkreis mehr und mehr zu einer blutsverwandten Einheit verbindet, grenzt sie ihn erstlich durch feste Schranken nach außen ab und stellt ihn in einen Gegensatz zu der belebten Umwelt. Sodann wirkt sie nivellierend in seinem Innern, indem sie die Variationen ausgleicht und die Nachkommenschaft der abirrenden Glieder auf das Niveau des Durchschnittes zurückführt. Wo aber äußere Umstände oder innere Triebkräfte der freien Mischung

entgegenstehen, wo z. B. räumliche Isolation eine Auslese herbeiführt, oder wo, unter der Zahl der möglichen sexuellen Verbindungen, gleichgerichtete Variationen zusammentreffen, da werden sich neue Anpassungsformen behaupten, neue Varietäten und Arten entwickeln können. Die ursprüngliche Art wird sich allmählich zur Gattung, die Gattung zur Ordnung, die Ordnung zum Kreise auswaschen.

Soweit also Arten und geschlossene systematische Gruppen bestehen oder bestanden haben, sehen wir in ihnen ein Produkt der geschlechtlichen Mischung. Daraus folgt aber auch, dass wir die Art ebensowenig für etwas Ursprüngliches halten können wie die geschlechtliche Fortpflanzung selbst. Ist die letztere, wie wir annehmen, erst auf einer gewissen Stufe der Entwicklung aus der ungeschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangen, so kann es vor ihrem Auftreten lediglich individuelle Anpassungsformen gegeben haben, die, so verschiedenartig sie sein mochten, noch keine scharf begrenzten Verbände bildeten, sondern durch fortlaufende Übergänge miteinander verknüpft waren. Die monogene Fortpflanzung vermehrt zwar die Individuen, aber sie zerstreut sie zugleich, weil sie keine sexuellen Verbindungen schafft.

In dem urzeitlichen Stadium, das der Artbildung vorausging und das ihr den Weg bahnte, wird die Entwicklung der äußeren Form nicht etwa gestockt haben. Auch die geschlechtliche Mischung schafft ja nicht Etwas aus Nichts, sondern sie arbeitet mit vorhandenen Anlagen: sie variiert und differenziert dieselben, indem sie sie in verschiedener Weise kombiniert. Von einer solchen Kombination kann bei dem Organismus, der sich geschlechtslos fortpflanzt, natürlich nicht die Rede sein. Die Anlagen selbst aber sind auch ihm eigen und sie werden von Generation zu Generation fortgeführt, um sich in dieser Folge von Individuen zu gestalten und auszuleben. Sprungweise Abänderungen werden dabei nicht vorkommen können, in ruhigem Fluss wird die Entwicklung fortschreiten, bis die Grenze des Differenzierungsvermögens der betreffenden Form erreicht ist. Wo diese Grenze lag, das können wir nicht einmal mehr vermutungsweise ermitteln. Immerhin aber dürfen wir annehmen, dass sie der Ausgestaltung jener frühesten Lebewelt einen weiten Spielraum bot, einmal, weil es sich um sehr einfache Organismen handelte, bei denen die Teile noch nicht so fest miteinander verknüpft waren wie bei komplizierteren Wesen, und dann, weil wir es mit phylogenetischen Jugendformen zu tun haben, von deren Entwicklungsfähigkeit wir uns nur nach der Organisationshöhe ihrer fernen Nachkommen eine Vorstellung machen können.

Je mehr die entwicklungsgeschichtlichen Anlagen sich organisches gestalteten, um so mehr musste ihr Substrat, die embryo-

nalen Zellen, verbraucht werden, bis davon schließlich nur eine Art, die indifferenten Keimzellen, übrig blieb. Wir haben gesehen, wie schon bei der Knospung das embryonale Zellmaterial auf einen engen Bezirk am Körper des Individuums eingeschränkt wird, und wie dann bei fortschreitender Reduktion dieses Materials die Keimzellen als die letzten Vertreter desselben dastehen. Eine solche Reduktion der embryonalen Zellen als der Träger der unverbrauchten Entwicklungsenergie ist die notwendige Folge der zunehmenden Differenzierung, bei der jene Zellen allmählich in tätige Organe übergeführt werden. Das muss für die phylogenetische Entwicklung ebenso gelten, wie es für die ontogenetische gilt.

Wenn nun mit dem Aufkommen der geschlechtlichen Mischung inmitten einer schon mannigfach differenzierten Lebewelt die gleichartigen Formen zu sexuellen Verbänden zusammentraten, so standen diese Urarten offenbar zunächst völlig unabhängig voneinander da, als koordinierte, genetisch nicht weiter vereinbare Gruppen. Aber in ihrem Bau müssen sie doch zum Teil sehr nahe Beziehungen aufgewiesen haben, da sie aus einer nach allen Seiten durch Übergänge verbundenen Masse von Anpassungsformen hervorwuchsen. Die Arten, in die sich der einzelne Anpassungskreis gliederte, müssen also schon damals in einem scheinbaren Verwandtschaftsverhältnis gestanden haben, ob und wieweit dasselbe jedoch ein wirkliches war, darüber würde nichts zu ermitteln sein, auch wenn wir die Formen selbst kennen. Das Fehlen artlicher Grenzen in einer Zeit der geschlechtslosen Fortpflanzung würde jede Kontrolle der Abstammung ausschließen, weil man nie wissen könnte, was Übergang und was Zentrum ist, und ob eine scheinbare Einheit homophyletische oder nur konvergente Formen umfasst.

Diese Hypothese bietet den großen Vorteil, dass sie die Annahme einer polyphyletischen Entwicklung im Tier- und Pflanzenreiche erleichtert oder vielmehr überhaupt erst möglich macht. Denn wenn man die Art als geschlossene sexuelle Gemeinschaft schon in der frühesten Schöpfungsperiode bestehen lässt, so erscheint eine Polyphyly nur unter der Voraussetzung verschiedener Schöpfungsakte verständlich: Art folgt dann aus Art, und die Gesamtheit aller muss entweder auf eine einzige oder auf so viele zurückführen, als ursprünglich geschaffen waren. Sind aber die Arten selbst erst aus einer schon weit verbreiteten und reich entwickelten Formenwelt hervorgegangen, die sich unter dem Einfluss der geschlechtlichen Mischung in einzelne Gruppen zugleich auflöste und verdichtete, so versteht sich die Polyphyly von selbst. Mit jeder der neuen Gruppen ist dann ein besonderer Stammbaum gegeben, der selbständig in der ungegliederten Masse der urverwandten Formen entspringt, wo seine Wurzeln sich mit denen der übrigen Stämme zu einem unentwirrbaren Geflechte vereinigen.

Wie beim Generationswechsel die ungeschlechtliche Fortpflanzung der geschlechtlichen in die Hände arbeitet, indem sie das jugendliche Individuum in viele zerlegt und dadurch in kurzer Zeit eine große Zahl von Geschlechtstieren hervorbringt, so würde es nach unserer Auffassung sich auch bei der Phylogenie verhalten, die gleichsam einen ins Riesenhafte vergrößerten Generationswechsel darstellen würde: im Zeichen der ungeschlechtlichen Vermehrung würden die ersten Lebensformen sich ausgebreitet und bis an die Grenze ihres individuellen Differenzierungsvermögens entwickelt haben, und dann erst würde die geschlechtliche Fortpflanzung ihr Werk begonnen und mit dem dafür vorbereiteten Material den Bau der organischen Welt vollendet haben.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung zerstreut die Anlagen des einzelnen Individuums und verteilt sie auf viele; die geschlechtliche Fortpflanzung sammelt die Anlagen vieler Individuen und konzentriert sie in einem. Dieses Widerspiel der beiden Vermehrungsarten scheint auch in ihrer phylogenetischen Wirksamkeit seinen Ausdruck zu finden. In einer Zeit ursprünglicher Lebensfülle konnte die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit freier Hand den Samen auswerfen; als ihr Vorrat erschöpft war, musste die geschlechtliche Fortpflanzung das Gegebene zusammenhalten, um für die Zukunft zu sorgen. Indem sie bei jeder Vermehrung die Anlagen zweier verschiedener Individuen auf die Nachkommen übertrug, bewirkte sie, dass mit der Zahl der Generationen auch die Erbmasse wuchs und so der Verarmung vorgebeugt wurde.

3. Januar 1910.

## Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Von Wolfg. F. Ewald.

Teil III.

### A. Zur Theorie der Orientierung.

Im vorausgegangenen Teil dieser Arbeit wurden neben meinen eigenen Versuchen eine Reihe von Beobachtungen von Jennings, Rádl und Bauer angeführt, welche den Vorgang der Reaktion auf Lichtreize bei einer Anzahl von Organismen sehr verschiedener Organisationshöhe genauer analysieren. Überblicken wir die Resultate dieser Untersuchungen, so drängt sich uns die Tatsache auf, dass die Frage nach dem Vorhandensein und der Ausbildung der Lichtsinnesorgane von eminenter Bedeutung für das Verständnis der Phototaxis ist — eine Tatsache, die, so nabeliegend sie ist, doch, soweit mir bekannt, in der Literatur noch nicht die zu er-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Braem Fritz

Artikel/Article: [Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. 357-379](#)