

Inhaltsübersicht.

Übersicht über den Verlauf der Versammlung	Seite 3
--	------------

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung	5
Vortrag:	
Kraepelin, K., Das naturhistorische Museum in Hamburg und seine Ziele	7
Geschäftsbericht des Schriftführers	18
Vortrag:	
Pfeffer, G., Über die gegenseitigen Beziehungen der arktischen und antarktischen Fauna	21, 266

Zweite Sitzung.

Vortrag:	
Doflein, F., Zur Entwicklungsgeschichte von <i>Bdellostoma stouti</i> Lock. Discussion	21 30
Vortrag:	
Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden	30

Dritte Sitzung.

Wahl des nächsten Versammlungsortes	57
Bericht über das »Tierreich«	57
Referat:	
Plate, L., Die Bedeutung und Tragweite des Darwinschen Selections- principis	59
Discussion	208
Vortrag:	
Duncker, Georg, Wesen und Ergebnisse der variationsstatistischen Methode in der Zoologie	209
Discussion	226

Vierte Sitzung.

Vorträge:	
Schaudinn, F., und F. Römer, Vorläufiger Bericht über zoologische Untersuchungen im nördlichen Eismeer im Jahre 1898	227
Discussion	247
Brandes, Leuchtorgane der Tiefseefische	247

Fünfte Sitzung.

Vorträge:	Seite
*Sarasin, F., Formenkettens celebensischer Landmollusken	248
Jaekel, Otto, Über die primäre Zusammensetzung des Kieferbogens und Schultergürtels	249
Simroth, Über die Nacktschneckenfauna des russischen Reiches . .	258
Discussion	265

Sechste Sitzung.

Vortrag:	Seite
*Matschie, Paul, Über die geographische Verbreitung der altweltlichen Affen	266

Demonstrationen.

Borgert, Theilungsstadien von <i>Aulacantha scolymantha</i>	288
Brandes, Präparate über den Bau der Leuchtorgane	288
Derselbe, Larven zweier <i>Nototrema</i> -Arten	288
Heymons, Entwicklungsstadien von <i>Pulex gallinae</i> Bouché	289
Derselbe, Eier, Embryonen und junge Larven von <i>Anisolabis litorea</i> White	289
Kraepelin, Thierformen, welche durch den Schiffsverkehr aus überseeischen Ländern lebend in Hamburg eingeführt sind	290
Lühe, M., <i>Cystodiscus immersus</i> Lutz	291
Derselbe, Scolexform und anatomischer Bau einer Reihe von Bothrioccephalidenarten	293
Rhumbler, L., Trockene Conservirung und Montirung von Amphibien .	293
Schauinsland, Embryonen von <i>Sphenodon</i> , <i>Callorhynchus antarcticus</i> , <i>Chelonionia viridis</i> und <i>Xenopus capensis</i>	298

Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder	301
--------------------------------------	-----

* nur Titel.

kann trotz aller Verschiedenheiten in gewissem Sinne als eine Parallelbildung zu demjenigen von *Bothridium* angesehen werden.

Wenn ich meinen Entwurf eines Bothriocephaliden-Systems als einen »ersten Versuch« bezeichnete, so wollte ich damit der Überzeugung Ausdruck verleihen, daß im Laufe der Zeit sicherlich Manches an diesem Systeme wird geändert werden müssen, namentlich wenn erst die Entwicklungsgeschichte in ausgiebigerem Maße wird systematisch verwerthet werden können, als dies zur Zeit leider möglich ist. Vielleicht wird es sich alsdann auch als nothwendig herausstellen, die von mir als *Triaenophorinae* zusammengefaßten Formen anders zu vertheilen, nicht freilich in dem Sinne, daß die Gattung *Triaenophorus* die ihr seither eingeräumte Sonderstellung wieder zurückerhält, sondern vielmehr derart, daß die von mir in der Gattung *Abothrium* vereinigten Arten mit ungedeckelten Eiern von den übrigen Triaenophorinen getrennt werden. Bisher habe ich mich zu dieser Abtrennung noch nicht entschließen können, obwohl für dieselbe außer dem Bau der Eischale vielleicht auch gewisse Eigenthümlichkeiten in der Anordnung der Scolexmuskulatur ins Feld geführt werden könnten.

Dritte Sitzung.

Den 24. Mai, 9¹/₄ bis 12 Uhr.

Herr Prof. HEINCKE (Helgoland) spricht im Namen der Biologischen Anstalt der Deutschen Zoologischen Gesellschaft seinen Dank aus, daß sie auf das Programm ihrer diesjährigen Jahresversammlung auch einen Ausflug nach Helgoland zum Besuche der Anstalt gesetzt hat. Er fügt diesem Dank noch die Einladung hinzu, recht zahlreich an diesem Besuche Theil zu nehmen und damit die Pathenpflichten zu erfüllen, die die Zoologische Gesellschaft bei der Gründung der Anstalt übernommen habe. Leider sei er selbst durch einen in letzter Stunde an ihn gelangten dienstlichen Auftrag zu einer Reise verhindert, die Gesellschaft persönlich nach Helgoland und durch die Anstalt zu führen. Er müsse diese Führung seinen Mitarbeitern in Helgoland überlassen und sich hier begnügen, über den jetzigen Stand der Anstalt und ihre Arbeiten einige Aufklärungen zu geben.

Die Biologische Anstalt, 1892 begründet, ist noch immer nicht in der Lage den Anforderungen gerecht zu werden, die man an ein modern eingerichtetes wissenschaftliches Meereslaboratorium stellen muß. Sie ist in zwei alten, theilweise baufälligen Häusern provisorisch

ingerichtet, alle Räumlichkeiten sind zu eng und vor Allem fehlen größere Aquarium-Anlagen. Eine bauliche Umgestaltung und Erweiterung der Anstalt ist daher dringend geboten und wird hoffentlich sich nicht allzulange mehr hinausschieben. Ungenügend ist auch das Fahrzeug für größere Excursionen in See, eine Kutterschaluppe mit Petroleummotor; es müßte durch einen Dampfer oder ein größeres, seetüchtiges Segelfahrzeug mit Hilfsmaschine ersetzt werden. Ohne ein solches größeres Fahrzeug sind namentlich die umfassenderen biologischen Untersuchungen im Dienst der Seefischerei nicht ausführbar, u. a. auch keine systematische Planktonforschungen.

Eine erfreuliche Ausdehnung der Anstalt ist in den letzten Jahren durch Begründung des räumlich von der Anstalt getrennten, aber sonst eng mit ihr verbundenen Nordsee-Museums geschaffen. Es verdankt seine Entstehung einer ansehnlichen Stiftung der Töchter des verstorbenen Botanikers PRINGSHEIM und soll die gesammte Fauna und Flora der Nordsee sowie der Insel Helgoland umfassen, zum Theil als eine dem Publicum zugängliche Schausammlung.

Das wissenschaftliche Personal der Anstalt besteht außer dem Director aus drei jetzt festangestellten Custoden, einem für Zoologie, einem für Seefischerei und einem für Botanik. Das Fischereipersonal besteht aus einem Fischmeister und drei im ständigen Dienst der Anstalt stehenden Fischern; außerdem sind vorhanden ein Präparator, zwei Hilfspräparatoren und ein Hauswart und Diener.

Arbeitsplätze für ambulante Gelehrte sind 7 vorhanden, die während der Monate Juli bis September meistens alle besetzt sind; eine baldige Vermehrung der Arbeitsplätze ist nothwendig. Die Vergütung der Arbeitsplätze geschieht nach vorheriger Anmeldung durch den Director der Anstalt; ihre Benutzung ist so gut wie kostenfrei, da für eine Nutzungsdauer bis zu drei Monaten nur 10 *M* an den Bibliotheksfond der Anstalt zu zahlen sind. Die Bibliothek ist verhältnismäßig sehr umfangreich und vollständig und in gewisser Beziehung derjenige Theil der Anstalt, der ihren Aufgaben am meisten entspricht. Dringend zu wünschen ist nur, daß die zoologischen Autoren die Anstalt mehr als bisher bei Versendung ihrer Publicationen bedenken.

Die bisherigen wissenschaftlichen Arbeiten der Gelehrten der Anstalt behandeln der Hauptsache nach die marine Fauna und Flora Helgolands sowie die Biologie der Nutzfische. In letzterer Beziehung seien erwähnt die Untersuchungen HEINCKE's über die Naturgeschichte des Herings und diejenigen EHRENBAUM's über die Eier und Larven der Nutzfische. Die Anstalt veröffentlicht ihre Arbeiten selbständig als besonderen Theil der mit der Commission zur Untersuchung der

deutschen Meere in Kiel gemeinsam herausgegebenen »Wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen«.

Auf dem Gebiet der Conservirung der Seethiere für Untersuchungs- und Sammlungszwecke hat die Anstalt gute Erfolge aufzuweisen. Der Versand von conservirtem und lebendem Untersuchungsmaterial an andere Institute nimmt immer mehr zu, erscheint aber begrenzt durch den Mangel an Arbeitskräften, der Massenconservirungen unmöglich macht.

Die unbedingt nöthige Umgestaltung und Erweiterung der Biologischen Anstalt zu einem modern ausgestatteten Laboratorium wird wesentlich dadurch gefördert werden, daß die deutschen Zoologen der Anstalt nicht nur gelegentlich einer Jahresversammlung einen kurzen Besuch abstatten, sondern daß sie noch viel zahlreicher als bisher auf der Anstalt arbeiten und dadurch den Beweis liefern, daß dieselbe für die deutsche zoologische Wissenschaft unentbehrlich ist und in hohem Maße fördernd sein kann.

Wahl des nächsten Versammlungsortes.

Der Vorstand schlägt vor, die nächste Versammlung in den Osterferien des Jahres 1900 zu Graz abzuhalten. Der Vorschlag wird einstimmig angenommen.

Bericht des Generalredacteurs des »Tierreichs« Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin)

Den ersten herben Verlust hat unser junges Unternehmen durch den am 30. October vorigen Jahres erfolgten Tod eines hochgeschätzten Mitarbeiters, des Herrn Provinzialschulrathes Prof. P. KRAMER in Magdeburg, erfahren. Noch kurz vor seinem Hingange hatte er seine Bearbeitung der Tyroglyphinen für die siebente Lieferung des Tierreichs fertiggestellt.

Als neue Mitarbeiter haben wir gewonnen: für Lepidopteren die Herren Dr. BASTELBERGER in Eichberg im Rheingau, Prof. A. R. GROTE in Hildesheim, Dr. K. JORDAN in Tring bei London und Geh. Sanitätsrath A. PAGENSTECHER in Wiesbaden; für Vögel Herrn Dr. O. FINSCH in Leyden; für Acanthocephalen Herrn Dr. M. LÜHE in Königsberg i. Pr.

Folgende fünf Lieferungen konnten in diesem Vereinsjahre ausgegeben werden: zuerst die im Juli 1898 erschienene dritte Lieferung

des ganzen Werkes, welche die von MICHAEL in London in englischer Sprache behandelte Milbengruppe der Oribatiden umfaßt, sodann die im August 1898 ausgegebene vierte Lieferung mit den von NALEPA in Wien bearbeiteten Eriophyiden (oder Phytoptiden), ferner die sechste Lieferung, welche im December 1898 erschienen ist und die von GIESBRECHT in Neapel und SCHMEIL in Magdeburg ausgeführte Bearbeitung der gymnopleen Copepoden enthält, darauf die im April 1899 ausgegebene siebente Lieferung mit den von CANESTRINI in Padua und KRAMER in Magdeburg bearbeiteten Demodiciden und Sarcoptiden, sowie endlich die im März dieses Jahres erschienene achte Lieferung mit den von KRAEPELIN in Hamburg bearbeiteten Scorpionen und Pedipalpen.

Im Druck befindet sich die fünfte Lieferung, welche die in französischer Sprache von LABBÉ in Paris bearbeiteten Sporozoen enthält und in allernächster Zeit ausgegeben werden kann, sowie die für die neunte Lieferung in Aussicht genommene Bearbeitung der Trochiliden von HARTERT in Tring bei London.

Zur Drucklegung werden vorbereitet die im Manuscripte fertig vorliegenden Bearbeitungen der Hydrachniden und Halacariden von PIERSIG und LOHMANN, der Oligochaeten von MICHAELSEN, der Nemertinen von BÜRGER, der Tenthrediniden von KONOW und der Amphipoden von STEBBING.

Einer redactionellen Prüfung und formalen Revision in einzelnen Theilen sind folgende noch nicht ganz fertiggestellte Bearbeitungen unterzogen:

1. die Kalkschwämme von BREITFUSS, 2. die zweite Abtheilung der Copepoden von GIESBRECHT und SCHMEIL, 3. die zweite Abtheilung der Decapoden von ORTMANN, 4. die Forficuliden von DE BORMANS, 5. die Pneumonopomen von KOBELT, 6. die Roodentia von TROUSSERT, 7. die reticulosen Rhizopoden von RHUMBLER und 8. die erste Abtheilung der Apiden von FRIESE.

Nachdem die dritte — periodisch erscheinende Publicationen umfassende — Litteraturkürzungsliste bald nach unserer letzten Versammlung zum Versand gelangt war, wird demnächst eine vierte Liste der im »Tierreich« angewandten Litteraturkürzungen allen Betheiligten zugesandt werden.

Von der Subvention der Königl. Preußischen Akademie der Wissenschaften sind in diesem Rechnungsjahre zur Honorirung von Revisoren, sowie zur Herstellung von Zeichnungen verausgabt 1331 *M.*

Von dem Fonds der Deutschen Zoologischen Gesellschaft sind verwandt:

1) für den Druck der 3. Liste der Litteraturkürzungen	134 <i>M</i> — <i>℔</i>
2) für den Druck des 4. Berichtes des General- redacteurs	17 „ 50 „
3) für Umzeichnen einiger Clichés	66 „ — „
4) für Bureaubedürfnisse und Postgebühren	107 „ 57 „
Zusammen	<u>325 <i>M</i> 07 <i>℔</i></u>

Ich bitte um Prüfung der Abrechnung und beantrage gleichzeitig, die Gesellschaft möge zu weiteren derartigen Ausgaben für das nächste Vereinsjahr wie bisher die Summe von 300 *M* bewilligen.

Zu Revisoren der Rechnung werden die Herren Prof. METZGER und Dr. PFEFFER gewählt.

Der Antrag, dem Generalredacteur auch für das nächste Jahr eine Summe von 300 *M* zur Verfügung zu stellen, wird genehmigt.

Die Revisoren haben die Rechnung des Schriftführers geprüft und richtig befunden. Die Versammlung gewährt darauf dem Schriftführer Entlastung.

Referat des Prof. L. PLATE (Berlin) über

Die Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selectionsprincips.

Vierzig Jahre sind verflossen, seitdem DARWIN's epochemachendes Werk über die Entstehung der Arten erschienen ist. Jeder Gebildete weiß, welchen ungeheuren Einfluß dieses Buch ausgeübt hat, wie es das Dogma von der Constanz der Art beseitigte, die Abstammungstheorie zur allgemeinen Anerkennung brachte, eine gewaltige Litteratur auf dem Gebiete der Zoologie und Botanik hervorrief und den so fruchtbaren Gedanken der Entwicklung in viele andere Wissensgebiete, in die Sprachforschung, Anthropologie, Sociologie, und in Zweige der Philosophie hineintrug. Ja, auch in die breiten Massen des Volkes sind die Lehren DARWIN's eingedrungen. Seine Ansichten sind populär geworden, in dem guten Sinne, daß sie weite Kreise zum Nachdenken über naturwissenschaftliche Probleme anregten, aber auch in dem schlechten, dass der »Kampf ums Dasein«,

zum Schlagwort, zur Phrase wurde, mit der man spielend die schwierigsten Fragen glaubte lösen zu können. So könnte es leicht scheinen, als ob der Darwinismus die höchsten Triumphe gefeiert habe, welche einer naturwissenschaftlichen Theorie überhaupt beschieden sein können, als ob DARWIN in dieser Hinsicht glücklicher gewesen sei als ein COPERNICUS, ein GALILEI oder NEWTON. Diese Annahme wäre irrig. Wenige Theorien haben so viel Widerspruch erfahren wie die DARWIN'sche Lehre von der natürlichen Zuchtwahl. Seit ihrem ersten Auftreten haben sich zahlreiche Forscher gegen sie ausgesprochen und zwar nicht nur Theologen, Philosophen und Literaten aller Art, auf deren Urtheil die Fachleute schließlich nicht allzuviel Werth zu legen brauchen, sondern aus den Kreisen der Biologen selbst sind dieser Lehre energische Gegner erstanden, und zwar waren es zum Theil Männer, deren Namen in der Wissenschaft einen guten Klang haben, wie z. B. BRÖNN, KÖLLIKER, NÄGELI, K. E. VON BAER. In dem letzten Jahrzehnt hat dieser Widerstand nicht geruht. Ich denke hier nicht an die maß- und taktlosen Ausfälle von DREYER und DRIESCH, denn wer eine so leidenschaftliche Sprache führt, der zeigt damit nur an, daß ihm die nöthige Objectivität zur Beurtheilung einer wissenschaftlichen Theorie fehlt, und kann deßhalb getrost ignorirt werden. Ich habe vielmehr Gelehrte wie HAACKE, PFEFFER, DELAGE, WOLFF, KASSOWITZ, JAEKEL, EIMER, GOETTE, CUNNINGHAM im Auge, welche den Darwinismus in wissenschaftlicher Form bekämpfen, mehr oder weniger unverblümt von einer »Ohnmacht« der Naturzüchtung reden und die außerordentliche Bedeutung, welche der Kampf ums Dasein als treibender, die Organismen zu immer neuen Lebensweisen zwingender Factor und die Selection als richtendes Princip der Entwicklung besitzen, leugnen oder auf ein Minimum herabsetzen und nur zugestehen, daß die DARWIN'schen Factoren die Art durch Ausmerzungen aller pathologischen Individuen auf der Höhe der Anpassung erhalten. Es ist nicht zu verkennen, daß die Werthschätzung des Darwinismus gegenwärtig im Sinken begriffen ist, und daß mancher Gelehrter von Ruf die Fahne im Stich läßt, welche er bis dahin hoch und in Ehren gehalten hat, ja wenn man liest, daß der Ordinarius der Zoologie in Erlangen, Prof. FLEISCHMANN, für den kommenden Winter ein Colleg über den »Zusammenbruch der Descendenzlehre« angesagt hat, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, diese Oppositionsbewegung fange an, noch auf weitere Gebiete sich auszudehnen. Die folgenden Ausführungen sollen der Überzeugung Ausdruck verleihen, daß der Darwinismus kein überwundener Standpunkt ist, sondern nach wie vor helles Licht ausstrahlt auf ein sonst so gut wie unverständliches

Gebiet, auf die unendliche Fülle der Anpassungen. Da mir aber als Referenten die Pflicht obliegt, möglichst unparteiisch zu sein, so sollen sie ferner dazu dienen, alle wichtigsten Gedanken, welche für oder gegen die Selectionslehre geäußert sind, zusammenzustellen und kritisch zu würdigen. Ich bin dabei nach bestem Gewissen *sine ira et studio* vorgegangen, aber es war selbstverständlich nicht möglich, alle gemachten Einwände zu berücksichtigen. Sehr viele, namentlich die von Philosophen erhobenen, entspringen ungenügenden Vorkenntnissen und brauchen deßhalb nicht berücksichtigt zu werden. Eine nicht geringe Zahl von Gegnern geht ferner von der völlig irrigen Voraussetzung aus, die Selectionslehre maße sich an, die Grundeigenschaften der lebendigen Substanz (Assimilation, Athmung, Reizbarkeit, Gesetz der Symmetrie und der Correlation, Variabilität, Vererbung) erklären zu können, während doch ihre einzige Aufgabe darin besteht, die Entstehung der zweckmäßigen Einrichtungen, so weit sie nicht Elementareigenschaften sind, verständlich und die Divergenz der Arten begreiflich zu machen, wobei auch nicht auf die Mitwirkung aller äußeren Factoren verzichtet wird. Ich habe daher alle Bedenken, welche diesem Irrthum entstammen, ferner diejenigen, welche sich gegen die Descendenzlehre im Allgemeinen richten, unberücksichtigt gelassen. Dagegen schien es mir unerläßlich, zum Problem der Vererbung und zu den Hilfstheorien der Selectionslehre (Geschlechtliche Zuchtwahl, Kampf der Theile im Organismus, Panmixie und Germinalselection) Stellung zu nehmen, da nur so die Frage nach der Tragweite der DARWIN'schen Factoren einigermaßen erschöpft werden kann. Ich gliedere den Stoff in der folgenden Weise.

I. Capitel: Einwände gegen den Darwinismus.

- A. Unwesentliche Einwände.
- B. Wesentliche Einwände.

II. Capitel: Die Formen des Kampfes ums Dasein und der Auslese.

III. Capitel: Hilfstheorien der Selectionslehre.

1. Die DARWIN'sche Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl und andere Theorien zur Erklärung der secundären Geschlechtscharaktere.
2. ROUX's Theorie vom züchtenden Kampf der Theile im Organismus.
3. Panmixie.
4. Germinalselection.

IV. Capitel: Die Voraussetzungen für die natürliche Selection.

1. Geburtenüberschuss.
2. Variabilität.
3. Isolationsmittel.

V. Capitel: Die Wirkungen und die Tragweite der DARWIN'schen Factoren.

Die kleine Schrift, welche hier in weit ausführlicherer Weise das Thema behandelt, als es mir in Hamburg in dem engen Rahmen eines Vortrags möglich war, ist nicht geschrieben, um zu verdammen und zu kreuzigen; sie soll nicht noch mehr Öl in das leidenschaftliche Feuer der Polemik gießen, sondern sie soll die feindlichen Heerlager, die sich um die Losungsworte: »Hie Allmacht«, »Hie Ohnmacht« der Naturzüchtung scharen, eher versöhnen, die Gegensätze ausgleichen und des Altmeisters DARWIN's Meinung wieder zu Ehren bringen, daß die Selection zwar nur ein Factor neben anderen in der Entwicklung der organischen Welt ist, aber ein überaus wichtiger. Ein umfangreiches Litteraturverzeichnis¹ bildet den Schluß der Abhandlung, doch bemerke ich, um Mißverständnissen vorzubeugen, daß dasselbe absichtlich nicht alle mir bekannten, seit 1880 erschienenen Schriften enthält. Ich hätte es leicht um 150 Nummern vermehren können, wenn ich viele Arbeiten, namentlich Vorträge und compendienartige Zusammenstellungen, welche aber hinsichtlich der Selection nichts Neues bringen, hätte aufnehmen wollen. Ich halte es aber für richtiger, daß die Aufmerksamkeit der Fachgenossen nicht immer wieder auf bedeutungslose Schriften hingelenkt wird.

I. Capitel: Die gegen den Darwinismus erhobenen Einwände.

A. Unwesentliche Einwände.

Hier sollen sechs Einwände besprochen werden, die aber, wie wir sehen werden, entweder die eigentliche Bedeutung des Selections-principis nicht tangiren oder leicht zu widerlegen sind.

Erster Einwand:

Die Zweckmäßigkeit der Organismen ist kein Forschungsproblem. Die exacte Naturforschung hat nur nach den bewirkenden Ursachen zu fragen und sich zu

¹ Auf dieses verweisen die Jahreszahlen, welche im Text hinter den Namen der Autoren stehen.

bemühen, alle Erscheinungen der Natur, die anorganischen wie die organischen, auf chemische oder physikalische Kräfte zurückzuführen.

Dieser Einwand ist von KÖLLIKER (1864), NÄGELI (1884) und von Anderen erhoben worden, um der Idee der Nützlichkeit, welche den Kernpunkt der Selectionslehre darstellt, den Stempel der Inexactheit aufzudrücken. So sagt KÖLLIKER (1864, p. 178): »Die teleologische allgemeine Anschauung DARWIN'S ist eine verfehlte. Die Varietäten entstehen ohne Einwirkung von Zweckbegriffen oder eines Principes des Nützlichen nach allgemeinen Naturgesetzen und sind nützlich oder schädlich oder indifferent.« Noch schärfer drückt sich NÄGELI (1884, p. 289ff.) aus. »Ferner setzt sich die Selectionstheorie, welche ihrem Princip gemäß nur nach dem erreichten Nutzen einer Erscheinung fragt, um dieselbe zu rechtfertigen, in Widerspruch mit der wahren und exacten Naturforschung, welche vor Allem die bewirkenden Ursachen der Dinge zu erkennen sucht.« Nachdem er dann betont hat, daß Niemand Speculationen darüber anstellt, welche Vortheile oder Nachtheile die sechseckige Form der Schneeflocken und die kugelige Gestalt der Regentropfen gewährt, fährt er fort (p. 297): »Die unorganische Natur im Ganzen und im Einzelnen wird von der exacten Wissenschaft jeweilen als ein System von Kräften und Bewegungen angesehen, die sich gegen einander ins Gleichgewicht gesetzt haben und wo dasselbe gestört wird, einem neuen Gleichgewicht zustreben. Die organische Natur ist ebenfalls sowohl als Ganzes wie in jedem einzelnen Theil ein solches, nur viel complicirteres, System von Kräften und Bewegungen, und die Aufgabe der phylogenetischen Wissenschaft ist es vor Allem, die Ursachen der Gleichgewichtsstörungen und damit der stets fort eintretenden Veränderungen, nicht irgend welcher anderer daraus sich ergebenden Beziehungen, aufzusuchen.«

Wer, wie die citirten Forscher, die Zweckmäßigkeit der Organismen als Forschungsproblem nicht anerkennt, sondern einen Organismus vollständig durch den Nachweis der in ihm waltenden chemischen und physikalischen Prozesse glaubt erklären zu können, der verkennt meines Erachtens den gewaltigen Unterschied, welcher zwischen unbelebten und belebten Körpern besteht. Beide werden von chemischen und physikalischen Kräften beherrscht, während aber diese zur Erklärung aller Erscheinungen der todten Materie zweifellos ausreichen, finden sich bei den Organismen zwei weite Gebiete, die sich zur Zeit nicht direct aus den einfachen Gesetzen der anorganischen Körperwelt (chemische Affinität, Schwerkraft, Licht, Electricität etc.) ableiten lassen, die psychischen Qualitäten und die zweckmäßigen für die Erhaltung des Lebens bestimmten Einrichtungen. Während jene den Pflanzen

noch fehlen, kommen diese allen Organismen zu und bilden daher die Hauptschranke zwischen der organischen und der anorganischen Welt. Zweckmäßige Einrichtungen finden sich freilich noch in den Werkzeugen und Maschinen der Menschen, aber da diese Kunstproducte sind und außerdem nicht der Selbsterhaltung, sondern irgend einem anderen Zwecke dienen, kann der Naturforscher sie von der Betrachtung ausschließen. Leben heißt die Fähigkeit besitzen, auf die Einflüsse der Umgebung zweckmäßig zu reagiren, und wengleich diese Gabe stets nur relativ ist, so stellt sie doch das Monopol der Lebewesen dar, das in der todtten Materie kein Analogon hat, während alle übrigen vitalen Eigenschaften, wie Wachsthum, Vermehrung, Assimilation, Stoffwechsel, Reizbarkeit und Individualität, mehr oder weniger schon bei den anorganischen Körpern angedeutet sind. Mit Recht definirt H. SPENCER das Leben als »the continuous adjustment of internal relations to external relations«, und der Physiologe PFLÜGER (1877, p. 57) schreibt: »In dem ewigen Wechsel der Arbeit der das Leben erzeugenden Kräfte läßt sich bis jetzt nur ein allgemeiner Gesichtspunkt finden, der ihr Wirkungsgesetz, wenn auch nicht absolut, so doch der Regel nach beherrscht. Diesem zufolge treten jedes Mal nur solche Combinationen von Ursachen in die Wirklichkeit, welche die Wohlfahrt des Thieres möglichst begünstigen. Dies bewahrheitet sich selbst dann, wenn ganz neue Bedingungen künstlich in den lebendigen Organismus eingeführt worden sind.«

Wie die Organismen in unendlicher Fülle und Mannigfaltigkeit die Erde bevölkern, so ist auch die Zahl der ihnen innewohnenden nützlichen Einrichtungen und Eigenschaften schier unermeßlich, und diese Wunderwelt der »Anpassungen« hält wie mit Zaubergewalt das Interesse des Biologen gefesselt, der nicht müde wird, die sinnreiche Harmonie zwischen den Bedürfnissen und den Leistungen der Organismen und ihrer Umgebung festzustellen. Sehen wir ab von den elementaren Eigenschaften des Protoplasmas (Assimilation, Sensibilität, Fortpflanzung u. dgl.) und den mit Bewußtsein verbundenen psychischen Qualitäten, so lassen sich die zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen in folgende Kategorien gliedern.

1. Erstens besitzt jedes Lebewesen eine gesetzmäßige Gruppierung differenter Theile, welche zur Erhaltung des Lebens harmonisch zusammenwirken und eine physiologische Einheit darstellen. Eine solche »Organisationszweckmäßigkeit« kommt bekanntlich auch den Maschinen zu.

2. Zweitens besitzt jedes Organ einen zweckmäßigen, es zu bestimmten Leistungen befähigenden Bau, der häufig auch bei patho-

logischen Veränderungen beobachtet wird = Structur- oder innere Zweckmäßigkeit.

3. Drittens tritt jeder Organismus durch zweckmäßige Einrichtungen in Beziehung zu bestimmten Verhältnissen der ihn umgebenden, belebten oder unbelebten Natur = äußere Zweckmäßigkeit.

4. Viertens verfügt jedes Lebewesen über eine Summe zweckmäßiger Reflexe, Gefühle (z. B. Hunger- und Durstgefühl, Wohlbehagen, Schmerz) oder Instincte = reflexive oder instinctive Zweckmäßigkeit.

5. Fünftens besitzt es die Fähigkeit, schädliche Eingriffe, welche eine bestimmte Intensität nicht überschreiten, zu überwinden durch Entfernung der schädlichen Agentia, durch Regeneration entstandener Verluste, durch Heteromorphose, durch compensatorisches Eintreten eines intacten Organs für ein verletztes oder durch Gewöhnung. Da durch diese und ähnliche Mittel die Heilung erkrankter Organismen in erster Linie erfolgt, will ich sie zusammenfassen in der Kategorie der sanativen Zweckmäßigkeit.

6. Von außerordentlicher Bedeutung für das Anpassungsvermögen der Organismen ist endlich die Fähigkeit vieler Organe und Gewebe, durch ihre spezifischen Reize gestärkt, durch den Mangel derselben geschwächt zu werden = functionelle Zweckmäßigkeit, die sich in hypertrophischen, hyperplastischen und atrophischen Veränderungen äußert.

Zu jeder der eben genannten Kategorien gehören nun zahllose Specialfälle, die von Art zu Art und häufig bei derselben Species von Stadium zu Stadium in Form und Wirkungsweise wechseln. Wir nennen sie »Anpassungen«, die dementsprechend in organisatorische, innere, äußere, reflexive, instinctive, sanative und functionelle unterschieden werden können. Damit soll nicht gesagt sein, daß diese Gruppen nützlicher Einrichtungen scharf gegen einander abzugrenzen sind. Schon WOLFF (1898, p. 64) hat mit Recht hervorgehoben, daß zwischen der inneren und äußeren Zweckmäßigkeit keine absolute Scheidewand existirt, und das Gleiche gilt für die übrigen Kategorien; die functionelle Anpassung wirkt sehr häufig sanativ, indem sie durch Erhöhung der Leistungsfähigkeit irgend eines Gewebes einen Organfehler ausgleicht. Trotzdem sind solche begriffliche Unterscheidungen nicht zu umgehen, da sie allein einen Überblick über die Fülle der Einzelercheinungen gestatten. Von großer Wichtigkeit ist ferner die Unterscheidung zwischen activen und passiven Anpassungen. Die functionellen Anpassungen werden auch als active bezeichnet, weil sie der directen Lebensthätigkeit

entspringen, wie sie sich im andauernden oder wiederholten Gebrauch eines Organs kund giebt. Es gehören hierhin sowohl die Wirkungen des Gebrauchs, d. h. solche, welche vom Willen des Thieres nicht beeinflußt werden, z. B. wenn gewisse Theile der Muskulatur des Magens oder des Herzens besonders angestrengt und dadurch gekräftigt werden, als auch die der willkürlichen, bewußten Übung. Im Gegensatz zu den activen Anpassungen stehen die passiven, welche nur durch ihre Gegenwart nützen, aber weder durch Gebrauch und Übung hervorgerufen noch durch sie verbessert sein können. Diese passiven Anpassungen sind ungeheuer vielgestaltig, wie man sofort ersehen wird aus der Andeutung der folgenden Beispiele: Schutzfärbung, Mimicry; die Haare in der Ohrmuschel sehr vieler Säuger stehen so, daß sie den Eingang zum äußeren Gehörgang vor Insecten schützen; Parthenogenese erhöht die Vermehrungskraft; directe Entwicklung (ohne Kaulquappen) bei manchen Fröschen, welche auf wasserarmen Inseln leben; Schloß der Muschelschalen; Hautknochen, Stacheln, Borsten; die Schwanzhaare des Pferdes werden nicht wie die übrigen Haare zusammen gewechselt, sondern einzeln, weil der Fliegenwedel beständig nothwendig ist; die Erpel der Enten nehmen nach dem Hochzeitsgefieder das unscheinbare Sommerkleid an, weil sie um diese Zeit sämmtliche Schwingen auf einmal abwerfen und in diesem flugunfähigen Zustande eine Schutzfärbung nöthig haben.

Wenden wir uns nun zu unserer speciellen Aufgabe, der Widerlegung des ersten Einwandes, so ist es klar, daß die Anpassungen eine Erklärung erheischen. Gerade in ihnen spricht sich ja der fundamentale Gegensatz zwischen der Welt der Lebewesen und der todtten Materie aus, und sie ignoriren hieße der Biologie ihr wichtigstes Forschungsgebiet vorenthalten. Wie man ein Gemälde oder eine Symphonie nicht allein durch Ätherwellen resp. Luftschwingungen erklären kann, sondern die ästhetischen Gefühle des Menschen und die Zeitepoche zu berücksichtigen hat, wie man volles Verständnis für eine Maschine nicht gewinnt, wenn man bloß die in ihr wirkenden physikalischen Kräfte kennt, sondern erst dann, wenn man die Idee, von welcher sich der Erbauer leiten ließ, und den Zweck, den sie zu erfüllen hat, durchschaut, so darf ein Thier und eine Pflanze nicht bloß als ein Complex chemisch-physikalischer Processe betrachtet werden, wie die moderne Physiologie es thut, sondern sie müssen daneben biologisch als Glieder in der Kette des Naturganzen aufgefaßt werden. Von diesem Standpunkt aus hat uns DARWIN durch seine Selectionslehre eine mechanische Erklärung für das Entstehen vieler Anpassungen gegeben, indem er zeigte, daß das Schicksal jedes Lebewesens nicht nur von dem im Ei schlummernden Spannkräften, son-

dem mit Nothwendigkeit auch von den jeweiligen Factoren der Außenwelt abhängt. Da diese Factoren selbst wieder in letzter Linie auf chemisch-physikalischen Kräften beruhen, so tritt diese Betrachtungsweise nie aus dem Rahmen der exacten Naturwissenschaft heraus, sondern erhebt sich nur auf ein höheres Niveau, indem sie der Erkenntnis der direct bewirkenden Ursachen diejenige der das Leben erhaltenden äußeren Bedingungen hinzufügt.

Neuerdings hat GOETTE (1898) die Anpassungen als selbstverständliche Erscheinungen hingestellt, die sich mit Nothwendigkeit aus den elementaren Naturkräften ergeben, wie etwa die bunten Farben des Regenbogens aus der Lichtbrechung, und die daher ohne Rücksicht auf den individuellen Nutzen zu betrachten sind. »Der Formenwechsel und die Anpassungen sind also lediglich eine nothwendige Vorbedingung für die Existenz der Thierwelt, und der Vorgang im Ganzen ist die Erscheinung einer Gesamtentwicklung, eines historischen Geschehens, dessen Ursachen nicht sowohl im individuellen Nutzen und in dem Kampf ums Dasein gegen andere Thiere zu suchen sind, als vielmals in dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts (p. 26).« »Aus dem Begriff der Anpassung ist ferner das Nützlichkeitsprincip ebenso wie ein unbedingtes Vervollkommnungsprincip zu eliminiren, und an ihre Stelle das Gesetz der organischen Fortentwicklung als nothwendige Bedingung für die Selbsterhaltung des Thierreichs zu setzen (p. 30).«

Ich halte diese direct gegen die DARWIN'sche Lehre gerichteten Sätze nicht für richtig und gehe daher kurz darauf ein, wie GOETTE seine Anschauungen zu beweisen sucht. Seine Absicht ist also, die utilitaristische, auf Feststellung von Zweck und Nutzen abzielende Betrachtung aus der Zoologie zu verbannen. Nachdem er die vorzügliche Anpassung, welche die Hand des Maulwurfs zum Graben zeigt, geschildert hat, wirft er die Frage auf (p. 22):

»Können wir nun diese geradezu bewunderungswürdige Einrichtung der Vorderbeine des Maulwurfs eine für ihn nützliche nennen?« und verneint dieselbe dann mit der folgenden Antwort (p. 23):

»Sie ist ihm unentbehrlich; Nützlichkeit oder Vortheil ist aber nicht gleichbedeutend mit Unentbehrlichkeit. Der Vortheil bedeutet eine Verbesserung gegenüber einem weniger vollkommenen Zustand, erweist sich also in unserem Fall aus der Vergleichung der neuen Abänderung mit dem früheren Zustand desselben Organs. Die Vorderbeine des Maulwurfs sind daher nicht an sich nützliche Organe, sondern es könnte nur bei ihrer Entstehung aus weniger gut zum Graben geeigneten Beinen diese Abänderung sich als vortheilhaft erwiesen und deßhalb ausgebreitet haben.«

Diese Antwort ist unrichtig und gleichzeitig unklar. Unentbehrlichkeit ist der höchste Grad des Nutzens. Wenn ein Organ unentbehrlich ist, so ist es von vitaler Bedeutung, d. h. sein Vorhandensein oder Fehlen entscheidet über Leben oder Tod. GOETTE widerspricht sich also, wenn er die Grabschaufel des Maulwurfs in demselben Absatze für »unentbehrlich« und »nicht an sich nützlich« erklärt. Unklar wird die Antwort dadurch, daß er die Frage nach der Nützlichkeit vermengt mit derjenigen nach der Entstehung. Die Grabschaufel bleibt nützlich, gleichviel ob sich ihr gegenwärtiger Zustand aus einer niederen oder höheren Stufe der Leistungsfähigkeit entwickelt hat.

Zweiter Einwand VON NÄGELI, SPENCER, v. HARTMANN, WIGAND, WUNDT, EIMER, WOLFF, EMERY, HENSLow, DREYER und vielen Anderen:

Der Darwinismus erklärt nicht den Ursprung der Variationen, sondern nur das Überleben der nützlichen Abänderungen.

Dieser Vorwurf ist dem Darwinismus sehr häufig gemacht worden, namentlich von Seiten der Philosophen. Um nur einige Beispiele herauszugreifen, so nennt E. v. HARTMANN (1875, p. 94) den Kampf ums Dasein einen »Handlanger der Idee«, WUNDT sieht in dem Princip der Auslese ein bloßes »Hilfsmoment der Artentwicklung«, NÄGELI (1884, p. 18) vergleicht die Selection mit einem Gärtner, welcher die Äste eines Baumes beschneidet und dann von Kindern leicht für die eigentliche Ursache, daß sich Äste und Zweige bilden, gehalten wird. EIMER variirt immer wieder, bald in dieser, bald in jener Form seinen »Fundamentaleinwurf«, daß »die Zuchtwahl nichts Neues schaffen, sondern nur mit schon Vorhandenem und zwar mit schon Nützlichem arbeiten kann« und DREYER erklärt die Selection für einen äußerlichen, negativ-regulirenden, aber nicht innerlichen, positiv-construirenden Factor.

Derartige Äußerungen thun der Tragweite und Bedeutung der Selectionslehre keinen Abbruch; aus ihnen folgt nur, daß sie nicht Alles zu erklären vermag, sondern, wie jede andere Theorie, von gewissen Voraussetzungen ausgeht, deren Begründung sie der weiteren Forschung überläßt, die sie selbst aber auf Grund der Empirie als gesicherte Thatsachen ansieht. Diese Praemissen DARWIN's sind die Variabilität und der Geburtenüberschuß mit dem daraus resultirenden Kampf ums Dasein. Obwohl er sich eingehend mit dem Ursprung der Variationen beschäftigt hat, vielleicht mehr als irgend ein anderer Forscher vor ihm oder nach ihm, geht doch klar aus allen seinen Schriften hervor, daß er diese Frage für ungelöst hält.

An der Existenz von Variationen hingegen ist nicht zu zweifeln, und sie müssen mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die Wohlfahrt des Thieres entweder nützlich, indifferent oder schädlich sein. Um allen Mißverständnissen vorzubeugen, hat er selbst an verschiedenen Stellen betont, daß die Variabilität durch die natürliche Zuchtwahl nicht erklärt wird. So sagt er z. B. in seinem Hauptwerke am Anfange des vierten Capitels (p. 101): »Einige Schriftsteller haben den Ausdruck natürliche Zuchtwahl mißverstanden oder unpassend gefunden. Die einen haben selbst gemeint, natürliche Zuchtwahl führe zur Veränderlichkeit, während sie doch nur die Erhaltung solcher Abänderungen einschließt, welche dem Organismus in seinen eigenthümlichen Lebensbeziehungen von Nutzen sind.«

Billiger Weise ließe sich gegen DARWIN nur etwa Folgendes sagen: die Frage nach dem Ursprunge der Abänderungen ist ungleich wichtiger als diejenige, welche Variationen erhalten bleiben; jene stellt das eigentliche Problem dar, diese ist nur von untergeordneter Bedeutung. In diesem Sinne meint z. B. WOLFF (1898, p. 37): »Wenn gezeigt ist, daß die Theorie von der Auslese des Bessern nichts erklärt, so hat die Frage, ob eine solche Auslese überhaupt stattfindet, nur ein sehr untergeordnetes Interesse.« Ich kann mich einer solchen Ansicht nicht anschließen, namentlich nicht dann, wenn sie wie bei WOLFF so einseitig in der Werthschätzung über das Ziel hinauschießt. Es handelt sich um den alten Streit, ob die directe Ursache einer Erscheinung oder die Bedingung für das Inkrafttreten der Ursache wichtiger ist. Der Streit ist offenbar müßig, denn beide sind gleich wichtig. Wenn ein Körper von einer schiefen Ebene hinabgleitet, so ist die Schwerkraft die directe Ursache, aber die Neigung der Unterlage die nothwendige Bedingung zu ihrer Bethätigung, und ohne daß beide zusammentreffen, kommt der Körper nicht ins Gleiten. In der organischen Natur ist das Problem der Probleme die Zweckmäßigkeit. Diese direct aus der Variabilität zu erklären, geht nicht an, weil es zahllose Unvollkommenheiten und indifferente Merkmale giebt, welche beweisen, daß das organische Geschehen nicht überwiegend Zweckmäßiges erzeugt. Wenn nun trotzdem die Anpassungen die Organismen in erster Linie beherrschen, so kann dies nur die Folge besonderer Bedingungen sein, welche DARWIN in dem Kampf ums Dasein und der Selection nachgewiesen hat und die als solche für die Erklärung der Anpassungen eben so wichtig sind wie die Factoren, welche die Variabilität veranlassen. Ähnlich liegen die Verhältnisse für die Erzeugnisse der menschlichen Industrie, deren rapide Fortschritte direct auf dem Erkenntnisvermögen, indirect auf der Concurrenz beruhen.

Es ist DARWIN verschiedentlich der Vorwurf gemacht worden, daß er sein Hauptwerk »Über den Ursprung der Arten« betitelte. Wie ROMANES (1895, p. 185 ff.) vortrefflich ausgeführt hat, bietet die Selectionstheorie nur eine Erklärung für die adaptiven Artmerkmale, aber nicht für die indifferenten Charaktere, auf denen sehr häufig die Trennung nah verwandter Species beruht. Es wäre daher, wie schon v. HARTMANN (1875, p. 4) bemerkt, ohne Zweifel richtiger gewesen, dem Werke die Überschrift »Über den Ursprung der Anpassungen« zu geben, denn viele Mißverständnisse wären hierdurch vermieden worden. Gegenwärtig fällt dieser zu weit greifende Titel weniger ins Gewicht, da man annehmen kann, daß in dem vierzigjährigen Kampf der Meinungen wenigstens dieser Cardinalpunkt geklärt ist. Auf die Ansichten von WALLACE, daß alle spezifischen Merkmale adaptiver Natur sind oder in Correlation mit Anpassungen aufgetreten sind, gehe ich erst später bei der Erörterung der Tragweite des Selectionsprincips kurz ein. Zuzugeben ist auch, daß DARWIN Anfangs die Bedeutung der Auslese überschätzt hat; je älter er wurde, desto mehr sah er ein, daß sie nur ein Factor der Artumwandlung neben vielen anderen ist.

Dritter Einwand von WIGAND (1874, p. 93, 204), NÄGELI (1884, p. 360), PFEFFER (1894, p. 19), KASSOWITZ (1899, p. 120 ff.), REINKE (1899, p. 363) und Anderen:

DARWIN begründet die natürliche Zuchtwahl mit der künstlichen, beide Vorgänge sind aber so verschieden, daß man aus dem einen keine Schlüsse, die für den anderen Gültigkeit haben, ziehen kann.

Dieser Einwand ist ohne Zweifel bis zu einem gewissen Grade berechtigt. Zwischen der natürlichen und der künstlichen Zuchtwahl besteht nur eine äußerliche Ähnlichkeit, beide arbeiten mit verschiedenen Mitteln und unter differenten Bedingungen und erzielen daher abweichende Resultate. Da aber das Object in beiden Fällen das gleiche ist, nämlich der thierische oder pflanzliche Organismus, so lassen sich werthvolle Erfahrungen in Bezug auf diesen auf dem einen Gebiete sammeln und dann auf das andere übertragen. Beide Formen der Auslese sind offenbar analoge Processe, deren charakteristische Merkmale und deren Gegensätze zu einander aus der folgenden Tabelle zu ersehen sind.

A. Künstliche Zuchtwahl

1. beruht auf dem Willen und der Intelligenz des Züchters, abgesehen von einigen Fällen »unbewusster Züchtung« (siehe DARWIN, Entstehung p. 53).
2. wählt vereinzelt, bei wenigen Individuen auftretende, möglichst ausgeprägte Charaktere aus.
3. Völlige Isolation (Reinzucht) der ausgelesenen Individuen.
4. führt häufig zu so excessivenbildungen, daß die Gesamtorganisation darunter leidet.
führt verhältnismäßig sehr rasch zu neuen Formen.
6. Die Culturrassen sind labil, sie schlagen leicht in die Stammform zurück, wenn sie verwildern.
7. Die Culturrassen derselben Art sind in den meisten Fällen unter einander fruchtbar.

B. Natürliche Zuchtwahl

beruht auf dem willen- und vernunftlosen Zusammenwirken von Naturkräften.

Auswahl geringfügiger Differenzen, die gleichzeitig bei mehreren Individuen sich zeigen.

Reinzucht vielfach erschwert durch die Möglichkeit einer Kreuzung mit der Stammform.

bewirkt keine Störung der Gesamtorganisation, sondern nur Verbesserungen.

Die Umwandlung der Arten erfolgt sehr langsam.

Die Naturrassen (Varietäten) sind stabil, sie schlagen nicht zurück.

Die Varietäten vermischen sich in der Natur nicht unter einander oder mit der Stammform.

Die hier aufgeführten Gegensätze sind vielfach übertrieben worden. So meint REINKE (1899, p. 375), die natürliche und die künstliche Selection wären nicht einmal analog, »denn in dieser wird die Richtung der Abänderung durch den Willen des Züchters vorgezeichnet, während jener ein solcher richtender Einfluß keineswegs innewohnt«. Es ist klar, daß ein richtender Einfluß auch der natürlichen Zuchtwahl nicht abgeht, indem der Nutzen und die Tendenz, den jeweiligen Lebensbedingungen sich möglichst anzupassen, die Bahn der Weiterentwicklung bestimmt. — PFEFFER (1894, p. 19) sieht einen Gegensatz darin, daß der Züchter positiv zum Leben, der Kampf ums Dasein negativ zum Sterben auswählt, und ähnlich drücken sich EMERY (1893, p. 417) und ORTMANN (1896, p. 179) aus. Dieser Gegensatz besteht nur scheinbar, denn erstens überliefert der Züchter diejenigen Thiere, welche zur Zucht nicht verwandt werden sollen, in der Regel einem künstlichen Tode und wirkt also dadurch negativ eliminierend, und zweitens ist es klar, daß der Kampf ums Dasein durch Vernichtung eines Theils der Individuen den Rest positiv zum Leben auswählt.

Der außerordentliche Werth der künstlichen Züchtung besteht darin, daß sie erstens zeigt, daß durch successive Auslese eine all-

mähliche Steigerung der Charaktere nach bestimmten Richtungen hin überhaupt möglich ist, und daß sie zweitens uns ein reiches Erfahrungsmaterial über Variabilität, Vererbung und den Einfluß wechselnder äußerer Factoren auf den Organismus geliefert hat. Indem DARWIN zeigte, welche hohe Plasticität die Hausthiere besitzen, schuf er die für jede Descendenzlehre unumgänglich nothwendige Grundlage, denn die Wandlungen, welche ein Hausthier in der Hand des Menschen durchmacht, müssen in ähnlicher Weise auch von der Schöpferkraft der Natur an den Wildformen hervorgerufen werden können, da die Hausthiere ja von diesen abstammen. Auch der Mensch bedient sich immer nur natürlicher Factoren, und wer die monströsen Lebewesen der Tiefsee vergleicht mit unsern bizarren Culturassen, der muß einsehen, daß die wechselnden Lebensbedingungen der freien Natur die Thierwelt nicht minder umzugestalten vermögen als die Intelligenz des Menschen. BAILEY (1895, p. 320) sagt mit Recht, wer eine künstlich erzeugte Species nicht als solche anerkennen will, bloß weil sie keine Wildform ist, der sei in descendenztheoretischen Fragen überhaupt nicht zu überzeugen. »Diese Ansicht, daß eine Species, um eine Species zu sein, im Garten der Natur und nicht in dem des Menschen entstanden sein muß, ist auf uns von der letzten Generation überkommen, — ist die Vererbung eines erworbenen Charakters.«

Vierter Einwand von NÄGELI (1865, p. 28; 1884, p. 326 ff.), ASKENASY (1872, p. 35).

Die für die Erhaltung der Art bedeutungslosen sogenannten »morphologischen« Merkmale sind viel constanter als die adaptiven. Nach der Selectionstheorie sollte man erwarten, daß die Eigenschaften der Organismen um so constanter sind, je nützlicher sie sind; folglich kann diese Theorie nicht richtig sein.

NÄGELI versteht unter »morphologischen« Merkmalen nicht, wie man leicht glauben könnte, die kleinen äußerlichen Charaktere, in denen nah verwandte Species meist ohne erkennbare Ursache von einander abweichen, sondern im Gegentheil die indifferenten (d. h. weder nützlichen noch schädlichen) Eigenschaften, welche verwandten Arten, Gattungen oder grösseren Gruppen gemeinsam sind. Als Beispiele erwähnt er, daß bei den meisten Algen die Scheitelzellen durch horizontale, bei Moosen und Gefäßkryptogamen durch schiefe Scheidewände von einander getrennt werden, daß die Labiaten gegenständige, die Boragineen spiralständige Blätter besitzen. Ähnliche Beispiele lassen sich auch mit Leichtigkeit für das Thierreich erbringen, denn die

Glieder größerer Formenkreise, mögen sie nun Gattungen oder Familien heißen, stimmen stets in einer Anzahl Merkmale überein, die sich aus ihrer gemeinsamen Abstammung von einer Stammform oder von mehreren nahverwandten Stammformen auf Grund der Vererbung erklären. Derartige Charaktere, wie z. B. die zehn thorakalen Extremitäten und das Strickleiternnervensystem der decapoden Krebse, stehen in keiner directen Beziehung zur Außenwelt; sie sind von so allgemeiner Natur, daß sie die verschiedensten Existenzbedingungen bald in dieser, bald in jener Form überdauern können, während die Anpassungen, speciell die äußeren, an welche NÄGELI auch wohl allein gedacht hat, mit dem Wechsel der Lebensverhältnisse abändern und um so inconstanter erscheinen müssen, als nahverwandte Arten häufig verschiedene Wohngebiete besitzen. Nach der Selectionstheorie muß man nicht erwarten, daß die Eigenschaften der Organismen um so constanter sind, je nützlicher sie sind — dieser Satz von NÄGELI ist ein Fehlschluß —, sondern je mehr sie als Folge gemeinsamer Abstammung oder gleicher äußerer Existenzbedingungen gelten können.

Fünfter Einwand von WOLFF (1898, p. 30).

Es giebt zusammengesetzte Organe und verwickelte Anpassungen, deren Complication nur sprungweise erreicht sein kann, während die Selectionslehre kleine, allmählich auf einander folgende Stufen der Vervollkommnung voraussetzt.

WOLFF bezieht sich auf einen Satz DARWIN'S, welcher in dem 6. Capitel des Ursprungs der Arten den Abschnitt über die Übergangsweisen eröffnet (p. 211). Er lautet: »Ließe sich irgend ein zusammengesetztes Organ nachweisen, dessen Vollendung nicht möglicher Weise durch zahlreiche kleine auf einander folgende Modificationen hätte erfolgen können, so müßte meine Theorie unbedingt zusammenbrechen.« Er zeigt dann weiter, wie äußerst vorsichtig man mit der Behauptung sein muß, »ein Organ habe nicht durch stufenweise Veränderungen irgend einer Art gebildet werden können«, indem er hinweist auf die polyfunctionellen Organe, bei denen später eine Function die vorherrschende oder alleinige wird, auf den Functionswechsel und auf die Erscheinungen der Neotenie². In allen diesen Fällen können Organe oder der Habitus sich verhältnismäßig rasch umändern, ohne daß von einer im eigentlichen Sinne sprungweisen Evolution die Rede sein kann, wie sie etwa KÖLLIKER (1864, p. 181)

² Neotenie = Beschleunigung der Fortpflanzungsperiode, so daß diese während der Larvenzeit eintritt.

in seiner Theorie der heterogenen Zeugung auf Grund der Erscheinungen des Generationswechsels annimmt. Man muß sich übrigens darüber klar sein, daß jede Descendenzlehre mit Sprüngen, d. h. mit meßbaren oder sonst deutlich wahrnehmbaren Unterschieden, die von einer Generation zur nächsten auftreten, zu rechnen hat. Es kann sich immer nur um einen wechselnden Betrag dieser Unterschiede handeln, so daß also keine scharfe Grenze zwischen dem DARWIN'schen allmählichen und dem KÖLLIKER'schen sprungweisen Transformismus vorhanden ist. Daraus ergibt sich weiter, daß der oben citirte DARWIN'sche Satz nicht richtig sein kann. Ob die Variationen durch eine etwas größere oder kleinere Kluft von einander getrennt sind, ist für die Selection gleichgültig. Diese muß einsetzen, sobald nur Unterschiede von vitaler Bedeutung an die Variationen geknüpft sind. Treten hingegen indifferente sprungweise Abänderungen auf, so wird keine Auslese erfolgen, sondern dieselben werden entweder durch Kreuzung allmählich wieder verwischt werden, oder sie erhalten sich, weil die Ursachen ihrer Entstehung constant sind.

WOLFF glaubt nun Einrichtungen gefunden zu haben, deren Complication nur sprungweise erreicht sein kann, nämlich die untergetauchte, zur Befruchtung sich plötzlich loslösende männliche Blüthe von *Vallisneria spiralis* und die Rolle des oberen schiefen Augenmuskels der Säuger. Es ist nach dem Gesagten klar, daß, selbst wenn er in diesem Punkte Recht hätte, damit das Selectionsprincip als solches nicht erschüttert würde, denn dieses verträgt sich auch mit sprungweiser Variation. Jedoch sind seine Beispiele sehr unglücklich gewählt, denn sie erklären sich leicht auf Grund allmählicher Umwandlung mit Hilfe von Selection. Die Vallisnerie stammt offenbar von Landpflanzen ab und ist allmählich in immer tieferes Wasser eingewandert, wobei wahrscheinlich Selection in so fern mitwirkte, als die Pflanzen um so mehr vor Zerstörung durch Landthiere gesichert waren, je mehr sie sich vom Ufer der Gewässer entfernten. Bei dieser Einwanderung in das Wasser, die sicherlich allmählich erfolgte, muß ein Zeitpunkt gekommen sein, wo die männlichen Blüthen vorwiegend sich im Niveau des Wasserspiegels befanden, also im Begriff standen, zu submersen Organen zu werden. Auf diesem Stadium entwickelte sich eine Varietät, deren männliche Blüthen sich ablösten, sei es in Folge der Wellenbewegung, sei es dadurch, daß das Gewebe des Blüthenstiels durch die Einwirkung des ruhigen Wassers umgestaltet wurde in analoger Weise, wie der Laubfall im Herbst durch klimatische Factoren veranlaßt worden ist. Diese Eigenschaft der Blüthenablösung wurde erblich bei der betreffenden Varietät und erhielt sich bei den Bewohnern des tieferen Wassers. Die Stammform oder diejenigen

Individuen, welche diese Fähigkeit nicht angenommen hatten, waren nach der Einwanderung in tieferes Wasser nicht im Stande, ihre weiblichen Blüten zu befruchten und starben daher aus. So erlangte ein Anfangs nebensächlicher Umstand mit der allmählichen Veränderung der Lebensweise eine vitale Bedeutung und bestimmte durch Selection, welche Individuen sich erhielten und welche ausgemerzt wurden. Daß die abgelösten Blüten zur Oberfläche des Wassers emporsteigen, ist natürlich die Folge ihres specifischen Gewichts und bedarf keiner weiteren Erklärung. Wurden bei der Einwanderung sämtliche männliche Blüten in der gleichen Weise durch die Wasserwirkung zur Loslösung gezwungen, so fand natürlich keine Auslese statt, und wir hätten dann eine Anpassung vor uns, die direct ohne Mithilfe der Selection entstanden wäre. Jedoch ist eine solche Annahme Angesichts der großen individuellen Variabilität aller Lebensäußerungen nicht gerade wahrscheinlich. Auf jeden Fall hat WOLFF mit seiner Behauptung, »eine allmähliche Entstehung dieser Verhältnisse auf Grund der Selectionstheorie [ist] nicht gut denkbar«, weit über das Ziel hinausgeschossen, und ich verstehe nicht, wie ein sonst so kritischer Kopf wie DELAGE (1895, p. 376), dieses Beispiel ebenfalls gegen DARWIN ausspielen kann.

Noch viel einfacher liegt die Sache mit dem zweiten Beispiele von WOLFF, dem *Musculus trochlearis* oder *obliquus superior* des Auges der Säuger. Bei den Fischen bis herauf zu den Vögeln hat der obere schiefe Augenmuskel im Wesentlichen denselben Verlauf wie der untere, indem er von einer der Trochlea entsprechenden Stelle der Orbita entspringt und sich also ungefähr so verhält wie die Sehne dieses Muskels bei den Säugern. Bei *Echidna* ist der Muskel etwas größer geworden, aber da er wegen des beschränkten Raumes sich nicht in gerader Richtung verlängern kann, so biegt er sich mit dem neu entstandenen secundären Abschnitte im Winkel nach hinten um und wird an der Knickungsstelle durch einen Sehnenstreifen festgehalten, womit im Princip die Einrichtung einer Rolle gegeben ist. Bei *Ornithorhynchus* hat sich auch die Sehne verlängert und reicht vom Bulbus bis zur Trochlea, während der secundäre Abschnitt den alleinigen Muskel darstellt und noch weiter nach hinten reicht, um schließlich bei den übrigen Säugern bis zur Ursprungsstelle der geraden Muskeln, also so weit wie irgend möglich ist nach hinten sich fortzusetzen³. Die Monotremen zeigen also sehr deutlich, daß der complicirte Verlauf des oberen schiefen Augenmuskels über eine

³ Siehe GEGENBAUR, Vergl. Anatomie. 2. Aufl. V. 1. 1898. p. 942 und Anatomie des Menschen. 6. Aufl. V. 2. 1896. p. 553.

Sehnenschleife hinweg allmählich entstanden ist und hier von keiner sprungweisen Entwicklung die Rede sein kann. Daß am Ursprunge eines Muskels sich sehnige Partien entwickeln und später eine isolirte Stellung einnehmen, ist nichts Ungewöhnliches und erklärt sich aus einem durch viele Generationen hindurch ausgeübten starken Zuge, welchem die Gewebe hier ausgesetzt sind. Ob bei der Verlängerung des Muskels Selection mitgewirkt hat oder nicht, läßt sich kaum entscheiden; vielleicht war seine Vergrößerung nur eine Folge intensiven Gebrauchs, und die Knickung wurde direct durch den Widerstand der Rolle hervorgerufen. Vielleicht gab es aber auch Thiere, bei denen die Verlängerung des Muskels ohne Bildung einer Trochlea durch Verschiebung des Ursprungs weiter nach hinten stattfand. In diesem Falle änderte sich seine specifische Wirkungsweise, er zog den Bulbus nicht mehr nach innen, sondern wirkte ähnlich wie der Rectus superior. Damit verlor der Bulbus ohne Zweifel einen großen Theil seiner Beweglichkeit, was vielleicht den Tod der betreffenden Individuen zur Folge hatte. Sehen wir doch, daß sämmtliche Wirbelthiere die Einrichtung der vier geraden und zwei schiefen Augenmuskeln besitzen, was für ihre vitale Bedeutung spricht, und sind doch auch unter den Wirbellosen Einrichtungen weit verbreitet, welche gestatten, das Auge nach verschiedenen Richtungen einzustellen. Es ist also keineswegs ausgeschlossen, wengleich, wie in allen Fällen, nicht zu beweisen, daß Selection hier mitgewirkt hat, denn von dem Moment an, wo die Rolle sich aus mechanischen Gründen gebildet hatte, führte eine Verlängerung des Muskels zur Vervollkommnung der Beweglichkeit des Auges, während sie ohne die Trochlea eine Verschlechterung bewirkte. Eins ist aber zweifellos, daß von einer sprungweisen Ausbildung der Rolle und des Musc. obliquus sup. der Säuger nicht die Rede sein kann.

Es ist nicht schwer, Einrichtungen zu finden, die bei flüchtiger Betrachtung den Eindruck machen, als ob sie sprungweise entstanden sein müßten. Viele hochgradig specialisirte Organe, z. B. die Chamaeleonzunge, die Barten der Wale, die Brutwaben im Rücken der *Pipa dorsigera*, die elektrischen Organe, gehören hierher, weil in solchen Fällen die Anfangsstadien sicherlich nicht in derselben Weise und in demselben Grade dem Thiere von Nutzen sein konnten wie die ausgebildeten Zustände. Wie sich die Selectionslehre zu diesen Beispielen zu stellen hat, werde ich erst bei Besprechung des siebten Einwandes erörtern. Hier sei nur hervorgehoben, daß die Frage nach dem Nutzen eines Organs nichts zu thun hat mit der Frage nach der Entstehung desselben. Wir sind gezwungen, für alle solche Fälle eine allmähliche stufenweise Differenzirung anzunehmen, weil

wir keine Kräfte kennen, welche in großen Sprüngen die Organismen umzugestalten vermöchten und auch keine Lebewesen, welche derartige tiefgreifende Eingriffe vertragen. Die Erfahrungen der Züchter und der Physiologen bestätigen den Fundamentalsatz: *natura non facit saltus* und entziehen jeder Theorie der heterogenen Zeugung den Boden, weil die Vererbung sich nicht plötzlich eliminiren läßt. Wohl aber kann die continuirliche Züchtung geringer Abweichungen sich schließlich bis zu einem monströsen Effect steigern.

Sechster Einwand von PFEFFER (1894), und in ähnlicher Form von GOETTE (1898) und CUNNINGHAM (1898) u. A.

Die Lehre von der allmählichen Züchtung der neuen Rassen ist unnöthig; es genügt die Annahme, daß der Kampf ums Dasein von jeder Art einen guten Durchschnittstypus erhält, welcher durch den Wechsel der äußeren Verhältnisse von Zeit zu Zeit umgeändert und in eine neue Form verwandelt wird.

PFEFFER hat das Bestreben gehabt, die an sich schon so einfache DARWIN'sche Lehre noch mehr zu vereinfachen, und hat geglaubt, aus derselben die durch Personalauslese auf Grund von Organisationsvortheilen bedingte Züchtung, d. h. die allmähliche Steigerung der Charaktere zu immer höherer Vollkommenheit entfernen zu können. Er (1894, No. 1, p. 31) drückt dies so aus: »Der Kampf ums Dasein merzt alle schlechten Stücke aus und läßt einige dem Durchschnitt der tadellosen Stücke angehörende Individuen der Art überleben; Veränderungen der äußeren Lebensbedingungen verändern die Arten, indem sie den Durchschnitt der überlebenden Stücke verändern, der Masse der Art also ein anderes Gesamtgepräge aufdrücken und sie Verwandten gegenüber als eine andere Rasse, Varietät oder Art erscheinen lassen. Der übrige Theil der DARWIN'schen Lehre, nämlich die allmähliche Züchtung der neuen Rassen und Arten, erscheint somit unnöthig; der ureigentliche DARWIN'sche Grundsatz vom Überleben des Passenden genügt für das Verständnis der in Frage kommenden Formveränderungen.«

Wie aus seinen weiteren Ausführungen hervorgeht, erkennt er einen Kampf ums Dasein nur an erstens in der Form der Massenvernichtung, wenn z. B. große physische Gewalten (Erdbeben, Überschwemmung u. s. w.) zahlreiche Individuen eliminiren, und zweitens in der Form der Ausmerzung pathologischer Exemplare. Das Resultat dieses Kampfes ist, daß der Durchschnitt der Überlebenden sich ein wenig erhebt über den Geburtsdurchschnitt, und ein guter, in seinen ein-

zelen Gliedern fast völlig gleichartiger Mittelschlag übrig bleibt. PFEFFER leugnet aber mit Entschiedenheit einen Concurrentzkampf zwischen den Individuen dieses Durchschnittstypus und damit eine Auslese bevorzugter und eine Elimination minderwerthiger Exemplare. Die divergente Evolution (Spaltung in Arten) und die Anpassungen werden nach ihm hervorgerufen durch den BUFFON'schen Factor, die äußeren Existenzbedingungen, im Zusammenhang mit den in den Organismen thätigen Kräften.

Ähnliche, wenngleich weniger scharf präcisirte Ansichten finden wir bei GOETTE (1898, p. 26), welcher behauptet, daß die Ursachen für den Formenwechsel und die Anpassungen »nicht sowohl im individuellen Nutzen und in dem Kampf ums Dasein gegen andere Thiere zu suchen sind, als vielmehr in dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts«. Im Heerlager der Lamarckianer begegnet man ebenfalls nicht selten der Ansicht, daß der Einfluß des monde ambiant genügt, um Alles ohne Selection durch directe Bewirkung zu erklären. So weist z. B. CUNNINGHAM (1898, p. 189) auf das getheilte Auge von *Anableps* hin, dessen obere Hälfte zum Sehen in der Luft und dessen untere zum Sehen im Wasser eingerichtet ist, um daraus zu schließen, daß eine derartige Organisation bei einem Fisch nicht ohne die entsprechende Gewohnheit, das Auge zur Hälfte aus dem Wasser herauszuhalten, eintreten könne. »Eine ähnliche Argumentation hat Gültigkeit für viele andere specielle Anpassungsfälle, und die logische Schlußfolgerung ist, daß die Gewohnheiten und die Lebensbedingungen die betreffende Modification bestimmten.«

Die Anschauungen der genannten Forscher lassen sich vom DARWIN'schen Standpunkt aus in doppelter Weise als irrig darthun, erstens indem man zeigt, daß alle Vorbedingungen für eine Personalauslese erfüllt sind und daß eine solche daher stattfinden muß. Hierauf gehe ich im zweiten und fünften Capitel näher ein. Zweitens indem man darthut, daß der BUFFON'sche Factor, der Einfluß der Außenwelt, allein nicht genügt zur Erklärung der Thatsachen, was im Folgenden geschehen soll.

Daß veränderte Lebensbedingungen umgestaltend auf jeden Organismus einwirken, ist durch tausendfältige Erfahrung bewiesen, aber ebenso sicher scheinen mir folgende zwei Sätze zu sein:

1. Zahllose Anpassungen sind unter relativ gleichbleibenden äußeren Verhältnissen entstanden und langsam vervollkommenet worden;
2. ändern sich die äußeren Verhältnisse, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß hierdurch ein Organ in ungünstiger Weise beeinflusst wird, viel größer als daß es verbessert wird, denn für den letzten

Fall sind immer nur eine oder einige wenige Möglichkeiten vorhanden, während zahllose Wege zur Verschlechterung führen.

Zur Illustration des ersten Satzes denke man z. B. an die Stacheln des Stachelschweins, an die Barten der Wale, an die Chamäleonzunge und an die Augen der Gastropoden, welche vom einfachen Pigmentbecher an bis zu complicirten Organen sich entwickelt haben. Niemand wird glauben, daß in diesen Fällen bloß durch beständig wechselnde Einflüsse der Außenwelt Stufe um Stufe der Vervollkommnung bewirkt worden wäre. Ich bin überzeugt, daß die Wirkung gleich bleibenber äußerer Factoren sich im Laufe der Generationen verstärken kann, wie ja auch vielfach individuell mit der Zeitdauer die Wirkungen einer Ursache (z. B. die schädlichen Folgen des Alkohols, die günstigen verbesserter Ernährung) zunehmen. Aber auf diese Weise können doch immer im Allgemeinen nur Anfangsstadien, also z. B. ganz niedrige Barten oder Stacheln, aber keine excessiven Bildungen erzeugt worden sein, weil sich der Organismus bald an die von außen kommenden Reize gewöhnt. Die eidechsenartigen Vorfahren des Chamäleons haben sicherlich ihre Zunge etwas vorstrecken, vielleicht auch schon Insecten mit Hilfe derselben ergreifen können, wie aber sollte es möglich gewesen sein, daß bloß durch Wechsel in der Art der Insectennahrung oder anderer äußerer Einflüsse aus einer einfachen Eidechsenzunge eine so raffinirte Schußwaffe wurde. Ebenso wenig ist zu begreifen, wie durch geringfügige Änderung der Lebensweise der Pigmentbecher einer Schnecke veranlaßt wurde, sich zu schließen, um dann bei einem abermaligen Wechsel eine Linse zu bilden. Wir haben keinen Grund zu der Annahme, daß seit dem Cambrium sich die Lichtverhältnisse, welche auf ein Schneckenauge einwirken konnten, wesentlich verändert haben, und diese können doch wohl hierfür allein in Betracht kommen, nicht etwa Modificationen der Ernährung, Bewegung, der umgebenden Temperatur u. dgl. Man betrachte ferner die Fische der Tiefsee! Welche Fülle seltsamer und verschiedenartigster Gestalten mit den raffinirtesten Anpassungen trotz der außerordentlichen Gleichförmigkeit der Existenzbedingungen, die sich auch im Laufe geologischer Zeitperioden nur unerheblich verändert haben dürften. GULICK (1890, p. 346) hat gezeigt, daß auf der Sandwich-Insel Oahu unter fast überall gleichen äußeren Verhältnissen die Gattung *Achatinella* in nicht weniger als 7 Subgenera mit über 200 Arten und 600—700 Varietäten zerfallen ist. Viele dieser Arten haben eine sehr beschränkte Verbreitung, finden sich z. B. nur in einem Gebirgsthal, während in einem benachbarten trotz gleicher Vegetation und gleichem Regenfall eine andere Species lebt. Er zieht daraus den Schluß, daß divergente Evolution nicht noth-

wendiger Weise abhängt von einem Wechsel der Existenzbedingungen, was den Ansichten von PFEFFER und GOETTE direct widerspricht. Jedenfalls geht hieraus hervor, daß die Fülle der Differenzirungen in gar keinem Verhältnis zu der Eintönigkeit der äußeren Factoren steht.

Nun ist übrigens natürlich zuzugeben, daß im Laufe der Erdgeschichte alle Vorfahren der recenten Arten mannigfache Wechsel ihrer Umgebung in Bezug auf Klima, Vegetation u. A. durchlebt haben. Aber wie konnten derartige Wechsel eine beständige Steigerung der Organisationshöhe bewirken, wie es PFEFFER annimmt! Vom einfachen Pigmentbecher bis zum Cephalopodenauge ist ein weiter Weg, der langsam Stufe für Stufe zurückgelegt werden mußte; wenn diese Stufen nun immer durch äußere Factoren veranlaßt wurden, welche Weisheit erklärt uns dann die sich hierin offenbarende prästabilierte Harmonie? Als die Bildung einer Linse erforderlich war, weshalb änderten sich gerade damals die Existenzbedingungen so, daß sie das erwünschte Resultat bewirkten? Sie hätten doch auch eine Rückbildung veranlassen können. Und wie konnte derselbe Wechsel im Klima oder dergleichen bei den verschiedensten Arten die jeweiligen verschiedensten Bedürfnisse befriedigen? Es ist klar, wer wie PFEFFER und GOETTE von »dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts« ausgeht, der strandet entweder an einer prästabilierten Harmonie oder an einem dem Organismus immanenten Vervollkommnungstrieb oder -princip, dessen Bethätigungen durch die äußeren Factoren veranlaßt, gleichsam ausgelöst werden. PFEFFER hat auch diese letztere Consequenz gezogen. Er findet, daß der Roux'sche Kampf der Theile im Organismus um Nahrung und Raum alle Anpassungen hervorruft. »Es kämpfen bei der Bildung jedes Organismus sämtliche Theile und das Endergebnis ist, dass das, was der Organismus nach Erledigung seiner Entwicklung, also seines Hauptwachsthums, an Theilen hervorbringt, etwas Gutes ist, das Beste, was er aus dem Vorhandenen überhaupt hervorbringen konnte; denn der Kampf der Theile ließ ja nur das functionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare, überleben.« Es liegt eigentlich offen zu Tage, daß PFEFFER die Tragweite dieses Principis weit überschätzt, denn wenn sich die Existenzbedingungen ändern, werden die Theile verschieden hiervon betroffen, und der Kampf derselben muß eine andere Form annehmen. Aber woher kommt es, daß dieses veränderte rein mechanische Spiel der Kräfte nun sofort wieder etwas Zweckmäßiges liefert, wo die Chancen für die Erzeugung einer Verschlechterung doch weit größer sind? Ich gehe auf die Unhaltbarkeit des Roux'schen Principis jedoch in extenso erst im dritten Capitel auf S. 156 ff. ein. Hier sei

nur noch hervorgehoben rücksichtlich der oben citirten Bemerkung von CUNNINGHAM, daß kein Darwinist den tiefgreifenden Einfluß der Lebensgewohnheiten leugnen wird, und daß ich persönlich auch davon überzeugt bin, daß die hierdurch bewirkten Veränderungen von den Eltern auf die Kinder zum Theil übergehen und so eine allmähliche Steigerung des Effects im Laufe der Generationen eintritt. Sicherlich aber wird dieser Einfluß sich an den verschiedenen Individuen verschieden äußern und dadurch der Selection Gelegenheit zum Eingreifen bieten. In dem Falle von *Anableps* werden vielleicht einige Individuen gar nicht, andere nur unvollkommen die Gewohnheit angenommen haben, das Auge zur Hälfte aus dem Wasser zu halten, und jene werden dadurch benachtheiligt worden sein. Von denjenigen Thieren, welche die Gewohnheit annahmen, werden einige sich rasch, andere sich langsam verändert haben und in verschieden günstigem Grade, was eine Auslese zur Folge hatte. CUNNINGHAM'S Einwand sagt daher in Wirklichkeit nichts gegen die Selectionslehre, sondern bestätigt nur die alte Wahrheit, daß die Zuchtwahl an sich nichts Neues schaffen kann.

B. Wesentliche Einwände.

Siebter Einwand von HUBER (1870, p. 233), MIVART (1871, p. 26 ff.), WIGAND (1874, p. 130 ff.), NÄGELI (1884, p. 310 ff.), SPENCER (1893), REINKE (1899), KASSOWITZ (1899, p. 126) und vielen Andern.

Unbedeutende Abänderungen können keine Auslese veranlassen, da sie keine wesentlichen Vortheile gewähren, und können daher auch nicht durch Selection gesteigert werden. Der Darwinismus erklärt nicht die Fortbildung der noch nicht nützlichen Anfangsstadien vieler Organe.

Nach DARWIN sind es die kleinen bei allen Arten und Organen sich zeigenden individuellen Verschiedenheiten, welche das Material für die natürliche Zuchtwahl abgeben, nicht etwa die vereinzelt auftretenden monströsen Abweichungen. So sagt er z. B. (Entstehung, p. 101): »Kann man es denn, wenn man sieht, daß viele für den Menschen nützliche Abänderungen unzweifelhaft vorgekommen sind, für unwahrscheinlich halten, daß auch andere mehr und weniger einem jeden Wesen selbst in dem großen und zusammengesetzten Kampfe ums Leben vortheilhafte Abänderungen im Laufe vieler auf einander folgenden Generationen zuweilen vorkommen werden? Wenn solche aber vorkommen, bleibt dann noch zu bezweifeln (wenn wir uns daran erinnern, daß offenbar viel mehr Individuen geboren werden, als möglicher

Weise fortleben können), daß diejenigen Individuen, welche irgend einen, wenn auch noch so geringen Vortheil vor anderen voraus besitzen, die meiste Wahrscheinlichkeit haben, die anderen zu überdauern und wieder ihresgleichen hervorzubringen? Andererseits können wir sicher sein, daß eine im geringsten Grade nachtheilige Abänderung unnachsichtlich zur Zerstörung der Form führt.« In der »Abstammung des Menschen« sagt er im gleichen Sinne: »Es ist die Auswahl der unbedeutend besser begabten, und die Beseitigung der ebenso unbedeutend weniger gut begabten Individuen, und nicht die Erhaltung scharf markirter und seltener Ausnahmen, welche zur Verbesserung einer Species führt.«

Derartige Sätze fordern ohne Zweifel zunächst zum Widerspruch heraus, denn es ist nichts weniger als selbstverständlich, und die Erfahrungen des alltäglichen Lebens bezüglich des Menschen sprechen auch nicht dafür, daß unbedeutende Unterschiede die Entscheidung im Kampf ums Dasein bewirken. Eine große Zahl von Gegnern, unter denen namentlich MIVART und NÄGELI genannt zu werden verdienen, erhoben den oben genannten Einwand und verschärften ihn theilweise in übertriebener Weise dadurch, daß sie, wie noch neuerdings KASSOWITZ, von einer Auslese »minimaler« oder gar »infinitesimaler« Variationen sprachen. DARWIN hat darum ein ganzes Capitel, das siebte seines Hauptwerkes, diesen Einwürfen gewidmet. Es geht aus ihm hervor, daß er natürlich nicht an »unendlich kleine« Abweichungen denkt und diesen eine Entscheidung über Sein oder Nichtsein zuschreibt, sondern daß er nur meint, die von der individuellen Variabilität geschaffenen Unterschiede seien erstens fast ausnahmslos vorhanden und zweitens in sehr vielen Fällen groß genug, um eine Auslese zwischen den Gliedern einer Art zu veranlassen. DARWIN hat aber selbstverständlich nie bezweifelt, daß diese Differenzen häufig zu unbedeutend sind, um über Leben und Tod zu entscheiden. So sagt er (Entstehung, p. 101): »Abänderungen, welche weder vortheilhaft noch nachtheilig sind, werden von der natürlichen Zuchtwahl nicht berührt.« Trotzdem, glaube ich, kann man DARWIN nicht ganz davon freisprechen, daß er zu wenig betont hat, eine Variation komme erst dann für die Züchtung in Betracht, wenn sie von vitaler Bedeutung ist, d. h. wenn alle Individuen, die sie nicht besitzen, rettungslos über kurz oder lang dem Untergange verfallen sind. Es tritt bei ihm nicht scharf und präcis dieser Begriff hervor, den LLOYD MORGAN negativ als Eliminationswerth (elimination value) und ROMANES positiv als Selectionswerth (selection value) bezeichnet hat, sondern bei Besprechung der MIVART'schen Einwände rücksichtlich der Entstehung des Auges, der Milchdrüse, der Barten und der Pedicellarien

begnügt er sich mit dem Nachweise, daß diese Organe auf jeder Stufe nützlich waren und schließt daraus, folglich konnten sie auf jeder Stufe durch Selection gesteigert werden. Und doch ist es durchaus nothwendig, wenigstens wahrscheinlich zu machen, daß die durch individuelle Variabilität erzeugten Fortschritte jedes Mal Selectionswerth besaßen, denn nur in diesem Falle konnte eine Steigerung eintreten. Es ist natürlich nicht nöthig, daß der bei einer Varietät neu auftretende Vortheil sofort Selectionswerth besitzt, d. h. der ersten Generation schon zum vollständigen Siege über die nicht veränderte Stammform verhilft. Es genügt, wenn er der Varietät ein erhebliches numerisches Übergewicht verschafft, denn dieses wird im Laufe der Generationen zur Alleinherrschaft führen. Der Nachweis des Selectionswerthes ist häufig besonders schwer für die Anfangsstufen nützlicher Organe zu erbringen, so daß DARWIN selbst eingesteht (Entstehung, p. 224): »Diese Schwierigkeit schien mir manchmal beinahe ebenso groß zu sein als die hinsichtlich der vollkommensten und zusammengesetztesten Organe.«

Der oben erwähnte Einwand, daß die Anfangsstadien nützlicher Organe keinen Selectionswerth besessen haben können, wird nun durch folgende Erwägungen wenigstens für eine große Zahl von Fällen hinfällig.

I. Erstens giebt es zahlreiche Fälle, in denen wir annehmen müssen, daß schon kleine Differenzen, wie solche im Rahmen der natürlichen Variabilität täglich zu beobachten sind, Selectionswerth haben. Bei der Giraffe kann in Zeiten von Dürre ein geringer Unterschied in der Halslänge über Leben und Tod entscheiden. Bei entstehender Schutzfärbung und Mimicry muß jeder kleine Fortschritt von ausschlaggebender Bedeutung sein, indem die verfolgende Art im Laufe der Generationen bis zu einer gewissen Grenze hin immer geschickter wird im Auffinden des Beutethiers, und dieses sich nur durch gesteigerte Anpassung erhalten kann. Das Gleiche gilt für viele Sinnesorgane, so weit von deren Schärfe die Sicherheit vor Nachstellungen abhängt, und für Vertheidigungsmittel der verschiedensten Art. In dem Concurrenzkampfe der Individuen einer Art spielt die Constitution eine hervorragende Rolle, indem sie das Maß von Hunger und Durst, Frost und Hitze, Trockenheit und Feuchtigkeit bestimmt, welches ohne schädliche Folgen ertragen werden kann. Hierbei müssen kleine morphologische Unterschiede in der Dichte des Haar- oder Federkleides, in der Zahl der Blutgefäße der Haut, in dem Drüsenreichthum derselben und in vielen anderen Beziehungen oft von ausschlaggebender Bedeutung sein, wozu die weiter unten aufgeführten Beobachtungen von BUMPUS über die Mortalität

der Sperlinge während eines Unwetters eine passende Illustration liefern. In jedem strengen Winter gehen bei uns zahlreiche Rehe, Hirsche, Hasen, andere Säugethiere und Vögel zu Grunde; nicht leicht konnte daher von KASSOWITZ (1899, p. 126) ein ungeschickteres Beispiel gewählt werden, um die angebliche Ohnmacht der Zuchtwahl darzuthun, als indem er behauptet, diese vermöchte keinen dichten Haarpelz durch Kälte zu züchten. Man denke sich eine Eiszeit herannahen und successive die Winter immer strenger werden, und die Folge muß die Züchtung von Schutzmitteln gegen Kälte sein. DODEL-PORT (1877, p. 67) hat darauf hingewiesen, daß mikroskopisch kleine Härchen im Stande sein können, Blattläuse von Pflanzen fern-zuhalten, und daß geringe Differenzen im specifischen Gewicht darüber zu entscheiden vermögen, ob die Samen einer Wasserpflanze zu Boden sinken und keimen oder nicht. Für einen Vogel, der sich wie etwa unsere Haustauben durch Höhersteigen vor Raubvögeln schützt, muß jede Vervollkommnung in der Pneumaticität der Knochen von Werth und eventuell von vitaler Bedeutung sein. Für ein viel verfolgtes Thier wird jede Zunahme in der Zahl der Eier oder jede Verbesserung in der Brutpflege Selectionswerth besitzen, d. h. im Laufe einiger Generationen dieser Varietät das numerische Übergewicht und schließlich die Alleinherrschaft sichern, woraus sich die merkwürdigen Fälle von Brutpflege (z. B. *Pipa dorsigera*) erklären. Bei Parasiten, welche einen durch ein- oder mehrfachen Wirthswechsel complicirten Entwicklungsgang durchmachen, wird jede Vermehrung der Reproductionskraft die Chancen für die Ausbreitung begünstigen und einer nach dieser Richtung hin nur wenig begünstigten Varietät im Laufe der Generationen zum Siege verhelfen, weßhalb denn auch z. B. die Cestoden, Distomen und Sacculinen eine erstaunliche Menge von Nachkommen produciren. Viele Forscher scheinen zu vergessen, daß alle diejenigen kleinen Vortheile, welche direct oder indirect eine Erhöhung der Fruchtbarkeit zur Folge haben, die so groß ist, daß sie durch Kreuzung nicht vollständig aufgehoben werden kann, im Laufe von Generationen Selectionswerth erlangen müssen. Der betreffende Vortheil einer Varietät braucht nicht sofort über Leben und Tod zu entscheiden, sondern es genügt, wenn langsam die Zahl der Individuen der Varietät zunimmt und diejenige der Stammform relativ abnimmt. Durch Kreuzung kann das siegreiche Vordringen der Varietät natürlich etwas verlangsamt, aber wohl kaum ganz aufgehoben werden, da constante Varietäten durch Lebensweise oder Standort von der Stammform abgesondert zu sein pflegen. Bedenkt man, wie variabel die Zeugungskraft der Individuen einer Species zu sein pflegt und wie sehr sie manchmal von geringfügigen äußern Factoren aller Art

in günstigem oder ungünstigen Sinne beeinflußt werden kann, so wird einem klar, wie vorsichtig man sein muß bei der Beantwortung der Frage, ob irgend ein Merkmal Selectionswerth hat oder nicht. Kleine Änderungen im Gebiß, in der Wahl der Nahrung, in der Lebensweise, ja sogar in der Brutpflege und in anderen Instincten — also in Merkmalen, die morphologisch nicht zum Ausdruck kommen — können auf die Zahl der Nachkommen erheblich einwirken und dadurch Selectionswerth erlangen. Ich verweise hier noch auf E. v. HARTMANN, welcher (1875, p. 77) richtig erkannt hat, daß Eigenschaften, welche die Zeugungskraft erhöhen, zur Selection führen müssen, der aber nicht betont, wie wichtig dieser Punkt für die Beurtheilung des Selectionswerthes eines Charakters ist.

II. Zweitens besitzen wir eine Anzahl von **Hilfsprincipien**, nach denen ein Anfangs indifferentes Merkmal sich allmählich umgestalten und schließlich selectionswerthig werden oder bei veränderter Lebensweise diese Bedeutung plötzlich erlangen kann.

a. Ein Organ kann durch **Correlation**, d. h. durch unbekanntes Wachsthumsgesetze derartig mit einem anderen nützlichen Organ verbunden sein, daß es sich in ähnlichem Maße vervollkommt, wie dieses durch Selection gesteigert wird. Alle Organe eines Thieres stehen unter einander in Wechselwirkung; jedes verhält sich, wie O. HERTWIG es treffend ausdrückt, zu den andern wie zur Außenwelt. Diese Correlation kann, wie die secundären Geschlechtscharaktere erkennen lassen, eine so innige werden, daß ihre Entstehung und Ausbildung direct abhängt von bestimmten Stadien der betreffenden Organe. Sind Bildungen correlativ hervorgerufen und auf eine gewisse Höhe gehoben worden, so können sie Selectionswerth erlangen und von nun an durch Zuchtwahl gesteigert werden. Beim Fadenmolch (*Molge paradoxa* ♂) treten zur Brunstzeit Schwimmhäute zwischen den Hinterzehen auf und erhöhen die Beweglichkeit, und wahrscheinlich wirken der verbreiterte Schwanz und der Rückenknamm der übrigen Molche ebenso. Die Sporen der Hähne und die Geweihe der Hirsche sind wohl zuerst durch einen von den Hoden ausgehenden Reiz erzeugt worden, später aber durch geschlechtliche Zuchtwahl und natürliche Selection (da sie auch als Vertheidigungswaffen gegen andere Arten dienen) weiter differenzirt worden. Die Flughaut der Flugbeutler, fliegenden Eichhörnchen, des *Galeopithecus*, der Chiropteren und des *Draco volans* erklärt sich dadurch, daß bei den von Ast zu Ast springenden Vorfahren dieser Thiere durch das Ausstrecken der Arme ein Reiz auf die Haut an den Seiten des Körpers ausgeübt wurde, der zur Bildung einer Falte führte. Indem dieser Reiz durch

Generationen hindurch andauerte und sich steigerte in dem Maße, als die Thiere selbst sich an diese Lebensweise mehr und mehr anpaßten, wurde die Falte allmählich größer und größer, bis sie schließlich als Fallschirm zu functioniren vermochte. Von dem Moment an, wo sie in dieser Eigenschaft selectionswerthig wurde, erfolgte die Weiterentwicklung erheblich rascher und bis zu weit höherem Grade als durch correlativen Reiz allein möglich gewesen wäre. Weiter unten (S. 96) folgen die WELDON'schen Versuche, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Abnahme der Stirnbreite bei *Carcinus maenas* ♂ unter gewissen Bedingungen in Correlation steht mit dem Athmungsvermögen.

b. **Das Princip des Functionswechsels**, das von DOHRN (1875, p. 60 ff.) zuerst näher durchgeführt worden ist: ein Organ kann im Dienste einer bestimmten Function durch Selection auf eine gewisse Höhe gehoben worden sein. Gleichzeitig kann sich damit eine zweite Function entwickelt haben, welche später die erste meist im Zusammenhange mit veränderter Lebensweise allmählich verdrängt. So haben sich Gehörorgane meist aus Statocysten entwickelt, die Flügel der Pinguine haben sich in Ruderflossen verwandelt, aus den Ästheten der Chitonen sind Schalenaugen geworden, und beim »fliegenden Frosch« (*Rhacophorus reinwardti*) functionirt die Schwimmlaut nach Annahme einer Lebensweise auf Bäumen als Fallschirm.

c. Durch Wechsel der Existenzbedingungen oder der Lebensweise können **indifferente Merkmale plötzlich selectionswerthig** werden. Bei den Reptilien und Vögeln sind die Schädelnähte sicherlich ohne vitale Bedeutung, bei den viviparen Säugern aber können sie als Anpassungen an das Passiren des Beckens während der Geburt von größter Wichtigkeit sein. *Lacerta vivipara* hat durch die Viviparie bei uns vielleicht keinen Vorsprung vor nahverwandten Arten voraus, in Skandinavien aber verdankt sie allein diesem Umstande ihre Lebensfähigkeit, weil die Entwicklung der Embryonen dadurch unabhängig wird von der Sonnenwärme.

d. Es giebt **Organe von universellem Charakter**, welche nach den verschiedensten Richtungen umgestaltet werden können. So der Schwanz der Säuger in seiner ursprünglichen Form als langes, überall gleichmäßig behaartes Organ, das in einen buschigen Steuerschwanz beim Klettern von Ast zu Ast oder durch Ausbildung einer Endquaste in einen Fliegenwedel oder unter theilweisem Verlust der Haare in einen Greifschwanz, ferner in ein Balanceorgan, ein Stützorgan beim Springen, ein Steuer beim Schwimmen, eine Decke gegen Kälte und Regen (*Myrmecophaga jubata*) oder sonst wie verwandelt werden kann, ohne zuvor weitere Zwischenstufen durchlaufen zu müssen. Die Spaltfüße der Krebse, die Cirren der Anneliden, die

Zähne der Säuger bieten Beispiele einer ähnlichen Plasticität und Umbildungsfähigkeit nach den verschiedensten Richtungen hin, wobei auch vielfach die Anfangsstufen von Nutzen waren.

e. Durch **andauernden Gebrauch** können Organe so vervollkommen werden, daß sie selectionswerthig werden. Die Backentaschen vieler Nager, Affen und des Schnabelthiers sind vermuthlich durch die Gewohnheit entstanden, die Nahrung in der Mundhöhle aufzuspeichern. Auf den Anfangsstadien konnten sie der betreffenden Varietät, bei der sie entstanden, kaum erheblichen Vortheil gewähren. Später aber konnten sie für viel verfolgte Thiere von vitaler Bedeutung werden, indem sie ihnen die Möglichkeit gewährten, günstige Ernährungsgelegenheiten rasch auszunutzen. Die Exocoeten besitzen eine stark verlängerte untere Schwanzflossenhälfte, um beim Zurückfallen in das Wasser sich durch Hin- und Herschlagen derselben die Kraft zu einem zweiten Sprunge durch die Luft zu geben. Sie vermögen auf diese Weise den Raubfischen, welche ihnen in die Luft nachspringen oder im Wasser nachschwimmen, zu entgehen. Alle specialisirten Extremitäten der Säuger (Grabschaukel des Maulwurfs, Springfuß des Känguruhs, Pferdefuß u. s. w.) sind wohl dadurch entstanden, daß die Gebrauchswirkungen sich bei den verschiedenen Individuen, eventuell auch Rassen, verschieden intensiv äußerten und die Unterschiede allmählich sich so steigerten, daß sie im Kampf ums Dasein entscheidend waren. Es setzt dies natürlich voraus, daß die functionellen Variationen vererbt werden, wenigstens in geringem Maße.

Nimmt man den WEISMANN'schen Standpunkt ein, so kann das von WEISMANN (1894, p. 13) kurz skizzirte, von BALDWIN (1896) und LLOYD MORGAN weiter ausgeführte und von OSBORN (1897) befürwortete Princip der organischen Selection (organic selection) herangezogen werden, welches besagt, daß eine selectionswerthige Eigenschaft entweder durch Gebrauch resp. Reizwirkung erworben oder durch blastogene Keimesvariation entstanden sein kann. Nur in dem letzteren Falle geht sie auf die Nachkommen über, und die Folge wird sein, daß im Laufe der Generationen der Procentsatz der Individuen, bei denen die betreffende Eigenschaft blastogenen Ursprungs ist, immer größer wird und schließlich dominirt. Dann kann es den Anschein erwecken, als ob ein individuell durch Gebrauch erworbener Charakter erblich geworden ist, während in Wahrheit nur eine blastogene Eigenschaft zur Herrschaft gelangt ist, d. h. bei allen Individuen angetroffen wird. OSBORN (1897, p. 946) drückt diesen Gedankengang mit folgenden Worten aus: »Die Hypothese, wie sie mir erscheint, ist kurz gesagt, daß die ontogenetische Anpassung sehr

intensiv wirkt, sie ermöglicht Thieren und Pflanzen sehr kritische Wechsel in ihrer Umgebung zu überleben. Auf diese Weise werden alle Individuen einer Rasse ähnlich modificirt während so langer Zeitperioden, daß congenitale Variationen, welche zufällig mit ontogenetischen adaptiven Modificationen zusammenfallen, gesammelt werden und in phylogenetische übergehen. Daraus resultirt eine anscheinende, aber nicht wirkliche Übertragung erworbener Eigenschaften«. LLOYD MORGAN schreibt: »Eine Anpassung als solche wird nicht vererbt, aber sie ist die Bedingung, unter welcher congenitale Variationen begünstigt werden und Zeit erhalten, sich des Organismus zu bemächtigen und so in den Stand gesetzt werden, allmählich das Niveau vollständiger Anpassung zu erreichen.«

BALDWIN soll dieses Princip zuerst entwickelt haben in der ersten Auflage seines mir nicht zugängigen Buches: *Mental Development in the Child and the Race* (1895). Später (1896) hat er eine ausführliche Übersicht über die Wirkungsweise desselben gegeben. Er hält (p. 552) die organische Selection für »ein allgemeines Entwicklungsprincip, welches einen directen Ersatz für den LAMARCK'schen Factor in den meisten, wenn nicht allen Beispielen bietet.« »Der Gebrauch des Wortes ‚organisch‘ in der Bezeichnung wurde der Thatsache entlehnt, daß der Organismus selbst mitwirkt bei der Bildung der Anpassungen, welche zu Stande kommen, und auch der Thatsache, daß als Resultat der Organismus selbst ausgelesen wird; denn diejenigen Organismen, welche sich die Anpassungen nicht sichern, gehen zu Grunde nach dem Princip der natürlichen Zuchtwahl.« Mir scheint diese Bezeichnung nicht glücklich gewählt zu sein. Jede Selection ist organisch, d. h. bezieht sich auf Organismen und operirt mit den in ihnen thätigen Kräften. Ich werde dieses Princip von jetzt an »coincidirende Selection« nennen, weil das Charakteristische desselben in dem Coincidiren der blastogenen und der individuell erworbenen Eigenschaften besteht. Obwohl der Gedankengang vollständig logisch ist, scheint mir die Bedeutung dieses Principis doch weit überschätzt worden zu sein. Die neu erscheinenden blastogenen Variationen treten fast immer nur vereinzelt bei wenigen Individuen auf und bedeuten stets nur einen kleinen Fortschritt. Derartige kleine Vervollkommnungen können, wenn der Kampf ums Dasein sie verlangt, von sämtlichen Individuen, mit Ausnahme einiger krankhafter Exemplare, durch Gebrauch erworben werden und veranlassen dann natürlich keine Auslese mehr. Eine solche ist nur möglich, wenn bloß ein Theil der Thiere sich die betreffende Eigenschaft durch Übung anzueignen vermag, während ein anderer Theil hierzu nicht befähigt ist und dann ausgemerzt wird. Mit andern

Worten, die blastogenen Variationen sind zu klein im Vergleich zur functionellen Anpassungsfähigkeit der Organismen, um Selectionswerth zu haben. Hat z. B. eine Antilope durchschnittlich einen Beinmuskel von 7 cm Breite und giebt es vereinzelte Thiere mit einer blastogenen Variation von 8 cm Breite, so werden fast alle Individuen der ersteren Art diese Differenz durch Übung bald ausgleichen, falls sie viel verfolgt werden und sich nur bei 8 cm Muskelbreite zu retten vermögen. Liegt aber der Selectionswerth viel höher, etwa bei 14 cm, so werden nur besonders anpassungsfähige Thiere erhalten bleiben, unter denen ohne Zweifel die 8 cm-Thiere einen hohen Procentsatz ausmachen werden. Da aber diese Exemplare von Anfang an nur in geringer Zahl vorhanden gewesen sind und da sie keine Möglichkeit besitzen sich als solche zu erkennen und von den 7 cm-Thieren zu unterscheiden, so wird durch Kreuzung ihre besondere Eigenthümlichkeit bald wieder verdrängt werden. Ich bin daher überzeugt, daß die coincidirende Selection von keiner praktischen Bedeutung und weit davon entfernt ist, als »ein allgemeines Entwicklungsgesetz einen directen Ersatz für den LAMARCK'schen Factor in den meisten Fällen« zu bieten.

f) Das Princip der **Orthogenese**, d. h. eine einmal eingeschlagene Variationsrichtung wird durch Generationen hindurch beibehalten und führt zu einer allmählichen Vervollkommnung der Variation, wenn die Ursachen derselben andauern. Ich gehe auf dieses, wie mir scheint, sehr wichtige Princip, welches in den letzten zwei Jahrzehnten viele Anhänger sich erworben hat, erst später (S. 180 ff.) näher ein. Hier sei nur hervorgehoben, welche große Bedeutung es besitzt, um Anfangsstadien von Organen progressiv bis zur Höhe des Selectionswerthes umzugestalten. Manche Säuger (Wale, Büffel), welche Zeit- lebens oder mit Vorliebe im Wasser sich aufhalten, haben ihr Haar- kleid fast vollständig verloren oder mindestens stark rückgebildet. Man kann annehmen, daß diese Rückbildung durch den directen Einfluß des Wassers auf die Haut hervorgerufen wurde und im Laufe der Generationen sich mehr und mehr ausprägte, bis sie schließlich bei den Cetaceen zu einem fast vollständigen Schwunde der Haare führte. Vom WEISMANN'schen Standpunkt aus steht in diesem Falle nichts der Annahme entgegen, daß das Wasserleben das Keimplasma der Eier so modificirte, daß die Bildung der Haare unterdrückt wurde. Stets wird mit der Dauer der bewirkenden Ursache, also im Laufe der Generationen, der Effect sich allmählich gesteigert haben, und dies ist das für die Orthogenese, wenigstens so wie ich sie auffasse, charakteristische Moment. Es ist nun nicht unmöglich, daß die verschiedenen Individuen einer Walspecies

sich diesem Einfluß des Wassers gegenüber verschieden verhielten und daß daher nach Verlauf einer gewissen Zeit die Unterschiede so erheblich wurden, daß eine Auslese der bevorzugten Individuen stattfinden konnte, falls dadurch z. B. die Geschwindigkeit im Wasser erhöht oder sonst irgend ein Vortheil (etwa ein verdicktes Fettpolster) bewirkt wurde. In ähnlicher Weise erkläre ich mir die Entstehung der Barten der Bartenwale durch irgend einen der äußern Factors, die mit dem Wasserleben verbunden sind. Anfangs hatten dieselben wohl ohne Zweifel keinen Selectionswerth. Nehmen wir an, daß die Mysticeten ursprünglich Fischfresser waren, als sie noch Zähne besaßen, so kann man sich vorstellen, daß die Barten von einer gewissen Länge an von Vortheil waren, um die Fische festzuhalten, indem die Zunge dieselben gegen die rauhen untern Kanten der Barten andrückte, ehe sie heruntergeschluckt wurden. Die Barten wurden von nun an durch Selection weitergezüchtet, womit natürlich nicht gesagt ist, daß damit die accumulative Wirkung des betreffenden äußern Factors fortfiel. Weil die Barten die Function der Zähne, d. h. das Festhalten der Fische, übernahmen, konnten jene selbst sich rückbilden. Indem schließlich die Barten eine ansehnliche Größe, vielleicht ein Drittel der jetzt vorhandenen, erreichten, begannen sie als Seihepparat zu functioniren und veranlaßten so allmählich eine Änderung der Ernährungsweise. Hiermit war ein solcher Vortheil verbunden, daß durch Zuchtwahl eine immer weiter fortschreitende Ausbildung der Barten stattfand. Viele andere Organe sind vermuthlich orthogenetisch auf die Höhe eines Selectionswerthes gehoben worden, ich beschränke mich jedoch darauf, auf die Milchdrüsen der Säuger hinzuweisen, deren Entstehung bei den Vorfahren der recenten Mammalia ich mir durch den Reiz erkläre, welchen die Eier beim Brüten auf die Haut ausübten. Es ist klar, daß das Secret dieser Drüsen Anfangs so spärlich geflossen sein muß, daß es die Ernährung der Jungen nicht erheblich beeinflussen und daher auch nicht Selectionswerth besitzen konnte. Hing aber der bewirkende Reiz mit dem Brutgeschäft zusammen und wiederholte sich von Generation zu Generation, so konnten die Drüsen allmählich vitale Bedeutung erlangen. Von diesem Moment an übernahm die Selection ihre weitere progressive Entwicklung. Hält man es für wahrscheinlicher, daß die Milchdrüsen durch correlativen, von den Genitalien ausgehenden Reiz hervorgerufen wurden, so würden sie unter die Rubrik a fallen. In beiden Fällen ist natürlich die Voraussetzung, daß die kleinen individuell durch den Reiz der Eier resp. der Ovarien erzielten Fortschritte wenigstens theilweise auf die Nachkommen übergehen.

Gegen eine Orthogenesis in dem hier vertretenen Sinne lassen

sich zwei Einwände machen. Erstens könnte es als fraglich hingestellt werden, daß mit der Dauer eines Reizes sich auch seine Wirkung von Generation zu Generation steigere. Hierauf ist zu erwidern, daß die Erfahrungen der Züchter eine solche Auffassung gerechtfertigt erscheinen lassen, indem, wie DARWIN verschiedentlich betont, die Wirkungen der Domestication sowohl in morphologischer Hinsicht als auch in Bezug auf das Benehmen sich häufig erst im Laufe einiger Generationen ausprägen. So sagt er (Variiren, V. 2, p. 284): »Wir haben gute Beweise dafür, daß der Einfluß veränderter Bedingungen sich häuft, so daß zwei, drei oder mehr Generationen den neuen Bedingungen ausgesetzt werden müssen, bevor irgend eine Wirkung sichtbar wird.« Zweitens könnte eingewandt werden, und zwar auch gegen die sub a erwähnte Wirkung der Correlationen, wenn einmal ein derartiges progressives Princip anerkannt werde, so sei es inconsequent, diesem nur die Anfangsstufen, die weitere Vervollkommnung der betreffenden Organe aber der Selection zuzuschreiben. Wenn das Seewasser die Barten hervorrief und bis zu geringer Höhe ausbildete, warum konnte seine cumulative Wirkung dann nicht ad infinitum sich fortsetzen? Die Antwort lautet, weil die Natur es so eingerichtet hat, daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen. Der Organismus gewöhnt sich schließlich an dauernde Reize und reagirt dann nicht mehr darauf. Die Gesäßschwienel vieler Affen sind ohne Zweifel durch das Niedersitzen hervorgerufen worden, wenigstens ist dies die naheliegendste Erklärung, und es ist nicht einzusehen, warum nicht simplex sigillum veri sein sollte. Aber diese Schwienel konnten auf diese Weise nur bis zu einem bestimmten, von Art zu Art wechselnden Grade ausgebildet werden. War dieses »functionelle« Maximum erreicht, so konnte nur durch Selection eine weitere Steigerung veranlaßt werden. Eben so mußte in allen ähnlichen Fällen die Reizwirkung nach einer gewissen Anzahl von Generationen erlöschen; war inzwischen das Organ selectionswerthig geworden, so konnte es sich weiter entwickeln, wenn nicht, so blieb es auf der einmal erreichten Stufe stehen.

g) Für **sprungweise, discontinuirliche Variabilität** ist neuerdings BATESON (1894) eingetreten auf Grund der Thatsache, daß häufig von einer Art zwei oder mehrere scharf getrennte Varietäten ohne Zwischenformen gefunden werden. Er sieht hierin ein allgemeines Naturgesetz, welches die Artbildung beherrscht, indem die sprungweise entstandenen Varietäten zu neuen Species werden. Er gelangt damit im Wesentlichen zu denselben Anschauungen, welche KÖLLIKER (1864) in seiner Theorie der heterogenen Zeugung ausgesprochen hat und für die unter andern auch die Botaniker Hof-

MEISTER und WIGAND und der Philosoph E. v. HARTMANN (1875, p. 41) eingetreten sind. Falls diese Ansichten richtig wären, so würde damit die Schwierigkeit der Anfangsstufen vieler nützlicher Organe beseitigt sein; man könnte dann annehmen, daß sie sofort in der für die Selection erforderlichen Größe oder Complicirtheit aufgetreten seien. Ich habe mich schon oben (S. 76) gegen eine solche Auffassung ausgesprochen und möchte hier nur daran erinnern, daß schon DARWIN (Entstehung, p. 282, 283, 285) drei Gründe gegen sie vorgebracht hat. Erstens werden zwar sprungweise, d. h. hochgradige Abänderungen bei Hausthieren öfters beobachtet, zeigen dann aber entweder einen atavistischen oder monströsen Charakter. Im ersteren Falle waren diese jetzt im Rückschlag erscheinenden Merkmale ursprünglich bei den Vorfahren vermuthlich allmählich aufgetreten, im zweiten kommen sie als pathologische Bildungen überhaupt nicht für die normale Evolution in Betracht. Da ferner solche abrupte und stark markirte Abänderungen bei den Hausthieren immer einzeln sich zeigen, so werden sie im Naturzustande durch Kreuzung getilgt werden. Drittens spricht die Embryologie gegen jene Anschauung, denn auch hoch differenzirte Bildungen entstehen allmählich aus indifferenten Anlagen.

Die im Vorstehenden kurz geschilderten Hilfsprincipien, welche einem Organ allmählich oder plötzlich Selectionswerth verleihen können (correlative Abhängigkeit von andern nützlichen Organen, Functionswechsel, Änderung der Lebensweise, Gebrauchswirkung, ursprüngliche Universalität [polyfunctionelle Organe] und Orthogenese) sind so verschiedenartig und decken ein so weites Gebiet von Anpassungen, daß man meines Erachtens auch ohne coincidirende Selection und discontinuirliche Variabilität auskommt und jedenfalls mit der Behauptung, bei der Entstehung irgend eines complicirten Organs sei die Mitwirkung der Selection ausgeschlossen, äußerst vorsichtig sein sollte. Die genannten Hilfsprincipien überbrücken die Schwierigkeit der Anfangsstufen wenigstens in sehr vielen, vielleicht sogar in allen Fällen, und mit dem Einwande, daß kleine Differenzen keine Selection veranlassen können, ist in dieser allgemeinen Form überhaupt nichts gesagt, da es feststeht, daß einerseits die Fruchtbarkeit und die Constitutionskraft eines Thieres durch geringfügige morphologische Unterschiede und unbedeutende Abänderungen der Lebensweise wesentlich beeinflußt werden können und daß andererseits gerade diese Fähigkeiten häufig über Bestehen oder Vergehen entscheiden.

Wer auf diesem Standpunkte steht, der kann getrost einen Satz aufstellen, der anscheinend Wasser auf die Mühle der Antidarwinisten

gießt, und damit bekunden, daß er die Klippe einseitiger Überschätzung des Selectionsprincips vermeidet. Dieser Satz lautet: es ist fast ausnahmslos unmöglich, in einem speciellen Falle das Maß des Selectionswerthes anzugeben und vielfach sogar unmöglich festzustellen, ob ein anscheinend nützliches Organ selectionswerthig ist oder nicht. Der hieraus sich ergebende Schluß ist, daß die Richtigkeit der Selectionslehre nicht aus der Betrachtung specieller Fälle sich ergibt und auch nicht an solchen geprüft werden kann, sondern daß sie eine logische Folgerung aus allgemeinen Grundsätzen darstellt. Um das Gesagte zu illustriren, so erinnere ich an die Schalenaugen der höheren Chitonon⁴, die sich, wie aus der Anatomie zweifellos erhellt, aus Tastorganen, den sogenannten Aestheten, entwickelt haben. Diese Augen sind fast immer in sehr großer Zahl (viele Hunderte) vorhanden und werden bei manchen Arten, z. B. bei *Acanthopleura echinata* und *Enoplochiton niger*, im Alter fast regelmäßig durch Pilzmycelien zerstört, so daß man bei größeren Exemplaren meist nur noch am Rande der Schalen einige wenige unversehrte Augen findet. An demselben Felsen finden sich Jugendformen mit intacten Augen, ältere Exemplare mit halb oder ganz zerstörten Augen und vielleicht noch andere Arten von Chitonon, welche sie überhaupt nicht besitzen. Der Schluß liegt sehr nahe, daß sie überhaupt nicht vitale Bedeutung haben, sondern daß die betreffenden Arten eben so gut ohne dieselben existiren könnten. Irgend welche Sicherheit läßt sich nicht erreichen, weil die zahlreichen Existenzbedingungen, welche über Sein oder Nichtsein entscheiden, einer näheren Analyse sich entziehen. Es wäre möglich, daß die Augen gleich nach Beendigung der Larvenperiode dem jungen Thiere die für die Weiterentwicklung geeigneten Regionen innerhalb der Gezeitenzone andeuten, so daß sie z. B. sandhaltiges und daher trübes Wasser mit Hilfe derselben vermeiden.

In der darwinistischen Litteratur finden sich seitenlange Erörterungen darüber, in welcher Weise die Selection bei der Ausbildung des Giraffenhalses bethelligt war, ohne daß die Autoren über Vermuthungen hinauskommen. Neuerdings hat sich dasselbe Schauspiel wiederholt in der Controverse über die Frage, ob Selection die Tastempfindlichkeit des Menschen gesteigert hat oder Gebrauchswirkung. SPENCER (1893, p. 153 ff.) vertritt die letztere Ansicht, da die kleinen Unterschiede im Empfindungsvermögen der verschiedenen Körperregionen keinen Selectionswerth besessen haben können, und sieht

⁴ L. PLATE, Anatomie und Phylogenie der Chitonon. Fauna chilensis. V. 1. 1898. (Suppl. der Zool. Jahrb.).

darin ein schlagendes Beispiel für die Vererbbarkeit durch Gebrauch erworbener Eigenschaften. WEISMANN (1893, p. 28), PLATT BALL (1893, p. 338) und WALLACE (1893, p. 497) treten für Selection ein, ohne aber, wie dies in der Natur der Sache begründet ist, wirklich zwingende Argumente vorbringen zu können. Dies ist schon deßhalb nicht möglich, weil die Gegensätze keine scharfen sind und sehr wohl beide Factoren cooperirt haben können. Diejenigen Körperstellen, welche der Berührung am meisten ausgesetzt waren, wo also die sensiblen Elemente am meisten gebraucht wurden, erwarben hierdurch eine erhöhte Empfindlichkeit. Das Maß derselben kann aber bei verschiedenen Individuen oder Rassen je nach Lebensart und Veranlagung differirt haben, und da die manuelle Geschicklichkeit und das Sprechvermögen nicht zum wenigsten auf dem Tastvermögen der Finger resp. der Zunge beruht, so können diese Unterschiede Selectionswerth erlangt haben. Dann hätten beide Parteien Recht, ohne daß jedoch die Möglichkeit bestände, über vage Hypothesen hinaus zu gelangen oder gar zu entscheiden, welchem der beiden Factoren die größere Wirkung zuzuschreiben wäre.

In der Erkenntnis der Unmöglichkeit, die Rolle der Selection für die Vergangenheit und den einzelnen Fall exact reconstruiren zu können, liegt gewiß etwas Deprimirendes, aber deßhalb bleibt sie nicht weniger richtig. Es wird keinem Physiker einfallen, zu bezweifeln, daß durch die Anziehungskraft des Mondes Ebbe und Fluth hervorgerufen werden, obwohl jede Hafenzzeit empirisch festgestellt werden muß. Dasselbe gilt für die Fallgesetze, welche auch nicht direct aus der Beobachtung abgeleitet werden können, sondern auf theoretischen Erwägungen beruhen. Der Statistiker stellt allgemeine Gesetze auf, deren Richtigkeit nicht zu bezweifeln ist, ohne aber doch wissen zu können, ob sie in einem gegebenen Falle zutreffen. In gleicher Weise entspringt die Beweiskraft der Selectionslehre nicht der directen Beobachtung, sondern dem logischen Zwange der Folgerungen, die aus allgemein gültigen Thatfachen gezogen sind. Diesen Standpunkt haben die Hauptvertreter des Darwinismus nie verleugnet. So schreibt E. DU BOIS-REYMOND (1876, p. 22): »Sofern es um Geltung des Principis überhaupt sich handelt, kann uns also gleichgültig sein, ob wir im einzelnen Falle das Wirken der natürlichen Zuchtwahl zu durchschauen und zu beweisen vermögen oder nicht.« LLOYD-MORGAN (1890, p. 188) sagt: »Unsere Überzeugung von ihrer Wahrheit und Richtigkeit darf uns nicht gegen die Thatfache blind machen, daß die natürliche Auslese mehr ein logischer Schluß ist als eine Sache der directen Beobachtung.« Ähnlich hat sich WEISMANN an verschiedenen Stellen seiner Werke geäußert. Eine derselben (1893,

p. 35) sei hier wiedergegeben: »Wir können nur im Allgemeinen mit DARWIN sagen, daß Selection durch Häufung »kleinster Variationen« arbeitet, und daraus schließen, daß diese »kleinsten Variationen« Selectionswerth besitzen müssen. Die Höhe aber dieses Selectionswerthes im einzelnen Falle genauer zu bestimmen, ist uns bis jetzt nicht möglich gewesen.« »Wenn man deßhalb mit HERBERT SPENCER fragt: Glauben Sie, daß ein geringes Plus von Feinfühligkeit der Zungenspitze jemals den Ausschlag darüber gegeben hat, wer untergehen und wer überleben soll, so kann der Eine mit demselben Recht bejahend wie der Andere verneinend antworten. Der Eine findet es leicht vorzustellen, der Andere schwer, und keines von beiden Urtheilen kann die Entscheidung in der Sache geben.« Endlich sei noch WALLACE hier genannt, der (1894, p. 176) kurz und bündig eingesteht: »es wird natürlich zugegeben, daß ein directer Beweis der Thätigkeit der natürlichen Zuchtwahl zur Zeit fehlt«.

Wenngleich es sicher ist, daß ein genauer Maßstab für die Thätigkeit der Zuchtwahl in der Vergangenheit fehlt und auch schwerlich durch weitere Untersuchungen zu erbringen sein wird, so ist doch damit nicht gesagt, daß die Wirkungen der natürlichen Zuchtwahl in der Gegenwart sich einer genaueren Beobachtung und Erforschung entziehen. Durch Unwetter, Überschwemmungen, extreme Temperaturgrade, Veränderungen in der Zusammensetzung der umgebenden Fauna und Flora und durch das Vordringen der menschlichen Cultur werden nur zu oft zahlreiche Organismen vernichtet, die verglichen werden können mit den Überlebenden, um auf diese Weise diejenigen morphologischen Verhältnisse, welche die Auslese in den betreffenden Fällen direct oder indirect veranlaßten, festzustellen. Ferner könnten künstlich zahlreiche Individuen einer Art schädlichen Einflüssen ausgesetzt werden, um zu constatiren, auf Grund welcher Eigenschaften der eine Theil derselben sich erhält, während der andere vernichtet wird. Derartige Experimente einer künstlichen Elimination fehlen bis jetzt vollständig, obwohl es sicher ist, daß durch sie Selectionswerthe ermittelt werden können.

Bis jetzt sind meines Wissens erst zwei Arbeiten erschienen, welche in der angedeuteten Weise ein neues Gebiet zoologischer Forschung zu erschließen sich bemühen. BUMPUS⁵ (1899) untersuchte 136 Sperlinge, die in einem Unwetter am 1. Februar 1899 verletzt oder getödtet waren, und verglich sie mit den Überlebenden. Es zeigte sich, daß sie sich sämmtlich von dem Durchschnittstypus mehr oder

⁵ Der Aufsatz war mir im Original nicht zugänglich. Ich berichte nach einem Referat in: *Revue scient.* 22 Avril 1899.

weniger entfernten, und zwar sowohl nach der positiven wie nach der negativen Seite in der Größe der Organe. Unter den eliminierten Sperlingen fanden sich die längsten und die kürzesten, diejenigen mit der größten und mit der kleinsten Spannweite, mit dem größten und mit dem kleinsten Kopf, ferner mit dem längsten Femur, dem kürzesten Humerus und Sternum. BUMPUS zieht daraus mit Recht den Schluß, daß die betreffenden Thiere in Folge ihrer Organisation dem Unwetter erlagen, während diejenigen, welche sich der Norm am meisten näherten, erhalten blieben.

Viel eingehender sind die Untersuchungen von WELDON (1898) an *Carcinus maenas*, welcher durch Messung zahlreicher Exemplare von Plymouth feststellte, daß die Männchen in den Jahren 1893, 1895, 1898 bei gleicher Länge successive schmalstirniger wurden. Er benutzte Thiere zwischen 10 und 15 mm Länge und berechnete die Stirnbreite, indem er die Länge = 1000 setzte. Mit zunehmendem Alter wächst die Länge mehr als die Breite, so daß jugendliche Individuen relativ breiter sind als ältere. WELDON fand z. B.:

Länge des Panzers	1893	1895	1898
	Breite		
11,9 mm	791,45	786,53	780,09
13,1	776,63	771,61	760,13
14,5	762,60	754,45	744,44

Es muß übrigens betont werden, daß es sich hierbei um recht geringe Differenzen handelt, die wohl nicht immer ganz sicher festzustellen sind. Bei dem letzten Thiere (14,5 mm) würden die Breiten in mm sein 11,049 — 10,933 — 10,788, also in 5 Jahren erst eine Verminderung von 0,261 mm. Bei den Weibchen war eine Abnahme der Stirnbreite ebenfalls zu constatiren, aber in noch geringerem Maße. Für das Jahr 1898 sind die Angaben weniger genau als für 1893 und 1895, weil verhältnismäßig wenige Exemplare (von jeder Panzerlänge ungefähr ein Dutzend) gemessen wurden.

WELDON sieht die Ursache dieser Breitenabnahme darin, daß im Plymouth-Sunde durch einen dem Eingange vorgebauten Wellenbrecher die Wassercirculation verringert, gleichzeitig aber das Wasser durch zwei einmündende Fließchen schlammiger und durch den steigenden Verkehr schmutziger wurde, was zur Folge hatte, daß die für die Respiration weniger günstig eingerichteten breitstirnigen Individuen ausgemerzt wurden. Die folgenden zwei interessanten Experimente führten ihn zu dieser Auffassung. Erstens wurde zu wiederholten Malen eine größere Anzahl von Krabben in ein Seewasseraquarium

gethan, dessen Wasser mit demselben feinen Kreideschlamm versetzt worden war, wie er sich an dem von *Carcinus maenas* bewohnten Strande des Hafens befindet. Durch einen Motor wurde dieser Schlamm in Suspension erhalten. »In jedem Falle, in dem dieses Experiment mit ebenso oder fast ebenso feinem Schlamm wie der von Flüssen heruntergeschwemmte ausgeführt wurde, waren die Krabben, welche starben, deutlich breiter als die Krabben, welche den Versuch überlebten, so daß die Aussicht einer Krabbe am Leben zu bleiben nach ihrer Stirnbreite gemessen werden konnte.« Bei einem solchen Experiment wurden 248 männliche *Carcinus maenas* verwandt, von denen 154 starben und 94 am Leben blieben; bei ersteren war die durchschnittliche Stirnbreite über, bei letzteren unter dem Durchschnitt der 248 Exemplare, ohne daß jedoch der Autor genauere Zahlenangaben über die Höhe der Unterschiede macht.

Zweitens hat WELDON folgenden Controlversuch angestellt. Am Strande gesammelte Krabben wurden einzeln in Flaschen gehalten, die mit fließendem Seewasser gespeist wurden. Es erfolgten zuerst eine Anzahl Todesfälle, die wohl so zu erklären sind, daß die Flaschen nicht ganz rein zu halten waren von verfaulten Nahrung und ähnlichen Verunreinigungen, wodurch eine Auslese zu Gunsten schmalstirniger Thiere bewirkt wurde. Nachdem sich diese letzteren gehäutet und eine neue feste Schale gebildet hatten, stellte sich heraus, daß die abgeworfenen Panzer etwas schmaler, die neuen etwas breiter waren als der Durchschnitt gleich langer freilebender Krabben, ja einige von ihnen waren »remarkably broad«. Es lassen sich also relativ breite Krabben dadurch erzielen, daß man die Thiere während der Wachstumsperiode, d. h. gleich nach der Häutung, in verhältnismäßig klares Wasser setzt.

WELDON schließt aus seinen Beobachtungen und Versuchen, daß wenigstens in diesem Falle die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auf zufällige Variationen (größere oder geringere Stirnbreite) sich messen läßt und daß die durch sie bewirkte Evolution so rapid verläuft, daß sie innerhalb sehr weniger Jahre beobachtet werden kann.

An diesen Schlüssen hat CUNNINGHAM (1899) eine scharfe, wie mir scheint, theilweise berechnete, aber doch im Ganzen zu weitgehende Kritik geübt. Er läßt an diesen doch immerhin sehr dankenswerthen Untersuchungen kein gutes Haar, sondern glaubt, alle That-sachen auf den Einfluß äußerer Factoren, namentlich Temperatur und Nahrung, zurückführen und jede Selection ausschließen zu können. Dies ist schon deßhalb unhaltbar, weil solche Factoren als directe Variationsursachen sich wohl mit einer Selection vertragen. Die Abnahme der Stirnbreite von 1893—98 erklärt CUNNINGHAM daraus,

daß das Wasser 1893 besonders warm, 1895 etwas kälter und 1898 noch kälter war, wodurch das Breitenwachsthum herabgesetzt oder auch das Längenwachsthum beschleunigt wurde. Eine solche Erklärung kann erst dann acceptirt werden, wenn durch Experimente wenigstens wahrscheinlich gemacht ist, daß durch Kälte in erster Linie die Breitenentwicklung und erst in zweiter die Länge herabgesetzt wird. Diesen Nachweis hat aber CUNNINGHAM nicht erbracht, und an und für sich ist es nicht wahrscheinlich, daß Kälte oder Wärme das Wachsthum in einer Dimension mehr behindern oder beschleunigen sollten als in der andern. Aber selbst wenn dies der Fall ist, so folgt daraus durchaus nicht, daß alle Individuen in gleicher Weise durch die Temperatur beeinflußt wurden und jede Selection daher unmöglich war.

Nach meiner Meinung darf die an den freilebenden Formen beobachtete Stirnverschmälerung nicht direct mit den Experimenten verglichen werden. Da es sich nur um sehr unbedeutende Differenzen handelt, so mag CUNNINGHAM Recht haben mit der Annahme, daß sie durch Wechsel der Existenzverhältnisse hervorgerufen wurden. Aber wir wissen hierüber eben so wenig wie darüber, ob hierbei Selection im Spiel war oder nicht. Auch dem Häutungsexperiment möchte ich keinen großen Werth beimessen, denn Thiere, die in einer Flasche ungestört und bei reichlichem Futter den neuen Panzer bilden, finden sich — wie übrigens auch WELDON zugiebt — unter so ganz andern Bedingungen als im Freien, wo sie, so lange die Haut noch weich ist, sich ängstlich verborgen halten und in Folge dessen wohl schlecht ernähren, daß die größere Breite der neuen Schale hierdurch bedingt sein könnte. Der Schlammversuch scheint mir hingegen von großer theoretischer Bedeutung zu sein, indem er auf das Klarste zeigt, daß kleine Organisationsunterschiede mit einem Selectionswerth direct oder indirect verbunden sein und als Maßstab für die Auslese dienen können. Welches Organ (eventuell auch mehrere) correlativ mit der Stirnbreite zusammenhängt und die Selection veranlaßt, bleibt zur Zeit noch unsicher. Die Wahrscheinlichkeit spricht freilich für die WELDON'sche Ansicht, daß bei größerer Stirnbreite mehr Schlamm in die Kiemenhöhle eindringt und die Athmung unmöglich macht. Jedoch fehlen nach dieser Richtung hin noch nähere Angaben.

Achter Einwand: Die Selectionslehre rechnet zu sehr mit dem Zufall und wird dadurch unwahrscheinlich und inexact.

Dieser Einwand ist von fast allen Gegnern des Darwinismus

erhoben worden. NÄGELI kleidet ihn in die Worte (1884, p. 289): »Bezüglich der allgemeinen Bedeutung der Selectionstheorie ist die unbestimmte Wirkung unbestimmter Ursachen und die dem Zufall allzusehr überlassene Entscheidung durch die natürliche Zuchtwahl unserem wissenschaftlichen Bewußtsein weniger zusagend.« KRÖNIG (1874, p. 109) persifflirt die Selectionslehre, indem er Sabüchwinski, eine lustige erdichtete Person, durch einen dummen Tölpel an allen möglichen industriellen Erzeugnissen irgend welche Abänderungen vornehmen und sie dann in den Handel bringen läßt. Er ist fest davon überzeugt, daß er hiermit viel Glück haben wird, denn, sagt er sich, der Kampf ums Dasein kann nicht viel anders in der Industrie als in der Natur wirken, und der dümmste Tölpel muß immerhin noch mehr leisten als der blinde Zufall.

Um die Tragweite dieses Einwandes ermessen zu können, muß man sich darüber klar sein, daß die Worte »Zufall« und »zufällig« in sehr verschiedenem Sinne im allgemeinen Sprachgebrauche verwandt werden und daß diese verschiedenen Bedeutungen wissenschaftlich nicht in gleichem Maße zulässig sind. Diese Worte werden im gewöhnlichen Leben etwa in der folgenden Weise gebraucht:

1. Um ein zeitliches oder örtliches Zusammentreffen von zwei Ereignissen zu bezeichnen, die in keinem ursächlichen Zusammenhang stehen oder bei denen dieser Zusammenhang wenigstens unbekannt ist und daher als nicht vorhanden gilt; z. B. wenn zwei Personen sich »zufällig« im Theater treffen.
2. Im Sinne von nebensächlich, unwesentlich, z. B. ein Physiker untersucht die Elasticität zweier Körper, wobei es ihm gleichgültig ist, ob sie »zufällig« schwarz aussehen oder eine andere Farbe haben.
3. Im Sinne einer unbekanntem Ursache. So spricht DARWIN häufig von »spontaneous variations« und meint damit solche, deren Ursachen zur Zeit nicht nachweisbar sind.
4. Im Sinne der Wahrscheinlichkeitsrechnung bei sehr geringer Wahrscheinlichkeit; z. B. ist es »Zufall«, wenn Jemand in der Lotterie das große Los zieht.
5. Im Sinne der Statistik, wenn man das durchschnittliche Ergebnis von vielen Fällen übersehen, aber nicht den speciellen Fall beurtheilen kann. Der Mai ist bei uns gewöhnlich ein schöner Monat, kann aber auch »zufällig« schlecht ausfallen.
6. Im Sinne eines nicht nothwendigen, nicht durch Gesetze bedingten Geschehens.

In dieser letzteren Auffassung ist der Zufall selbstverständlich für die Naturforschung ausgeschlossen, denn wie schon DEMOKRIT sagte, »nichts geschieht zufällig, sondern Alles aus einem Grunde und mit Nothwendigkeit«. Trotzdem wird von Naturforschern und Philosophen oft dagegen gefehlt, natürlich nicht, weil sie sich dieser trialen demokritischen Weisheit nicht bewußt wären, sondern aus Mangel an präciser Ausdrucksweise. So sagt z. B. EIMER (1888, p. 1): »Gerade wenn, wie ich anerkenne, die Grundsätze des Darwinismus im Ganzen deßhalb richtig sind, weil ihre Geltung gesetzmäßig nachgewiesen werden kann, war zu erwarten, daß Gesetzmäßigkeit sich auch in dem Punkte werde feststellen lassen, welchen DARWIN dem Zufall preisgegeben hat.« EIMER meint hier DARWIN's unbestimmte Variabilität im Gegensatz zu seiner Transmutation nach wenigen bestimmten Richtungen. Wie man nun auch hierüber denken mag, es ist jedenfalls unrichtig von EIMER, Gesetzmäßigkeit und Zufall in Gegensatz zu einander zu stellen. Dasselbe gilt von E. v. HARTMANN (1875, p. 155), welcher vom Darwinismus sagt, daß durch ihn »als allein entscheidenden Factor für das Zustandekommen der Zweckmäßigkeit der Zufall eingeführt, d. h. mit andern Worten auf eine Erklärung aus gesetzmäßig wirkenden Principien verzichtet wird«. Ebenso verfehlt ist der folgende Satz von WIGAND (1874, p. 64): Die Selectionstheorie postulirt »als ihre wesentliche Voraussetzung nothwendig eine Variabilität, welche nichts Anderes ist, als die Möglichkeit aller denkbaren Abänderungen, von denen die eine so gut als eine andere auftreten kann, von denen also jede rein zufällig erscheint. Mit dieser Einführung des Begriffs Zufall wird denn der Begriff Gesetzmäßigkeit und damit alle naturwissenschaftliche Erklärung abgeschnitten, denn für eine bestimmte Form, welche als das Werk des Zufalls, nicht aber als das nothwendige Erzeugnis der Stammform erscheint, neben welcher vielmehr ebenso gut alle möglichen andern hätten auftreten können, kann natürlich von einer Nachweisung derselben als gesetzmäßige Wirkung einer bestimmten Ursache keine Rede sein«. Es würde zu weit führen, alle Fehlschlüsse dieses Satzes zu analysiren. Ich will hier nur betonen, daß wenn man mit DARWIN von einer unbestimmten, zufälligen Variabilität spricht, damit nur gesagt ist, daß die Variationen bei den Individuen einer Art sehr verschiedenartig sind, sich bald an diesen, bald an jenen Organen, bald in hohem, bald in geringem Maße, endlich in den mannigfachsten Combinationen äußern, so daß damit die Möglichkeit gegeben ist, daß sich eine Species nach verschiedenen phyletischen Richtungen hin weiter entwickeln kann. Es ist aber selbstverständlich damit nicht gesagt, daß diese Variationen

»regellos« oder »ungesetzmäßig« entstanden sind; jede einzelne hat ihre bestimmte Ursache, und »zufällig« bedeutet in dieser Verbindung nur so viel, wie »aus unbekanntem Ursachen«. Deßhalb ist es grundverkehrt, den Darwinismus, wie es immer wieder geschieht, als inexact zu brandmarken, weil er »unter der Herrschaft des Zufalls« steht.

Für den ernsthaften Forscher kann der der Selectionslehre gemachte Vorwurf des »Zufalls« nur in so fern in Betracht kommen, als damit eine zu geringe Wahrscheinlichkeit gemeint ist. Wenn es wahr wäre, daß der Darwinismus mit Factoren von großer Unwahrscheinlichkeit operirte, so wäre er damit natürlich widerlegt. Wir werden also die diesbezüglichen Einwände gewissenhaft zu prüfen haben. Sie sind, so weit ich sehe, nach zwei Richtungen hin erhoben worden.

Einwand A: Es ist höchst unwahrscheinlich, daß bei der Vervollkommnung eines Organs stets die für die Selection jeweilig nöthige Variation, d. h. die gerade wünschenswerthe Anpassung vorhanden ist.

Das Bedenken lautet also, warum entstand immer zur richtigen Zeit die richtige Variation? oder, etwas anders ausgedrückt, mit den Worten von COPE (1894, p. 205): »da die Zahl der den Organismen möglichen Variationen sehr groß ist, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Structuren von bewundernswerther Anpassung, welche sie charakterisiren, durch Zufall entstanden sein sollten, außerordentlich klein«.

Wer solche Bedenken äußert, der spannt, ohne es zu merken, den Wagen vor das Pferd. Die Selection richtet sich nach der Variabilität, nicht umgekehrt diese nach jener. Ist die Variabilität groß, so hat auch die Selection eine große Auswahl, ist sie klein, so stehen nur wenige Entwicklungsrichtungen offen. Die Erfahrung lehrt, daß im Allgemeinen die Variabilität der Organismen eine sehr große ist, daß sie sich an allen Individuen einer Art und an den meisten Organen qualitativ und quantitativ in so ausgesprochener Weise zeigt, daß sie ohne complicirte Untersuchungsmethoden sich leicht feststellen läßt und daß kein Qualitätscharakter (Größe, Form, Farbe, Zahlenverhältnisse, Constitutionskraft, Instincte, Lebensgewohnheiten) auf irgend einer Lebensstufe vom Ei bis zum letzten Athemzuge von ihr ausgeschlossen ist. Dieser in der verschiedensten Weise und Combination sich äußernden Variabilität ist es zuzuschreiben, daß jedes Individuum als solches in der Regel leicht von anderen Individuen derselben Art zu unterscheiden ist. Daraus folgt, daß die individuelle Variabilität »unbestimmt« und »richtungslos«, oder besser aus-

gedrückt »universell und allseitig« ist, und daß in einem gegebenen Moment eine gerade wünschenswerthe Abänderung bei einigen wenigen Individuen einer volkreichen Art wohl immer vorhanden sein wird, falls eine solche überhaupt durch einen kleinen Fortschritt zu Stande kommen kann. Nun genügt es aber natürlich nicht, wenn eine Variation nur bei vereinzelt Exemplaren auftaucht, sondern für die Selection kommt sie erst in Betracht, wenn sie bei so vielen Individuen sich zeigt, daß sie durch Kreuzung nicht verwischt wird, sondern sich erhält. Mit anderen Worten, die Selection arbeitet, abgesehen von einigen durch zufällige Isolation begünstigten Ausnahmefällen, nicht mit Singular-, sondern nur mit Pluralvariationen oder Varietäten. Dadurch schmilzt natürlich das Heer der Abänderungen, so weit sie für die Auslese in Betracht kommen, außerordentlich zusammen, und nur in diesem Sinne ist die Frage überhaupt berechtigt, ob man annehmen darf, daß zur rechten Zeit immer die rechte Variation vorhanden war. Die Antwort kann nur lauten, sicherlich nicht immer; manche hoffnungsvolle Anlage wird im Keim oder auf halbem Wege stehen geblieben sein, aber in unendlich vielen Fällen wird die gewünschte Pluralvariation auch vorhanden gewesen sein, indem dieselbe äußere Ursache gleichzeitig eine ganze Gruppe von Thieren abänderte, so daß ein Fortschritt möglich war. Aber selbstverständlich ist auf diesem Wege nur eine langsame Weiterentwicklung denkbar.

Man darf übrigens nicht vergessen, daß derselbe Selectionswerth häufig gleichzeitig durch Combination verschiedener Eigenschaften erreicht werden kann, was natürlich sein Auftreten wesentlich erleichtert. Vor einem Raubthier kann sich ein Individuum des Beutethiers durch einen raschen Sprung, ein zweites durch feines Gehör, ein drittes durch Scharfsichtigkeit retten. WALLACE (1893) führt mit Recht aus, daß es für eine Giraffe bei einer Hungersnoth nur darauf ankam, möglichst hoch reichen zu können, und daß hierzu verschiedene Mittel dienen konnten, ein langer Hals, lange Beine oder eine lange Zunge, die auch wechselseitig sich eventuell ergänzten. Die auf diese Weise überlebenden Individuen werden dann später durch Kreuzung ihre Eigenschaften auf einander übertragen und so einen Durchschnittstypus hergestellt haben, der für jene drei Organe einen kleinen Fortschritt im Vergleich zu früher darstellte. Säugthiere können sich auf verschiedene Weise vor Fliegen schützen, durch dichten Pelz (Bären), durch stark entwickelte Hautmuskulatur, durch einen Schwanz mit Endquaste (viele Hufthiere), durch einen langen und seitlich beweglichen Hals, mit dem das Thier bis an die Hinterschenkel reichen kann (Guanaco, Hirsche), endlich durch Auglider und lange und bewegliche Ohren, welche die Fliegen von den

besonders gefährdeten Augen verscheuchen. Diese Insectenschutzmittel spielen eine wesentliche Rolle im Habitus vieler Säuger und gestatten daher den Rückschluß, daß bei ihrer Entstehung Selection im Spiele war. Es können aber hierbei gleichzeitig mehrere Mittel in Betracht gekommen sein, etwa beim Guanaco ein dichter Pelz und ein langer Hals. Für Schnecken, welche in der Gezeitenzone leben, ist es unbedingt erforderlich, daß sie Mittel besitzen, um der vollen Gewalt der Brandung widerstehen zu können. Dieses erreichen manche Arten durch geringe Körpergröße, welche ihnen erlaubt, sich in Ritzen und Vertiefungen des Gesteins einzuzwängen, die meisten jedoch durch Ausbildung eines kräftigen Saugfußes und einer niedrigen, dachförmigen, nicht gedrehten Schale, welche der Unterlage angepreßt wird und über welche das Wasser hinweggleitet, ohne einen starken Druck ausüben zu können. So z. B. bei Patellen, Fissurellen, Chitonen, *Concholepas*, *Siphonaria*, *Gadinia*, Calyptraeen und Andern. Bei der Auslese konnten also gleichzeitig diese drei Momente in Betracht kommen, aber es genügte, wenn das betreffende Individuum eins derselben in ausreichendem Maße besaß. Wer die wunderbare Ähnlichkeit zum ersten Male sieht, welche zwischen der Unterseite der Flügel der Gattung *Kallima* und einem todten Blatte besteht und die sich nicht nur auf die Färbung, sondern auch auf die Form und auf manche Details (Mittelrippe, Seitenrippen, Pilzflecke) erstreckt, dem mag es schwer fallen, sie allein auf Selection zurückzuführen. Und doch ist zur Zeit keine andere Erklärungsweise möglich. Das WIENER'SCHE Princip der Farbenphotographie durch Körperfarben (1895), welches manchmal (EIMER 1897, p. 476 u. 481) herangezogen wird, versagt vollständig, denn erstens kann man nicht annehmen, daß der Schmetterling im Puppenstadium durch die Puppenhülle hindurch auf seinen Flügeln die Färbung der Umgebung annimmt, er müßte also ursprünglich diese Übereinstimmung als Imago erworben haben; zweitens ist es undenkbar, daß er sich als fertiger Schmetterling mit zusammengeschlagenen Flügeln zwischen zwei vollständig identischen welken Blättern so gesetzt haben sollte, daß die rechte und linke Unterseite dasselbe Photogramm erhielten; drittens mußten die Flügel nach dem Ausschlüpfen sich zunächst einmal mit Luft füllen und sich ausspannen, und wenn sie so farbenempfindlich waren, so mußten sie hierbei die Färbung der jeweiligen Umgebung, die doch nicht immer ein todttes Blatt war, annehmen; viertens erstreckt sich die Ähnlichkeit auch auf die Form, und wenn Selection diese umgestaltete, so ist nicht einzusehen, weßhalb sie nicht auch die Farbe beeinflußt haben sollte. Es scheint mir auch nicht schwer zu sein, sich dieses Eingreifen der Selection vorzustellen, wenn man im Auge

behält, daß es bei den Vorfahren der *Kallima* immer viele Mittel gab, um in einem gegebenen Zeitpunkte die Ähnlichkeit mit einem welken Blatte zu erhöhen. Bei einer Anzahl von Individuen änderte sich die Form etwas in der gewünschten Richtung ab, bei einer anderen der Grundton der Färbung, bei einer dritten Gruppe traten Spuren der Mittelrippe auf, bei einer vierten Andeutungen der Seitenrippen. Alle derartig bevorzugten Individuen blieben erhalten und erzeugten durch Kreuzung einen Mischtypus. Indem dieser Proceß durch viele Generationen hindurch andauerte und die sich langsam steigernde Scharfsichtigkeit der Verfolger (Vögel, Eidechsen) eine immer strengere Auslese hervorrief, entstand schließlich jene fast wie ein Wunder erscheinende Übereinstimmung zwischen Blatt und Schmetterling. Diese wurde also nach meiner Auffassung nicht so, wie EIMER und neuerdings auch WEISMANN meinen, dadurch hervorgerufen, daß zuerst etwa die Grundfarbe, dann die Form, dann die Mittelrippe, dann die Seitenrippen eine nach der andern auftraten. Bei einer derartigen »orthogenetischen« Entwicklung wäre es kaum verständlich, warum immer die gerade nothwendige höhere Stufe sich bei einer großen Anzahl von Individuen gleichzeitig eingestellt haben sollte. Diesen directen Weg, den etwa ein Maler bei der Zeichnung einer *Kallima* benutzen würde, können die blind waltenden Kräfte der Natur nicht eingeschlagen haben. So wie unsere Athleten dieselben complicirten gymnastischen Übungen verrichten, obwohl sie in Größe, Körperform, Kraft, Schnelligkeit der Auffassung u. A. mehr erheblich von einander differiren, so erreichten auch die Vorfahren der *Kallima* durch wechselnde Combinationen die jeweilig nöthige Höhe der Anpassung und verschmolzen diese dann mehr oder weniger zu einem Mischtypus.

Es würde nicht schwer sein, noch mehrere derartige Beispiele zu finden, aber ich denke, diese fünf genügen, um zu zeigen, daß ein zu einer gegebenen Zeit erwünschter Selectionswerth von den Individuen einer Art nicht selten durch verschiedene Mittel erreicht werden kann, wodurch natürlich die Wahrscheinlichkeit, daß derartige Anpassungen entstehen konnten, sich entsprechend vergrößert. Ein Punkt aber darf nie vergessen werden, daß immer die Variabilität das Erste, die Auslese das Zweite ist. Traten keine Variationen auf, so erfolgte kein Fortschritt, und wenn der Kampf ums Dasein zu intensiv war, so starb die betreffende Art aus. Streng genommen ist also die Frage: wie war es möglich, daß zur rechten Zeit die rechten Variationen sich einstellten? überhaupt verkehrt gestellt und daher einer richtigen Beantwortung nicht zugänglich. Man kann nur sagen: ist eine complicirte Anpassung durch Selection hervorgerufen worden, so

kann es auch nie an den vom Kampf ums Dasein gerade geforderten Abänderungen gefehlt haben.

Einwand B: Es ist höchst unwahrscheinlich, daß bei der Umwandlung eines complicirten Organs, resp. eines ganzen Körperabschnittes oder bei der Vervollkommnung von Wechselanpassungen die zahlreichen hierbei nothwendigen Abänderungen sich in solcher Reihenfolge einstellen, daß ein harmonisches Zusammenspiel der Einzelvariationen möglich ist.

Dieser Einwand, der wie der vorige von vielen Forschern, namentlich von SPENCER, WIGAND und NÄGELI erhoben worden ist, ist im Princip von dem Einwand A nicht verschieden, sondern stellt nur eine erweiterte Form desselben dar. Er betrifft erstens die vielen Einzelabänderungen, die erforderlich sind, wenn ein complicirtes Organ (etwa ein Auge) oder ein ganzer Körperabschnitt mit verschiedenen Organen und Geweben (z. B. der Hals der Giraffe, der Vorderkörper des Elches) in demselben Individuum auf eine höhere Anpassungsstufe gehoben werden sollen, und zweitens die Vervollkommnung der Wechselanpassungen zwischen verschiedenen Individuen. Als Beispiele der letzteren nenne ich die Blumenkelche und die Rüssel der die Befruchtung dieser Blumen vermittelnden Insecten, die männlichen und die weiblichen Copulationsorgane vieler Thiere, z. B. der Papilioniden, die Anpassungen der myrmekophilen und termitophilen Thiere an ihre Wirthe, diejenigen der symbiotischen (parasitischen oder mutualistischen) Arten an ihre Träger und bei Mimicry der imitirenden Species an die geschützte. Wenn bei derartigen in Wechselbeziehung zu einander stehenden Arten die eine abändert, so muß es die andere in der Regel auch. Es ergibt sich daraus die Frage: wie ist in allen solchen Fällen eine Coadaptation (Coordination), d. h. eine harmonische Abänderung der zu einer physiologischen oder biologischen Leistung zusammenwirkenden Theile, mögen sie in einem Individuum sich finden oder auf zwei sich vertheilen, möglich? Wie kommt es, daß wenn das Geweih des Riesenhirsches größer und größer wird, die Schädelknochen sich verdicken und das Nackenband und die Vorderbeine kräftiger werden (SPENCER)? Bei der allmählichen Vergrößerung des Giraffenhalses mußte das ganze Skeletsystem und damit auch viele innere Organe in Mitleidenschaft gezogen werden. Hunderte von kleinen Abänderungen waren nothwendig. Wie kam es, daß sie alle gerade in der wünschenswerthen Weise sich vollzogen? Wenn die Blumen sich aus irgend einem Grunde verlängerten, so mußten auch die Insecten län-

gere Rüssel erhalten, um die am Grunde der Kelche befindlichen Nectarien erreichen zu können. Wie kam es, daß diese Umänderungen bei zwei ganz verschiedenen Organismen, bei einem Thier und einer Pflanze sich *pari passu* vollzogen?

Um diese Bedenken zu heben, haben DARWIN und WALLACE auf die Hausthiere verwiesen, als die besten Beweise dafür, daß solche Coadaptationen möglich sind. Ein Windhund, eine Bulldogge, ein Dachshund, eine Tümmelertaube, ein Rennpferd haben einen langen Weg zahlreicher Abänderungen der verschiedensten Organe zurücklegen müssen, ehe sie ihre jetzige Form annahmen, und alle diese Variationen sind doch so nach einander aufgetreten, daß nie die Lebenskraft irgendwie gefährdet war, denn ganz schwächliche Thiere würde der Mensch nicht zur Nachzucht verwandt haben. Bei der künstlichen Züchtung sind demnach Coadaptationen im ausgiebigsten Maße möglich, und fraglich kann also nur sein, ob auch in der Natur gleich günstige Bedingungen vorhanden sind. Diese Frage muß schon *a priori* bejaht werden, denn der Mensch selbst ist nicht im Stande, irgendwie das Auftreten der Coadaptationen zu erleichtern oder zu beschleunigen; er kann sie nur erhalten, wenn sie einmal da sind, und hierzu ist der Kampf ums Dasein auch befähigt, falls es sich um *coadaptive* Variationen von vitaler Bedeutung handelt. Der einzige Unterschied würde demnach der sein, daß der Mensch jeden noch so geringfügigen Fortschritt, die Natur nur *selectionswertliche* Stufen derartiger simultaner Abänderungen erhalten kann. Damit ist aber noch nichts darüber gesagt, auf welchem Wege dieses Ziel erreicht wird.

Für die Beurtheilung dieses Problems ist es von größter Bedeutung, welchen Standpunkt man in der Vererbungsfrage einnimmt, ob man *somatogene* Erwerbungen mit LAMARCK, DARWIN, SPENCER und vielen Andern für erblich hält oder mit WEISMANN als nicht übertragbar ansieht. Sehr viele Coadaptationen oder gleichsinnige Abänderungen betreffen Organe und Gewebe, welche durch Gebrauch gestärkt oder durch Nichtgebrauch geschwächt werden, und sind die Wirkungen solcher *functionellen* Reize erblich und gehen sie, wenn auch nur zum geringen Theile auf die Nachkommen über, so bereiten derartige Fälle dem Verständnis keine Schwierigkeiten. Wurde z. B. aus irgend einem Grunde das Geweih des Riesenhirsches größer und schwerer, so übte es einen Reiz auf die Stirnknochen aus und veranlaßte eine Verdickung derselben. Der stärkere Zug des Nackenbandes wirkte in derselben Weise auf die *Processus spinosi* der Wirbelsäule, und die Musculatur des Halses und der Vorderextremitäten wurde durch das größere Gewicht des Kopfes mehr in Anspruch genommen und deßhalb stärker ausgebildet. Alle diese kleinen in-

dividuell erworbenen Variationen gingen zum geringen Bruchtheile auf die nächste Generation über, und so entstand nach einer gewissen Zeit ein Geschlecht von Riesenhirschen, bei dem von Geburt an alle Theile in Harmonie standen. SPENCER hat in seinen Schriften dieses Beispiel, ferner dasjenige des Halses der Giraffe und der Umwandlung eines laufenden Säugethiers in ein springendes mit großem Nachdruck hervorgehoben, um daraus den Schluß zu ziehen, daß sie ohne die Annahme der Übertragbarkeit somatogener Eigenschaften nicht erklärbar seien und der WEISMANN'sche Standpunkt daher aufgegeben werden müsse. In dem gleichen Sinne haben sich immer und immer wieder die amerikanischen Lamarckianer, unter denen zur Zeit die Paläontologen prävaliren (COPE, RYDER, OSBORN, HYATT, DALL) geäußert. OSBORN (1892, p. 556) führt z. B. aus, daß allein beim Menschen ungefähr 20 Organe sich in progressiver und 30 in regressiver Entwicklung befinden, was natürlich involvirt, daß zahlreiche Elemente in Umwandlung begriffen sind. »Aber die Chancen sind Unendlichkeit zu eins dagegen, daß eine solche Combination stattfindet, wenn nicht die Variationstendenzen regulirt und bestimmt werden, wie die Lamarckianer annehmen, durch die Vererbung der individuellen Tendenzen.« 1891 (p. 211) sagt er mit Bezug auf die Ergebnisse der Paläontologie: »die erdrückende Majorität von Variationen, die in den fossilen Reihen beobachtet werden, tritt auf längs den Linien des Gebrauchs und Nichtgebrauchs«. Das Charakteristische dieser Auffassung liegt also darin, daß nach ihr somatogene Eigenschaften im Laufe der Generationen zu blastogenen werden können.

Im Gegensatz hierzu rechnen WEISMANN und WALLACE nur mit Eigenschaften blastogenen Ursprungs, leugnen aber natürlich nicht, daß die Übung manches kleine Deficit derselben auszugleichen vermag. Zur Erklärung der Coadaptation stützen sie sich auf folgende Momente:

1. auf die simultane correlative Variation, also auf die Thatsache, daß Organe, welche zusammen functioniren, sehr häufig in gleichem Sinne abändern. Werden z. B. zwei Extremitätenknochen länger, so verlängern sich auch die zugehörigen Muskeln, da die Ansatzstellen derselben sich nicht verändern. Ebenso werden die Nerven und Blutgefäße größer. Zahlreiche Beobachtungen der Züchter bestätigen, daß jedem Organismus bis zu einem gewissen Grade ein Selbstregulierungsvermögen inne wohnt, welches ein harmonisches Wachsen und Variiren zusammengehöriger Theile bewirkt. Fehlt dieses Vermögen einmal einem Individuum, so wird dasselbe sofort zum Krüppel und wird dann durch die Selection ausgemerzt. Verlängerte sich also bei den Giraffen der Hals, so darf man annehmen,

daß alle Theile desselben daran participirten, wobei natürlich kleine individuelle Unterschiede nicht fehlten. Vergrößerte sich das Geweih des Riesenhirsches, so kam die hierzu nöthige Vermehrung an Kalksalzen allen Schädelknochen zu Gute, d. h. der ganze Schädel wurde entsprechend fester.

2. nehmen jene Forscher wie auch DARWIN eine sehr langsame Vervollkommnung an, so daß der Selection Zeit verblieb, alle noch fehlenden Coadaptationen zu beschaffen. Bei der allmählichen Vergrößerung des Hirschgeweihes blieb vielleicht zuerst eine entsprechende blastogene Verstärkung der Nackenmuskeln aus, wurde aber statt dessen durch Übung erworben. Die Gebrauchswirkung läßt sich jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte steigern, und es musste also schließlich ein Moment kommen, wo das schwere Geweih bloß von solchen Thieren getragen werden konnte, die durch blastogene Variation die erforderlichen Nackenmuskeln erhalten hatten. Alle übrigen wurden ausgemerzt.

3. kommt hierbei das schon oben (S. 102) erläuterte Princip zur Geltung, daß derselbe Selectionswerth durch verschiedene Mittel erreicht werden kann. Bei der Giraffe entscheidet zur Zeit einer Dürre nur der Umstand, ob sie bis zu einer bestimmten Höhe die Bäume abweiden kann. Es ist gleichgültig, ob sie dies erreicht durch einen längern Hals oder höhere Schultern oder eine besonders lange Zunge. Durch Kreuzung werden später diese verschiedenartigen Vorzüge verschmolzen. Es findet also immer statt, wie WALLACE (1893) sagt: »selection of the capacities or qualities resulting from the infinitely varied combination of variations that are always occurring«.

4. hat neuerdings WEISMANN (1896) das Princip der »Germinalselection« aufgestellt zur Erklärung gleichsinniger Abänderungen, woraus hervorzugehen scheint, dass ihm jene ersten drei Momente nicht genügen. Ich halte diese »Keimesauslese« für verfehlt und gehe deßhalb hier nicht näher auf sie ein. Sie wird später (S. 171 ff.) ausführlich besprochen werden.

Welche von diesen beiden Auffassungen ist nun die richtige, diejenige von DARWIN und den Lamarckianern oder diejenige der Ultradarwinisten WEISMANN und WALLACE? Zunächst sei hervorgehoben, daß beide in wichtigen Punkten übereinstimmen. Auch die Lamarckianer können die Selection nicht vollständig beseitigen, denn Übung und functionelle Reize wirken auf verschiedene Individuen sehr verschieden ein, wie Jeder weiß, der sich in einer Turnhalle oder einer Radfahrlehrbahn etwas umgesehen hat. Es wird auch unter den Giraffen immer solche gegeben haben, deren Hals zwar die

nöthige Länge hatte, denen aber sonst irgend eine nothwendige Coadaptation fehlte, z. B. die für rasche Bewegungen erforderliche Stärke der Beinmuskulatur und die diese auch nicht durch Übung erreichten. Zweitens müssen auch die Lamarckianer mit der simultanen correlativen Variation rechnen, denn in jedem Körperabschnitt finden sich Organe, die durch functionellen Reiz nicht in der gewünschten Richtung sich abändern lassen. Verlängerte sich z. B. die Halswirbelsäule der Giraffe, während der Ösophagus und die Trachea an diesem Längenwachsthum sich nicht betheiligten, so konnte ein irgend wie beträchtliches Mißverhältnis nicht durch bloße Dehnung dieser Organe und auch nicht durch die Schluck- oder Athembewegungen ausgeglichen werden. Ferner werden auch die Lamarckianer eine langsame Vervollkommnung zugeben und den Satz anerkennen, dass derselbe Selectionswerth oft durch verschiedene Mittel erreicht werden kann.

Der Gegensatz der Meinungen läuft also darauf hinaus, welchen Wirkungskreis man der Selection zugestehen will. Direct beweisen läßt sich zur Zeit weder, daß Gebrauchswirkungen im Laufe der Generationen erblich werden, noch daß dies nicht möglich ist. Im ersteren Falle hat die Selection einen relativ geringen Einfluß, und die Zahl der auszumerzenden Thiere war klein, im letztern übte sie eine entscheidende Wirkung aus, und das Verlustconto eliminirter Individuen war groß. Die Thatsachen lassen sich demnach sowohl von dem einen wie von dem andern Standpunkte aus vollständig erklären, und SPENCER und die Lamarckianer sind im Unrecht, wenn sie glauben, die WEISMANN'sche Auffassung ernstlich erschüttert zu haben. Die Annahme einer sehr hohen Eliminationsziffer bereitet nicht die geringste Schwierigkeit, da ja bei allen Organismen die Zahl der abgesetzten Keime sehr viel höher ist als die der geschlechtsreifen Exemplare; ja man könnte hierin eher ein Moment sehen, welches für WEISMANN spricht. Eine Entscheidung in dieser Streitfrage ist demnach gegenwärtig nicht möglich, sondern sie bleibt Sache der Überzeugung. Ich persönlich glaube, dass somatogene Eigenschaften erblich sein können, und zwar aus folgenden vier Gründen.

Erstens ist es nicht richtig, wenn immer wieder behauptet wird, man könne sich nicht vorstellen, wie eine Eigenschaft des Soma auf das Keimplasma der Genitalzellen übertragen werden könne. Theoretische Bedenken liegen gegen eine solche Möglichkeit nicht vor, wenn man annimmt, daß erstens alle (oder fast alle) Körperzellen etwas Keimplasma besitzen und daß zweitens die somatischen Keimplasmaportionen unter sich und mit den genitalen durch Leitungsbahnen verbunden sind. Die erste Annahme bereitet keine Schwierigkeit, weil die Regenerationserscheinungen direct für ihre Richtigkeit sprechen.

Nach der zweiten Annahme stellt also das gesammte Keimplasma ein Netzwerk dar, dessen Knotenpunkte in den Kernen der verschiedenen Zellen liegen. Wenn ein engmaschiges Drahtgeflecht an dem einen Ende erwärmt oder sonst wie in Schwingungen versetzt wird, so werden sich diese Bewegungserscheinungen allmählich über alle Theile desselben ausbreiten. Eben so wird das Keimplasma, wenn es an einem Punkte der Peripherie durch einen Reiz getroffen und dadurch verändert wird, diese Erregung nach allen Seiten weiter leiten und bei genügender Intensität und Dauer des Reizes alle Theile in derselben Weise umändern. Eine somatische Erwerbung ruft daher, wenn sie durch einen hinreichend starken und andauernden Reiz hervorgerufen wird, eine gleichsinnige Veränderung des genitalen Keimplasmas hervor, wenngleich natürlich diese Veränderung um so schwächer ausfallen wird, je weniger directe Leitungsbahnen zwischen dem betreffenden peripheren und dem genitalen Keimplasma existiren. Dauert aber der Reiz auf das Soma durch Generationen an, so muß schließlich die Veränderung im genitalen Keimplasma denselben Grad erreichen, wie er an der Peripherie schon früher erreicht wurde, wobei ich voraussetze, daß das Keimplasma überhaupt nur bis zu einem gewissen Grade auf einen Reiz reagirt, dann aber sich an ihn gewöhnt. Dieses Endstadium der Gewöhnung wird um so rascher erreicht werden, je directer das betreffende Keimplasmatheilchen dem Reize ausgesetzt ist. Ist der Reiz so schwach, dass er überhaupt nie bis zum genitalen Keimplasma vordringt, oder wird ein Organ entfernt und damit die Verbindung mit dem genitalen Keimplasma durchschnitten, so ist natürlich eine Vererbung ausgeschlossen. Ich weiß nicht, ob diese Hypothese schon einmal ausgesprochen ist. Jedenfalls scheint mir durch sie dargethan zu werden, dass eine Übertragung individuell erworbener Eigenschaften wenigstens denkbar ist.

Zweitens erklären sich die Coadaptationen ohne Zweifel viel einfacher, wenn man annimmt, daß die Wirkungen des Gebrauchs resp. des Nichtgebrauchs übertragbar sind. Nun ist es freilich selbstverständlich, daß nicht immer die einfachste Erklärung die richtige zu sein braucht. So lange es sich aber um zwei Hypothesen handelt, welche dieselben Thatsachen erklären und die beide gleich gut resp. gleich schlecht fundamentirt sind, wird man stets der einfacheren den Vorzug geben, schon deßhalb, weil sie beim Fortschritt der Wissenschaft sich ihrer größeren Einfachheit wegen eher entweder als richtig oder als falsch erweisen wird als eine complicirte.

Drittens lassen sich meines Erachtens viele Thatsachen nur verstehen unter der Annahme einer orthogenetischen Entwicklung

(siehe oben S. 89 und S. 180), d. h. unter der Voraussetzung, daß Reize, welche durch viele Generationen hindurch andauern und die Organismen somatisch beeinflussen, accumulative Wirkungen hervorrufen können. Eine solche Annahme involvirt aber natürlich die wenigstens partielle Übertragbarkeit der individuell erworbenen Fortschritte. Diese Steigerung der Reizwirkungen ist keine unbegrenzte, sondern erlischt nach einer gewissen Anzahl von Generationen, d. h. es tritt Gewöhnung ein. Viele excessive Bildungen scheinen aber zu beweisen, daß eine solche Gewöhnung zuweilen erst recht spät eintritt, viel später, als für das Thier selbst von Nutzen ist, ja manchmal überhaupt nicht frühzeitig genug erfolgt ist, um das Thier vor dem Aussterben zu bewahren.

Viertens sind, wie im Abschnitt über Panmixie gezeigt werden wird, die rudimentären Organe nur zu erklären, wenn somatogene Erwerbungen vererbt werden.

Durch diese Erwägungen wird die WEISMANN'sche Vererbungslehre hinfällig, und die entgegengesetzte Anschauung läßt sich zur Zeit um so leichter vertreten, als billiger Weise nicht verlangt werden kann, daß man ein Naturgesetz, welches erst im Laufe von Generationen zu sichtbaren Effecten führt, durch ein *experimentum crucis ad oculos* demonstrirt. Die Möglichkeit eines solchen Beweises an sehr kurzlebigen Thieren soll damit nicht bestritten werden. Aber gegenwärtig steht die Vererbungslehre in diesem Punkte vor derselben Schwierigkeit wie die Descendenzlehre, welche auch nur aus gewissen Thatsachen gefolgert, aber nicht stricte an einer Species bewiesen werden kann. An der Richtigkeit der Abstammungslehre zweifelt heut zu Tage kein Biologe von allgemeiner Bildung, — das thun nur Spezialisten, welche den Wald vor lauter Bäumen nicht sehen — weil 90% aller Thatsachen sich nur auf dem Boden dieser Theorie befriedigend erklären lassen. Und ebenso zwingt die Fülle der Beobachtungen zur Annahme der Übertragbarkeit somatogener Eigenschaften, weil sie ohne sie nicht zu verstehen sind.

Wenn nun schon die Frage nach der Entstehung der Coadaptationen in demselben Individuum auf keine ernstlichen Schwierigkeiten stößt, so ist dies in noch geringerem Maße der Fall mit den Wechselanpassungen. Diese verhalten sich nicht wesentlich verschieden von den gewöhnlichen Anpassungen an irgend einen variablen Factor der äußern Existenzbedingungen. Wenn die Temperatur eines Landes sich ändert, z. B. kälter wird, so ändern sich damit zahlreiche Anpassungen, und wenn die Blüten sich verlängern, so müssen auch

die Insectenrüssel größer werden, indem nur diejenigen Insecten erhalten bleiben, welche zufällig, d. h. aus unbekanntem Ursachen, so lange Rüssel besitzen, daß sie noch die Nectarien erreichen. NÄGELI (1884, p. 150) erhebt hiergegen den Einwand: »Wurden nun die Blumenröhren bei einigen Pflanzen länger, so war die Veränderung nachtheilig, weil die Insecten beim Besuche derselben nicht mehr befriedigt wurden und daher Blüten mit kürzeren Röhren aufsuchten; die längern Röhren mußten nach der Selectionstheorie wieder verschwinden. . . . Die gleichzeitige Umwandlung der beiden Organe aber wird nach der Selectionstheorie zum Münchhausen, der sich selbst am Zopfe aus dem Sumpf zieht.« Dieser Einwand wird dadurch hinfällig, daß Anfangs viele Insecten mit kürzeren Rüsseln die Blumen besuchten und, ohne selbst befriedigt zu werden, doch deren Befruchtung vermittelten, denn hierzu genügt schon eine Berührung der Staubfäden und Stempel. Da außerdem die statistischen Untersuchungen über die Verbreitung der individuellen Variationen zu dem fast ausnahmslosen Resultat gekommen sind, daß immer zahlreiche Fälle etwas über resp. unter dem Durchschnitt stehen, so kann es auch nie an Rüsseln gefehlt haben, die bei langsamer Verlängerung der Blütenröhren stets noch eben bis zum Grunde reichten, so daß also die betreffende Insectenart nicht gezwungen war, ihre Lebensgewohnheiten zu ändern. Für das allmähliche Wachstum der Blumen muß man natürlich irgend eine äußere Ursache (Klima, Bodenbeschaffenheit) annehmen, die orthogenetisch wirkt, d. h. deren Wirkungen von Generation zu Generation sich häuften bis zu einer gewissen Grenze hin. Die Umwandlung der Insecten hingegen erfolgte *pari passu* durch Selection. Weitere Einzelheiten über diesen Fall von Wechselanpassungen findet der Leser bei JÄGER (1874, p. 101 ff.), welcher WIGAND in vortrefflicher Weise *ad absurdum* führt: Auf andere Fälle gehe ich nicht ein, weil sie keine Schwierigkeiten machen, wenn man annimmt, daß die eine der an einander angepaßten Arten zuerst sich langsam verändert und die andere nachfolgt.

II. Capitel:

Die Formen des Kampfes ums Dasein und der Auslese.

DARWIN hat, wie er ausdrücklich betont, den Ausdruck »Kampf ums Dasein« im weiten Sinne gebraucht, um die ganze Abhängigkeit eines Organismus von den äußern Existenzbedingungen, den belebten wie den unbelebten, damit zu bezeichnen. So sagt er (Entstehung, p. 84): »Ich will vorausschicken, daß ich diesen Ausdruck in einem weiten und metaphorischen Sinne gebrauche, unter dem sowohl die Abhängigkeit der Wesen von einander, als auch, was wichtiger ist, nicht allein das Leben des Individuums, sondern auch Erfolg in Bezug auf das Hinterlassen von Nachkommenschaft einbegriffen wird. Man kann mit Recht sagen, daß zwei hundeartige Raubthiere in Zeiten des Mangels um Nahrung und Leben mit einander kämpfen. Aber man kann auch sagen, eine Pflanze kämpfe am Rande der Wüste um ihr Dasein gegen die Trockenheit, obwohl es angemessener wäre zu sagen, sie hänge von der Feuchtigkeit ab.«

Diese weite Auffassung des Kampfes ums Dasein ist vielfach getadelt worden, aber, wie mir scheint, sehr mit Unrecht, denn nur so ist es möglich, die verschiedenartigen Factoren zusammenzufassen, welche auf die Organismen in der Natur züchtend einwirken, d. h. im Laufe der Generationen eine Vervollkommnung, eine immer weiter gehende Umänderung hervorrufen. So meint z. B. HAECKEL (1898, p. 142), diese Bezeichnung sei »vielleicht in mancher Beziehung nicht ganz glücklich gewählt, und würde wohl schärfer gefasst werden können als ‚Mithbewerburg um die nothwendigen Existenzbedürfnisse‘ und in der »Generellen Morphologie« (1866, p. 239, 240) drückt er dies so aus: »Der wirkliche Kampf ums Dasein kann nur ein Wettkampf zwischen verschiedenen Organismen sein, welche um die Erlangung derselben Existenzbedürfnisse ringen.« Er stimmt in dieser Hinsicht einmal ausnahmsweise überein mit WIGAND, welcher schreibt (1874, p. 99): »Hätte man anstatt des zweideutigen Ausdrucks ‚Kampf ums Dasein‘ den Ausdruck ‚Wettkampf‘ oder ‚Concurrenz‘ eingeführt, so wäre man nicht in Versuchung gekommen, so oft ganz verschiedene Dinge zu verwechseln.« Wie schon JÄGER (1874, p. 72) aus einander gesetzt hat, ist diese Auffassung kaum ein Fortschritt zu nennen. Richtig ist ja natürlich, dass eine Selection nur möglich ist, wenn viele Individuen gleichzeitig von derselben Gefahr bedroht oder von demselben Bedürfnis geleitet werden. Wenn eine einzige Pflanze am Rande der Wüste gegen die Trockenheit ankämpft, so fehlen selbstverständlich individuelle Differenzen und

damit die Möglichkeit der Auslese. Aber diese Pflanze kann sich verändern und zwar direct zu ihrem Vortheile, d. h. sie kann aus eigener Kraft den Schädlichkeiten widerstehen, z. B. eine dickere Oberhaut erwerben. In diesem Falle ist sie indirect durch den Kampf ums Dasein, direct durch die äußern Factoren umgezüchtet worden. Hat sie durch Selbstbestäubung sich vermehrt, so kann in der zweiten Generation sich dieser Process wiederholen, d. h. die Tochterpflanzen erhalten ohne Mitwirkung einer Selection eine noch stärkere Cuticula, und so fort, bis schließlich die Zahl der Individuen so groß wird, daß unter ihnen der Concurrrenzkampf mit Selection beginnt. Es ist sicherlich wünschenswerth einen allgemeinen Ausdruck zu haben, der diese zwei Fälle umfaßt, Züchtung mit und ohne Selection, die man logisch scharf trennen kann, wengleich sie in praxi in einander übergehen. Wenn ferner in einer kalten Winter- nacht zahlreiche Pflanzen einer Art erfrieren, während andere erhalten bleiben, weil sie widerstandsfähiger sind, so kann man nur in ganz übertragenem Sinne von einer »Mitbewerbung« um Wärme reden. Die Pflanzen befinden sich in einem solchen Falle, wie in vielen andern, einfach in der Defensive, während ein Wettkampf oder eine Concurrrenz doch dem gewöhnlichen Sprachgebrauch zufolge immer etwas Actives, Aggressives ist. Endlich lassen sich unter dem allgemeinen Begriff »Kampf ums Dasein« auch die Fälle subsummiren, in denen durch große physische Gewalten eine Massenvernichtung stattfindet, die dann weiter wirkt auf den Concurrrenzkampf der durch Zufall Überlebenden, während sie in den speciellen Begriff des Wettbewerbes sich nur gezwungen einreihen lassen. Noch weniger sagt mir PFEFFER's (1894, p. 6) Vorschlag zu, den »Kampf ums Dasein« durch »Anstrengung um die Güter des täglichen Lebens« zu ersetzen, wie er denn auch wohl schwerlich durch einen kürzeren allumfassenderen Ausdruck zu ersetzen sein wird.

Der Kampf ums Dasein ist ein Zustand, in dem jeder Organismus sich mehr oder weniger befindet, ähnlich dem Zustande, in dem sich in den Kulturstaaten die Arbeiter in dem Kampfe um die Verbesserung ihrer wirthschaftlichen Lage gegenwärtig befinden. Es giebt also streng genommen in der Natur ebenso viel Kämpfer ums Dasein, wie es Organismen giebt. Diese Kämpfe sind für die Forschung von der größten Bedeutung, weil durch sie die Anpassungen, wenn auch nicht alle, so doch zum größten Theile hervorgerufen werden. Sie verdanken ihre Entstehung entweder der Wechselwirkung der physikalischen und chemischen Naturkräfte (Temperatur, Feuchtigkeit, Trockenheit, Strömungen der Luft und des Wassers, Bodenbeschaffenheit u. s. w.), in so fern diese die Existenz

der Organismen gefährden, oder der Wechselwirkung der Organismen, indem der Geburtenüberschuss eine beständige Übervölkerung und damit eine continuirliche Concurrrenz veranlasst. Im ersten Falle, in dem Kampf der Organismen gegen die unbelebten Naturgewalten, braucht nicht nothwendiger Weise Selection mitzuwirken, damit eine Vervollkommnung der Organisation erfolgt, sondern, wie wir so eben an einem Beispiel sahen, sind Fälle denkbar, wo allein durch die allen Organismen mehr oder weniger inne wohnende Anpassungsfähigkeit die zweckmäßige Reaction erfolgt. Derartige Anpassungen kann man *directe* nennen, im Gegensatz zu den *indirecten*, welche erst mit Hilfe der Selection auf Grund der individuellen Variabilität zu Stande kommen. DARWIN hat die Möglichkeit der Existenz *directer* Anpassungen (z. B. dass der dichte Pelz vieler Polarthiere *direct* durch die Kälte hervorgerufen sein kann) nie geleugnet, aber wie nicht anders von dem Entdecker des Selectionsprincips zu erwarten war, sie ganz zurücktreten lassen hinter den *indirecten*. Die Frage, wie viel von der Zweckmäßigkeit der Organismen auf Conto der *directen* und wie viel auf das der *indirecten* Anpassungen fällt, ist außerordentlich schwer zu beantworten und soll erst im letzten Capitel bei Erörterung der Tragweite des Selectionsprincips erörtert werden. In dem zweiten Gebiet des Kampfes ums Dasein (Wechselwirkung der Organismen) sind meines Wissens *directe* Anpassungen nicht nachgewiesen. Es mag dies aber daran liegen, dass dieses Gebiet der experimentellen Behandlung kaum zugänglich ist, denn *a priori* ist es nicht wahrscheinlich, dass ein solcher Unterschied vorhanden ist. Im concreten Fall ist eine Entscheidung nicht möglich. Wer will z. B. sagen, ob die Daumenschwielen der männlichen Anuren mit oder ohne Selection entstanden sind.

Für das Resultat der natürlichen Zuchtwahl hat H. SPENCER die kurze treffende Formel des »Survival of the Fittest«, Überleben des Passendsten, aufgestellt. GULICK (1890, p. 329) erweitert dieselbe, indem er das entscheidende Moment, die Nachkommenschaft, mit hineinzieht, und definirt die natürliche Zuchtwahl als »the exclusive propagation of those better fitted to the natural environment through the failure to propagate of the less fitted.« Weniger glücklich ist der von BAILEY (1896, p. 97) eingeführte Ausdruck: »Survival of the Unlike« (Überleben des Ungleichen), denn hierin liegt nur das Divergenzprincip der natürlichen Zuchtwahl, daß nämlich diejenigen Individuen, welche von ihren Genossen und Eltern möglichst verschieden sind, die meiste Aussicht haben, unbesetzte Plätze im Haushalt der Natur anzutreffen, es fehlt aber darin der wichtigere Hinweis auf die Anpassungen.

Bei DARWIN finden wir keine scharfe Gliederung der verschiedenen Formen der Auslese, wie er überhaupt kein Freund rein logischer und theoretischer Erörterungen, in denen es auf möglichste Präcision der Begriffe ankommt, gewesen zu sein scheint. Er liebte es mehr die ganze Fülle der Thatsachen für sich sprechen zu lassen. Es hat deßhalb nicht an Versuchen gefehlt, diesem Mangel abzu- helfen. Ich bespreche am Schluss dieses Capitels anhangsweise die von ASKENASY, GULICK und KASSOWITZ gegebenen Übersichten und stelle hier ein System der Selection auf, welches sich mit einigen Modificationen an LLOYD MORGAN (1890, p. 78 ff.) anschließt. Da die Selection in der Natur stets dadurch zu Stande kommt, daß ein Theil der Individuen eliminirt wird, so ist es zweckmäßig, bei der Eintheilung hiervon auszugehen und zu unterscheiden:

Natürliche Elimination.

- I. Katastrophale Elimination, Massenvernichtung ohne Rück- sicht auf individuelle Organisationsunterschiede.
- II. Personal-Elimination, Vernichtung einzelner Individuen auf Grund unvollkommener Anpassung. Ihr Resultat ist die natür- liche Zuchtwahl, das Überleben der im Kampf ums Dasein bestausgerüsteten Individuen.
 1. Elimination durch unbelebte Gewalten (klimatische Factoren, Krankheiten mit Ausschluss der infectiösen). Es siegt die stärkere Constitution = Constitutionalkampf.
 2. Elimination durch belebte Feinde, welche einer andern Art oder Varietät angehören, einschließlich Parasiten, Bac- terien = Interspecial- oder Intervarietalkampf.
 3. Elimination durch die Artgenossen = Intraspecial- kampf, Wettbewerb um Nahrung, Raum, Gelegenheit zur Fortpflanzung (sexuelle Selection).

I. Die katastrophale Elimination von Individuen ohne Rück- sicht auf die Qualität ihrer Organisation, ist eine überaus häufige Erscheinung in der Natur. LLOYD MORGAN bezeichnet sie als »in- discriminate destruction« (wahllose Vernichtung). Sie findet statt in zwei ziemlich verschiedenen Formen.

a. Als simultane Massenvernichtung zahlreicher Individuen durch große physische Gewalten (Überschwemmungen, Wolkenbrüche, Strömungen, Erdbeben, Praeriebrände u. s. w.) oder durch Organismen von unendlich überlegener Kraft (z. B. wenn ein Wal Tausende von Pteropoden überschluckt). In allen solchen Fällen sind die indivi-

duellen Organisationsunterschiede belanglos, eine Rettung ist höchstens die Folge zufälliger Situationsvortheile (WOLFF).

b. Bei complicirten Entwicklungsbedingungen, die nur in den seltensten Fällen einmal zufällig zusammentreffen. So z. B. bei den Eiern der Bandwürmer, der Trematoden und den Samen vieler Pflanzen, von denen nur verschwindend wenige zufällig in die zur Entwicklung nöthigen Bedingungen gelangen. Diejenigen, welche das Ziel erreichen, sind natürlich nicht nothwendiger Weise die bestorganisirten; die übrigen gehen zu Grunde, die einen früher, die andern später und durch die verschiedenartigsten Ursachen.

In diesen beiden Fällen entscheidet also der Zufall. Das Resultat ist eine qualitätslose Selection, durch welche der Durchschnitt der Überlebenden nicht verändert wird. PFEFFER hebt mit Recht hervor, daß es namentlich die jugendlichen Thiere sind, welche der Massenvernichtung zum Opfer fallen, z. B. wenn Tausende von Larven mariner Küstenorganismen durch eine ungünstige Strömung aufs hohe Meer getrieben werden. DARWIN hat zwar für die katastrophale Elimination keinen eigenen Ausdruck, aber er widmet ihr doch einen besonderen Absatz (Entstehung, p. 108), in dem es z. B. heißt: »Ferner muß eine ungeheure Zahl reifer Thiere und Pflanzen, mögen sie die ihren Bedingungen am besten angepaßten gewesen sein oder nicht, jährlich durch zufällige Ursachen zerstört werden.«

Das numerische Verhältniß der Opfer der katastrophalen Vernichtung zum Rest der Überlebenden wird verschieden beurtheilt. Die meisten Forscher nehmen an, daß die letzteren immer noch so zahlreich sind, daß ein heftiger Kampf unter ihnen entbrennen muß. PFEFFER und DELAGE aber sind anderer Ansicht. Sie halten den Rest für so minimal, daß alle Individuen desselben gut zu leben haben und nicht mit einander zu ringen brauchen. PFEFFER drückt dies so aus (1894, p. 16): »Wenn sich für die späteren Altersstufen die Zahl der Plätze in der Natur und die dieselben umwerbenden Anwärter immer mehr ausgleicht, dann bleibt für die erwachsenen Stücke kaum noch ein Grund zum Kampf der erwachsenen Stücke unter sich.« Ich halte diese Meinung für durchaus unrichtig, denn wenn wirklich immer ein so enormer Procentsatz von Jugendformen und halbreifen Thieren katastrophal eliminirt würde, so müßte es sich öfters ereignen, daß eine Art plötzlich ausstürbe. Wenn Jahr für Jahr 98% der Nachkommen einer Art durch den Zufall ausgemerzt werden, so müssen auch ab und zu einmal 100% sterben und die Art müßte plötzlich verschwinden. Derartige Fälle sind aber nicht bekannt, sondern das Aussterben geschieht, so weit darüber überhaupt Beobachtungen vorliegen, ganz allmählich, indem die betreffende Art von Jahr zu Jahr

seltener wird. Ferner müßten bei einer so außerordentlich hohen Mortalität jüngerer Exemplare die alten relativ selten sein, was doch für Tausende von Arten nicht zutrifft.

II. **Die Personal-Elimination** ist die Vernichtung einzelner Individuen auf Grund mangelnder Anpassung. Ihr Resultat ist die natürliche Zuchtwahl oder die Personal-Auslese auf Grund von Organisationsvortheilen. Wie LLOYD MORGAN (1890, p. 79) richtig aus einander setzt, führen zwei Methoden zur natürlichen Zuchtwahl. In den allermeisten Fällen werden negativ die minder begünstigten Exemplare zur Vernichtung ausgesucht, in einigen wenigen Fällen aber positiv die besten zur Fortpflanzung ausgewählt, während der Rest eines natürlichen Todes stirbt, ohne aber Nachkommen zu hinterlassen. Den ersten Proceß bezeichnet LLOYD MORGAN als »natürliche Elimination«, den zweiten als »eigentliche Selection« (selection proper); Beispiele wären, für die negative Methode: Die Füchse vernichten die Hasen, welche nicht schnell laufen; für die positive: ein Insect befruchtet nur blaue Blüten, ein Vogelweibchen paart sich nur mit einem Männchen bestimmter Färbung (sexuelle Selection). Beispiele für »eigentliche Selection« sind, wenn man von der geschlechtlichen Zuchtwahl absieht, selten und in ihrer Deutung nicht immer sicher. HURTON (1897, p. 242) rechnet hierher z. B. die myrmekophilen Käfer, welche blind sind und sich nicht selbst zu ernähren vermögen. Er meint, diese Eigenschaften seien den Käfern selbst nachtheilig und könnten nur dadurch entstanden sein, daß die Ameisen solche Käfer bevorzugt hätten. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen, liegt die Annahme doch viel näher, daß der Verlust der Augen directe Folge der Dunkelheit ist und die Ernährungsfähigkeit sich rückbildete, weil die Ameisen die Käfer für ihre Larven hielten und sie fütterten. Beide Eigenschaften sind directe Folgen des Nichtgebrauchs und haben mit Selection nichts zu thun.

1. Personal-Elimination durch unbelebte Gewalten auf Grund einer schwächeren Constitution ist in der Natur eine überaus häufige Erscheinung und wird deßhalb auch von allen Forschern anerkannt. Ein verspäteter Frost im Frühjahr tödtet Tausende von Knospen, während nur einige besonders wetterharte Pflanzen widerstehen. Sehr große Hitze im Sommer veranlaßt in flachen Bächen und Gräben oft ein massenhaftes Fischsterben, bei dem nur eine Anzahl Thiere von einer oder mehreren Arten am Leben bleiben. Fast alle klimatischen Factoren und viele sonstige Existenzbedingungen (Beschaffenheit von Luft, Wasser, Nahrung, Boden) nehmen nur zu oft eine Form an, die nur von einigen bevorzugten Individuen ver-

tragen wird. Es siegt in allen diesen Fällen die stärkere Constitution, die häufig sich auf kleine morphologische Differenzen zurückführen läßt (bei Kälte z. B. auf etwas dichtere Behaarung oder stärkere Entwicklung der Hautgefäße oder andere Färbung), in vielen Fällen aber einer näheren Analyse sich entzieht, so daß man sich dann mit der Erklärung begnügen muß, daß die Reservekraft der bedrohten Organe individuell variirt. Dieser Constitutionskampf führt demnach zu einer constitutionellen Auslese (HAACKE 1893, p. 70), zu einer Vernichtung fast aller irgendwie kränklichen Exemplare und fordert seine Opfer vornehmlich unter den Jugendformen. Er bewirkt, daß fast alle in der Natur beobachteten Thiere trotz aller Parasiten eine blühende Gesundheit und ein hohes Maß von Widerstandskraft besitzen ganz im Gegensatz zu den Hausthieren, die wie der Mensch von vielen kleinen und großen Übeln geplagt werden. Haben die Jugendformen einer Art das Sieb der constitutionellen Selection passirt, so bleibt, wie PFEFFER richtig sagt, ein »guter Durchschnitt« zurück, der sich nun weiter im Kampf mit fremden Species und eigenen Artgenossen bewähren muß, um zur Fortpflanzung zu gelangen. In diese Kategorie gehören auch die Krankheiten, so weit sie nicht infectiös und parasitär sind, die aber, wie es scheint, meist den Charakter zufälliger Verletzungen und Verstümmelungen bei den Wildformen tragen. Es ist klar, daß in sehr vielen hierher gehörigen Fällen nicht allein die Constitution den Ausschlag giebt, sondern daß zufällige Situationsvortheile die Nachteile einer schwächeren Constitution aufzuwiegen vermögen.

2. Der Interspecial- resp. der Intervarietalkampf hat in vielen Fällen für die Umbildung der Arten eine doppelte Bedeutung. Er kann erstens zu einer Verdrängung einer Form durch eine andere führen, wodurch die Wechselbeziehungen der Organismen zu einander geändert werden. Hierbei kann eine Art von einer andern Art, die weit aus einander stehen können (z. B. eine Pflanze durch ein herbivores Thier), vollständig oder in einem bestimmten Gebiete ausgerottet werden, wobei die schwächere und die siegreiche Art sich nicht verändert. Zweitens können beide Formen durch den Kampf umgezüchtet werden, wobei sie sich gegenseitig in ihrer Organisation in die Höhe schrauben oder wenigstens die eine Form (das Beutethier) durch die Verfolgung zu immer weiterer Anpassung getrieben wird. Je nachdem es sich bei dieser Wechselwirkung um getrennte Arten oder um Varietäten derselben Art handelt, kann man einen Interspecial- oder einen Intervarietalkampf unterscheiden. Obwohl mir diese Sätze eigentlich selbstverständlich erscheinen, fehlt es doch nicht an Forschern, welche anderer Meinung sind und die

sich sowohl gegen die Verdrängung, wie gegen die züchtende Wirkung ausgesprochen haben.

a. Eine Verdrängung wird geleugnet von PFEFFER (1894, p. 24) auf Grund des folgenden Gedankens: wenn eine solche Verdrängung stattfände, so müßte sie sich so rasch, d. h. in so wenigen Jahren abspielen, daß sie sich der Beobachtung nicht entziehen könnte. Derartige Beobachtungen sind aber nicht bekannt, folglich kommt die Verdrängung einer Stammform durch eine Varietät nicht vor. Den Beweis dafür, daß eine solche Verdrängung sich immer sehr rasch abspielen muß, erbringt PFEFFER in der folgenden Weise.

Wenn eine neue Rasse die Stammform verdrängen will, so muß sie einen größeren Vermehrungscoefficienten haben. Der normale Coefficient ist = 1, d. h. für jedes Thier, welches stirbt, tritt ein neues ein, und die Individuenzahl bleibt im Allgemeinen für jede Generation constant. Wäre nun einmal der Coefficient der Varietät = 2, so würden vorhanden sein in der ersten Generation = 2, in der zweiten = 4, in der dritten = 8, in der n ten = 2^n Exemplare. Bei einer einjährigen Art würden nach 20 Jahren ca. 1 Million Individuen der neuen Rasse existiren, welche die Plätze der Stammform eingenommen und diese verdrängt haben müßten. Da nun in einem Gebiete selten so viele Exemplare einer Art vorhanden sein werden, so müßte sich dieser Vorgang so rasch abspielen, daß er den Naturforschern nicht verborgen bleiben könnte.

Hiergegen ist nun Folgendes zu sagen:

Erstens sind Verdrängungen einer Art durch eine andere oft beobachtet worden. Die Wanderratte hat die Hausratte, eine *Blatta*-Species die andere decimirt. Auf oceanischen Inseln haben zufällig eingeschleppte und dann verwilderte Formen die einheimische Fauna und Flora oft verdrängt oder in ihrer Verbreitung erheblich eingeschränkt, so z. B. auf St. Helena und auf Juan Fernandez. Solche Prozesse haben sich auch oft in wenigen Jahrzehnten ganz in Übereinstimmung mit der PFEFFER'schen Berechnung abgespielt, so daß es also nicht richtig ist, wenn PFEFFER (p. 25) sagt, es wäre »ganz gewiß nicht der Fall«, daß man »die Arten sich von Jahr zu Jahr verändern« sehe, wobei mit »verändern« gemeint ist, daß eine Art an die Stelle der andern tritt. Was für den Interspecialkampf gilt, muß auch für den Kampf der Varietäten unter einander oder einer Varietät gegen die Stammform im Princip gelten, denn gut ausgeprägte und constante Varietäten sind oft biologisch so scharf von der Stammform verschieden wie nah verwandte Arten, doch will ich gern zugeben, daß für den Intervarietalkampf diesbezügliche Beobachtungen fehlen.

Zweitens ist es nicht richtig, daß die Möglichkeit einer Verdrängung nur auf einem größeren Vermehrungscoefficienten beruht. Eine Art mit schwächerer Vermehrung kann sehr wohl eine solche mit stärkerer verdrängen, wenn sie sonst nur irgend welche vortheilhafte Eigenschaften besitzt, welche ein allmähliches numerisches Übergewicht herbeiführen. Sie kann z. B. besser gegen Feinde geschützt sein, eine größere constitutionelle Widerstandskraft haben, die Jungen rascher entwickeln oder diesen eine bessere Brutpflege zu Theil werden lassen. Jede Art erzeugt eben viel mehr Nachkommen, als überhaupt leben können, und bei zwei rivalisirenden Arten kommt es weniger darauf an, ob dieser Geburtenüberschuß etwas größer oder kleiner ist, als darauf, daß sie sich sonst durch Selectionswerthe unterscheiden. Nur wenn sie sonst für den Kampf ums Dasein gleich gut ausgerüstet sind, kommt der Vermehrungsziffer eine entscheidende Bedeutung zu. Da constante Varietäten sich aber meist in der Lebensweise von der Stammform unterscheiden, wird dieser Fall nicht oft eintreten. Ich halte also den PFEFFER'schen Satz (p. 24): »die neue Rasse bezw. Art muß, wenn sie zur herrschenden werden soll, einen größeren Vermehrungscoefficienten haben als die unveränderte Art« für irrig und bin sicher, daß alle aus ihm gezogenen Schlüsse ebenfalls irrig sein müssen.

Drittens ist auch die PFEFFER'sche Prämisse irrig, daß normaler Weise der Vermehrungscoefficient $= 1$ ist, d. h. die Individuenzahl einer Art in einem Gebiet annähernd constant ist. Diese Zahl mag in einzelnen Fällen, z. B. bei den Amseln eines Stadtparks, immer ziemlich gleich groß sein. Aber was für solche mehr oder weniger künstliche Bedingungen gilt, trifft nicht zu für die freie Natur. Hier schwankt sie beständig auf und ab, sie sinkt bald unter 1, d. h. die Individuenzahl nimmt ab, bald steigt sie. Tausend kleinere und größere Factoren, namentlich klimatische und örtliche, spielen hier hinein, und die ganze complicirte Kette der Wechselwirkungen, denen das einzelne Thier im großen Haushalte der Natur ausgesetzt ist, vereinigt sich zu diesem Resultat, welches jedem Pächter eines Jagdgebiets und jedem Schmetterlingssammler bekannt ist, daß eine Species in dem einen Jahr häufig, in dem nächsten relativ selten ist und daß manche Formen langsam aus einem Gebiet verschwinden, während neue dafür auftauchen. Nach einer Notiz in »Natural Science« (V. 11, 1897, p. 79) scheinen z. B. *Apus cancriformis* und *Artemia salina* in England seit 1850 ausgestorben zu sein, gar nicht zu reden von den vielen Arten, welche durch die Cultur des Menschen im günstigen oder ungünstigen Sinne beeinflußt werden. Aus Allem folgt, daß durchaus nicht immer der Interspecial- resp. Intervarietalkampf

sich rasch abzuspielden und daher leicht nachweisbar zu sein braucht. Er kann sich über lange Zeiträume erstrecken. Bald gewinnt die eine, bald die andere Art wieder Oberwasser, bis schließlich irgend ein entscheidender Umstand die Kraft der einen definitiv bricht, ähnlich wie im Menschenleben zwei Concurrenzgeschäfte oder zwei ebenbürtige Säbelfechter lange mit einander ringen können, bis endlich ein Zufall nach der einen oder der andern Seite die Wagschale sinken läßt.

Aus den genannten drei Gründen scheinen mir PFEFFER'S Ansichten nicht richtig zu sein. Der Interspecialkampf muß im Laufe längerer Zeitperioden sehr oft zu Verdrängungen einer Art durch die andere geführt haben. Wir kennen viele Formen, die kosmopolitisch sind oder jedenfalls ein sehr weites Verbreitungsgebiet besitzen, namentlich unter den carnivoren Species, und von denen es doch als sicher gelten darf, daß sie von einem »Schöpfungscentrum« stammen. Hand in Hand mit dieser allmählichen Ausbreitung muß ein Rückgang vieler Formen, die als Nahrung dienten oder die gleiche Nahrung beanspruchten, eingetreten sein.

b) Nach WIGAND, KASSOWITZ und manchen andern Autoren soll der Interspecialkampf nicht im Stande sein, die Arten umzugestalten, er soll nicht züchtend wirken können. Wenn die Wanderratte die Hausratte verdränge, so gehe diese eben zu Grunde oder werde wenigstens recht selten, beide Species aber blieben das, was sie vorher gewesen seien. KASSOWITZ (1899, p. 131) giebt den Interspecial- und den Constitutionalkampf zu, verneint aber »mit der größten Entschiedenheit«, daß diese beiden Arten des Kampfes zur Heranbildung »irgend einer adaptiven Einrichtung« geführt haben. Ich habe schon oben aus einander gesetzt, daß dies für den Constitutionalkampf nicht zutrifft, indem durch ihn gerade diejenigen kleinen morphologischen Charaktere zur Herrschaft gelangen, welche die größere Widerstandsfähigkeit bedingen. Eben so gehört nur ein wenig biologisches Verständnis dazu, um einzusehen, daß in vielen Fällen auch der Interspecialkampf züchtend wirken muß.

Erstens werden durch ihn die unendlich vielen Schutz- und Vertheidigungsmittel gezüchtet, durch welche Thiere und Pflanzen sich ihrer Verfolger zu erwehren trachten. Man denke an die Panzer, Schutzhüllen, Schalen, Stacheln, Nesselzellen, Schleimdrüsen, Giftdrüsen und elektrischen Organe, an Schutzfärbungen und Mimicry, an das Todtstellen, Autotomie, Sichverstecken und die vielen Instincte der Brutpflege, um rasch sich zu vergegenwärtigen, welch ein immenser Kreis von Einrichtungen langsam durch den Kampf der Arten ver-

vollkommenet worden ist. Daß dieser gleichsam wie eine Schraube ohne Ende wirkt und diese Schutzmittel von Stufe zu Stufe bis zur jeweilig überhaupt möglichen Höhe treibt, liegt natürlich daran, daß die Verfolger sich an ihre Beutethiere gewöhnen und diese daher gezwungen sind, in ihren Anpassungen fortzuschreiten.

Zweitens kann durch den Interspecialkampf die Entstehung von Varietäten veranlaßt werden. So hat JAMESON (1898) kürzlich berichtet, daß in der Bai von Dublin auf dem North Bull, einer drei englische Meilen langen und von der Nordküste nur durch einen schmalen Kanal getrennten Sandinsel, welche nachweislich höchstens ca. 120 Jahre alt ist, sich eine sehr helle, sandfarbige Varietät von *Mus musculus* findet, die auch biologisch abgeändert hat, indem sie nicht die Löcher anderer Thiere benutzt, sondern ihre eigenen Gänge gräbt⁶. Sie verdankt ihre Entstehung wahrscheinlich dem Umstande, daß durch Eulen und Falken alle dunklen Exemplare ausgerottet wurden. JAMESON citirt ferner eine Arbeit von KANE (1896), welcher auf einer kleinen Insel an der S.-W.-Küste von Irland eine schwarze Rasse des Spanners *Camptogramma bilineata* gefunden hat und diese darauf zurückführt, daß auf den dunklen Felsen alle weißen Exemplare durch Möven ausgemerzt worden sind. Die Bildung einer Varietät kann auch so stattfinden, daß das verfolgte Thier sich an eine neue Lebensweise gewöhnt, die dann die Organisation verändert, indem nur diejenigen Thiere erhalten bleiben, welche zufällig biologisch abändern. So theilt mir Herr Custos MATSCHIE mit, daß die Hausratte sich auf die Böden der Häuser zurückgezogen und der stärkeren Wanderratte die Terrains auf und unter der Erde überlassen hat. Es ist in diesem Falle zwar noch keine morphologische Veränderung erfolgt, aber Jeder wird zugeben, daß sie in ähnlichen Fällen zweifellos oft eintreten muß und dann zwar direct durch die veränderte Umgebung, indirect aber durch den Interspecialkampf hervorgerufen ist.

Drittens ist es möglich, daß im Intervarietalkampf eine Varietät die Stammform vollständig verdrängt, weil sie fruchtbarer oder stärker ist oder sonst irgend einen Vortheil besitzt. Die Art als solche ist damit umgezüchtet worden, denn sämmtliche Individuen derselben tragen jetzt ein anderes Gepräge als die Stammform. Vgl. hierzu den Abschnitt über biologische Isolation, S. 185.

⁶ P. MATSCHIE (in: Naturwiss. Wochenschr. V. 13. 1898. p. 551) vermuthet, daß die höhlengrabende Form eine *Mus sylvaticus* sei, wofür spricht, daß nach JAMESON Exemplare mit weißen Füßen und mit einem Schwanz, der länger ist als der Körper, vorkommen.

3. Der Intraspecialkampf, der Wettbewerb zwischen den Genossen derselben Art um Nahrung, Raum, Gelegenheit zur Fortpflanzung u. s. w., ist nach DARWIN die heftigste Form des Kampfes ums Dasein, denn nach seiner Auffassung muß die Concurrenz um so rücksichtsloser sein, je mehr sich die Rivalen in Bezug auf ihre Bedürfnisse gleichen. Ausschlaggebend für die Selection sind hierbei die kleinen individuellen Unterschiede in der Organisation und in den Instincten resp. psychischen Fähigkeiten, wofür HAACKE den treffenden Ausdruck dotationelle Selection eingeführt hat im Gegensatz zu der schon früher besprochenen constitutionellen Auslese. Eine besondere Form derselben ist der Kampf der Männchen unter einander um die Weibchen oder die Bevorzugung gewisser Männchen durch die Weibchen, die sexuelle Zuchtwahl, welche später (Cap. III, 1) für sich behandelt werden soll. Zum Intraspecialkampf wird man in vielen Fällen auch den Kampf der Varietäten unter einander oder mit der Stammform rechnen können, wenn nämlich die Abarten sich nur morphologisch, aber nicht in der Lebensweise unterscheiden. Das Letztere aber dürfte bei den constanten Abarten die Regel sein. Gegen die dotationelle Auslese haben sich viele Forscher (z. B. MIVART, NÄGELI, SPENCER, HAACKE, PFEFFER, DELAGE) ausgesprochen auf Grund des Satzes, daß kleine individuelle Unterschiede überhaupt keine Entscheidung über Leben und Tod oder über die Zahl der Nachkommen herbeiführen, also nie Selectionswerth haben können. Ich habe diesen Einwand oben (S. 81) ausführlich zu widerlegen versucht und brauche deshalb hier nicht auf ihn zurückzukommen. Ich möchte hier nur noch einmal an zwei besonders wichtige Punkte erinnern, nämlich erstens daran, daß es inconsequent ist, wie es so oft geschieht, die constitutionelle Selection anzuerkennen und die dotationelle zu leugnen, denn eine stärkere Constitution beruht sehr oft auf kleinen morphologischen Differenzen, wie sie beim Menschen z. B. häufig zwischen Geschwistern und sogar Zwillingen beobachtet werden. Wir sprechen von einem phthisischen oder apoplektischen Habitus, um damit kleine Abweichungen von den normalen Körperproportionen zu bezeichnen, welche eine Disposition zur Erkrankung erfahrungsgemäß involviren. Ebenso bekannt ist, daß unabhängig von den Genitalorganen das männliche Geschlecht für diese, das weibliche für jene Erkrankungen besonders empfänglich ist, was ebenfalls beweist, daß kleine Unterschiede im Bau Selectionswerth haben können. Der zweite Punkt ist, daß die Zahl der Nachkommen und die Pflege derselben sehr oft in hohem Maße abhängt von dem individuellen Wohlbefinden, daß dieses aber leicht von Kleinigkeiten wesentlich beeinflusst wird. Eine einzige Bremse, welche sich auf

einem Säugethier so niederzusetzen vermag, daß sie nicht verscheucht werden kann, vermag dasselbe so zur Verzweiflung zu bringen, daß es seine Jungen verläßt. Manche scheinbar nutzlose Einrichtungen erklären sich aus solchen Erwägungen, so z. B. die Pinselhaare vor der Penisöffnung vieler Säuger und das Stummelschwänzchen, welches den Anus schützt. Man sei daher nicht zu rasch bei der Hand mit dem Urtheil, daß dieses oder jenes kleine Organ, diese oder jene Farbe oder Zeichnung bedeutungslos sei. Hierzu ist eine sehr genaue Kenntniss der Lebensweise und der Existenzbedingungen nothwendig. Manche Verhältnisse erscheinen auf den ersten Blick sogar schädlich, während sie in Wirklichkeit sehr wichtig sind, so z. B. daß viele Säuger in den ersten Tagen nach der Geburt geschlossene Augen und Ohren besitzen (Hund, Gürtelthier). Diese Blindheit und Taubheit hält die Jungen im Nest zusammen, während die Mutter auf Nahrung ausgeht, und verhindert, daß sie sich verlaufen.

Die Frage, ob der Abänderungsspielraum nur ein unteres Gebiet der Auslese (im Sinne von Elimination) oder auch noch ein oberes umschließt, ist von AMMON (1896, p. 28 ff.) am gründlichsten behandelt worden. Bei allen meßbaren Variationen oder solchen, die sich sonst irgendwie in eine natürliche Scala (Farben) einreihen lassen, hat sich gezeigt, daß dieselben der GAUSS'schen Wahrscheinlichkeitsformel folgen, d. h. daß mit wachsender Entfernung vom Mittel die Häufigkeit des Vorkommens immer rascher abnimmt. Ordnet man nun sämtliche beobachtete Fälle einer Variation (etwa die Länge eines Flügelknochens) zu einer Wahrscheinlichkeits- oder Häufigkeitscurve an, so ist es klar, daß es ein unteres Gebiet der Auslese geben muß: alle Knochen unter einer bestimmten Länge werden nicht genügend leistungsfähig sein und daher ausgemerzt werden. In dem genannten Beispiel wird es sicherlich auch ein oberes Gebiet der Auslese geben, denn wenn der Knochen zu lang wird, so wird er zu schwer beweglich und daher weniger leistungsfähig. Bestimmte Anpassungen erfordern fast immer ein bestimmtes Größenverhältnis der einzelnen Theile. Wird dieses daher nach der positiven oder negativen Seite überschritten, so sinkt die Leistungsfähigkeit, und es muß daher jenseits einer oberen und einer unteren Linie des Abänderungsspielraums das Gebiet der obern resp. der untern Elimination beginnen. Welches von diesen Gebieten das ausgedehntere ist, muß davon abhängen, nach welcher Richtung eine Vervollkommnung der Anpassung möglich ist. Bei rudimentären

Organen ist diese Richtung nach der negativen Seite, d. h. je kleiner dasselbe wird, desto besser ist es für das Individuum. In einem solchen Falle muß das obere Gebiet der Elimination das ausgedehntere sein, und das untere wird vielleicht vollständig fehlen oder nur in so fern vorhanden sein, als eine zu weitgehende Verkleinerung correlative Störungen in benachbarten Organen hervorruft. Umgekehrt in den viel häufigeren Fällen, daß eine Vervollkommnung nur nach der positiven Seite möglich ist. Zwei Gebiete der Auslese werden demnach immer dann vorhanden sein, wenn für ein Organ eine mittlere Größe am günstigsten ist, die Extreme nach beiden Seiten aber schädlich sind, sei es daß dadurch das Organ selbst geschädigt oder ein benachbartes Organ correlative in Mitleidenschaft gezogen wird. Die oben erwähnten Untersuchungen von Bumpus (1899) an den Sperlingen, die in einem Unwetter zu Grunde gingen, bestätigen das Gesagte, in so fern sie im Vergleich mit den Überlebenden sämtlich nach dieser oder jener Richtung hin extrem gebaut waren. Ammon erinnert an die menschlichen Verhältnisse, wo das untere Gebiet, dasjenige, in dem die Auslese am grausamsten wüthet, von dem Proletariat dargestellt wird, während es an der obern Grenze die geistig excessiv veranlagten Naturen, die Talente und Genies, verfolgt. In allen solchen Fällen übt die Selection eine conservative Wirkung aus, indem sie die Organismen nur auf der Höhe der jeweilig erforderlichen Anpassung erhält, die Extreme nach jeder Richtung aber, wie Wallace (1896, p. 483) sagt, »continuירlich oder intermittirend« ausmerzt.

Im Gegensatz zu dieser zweiseitigen Selection stehen einige Organe, bei denen immer oder fast immer nur eine einseitige Auslese stattfinden kann. Wenn bei der allmählichen Verkleinerung rudimentärer Organe Selection überhaupt mitspielt, so wird wohl nur in den seltensten Fällen ein Nachtheil aus einer zu weit gehenden Rückbildung entstehen. Hier wird als Regel höchstens ein oberes Selectionsgebiet vorhanden sein. Ferner kann ein Sinnesorgan wohl kaum zu leistungsfähig sein, d. h. innerhalb der Grenzen der individuellen Variabilität ist wohl nur eine Auslese möglich von Thieren, die zu schlecht sehen oder hören, aber nicht von solchen, die zu gute Augen oder Ohren besitzen. Denkbar ist ja natürlich, daß ein Thier ein so feines Gehör hat, daß es darunter leidet, indem es z. B. durch jedes kleine bedeutungslose Geräusch unnöthiger Weise aufgeschreckt wird, ähnlich wie man sich in einer Großstadt gegen die moderne Clavierseuche zuweilen Ohren wünscht, die wie bei einem *Galago* zusammenfaltbar sind. Aber derartige Fälle kommen in der Natur wohl kaum vor, denn mit zunehmender Feinhörigkeit wächst auch

das Unterscheidungsvermögen. Ich verstehe deßhalb nicht recht, wie WEISMANN (1892, p. 585) dazu kommt, vom Auge des Falken zu sagen, es »genügt zur Existenz der Art und schließt deßhalb eine jede weitere Steigerung der Augengüte auf dem Wege der Naturzucht vollkommen aus«. Ich meine, auch in diesem Falle muß die Selection wirken, falls nur die für sie nothwendigen Vorbedingungen, d. h. selectionswerthige Variationen, vorhanden sind.

Anhangsweise mögen jetzt noch einige Versuche, die Wirkungen und Formen des Kampfes ums Dasein zu classificiren, welche von andern Forschern herrühren, besprochen werden.

ASKENASY (1872, p. 43 ff.) unterscheidet drei verschiedenartige Folgen des Kampfes ums Dasein:

1. eine rein negative, zerstörende. Viele Pflanzenkeime gehen zu Grunde, weil sie auf ungünstigen Boden fallen. Die überlebenden aber werden dadurch nicht besser. »So hätte also seit undenklichen Zeiten ein überaus heftiger Kampf um das Leben von den Organismen geführt werden können, ohne daß wir an dem Bau derselben irgend eine Spur wahrnehmen könnten, die auf das Bestehen eines solchen Kampfes hinweisen würde.« ASKENASY meint hiermit das, was ich als katastrophale Elimination bezeichne;

2. eine erhaltende, conservirende, indem die schädlichen Variationen unterdrückt werden und der Organismus auf der Höhe der Anpassung gehalten wird;

3. eine auswählende und combinirende. Diese ist die wichtigste, und man hat sie hauptsächlich im Auge, wenn man von natürlicher Zuchtwahl spricht. »Hierin zeigt sich der Kampf um das Leben wirklich schöpferisch, indem er durch Ansammlung und Verbindung verschiedenartiger Variationen neue Formen oder Einrichtungen schafft, die ohne ihn nie hätten entstehen können; Einrichtungen, welche die Anpassung der Organismen an ihre äußern Lebensbedingungen herstellen.«

Eine vierte, ebenfalls sehr wichtige Folge des Kampfes ums Dasein wird von ASKENASY nicht erwähnt, es ist seine extensive Wirkung. Er treibt beständig die Organismen zu immer weiterer Ausbreitung und zur Annahme neuer Lebensgewohnheiten, zwei Factoren, die dann wieder auf die Organisation rückwirken.

Eine sehr ausführliche Analyse der verschiedenen Formen der Auslese hat GULICK (1890, p. 329 ff.) gegeben. Sein Schema lautet:

Forms of Selection

Enviroinal Selection	Adaptational Selection			Rational Selection		
	Balanced	Natural Selection		Balanced	Artificial Selection	
Unbalanced	Active	Comparative	Superlative	Unbalanced	Active	Comparative
	Passive				Passive	Superlative
Reflexive Selection	Conjunctional Selection			Institutional Selection		
	Balanced	Sexual	Comparative	Balanced	Ecclesiastical	Comparative
Unbalanced	Social	Superlative	Unbalanced	Military	Superlative	
	Filio-parental			Sanitary		
				Penal		
	Dominational Selection					
Balanced	Sustentational Domination					
Unbalanced	Protectional	»				
	Nidificational	»				
	Nuptial	»				

Wer diese Liste durchsieht, findet sofort darin eine Menge Ausdrücke, die an sich durchaus unverständlich sind und von denen man daher nicht behaupten kann, daß sie als *Termini technici* glücklich gewählt seien. Man kann ein erfahrener Zoologe sein und doch rathlos vor einer »unbalanced sustentational domination« stehen, ohne auch nur zu ahnen, was der Autor damit hat andeuten wollen. Derartige Kunstausdrücke pflegen sich nicht einzubürgern. Zur Erklärung derselben diene Folgendes.

Balanced Selection ist nach GULICK eine Auslese der Durchschnittsexemplare einer Art, wodurch alle minderwerthigen Individuen ausgemerzt werden, die Art als solche aber nicht verändert, sondern nur auf der Höhe der Anpassung erhalten wird.

Unbalanced Selection nennt GULICK die Auslese der vom Durchschnitt abweichenden irgendwie begünstigten Formen. Sie allein führt zur Umänderung der Art.

Man könnte diese Begriffe demnach viel klarer ausdrücken durch die Worte »nicht transmutirend« und »transmutirend«.

Comparative Selection nennt GULICK eine Auslese, bei welcher die Rivalität der Individuen einer Art nicht zur Geltung kommt, sondern nur der Grad der Anpassung an die Umgebung entscheidet.

Superlative Selection entspringt aus dem Wettbewerb der Individuen einer Art um die gleichen Güter des Lebens.

Diese beiden Begriffe wären klarer auszudrücken durch »ohne Concurrenz« und »mit Concurrenz«.

»Activ« nennt GULICK die Selection, wenn sie resultirt aus einem verschiedenen Gebrauch der Kräfte des Organismus unabhängig von einer Veränderung der Umgebung.

»Passiv«, wenn die Umgebung des Thieres sich ändert durch örtliche Prozesse oder durch Wanderung desselben in eine andere Gegend.

Hierfür ließe sich also im Interesse der Deutlichkeit sagen: bei constanter resp. bei veränderter Umgebung.

Glücklicher ist GULICK gewesen bei Aufstellung der zwei Hauptkategorien: *Environal Selection* = Auslese in Beziehung zur Umgebung, und *Reflexive Selection* = Auslese durch die Beziehungen der Artgenossen zu einander, aber ohne Bezug auf die sonstige Umgebung. Jedoch sind dieselben Gegensätze schon in den Worten *comparative* und *superlative* enthalten.

Eine Erklärung der »*Conjunctional Selection*« vermisse ich bei GULICK, doch kann darunter wohl nur verstanden sein eine Auslese solcher Individuen, welche am meisten die Fähigkeit besitzen mit Artgenossen zur Erhaltung der Species zusammenzuwirken. Es kann sich dieses Cooperiren erstrecken auf die Geschlechtsthätigkeit, die Pflege der Nachkommenschaft und auf sociale Instincte. Habe ich in dieser Hinsicht GULICK recht verstanden, so müßte freilich der Zusatz: »*comparative*« fehlen, denn eine Concurrenz der Individuen muß hierbei stets stattfinden.

Unter »*Dominational Selection*« versteht GULICK eine Auslese derjenigen, die zwar nicht besser an die Umgebung angepaßt sind als die übrigen Artgenossen, aber ihnen doch überlegen sind »*in appropriating advantages*«, im Ausnutzen von Vortheilen. Er unterscheidet vier Formen, je nachdem die Thiere im Erwerb des Unterhalts, in der Fähigkeit sich zu schützen, Nester zu bauen und sich in den Besitz der Weibchen zu setzen von einander differiren. Das Wort *nidificational* soll sich vielleicht nicht bloß auf den Nestbau, sondern allgemein auf den Schutz der Jungen beziehen, denn es ist klar, daß die Liste der *Dominational Selection* viel größer ausfallen müßte, wenn solche specielle Verhältnisse wie der Nestbau darin Aufnahme finden.

Auf die rechts vom Mittelstrich des Schemas stehenden Selectionsformen, welche alle dadurch ausgezeichnet sind, daß sie unter der

Verstandesherrschaft des Menschen stehen, gehe ich nicht näher ein, da sie leichter zu verstehen sind.

Die GULICK'sche Classificirung scheint mir einen großen Nachtheil zu haben. Obwohl sie logisch unanfechtbar ist, läßt sie die wirklich wichtigen Beziehungen zu wenig vor den unwichtigen hervortreten. Man bedenke, daß die *Domination Selection* nur Thiere umfaßt, welche an die Umgebung gleich gut angepaßt sind. Sie unterscheiden sich von einander »not through being better fitted to the environment or to the organized methods of cooperation and assistance, but through being better able to overcome or outdo their rivals of the same species«. Es kann sich also dann nur um eine constitutionelle Auslese handeln. Dieses Gebiet wird in 4 Unterabtheilungen gegliedert, während die wichtigen Gegensätze in der Auslese, die durch den Inter- resp. Intraspeciealkampf hervorgerufen werden, aus dem Schema überhaupt nicht ersichtlich sind, da sie zusammengefaßt werden als *Superlative Natural Selection*. Ferner läßt sich die *conjunctionale Selection* wohl nicht immer scharf von der *dominationalen* trennen; beide umfassen das Geschlechtsleben (*sexual, nuptial*) und die Pflege der Nachkommenschaft (*filiparental, nidificational*). Wenn ein Hahn schönere Federn besitzt und deßhalb mehr Hennen um sich sammelt, so ist dies sexuelle Zuchtwahl und gleichzeitig *dominationale*, denn er verdrängt die übrigen Hähne. Ebenso wenn ein Weibchen durch bessere Brutpflege seinen Nachkommen eine größere Verbreitung sichert. Hier ist also offenbar die Classificirung etwas zu weit getrieben.

KASSOWITZ (1899, p. 131) unterscheidet folgende vier Arten des Kampfes ums Dasein:

1. den Kampf zwischen nahe verwandten Varietäten, Rassen oder Arten;
2. den Kampf einer ganzen Rasse, Varietät oder Art gegen belebte oder unbelebte feindliche Gewalten;
3. den Kampf zwischen Individuen derselben Art oder Rasse;
4. den Kampf der Individuen gegen äußere Feinde belebter oder unbelebter Natur.

Diese Übersicht deckt sich inhaltlich im Wesentlichen mit der von mir gegebenen, aber sie ist nicht scharf logisch durchgeführt. Punkt 1 ist in 2 enthalten, denn wenn eine Rasse, Varietät oder Art gegen belebte Gewalten kämpft, so liegt darin als specieller Fall, daß sie mit nah verwandten Arten rivalisirt. Ferner deckt sich 2 mit 4, denn der Kampf einer ganzen Art gegen belebte oder unbelebte Gewalten läuft immer hinaus auf einen Kampf der Individuen.

III. Capitel: **Hilfstheorien der natürlichen Zuchtwahl.**

1. **Darwin's Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl und andere Theorien zur Erklärung der secundären Geschlechtscharaktere.**

Die getrenntgeschlechtlichen Organismen, besonders die Thiere, zeigen in sehr vielen Fällen Charaktere, welche neben den Genitalorganen zur Unterscheidung der Geschlechter dienen können, da sie entweder nur dem einen Geschlechte zukommen oder bei Männchen und Weibchen in verschiedener Ausbildung angetroffen werden. Im Gegensatze zu den eigentlichen »primären« Genitalorganen mit ihren Anhangsdrüsen werden sie zusammengefaßt als »secundäre Geschlechtscharaktere«. Es gehören hierhin also sämtliche, bei den Geschlechtern einer Art differente Merkmale, welche nicht unbedingt nothwendig sind für die Fortpflanzung, sondern nur zur Erleichterung derselben dienen. In den meisten Fällen läßt sich dieser Gegensatz scharf durchführen, indem die primären Charaktere auf Genitaldrüsen, ihre Ausführungsgänge und die direct mit ihnen verbundenen Organe (z. B. Drüsen, Schwellapparate, Penisknochen) beschränkt werden. In manchen Fällen jedoch treten Organe, welche ursprünglich nichts mit der Fortpflanzung zu thun haben, in den Dienst derselben und erlangen schließlich eine solche Bedeutung, daß die Thiere ohne sie nicht zeugungsfähig sind. Dann kann es zweifelhaft sein, ob man sie noch zu den secundären oder schon zu den primären Geschlechtscharakteren rechnen soll. Beispiele hierfür sind die Pterygopodien an den Hinterflossen der Haie, die röhrenförmige als Penis fungirende Analflosse von *Anableps tetrophthalmus*, die zu Copulationsorganen umgewandelten Abdominalbeine der Krebse, der Hectocotylus der Tintenfische, die Spermatophorenflasche am Unterkiefer der Spinnen, die Klammerantennen der Copepoden, die als Receptaculum seminis dienenden Kloakendrüsen der Salamander, also in der Regel Bildungen, welche zum Festhalten der Weibchen, zur vorübergehenden Aufbewahrung des Spermas und zur Überleitung desselben verwandt werden. Während derartige Organe von offenbarem Nutzen sind und sich daher durch die natürliche Zuchtwahl erklären lassen, giebt es zahlreiche secundäre Geschlechtscharaktere, z. B. die Schmuckfarben und der Gesang der männlichen Vögel, welche im Kampfe ums Dasein keinen Vortheil gewähren, sondern eher schaden werden, weil sie die Thiere möglichst auffällig machen und daher die Blicke der Verfolger auf sich ziehen. Zur Erklärung derselben hat DARWIN die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl aufgestellt, welche vielfach angegriffen worden ist, und deren Blößen sich ebenso leicht

nachweisen lassen, wie es schwer ist, eine bessere Erklärung zu geben.

Zur Beurtheilung ist es nothwendig sich der ungeheuren Vielgestaltigkeit der secundären Geschlechtscharaktere stets bewußt zu bleiben. Ich gebe hier daher zunächst eine durch einige Beispiele illustrierte Übersicht und Eintheilung derselben, da ich mich nicht erinnere, eine solche irgendwo gesehen zu haben. Als leitendes Princip lege ich die Bedeutung zu Grunde, welche diese Organe für das Individuum resp. für die Art haben. Bei Aufstellung dieser Liste habe ich nur die äußerlich sichtbaren oder sonst wie wahrnehmbaren Merkmale berücksichtigt, die inneren, welche sich auf die Lage der Eingeweide und andere Momente beziehen und die wohl immer in Correlation stehen zu der verschiedenen Größe und Form des männlichen resp. weiblichen Genitalapparates, sind vernachlässigt worden, ebenso wie auch die psychischen, die instinctiven und die rein physiologischen (Körperwärme u. s. w.) Unterschiede der Geschlechter.

Eintheilung der äußeren secundären Geschlechtscharaktere.

I. Gruppe: Charaktere, welche nützlich sind für den Besitzer resp. dessen Nachkommen, aber in keiner directen Beziehung zur geschlechtlichen Erregung stehen.

a. Differenzirungen der Organe, welche das Aufsuchen des anderen Geschlechts erleichtern.

α. Sinnesorgane: die gekämmten Fühler der männlichen Blattwespen und Spinner, die Fühlerkeule mit 7 langen Blättern bei *Melolontha* ♂ (bei dem ♀ 6 kurze Blätter), die Augen der Drohnen und vieler Fliegen ♂ (*Bibio*, *Dilophus*), welche so groß sind, daß sie am Scheitel zusammenstoßen, die verlängerten Tastantennen der Daphnien ♂.

β. Bewegungsorgane: bei vielen Insecten haben die ♂♂ größere Flügel als die ♀♀, bei vielen Parasiten bleiben allein die ♂♂ beweglich. Schwimmhäute zur Brunstzeit an den Hinterbeinen von *Molge paradoxa*. Rückenkamm der Molche.

γ. Leuchtorgane.

b. Differenzirung zur Erleichterung der Begattung und Befruchtung.

Klammerorgane vieler Krebs ♂, Hectocotylus der Tintenfische, verbreiterte Tarsen vieler Insecten ♂, accessorische Copulationsorgane, Daumenschwiele der Anuren ♂.

c. Besondere Größe und Körperform des Weibchens durch ungewöhnliche Entwicklung des Ovars.

Termes. Psychiden. Parasitische Krebse.

d. Differenzierungen zur Brutpflege.

Milchdrüsen der weiblichen Säuger. Marsupium der Beuteltiere. Haarlosigkeit der Brust beim Weibe, um die Zitzen besser hervortreten zu lassen. Bruttasche des Seepferdchen ♂. Rückenwaben von *Pipa* ♀.

e. Differenzierungen zum Schutze oder Angriff.

α. passive: Schutzfärbung weiblicher Vögel. Mähne des Löwen, Bison, Babuin.

β. active: Geweih der Hirsche (♂). Starke Eckzähne vieler Säuger ♂. Stoßzahn des Narwals. Bienenstachel. Sporn der Hähne. Starker Schnabel des Auerhahns (*Tetrao urogallus* ♂). Bedeutendere Größe vieler Männchen im Vergleiche mit den Weibchen bei Säugern und Vögeln.

f. Färbungsunterschiede, welche das Erkennen der Geschlechter erleichtern (»recognition marks« WALLACE).

g. Unterschiede in Folge verschiedener Lebensweise.

Das Körbchen der Arbeitsbiene. Parasitische ♀♀ (Krebse, Strepsipteren) im Gegensatz zu ihren freibeweglichen ♂♂. Die neuseeländische *Heteralocha acutirostris* GOULD, deren ♂ mit dem kurzen breiten Schnabel das feste Holz aufmeißelt, während das ♀ mit dem langen gebogenen Schnabel aus morschem Holz die Larven herausucht.

II. Gruppe: Erregungsorgane.

Sie finden sich fast ausschließlich bei den Männchen und dienen dazu, um die geschlechtliche Erregung derselben zu documentiren und dadurch das mehr passive Weibchen zuerst sinnlich und dann sexuell zu erregen. Wie JÄGER (1874, p. 127) zuerst näher ausgeführt hat, wirkt die Erregung des Männchens zuerst auf die Sinne (Auge, Geruch, Gehör) der Weibchen und veranlaßt dann reflectorisch auch eine geschlechtliche Erregung. Nur in ganz vereinzelt Fällen (Gattung *Turnix*, *Rhynchaea* u. s. w. siehe DARWIN [1883, p. 452 ff.]) sind die Rollen beider Geschlechter morphologisch und in der Brutpflege mehr oder weniger vertauscht.

Diese Erregungsorgane lassen sich gliedern nach der Art und Weise, wie sie auf die Sinne der Weibchen einwirken.

- a. Sie wirken auf den Gesichtssinn der Weibchen
- α. durch auffallende Farben: Contrastfarben, Hochzeitskleid vieler Vögel, Fische, mancher Amphibien und Reptilien. Bei Vögeln häufig in Verbindung mit nackten Hautstellen und Hautlappen. Bei Affen am Scrotum und den Gesäßschwieneln. Farbenpracht männlicher Schmetterlinge, anderer Insecten, Spinnen.
 - β. durch auffallende Formen: Hierher vielleicht die Hörner und Fortsätze vieler Lamellicornier. Bärte, Haarschöpfe, Backenwülste mancher Affen.
 - γ. durch bewegliche Anhänge, die nicht selten auch intensiv gefärbt sind: Kopflappen, aufrichtbare Federn vieler Vögel. Flatterfedern der Paradiesvögel und Caprimulgiden. Verlängerte und besonders bewegliche Schwanzfedern (Pfau). Schwellapparate (Truthahn, Mütze der Blasenrobbe [*Cystophora cristata*], Gaumensegelanhang des Kamels). Flossenfäden mancher Teleosteer.
 - δ. durch auffallende Bewegungen des Männchens. Balzspiele und Flüge der Vögel, welche vielfach den Charakter von Kämpfen annehmen. Brunstkämpfe vieler männlicher Säuger und Fische. Liebestänze der Spinnen.
- b. Sie wirken auf das Gehör der Weibchen.
- Gesang der Vögel. Stimmapparate mancher Säuger (Affen, Hirsche), Frösche, Cicaden, Heuschrecken u. s. w.
- c. Sie wirken auf den Geruchssinn der Weibchen.
- Ziegenbock, Gemse, Moschusthier, Biber. Duftschuppen der männlichen Rhopaloceren.

III. Gruppe: Reciproke Organe, welche bei dem einen Geschlecht functioniren, aber von dem anderen in verkümmerter Form durch Vererbung übernommen werden. Milchdrüsen der männlichen Säuger. Marsupium beim männlichen *Thylacinus*. Flügellose weibliche Schmetterlinge haben oft verkümmerte Saugrüssel, welche zuweilen auf die Männchen übergehen, aber ohne eine Reduction der Flügel. Bei *Boreus hiemalis* ist die Rückbildung der Flügel von den Weibchen zum Theil auf die Männchen übergegangen. Häufiger sind die Fälle, in denen männliche Organe auf Weibchen übergehen, weil das Männchen meist in der Differenzirung voraneilt und daher mehr Gelegenheit hat, Organe auf das andere Geschlecht zu übertragen: Sporne bei den ♀♀ der Fasanen *Crossoptilon auritum* und *Phasianus wallichii*. Nasenhörner bei *Chamaeleon bitaeniatus* FISC. ♀. Hörner bei vielen weiblichen Antilopen und Ziegen. Kleine Stirnhöcker

an den ♀♀ der Lamellicornier, deren ♂♂ Geweihe tragen. — Geht der betreffende Charakter vollständig auf das andere Geschlecht über, so hört er damit auf ein secundäres Geschlechtsmerkmal zu sein: Geweih des Rennthiers.

IV. Gruppe: Indifferente Merkmale ohne nachweisbaren Nutzen.

- a. rudimentäre Organe, welche sich bei einem Geschlecht rückgebildet haben, während sie bei dem anderen noch functioniren: verkümmerte Flügel vieler weiblicher Insecten, rudimentärer Darm der Rotatorien ♂;
- b. negative Charaktere, wenn ein Organ dem einen Geschlecht zukommt, dem anderen aber vollständig fehlt. Dieser Mangel kann ein primärer sein, d. h. den phyletisch älteren Zustand andeuten (Geweihlosigkeit der weiblichen Hirsche) oder ein secundärer, durch fortschreitende Rudimentation erworbener (Verlust der Flügel bei den ♀♀ vieler Insecten).
- c. atavistische Merkmale: stärkere Behaarung auf der Brust und zwischen den Glutaeen beim Manne.
- d. correlative Charaktere, welche nachweislich durch irgend ein Organ hervorgerufen werden. Bei den *Anodonta* ♀ die stärkere Wölbung der Schalen in Anpassung an die Bruträume zwischen den Kiemen.
- e. Eine Anzahl von secundären Sexualcharakteren entzieht sich jeder näheren Beurtheilung: kleine Unterschiede zwischen den Geschlechtern in der Größe und Färbung; etwas andere Form der Flügel bei Kolibris, *Aeschna cyanea*, vielen Schmetterlingen; geringe Differenzen in der Zahl der Tarsalglieder mancher Käfer (*Amphicyllis*), der Fühlerglieder der Ameisen.

Die vorstehende Classificirung der äußeren secundären Geschlechtsorgane erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Es würde sicherlich möglich sein noch diese oder jene Kategorie einzuschalten. Auch ist es klar, daß man der Eintheilung ganz andere Principien zu Grunde legen könnte, z. B. ob die Charaktere im geschlechtsreifen Alter persistiren oder ob sie nur zur Brunstzeit auftreten oder ob sie gar schon in der Jugend sichtbar sind. Oder man geht bei der Eintheilung rein morphologisch vor, wie z. B. AURIVILLIUS (1880, p. 4) die secundären Sexualcharaktere der Tagfalter gliedert in 1) Farbenverschiedenheiten, 2) Formenverschiedenheiten, 3) Neugebilde nur eines Geschlechtes. Die vorstehende Übersicht verfolgt nur den

Zweck, rasch erkennen zu lassen, welch ein ungeheueres morphologisches Gebiet unter jener Bezeichnung zusammengefaßt wird. Die Beispiele lassen sich natürlich vielfach auch in andere Kategorien einordnen, wenn man sie anders auffaßt. Leuchtende Farben brauchen nicht immer erregend zu wirken — dies thun sie vielleicht nur, wenn das Thier entsprechende Bewegungen dazu ausführt —, sondern können einfach als Erkennungszeichen dienen. Nach JÄGER schützen sie sogar die Art, indem sie die Blicke der Raubthiere von den Weibchen abziehen und auf die Männchen lenken. Die Schutzfärbung (I, e, α) kann vielfach auch als atavistisches Merkmal (IV, c) gedeutet werden, und der Rückenamm der Molche (I, a, β) dient vielleicht nicht minder zur Erregung der Weibchen als zur Erhöhung der Beweglichkeit des Männchens. Endlich werden viele Charaktere, deren Bedeutung zur Zeit nicht bekannt ist, bei genauerem Studium der Lebensweise sich als nützliche erweisen.

Darwin's Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl.

Was nun die Erklärung der in Rede stehenden Bildungen anbelangt, so ist es klar, daß sich die erste Gruppe — Charaktere, welche für den Besitzer, resp. dessen Nachkommen nützlich sind, aber in keiner directen Beziehung zur geschlechtlichen Erregung stehen — ungezwungen aus dem Wirken der natürlichen Zuchtwahl ergibt. Die dritte Gruppe (reciproke Organe) erklärt sich durch gekreuzte Vererbung. Für die vierte Gruppe der indifferenten Merkmale dürfte es schwer sein, eine andere Erklärung zu finden als die, daß sie correlativ durch die Geschlechtsorgane hervorgerufen sind. Damit ist freilich um so weniger gesagt, als derartige Correlationsbeziehungen fast ausnahmslos für alle secundären Geschlechtsmerkmale bestehen. Die zweite Gruppe (Erregungsorgane der Männchen) und die Unterabtheilung I, e (Schutz- und Angriffsorgane der Männchen) sind nach DARWIN durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden, indem in dem Wettbewerb der Männchen um die Weibchen diejenigen mit den besten Erregungsorganen resp. Waffen siegten. Die geschlechtliche Zuchtwahl »hängt von dem Vortheil ab, welchen gewisse Individuen desselben Geschlechts und derselben Species erlangen in ausschließlicher Beziehung auf die Reproduction«.

Der erste Theil dieser Theorie, die Entstehung der Schutzorgane und Waffen der Männchen durch geschlechtliche Zuchtwahl, ist fast allgemein acceptirt worden. Ich wüßte nur WIGAND als Gegner derselben zu nennen, dessen Argumentation aber so hinfällig ist, daß sie keiner Erwiderung bedarf. Kämpfe der Männchen unter einander sind außerordentlich weit verbreitet von den Insecten

und Spinnen an aufwärts und stellen eine Form des vielgestaltigen Intraspecialkampfes dar. Sie müssen um so heftiger sein, je mehr Weibchen sich an ein einzelnes Männchen anschließen, und je ungünstiger das Zahlenverhältnis der Weibchen für die Männchen wird, also vornehmlich bei polygamen Thieren, bei denen deßhalb auch die Ausbildung der Waffen den höchsten Grad erreicht (Hühner, Hirsche, Antilopen). Die Kämpfe enden natürlich sehr häufig nicht mit dem Tode der schwächeren Männchen, sondern nur mit der Verdrängung derselben. Zweifelhaft kann nur Folgendes sein. Erstens läßt sich schwer nachweisen, wie weit die natürliche Zuchtwahl die Wirkungen der geschlechtlichen unterstützt hat. Derartige Waffen können vielfach auch durch den Interspecialkampf gezüchtet worden sein, zumal bei solchen polygamen Thieren, bei denen das Männchen die Weibchen gegen äußere Angriffe vertheidigt. DARWIN hat selbst auf das Ineinandergreifen beider Selectionsformen wiederholt hingewiesen. So sagt er z. B. mit Bezug auf die männlichen Greiforgane (1883, p. 202): »es ist aber in den meisten derartigen Fällen unmöglich, zwischen den Wirkungen der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl zu unterscheiden«.

Zweitens ist es häufig zweifelhaft, ob gewisse Bildungen als Waffen gedeutet werden können oder ob sie nicht vielmehr ganz anders aufzufassen sind. Hierher gehören z. B. die Hörner und bizarren Aufsätze, welche vielfach am Kopf und Prothorax der Lamellicornier beobachtet werden und nicht selten zusammen mit enorm verlängerten Vorderbeinen auftreten. Hirschkäfer (*Lucanus cervus*) ♂ sind häufig im Kampfe beobachtet worden, und ihre Geweihe können deßhalb als Waffen angesehen werden. Nach REICHENAU (1881) fehlen aber solche Kämpfe bei Hercules- und Nashornkäfern und vielen Anderen, und da die Geschlechter sich nur mit den Geruchsorganen aufsuchen, so ist es auch kaum möglich, sie als Erregungsorgane, die auf die Augen der Weibchen wirken, anzusehen. Dazu kommt, daß bei Mistkäfern die Zacken und Aufsätze in der Natur meist so mit Schmutz bedeckt sind, daß sie schon aus diesem Grunde keinen Eindruck auf die Weibchen machen können. Da in allen derartigen Fällen die Weibchen dieselben Aufsätze nur in sehr viel kleinerer Form besitzen, welche zum Graben von Dung und zu anderen Zwecken, die meist in Beziehung zur Eiablage stehen, dienen, so hat REICHENAU die Theorie aufgestellt, diese Bildungen seien zuerst bei den Weibchen in Anpassung an die Brutpflege resp. Lebensweise entstanden, seien dann auf die Männchen übertragen worden, hätten aber hier einen hypertrophischen Charakter angenommen, weil die Kraft, welche bei den Weibchen zur Bildung der Eier und zur Fürsorge für ihre

Unterbringung gebraucht wird, bei den Männchen disponibel ist und daher zum Ausbau dieser Auswüchse verwandt wird.

»Wir ersehen daher aus dem Vorgeführten ganz klar, daß ein Theil der für sexuelle Charaktere gehaltenen Gebilde (kammartige Fühler und Saugplatten) sich durch Steigerung der Function auf Seite des Männchens, ein anderer Theil (kahlere und kleinere Fühler des Weibchens) durch Verminderung der Function auf Seite des Weibchens, ein dritter (Hörner, lange Vorderbeine) durch Hypertrophie, erzeugt durch den nicht zur Auslösung durch Arbeit gelangenden vererbten functionellen Reiz homologer weiblicher (mütterlicher) Organe erklären lassen« (1881, p. 192). Wenn daher, wie bei *Ateuchus*-Arten, die Männchen auch mit arbeiten, so ist für sie keine Lebenskraft überschüssig, und sie besitzen daher dieselben Grabbeine wie die Weibchen. — Gegen diesen Erklärungsversuch spricht namentlich der Umstand, daß nach aller Erfahrung reciproke Geschlechtscharaktere immer zur Rückbildung, aber nicht zu excessivem Wachstum neigen, wie die Milchdrüsen der männlichen Säuger, die Geweihe weiblicher Antilopen, Ziegen und Schafe, die Stoßzähne des weiblichen Elephanten und viele andere Beispiele darthun; es ist daher wohl natürlicher, auch für die Lamellicornier ein Vorgehen des männlichen Geschlechts in der Differenzirung anzunehmen, was ja nicht ausschließt, daß das Weibchen die vom Männchen übernommenen Bildungen benutzt. Da ferner das Männchen seinen Kraftüberschuß in erster Linie zu einer erhöhten Beweglichkeit benutzt und dieses Gesetz auch für die Lamellicornier gilt, so ist eigentlich kein Grund zur Hypertrophie gegeben für den Fall, daß die Männchen ihre Geweihe von den Weibchen erhalten haben. Die REICHENAU'sche Theorie befriedigt meines Erachtens nicht, ebenso wenig wie die DARWIN'sche. Wir stehen den Geweihen und Auswüchsen der Lamellicornier zur Zeit noch ohne Verständnis gegenüber, denn auch ihre Bedeutung als Waffen ist recht fraglich, da der dicke Chitinpanzer eine eigentliche Verletzung ausschließt und ein einfaches Beiseiteschieben des Gegners schon bei etwas bedeutenderer Größe und Kraft möglich ist.

Der zweite Theil der DARWIN'schen Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, die Entstehung der Erregungsorgane, hat zu sehr viel Controversen Veranlassung gegeben. Zweifellos bietet die Annahme, daß die Weibchen die Männchen unter einander vergleichen und dann allein diejenigen zulassen, welche die anziehendsten Farben, den schönsten Gesang oder die angenehmsten Gerüche besitzen, große Schwierigkeiten, aber es fragt sich, ob es möglich ist, diese Erklärung durch eine bessere zu ersetzen. So lange sie nicht widerlegt und keine bessere vorhanden ist, um ihren Platz einzunehmen,

behält man sie bei, freilich mit dem Zugeständnisse, daß es geschieht »faute de mieux«. Ich will zuerst die gegen DARWIN vorgebrachten Bedenken und dann die Erklärungsversuche anderer Forscher besprechen.

I. Bedenken gegen die geschlechtliche Zuchtwahl.

1. Es liegen nur sehr wenige Beobachtungen vor, welche zu beweisen scheinen, daß weibliche Thiere eine Wahl zwischen verschiedenen Männchen ausüben. Sie werden ohne Zweifel in vielen Fällen durch die Bewegungen des Männchens aufgeregt und haben wohl auch Gefallen an den Farben oder der Stimme desselben, aber sie vergleichen nicht die einzelnen Männchen, sondern ergeben sich dem stärksten oder demjenigen, welches sie am hartnäckigsten verfolgt. Selbst von der Classe der Vögel, welche die Hauptstütze für DARWIN war, muß er zugeben (1883, p. 395): »Was Vögel im Naturzustande betrifft, so ist die erste sich Jedermann aufdrängende und am meisten in die Augen springende Vermuthung die, daß das Weibchen zur gehörigen Zeit das erste Männchen, dem es zufällig begegnet, annimmt.« Das Material an Beobachtungen, welches er p. 394—401 unter der Überschrift: »Die Weibchen ziehen besondere Männchen vor« von dieser Classe beibringt, ist äußerst dürftig. Es betrifft einige Fälle von Bastardirungen, welche doch als Abnormitäten nicht in Betracht kommen können. Ferner Beobachtungen von AUDUBON über *Agelaeus phoeniceus*, Ziegenmelkerspecies, *Cathartes aura*, *Anser canadensis*, wobei der Zusatz gemacht wird, daß sich bei demselben Forscher noch viele ähnliche Angaben finden. Ferner die Thatsache, daß Albinos — also wieder eine Abnormität — im Naturzustande sich nicht paaren, wahrscheinlich weil sie verschmäht werden. Es folgen einige Beobachtungen, nach denen zweifellos Vögel in der Gefangenschaft ihre Launen haben, namentlich wenn verschiedene Varietäten zur Paarung gebracht werden sollen. Aber wie belanglos dies für die Frage ist, ob Schönheit für ein Männchen ausschlaggebend ist, geht daraus hervor, daß mehrere erfahrene Züchter DARWIN versichert haben (p. 396), sie glaubten nicht, daß die Weibchen gewisse Männchen wegen der Schönheit des Gefieders bevorzugten. Angesichts dieser dürftigen Beobachtungen muß man K. E. VON BAER (1874, p. 347) Recht geben, wenn er behauptet, das Wählen der Weibchen sei nicht bewiesen, und KRAMER (1877, p. 74) beipflichten, wenn er sagt, diese Beispiele könnten nur Dem genügen, der aus andern Gründen von der Existenz der geschlechtlichen Zuchtwahl überzeugt sei. JÄGER's (1869, p. 59) Notiz, daß ein Silberfasanhahn durch einen Nebenbuhler verdrängt wurde,

als er seinen Federnschmuck eingebüßt hatte, ist leider zu kurz, um etwas beweisen zu können. Vielleicht siegte der Nebenbuhler nur durch seine Stärke, und der Rückgang an Schönheit war nebensächlich. Nöthig sind Beobachtungen an frei lebenden Vögeln; nur diese sind beweisend, denn in der Gefangenschaft nehmen die Thiere mit allem Möglichen vorlieb und entwickeln oft die sonderbarsten Neigungen. So paarten sich in diesem Sommer im Berliner zoologischen Garten ein *Ibis melanocephala* ♂ und eine *Platalea minor* ♀ und erzeugten einen Bastard, der in der Schnabelform zwischen den Eltern steht.

Über Insecten liegen relativ viele Beobachtungen vor, aber sie sprechen ebenfalls nicht zu Gunsten einer »Damenwahl«. REICHENAU (1881, p. 179 ff.) erwähnt verschiedene Fälle, wo die Weibchen verschiedener Insecten sich begatten lassen, ohne irgend welche Wahl auszuüben. Von *Pteromalus puparum*, dessen Männchen sich durch prächtiges Goldgrün und Purpur von den Weibchen unterscheiden, sagt er: »oft bewerben sich drei und mehr Männchen um ein Weibchen und gelangen nach einander zum Ziel«. *Liparis dispar* und *Agria tau* lassen sich von mehreren Männchen nach einander begatten, ohne irgend einen zurückzuweisen. Das Gleiche läßt sich an Psychiden-Weibchen beobachten, die im Raupensack stecken. Die bei Spinnern nicht seltenen Bastarde (z. B. *Aetherea pernyi* ♀ × *Attacus cynthia* ♂) scheinen ebenfalls darauf hinzuweisen, daß es nur auf die Ausdünstung, aber nicht auf eine bestimmte Färbung ankommt. POULTON (1890, p. 291) hat beobachtet, daß sich um ein Spinner-Weibchen, z. B. *Saturnia carpini*, eine Anzahl Männchen ansammeln und dasselbe umflattern. Das Weibchen sitzt »apparently motionless« da, und ohne daß es irgend ein Zeichen gegeben hätte, paart sich ein Männchen mit ihm, worauf die sämtlichen Männchen verschwinden. Er scheint also nicht, wie REICHENAU, einen wiederholten Coitus desselben Weibchens mit verschiedenen Männchen beobachtet zu haben. Obwohl nun seine Angaben gerade gegen DARWIN sprechen, läßt sich POULTON doch zu dem folgenden Schlusse verleiten: »Wenn man dieses wunderbare und complicirte Liebeswerben beobachtet, wird man zu dem Schlusse gedrängt, daß das Weibchen seine Absicht in einer uns unbekanntem Weise andeutet und daß es bei den Männchen Ehrensache ist auf ihre Entscheidung zu warten. . . . Die Thatsache ist den Entomologen wohl bekannt und unterstützt allem Anschein nach DARWIN'S Theorie.« Kann man den Thatsachen mehr Gewalt anthun, als indem man behauptet, daß ein vollständig ruhig dasitzendes Weibchen eine Entscheidung getroffen habe! Woran soll denn das betreffende Männchen merken, daß es der auserwählte Liebling ist?

Ferner verdanken wir SCHILDE (1884, p. 6, 141, 143) Beobach-

tungen darüber, daß ganz abgeflogene Tagfalter, die also sicher nicht mehr vor einem ästhetisch-kritischen Auge bestehen würden, in Copula angetroffen werden. *Vanessa antiopa* begattet sich sogar im abgeschabten Kleide nach der Überwinterung. Deßgleichen behauptet SEITZ (1893, p. 830) auf Grund seiner auf Ceylon aufgestellten Beobachtungen, daß die *Diadema bolina*, deren herrliche blaue Spiegel DARWIN (in Nature 1880, Vol. 21, p. 237) auf geschlechtliche Zuchtwahl zurückführt, häufig »außerordentlich defect« sind und schon lange umhergeflogen haben, ehe sie sich um die Weibchen bemühen. Dabei sollen nach DARWIN diese blauen Ringe, welche die vier weißen Flecke umgeben, nur sichtbar sein bei Betrachtung von vorn, und an Exemplaren der Berliner Sammlung habe ich mich davon überzeugen können, daß der Unterschied in der That sehr auffallend ist, je nachdem man von vorn oder hinten das Männchen betrachtet. Im letztern Falle verschwindet das Blau fast vollständig. Wenn also das Weibchen das Männchen beim Hochzeitsfluge von oben umgaukelt und es bald von vorn, bald von hinten betrachtet, so wird ihm dieser Gegensatz sicherlich bemerkbar werden. SEITZ hingegen nimmt an, daß diese Farben kurz vor der Begattung wirken, wenn das Männchen sich hinter das Weibchen setzt, was nicht gut möglich ist, da die Weibchen doch nicht rückwärts sehen, wobei ihnen ja die eigenen halb aufgerichteten Flügel die Aussicht versperren würden. Diese blauen Spiegel erregen also, wenn überhaupt, nur im Fluge das Weibchen. SEITZ behauptet ferner, daß nach SKERTCHLY (1889) *Ornithoptera brookeana* ♀ das Männchen wählt. Aber dieser Autor hat nur ein einziges Paar dieses Schmetterlings beobachtet, und ob ein Weibchen wählt oder nicht, läßt sich doch nur feststellen, wenn mindestens zwei Männchen sich um dasselbe Weibchen bemühen. Außerdem spricht sich SKERTCHLY (p. 217) selbst gegen eine solche Deutung aus, denn er sagt: »Es sah sicherlich für mich so aus, als ob das Weibchen, weil es geschlechtsreif war, das erste Männchen annahm, welches ihm begegnete.« Eher könnte man schon daraus, daß manche Schmetterlingsweibchen die Männchen verfolgen, schließen, daß sie später auch die ihnen am meisten zusagenden Thiere auswählen, aber eine solche Zuchtwahl würde mit der DARWIN'schen Auffassung sich nicht decken. Alles in Allem liegen auch für die Schmetterlinge keine Beobachtungen vor, die nur mit einiger Wahrscheinlichkeit für eine Wahl der Weibchen sprechen. Man kann gewiß bei den Tagfaltern »Werbende« und »Wählende« unterscheiden, so wie SKERTCHLY und SEITZ dies thun, d. h. solche Geschlechter, welche zuerst in geschlechtliche Erregung gerathen und dies dann durch die Art ihres Fluges documentiren, und solche, welche nach-

folgen, secundär sich erregen lassen und so das Zustandekommen eines Coitus ermöglichen. Die Werbenden sind meist die Männchen, zuweilen aber auch die Weibchen. Es wäre aber verfehlt, hieraus zu schließen, daß es sich hierbei um eine Wahl im Sinne DARWIN's, d. h. um eine Begünstigung eines Thieres und Zurückweisung anderer handele. Der Ausdruck »Wählende« (Chooser) ist nicht treffend, weil er zu Mißverständnissen führen kann.

Besonders lebhaft sind neuerdings G. und E. PECKHAM (1889, 1890) für DARWIN's Theorie eingetreten, auf Grund ihrer vorzüglichen Beobachtungen über die Liebestänze der Attiden. Bei diesen Spinnen führen die Männchen die merkwürdigsten Bewegungen vor den Weibchen aus, sie schaukeln sich von einer Seite zur andern, heben das erste Beinpaar in die Höhe oder breiten es weit aus, strecken das Abdomen rechtwinklig zum Cephalothorax nach oben oder suchen durch andere absonderliche Stellungen die Aufmerksamkeit des Weibchens zu fesseln, was ihnen auch ersichtlich gelingt. Dabei ist es unverkennbar, daß die Männchen sich stets so vor den Weibchen bewegen und solche Stellungen einnehmen, daß ihre Schmuckfarben möglichst sichtbar sind. Diese Ornamente sind sehr variabel und treten vielfach erst zur Zeit der Geschlechtsreife auf. Die Art und Weise, wie sie zur Schau getragen werden, ist nur verständlich unter der Annahme, daß sie auf das Weibchen wirken sollen. Die Autoren schließen aus ihren Untersuchungen »that the female has been the important factor in determining both the ornamentation and its location, Natural Selection controlling the process, and in many cases allowing only a minimum of sexual difference« (1890, p. 146). Diese Beobachtungen sind sicherlich von großer Bedeutung, aber man darf nicht vergessen, daß das Sexualleben der Spinnen fast einzig im Thierreich darin ist, daß die Weibchen die Männchen vielfach grimmig verfolgen. Bei so abnormen Verhältnissen darf man auch ungewöhnliche Werbemittel erwarten. Ferner haben die Autoren nie beobachtet, daß ein Weibchen sich von mehreren tanzenden Männchen eines aussuchte, und dies allein könnte erst eine Wahl beweisen. Sie experimentirten, indem sie ein Männchen zu einem Weibchen setzten, und hatten daher überhaupt nicht Gelegenheit, mehr zu constatiren als die Mittel, deren sich das Männchen bedient, um das Weibchen in sexuelle Erregung zu versetzen. Es scheint mir daher aus ihren Angaben nur hervorzugehen, daß diese Werbemittel aus eigenthümlichen Bewegungen und aus der Schaustellung von Farben bestehen.

Endlich sei noch hervorgehoben, daß DOUGLASS (1895, p. 399) die Männchen von *Lacerta muralis* im Hochzeitskleid beobachtet hat,

um zu constatiren, ob die sehr variablen Schmuckfarben die Weibchen verschieden beeinflußten. Er fand, daß sich alle Thiere durch einander kreuzten ohne Bevorzugung einer Farbe oder eines Musters. Ebenso fand DÜRIGEN (Deutschlands Amphibien und Reptilien, 1897, p. 89), daß Eidechsen ♂♂ mit verstümmelten Schwänzen sich »in ihrem Liebeswerben nicht beirren lassen«.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich als zweifellose Thatsache, daß der Cardinalpunkt der sexuellen Selection, daß weibliche Thiere die Männchen vergleichen und die ihnen am meisten zusagenden allein zur Begattung zulassen, also eine Wahl ausüben, zur Zeit nur äußerst dürftig durch Beobachtungen gestützt ist. Es spricht sicherlich die ganz überwiegende Mehrzahl der Beobachtungen gegen eine solche Auffassung. Deßhalb braucht sie jedoch nicht falsch zu sein, sondern es ist möglich, daß diesbezügliche Studien in der freien Natur ihre Berechtigung für viele Fälle erweisen werden. Jedenfalls sind wir aber gegenwärtig noch weit davon entfernt mit DARWIN sagen zu können: »Das Ausüben einer gewissen Wahl von Seiten des Weibchens scheint ein fast so allgemeines Gesetz wie die Begierde des Männchens zu sein« (1883, p. 213). Dieser Satz enthält eine arge Übertreibung.

2. Wenn auch die Weibchen mancher Thiere, namentlich der Vögel, für die Farbenpracht und die Stimme der Männchen nicht unempfindlich sind, so geht doch dieses ästhetische Gefühl nicht so weit, um kleine Differenzen in den Farbmustern resp. im Gesang zu unterscheiden. Eine allmähliche Züchtung complicirter Färbungen war deßhalb auf diesem Wege nicht möglich. Dieser von WALLACE (1889, p. 285) erhobene Einwand hat sicherlich eine große Berechtigung. DARWIN scheint geahnt zu haben, daß man ihm denselben machen würde, denn er schreibt (1883, p. 401): »Man darf dabei nicht vermuthen, daß das Weibchen jeden Streifen oder jeden farbigen Fleck studirt, daß z. B. die Pfauhenne jedes Detail in dem prachtvollen Behänge des Pfauhahns bewundert: es wird wahrscheinlich nur durch die allgemeine Wirkung frappirt.« Trotzdem aber erklärt er die prachtvollen Augen der Pfauenfedern und die Kugel- und Sockelflecke des Argusfasans durch eine continuirliche Auslese kleiner Verbesserungen. Dies ist offenbar ein Widerspruch. Entweder man nimmt an, daß die Ornamente der gleichzeitig lebenden Männchen erheblich variirten — dann kann der Gesamteffect auf die Weibchen so verschieden sein, daß ihr Geschmack sie veranlaßte, instinctiv ohne Erkenntnis der Details eine Variation zu bevorzugen, oder der Abänderungsspielraum war stets klein — dann konnte auch die ästhetische Wirkung nicht sich erheblich verändern. Da die erstere Annahme wohl nur für Ausnahmefälle ge-

macht werden kann, so scheint mir ein Ausweg aus diesem Dilemma nur so möglich zu sein, daß orthogenetisch bei manchen Generationen dieselbe Variationsrichtung beibehalten wurde, während andere Generationen in gleicher Weise nach einer andern Richtung abänderten. Dadurch konnten schließlich solche Gegensätze erzielt werden, daß auch ein instinctives Unterscheidungsvermögen sich bethätigen konnte. — Eine genaue Betrachtung und Vergleichung der Ornamente mehrerer Männchen kann man von einem weiblichen Vogel um so weniger erwarten, als sich derselbe in geschlechtlicher Erregung befindet, wodurch alle ästhetischen Gefühle zurückgedrängt oder verschwinden werden, wenn es sich nicht um beträchtliche Differenzen handelt und weil ferner die Beweglichkeit der Männchen in vielen Fällen ein Erkennen der Details von vorn herein unmöglich macht.

3. WALLACE (1889, p. 285) äußert ferner das Bedenken, es sei unwahrscheinlich, daß alle Weibchen einer Art denselben Geschmack haben; die einen würden dieses Farbmuster, die andern jene Nuance vorziehen, denn de gustibus non est disputandum. CLAPARÈDE (1870) geht so weit, daß er sagt, eine Theorie dürfe sich überhaupt nicht auf etwas so Veränderlichem, wie der Geschmack es ist, stützen. Hiergegen wäre zu sagen, daß es nicht richtig ist, die menschliche Variabilität des Schönheitsbegriffs auf die Thiere zu übertragen. Dies geht schon daraus hervor, daß der Geschmack s. str. bei vielen Thieren stets gleich bleibt, und sie nur gezwungen zu einer neuen Nahrung übergehen. Alle Individuen empfinden ziemlich gleich und werden sich daher auch neu auftretenden Variationen gegenüber gleich verhalten.

4. GULICK (1890, Nr. 1, p. 331) fragt, »what are the causes of the transformation of the instincts in lines that are persistently divergent«, warum ändert sich das Schönheitsgefühl langsam nach einer bestimmten Richtung, und fügt hinzu (Nr. 2, p. 29), DARWIN entscheide nicht, ob zuerst der Geschmack sich geändert habe und dann die Sexualcharaktere oder umgekehrt. Offenbar treten zuerst die morphologischen Variationen auf aus unbekanntem Ursachen, und erst über ihre Erhaltung entschied später die Selection.

5. STOLZMANN findet es schwer verständlich, daß wenn nahe Verwandte in den Schmuckfarben mehr oder weniger erheblich differieren, diese Unterschiede auf einer Abänderung des Geschmacks der Weibchen beruhen sollen. Der Kolibri *Schistes personatus* lebt z. B. in Ecuador auf der Westseite der Cordilleren auf einem kleinen Gebiete von 4 Breitengraden. Er unterscheidet sich von dem nah verwandten *Schistes geoffroyi* besonders dadurch, daß das Männchen einen glänzenden Stirnfleck besitzt, welcher also nach DARWIN durch das Schönheitsgefühl der Weibchen zum Artmerkmal geworden ist.

Schistes geoffroyi lebt auf der Ostseite der Cordilleren von Columbien bis Central-Peru auf einem Gebiet von über 20 Breitengraden, welches durch das Marañonthal in zwei vollständig getrennte Bezirke zerfällt. Wenn Isolation allein genügte, um den Geschmack der Weibchen zu ändern, so sollte man demnach zwei Sorten Männchen bei dieser Art erwarten. Dies ist aber nicht der Fall. Warum ist nun der Geschmack der Weibchen über 20 Breitengrade constant geblieben, während er sich auf der andern Seite der Anden auf einem viel kleineren Terrain änderte? STOLZMANN erwähnt noch mehrere solche Fälle. Noch eclatanter sind folgende Beispiele. Der chilenische Kolibri *Eustephanus galeritus*, der in beiden Geschlechtern grün ist, ist vom Continente nach der Inselgruppe Juan Fernandez verschlagen worden. Auf Masatierra hat er sich zu *Eust. fernandensis*, auf Masafuera zu *Eust. leyboldi* entwickelt. Diese beiden Arten stimmen im weiblichen Geschlecht mit der Continentalform ziemlich überein, sind also in der Hauptfarbe grün, während die Männchen roth geworden sind, aber in verschiedener Weise. Der *Eust. galeritus* findet sich auch auf Masatierra, aber in genau der gleichen Färbung wie auf dem Festlande. Man muß also annehmen, daß diese Art zu zwei Malen nach Masatierra verschlagen wurde, einmal vor sehr langer Zeit — diese Invasion verwandelte sich in *Eust. fernandensis*, und ein zweites Mal vor relativ kurzer Zeit —, diese Einwanderung zeigt noch keine Zeichen einer Transmutation. Soll man nun in derartigen Fällen immer einen Wechsel in dem Schönheitsideal des Weibchens annehmen? Dies wäre doch wohl zu anthropomorph gedacht und würde auch nicht verständlich machen, daß auf derselben Insel bei derselben Art sich einmal ein solcher Umschwung vollzogen hat und ein zweites Mal nicht. Es liegt doch näher, hierin einfach die Einwirkung äußerer Factoren zu sehen, welche in erster Linie die Männchen beeinflussen, weil diese im Allgemeinen überhaupt variabler sind und einen labileren Organismus besitzen. Das Klima auf den Juan Fernandez-Inseln ist milder und wärmer als auf dem Festlande und rief leuchtendere Farben hervor nach dem allgemeinen Gesetz, daß die Farbenintensität mit dem Jahresmittel zunimmt. Es ist nicht richtig, für jede Farbennuance die geschlechtliche Zuchtwahl verantwortlich zu machen. Man kann sie höchstens für einen Theil der »biologischen« Farben in Anspruch nehmen, d. h. solcher Farben, die in offenbarem Zusammenhange mit der Lebensweise stehen. Wenn z. B. leuchtende Farben bei Nachtfaltern (*Catocala*-Species, Bären u. s. w.) auftreten, so ist es klar, daß sie nur auf der Constitution, auf dem Chemismus des Stoffwechsels beruhen können. Wenn aber die Vorderflügel unendlich vieler Nachtschmetterlinge eine ausge-

sprochene Rindenfärbung besitzen, so wird man hierin keine »constitutionelle« Farbe sehen, sondern sie als Folge einer Auslese zu betrachten haben, weil es unverständlich ist, warum der Stoffwechsel in so auffallender Harmonie mit der Lebensweise stehen sollte. Ohne Zweifel finden sich nun auch vielfach biologische Farben unter den sekundären Geschlechtscharakteren, die bei den Liebeswerbungen eine große Rolle spielen, und höchstens auf diese kann die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl angewandt werden, nicht auf jeden kleinen Farbenunterschied der Geschlechter.

6. WIGAND (1874, p. 155) erhebt folgendes Bedenken: wenn die Männchen fast immer activer sind als die Weibchen und diese aufsuchen, so sollte man auch erwarten, daß sie die wählenden sind. Die schöneren Farben, stärkeren Gerüche u. s. w. sollten sich daher bei den Weibchen finden. WIGAND vergißt, daß die Ornamente, Schwellapparate, beweglichen Anhänge, Parfümdrüsen u. dgl. in erster Linie die Aufgabe haben, die geschlechtliche Erregung des Männchens auszudrücken, um dann secundär das Weibchen aufzuregen und für den Coitus geneigt zu machen. Deshalb müssen diese Erregungsorgane sich beim Männchen vorfinden, was nicht ausschließt, daß auch diese eine gewisse Wahl ausüben, d. h. auf einzelne schwächliche Weibchen nicht losgehen. Die Männchen zeigen ihre Erregung keineswegs nur vor den Weibchen, sondern der Zustand der Hoden ruft reflectorisch sie hervor. In zoologischen Gärten sieht man die *Machetes pugnax* ♂ wie verrückt um Steine, Holz, andere Vögel herumtanzen oder mit einander kämpfen, auch wenn kein einziges Weibchen sich in der Voliere befindet. Deßgleichen balzt und schleift der isolirte Auerhahn, wie man sehr schön in diesem Frühjahr im Berliner Zoologischen Garten sehen konnte. Der Gesang der Stubenvögel beweist dasselbe, und bekannt ist auch, daß isolirte Hengste und Hunde onaniren. Die Weibchen hingegen sind im Allgemeinen viel passiver. Selbst im begattungsfähigen Zustande bedürfen sie bei den höheren Thieren oft einer besonderen Anregung, ehe sie das Männchen zulassen, wovon man sich leicht an brünstigen Hündinnen überzeugen kann, die manchen Hund abweisen. Das »Wählen« der Weibchen ist daher vielfach ein negativer Vorgang, indem manche Männchen zurückgewiesen und nur einzelne zugelassen werden. Die Erregung der Männchen nimmt vielfach einen solchen Grad an, daß sie mit einander spielen, sich umherjagen und verfolgen und schließlich auf der höchsten Stufe mit einander kämpfen. So erklärt es sich, daß, wie GEDDES-THOMSON (1889, p. 28) betonen, auch sehr schön gefärbte Männchen (Kolibris) sich heftig befehden, anstatt sich bloß auf ihre Schönheit zu verlassen. FR. BRAUN (1899, p. 298) sieht im Gesang

der Vögel in erster Linie einen »Brunstruf«. Die Männchen fordern sich auf diese Weise zum Kampf heraus, namentlich die einsam lebenden (man denke an den Kuckuck!), während die geselligen andere Mittel zur Herausforderung besitzen. Daß gute Sänger (Nachtigall) häufig unscheinbar gefärbt sind, möchte ich als eine Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auffassen. Thiere, die in so auffälliger Weise ihre Verfolger heranziehen, müssen ein Mittel haben, um sich bei Gefahr plötzlich verbergen zu können. Sie bedürfen daher mindestens einer Schutzfärbung des Rückens (Drosseln), um sich zum Erdboden fallen lassen zu können und dann von oben schwer sichtbar zu sein.

Als Ergebnis unserer Untersuchungen über den zweiten, die Erregungsorgane betreffenden Theil der geschlechtlichen Zuchtwahl möchte ich folgende Sätze aufstellen:

1. Daß weibliche Thiere unter den Männchen das eine oder das andere »auswählen«, wird durch die Beobachtungen so gut wie nicht bestätigt. Das Wählen der Weibchen ist eher ein negativer Vorgang, indem gewisse Männchen zurückgewiesen werden.
2. Die Erregungsorgane der Männchen ziehen in sehr vielen Fällen die Aufmerksamkeit der Weibchen auf sich und versetzen letztere in geschlechtliche Aufregung.
3. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß, wenn erhebliche Variationen der Erregungsorgane oder in den Stellungen und Bewegungen der erregten Männchen auftreten, die Weibchen diejenigen Männchen bevorzugen, welche sie am meisten aufregen.
4. Eine Züchtung von Ornamenten auf Grund kleiner individueller Differenzen ist auf diesem Wege ausgeschlossen, da man den Weibchen nicht zumuthen kann, daß sie vor oder während der geschlechtlichen Erregung kleine Unterschiede beachten. In Betracht kommen für die geschlechtliche Zuchtwahl also nicht kleine Abweichungen in den Farbenmustern oder in der Art des Geruchs oder Gesanges, welche nur durch Überlegung wahrgenommen werden können, sondern ausschließlich Abänderungen des Gesamteffects, welche instinctiv zum Bewußtsein kommen.
5. Manche Ornamente werden in so auffälliger Weise vor dem Weibchen zur Schau getragen, und ihre Lage am Körper steht in so offener Beziehung hierzu, daß sie nicht allein durch den Chemismus des Stoffwechsels entstanden sein können. Solche biologische Farben lassen sich durch geschlechtliche Zuchtwahl erklären.

6. Man muß sich hüten, jeden Farbenunterschied, durch den sich das Männchen nach menschlichen Begriffen vortheilhaft vor dem Weibchen auszeichnet, als die Folge der geschlechtlichen Zuchtwahl hinzustellen. Das Gebiet der constitutionellen Farben ist ein sehr weites. Erst wenn eine sinnfällige Beziehung zwischen Färbung und Lebensweise nachgewiesen ist, dürfen die Principien der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl herangezogen werden.

Andere Theorien zur Erklärung der secundären Geschlechtscharaktere.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, DARWIN'S Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl durch andere Erklärungen zu verdrängen, und es ist dies ein deutlicher Hinweis, wie sehr man allgemein gefühlt hat, daß die sexuelle Selection im besten Falle nur im Stande ist, einen kleinen Theil der vielgestaltigen secundären Geschlechtsunterschiede verständlich zu machen. Diese Versuche lassen sich in drei Gruppen gliedern.

Die erste geht von ganz allgemeinen Erwägungen aus, die zweite sucht einen Gegensatz zwischen männlicher und weiblicher Constitution zu construiren, und die dritte faßt nur einige Specialfälle ins Auge.

Erste Gruppe: Allgemeine Erklärungen.

1. Einige Forscher behelfen sich mit der Scheinerklärung, daß die spezifische Körperconstitution die Sexualunterschiede bedinge, womit stillschweigend anerkannt wird, daß ein tieferes Eindringen nicht möglich sei. So sagt KRAMER (1877, p. 169): »Es muß in der Anlage einer Art liegen, gerade die an ihr beobachtete Färbung, Zeichnung u. dgl. an sich zum Vorschein zu bringen.« GEDDES-THOMSON (1889, p. 22) geben dieser Auffassung einen noch schärferen Ausdruck. »Farbenpracht, überreichliche Entfaltung von Haaren und Federn, die Thätigkeit der Geruchsdrüsen, und selbst die Entwicklung von Waffen werden nicht erklärt und können auch nicht erklärt werden (außer teleologisch) durch geschlechtliche Zuchtwahl, sondern in Ursprung und continuirlicher Entwicklung sind sie Äußerungen einer männlichen, resp. einer ihr entgegengesetzten weiblichen Constitution. Um dieser These einen paradoxen Ausdruck zu verleihen, so sind alle secundären Sexualcharaktere im Grunde primäre und sind Äußerungen desselben allgemeinen Körperhabitus, wie der ist, welcher die Bildung männlicher Elemente in dem einen Falle oder weiblicher in dem andern zur Folge hat.« Ebenso soll einem Referat

zufolge MIVART die in Rede stehenden Bildungen auf eine innere Kraft zurückführen. — Es liegt auf der Hand, daß mit diesen Sätzen nichts gewonnen ist, sondern daß sie eigentlich nur eine Umschreibung der trivialen Weisheit sind, daß männliche und weibliche Thiere sehr verschieden sein können.

2. Allgemein acceptirt ist die Anschauung, daß die secundären Geschlechtsmerkmale in Correlation stehen mit den Sexualdrüsen, daß diese nicht nur den Reiz liefern, welcher die Entwicklung der für das betreffende Geschlecht charakteristischen Bildungen auslöst, sondern auch die Ausbildung der Eigenthümlichkeiten des andern Geschlechts wenigstens in vielen Fällen verhindert. Näheres über diese Correlationsbeziehungen ist nicht bekannt, so daß auch auf diesem Wege ein eigentliches Verständnis noch nicht erzielt worden ist. An der Thatsache dieser Abhängigkeit der secundären Charaktere von den primären ist im Allgemeinen nicht zu zweifeln, denn von den verschiedensten Thiergruppen, namentlich den Wirbelthieren, liegen Beobachtungen vor, daß durch Castration die ersteren unterdrückt, resp. in der Entwicklung gehemmt werden. Diese Abhängigkeit von den Genitaldrüsen erstreckt sich zuweilen sogar auf die accessorischen Theile des Genitalapparates, also auf primäre Charaktere, z. B. bleibt der Penis von Eunuchen, die im Knabenalter castrirt wurden, klein und schwach, während bei Castration im späteren Alter die einmal gebildeten Theile (Prostata u. s. w.) leistungsfähig bleiben. Daß durch Entfernung der Geschlechtsdrüsen die secundären Charaktere des andern Geschlechts begünstigt werden oder im Alter hervortreten (stärkere Entwicklung der Zitzen bei Wallachen, Hahnenfedrigkeit, Folgen der »castration parasitaire« [GIARD] bei Krebsen, Bart alter Frauen) läßt wohl nur zwei Erklärungen zu. Entweder bestand von vorn herein eine zwitterige Anlage (Wirbelthiere), oder das Thier bleibt auf einer jüngeren Stufe stehen, behält einen kindlichen Habitus bei (Stimme der Castraten in der päpstlichen Capelle), der dann bei Männchen den Anschein eines Rückschlags auf das weibliche Geschlecht hervorrufen kann, wenn nämlich dieses etwas primitiver gebaut ist als jenes, was sehr oft der Fall ist. OUDEMANS (1899) hat kürzlich auf eine interessante Ausnahme aufmerksam gemacht, daß nämlich bei *Ocneria dispar* eine Castration der Raupen die Ausbildung der secundären Charaktere und der sexuellen Instincte (Coitus, Bildung des Schwammes) nicht im geringsten beeinträchtigt. Bei dieser Art scheint also der Dimorphismus nur durch die Vererbung veranlaßt zu werden, wie ja auch ein ursprünglich reciproker Charakter (Rennthiergeweih) so vollständig unter die Domaine der Vererbung gelangen kann, daß er in beiden Geschlechtern gleich auftritt, oder wie der Färbungsunterschied

der Geschlechter bei Vögeln zuweilen (*Eustephanus fernandensis*) schon im Dunenkleide ausgeprägt ist. Will man diese Annahme nicht machen, so bleibt wohl nur folgende Möglichkeit übrig. So wie der Geschlechtssinn centralen Ursprungs ist und nicht erst durch die Genitaldrüsen hervorgerufen wird (sexuelle Verirrungen bei Kindern, Vorliebe der Mädchen für Puppen, Coitusversuche bei Ratten, welche lange vor der Pubertät castrirt worden sind [STEINACH 1894, p. 336]), so könnten auch die secundären Charaktere durch Reize des Nervensystems veranlaßt werden, indem diese z. B. in der Haut eine männliche, resp. weibliche Färbung oder z. B. am Kopf verschiedene Fühler auslösen.

Zweite Gruppe: Der Dimorphismus beruht auf gegensätzlicher Constitution der Geschlechter.

3. JÄGER (1874, p. 132) und EIMER (1889, p. 14 und a. a. O.) vertreten eine männliche Präponderanz in der phyletischen Entwicklung, d. h. das Männchen eilt auf Grund seiner größeren Variabilität dem Weibchen voraus und bezeichnet daher den weiter fortgeschrittenen höheren Typus. Schon DARWIN (1883, p. 212 ff.) weist an verschiedenen Beispielen nach, daß die Männchen im Allgemeinen mehr modificirt sind als die Weibchen. Die Weibchen verwandter Arten pflegen einander und den Jungen weit mehr zu ähneln, als die Männchen sich gleichen. Nach SCUDDER kommen bei einzelnen Tagfalterarten 2 (oder sogar 3) verschiedene Weibchen vor, von denen eins dem Männchen viel näher steht als das andere; männlicher Dimorphismus ist hingegen nicht bekannt, und man kann daraus wohl nur schließen, daß in solchen Fällen die Weibchen im Begriff sind, sich auf dem vom Männchen zuerst eingeschlagenen Wege weiter zu entwickeln. Ausnahmen kommen freilich auch von diesem Gesetz vor. Bei manchen Vögeln ist das Weibchen mehr geschmückt und aggressiver als das Männchen, dann pflegen aber auch die Rollen im Brutgeschäft vertauscht zu sein. HAASE (1891) findet den Beginn der Mimicry immer bei weiblichen Schmetterlingen, und auch EIMER (1895) erwähnt Beispiele von »weiblicher Präponderanz«. Im Allgemeinen aber besteht männliche Präponderanz, und diese muß natürlich zu secundären Geschlechtsunterschieden führen. DARWIN meint (p. 214), die größere Begierde der Männchen habe indirect zu der viel häufigeren Entwicklung secundärer Sexualcharaktere geführt als bei Weibchen, und dazu käme als zweite Ursache die größere Variabilität aus uns unbekanntem Gründen. Die wechselnde Stärke der Leidenschaften zur Erklärung morphologischer Differenzen heranzuziehen, ist offenbar sehr gewagt, jedoch läßt sich Manches zu Gunsten dieser Auffassung

sagen. Je leidenschaftlicher die Männchen sind, desto mehr werden sie mit einander kämpfen, und es können auf diese Weise zunächst Kampfmittel (Waffen, eventuell auch Gesang) gezüchtet werden; weiter setzt sich psychische Erregung in Bewegungen um, Schwellorgane werden mit Blut gefüllt, Federn und bewegliche Körperabschnitte (Schwanz) aufgerichtet und niedergeschlagen. Dadurch wird diesen Organen mehr Blut zugeführt, sie wachsen intensiver und erhalten mehr Pigment. Indem derartige Gebrauchswirkungen erblich wurden und sich im Laufe der Generationen accumulierten, entstanden die verlängerten Schwanz-, Kopf- und Brustfedern und die beweglichen Lappen am Kopfe und Halse vieler Vögel, wobei sexuelle Selection häufig in diesen Process mit eingegriffen haben mag. DARWIN legt natürlich das Hauptgewicht auf die geschlechtliche Zuchtwahl, aber er hat auch den LAMARCK'schen Standpunkt vertreten, wie z. B. aus dem Satze (1883, p. 215) hervorgeht: »die bedeutende Kraft des Männchens während der Zeit der Liebe scheint häufig seine Färbung intensiver zu machen«. Im Ubrigen ist »männliche Präponderanz« ein Terminus technicus, der ein Gebiet von Thatsachen von einem bestimmten Gesichtspunkt beleuchtet, aber ohne sie zu erklären.

4. Die eben skizzirte Auffassung der Schmuckfarben ist von WALLACE (1889, Cap. X) weiter durchgeführt worden. Er glaubt, daß sie besonders bei lebhaften Männchen sich finden, mit Vorliebe im Bereiche der Hauptmuskeln und Nerven auftreten, und ihre Entstehung einem »Surplus of vitality«, einem Überschuß an Lebenskraft, verdanken. Es sind Kraftdocumente, und da durch die natürliche Zuchtwahl stets die stärksten und gesündesten Individuen für die Fortpflanzung reservirt werden, so konnte auf diesem Wege eine allmähliche Steigerung der Ornamente eintreten. Das einfachere Colorit der Weibchen ist in der Regel als eine Schutzfärbung aufzufassen, die fast ausnahmslos bei den Vögeln nur dann durch eine prächtigere, an das Männchen erinnernde Färbung ersetzt wird, wenn das Weibchen beim Brüten nicht sichtbar ist, also in Erdlöchern, Baumhöhlen oder geschlossenen Nestern nistet. Eine Ausnahmestellung nehmen manche große Vögel ein, die sich selbst vertheidigen können und in beiden Geschlechtern ziemlich gleich gefärbt sind, wie Raubvögel, Raben, Meeresvögel. Ferner kann das Bedürfnis der Geschlechter, sich leicht wahrzunehmen, zu »Erkennungsfarben«, »recognition-marks« führen, so besonders bei Herdenthieren, die bald das Männchen, bald das Weibchen besonders auszeichnen. Eine letzte Kategorie stellen die Warnfarben dar, grelle, häufig mimetische Farben, welche andeuten, daß das Thier

besondere Vertheidigungswaffen besitzt, oder die das Vorhandensein derselben vorspiegeln. Die mimetischen Farben finden sich überwiegend bei Weibchen, da diese eines größeren Schutzes bedürfen. WALLACE sucht also die geschlechtliche Selection zu eliminiren und alle Farbengegensätze der Geschlechter auf natürliche Zuchtwahl zurückzuführen. So weit es sich hierbei um Schutzmittel handelt, wird ihm jeder Darwinist Recht geben. Fraglich kann nur sein, ob größere Activität intensivere Farben zu erzeugen vermag oder nicht, denn daß die Männchen fast ausnahmslos lebhafter und beweglicher sind als die Weibchen, kann nicht bestritten werden. Ich habe auch schon oben (bei 3) hervorgehoben, daß bewegliche Anhänge auf diese Weise zu stärkerem Wachsthum angeregt worden sind und sich so verlängerte Federn, Schwelllappen und mancherlei Kopfanhänge gebildet haben mögen. Es ist jedenfalls auffallend, daß derartige Bildungen besonders am Kopf, Hals, Schwanz und den Flügeln, also an den vier Körperregionen sich zeigen, welche die beweglichsten sind. Darf man aber annehmen, daß die mit höherer Beweglichkeit stets verbundene stärkere Blutzufuhr auch eine vermehrte Pigmentablagerung zur Folge hat? Da leuchtende Farben bei festsitzenden oder sehr langsamen Thieren (Korallen, Nemertinen, Nudibranchiern, Fröschen) vorkommen, so ist es klar, daß der Satz: Farbenpracht wird durch hohe Beweglichkeit erzeugt, für ganze Classen und Familien nicht zutrifft. G. u. E. PECKHAM (1890), denen wir die beste Kritik der WALLACE'schen Theorie verdanken, heben hervor, daß zahlreiche Vögel (die Höhlenbrüter und Verwandte), im Ganzen ca. 1200 Arten, also ungefähr $\frac{1}{10}$ aller Vögel, in beiden Geschlechtern ziemlich gleich gefärbt sind, und daß bei diesen Species der Unterschied in der Lebhaftigkeit und Beweglichkeit der Geschlechter doch sicherlich derselbe ist wie bei den übrigen Vögeln. Also hier haben die Weibchen trotz geringerer Beweglichkeit die Farbenpracht der Männchen erhalten. Ebenso sind viele männliche Vögel nicht besonders lebhaft und doch sehr bunt (Papageien, Tukane), und sehr gute und ausdauernde Flieger (Raubvögel, Möven, Albatrosse, Sturmvögel und namentlich Schwalben) können unscheinbar gefärbt sein. Ich möchte hinzufügen, daß gerade die brillantesten Farben, blau, grün, die Metall- und Schillerfarben, optische Farben sind, also nicht durch die Menge und Farbe des Pigments, sondern durch die Anordnung und durch Oberflächen-structuren zu Stande kommen, und daß hierauf doch unmöglich der Grad der Beweglichkeit und Erregbarkeit Einfluß haben kann. Die WALLACE'sche Erklärung der Farbenpracht männlicher Thiere durch greater vigour and excitability ist also nicht haltbar, und man ist gezwungen, hierin entweder ausschließlich constitutionelle Farben

zu sehen oder solche, die zwar ihrem ersten Ursprung nach constitutionell waren, aber durch das Eingreifen der geschlechtlichen Zuchtwahl nach dieser oder jener Richtung weiter entwickelt und so zu biologischen Farben geworden sind.

5. Bei verschiedenen Forschern kehrt die Ansicht wieder, daß die Menge von Kraft, welche das Weibchen auf die Bildung der Eier und eventuell auf die Brutpflege zu verwenden hat, auf die übrige Organisation einwirkt und dasselbe daran hindert, auf derselben Differenzierungsstufe wie die Männchen zu bleiben oder sich pari passu mit ihnen weiter zu entwickeln. Schon DARWIN (1883, p. 215) sagt: »Das Weibchen hat viele organische Substanz auf die Bildung seiner Eier zu verwenden, während das Männchen bedeutende Kraft aufwendet in den heftigen Kämpfen mit seinen Nebenbuhlern, im Umherwandern beim Aufsuchen des Weibchens, in Anstrengen seiner Stimme, Die bedeutende Kraft des Männchens während der Zeit der Liebe scheint häufig seine Färbung intensiver zu machen, unabhängig von irgend einem auffallenden Unterschiede vom Weibchen.« POULTON (1890, p. 294, 295) knüpft an die MOSELEY'sche Entdeckung an, daß bei *Saturnia carpini* ♀ die Fühlerhülsen an der Puppe viel zu groß sind im Vergleich zum Fühler des Schmetterlings. Dieser hatte also früher größere Fühler und befindet sich jetzt im Zustande der Degeneration. Dasselbe folgt aus der Betrachtung der Flügelscheiden an der Puppe für die rudimentären Flügel von *Orgyia*. Aus diesen und ähnlichen Beispielen zieht KENNEL (1896) den Schluß, die Weibchen der Schmetterlinge und vieler anderer Thiere repräsentirten allgemein im Vergleich zum Manne einen degenerirten Typus, und diese Inferiorität der Weibchen sei secundär aus einem ursprünglichen Homomorphismus der Geschlechter entstanden, indem das Ovar das Nährmaterial andern Organen (z. B. den Fühlern, Flügeln) entzogen habe. Ich glaube nicht, daß mit dieser Auffassung viel gewonnen ist, denn erstens läßt sie sich offenbar nur auf einen ganz kleinen Bruchtheil der secundären Sexualcharaktere anwenden, nämlich nur auf rudimentäre weibliche Organe, zweitens ist nicht einzusehen, warum das Plus von Nahrung, welches dem Ovar zu Gute kommt, nur einem oder zwei Organen entzogen werden und sich nicht vielmehr auf alle gleichmäßig vertheilen sollte. Bei direct benachbarten Organen ließe sich wohl verstehen, daß das eine kleiner wird, wenn das andere erheblich sich vergrößert, denn man könnte annehmen, daß derselbe Nahrungsstrom beide versorgt. Daß aber durch Vergrößerung des Ovars bloß die am Kopfe, also weitab sitzenden Fühler benachtheiligt werden sollten und andere Organe nicht,

ist nicht an sich verständlich, sondern bedürfte zur Erklärung wieder einer Hypothese. Drittens liegt es doch näher, derartige Rückbildungen auf die erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs zurückzuführen, d. h. durch die Vergrößerung des Ovars, die aus unbekanntem Gründen — vielleicht in Folge besonders günstiger Ernährung der Raupe — einsetzte, wurde das Thier schwerfälliger und flog weniger umher. Die Fühler und die Flügel wurden in Folge dessen weniger gebraucht, sie nahmen weniger Nahrung für sich in Anspruch, und der so frei werdende Nahrungsüberschuß konnte nun wieder vom Ovar aufgesogen werden. Ohne den Nichtgebrauch wäre aber keine Rückbildung eingetreten.

6. GEDDES-THOMSON drücken die sexuellen Gegensätze in folgender Weise aus. Die Männchen sind »katabolisch«, d. h. in Folge ihrer erhöhten Activität neigen sie zu »destructiven« Processen, die sich in gesteigerter Excretion und vermehrter Pigmentablagerung äußern, während die Weibchen »anabolisch« d. h. »constructiv« sind und ihre Kraft zur Bildung lebensfähigen Protoplasmas (Eier) verwenden. Es liegt auf der Hand, daß derartige Ausdrücke die That-sachen nur umschreiben, aber nicht erklären. Sie haben höchstens in so fern Werth, als sie den Inhalt eines ganzen Satzes in ein Wort zusammenfassen.

Dritte Gruppe: Erklärungen einiger Specialfälle.

7. JÄGER (1874, p. 133) hat zur Erklärung der männlichen Schmuckfarben die Theorie des »Männeropfers« aufgestellt. Die leuchtenden Farben sind nützlich und werden deshalb durch die natürliche Zuchtwahl begünstigt, weil sie die Aufmerksamkeit der Feinde auf sich ziehen, wodurch die für die Fortpflanzung wichtigeren Weibchen indirect geschützt werden. Das Weibchen ist an sich durch die Sorge um die Nachkommenschaft mehr Gefahren ausgesetzt als das Männchen und bedarf daher eines erhöhten Schutzes (Schutzfärbungen). Wenn nun nicht durch irgend ein Mittel die Zahl der Männchen herabgesetzt wird, so tritt eine Überproduction derselben ein, und das Gleichgewicht der Geschlechter wird gestört. JÄGER sieht in dem »Hochzeitskleid« der Männchen daher ein indirectes Schutzmittel der Weibchen, welches gerade dann auftritt, wenn das Schutzbedürfnis am größten ist. Elf Jahre später ist STOLZMANN (1885) zu genau denselben Anschauungen gelangt und zwar offenbar ohne Kenntnis der JÄGER'schen Schrift, er sieht jedoch die Überzahl der Männchen als feststehende Thatsache an, wodurch die Weibchen eines Theiles der Nahrung verlustig gehen und auch unnöthiger Weise belästigt werden, namentlich von den »Junggesellen« (die mâles céli-

bataires sont comme des parasites). Die natürliche Zuchtwahl sucht diesen Übelstand zu beseitigen durch die Kämpfe der Männchen unter einander und durch die Schmuckfarben, welche die Raubvögel anziehen. — Der Gedankengang der beiden Forscher ist sicherlich richtig, und er liegt eigentlich so nahe, daß es mich nicht wundern würde, wenn er schon irgend wo bei DARWIN angedeutet wäre. Doch darf er nicht bis auf die Spitze getrieben werden. Wenn z. B. STOLZMANN meint, die Schutzfärbung der Weibchen sei ein Mittel, um die schon begatteten Individuen vor überflüssigen Belästigungen zu sichern, so kann ihm jeder Stockentenerpel, der die eigene Gattin verläßt und auf Liebesabenteuer auszieht, beweisen, daß dieses Mittel nicht genügt. Und wenn er den Flatterfedern der Nachtschwalben (*Cosmetornis*, *Macrodipteryx*) die Bedeutung zuschreibt, den Flug der Männchen zu verlangsamen, damit auf diese Weise das Weibchen mehr Nahrung erhält, oder die Balzspiele auffaßt als Vergnügungen der Männchen unter einander, welche sie von den brütenden Weibchen fernhalten sollen, so sind dies Übertreibungen, die keiner weiteren Zurückweisung bedürfen.

8. Hinsichtlich der REICHENAU'schen Theorie, daß die Geweihe, Hörner und verlängerten Vorderbeine der männlichen Lamellicornier durch Vererbung von den Weibchen übernommen sind, aber hyperrophisch wurden, siehe das oben auf S. 137 ff. Gesagte.

9. Endlich hat KNATZ (1891) die Rückbildung oder den Schwund der Flügel bei weiblichen Schmetterlingen durch ungünstige äußere Einflüsse (Druck, Stoß, Kälte, Feuchtigkeit), welche die Raupe oder die Puppe wiederholt traf, zu erklären versucht. Solche Deformitäten konnten sich von den Männchen aus nicht vererben, denn wenn diese flugunfähig wurden, so gelangten sie nicht zur Fortpflanzung. Die natürliche Zuchtwahl sorgte dafür, daß nur gut fliegende Männchen sich mit Weibchen paarten. Bei den Weibchen hingegen konnten sie auf die folgenden Generationen übertragen werden. Gegen diese Auffassung hat KENNEL (1896, p. 12, 13) mit Recht eingewandt, daß die ungünstigen Factoren sich schwerlich von Jahr zu Jahr so regelmäßig wiederholt haben werden, daß eine erbliche Befestigung eintrat, und daß damit auch noch nicht erklärt sei, warum die Flügelverkümmern nicht von den Weibchen auf die Männchen übertragen wurde, da gleichgeschlechtliche Vererbung doch nur für secundäre Sexualcharaktere, die von den Geschlechtsorganen ausgelöst werden, aber nicht für andere neu auftretende Eigenschaften gilt. Dieses letztere Bedenken halte ich nicht für gerechtfertigt und würde es nicht gegen KNATZ äußern, denn die stummelflügeligen Weibchen werden sicherlich Anfangs neben ebensolchen Männchen auch geflügelte er-

zeugen, und wenn diese allein sich fortpflanzen, so ist dadurch ein Gegengewicht geschaffen gegen die Übertragung der Rudimentation auf das männliche Geschlecht. Der erste Einwand genügt auch vollständig, zumal im Hinblick auf die so viel näher liegende Annahme, daß eine primäre Vergrößerung des Ovars die Thiere schwerfällig machte und vom Fliegen abhielt, was secundär eine Inactivitätsatrophie veranlaßte.

Ein Rückblick auf die besprochenen Theorien lehrt, daß die Entstehung der secundären Geschlechtscharaktere ein in vieler Hinsicht dunkles Gebiet ist. Eine nicht geringe Zahl läßt sich auf natürliche Zuchtwahl zurückführen, andere als Wirkungen vermehrten Gebrauchs resp. Nichtgebrauchs deuten. Die sexuelle Zuchtwahl bietet eine genügende Erklärung für die Waffen der Männchen, während gegen ihre Anwendung auf die Ornamente nicht geringe Bedenken erhoben werden können; aber sie ist immerhin besser als jeder andere Versuch und ist daher noch vorläufig beizubehalten. Zahllose secundäre Sexualcharaktere verschließen sich bis jetzt überhaupt dem Verständnis, und ihre Entstehung wird dann zurückgeführt auf »Correlationsbeziehungen« oder auf die »Körperconstitution«. Aus Allem ergibt sich, daß die secundären Geschlechtsunterschiede so außerordentlich vielgestaltig sind, daß eine einheitliche Erklärung von einem Gesichtspunkt aus überhaupt nicht möglich ist, sondern daß sie nur aus dem Zusammenwirken der verschiedensten Factoren verstanden werden können. Unter diesen möchte ich der natürlichen Zuchtwahl die erste, den Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch die zweite, der sexuellen Selection die dritte Rolle zuerkennen.

2. Roux's Theorie vom züchtenden Kampf der Theile im Organismus⁷.

(Intralkampf. — Intraselection, Histonalselection von WEISMANN. — Cellularselection von HAECKEL. — Sélection organique von DELAGE.)

In seiner epochemachenden Abhandlung über den Kampf der Theile im Organismus sucht Roux (1881) das Problem zu lösen, woher die innere Zweckmäßigkeit der Lebewesen stammt. Fast alle Organismen sind nicht nur durch äußere Anpassungen für ihre Existenzbedingungen eingerichtet, sondern auch ihre inneren Organe zeigen in unverkennbarer Weise eine den Functionen entsprechende zweckmäßige

⁷ Da die Ablieferung des Manuscripts drängte, so sind dieser und die folgenden Abschnitte dieser Abhandlung viel kürzer ausgefallen, als ursprünglich beabsichtigt war. Sie sind ungefähr so niedergeschrieben worden, wie sie in dem Vortrage behandelt wurden.

Anordnung oder Structur der Theile. Die Spongiosa der Knochen ist z. B. nach den Linien des stärksten Druckes und Zuges angeordnet, und in unendlich vielen hohlen Organen sind die Muskeln oder Bindegewebsfibrillen der Wandung nicht wirr durch einander angeordnet, sondern vertheilen sich regelmäßig auf Längs- und Querschichten. Roux meint, diese inneren Zweckmäßigkeiten ließen sich nicht durch Personalselection nach dem Princip der natürlichen Zuchtwahl erklären, denn die kleinen hierbei möglichen individuellen Unterschiede — ob z. B. ein Thier einige Knochenbälkchen mehr oder weniger habe — könnten nicht Selectionswerth besitzen. Hier sei ein neues Erklärungsprincip von Nöthen, welches der natürlichen Selection zu Hilfe komme, und er findet dieses in dem Intralkampfe, den sämtliche Theile eines Organismus unter einander führen. Es soll nach Roux ein beständiger Kampf um Nahrung und Raum zwischen den Molekeln, d. h. den kleinsten biologischen Einheiten einer Zelle, zwischen den Zellen eines Gewebes und im gewissen Grade auch zwischen den Geweben eines Organs und zwischen verschiedenen Organen stattfinden. In diesem Kampfe siegen die für den jeweiligen Reiz bestqualificirten Elemente, die übrigen werden zurückgedrängt oder vernichtet, und das Resultat desselben ist eine von der Personalselection ganz unabhängige Züchtung zweckmäßiger Structuren. Die Organismen erhalten auf diese Weise die wunderbare Fähigkeit »der directen functionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen«, sie besitzen in sich das Mittel zur Vervollkommnung ihrer Organe. Nach Roux spielt sich der Intralkampf hauptsächlich zwischen gleichartigen Elementen, also zwischen den Molekeln einer Zelle und den Zellen desselben Gewebes ab, zwischen heterogenen Größen (verschiedenen Geweben desselben Organs, resp. verschiedenen Organen) soll der Kampf jedoch von untergeordneterer Bedeutung sein und nur das Gleichgewicht derselben controlliren und reguliren. PFEFFER (1894, p. 37) ist in dieser Hinsicht, wie mir scheint, consequenter, indem er keine solche Grenzlinie innerhalb des Intralkampfes anerkennt.

Was nun dem Roux'schen Werke seine große Bedeutung verleiht, das ist nach meiner Ansicht nicht die skizzirte Lehre vom Kampfe der Theile — diese halte ich mit WOLFF und DELAGE für irrig, so weit sie beansprucht, die inneren Anpassungen erklären zu können — sondern der Umstand, daß Roux in ihm eine eingehende Analyse der allbekannten Thatsache gegeben hat, daß Gebrauch stärkt und Nichtgebrauch schwächt. Er hat sich das große Verdienst erworben, die außerordentliche Tragweite dieser Elementareigenschaft der Organismen für die Bildung neuer Formen und zweckmäßiger Structuren ausführlich dargelegt zu haben. Ihm verdanken wir die beste Zusammen-

stellung aller derjenigen Beobachtungen, welche nur den einen Schluß zulassen, daß die functionellen Reize eine trophische Wirkung ausüben, d. h. daß jedes Organ durch die andauernde Bethätigung seiner Function angeregt wird zu stärkerer Ernährung und Vermehrung seiner Elementartheile und daß hieraus eine erhöhte Leistungsfähigkeit resultirt.

Dieses »Gesetz der functionellen Anpassung« gilt übrigens nicht für alle Organe und Gewebe: Zähne werden bei vielen Säugern durch andauernden Gebrauch höchstens schlechter, und die meisten Sinnesorgane werden durch Übung nicht in ihren percipirenden Elementen, sondern, wie es scheint, nur in ihren Leitungsbahnen verbessert. Jede Übung hat eine gewisse Abnutzung im Gefolge, die bei Übermüdung größer ist als die erzielte Steigerung der Leistungsfähigkeit. Jeder Turner weiß, daß bei complicirten Bewegungen sich der Fortschritt häufig nicht am Schluß der Stunde, sondern erst am Anfange der nächsten einstellt.

Ich bestreite also nicht, daß es trophische Reize gibt und leugne ebenso wenig, daß ein Intralkampf häufig bis zu einem gewissen Grade stattfindet, namentlich bei beweglichen Zellen (Leucocyten, Spermatozoen), sondern die folgenden Bemerkungen sollen nur zeigen, daß

erstens das Gesetz der functionellen Anpassung nicht durch den Intralkampf erklärt wird. Beide Erscheinungen: die trophische Reizbarkeit und der Kampf der Theile sind ganz unabhängig von einander;

zweitens der Intralkampf nur eine ganz untergeordnete Bedeutung hat und nicht zu inneren Zweckmäßigkeiten führt, sondern diese entstehen, wie die äußeren Anpassungen, nach dem Princip der natürlichen Zuchtwahl, wobei freilich die trophische Reizbarkeit vielfach unterstützend eingreift.

Zu diesem Zwecke weise ich auf folgende Punkte hin.

1. Wie WOLFF (1898, p. 64 Anm.) schon mit Recht hervorgehoben hat, ist es unmöglich, »innere« Anpassungen in einen scharfen Gegensatz zu »äußeren« zu stellen. Sie unterscheiden sich nur dadurch, daß die ersteren in mehr indirecter Beziehung zu den Existenzbedingungen stehen. Außerdem kann dasselbe Organ, z. B. eine Krallen, eine äußere Zweckmäßigkeit zeigen, indem sie etwa besonders gut zum Aufreißen trockenen Bodens eingerichtet ist, und gleichzeitig innerlich, in ihrer Structur zweckmäßig construirt sein. Wenn die natürliche Zuchtwahl im Stande ist äußere Anpassungen zu züchten, z. B. das Haarkleid eines Säugers immer dichter zu machen zum Schutze gegen die Kälte, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht

auch die Zahl der Knochenbalken zu vermehren oder, wenn es von Vortheil ist, an gewissen Stellen zu vermindern befähigt sein sollte. Roux befindet sich in einem principiellen Irrthum, wenn er die Tragweite der natürlichen Selection auf die äußeren Anpassungen beschränken will. Wenn eine Rasse eines Säugers compacte Knochen, eine andere solche mit Markraum bildet, so kann die Beweglichkeit der ersteren dadurch so viel geringer sein, daß sie unterliegt, und so können fort und fort immer feinere Unterschiede von vitaler Bedeutung werden, wenn nur der Kampf ums Dasein entsprechend scharf ist. Die äußere Leistungsfähigkeit eines Thieres hängt so sehr von dem Bau der inneren Organe ab, daß die Zuchtwahl ebenso gut auf diese wie auf äußere Anpassungen einzuwirken vermag. Das Princip des Intralkampfes ist daher keineswegs nothwendig. Es wäre jedoch möglich, daß der Kampf der Theile mit der natürlichen Selection cooperirte, daß beide in demselben Sinne wirkten. Wir werden daher zu untersuchen haben, welche Wirkungen der Intralkampf eventuell haben könnte.

2. Die Fähigkeit, trophisch reizbar zu sein, ist eine Elementareigenschaft der Organismen, wie die Fähigkeit zu assimiliren und zu athmen. Sie wird durch den Intralkampf nicht erklärt, sie ist überhaupt zur Zeit unerklärbar, es sei denn, daß man annehmen will, sie sei von den Protozoen an allmählich durch Personalauslese gezüchtet worden. Aber dies wäre natürlich keine Erklärung ihres Ursprungs, sondern es wäre damit nur gesagt, weshalb sie sich jetzt bei allen Individuen vorfindet und wodurch sie eventuell gesteigert worden ist. Roux giebt auch zu, daß er von der functionellen Anpassungsfähigkeit als einer zwar in ihrer Existenz sicher nachgewiesenen, aber nicht erklärten Thatsache ausgeht. Seine Nachfolger vergessen aber diesen Punkt vielfach und stellen es so dar, als ob die eminent nützliche Eigenschaft, durch Übung an Kraft und Substanz zu gewinnen, eine Folge des Kampfes der Theile sei, der, wie alle übrigen inneren Zweckmäßigkeiten, so auch diese erzeugt habe. Ebenso wenig besitzen wir eine Erklärung der Inactivitätsatrophie, denn wenn Roux (p. 81) sagt, der functionelle Reiz wird schließlich zu einem unentbehrlichen Lebensfactor, so ist dies nur eine Umschreibung der Thatsachen. Wenn ein andauernder Reiz eine Zelle zum Wachsthum anregt, so folgt daraus noch nicht, daß beim Fortfall des Reizes nun eine Rückbildung der Zelle eintreten muß. Sie könnte ja auf Grund ihrer Assimilationskraft auf der einmal erreichten Stufe stehen bleiben.

3. In der Ontogenie spielt der Intralkampf keine Rolle. Die Furchung und Embryonalentwicklung wird vollständig beherrscht

von der Vererbung, so daß für den Kampf der Theile nichts mehr zu thun übrig bleibt. Es findet eine friedliche und gesetzmäßige Abspaltung der einzelnen Zellen und eine Trennung derselben nach ihren verschiedenen Qualitäten statt, und es erhalten nicht die stärksten Zellen alle und die schwächsten gar keine Nahrung, sondern jede empfängt so viel, wie sie zu ihrem Wachsthum nöthig hat. In einer Blastula von 32 Zellen entscheidet nicht die Nahrungsgier der einzelnen Zellen, welche stärker und welche schwächer wachsen, welche rascher und welche langsamer sich theilen soll, sondern für jede Species besteht ein bestimmtes Wachsthumsgesetz, das wir nur zu deuten vermögen als den Ausdruck einer nicht näher analysirbaren Vererbungskraft. Es geht sicherlich in einem Embryo nicht zu wie in einer Agaragarcultur, welche mehrere Bacteriensorten enthält, von denen schließlich nur diejenige mit der stärksten Lebenskraft übrig bleibt. Würde die Freßgier der Furchungszellen über die Weiterentwicklung entscheiden, so müßten in kurzer Zeit einige wenige, besonders assimilationsfähige Zellen die Oberhand gewinnen, und damit würden nur einige Qualitäten erhalten bleiben; eine eigentliche Differenzirung in Tausende von verschiedenen Zellensorten wäre nicht möglich. Wird ein Ei angestochen oder geschüttelt und auf diese Weise ein Theil seines Dotters entfernt, so entsteht dennoch ein normaler, wenngleich kleinerer Embryo. Nach der Roux'schen Theorie sollte man dieses Resultat nicht erwarten, denn der Intralkampf müßte sich nach der Elimination eines Theils der kämpfenden Molekel in anderer Form abspielen. Hemi- und Dreiviertelembryonen würden sich hingegen schon eher verstehen lassen. DELAGE hebt mit Recht hervor, daß das Keimplasma durch viele Zellengenerationen hindurch unverändert weiter geführt wird, was ebenfalls ausschließt, daß die freßgierigsten Molekeln allein erhalten bleiben und alle übrigen verdrängen. Es giebt viele Thatsachen, welche auf den ersten Blick für einen Intralkampf zu sprechen scheinen, aber bei näherer Betrachtung sich doch nur auf immanente Wachsthum- resp. Vererbungsgesetze zurückführen lassen. Beim männlichen Narwal (*Monodon monoceros*) ist bekanntlich der eine Eckzahn zu einem riesigen, bis 9 Fuß langen Stoßzahn ausgezogen, während der andere, von ganz vereinzelt Ausnahmen abgesehen, nur als 6 Zoll langes Knöchelchen in der Alveole eingeschlossen ist. Hier könnte man an eine Rivalität der beiden Zähne denken, aber die Thatsache, daß der große immer links, der kleine immer rechts sitzt, nie umgekehrt, und daß, wenn zwei gleiche Stoßzähne vorhanden sind, beide die volle Größe erreichen, lehrt, daß auch hier innere Wachsthumsgesetze obwalten. In der Ontogenie und ebenso bei den Regenerationen spielt der Intralkampf demnach keine

wesentliche Rolle, wir können durch ihn nicht das große Räthsel der Vererbung lösen. Ich halte daher auch alle aus dem embryonalen Intralkampfe gezogenen Schlüsse für hinfällig, also z. B. den Satz PFEFFER's (1894, p. 37): »Es kämpfen bei der Bildung jedes Organismus sämtliche Theile, und das Endergebnis ist, daß das, was der Organismus nach Erledigung seiner Entwicklung, also seines Hauptwachsthums, an Theilen hervorbringt, etwas Gutes ist, das Beste, was er aus dem Vorhandenen überhaupt hervorbringen konnte, denn der Kampf der Theile ließ ja nur das functionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare, überleben.« Wenn diese Anschauung richtig wäre, dann dürfte es keine Klumpfüße, Wasserköpfe und andere Mißgeburten geben, denn bei der Bildung der Eier, resp. Samen merzt der Intralkampf alle minderwerthigen Sexualelemente aus, es bleiben also nur gute übrig, von denen man von vorn herein nur normale Embryonen erwarten sollte, und wenn während der Ontogenie diese rigorose Elimination weiter andauert, so sollte erst recht jede Möglichkeit zur Entstehung von Deformitäten ausgeschlossen sein. Trotzdem sind sie massenweise vorhanden, werden aber natürlich durch den constitutionellen Intraspecialkampf bald nach der Geburt vernichtet. Wie soll ferner der embryonale Intralkampf im Stande sein »nur das functionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare« überleben zu lassen, da ja doch fast alle Functionen erst nach der Geburt einsetzen. Ich vermag mir wohl vorzustellen, daß auf diese Weise die gefräßigsten Embryonalzellen die Oberhand gewinnen, aber woraus folgt dann, daß diese zugleich die leistungsfähigsten sind? Das Optimum der Function ist doch in der Regel an eine gewisse mittlere Größe gebunden und sinkt bei zunehmendem Wachsthum. Die Entscheidung über functionelle Vorzüglichkeit oder Unbrauchbarkeit liegt demnach in der Hand des Personalkampfes der natürlichen Zuchtwahl und nicht in der des Intralkampfes.

Auch die Thatsachen der Symmetrie sprechen in demselben Sinne. Fände ein heftiger Kampf zwischen ungleichen Elementen auf beiden Körperseiten statt, so wäre es unverständlich, warum das Resultat trotzdem jederseits das gleiche ist. Und doch sehen wir, daß unser rechter Zeigefinger fast das Spiegelbild des linken ist. Die kleinen Differenzen, welche zwischen beiden bestehen, sind mit viel größerer Wahrscheinlichkeit auf verschiedenen Gebrauch als auf den Intralkampf zurückzuführen.

Ich leugne nicht, daß ein Intralkampf bei der Bildung eines Gewebes oder eines Organs bis zu einem gewissen Grade vorkommt. Die einzelnen Zellen sind sicherlich mit ungleichen Kräften begabt, und daraus muß eine Rivalität entspringen, die aber nicht be-

trächtlich sein kann, da ja fast alle Gewebe von einer oder einigen wenigen Urzellen sich ableiten und demnach annähernd gleiche Qualitäten geerbt haben werden. Der Intralkampf wird in erster Linie dadurch hervorgerufen werden, daß die Zellen eines Gewebes zum ernährenden Blutstrom verschieden situiert sein werden; die einen erhalten daher mehr, die andern weniger Nahrung, und daraus ergeben sich weitere Differenzen im Wachstum und in der Vermehrung. Es siegen also die Bestsituirten, diese aber werden nicht die Bestqualificirten sein, sondern einen Durchschnittstypus darstellen, und eine derartige Intralauslese kann nur in ganz untergeordneter Weise auf die Qualität der Elemente einwirken.

Aus Allem folgt, daß der Kampf der Theile für die Ontogenie und Regeneration so gut wie bedeutungslos ist. Ein Organismus gleicht einem großen kunstreichen Beet, in dem viele verschiedene Blattpflanzen und Blumen zu bestimmten Mustern und Bildern angeordnet sind. Ein solcher lebender Teppich kann nur dadurch entstehen, daß der Gärtner nach einem bestimmten Plane die verschiedenen Samen austreut, nicht zu viele und nicht zu wenige, oder die jungen Pflanzen je nach Farbe und Blüthezeit einsetzt. Die Rolle des Gärtners übernimmt für den heranwachsenden Organismus die Vererbung, nicht der Intralkampf, und wenn die Kraft der immanenten Wachstumsgesetze sich bis auf die Wiedererzeugung der feinsten Details erstreckt und dem Sohne, wie DELAGE richtig bemerkt, dieselbe kleine Krümmung der Nase verleiht wie dem Vater, so bleibt für den Kampf der Theile so gut wie nichts zu thun übrig.

4. Bei Neuerwerbungen findet kein züchtender Intralkampf statt oder höchstens in ganz untergeordneter Weise, sondern die betreffenden Structures entstehen entweder durch die directe Wirkung der neu auftretenden Reize oder aus Keimesvariationen unbekanntem Ursprungs durch natürliche Zuchtwahl.

In dem ersteren Falle entscheidet immer nur die zufällige Lage zum Reiz, ob die betreffenden Zellen sich umgestalten sollen oder nicht, aber nicht ihre Qualität. Denken wir uns z. B. ein Gefäß, in dessen Wandung die Bindegewebsfasern vollständig wirt nach allen Richtungen sich durchkreuzen, und nehmen wir an, daß auf dasselbe ein andauernder oder wiederholter Zug in der Längs- und Querichtung ausgeübt wird, so werden die ganz oder annähernd in den Zugrichtungen liegenden Fasern am meisten gedehnt werden, sie werden in Folge ihrer trophischen Reizbarkeit am stärksten sich vermehren und bei erblicher Gebrauchswirkung im Laufe von Genera-

tionen schließlich alle weniger günstig situirten Fasern verdrängen, so daß die Gefäßwandung jetzt eine Längs- und eine Ringfaserschicht aufweist. Ohne Zweifel ist auf diese Weise ein großer Fortschritt erzielt worden, aber diese Vervollkommnung der Structur ist nicht die Folge des Intralkampfes, sondern sie beruht auf der Elementar-eigenschaft der trophischen Reizbarkeit. Nicht die bestqualificirten, sondern die bestsituirten Fasern haben die übrigen bei Seite geschoben, ihnen die Nahrung entzogen und sie schließlich vernichtet. Man kann natürlich in einem solchen Falle das Bestehen eines Kampfes der Theile nicht leugnen, denn thatsächlich gehen viele Elemente zu Grunde, und andere treten an ihre Stelle, aber dieser Kampf bewirkt keine qualitative Auslese, er läßt nicht allein die leistungsfähigsten Fasern am Leben und tödtet die minderwerthigen, sondern es entscheiden in ihm nur die Situationsvortheile, und diese sind ganz unabhängig von der Qualität der Elemente. Ein solcher Kampf ist daher etwas Nebensächliches, er züchtet nicht, denn er selbst ist nicht die Quelle des Fortschrittes, sondern nur eine untergeordnete Begleiterscheinung. Die Zugreize sind die eigentliche Ursache der Entstehung einer neuen Structur, und die Art ihrer Richtung bewirkt die Selection, indem sie bestimmt, welche Fasern zur Vermehrung angeregt und welche unterdrückt werden. Ebenso ist es, wenn sich die Balken der Knochenspongiosa nach den Richtungen des stärksten Druckes und Zuges anordnen, oder wenn in der Haut der Fische die Fasern nach den drei Richtungen des Raumes mit einander alterniren. Immer hängt für irgend ein Element Alles von der Lage, nichts von der Qualität ab, wie wenn ein Regen auf einen ausgetrockneten Wald niedergeht, aber nur einen Theil desselben trifft.

Manche inneren Structuren gehören in das große Gebiet der passiven Anpassungen; sie wirken nur durch ihre Gegenwart, können aber nicht durch Gebrauch oder Übung, also durch functionelle Reize, vervollkommen werden, sondern nur auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl. Hierher gehören z. B. die Schichtung der Linse im menschlichen Auge (WOLFF, 1898, p. 63, 64); die Apodemen (innere Fortsätze des Chitinpanzers), welche das Bauchmark der Krebse schützen; die Chitinhaken, welche die Vorder- und Hinterflügel der Insecten zusammenhalten, und die ähnlichen Bildungen, welche die secundären Äste der Federfahnen der Vögel unter einander verbinden. Diese inneren Zweckmäßigkeiten können nicht durch das Licht oder durch nervöse Functionen oder durch das Fliegen selbst entstanden sein. Hier bleibt nur die Annahme übrig, daß die natürliche Zuchtwahl sich zufällig entstandener Keimesvariationen bemächtigt

und sie weiter gezüchtet hat. Wenn aber die natürliche Selection einen Theil solcher innerer Anpassungen schaffen konnte, weshalb konnte sie dann nicht auch alle übrigen erzeugen?

5. Endlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß das ROUX'sche Princip basirt auf der Vererbung individuell durch Intralkampf — richtiger durch functionelle Anpassung — erworbener Eigenschaften, daß es also für die Anhänger WEISMANN's von vorn herein nicht annehmbar ist.

3. Panmixie oder das Aufhören resp. das Fehlen der natürlichen Zuchtwahl.

Die Gegner der Selectionslehre könnten leicht Capital aus dem Umstande schlagen, daß die Darwinisten über eine der wichtigsten Fragen sehr getheilte Meinung sind. Was wird aus einem Organ, von dem die natürliche Zuchtwahl ihre schützende Hand fortgezogen hat? Erhält es sich auf der einmal erreichten Höhe, oder degenerirt es resp. wird rudimentär? Diese Frage ist zuerst von ROMANES (1874, p. 44) genauer erörtert und dahin beantwortet worden, daß »cessation of selection« per se eine Quelle der Rückbildung sei. DARWIN hat sich nie ausführlich über dieses Problem geäußert, sondern nur kurz angedeutet, daß ein Nachlassen in der Zuchtwahl zur Variabilität führe. So sagt er z. B. (Entstehung, p. 247): »Eine Bildung, welche durch lang andauernde Zuchtwahl entwickelt worden ist, wird, wenn sie aufhört, der Art von Nutzen zu sein, allgemein variabel, wie wir es bei den rudimentären Organen sehen; denn sie wird nun nicht mehr durch dieselbe Kraft der Zuchtwahl regulirt werden.« ROMANES (1893, p. 502) erwähnt aber, daß DARWIN seine Ansichten gelegentlich einer Conversation »fully accepted« hätte, worauf natürlich nicht allzu viel Werth zu legen ist; da es sich hierbei um einen Act der Höflichkeit gehandelt haben kann. WEISMANN (1886) hat für diesen Zustand des Aufhörens oder des Fehlens der natürlichen Zuchtwahl den treffenden Ausdruck Panmixie, Allgemeinkreuzung, eingeführt, denn seine nächste Folge ist natürlich ein allseitiges Durcheinanderkreuzen von Individuen, bei denen das betreffende Organ auf jeder möglichen Ausbildungsstufe steht. Auch WEISMANN hat bis in die neueste Zeit (bis 1896) energisch den Standpunkt vertreten, daß Panmixie die Hauptquelle des Rückschrittes in der Natur sei. Beide Autoren stimmen also darin überein, daß nur durch Selection ein Organ auf der Höhe der Anpassung erhalten wird und daß Verfall und Verkleinerung eintreten müssen, sobald sie aufhört. Sie schließen: wenn die Enten, welche auf einem Hof gehalten werden, nicht mehr ihre Flügel gebrauchen, so bleiben auch diejenigen

mit schlechten Flugorganen am Leben; es wird dadurch eine Verschlechterung des Durchschnitts bewirkt, welche von Generation zu Generation zunehmen und schließlich zum völligen Schwunde der Flügel führen muß. Die von WEISMANN in seinen Schriften gewählten Beispiele sind nun nicht immer glücklich gewählt gewesen und haben daher mancherlei Widerspruch erfahren. Auf die Behauptung (1893 p. 9), die kleine Zehe des Menschen sei durch Panmixie verkümmert, konnte ihm SPENCER (1893, p. 895) mit Recht antworten, es läge doch näher, hierin die Folge einer Verlegung des Schwerpunkts beim Gehen zu sehen. Indem die Last des Körpers hauptsächlich auf die innere Hälfte des Fußes beim Aufgeben des Baumlebens und Übergang zum Gehen auf der Erde verlegt wurde, entwickelte sich die erste Zehe am stärksten, während die nach außen folgenden successive weniger angestrengt wurden und deßhalb durch Nichtgebrauch verkümmerten. Ebenso erklärt sich die merkwürdige Eigenschaft der Arbeiter der Amazonenameisen, sich selbst nicht mehr ernähren zu können, daraus, daß ihre Sklaven die Gewohnheit annahmen, sie zu füttern, denn hierdurch wurden gewisse Ganglienzellen und Leitungsbahnen im Gehirn außer Thätigkeit gesetzt und verkümmerten, ebenso wie wir Menschen nur durch andauernde Übung im Besitz von Fertigkeiten (z. B. Clavierspielen) bleiben. Wer monatelang das Bett hat hüten müssen, kann häufig zuerst nicht ohne Hilfe gehen, wenngleich es nicht an Kräften hierzu fehlt. So sehr hängen selbst die einfachsten Bewegungen von beständiger Übung ab. Wenn die Facettenaugen vieler Arbeitsameisen verkümmern, so kann man hierin eine Folge minderwerthiger Ernährung der Larven sehen, deren Geschlechtsorgane ja ebenfalls rudimentär sind und deren Flügel sogar vollständig fehlen. Ein bei WEISMANN mehrfach wiederkehrendes Beispiel ist der weiche Hinterleib der Paguriden. Er sieht darin einen Beweis, daß auch passive Anpassungen, bei denen functionelle Reize (Gebrauch, Übung) ausgeschlossen sind, verkümmern können. Und doch ist es sehr gut möglich, daß die äußeren Verhältnisse hier die Reduction des Chitinpanzers bewirkt haben. Wenn ein Krebs gleich nach der Häutung seinen weichen Hinterleib in eine Schnecken- schale hineinpreßt und zwar bald etwas mehr, bald etwas weniger, so wird auf die Cuticula ein Druck ausgeübt, und sie wird ferner häufig mehr oder weniger spiralgig zusammengebogen. Beide Umstände erhalten den Panzer weich und elastisch mit Ausnahme des hintersten Körperendes, welches mehr Spielraum zur Verfügung hat und deßhalb erhärtet. WEISMANN (1893, p. 14) sieht auch darin einen Beweis für die Rückbildung einer passiven Anpassung durch Panmixie, daß »die schützende Färbung eines Insects« verloren gehen

kann. Wir kennen viele Beispiele dafür, daß die Färbung von Wärme, Kälte, Feuchtigkeit, Nahrung und anderen äußeren Factoren abhängt, und mithin kann auch eine Schutzfärbung durch einen Wechsel der Existenzverhältnisse modificirt werden. Die von WEIS-MANN erbrachten Beispiele scheinen mir also nicht einwandfrei zu sein und nicht mit Sicherheit den Schluß zu gestatten, daß Panmixie thatsächlich per se, ohne Mitwirkung anderer Umstände, eine Verkleinerung und schließlich den Schwund von Organen zu bewirken vermag.

Für die Erklärung der rudimentären Organe stehen uns eine Anzahl von Principien zur Verfügung, die auch ohne Panmixie vollständig ausreichen, alle Verkümmerserscheinungen zu verstehen. Es sind dies:

1. Erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs. Dieses Princip läßt sich natürlich nur auf active Anpassungen anwenden, denn bei passiven existirt keine Inactivitätsatrophie.

2. Erbliche Wirkung äußerer Verhältnisse. So wie äußere Factoren ein Organ begünstigen können, so können sie auch einen schädigenden Einfluß ausüben und bei einer durch Generationen hindurch andauernden Wirkung (Orthogenesis) zur Rudimentation führen. Beispiele: weicher Abdominalpanzer durch den Druck der Schneckenschale bei *Pagurus*, Rückbildung des Pigments bei Höhlenthieren durch Lichtmangel, vielleicht auch Verlust des Haarkleids der Wale in Folge directer Beeinflussung der Haut durch das Wasser. Zahlreiche andere passive Anpassungen können auf diesem Wege rudimentär werden.

3. Umgekehrte Selection. Wenn bei veränderten Lebensverhältnissen ein Organ schädlich wird, so erhält die Zuchtwahl solche Individuen, bei denen dasselbe möglichst klein ist. Beispiele: Flügellosigkeit bei Insecten und Vögeln, welche Inseln bewohnen. Das Maulwurfsauge kann durch Sand leicht erkranken, weshalb Selection die Verkleinerung begünstigt. Das Princip gilt für active und passive Anpassungen, ist aber sehr wahrscheinlich nur von ganz untergeordneter Bedeutung, weil die Rückbildungen so langsam vor sich gehen, daß der auf jede Generation fallende Schritt zu klein ist, um Selectionswerth zu besitzen.

4. Öconomie der Ernährung. Jeder Organismus verfügt nur über ein gewisses Quantum von Bildungskraft und Nährmaterial. Sobald nun ein Organ durch anhaltenden Gebrauch oder andauernde äußere Reize zu stärkerem Wachsthum angeregt und dadurch vergrößert wird, entzieht es benachbarten Organen die nöthige Nahrung und bewirkt dadurch correlativ deren Verkleinerung. Zahllose

Beispiele hierfür liefern die Extremitäten, speciell die Hand- und Fußknochen der Säuger. Ich möchte dieses Princip nur auf nahe bei einander liegende und daher gleichsam auf denselben Nahrungsstrom angewiesene Organe anwenden, aber nicht auf entfernte. Wenn die Ohren eines Säugers größer werden, während der Schwanz sich gleichzeitig verkleinert, so ist es sehr gewagt, beide Thatsachen in Correlation zu stellen, denn das Plus an Nahrung, welches den ersteren zu Gute kommt, muß für sämtliche übrigen Organe zu einem Minus werden. Wenn dieses Deficit sich auf ein abgelegenes Organ beschränkt, so liegt darin der Beweis, daß hier noch weitere Ursachen im Spiele sind. Dies Princip gilt für active und passive Anpassungen und natürlich auch für indifferente Merkmale. Hierher gehört auch der folgende eigenthümliche Fall, den man leicht fälschlich auf Panmixie zurückführen könnte. Wenn ein Mollusk seine Schale, also ein todttes Gebilde, rückbildet, so geschieht dies stets mit Hilfe von Mantellappen, welche sich über die Schale hinüberlegen und sie mehr oder weniger zu einer inneren machen. Hierdurch scheint so viel Kraft absorbirt zu werden, daß correlativ eine Verkleinerung der Schale erfolgt, indem weniger Kalk zur Ausscheidung gelangt.

5. Erlöschen der Vererbungskraft. Wie MEHNERT ausführlich gezeigt hat, zeigen rudimentäre Organe eine verlangsamte Entwicklung, der Rudimentation geht parallel eine ontogenetische Retardation. Dies führt in vielen Fällen zu einem Stehenbleiben auf früherer Entwicklungsstufe (Atavismus, wenn diese Stufe palingenetisch ist), was als ein theilweises Erlöschen der Vererbungskraft angesehen werden kann. Die Rudimentation schlägt sehr häufig denselben Weg, aber in umgekehrter Richtung ein, den die Ontogenie beschritten hat. Viele rudimentäre Organe zeigen noch eine normale Zusammensetzung aller Theile, aber sie sind auffallend klein, d. h. sie sind auf der kindlichen Stufe stehen geblieben (*Apteryx*-Flügel). Da die Extremitäten der Wirbelthiere sich im Allgemeinen proximalwärts entwickeln, so beginnt umgekehrt die Verkümmernung an den Phalangen, wie viele Saurier mit schlangenartigem Habitus zeigen. Die Ursachen der Rudimentation, also die eben erwähnten vier Principien, bewirken demnach aus unbekanntten Gründen ein Erlöschen der Vererbungskraft, und hieraus erklärt sich die ungeheure Zähigkeit, mit der manche Rudimente immer wieder auftreten. Die kleinen, tief unter der Haut liegenden Knochen, welche das Becken resp. das Femur der Wale repräsentiren, können durch Nichtgebrauch, äußere Factoren und durch Öonomie der Ernährung nicht weiter afficirt werden, und daher bleiben sie nun auf einem bestimmten Stadium stehen. Andererseits braucht ein Prosobranchier sich nur an das Landleben anzupassen (*Helicini-*

den, Cyclophoriden, Pulmonaten), um fast ausnahmslos sein Osphradium spurlos zu verlieren, weil sich in der Mantelhöhle die Lunge entwickelt und alle für diese Region verfügbare Kraft beansprucht. Unter Erlöschen der Vererbungskraft verstehe ich demnach kein besonderes Princip, welches unabhängig die Verkümmerng von Organen bewirkt, sondern es ist nur die allgemeine Formel, in die sich die Wirkung der vier Hauptursachen der Rudimentation: Nichtgebrauch, äußere Einflüsse, Nahrungsöconomie und umgekehrte Selection, zusammenfassen läßt. Wenn ROMANES (1895, p. 337) von einer aus inneren Gründen stets abnehmenden Vererbungsmacht spricht, so scheint mir dies eine zur Zeit ganz willkürliche Annahme zu sein.

Zur Beurtheilung der Frage, ob Panmixie zu einer Rückbildung von Organen führen kann, muß man eine doppelte Art der Verkümmerng unterscheiden. Es giebt eine physiologische Rückbildung, welche sich nur in verringerter Leistungsfähigkeit, in Entartung, Verschlechterung äußert, aber nicht mit einer Größenabnahme verbunden ist; und eine morphologische Rückbildung, d. h. eine Verkleinerung eines Organs, welche fast ausnahmslos mit einer Abnahme der Tüchtigkeit Hand in Hand geht. Beide Gegensätze sollen im Folgenden als Degeneration und Rudimentation bezeichnet werden, erstere ist der engere, letztere der weitere Begriff. Diese Unterschiede sind, sehr zum Schaden der Discussion, nicht immer gemacht worden. DELAGE (1895, p. 388 ff.) spricht z. B. nur von physiologischer Rückbildung, andere Autoren denken nur an die morphologische.

A. Panmixie bewirkt Degeneration.

Alle Autoren sind darüber einig, daß das Aufhören der Selection eine Herabsetzung der Leistungen eines Organs, also eine physiologische Rückbildung zur Folge haben muß. Denn 1. wird dadurch eine allseitige Variabilität aller Gewebe und Theile eines Organs hervorgerufen, welche eine Disharmonie in dem Zusammenwirken der Componenten bewirkt. Diese muß um so rascher eintreten, je complicirter das betreffende Organ ist (ROMANES, 1893, p. 502); 2. sind bei einem nur etwas complicirten Organ die Chancen für eine Verschlechterung der Leistungsfähigkeit viel größer als für eine Verbesserung, denn jene kann auf sehr vielen, diese nur auf sehr wenigen Wegen erzielt werden. Wenn also einmal neue Variationen auftreten, so müssen sie aller Wahrscheinlichkeit nach im ungünstigen Sinne wirken.

Der Grad der Entartung, welcher bei einem Organ auf diese Weise durch Panmixie erreicht werden kann, soll nach DELAGE (1895,

p. 359ff.) im Maximum gleich $\frac{1}{2}$ des ursprünglichen normalen Zustandes sein. Er beweist dies so: Gesetzt die Sehschärfe des Auges sei bei einem Thier normaler Weise = 10, und mit 0 werde der niedrigste Grad, Blindheit, bezeichnet, so würde durch allseitige Kreuzung der Durchschnitt auf 5 herabgesetzt werden, wenn alle Grade bei ungefähr gleich viel Individuen aufträten. Da aber die Majorität eher normalsichtig als ganz oder annähernd blind sein wird, so wird dadurch der Durchschnitt auf über 5 verschoben und sinkt nur im ungünstigsten Falle auf 5, also auf die Hälfte des ursprünglichen Werthes. — Diese Argumentation scheint mir nicht richtig zu sein. Wenn ein zusammengesetztes Organ, etwa ein Auge, in seinen Theilen variabel wird, so hängt es ganz davon ab, ob wesentliche oder unwesentliche Elemente variiren. Jede Variation hat mehr Aussicht zur Verschlechterung zu führen, als zur Besserung. Zeigt sich nun z. B. bei der Mehrzahl der Individuen eine Variabilität an der Retina oder an der Linse, so kann die Sehschärfe sofort unter 5 fallen, bemächtigt sie sich hingegen eines weniger wichtigen Bestandtheiles, etwa eines Augenmuskels oder der Sclera, so wird die Sehschärfe wenig alterirt werden trotz aller Panmixie. Da nun nicht zu entscheiden ist, nach welcher Seite die Variabilität sich vornehmlich neigt, so ist die ganze Erörterung im Grunde genommen werthlos.

B. Es ist unwahrscheinlich und jedenfalls zur Zeit nicht erwiesen, daß Panmixie zur Rudimentation führt.

Über den morphologischen Einfluß der Panmixie gehen die Ansichten sehr weit aus einander. WEISMANN hat ihr ursprünglich eine sehr große Bedeutung zugeschrieben. Sie sollte im Stande sein, ein Organ bis auf einen ganz kleinen Rest rückzubilden, also um ca. 90% zu verkleinern. Dieser letzte Rest sollte dann eventuell durch umgekehrte Selection beseitigt werden, worauf ihm ROMANES mit Recht vorhielt, daß letzteres Princip doch höchstens am Anfange wirksam sein könne. Seit 1896 beurtheilt WEISMANN die Panmixie sehr viel minderwerthiger, nämlich nur als ein zur physiologischen Entartung führendes Princip, indem er schreibt (p. 53): »Wohl würde sich allein schon aus dem Aufhören der Controlle über das Organ dessen Degeneriren verstehen lassen, d. i. sein Schlechterwerden, Disharmonie seiner Theile, nicht aber das, was doch thatsächlich überall eintritt, wo ein Organ nutzlos geworden ist, seine ganz allmähliche und stetige durch Jahrtausende sich fortsetzende Verkleinerung bis zum völligen Verschwinden.« WEISMANN glaubt jetzt, in der Germinalselection

die eigentliche Ursache der Rudimentation erkannt zu haben, worauf ich im nächsten Abschnitt eingehe.

ROMANES (1895) läßt durch Panmixie die ersten 10—20% der Größe eines Organs verschwinden. Mehr vermag dieses Princip nach ihm nicht zu leisten, weil die Macht der Vererbung entgegenwirkt. Die weitere Verkleinerung bis auf ca. 5% der ursprünglichen Größe soll durch umgekehrte Selection erfolgen, endlich das völlige Verschwinden durch Erlöschen der Vererbungskraft aus inneren Gründen.

PLATT BALL (1893, p. 340) und EMERY (1890) gestehen der Panmixie eine geringfügige Verkleinerungskraft zu, ohne aber vorsichtiger Weise den Grad anzugeben.

RAY LANKESTER (1890) und LLOYD MORGAN (1890, p. 172) sagen: bei Panmixie bleibt der Geburtsdurchschnitt erhalten, und dieser liegt tiefer als der Selectionsdurchschnitt. Tritt z. B. ein Organ bei den Individuen einer Generation in 9 verschiedenen Größen auf und wird das größte mit 1, das kleinste mit 9 bezeichnet, so merzt der Kampf ums Dasein etwa die Größen 9—4 aus, und der Selectionsdurchschnitt ist ≈ 2 . Bleiben aber alle Thiere am Leben, so resultirt durch Panmixie der Geburtsdurchschnitt ≈ 5 . — Dies ist ohne Zweifel richtig; aber wenn man vom Aufhören der Selection spricht, sollte man eigentlich den Selectionsdurchschnitt ganz bei Seite lassen. Es liegt hierin schon die Ansicht, welche ich mit SPENCER, WOLFF, AMMON, HAACKE, EIMER und KASSOWITZ für die allein richtige halte: Panmixie allein ist nicht im Stande ein Organ zu verkleinern, sie führt als Regel nur zu Stillstand in der Größe, weil die Untersuchungen über Größenvariabilität lehren, daß Plus- und Minus-Variationen im Allgemeinen gleich häufig sind und daher bei Allgemeinkreuzung sich aufheben. Für diese Anschauung spricht namentlich, daß zahllose indifferente Merkmale, die aber von großer systematischer Bedeutung sein können, sich constant erhalten, obwohl die Zuchtwahl sie nicht beeinflußt und sie daher einer continuirlichen Panmixie ausgesetzt sind. Man kann doch nicht annehmen, daß alle derartigen Charaktere in Correlation mit Anpassungen stehen und durch diese gehalten werden. Es bleibt also nur der Schluß übrig, daß im Allgemeinen Plus- und Minus-Variationen gleich häufig auftreten und Panmixie machtlos ist. Sie kann nur solche Organe verkleinern, bei denen aus irgend welchen Gründen die Variabilität nach der negativen Seite größer ist als nach der positiven.

EMERY, ROMANES und REID suchen nun ein Überwiegen der Minus-Variationen wahrscheinlich zu machen, indem sie jedem Organismus eine gewisse Tendenz zum Rückschlag (Atavismus) zuschreiben; hiergegen hat WOLFF (1898, p. 50) mit Recht hervorgehoben, daß der

Atavismus ein zu dunkler Factor sei, um viel Gewicht zu beanspruchen, und daß bei einmal begonnener Rückbildung er ja zunächst zu einer Verbesserung führen müßte. Meines Erachtens sind zweifelhafte Atavismen so selten und treten immer so vereinzelt auf, daß sie nicht von Belang sind. Weiter hat ROMANES behauptet, Mängel in der Stärke und Genauigkeit der Vererbung, »failures in the force or in the precision of heredity« bewirkten ein numerisches Übergewicht der Minus-Variationen. Mängel in der Stärke würden sich mit Rückschlag, Mängel in der Genauigkeit mit Variabilität decken. Ersteren Punkt haben wir soeben erledigt, und bei dem letzteren bliebe noch zu erweisen, daß sie nach der einen Seite intensiver ist als nach der andern.

Endlich hat EMERY (1890, p. 743) auf die Concurrenz hingewiesen, welche die durch die neuen Existenzverhältnisse begünstigten Organe den außerhalb der Selection stehenden bereiten. Dies ist im Grunde genommen das Princip der Öconomie der Ernährung, welches wir oben als directe Ursache der Rückbildung schon anerkannt haben, es hat aber nichts mit Panmixie als solcher zu thun.

Das Ergebnis unserer Untersuchung ist demnach, daß Panmixie per se nur zu erhöhter Variabilität und damit zur Degeneration, aber nicht zur Verkleinerung und zum schließlichen Verschwinden führt. Die rudimentären Organe sind daher zu erklären durch erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs, durch erbliche Wirkung äußerer Factoren, durch Öconomie der Ernährung und in einigen wenigen Fällen durch umgekehrte Selection. Die ersten drei Principien sind nur denkbar, wenn individuell erworbene Eigenschaften erblich sind. Die rudimentären Organe sind demnach nicht nur eine der glänzendsten Stützen der Descendenzlehre, sondern sie haben gegenwärtig eine besondere theoretische Bedeutung, weil sie die Unhaltbarkeit der WEISMANN'schen Vererbungslehre darthun.

4. Weismann's Theorie der Germinalselection.

WEISMANN hat 1895 in seiner Schrift »Neue Gedanken zur Vererbungsfrage« eine Theorie aufgestellt, die er ein Jahr später auf dem Internationalen Zoologen-Congreß in Leyden unter der Bezeichnung Germinalselection weiter ausgebaut hat. Ihr Zweck ist die Rehabilitirung des Selectionsprincips. Sie soll alle Einwände und Bedenken, welche gegen die Selectionslehre erhoben werden können, beseitigen und der Zauberstab sein, welcher alle Schwierigkeiten aus

dem Wege räumt. Ihre Kraft soll sich nach vier Richtungen hin bewähren. Sie soll erstens erklären, wie durch Panmixie nicht allein Degeneration, sondern auch Rudimentation eintritt; zweitens warum die jeweilig für die Vervollkommnung einer Anpassung nöthigen Variationen immer da sind; drittens, wodurch Coadaptation zu Stande kommt; viertens, warum sich Variationen orthogenetisch nach einer bestimmten Richtung weiter entwickeln können, ohne daß Personalselection von Stufe zu Stufe einzugreifen braucht. In der Buchausgabe seines Vortrags nennt WEISMANN die Germinalselection direct »eine Quelle bestimmt gerichteter Variation«.

Inhaltlich deckt sich die Theorie mit dem »Kampf der Molekel« von ROUX, nur daß sich bei WEISMANN dieser Kampf nicht in allen Zellen, sondern nur in dem Keimplasma der Keimzellen zwischen den verschiedenen »Determinanten« abspielt. Nach der Determinanten-Theorie »ist jeder selbständig und erblich variable Theil im Keim durch eine ‚Determinante‘, d. h. eine ihm bestimmende Gruppe von Lebenseinheiten vertreten, deren Größe und Assimilationskraft der Größe und Stärke des betreffenden Theils entspricht. Diese Determinanten vermehren sich, wie alle Lebenseinheiten, durch Wachstum und Theilung, und sie müssen sich in jedem Individuum stark vermehren, um so stärker, je zahlreichere Keimzellen dasselbe hervorbringt« (p. 51). Hierbei findet nun ein Kampf der Determinanten um die Nahrung statt. Die kräftigen ziehen am meisten Nahrung an und liefern deßhalb die größten Organe, wobei die schwächeren Determinanten immer mehr benachtheiligt werden und schließlich zu Grunde gehen, was natürlich eine entsprechende Rückbildung und endlich Schwund der zugehörigen Organe zur Folge hat. Die Organe der kräftigen und freßgierigsten Determinanten müssen demnach von Generation zu Generation größer, diejenigen der schwächeren Determinanten entsprechend kleiner werden. Die Personalselection der natürlichen Zuchtwahl braucht deßhalb nicht beständig einzutreten; es genügt, wenn sie diesen Proceß nach einer bestimmten Richtung in Gang gebracht hat. »Denn sobald Personalselection die stärkeren Variationen einer Determinante begünstigt, diese also nach und nach im Keimplasma der Art vorherrschen, so müssen dieselben auch dazu neigen, noch stärker nach der Plus-Seite zu variiren, nicht bloß deßhalb, weil der Nullpunkt weiter nach aufwärts gerückt ist [nämlich durch die Elimination der minderwerthigen Variationen im Kampf ums Dasein], sondern weil sie selbst jetzt ihren Nachbarn relativ stärker gegenüber stehen, also activ mehr Nahrung an sich ziehen, und im Ganzen stärker wachsen und kräftigere Nachkommen erzielen. Es wird also aus den Kraftverhältnissen zwischen den Theilen des

Keimplasmas selbst schon eine aufsteigende Richtung der Variation hervorgehen, ganz so, wie sie die Umwandlungsthatsachen verlangen« (p. 55).

Gegen diese Theorie lassen sich sehr gewichtige Einwürfe erheben. Ich halte sie für gänzlich verfehlt und muß gestehen, daß, wenn die Selectionslehre sich nur durch ein so künstliches System von Annahmen stützen läßt, sie dann unbedingt verdient, über Bord geworfen zu werden. Meines Wissens hat nur EMERY (1897) sich ausführlich für diese Hypothese ausgesprochen, während AMMON (1896) und WALLACE sie acceptirt haben, aber ohne nähere Begründung. Hingegen haben EIMER (1897, p. 77 ff.), WOLFF (1896, p. 23 ff.), SPULER (1898) und KASSOWITZ (1899) schlagende Argumente gegen sie vorgebracht, von denen ich hier die wichtigsten folgen lasse.

1. Wenn die Gefräßigkeit der Determinanten entschiede, so dürften nur große Organe vorhanden sein (WOLFF, EIMER), denn WEISMANN hebt ausdrücklich hervor, daß die Größe und Stärke jedes selbständig variirenden Körpertheils abhängt von der Größe und Assimilationskraft der Determinante. WEISMANN arbeitet mit einem viel zu rohen, zu wenig modificationsfähigen Princip, denn größere oder geringere Freßlust der Determinanten reichen nicht aus, um alle Differenzirungen zu erklären.

2. Durch wechselnde Intensität der Ernährung einer Determinante lassen sich höchstens quantitative Unterschiede erklären, aber nicht die zahllosen Qualitätsänderungen (EIMER).

3. Wenn die Determinante eines Körpertheils in einem Ei sich so vermehren kann, daß zahlreiche Keimzellen (die Anlagen der zweiten Generation) je eine Determinante der betreffenden Sorte erhalten, so muß genügend Nahrung für alle Determinanten vorhanden sein (KASSOWITZ). In der That ist nicht einzusehen, warum z. B. in einem *Apteryx*-Ei mit seinem riesigen Dotterquantum die Determinante des rudimentären Flügels nicht immer genügend ernährt werden und von Generation zu Generation ungünstiger gestellt werden sollte. Es liegt doch viel näher anzunehmen, daß nur so viel Keimplasmatheilungen eintreten, d. h. nur so viel Keimzellen gebildet werden, als auf Grund des einmal vorhandenen Nahrungsquantums möglich sind, daß aber jede Keimplasmaportion nur vollwerthige Determinanten erhält.

4. Es ist wohl zuzugeben, daß die Determinante x in verschiedenen Eiern nicht ganz gleich ausfällt. Zufällige »Situationsvortheile« werden sie in dem einen Keimplasma etwas größer, in dem andern etwas kleiner ausfallen lassen. Aber auf diesem Wege können die Minus-Variationen ein numerisches Übergewicht nicht erreichen, und die Durchschnittsgröße wird trotz Allem die gleiche bleiben.

5. Wenn Personalselection nöthig ist, um erst den Anstoß nach einer Richtung zu geben, so kann sie auch fortdauernd eingreifen.

6. Germinalselection zusammen mit Panmixie zur Erklärung der Rudimentation zu verwenden, ist ein Widerspruch in sich selbst, denn erstere hat den Anstoß der Personalselection nöthig, während letztere gerade die Aufhebung jeder Personalauslese bedeutet (KASSOWITZ).

7. Es ist eine willkürliche Annahme, daß die durch Personalselection ausgewählten nützlichen Determinanten auch zugleich die kräftigsten sind. Nützlichkeit und Größe resp. Kraft stehen in gar keiner directen physiologischen Beziehung (EIMER).

8. SPULER meint, es tritt zuweilen bei einer Varietät ein neuer Charakter *a*, z. B. eine neue Flügelzeichnung bei einem Schmetterling, auf, welcher der Stammform fehlt, aber bei den Vorfahren vorhanden gewesen sein muß, also ein atavistisches Merkmal. In solchen Fällen ist die Determinante von *a* nicht durch den Intralkampf ausgerottet worden. Dieser Einwand scheint mir weniger bedeutungsvoll zu sein als die sieben übrigen, denn man kann annehmen, daß die Determinante *a* von der der Stammform nicht verschieden ist, sondern nur auf einem andern Entwicklungsstadium stehen geblieben ist. Ebenso beruht es auf einem Mißverständnis, wenn WOLFF glaubt, ein Kampf sei im Keimplasma nicht möglich, weil jede Determinante nur in einem Exemplar vertreten sei. Er findet eben zwischen verschiedenartigen Determinanten statt.

EMERY (1897) acceptirt die Germinalselection vollständig und meint sogar, sie habe den ersten Anstoß von der Personalselection nicht nöthig. Sie könne ganz unabhängig von dieser auftreten und eventuell zu excessiven, schädlichen Bildungen führen, wenn nämlich andauernde äußere Factoren die Determinanten in bestimmter Weise durch Generationen beeinflussen. Hiermit überträgt EMERY eine orthogenetische Entwicklung auf die Determinanten, wogegen ich nichts einzuwenden habe, denn er sagt damit im Grunde nur, daß äußere Verhältnisse accumulirend wirken können. Aber wo bleibt dann der Kampf der Determinanten? Er sinkt offenbar herab zu einem nebensächlichen Beiwerk, während er bei WEISMANN das eigentliche Agens ist.

IV. Capitel:

Die Voraussetzungen für die natürliche Zuchtwahl.

Damit die natürliche Zuchtwahl auf die Individuen einer Art einwirken kann, müssen verschiedene Bedingungen erfüllt sein, die im Folgenden kurz besprochen werden sollen.

I. Es muß ein **Geburtenüberschuss** vorhanden sein, d. h. jedes Elternpaar muß mehr als zwei Nachkommen erzeugen, damit eine Überproduction an Individuen und ein hieraus resultirender Kampf ums Dasein stattfindet.

II. **Variabilität** der Individuen ist die zweite unumgänglich notwendige Voraussetzung, denn wären alle Exemplare einer Species gleich gebaut und gleich leistungsfähig, so könnte wohl ein heftiger Kampf ums Dasein entbrennen, durch den zahlreiche Thiere vernichtet würden, aber er könnte keine Selection im DARWIN'schen Sinne, keine zu einer Vervollkommnung der Species führende Auslese veranlassen. ZIEGLER (in: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1895, p. 129) hat daher mit Recht die kurze These aufgestellt: *Nulla selectio, nisi variatio* [besser *variabilitas*]. Die Variabilität tritt nun bekanntlich bei den Individuen einer Art in der verschiedensten Form auf (= individuelle Variabilität): sie kann sich physiologisch in der Constitutionskraft resp. Leistungsfähigkeit und morphologisch äußern; sie kann im letzteren Falle »bestimmt« sein, d. h. hauptsächlich nach einer oder nach wenigen Richtungen neigen, oder »unbestimmt«, d. h. von allseitigem Charakter sein; sie kann »continuirlich«, d. h. in geringen Abstufungen bei verschiedenen Individuen oder »discontinuirlich« hervortreten; ihr können »äußere« oder »innere« Ursachen zu Grunde liegen; sie kann »blastogenen« oder »somatogenen« Ursprungs sein und im letzteren Fall embryonal oder postembryonal erworben werden; sie kann substantielle Unterschiede darbieten, d. h. an den verschiedensten Organen sich zeigen, und graduelle (quantitative); sie kann einen pathologischen Charakter haben und Abnormitäten (Aberrationen) hervorrufen; sie kann endlich nur in Singular-Variationen bei vereinzelt Individuen oder in Plural-Variationen bei einer größeren Anzahl (= Varietät, Rasse) von Exemplaren derselben Generation sich äußern. Die Frage ist daher berechtigt: Unterliegt dieses ungeheure Gebiet der individuellen Variationen rücksichtlich des Eingreifens der natürlichen Zuchtwahl irgend welcher Beschränkung oder nicht? Kommen alle Variationen ohne

Unterschied für sie in Betracht oder nur solche von bestimmtem Charakter?

Die Antwort hierauf muß lauten: Die natürliche Selection vermag nur auf solche Variationen einzuwirken, welche erstens einen bestimmten Grad (= Selectionswerth) erreichen, und welche zweitens Plural-Variationen sind; im Übrigen steht ihr das ganze Gebiet der individuellen Variabilität ohne irgend welche Einschränkung offen. Auf den Begriff des Selectionswerthes gehe ich hier nicht näher ein, weil ich ihn oben (Einwand VII, S. 81) genügend glaube erörtert zu haben. Der zweite Punkt folgt daraus, daß alle nur bei einigen wenigen Individuen auftretenden Variationen durch Kreuzung wieder vernichtet werden. Singular-Variationen, z. B. Abnormitäten, sind als Regel nicht erhaltungsfähig, da sie durch den Einfluß der sexuellen Fortpflanzung wieder beseitigt werden, und es ist immer nur ein bei einer größeren Anzahl von Individuen (also bei einer Varietät oder Rasse — wenn man hierunter nicht eine geographische Rasse [Subspecies] versteht) auftretender Charakter im Allgemeinen in der Lage, sich erfolgreich im Kampf ums Dasein bewähren zu können. Ausnahmen sind denkbar, können aber nur so selten auftreten, daß sie nicht von Belang sind. Es ist z. B. möglich, daß bei sehr strenger Kälte alle Individuen einer Art mit Ausnahme von einigen wenigen erfrieren, oder bei einer Dürre nur die drei längsten Giraffen am Leben bleiben; aber solche exceptionelle Fälle erschüttern die Regel nicht. Man darf übrigens den Begriff Plural-Variation nicht so auffassen, als wenn es sich hierbei immer um scharf ausgeprägte Varietäten (Rassen) handeln müßte. Es genügt — und dies ist sogar der häufigste, für den Intraspeciealkampf in erster Linie in Betracht kommende Fall —, wenn eine Eigenschaft so variiert, daß sie bei einer nicht zu geringen Anzahl von Individuen über dem Durchschnitt, bei einer zweiten Gruppe unter dem Durchschnitt auftritt. So weit Untersuchungen über die quantitative Variabilität von Organen vorliegen, zeigen sie, daß diese Art zu variieren fast immer vorherrscht. Es läßt sich in der weitaus überwiegenden Zahl von Fällen eine zweiseitige Variationscurve construiren, welche symmetrisch oder asymmetrisch ausfallen kann. Daraus folgt, daß, wenn der Abänderungsspielraum überhaupt breit genug ist, um nach einer Seite oder nach zwei Seiten (siehe S. 125) einen Selectionswerth zu erreichen, in den meisten Fällen genügendes Material an Individuen für eine Auslese vorhanden sein wird. Eine viel verfolgte Schmetterlingsspecies mit Schutzfärbung wird z. B. immer eine ganze Anzahl Individuen enthalten, bei denen sich diese Färbung mehr wirksam erweist als bei dem Durchschnitt

der Fall ist, sei es, daß die Färbung an sich täuschender ist, sei es, daß die Thiere instinktiv sich nur dort niederlassen, wo sie mit der Umgebung besonders harmoniren. Wir können derartige Thiere als eine Plural-Variation zusammenfassen, obwohl sie unter sich nicht völlig gleich und von dem Durchschnitt nicht scharf zu trennen sein werden und daher in der Systematik nicht als besondere Varietät werden gelten können.

Einige Forscher haben behauptet, daß jede Singular-Variation im Laufe der Zeit zu einer Plural-Variation werden müsse. Diese Forscher leugnen also den verwischenden und die Gegensätze ausgleichenden Effect der Kreuzung, oder sie verweisen auf vereinzelte Fälle, wo Monstrositäten durch Generationen hindurch immer wieder aufgetreten sind. Daß diese Ansicht nicht richtig ist, geht zur Evidenz aus den Erfahrungen der künstlichen Züchtung hervor, deren Cardinalbedingungen Reinzucht, Vermeidung dieses Effects der Kreuzung ist. Ihren schärfsten Ausdruck hat jene Ansicht gefunden durch DELBOEUF (1877), der ein nach ihm genanntes Gesetz aufgestellt hat, welches lautet: »Du moment qu'une cause constante fait varier un type, dans une proportion aussi faible que l'on voudra, les variations finissent par lui disputer victorieusement la place«, oder in anderer Form: Wenn eine Variation bei einer Generation einer Art in Folge irgend einer Ursache auftritt und sei es auch bei noch so wenigen Individuen, so muß sie sich erhalten und schließlich immer zahlreichere Individuen ergreifen, wenn nur die folgenden Generationen sich ebenso verhalten wie die erste. DELBOEUF giebt seinem Beweise folgende mathematische Form. In einer Generation von n Individuen, von denen jedes mit A bezeichnet wird, trete eine Eigenschaft in verstärktem Maße bei einem Individuum ($= A + 1$) und in schwächerem Maße bei einem anderen Individuum ($= A - 1$)^{*} auf. Dann ist

$$\text{Generation I} = nA + 1(A + 1) + 1(A - 1).$$

Jedes der n Thiere erzeugt nun wieder n gleiche Nachkomme, und ein Thier mit verstärkter und eins mit abgeschwächter Eigenschaft. Dann setzt sich die zweite Generation in folgender Weise zusammen:

$$\begin{aligned} n A \text{ erzeugen} &= n \cdot nA + n(A + 1) + n(A - 1) \\ 1(A + 1) \text{ erzeugt} &= n(A + 1) + 1A + 1(A + 2) \\ 1(A - 1) \text{ »} &= n(A - 1) + 1A + 1(A - 2) \\ \text{also Gen. II} &= \frac{n^2A + 2A + 2n(A + 1) + 2n(A - 1) + 1(A + 2) + 1(A - 2)}{} \end{aligned}$$

Die neuen Eigenschaften $A + 1$ und $A - 1$ sind also im Vergleich mit der ersten Generation $2n$ mal zahlreicher geworden, und dieses Resultat muß von Generation zu Generation zunehmen.

Dieses Gesetz hat die Anerkennung von GIARD (1877) und BARON (1890, 1893) gefunden, während HOUSSAY (1892) und DELAGE (1895) mit Recht darauf hinweisen, daß es von einer ganz unmöglichen Voraussetzung ausgeht und daher trotz der mathematischen Beweisführung hinfällig ist. Wenn einmal unter den Geschwistern A sich eine Form $A + 1$ befindet, so sind die Nachkommen von $A + 1$ keineswegs wieder alle oder fast alle $A + 1$, sondern die meisten schlagen auf die Stammform zurück, und die Formel für diese Nachkommen fällt dann ganz anders aus als $n(A + 1) + 1A + 1(A + 2)$. DELBOEUF macht die unmögliche Annahme, daß die »diverses générations propagent suivant les mêmes rapports«, und damit wird das ganze Gesetz werthlos.

Ich halte also an dem Satze fest, daß nur selectionswerthige Plural-Variationen das Material für die natürliche Zuchtwahl liefern, daß unter ihnen aber alle überhaupt möglichen Formen der Variabilität vertreten sind. Es ist daher nicht richtig, wenn von WIGAND (1874, p. 53) an bis auf WOLFF (1898, p. 32) immer wieder die Behauptung aufgestellt wird, der Darwinismus verträge sich nur mit unbestimmter, universeller Variabilität. Gewiß ist seine Bedeutung als richtendes Princip größer, d. h. die Zahl der eliminirten Individuen beträchtlicher, wenn die Variationen nach allen möglichen Seiten von einem normalen Mittelwerthe auslaufen, also wenn z. B. die Haare einer Säugethierart in Länge, Farbe, Dichtigkeit der Anordnung, innerer Structur, Ausbildung an speciellen Organen und der Art des Wechsels variiren. Schlägt aber die Variabilität vornehmlich nur eine oder nur zwei Richtungen ein, so braucht die Zuchtwahl deßhalb nicht lahm gelegt zu sein, denn eine solche Richtung kann die jeweilig wünschenswerthen Abänderungen enthalten.

Ob die Variabilität in erster Linie universell (richtungslos, zufällig, unbestimmt) ist oder mit Vorliebe durch Generationen hindurch orthogenetisch einige wenige Bahnen festhält, ist eine viel umstrittene, zur Zeit auch wohl noch nicht völlig spruchreife Frage. Ich persönlich neige zu der Ansicht, daß beides in der Natur vielfach neben einander vorkommt, bei der einen Art diese, bei der andern jene Form vorherrscht. Sogar innerhalb derselben Species kann das eine Organ ruhelos um einen Mittelwerth hin und her schwanken, während das andere eine ausgesprochene Variationstendenz verräth. So zeigt bei den Pulmonaten das Genitalsystem eine weit höhere Variabilität, als irgend welche anderen inneren Organe, und allgemein pflegen äußere Organe variabler zu sein als innere, sehr wahrscheinlich weil sie den Einflüssen der Außenwelt zugänglicher sind. Es ist auch nicht einzusehen, warum nicht ein Organ durch äußere Factoren ortho-

genetisch in eine bestimmte Veränderungsbahn gedrängt werden und gleichzeitig in Folge der sexuellen Fortpflanzung in zahlreichen Details nach allen möglichen Seiten geringfügige Variationen darbieten kann. Die vergleichende Anatomie scheint z. B. zu beweisen, daß bei den Pulmonaten die Genitalorgane neben jener eben erwähnten universon Variabilität eine bestimmte Abänderungstendenz verfolgen, indem der Genitalgang ursprünglich einheitlich war, dann sich proximodistalwärts mehr oder weniger weit in zwei Gänge spaltete und endlich auf der höchsten Stufe (Vaginuliden) sogar triaul wurde. Bestimmte und richtungslose, orthogenetische und universon Variabilität sind daher keine sich ausschließenden Gegensätze, sondern können neben einander vorkommen. Auf beiden Wegen können neue Species entstehen, wobei bei unbestimmter Variabilität Selection die Hauptrolle spielt und das richtende Princip darstellt, während bei Orthogenese der Anstoß von äußeren Factoren gegeben wird und Selection in vielen Fällen cooperirend eingreift. Richtungslose Variabilität muß z. B. bei Mimicry von leblosen oder belebten Gegenständen geherrscht haben, denn, wie WEISMANNS sehr richtig bemerkt, anzunehmen, daß auf ein Insect innere oder äußere Kräfte so einwirken, daß dasselbe im Laufe der Generationen immer mehr Ähnlichkeit mit einem todten Zweige oder Blatt annimmt, hieße eine mystische »prästabilierte Harmonie« voraussetzen. Auch viele Convergenzerscheinungen lassen sich nur so verstehen, da Thiere aus ganz verschiedenen Classen, also mit sehr verschiedenartiger Constitution, unmöglich durch dieselben äußeren Factoren zu genau denselben Anpassungen gezwungen werden konnten.

Andererseits sprechen nicht wenige Thatsachen für eine phyletische Entwicklung auf Grund bestimmt gerichteter Variabilität. Eine solche ist in zweierlei Form denkbar und vertreten worden.

Erstens könnten die nach einer oder einigen wenigen Richtungen neigenden Variationen ausschließlich durch Kräfte hervorgerufen werden, die in dem Organismus selbst sich befinden. Der Organismus selbst wäre der treibende Factor in der Evolution. Ich will diese Anschauungsweise Autogenese nennen. Hierher gehören alle Theorien, welche auf »inneren Bildungsgesetzen« basiren, wie z. B. NÄGELI'S »Vervollkommnungsprincip«, welches auch von ASKENASY (1872, p. 45) acceptirt wird. Neuerdings ist SPULER (1898, p. 756) für »innere Directiven« eingetreten, welche die gleichsinnigen Variationen an den Vorder- und Hinterflügeln mancher Schmetterlinge veranlassen sollen. Nach einer Notiz von M. SEMPER (1899, p. 288) glaubt auch WAAGEN (Saltrange fossils. 1, p. 337 ff., in: Palaeontol. In-

dica ser. 13) auf ein »inneres Gesetz« schließen zu müssen, weil bei *Streptorhynchus*-ähnlichen Brachiopoden unter ganz verschiedenartigen Existenzbedingungen die ursprünglich glatte Schale Falten erhält. Ich halte alle derartigen Anschauungen für unwissenschaftlich, weil sie auf einem mystischen Princip beruhen und daher überhaupt nicht weiter discutirbar sind. GULICK schließt aus der Thatsache, daß verschiedene Species von Achatinellen unter scheinbar ganz gleichen äußeren Verhältnissen auf derselben Insel angetroffen werden, daß Isolation per se im Stande ist, neue Arten zu erzeugen. Dies würde ein Beweis für Autogenese sein. Ich würde aus den Beobachtungen eher schließen, daß die benachbarten Thäler in Klima, Boden und Vegetation doch sich nicht völlig gleichen, oder daß die Arten eine verschiedene Lebensweise angenommen haben und durch »biologische Isolation« (siehe S. 185) umgestaltet worden sind.

Zweitens können die bestimmt gerichteten Variationen durch äußere Factoren hervorgerufen werden, eine Art der Entwicklung, welche EIMER (1897) mit dem von HAACKE (1893, p. 31) — wenn ich nicht irre — zuerst gebrauchten Worte Orthogenese bezeichnet. Diese Anschauung involvirt, daß wenn die äußeren Factoren durch Generationen andauern, auch ihr Effect sich steigert, d. h. daß die betreffenden Variationen größer werden. Das Princip selbst ist alt, und nur der Name ist neu. Es ist identisch mit dem HAECKEL'schen »Gesetz der gehäuften Anpassung« (1866, p. 208), welches besagt: »Alle Organismen erleiden bedeutende und bleibende (chemische, morphologische und physiologische) Abänderungen, wenn eine an sich unbedeutende Veränderung in den Existenzbedingungen lange Zeit hindurch oder zu vielen Malen wiederholt auf sie einwirkt.« Es gehören hierhin erstens die unmittelbaren Folgen der äußeren Factoren (Klima, Bodenbeschaffenheit, Art der Nahrung u. s. w.) und zweitens die mittelbaren, indem die Existenzverhältnisse gewisse Organe zu andauerndem Gebrauch resp. Nichtgebrauch zwingen. DARWIN widmet im 22. Capitel des »Variirens« einen besonderen Abschnitt der »accumulativen Wirkung veränderter Lebensbedingungen«. Ich bin im Gespräch mit Fachgenossen mehrfach der Ansicht begegnet, daß EIMER's Orthogenese im Grunde genommen doch auf »innere Bildungsgesetze« hinauslaufe und eine Änderung der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung ausschließe. Man sei also dann zu der Annahme gezwungen, daß eine Species sich nicht gleichzeitig in mehrere neue Formen umwandeln könne, sondern immer nur nach einer Richtung vorwärts, auch nicht einmal rückwärts, sich weiter entwickle. Beides ist nicht richtig. EIMER hat derartige Anschauungen nie geäußert, und ich kann mir diesen Irrthum nur daraus

erklären, daß der Anfangs von ihm gebrauchte Ausdruck »organisches Wachsen, Organophysis« etwas unklar ist und anzudeuten scheint, daß die treibenden Factoren im Organismus selbst liegen. Schon die ersten zwei Seiten seiner »Orthogenesis der Schmetterlinge« zeigen auf das Deutlichste, daß EIMER nicht einer Autogenese das Wort redet. »Nach meinen Untersuchungen ist das von beständigen äußeren Einflüssen, Klima und Nahrung, auf das Plasma bedingte organische Wachsen (Organophysis), dessen Ausdruck wiederum die bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) ist, die hauptsächlichste Ursache der Transmutation Abgesehen davon, daß die NÄGELI'sche Annahme bestimmt gerichteter Entwicklung eine hypothetische, nicht durch Thatsachen bewiesene war, würde der Zoolog, welcher so viel mit Rückbildungen zu thun hat, kaum auf den Gedanken einer dem Organismus inne wohnenden, sie nach bestimmten Richtungen umbildenden Neigung zur Vervollkommnung kommen können. Dieser Trieb zur Vervollkommnung auf Grund der Voraussetzung besonderer »innerer Bildungsgesetze« widerspricht aber auch der Annahme äußerer Einflüsse als umgestaltender Ursachen Dagegen sind nach meiner Auffassung eben diese äußern Einflüsse und von ihnen abhängige physiologische Vorgänge die maßgebenden Factoren in gleicher Weise für das phyletische Wachsen wie für das individuelle.« Diese Sätze sind so klar, daß sie eine verschiedene Deutung überhaupt nicht zulassen. Mit EIMER stimme ich nur in zwei Punkten nicht überein. Der erste ist mehr nebensächlicher Natur. EIMER rechnet die Wirkungen des Gebrauchs resp. Nichtgebrauchs nicht mit zu den Folgen äußerer Factoren, und doch hat HAECKEL (1866, p. 209) sicherlich Recht, wenn er sagt, daß keine scharfe Grenze zu ziehen ist zwischen den unmittelbaren Folgen der äußern Existenzverhältnisse und den mittelbaren, welche durch Gebrauch und Übung erzielt werden. Zweitens pflichte ich EIMER darin nicht bei, daß gegenüber den Einflüssen der äußern Factoren die natürliche Selection bei der Umgestaltung der Lebewesen von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Die tägliche Erfahrung im Menschenleben und an den Hausthieren lehrt, daß Klima, Nahrung und Übung die Individuen sehr verschiedenartig beeinflussen und daß dadurch Differenzen geschaffen werden, die im Kampf ums Dasein zur Geltung kommen müssen. HENSLÖW vertheidigt in seinen zahlreichen Schriften mit großer Energie den Satz, daß veränderte Existenzbedingungen auf alle Individuen einer Art in gleicher Weise einwirken, und schließt daraus: also spielt Selection keine Rolle. Wenn z. B. die Samen des in und am Wasser lebenden *Ranunculus heterophyllus* in einem Garten ausgesät werden, so sollen sich

alle Pflanzen in gleicher Weise unwandeln und nur ganz unbedeutende Differenzen erkennen lassen. Diese Ansicht halte ich nicht für richtig. Gewiß werden die meisten Pflanzen in vielen Punkten gleichartig abändern, aber graduelle Unterschiede werden bleiben. Manche Exemplare werden in Folge des Wechsels geschwächt werden und wenige oder keine Samen produciren, andere sich leicht acclimatisiren und so fort. Bestimmt gerichtete Variation und Selection schließen sich nicht aus, sondern können zusammen wirken, denn für die natürliche Zuchtwahl ist es gleichgültig, ob eine bestimmte Abänderung in derselben Richtung wie eine frühere auftritt, diese gleichsam fortsetzt, oder nicht. Sie fragt nur nach dem Nutzen einer Einrichtung, und dieser muß ungleich ausfallen, so lange individuelle Differenzen vorliegen. Orthogenese erleichtert sogar in vielen Fällen das Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl, wie ich früher (S. 89 ff.) geschildert habe, indem sie die ersten Stadien von Bildungen allmählich auf eine solche Höhe hob, daß sie Selectionswerth erreichten.

In den letzten Jahrzehnten sind viele Forscher für bestimmt gerichtete Variation und Entwicklung eingetreten, allerdings unter sehr ungleicher Bewerthung des Selectionsprincips. Ich nenne hier nur M. WAGNER (1868, p. 58), COPE, CUNNINGHAM, OSBORN, HEADLEY, HENSLOW, EMERY, DÖDERLEIN, HAACKE, KENNEL (1896, p. 21, 46, welcher freilich auch für autogenetische »Bildungstendenzen« eintritt), LLOYD MORGAN und WEISMANN, welcher in seiner Germinalselection »eine Quelle bestimmt gerichteter Variation« sieht⁸. Folgende That-sachen lassen sich für Orthogenese ins Feld führen.

⁸ Anmerkung während der Correctur. In ihrem schönen Werke über die Landmollusken von Celebes, welches mir soeben zugegangen ist, treten P. u. F. SARASIN ebenfalls für Orthogenese ein. Sie fassen den Begriff derselben allerdings etwas weiter als ich, indem sie auch die autogenetische bestimmt gerichtete Evolution hierhin rechnen und sie als »endogene« Artbildung in einen Gegensatz stellen zur »ectogenen«, bei welcher der Anstoß von den äußeren Factoren ausgeht und die ich allein in Übereinstimmung mit EIMER als Orthogenesis bezeichne. Die interessanten Formenreihen von Landschnecken, welche die verdienstvollen Forscher aufstellen, scheinen ihnen dafür zu sprechen, »daß die Gründe der Umbildung in allererster Linie in constitutionellen Ursachen zu suchen sind . . . und nur in sehr beschränktem Maße [in] der directen Einwirkung äußerer Factoren auf den Körper«. Mir scheint aus den Beobachtungen gerade das Gegentheil hervorzugehen; jedes Glied dieser Formenreihen besitzt seine eigene Verbreitung und lebt daher unter besonderen Existenzverhältnissen, und so lange wir über die Lebensweise dieser Formen nichts Näheres wissen, sondern nur die Verschiedenartigkeit ihrer Schalen kennen — Gebilden, die anerkannter Maßen leicht durch äußere Factoren zu beeinflussen sind, wengleich dieselben unter den Tropen natürlich anders afficirt werden als bei uns —, erscheint es mir nicht richtig, hierfür »constitutionelle Ursachen« ver-

1. Die »analogen oder parallelen« Variationen, von denen DARWIN (Var. V. 2, p. 374—379) zahlreiche Fälle anführt. Er versteht darunter, daß bei verwandten Arten oder Rassen eine Neigung besteht, gleiche oder ähnliche Abänderungen zu bilden. Die vergleichende Anatomie erbringt viele Beispiele dafür, daß eine bestimmte Richtung der Neubildung bei allen Gliedern einer großen Familie beobachtet wird, aber bei den verschiedenen Arten in ungleichem Maße. So die Reduction der Afterzehen bei den Artiodactylen, welche bei einigen Gattungen (Giraffe, Kamele, Lamas) schon bis zum völligen Schwund derselben geführt hat. Die oben für die Pulmonaten erwähnte Umbildung des ursprünglich einheitlichen Genitalganges in einen doppelten und schließlich dreitheiligen kehrt auch bei den Opisthobranchiern wieder.

2. Die excessiven Bildungen, welche häufig weit über die Grenze der Nützlichkeit hinausgehen (Hauer des Hirschebers [*Babirusa alfurus*], riesige Hörner mancher Wildschafe und Steinböcke, der enorm verlängerte, fast die doppelte Länge des übrigen Körpers erreichende fadendünne Hals des Rüsselkäfers *Apoderus tenuissimus* PASCOE, die riesigen, ungefähr der halben Stirnbreite gleichkommenden Augentstiele des Taschenkrebses *Macrophthalmus latreillei* DESM.) und wohl die Ursache des Aussterbens mancher Thiere der Vorwelt (Stoßzähne des Mammuth, Geweih des irischen Riesenbirsches, Eckzähne des *Smilodon neogaeus*, vgl. hierzu den vortrefflichen Aufsatz von DÖDERLEIN [1887]) waren.

3. Die Constitution, die stoffliche Zusammensetzung des Körpers, wird in vielen Fällen nur ein Abändern nach wenigen Richtungen gestatten (ELMER 1897, p. 15). Der Züchter vermag keineswegs alle gewünschten Formen und Farben zu erzeugen. Es ist noch nie gelungen, eine blaue Maiblume, ein Gras mit getheilten Blättern, ein Huhn mit einem Papageischnabel zu züchten. Ebenso können wir behaupten, daß eine Chorda dorsalis nie bei einem Käfer auftreten kann. Durch die Zugehörigkeit eines Thieres zu einer Gruppe wird die Variabilität desselben in bestimmte Grenzen eingeengt, die in vielen speciellen Fällen wohl sehr eng sein werden. Wenn man freilich sieht, welche bizarre Gestalten vorkommen, so wird man den Lebewesen eher eine sehr große als eine zu geringe Plasticität zuschreiben.

4. Durch die Correlationen, welche jedes Organ mit andern verbinden, wird sein Abänderungsspielraum begrenzt. In dem dritten Theile meiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonon« werde ich

antwortlich zu machen und dadurch die Frage auf ein Gebiet hinüber zu spielen, das noch viel weniger der Untersuchung zugänglich ist als die äußeren Factoren.

zeigen, daß die progressive Differenzirung Hand in Hand gegangen ist mit einer Zunahme der Größe, also wohl von verbesserten Ernährungsbedingungen abhängt. Hierdurch wurde die Zahl der Kiemen vermehrt, was wieder correlativ die Niere, das Blutgefäßsystem und andere Organe beeinflusste.

Wir haben vorhin ausgeführt, daß nur Plural-Variationen, nur solche Abänderungen, welche bei einer größeren Anzahl von Individuen einer Art gleichzeitig vorhanden sind, das Material für die natürliche Zuchtwahl liefern. Ein einzelnes Thier kann natürlich auf Grund irgend welcher vortheilhaften Eigenschaft ein anderes oder mehrere im Concurrenzkampf besiegen, aber seine Vorzüge werden sich nicht erhalten, sondern durch Kreuzung wieder vernichtet werden. Eine große Zahl von Thieren gleicher Beschaffenheit — mag man sie nun Art oder Varietät nennen — kann nur verdrängt werden durch eine andere Rasse von gewisser numerischer Stärke. Einige wenige Thiere sind trotz aller Vorzüge der Überzahl gegenüber machtlos. Es müssen daher Mittel vorhanden sein, durch welche beginnende Divergenz constant werden und zu der numerischen Stärke einer Varietät (Rasse) anwachsen kann. Es muß in der Natur Mittel geben, durch welche Kreuzungssterilität oder Kreuzungsunmöglichkeit zwischen einer entstehenden Varietät und der Stammform bewirkt wird, sonst würde die Minorität sofort wieder von der Majorität absorbiert werden. Ihre Tragweite reicht natürlich weit über das Gebiet der Selectionslehre hinaus, denn die neue Varietät braucht die Stammform nicht zu bekämpfen; sie haben ganz allgemein die größte Bedeutung für die Descendenzlehre, in so fern sie verständlich machen, wie eine Varietät neben einer Stammform entstehen, resp. wie eine Art sich in zwei Arten spalten kann. Wie besonders M. WAGNER, GULICK und ROMANES in ihren Schriften ausgeführt haben, wird in der Natur dieses Ziel erreicht durch

III. **Isolationsmittel**, also auf principiell demselben Wege, den der Züchter einschlägt bei der Erzeugung neuer Abarten. Sie zerfallen in zwei Kategorien, je nachdem eine räumliche Trennung stattfindet oder nicht.

1. **Geographische Isolation**. Eine Art breitet sich so weit über das ursprüngliche Wohngebiet aus, daß ein Theil der Individuen in veränderte Existenzbedingungen geräth und sich hier zu einer neuen Varietät entwickelt. Daß eine so entstandene geographische Rasse (Localform) auf Grund besonderer, ihr allein zukommender, aber der Stammform fehlender Eigenthümlichkeiten in das ursprüng-

liche Wohngebiet zurückwandert und die Stammform verdrängt, scheint nicht vorzukommen (und ist auch wohl kaum möglich, weil diese Vorzüge mit der Rückwanderung wieder verschwinden würden. Erst wenn die Differenzen sich so gesteigert haben, daß die Varietät zu einer guten Art geworden ist und damit die betreffenden Vorzüge sich erblich befestigt haben, kann die Verdrängung der Stammform eintreten. Aber selbst dann tritt der Interspecialkampf sehr häufig nicht ein. Wir sehen, daß *Corvus corone* und *cornix* ungefähr so verbreitet sind, daß jene westlich, diese östlich von der Elbe lebt. An der Berührungsgrenze kommt es häufig zu Bastarden, ein Beweis, daß eine sexuelle Aversion nicht vorliegt, aber diese Bastarde gewinnen nicht an Terrain, was dafür spricht, daß sie im Kampf ums Dasein irgend wie benachtheiligt, vielleicht wenig fruchtbar sind. Geographische Isolation spielt bei der Bildung neuer Formen offenbar eine hervorragende Rolle, ist aber nur von geringer Bedeutung für die Zuchtwahl.

2. Isolation auf demselben Wohngebiete.

Sie tritt auf als biologische oder als sexuelle Isolation.

a) Biologische Isolation durch Änderung der Lebensweise.

Dieses Mittel ist von höchster Bedeutung für die Differenzirung der Arten auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl. Die Überproduction an Individuen zwingt viele Thiere derselben Art zu etwas abweichenden Lebensgewohnheiten. Sie ändern in der Wahl der Nahrungsmittel und der Verstecke, in der Zeit der Geschlechtsreife, in den Eiern und deren Ablage, in der Brutpflege oder in andern Instincten etwas ab. In vielen Fällen wird damit eine geringfügige locale Isolation verbunden sein, eine unbedeutende Veränderung des Wohnortes z. B. durch Wanderung vom Waldrand auf die Wiese oder in das Innere des Forstes, aus trockenem Standorte in einen feuchten, aus niedrigem Gebiet in etwas höheres Terrain. Dadurch ist die Möglichkeit einer gewissen Reinzucht gegeben, und führt diese zu Unterschieden, welche für die Sinne des betreffenden Thieres wahrnehmbar sind (Auge, Nase), so kann sich allmählich ein Rassegefühl entwickeln, welches die Vermischung mit der Stammform ausschließt. Es entsteht auf diese Weise eine constante Varietät, welche aber mit der Stammform zusammen vorkommt, Vieles in der Lebensweise mit ihr gemeinsam hat, z. B. mit ihr dieselben Flugplätze aufsucht, denselben klimatischen Schädlichkeiten ausgesetzt ist und von denselben Feinden verfolgt wird. Hat nun eine solche Varietät besondere Schutzmittel, größere Fruchtbarkeit oder andere Vorzüge, so kann sie im Kampf ums Dasein günstiger gestellt sein als die Stammform und erhalten bleiben, während diese zu Grunde

geht, oder auch sie direct verdrängen, falls nämlich beide Formen noch während einer gewissen Lebensperiode in directer Concurrrenz mit einander stehen.

Ich will das Gesagte durch einige Beispiele erläutern. Von einer Schmetterlingsart seien z. B. 30% der begatteten Weibchen aus Futtermangel gezwungen worden, ihre Eier an eine Pflanze zu legen, welche nicht identisch, aber verwandt ist mit derjenigen, an der sie selbst als Raupen gefressen haben, wie z. B. nach STANDFUSS *Sphinx nerii* bei uns, wenn er keinen Oleander findet, seine Eier an der dieser Pflanze verwandten *Vinca major* und *minor* absetzt. Von den Weibchen, welche als Raupen an dieser neuen Futterpflanze gefressen haben, wird ein Theil (vielleicht unter Umständen sogar alle) zu derselben zur Eiablage zurückkehren, auch wenn sie von Männchen begattet werden, welche an der ursprünglichen Nährpflanze gesessen haben, denn dieser Instinct gehört nur dem einen Geschlecht an, und es ist anzunehmen, daß die Weibchen solche Pflanzen aufsuchen, die sie als Raupen frequentirt haben und nun als Imago am Geruch oder Aussehen wieder erkennen. Besitzt nun die so entstandene Art irgend welche Vortheile, z. B. hat sie eine bessere Schutzfärbung oder ist sie constitutionell widerstandsfähiger, so kann sie erhalten bleiben, während die Stammform ausstirbt. — Von einer Mövenart, welche in offenen Nestern brütet, nehme ein Theil der Weibchen die Gewohnheit an in zufällig vorhandenen Erdlöchern und Höhlen zu nisten und gehe schließlich dazu über, nach Art vieler Procellariiden selbst unterirdische Gänge zu graben. Diese Gewohnheit wird auf die Organisation verändernd einwirken. Da die so entstandene Varietät im Wettbewerb um die Nahrung noch mit der Stammform concurrirt, so ist eine Verdrängung der letztern möglich. Ebenso möglich ist natürlich, daß es nicht zum Intervarietalkampf kommt, sondern daß genügend Nahrung für beide Formen vorhanden ist, so daß schließlich zwei nah verwandte Arten auf demselben Gebiet anstatt einer angetroffen werden. — Von einer Froschart, die auf sumpfigem Terrain lebt, breite sich ein Theil der Thiere in Folge zu starker Übervölkerung auf trockene Gebiete aus, und die Folge dieser veränderten Lebensweise sei neben morphologischen Abänderungen eine etwas frühere Laichzeit⁹. Wenngleich Varietät und Stammform dieselben Gewässer zum Absetzen der Eier und zur Paarung aufsuchen, so ist doch in Folge der verschiedenen Brunstzeit eine Vermischung ausgeschlossen. Die Larven aber können in

⁹ HUTTON (1897, p. 245) berichtet, daß auf den Kermadec-Inseln zwei Varietäten von *Aestrelata neglecta* vorkommen, welche zusammen leben, aber zu verschiedenen Zeiten brüten.

Concurrenzkampf mit einander treten, aus dem die früher laichende Varietät voraussichtlich als Sieger hervorgehen wird. — Eine im Flachwasser lebende Meeresschnecke breite sich bis in die Gezeitenzone aus. Die so entstehende Varietät wird sich ziemlich rein unter sich kreuzen, da langsam kriechende Thiere während einer Fluthzeit nicht allzuweit kommen. Die Larven der Stammform und der Varietät aber werden unter den gleichen Bedingungen leben und möglicher Weise in Wettbewerb mit einander treten. — Diese vier Beispiele mögen genügen um zu zeigen, daß erstens biologische Isolation auf demselben Wohngebiet in vielen Fällen per se zu Reinzucht, also zur Bildung neuer Varietäten führen muß, auch ohne daß wir die Entwicklung eines Rassegefühls zu Hilfe nehmen, und daß zweitens mit der Entstehung einer Varietät der Concurrenzkampf mit der Stammform nicht immer aufhört, im Gegentheil häufig eine um so schärfere Form annehmen muß, als die Zahl der Wettbewerber um dieselben Güter gestiegen ist. Die Zahl solcher Beispiele ließe sich noch leicht um Hunderte vermehren. Ich habe im persönlichen Verkehr mit Fachgenossen öfters die Beobachtung gemacht, daß bei den sogenannten Gegnern des Darwinismus gerade über diese zwei Punkte große Unklarheit herrscht, und dasselbe ergibt sich aus dem Studium der Litteratur. So behauptet DAHL (1889, p. 264) irrthümlich: »Es läßt sich nun zeigen, daß eine Trennung von Arten an einem Orte überhaupt nicht möglich war, wenn sich nicht gleichzeitig mit den trennenden Eigenschaften entweder eine Abneigung gegen die Kreuzung oder Unfruchtbarkeit zwischen den abweichenden Formen oder beides zusammen entwickelte.« Ferner schreibt noch neuerdings ein im Dienste der Zoologie so vielseitig bewährter Forscher wie GOETTE (1898, p. 23, 24) Folgendes: »Tritt dagegen bei einigen Individuen derselben Art eine sogenannte nützliche Abänderung auf, wodurch eine bessere Anpassung eines Organs an eine bestimmte Function oder ein ganz neues Organ zu demselben Zweck erzielt wird, so liegt die Sache wesentlich anders. Trotz der Abänderung der Organe kann freilich die alte Lebensweise beibehalten werden, und daraus ein unmittelbarer Vortheil der abgeänderten Individuen gegenüber den nicht abgeänderten entspringen; er wird aber dadurch für das einzelne Individuum beschränkt oder geradezu aufgehoben, daß nunmehr die gleichgebildeten Angehörigen der in der Bildung begriffenen neuen Art unter einander in die schärfste Concurrenz treten. Und offenbar häufiger als dieser Fall mit einem mindestens sehr zweifelhaften Nutzen der Abänderung für das einzelne Individuum, ist der andere Fall, daß mit der Bildung der neuen Form sich auch die Lebensweise

verändert, und die Vertreter dieser neuen Art damit die Concurrenz mit den früheren Artgenossen aufgeben. Von diesem Ausfall der Concurrenz hat aber natürlich gerade die alte Art, die angeblich die weniger gut ausgerüstete ist, den größeren Nutzen, indem sie von den gefährlichen Concurrenten befreit wird, wogegen die neue Art, trotz ihrer besseren Ausrüstung die neue Concurrenz unter ihren eigenen Artgenossen zur nothwendigen Folge hat.« Der Irrthum dieser Sätze erhellt aus dem oben Gesagten; um ihn aber noch deutlicher hervortreten zu lassen, wende ich jene Sätze auf das praktische Leben an. Dann würden sie besagen:

1) wenn ein armer Mann sich viel Geld erwirbt und reich wird, so ist das kein Vortheil für ihn, denn er tritt damit nur »in die schärfste Concurrenz« mit andern Reichen;

2) zwischen Armen und Reichen existirt kein Wettbewerb irgend welcher Art, sie haben keine gemeinsamen Feinde und sind nicht denselben schädigenden Einflüssen ausgesetzt.

Exempla docent!

b. Sexuelle Isolation. Mit beginnender morphologischer Divergenz kommt es nicht mehr zu Kreuzungen zwischen der auf demselben Wohngebiet zusammen lebenden Varietät und Stammform, oder solche Kreuzungen sind steril, weil die Geschlechtsorgane oder die geschlechtlichen Neigungen sich bei beiden Formen verschieden verhalten. Die Thatsache, daß zwei nahe verwandte Arten, die künstlich im Zustande der Domestication sich leicht zur Bastardirung bringen lassen, in der Natur unvermischt neben einander bestehen, ist allbekannt, und auch darüber sind alle Forscher einig, daß die Beschaffenheit der Zeugungsorgane resp. -producte und die Art des Geschlechtslebens hierbei eine Rolle spielen. Die Ansichten gehen jedoch darüber aus einander, in welchem ursächlichen Verhältnis diese Factoren zu einander stehen. Es lassen sich zwei Hauptrichtungen unterscheiden; die eine erklärt aus der physiologischen Divergenz die morphologische, die andere umgekehrt die morphologische aus der physiologischen.

α. Princip der »physiologischen Selection«: Sterilität entsteht primär, morphologische Divergenz secundär.

Dies Princip ist zuerst von CATCHPOOL (1884, p. 4) klar ausgesprochen worden, daß nämlich »mutual sterility not the result, but the cause of divergence« ist. Etwas später, von 1886 an, hat es einen begeisterten Vertreter in ROMANES gefunden und ist von ihm umfassend 1897 Cap. III geschildert worden. ROMANES bleibt freilich in diesem letzteren Werke nicht immer consequent, indem er ab und zu auch zugiebt, daß die morphologische Divergenz

die physiologische veranlaßt haben oder gleichzeitig mit ihr entstanden sein könnte. Folgende Citate werden diese Inconsequenz beweisen. So sagt er (p. 54, 55): »Welchen Ursachen aber auch die nachträglichen morphologischen Abänderungen zugeschrieben werden mögen, der bemerkenswerthe Punkt ist immer der, daß sie nach einer allgemeinen Regel aus der physiologischen entspringen. Denn in demselben Grade, in dem solche Unfruchtbarkeit zwischen zwei dasselbe Gebiet bewohnenden Abtheilungen einer Species einsetzt, ist auch ihre Zucht unter einander verhindert, und daher ist auch für eine nachfolgende Divergenz des Typus Gelegenheit geschaffen, sei es durch den Einfluß der freien Variabilität allein, sei es durch den der natürlichen Auslese, die jetzt mehr oder weniger unabhängig auf jede der beiden für sich abgetrennten Gruppen wirkt.« In demselben Sinne schreibt er p. 61: »Die Theorie der physiologischen Zuchtwahl erklärt diese ganz allgemeine Verkettung [von Unfruchtbarkeit und neuen morphologischen Charakteren] wenigstens für eine große Anzahl von Fällen durch die einfache Annahme, daß im Großen und Ganzen gerade die physiologische Eigenthümlichkeit zu der morphologischen Divergenz führte, indem sie zwischen zwei Abtheilungen einer vorher gleichförmigen Species die Schranke der Sterilität errichtete.« Andererseits behauptet er p. 63 (und ähnlich auch p. 55 u. 64), es mache für diese Theorie keinen wesentlichen Unterschied, »ob in bestimmten Fällen die Kreuzungssterilität vor oder nach irgend einer structurellen oder andern Modification, mit der sie zusammen vorkommt, aufgetreten ist.« Es geht hieraus wohl hervor, daß ROMANES selbst sich gescheut hat, die physiologische Selection auf alle Fälle auszudehnen. Nach meiner Meinung erklärt die Theorie gar nichts. Denn angenommen, daß innerhalb einer Species, deren Individuen mit a bezeichnet werden mögen, einmal ein kleiner Bruchtheil (1%) von Thieren (= b) auftritt, die nur unter sich fruchtbar sind, so werden diese b -Individuen, da sie sich äußerlich nicht von a unterscheiden, keine Möglichkeit haben, sich gegenseitig zu erkennen. Die meisten von ihnen werden also Paare von der Formel $a \times b$ bilden, also unfruchtbar sein. Die wenigen Paare $b \times b$, welche zufällig zu Stande kommen, können nicht so viele Nachkommen erzeugen, daß in der zweiten Generation wieder 1% der Individuen diese physiologische Abart bilden. Es werden weniger als 1% sein, d. h. diese Abart kann sich nicht der Majorität gegenüber behaupten, sondern verschwindet allmählich wieder. — Nimmt man an, daß 10% die Eigenschaft erlangen, nur unter sich fruchtbar zu sein, so muß dieselbe schon in der dritten Generation erlöschen, wie WALLACE (1889, p. 182) gezeigt hat, dessen Rechnung ich bestätigen kann. Macht man

die noch günstigere Annahme, daß Jahr für Jahr 10% der Individuen diese Eigenschaft von Neuem erlangen, so wird, wie ebenfalls WALLACE gezeigt hat, damit das Verhältnis nur wenig günstiger. Es erhält sich dann nämlich diese physiologische Varietät bei etwas über 11% der Individuen. — Geben wir selbst aber einmal zu, daß auf diese Weise zwei gleich zahlreiche Herden von *a*- und *b*-Individuen geschaffen würden, und daß die hierdurch auf die Hälfte herabgesetzte Vermehrungsziffer im Kampf ums Dasein keine nachtheiligen Folgen hätte, so wäre immer noch nicht einzusehen, daß durch andauernde Panmixie innerhalb jeder Herde zwei verschiedene Durchschnittstypen geschaffen werden könnten. Denn da alle Thiere unter den gleichen Bedingungen leben und sich auch biologisch nicht verschieden verhalten, so muß, wenn jede Herde nur genügend stark ist, der Durchschnitt gleich ausfallen, da die individuellen Unterschiede sich ausgleichen müssen. Das Princip der physiologischen Selection ist also nicht haltbar. Die Sterilität kann nicht vor, sondern höchstens gleichzeitig, resp. nach der morphologischen Divergenz sich entwickelt haben. Simultane Entstehung ist sehr unwahrscheinlich, da beide Erscheinungen doch offenbar in einem causalen Verhältnis zu einander stehen. Es bleibt also nur übrig:

β. Die morphologische Divergenz ist das Primäre; sie erzeugt durch Correlation auf verschiedene Weise die physiologische.

Hier kommen folgende Principien in Betracht:

1. Entwicklung eines Rassegefühls (Aversion to sexual union, LYELL, DARWIN; selective Association, WALLACE; preferential Mating, LLOYD MORGAN; psychische Selection, DAHL).

DARWIN hat viele Beispiele dafür erbracht, daß die höheren Thiere oft ausgesprochene Abneigung zur geschlechtlichen Vereinigung mit einem etwas abweichenden Individuum bekunden. Sie besitzen in sehr vielen Fällen ein Rassegefühl, welches bewirkt, daß nur die Angehörigen derselben Varietät sich paaren. Die hohe Bedeutung desselben für die Isolation einer beginnenden, zuerst nur in wenigen Individuen auftretenden Abart liegt auf der Hand. Daß ein solches Rassegefühl auch schon bei wirbellosen Thieren vorkommt, beweist folgende schöne Beobachtung von STANDFUSS (Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. 2. Anfl. Jena 1896. p. 107). »Die Männchen der *Callimorpha dominula* L. fanden sich bei zahlreich ausgesetzten, frisch entwickelten Weibchen der var. *persona* HB. äußerst spärlich ein, während sie in Menge an die gleichzeitig und nicht weit davon ausgesetzten, ebenfalls frisch entwickelten Weibchen von *dominula* anfliegen.« Es muß also hier im Duft zwischen Stammform

und Varietät ein wahrnehmbarer Unterschied bestehen. Wie ein solches Rassegefühl entsteht, ist im Einzelnen wohl kaum festzustellen. Bei Vögeln und Säugern kann man annehmen, daß das Bild oder der Geruch der Eltern oder auch der Geschwister des andern Geschlechts sich den jungen Thieren einprägt und durch das Gedächtnis festgehalten wird. Bei den meisten Thieren ist aber eine solche Erklärung nicht zulässig, weil die Jungen ihre Eltern oder Geschwister nie gesehen haben. Wenn dann keine der andern hier genannten Isolationsmittel zu Hilfe kommen, so sind nur folgende zwei Fälle möglich: entweder das Rassegefühl entsteht mit der morphologischen Verschiedenheit, dann bleibt die Varietät erhalten, oder sie entsteht nicht, dann geht auch die beginnende Divergenz wieder verloren. Die Entwicklung des Rassegefühls ist die *conditio sine qua non* für letztere und muß daher in der Natur immer mit ihr vorhanden sein.

2. Kreuzungsunmöglichkeit aus mechanischen Gründen (Mechanische Selection, JORDAN 1896). Die morphologische Divergenz kann sich äußern in veränderter Beschaffenheit der Eier, der Eihüllen, des Spermas, der Copulationsorgane und Klammerapparate, so daß eine Befruchtung, resp. Begattung nur zwischen den Angehörigen derselben Rasse möglich ist. Die Entstehung einer Varietät kann ausnahmsweise auch durch Veränderungen in der Gestalt oder der Größe des ganzen Thieres verhindert werden, z. B. wenn Zwergformen nur unter sich zu copuliren vermögen oder wenn von einer rechtsgedrehten Schnecke linksgewundene Exemplare auftreten. JORDAN (1896) hat gezeigt, welche große Bedeutung die individuellen und geographischen Variationen der Genitalbewaffnung der Papilioniden für die Entstehung von Varietäten besitzen.

3. Das Princip der »reproductiven Divergenz« von VERNON (1897, p. 181 ff.). VERNON stellt den Satz auf, daß wenn eine Art sich in mehrere Rassen auflöst, man annehmen könne, daß die Mischformen weniger fruchtbar seien als die Nachkommen gleichartiger Paare. Dies würde schließlich zum Aussterben der ersteren führen. Ich glaube, daß diesem Princip keine nennenswerthe Bedeutung zukommt, weil DARWIN im 17. Capitel seines Werkes über das »Variiren« sehr ausführlich gezeigt hat, daß Kreuzungen etwas entfernt stehender Individuen nicht nachtheilig sind, sondern im Gegentheil unleugbare Vorzüge haben können. Das Princip würde also gerade am Anfange, wo seine Wirksamkeit am meisten Noth thut, häufig versagen. Vergleiche hierzu die Aufsätze von JORDAN in: *Natural Science* V. 11, 1897, p. 317 und V. 12, 1898, p. 45, welcher das Princip aus andern Gründen bekämpft, und VERNON's Erwiderungen, *ibid.* V. 11, p. 404 und V. 12, p. 143.

V. Capitel:

Die Wirkungen und die Tragweite der Darwin'schen Factoren.

In den vorhergehenden vier Capiteln glaube ich gezeigt zu haben, daß die DARWIN'schen Lehren im Wesentlichen richtig sind, und daß man mit Unrecht den großen Einfluß, welchen der Kampf ums Dasein und die Selection auf die Bildung der Arten ausgeübt haben, neuerdings herabzusetzen oder gar ganz zu leugnen versucht hat. Ich bin mit HÆCKEL der Überzeugung, daß die Opposition gegen den Darwinismus in erster Linie zurückzuführen ist auf ungenügende biologische Schulung. Wer immer nur das einzelne thierische Individuum im Auge hat, mag er es nun als todttes Object systematisch einzureihen oder als Physiologe eine Anzahl von chemischen und physikalischen Reactionen am lebenden Individuum nachzuweisen sich bemühen, der ist gar nicht im Stande, sich von der Vielgestaltigkeit des Kampfes ums Dasein eine richtige Vorstellung zu machen. Es ist sehr charakteristisch, daß unter den Gegnern der Selectionslehre sich so viele Museologen und Paläontologen befinden, welche immer nur todttes Material zu sehen bekommen. Wer durch jahrelange Sammelthätigkeit mit der lebenden Thierwelt vertraut geworden ist und dabei sich bestrebt hat, das verwickelte Spiel von Kräften, jene complicirte Kette von Wechselwirkungen zu analysiren, denen das lebende Thier im großen Haushalte der Natur ausgesetzt ist, kurz gesagt, wer biologisch die Wunderwelt der Organismen studirt, der wird zu der Überzeugung gelangen, daß der Darwinismus kein überwundener Standpunkt ist¹⁰.

¹⁰ Damit man sieht, daß ich nicht übertreibe und daß den Gegnern des Darwinismus zuweilen thatsächlich jede biologische Erfahrung abgeht, verweise ich auf WOLFF (1898, p. 33 ff.), welcher das erste Beispiel herausgreift, an dem DARWIN die natürliche Zuchtwahl illustriert, um daran seine merkwürdigen Schlußfolgerungen anzuknüpfen. DARWIN hatte gesagt, daß, wenn ein Wolf gezwungen sei, sich von schnellfüßigen Hirschen zu ernähren, alle langsamen Wölfe aussterben müßten und auf diese Weise eine behende Rasse von Wölfen resultiren würde. Man sollte meinen, dies müßte Jedem einleuchten. Statt dessen schreibt WOLFF Folgendes: »Mit demselben Recht, wie die DARWIN'schen Folgerungen, könnte man z. B. auch folgende ableiten: der langsamere Wolf ist dem schnelleren gegenüber im Vortheil, denn da er häufig vergebens Jagd auf Hirsche machen wird, so zwingt ihn der Hunger, öfter auf die Jagd zu gehen. Diese häufigeren Leibesübungen kräftigen den Körper, so daß er widerstandsfähiger gegen Strapazen und Krankheiten sein wird, als der schnelle Wolf, der sich nicht so viel Bewegung zu machen braucht und daher mehr Zeit im verweichelnden dolce far niente zubringen wird, mithin dem langsameren Wolfe gegenüber weniger Aussichten haben dürfte, am Leben zu bleiben; auf diese Art werden langsame Wölfe gezüchtet. Wer will nun entscheiden, ob dieser oder der DARWIN'schen

Nach drei Richtungen wirken insbesondere die DARWIN'schen Factoren.

1. Durch den Geburtenüberschuß wird jede Art gezwungen, sich, wenn es irgend möglich ist, immer weiter auszubreiten, neues Terrain für sich zu erobern und die Lebensweise nach verschiedenen Richtungen abzuändern. So hat der Kampf ums Dasein allmählich von den Continenten und vom freien Ocean her die abyssischen Tiefen der Meere bevölkert und seltsame Gestalten unter den eigenartigen Lebensverhältnissen hervorgezaubert. So hat er Fische und Mollusken aufs Land und Vögel, Insecten und Spinnenthieré ins Wasser getrieben und des Lebens Lust und Leid bis in die Wüste, bis zum Firn der Gletscher und zum eisigen Pol getragen. Dies ist seine extensive Wirkung, die an sich unabhängig ist von der individuellen Variabilität und der natürlichen Züchtung.

2. übt der Kampf ums Dasein bei gleichbleibenden Lebensverhältnissen eine conservative Wirkung aus, indem er alle krankhaften oder minderwerthigen Individuen größtentheils ausmerzt und den Rest auf derjenigen Höhe der Anpassung erhält, welche von den jeweiligen Existenzbedingungen gefordert wird.

3. wirkt der Kampf ums Dasein selectiv, züchtend, indem er von den neu auftretenden Variationen einige erhält, den Strom des organischen Lebens in bestimmte Bahnen leitet und langsam den Grad der Anpassungen vervollkommnet. Ob die neu erscheinenden Variationen nur durch einen Wechsel der äußeren Verhältnisse, resp. der Lebensweise oder auch spontan durch innere, uns unbekannte Kräfte hervorgerufen werden können, läßt sich zur Zeit kaum entscheiden. Der durch die geschlechtliche Fortpflanzung veranlaßten Permutation der Anlagen im Keimplasma kann nach dieser Richtung wohl nur eine sehr geringe Bedeutung zukommen, da sie wohl einige neue Combinationen, aber schwerlich ganz neue Qualitäten erzeugen können.

Nach diesen drei Richtungen wirken der Kampf ums Dasein und die Selection positiv, d. h. sie schaffen Zustände, welche ohne ihr Vorhandensein nicht sich ergeben würden, und nichts ist daher unrichtiger, als diese Factoren als rein negative zu bezeichnen. Wie groß ihr Einfluß freilich ist, oder mit andern Worten, wie groß das Conto der minderwerthigen Variationen im Verhältnis zu den guten

Folgerung die größere Berechtigung zukommt?« Ich muß gestehen, eine solche Frage kann man nur aufwerfen, wenn man jeder biologischen und physiologischen Denkweise unfähig ist. Also ein abgehetztes und ausgehungertes Thier soll kräftiger, widerstandsfähiger gegen Strapazen und Krankheiten werden als eins, bei dem Anstrengung und Ruhe in normaler Weise abwechseln! Wer so zu folgern vermag, der sollte lieber nicht über biologische Fragen schreiben.

ist, läßt sich nicht im Allgemeinen, sondern höchstens annähernd für einen speciellen Fall entscheiden. Gäbe es eine primäre absolute Zweckmäßigkeit, eine den Organismen immanente Fähigkeit, unter veränderten Bedingungen immer nur nach der besten Seite abzuändern, so wäre eine Selection überflüssig. Aber eine solche existirt nicht; die zahllosen indifferenten oder unvollkommenen Einrichtungen, die Krankheiten und die excessiven Bildungen, welche große Thierfamilien zum Aussterben brachten, beweisen dies.

Da diese ganze Arbeit von der Bedeutung und Tragweite des Selectionsprincips handelt, so begnüge ich mich damit, hier am Schlusse noch einige allgemeine Fragen über die Grenzen der natürlichen Uchtwahl zu erörtern.

1. Sind alle Anpassungen durch Selection entstanden?

Hier hat man sich zunächst darüber zu verständigen, was man unter »Anpassung« versteht. Die übliche und, wie mir scheint, allein richtige Auffassung sieht in einer Anpassung, um mit den Worten von ROUX (1895, V. I, p. 157) zu reden, eine Veränderung, besser gesagt eine Erwerbung, welche die »Dauerfähigkeit« der betreffenden Art erhöht, also der Erhaltung des Lebens eines Individuums oder seiner Nachkommen dienlich ist.

Andere Definitionen werden von HAECKEL und WOLFF vertreten. HAECKEL verwendet seit 1866 das Wort Anpassung im Sinne von Variation. Jede Veränderung, mag sie nützlich, indifferent oder schädlich sein, ist für ihn eine »Anpassung«, und sogar Monstra werden als Anpassungen bezeichnet. Diese Auffassung ist natürlich, wie schon viele Forscher (siehe z. B. ROUX [l. c. p. 158], DRIESCH [1893, p. 147, Anm.], SPENGLER [1898, p. 10]) gezeigt haben, irrig. Eine »Anpassung« kann nur etwas sein, was »paßt«. Von einer schädlichen Anpassung zu sprechen, ist eine *contradictio in adjecto*; man könnte dann mit demselben Rechte alles Das, was andere Menschen als schwarz bezeichnen, weiß nennen. HAECKEL schleppt diesen handgreiflichen Irrthum, obwohl er so oft getadelt worden ist, unentwegt in seinen Schriften weiter, bis in die letzte Auflage der *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* und zeigt damit nur, wie wenig zugänglich er der Belehrung ist. Wie so ganz anders geartet war in diesem Punkte DARWIN, von dem HUXLEY in seinem Nekrologe (in: *Nature* V. 25, 1882, p. 597) rühmt, daß er annahm »criticisms and suggestions from any body and every body, not only without impatience, but with expressions of gratitude sometimes almost comically in excess of their value«. Hoffentlich zeigt die nächste Auflage der *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* nach dieser Richtung eine gründliche und allseitige Umarbeitung, denn es ist klar, daß unter dieser irrhümlichen Auffassung auch die Begriffe Varia-

bilität und Selection, also die Fundamente des Darwinismus, leiden. Der Laie wird mit Recht fragen: wenn jede Abänderung eine Anpassung, also im üblichen Sinne etwas Nützliches ist, was bleibt dann noch der Zuchtwahl zu thun übrig?

Für nicht minder irrig halte ich die Vorstellung von WOLFF (1898, p. 61, 62), daß auch die elementaren Lebenseigenschaften des Stoffwechsels, der Reizbarkeit und Perceptionsfähigkeit Anpassungen sind. »Überhaupt wird Jeder bei einigem Nachdenken leicht erkennen, daß alle Lebenserscheinungen weiter gar nichts sind, als Anpassungserscheinungen, d. h. Erscheinungen jener ganz eigenartigen Wechselbeziehung zwischen Organismus und Außenwelt, die uns als organische Zweckmäßigkeit erscheint.« Wie SPENGLER (1898, p. 19) ganz richtig betont, ist jede Anpassung etwas Gewordenes, ein allmählich entstandener Zustand. Die allen Lebewesen gemeinsamen Grundeigenschaften und Fähigkeiten der Assimilation des Wachstums, der Reizbarkeit, der Contractilität, der Athmung und Fortpflanzung sind gewiß nützlich in dem Sinne, als ohne sie das Leben sich überhaupt nicht erhalten könnte, aber wir müssen annehmen, daß sie entstanden mit dem Momente, als das erste belebte Protoplasma sich bildete. Ohne diese Qualitäten ist ein Organismus überhaupt nicht denkbar. Wird der Begriff »Anpassung« daher beschränkt auf die secundären Erwerbungen der Organismen, und zwar nur auf die nützlichen, so müssen die primären Eigenschaften der Lebesubstanz von ihm ausgeschlossen werden. Diese elementaren Fähigkeiten werden jedoch von Anfang an variabel gewesen sein, und daher konnten sie durch die Zuchtwahl nach Intensität und Beschaffenheit vervollkommen werden und in ihrer speciellen Form einen adaptiven Charakter annehmen.

Man kann nun verschiedener Meinung darüber sein, ob eine Reihe nützlicher Eigenschaften der Lebewesen Anpassungen, also secundär erworben, oder primären Ursprungs sind. In der auf S. 65 gegebenen Übersicht über die verschiedenen Formen der organischen Zweckmäßigkeit befinden sich die Kategorien der reflexiven Zweckmäßigkeit (z. B. Lust-, Unlust-, Hunger-, Durstgefühl), der sanativen Zweckmäßigkeit (z. B. Fähigkeit der Gewöhnung an schädliche Agentia, Regenerationsvermögen) und der functionellen Zweckmäßigkeit (trophische Reizbarkeit). Es mag sein, daß ein großer Theil der hierhin gehörigen Einrichtungen primären Ursprungs ist, daß z. B. schon die erste Amöbe trophisch reizbare Protoplasmatheilchen und die Fähigkeit besaß, leichte Störungen zu überwinden oder sich an sie zu gewöhnen. Selbst der einfachste Organismus ist mehr als eine Maschine, er besitzt einen Erhaltungstrieb. Die Kräfte wirken in ihm nicht nach einer genau vorgeschriebenen Richtung, sondern sie

besitzen einen gewissen Spielraum und können, wenn es sein muß, auch einmal in umgekehrter, abnormer Weise sich äußern. Ein solcher Erhaltungstrieb läßt sich wohl nur verstehen als Ausfluß eines immanenten Lust- resp. Unlustgefühls. Aber selbst wenn wir von vorn herein geneigt sind, die Grenzen der Elementareigenschaften eher zu weit als zu eng zu ziehen, so ist doch sicher, daß die specielle Form, welche diese Eigenschaften bei den verschiedenen Organismen angenommen haben, nur auf dem Wege der Variabilität und der Zuchtwahl erreicht worden sein kann. Das Regenerationsvermögen z. B. beruht sicherlich auf der primären Fähigkeit des Wachstums. Daß es sich aber in so unendlicher Mannigfaltigkeit äußert und vornehmlich den leicht verletzlichen Organen zukommt, das ist, wie WEISMANN (1899) kürzlich gezeigt hat, nur durch Selection zu erklären.

Auf S. 115 habe ich auf den Unterschied zwischen directen und indirecten Anpassungen hingewiesen. Die ersteren entstehen direct ohne Selection, indem der Organismus auf einen äußern oder innern (correlativen) Reiz zweckmäßig reagirt; die Zuchtwahl kann sich nur darin äußern, daß sie sich der auf diesem Wege erzielten individuellen Unterschiede bemächtigt. Die indirecten werden ausschließlich durch Selection auf Grund der Variabilität erzeugt. Eine Anzahl Forscher leugnen das Vorhandensein directer Anpassungen, weil sie die individuell erworbenen Eigenschaften für nicht übertragbar halten und dadurch zu jener weiteren Consequenz gedrängt werden. Es ist die Schule der sog. Neo-Darwinisten (WEISMANN, WALLACE, SPENGLER u. A.). Sie leugnen zwar nicht den Einfluß äußerer Factoren, bestreiten aber, daß auf diese Weise erbliche Anpassungen zu Stande kommen, offenbar weil sie annehmen, daß diese nur durch Summation vieler kleiner Schritte erzeugt werden können. SPENGLER (1898, p. 16) schreibt z. B.: »Offenbar kann die Entstehung der Fettschicht oder der Wegfall des Haarkleides der Walfische ebenso wenig durch die Einwirkung des Meerwassers auf diese Theile hervorgerufen werden, wie durch Übung. . . . Es ist gerade der neueren Forschung durch Anwendung systematisch angestellter Versuche gelungen, manche durchaus beständige und zum Theil recht complicirte Wirkungen äußerer Einflüsse nachzuweisen. Ja, ich nehme durchaus keinen Anstand, zuzugeben, daß viele Eigenschaften an Thieren und Pflanzen immer und ausnahmslos nur auf solche Weise entstehen. Bleiben gewisse Einwirkungen während der Entwicklung eines Thieres aus oder werden sie durch andere ersetzt, so muß die Folge davon sein, daß das betreffende Individuum in gewissen Eigenschaften von andern seiner Art abweicht. Aber Anpassungen kommen auf solche Weise nicht zu Stande. Dies anzunehmen haben wir keinen Anhalt.« Die Mehrzahl

der Forscher geht nicht so weit, sondern giebt die Möglichkeit directer Anpassungen zu, so z. B. um nur einige Namen zu nennen, DARWIN, HAECKEL, EIMER, ROMANES, LLOYD MORGAN, CUNNINGHAM, OSBORN, HENSLOW, welch Letzterer sogar allein auf diese Kraft der »Selbstanpassung«, ebenso wie auch WOLFF, die Entstehung der Anpassungen zurückführt. DARWIN giebt die Möglichkeit zu, meint aber, die größere Wahrscheinlichkeit spreche für die Zuchtwahl. »Es ist z. B. möglich, daß die Füße unserer Wasserhunde und jener amerikanischen Hunde, welche viel auf Schnee zu laufen haben, zum Theil dadurch mit Bindehäuten versehen worden sind, daß beständig ein Reiz auf ihre Zehen gewirkt hat, der sie ausgespreizt hat, . . . wer wird aber zu entscheiden wagen wollen, in wie weit der dicke Pelz arktischer Thiere oder deren weiße Farbe von der directen Wirkung eines strengen Klimas und wie weit von der Erhaltung der am besten geschützten Individuen während einer langen Reihe von Generationen abhängt?« (Var. V. 2, p. 456.) Mir scheint, daß man die Existenz directer Anpassungen nicht bezweifeln kann, wengleich es im speciellen Falle nie möglich sein wird, zu entscheiden, ob der directe oder der indirecte Weg beschritten worden ist, vorausgesetzt, daß man somatogene Erwerbungen für erblich hält. Geht eine Raupe auf eine andere Futterpflanze über und erhält dadurch eine etwas andere Färbung, so kann dies eine indifferente Veränderung, eine Verschlechterung oder Verbesserung bedeuten. Die Chancen für die letztere Möglichkeit sind wohl meist geringer als für die beiden andern, aber bei einer großen Zahl von Fällen muß der Zufall auch ab und zu im günstigen Sinne entscheiden. Ebenso kann die Flughaut der Flugbeutler, des *Galeopithecus* u. s. w. durch directen, correlativ von den beim Springen ausgespreizten Armen ausgehenden Reiz entstanden sein. Bei den Walen kann das Wasser direct die Haut und das subcutane Bindegewebe afficirt und Haarverlust und Fettschicht bewirkt haben. Derartige directe Anpassungen sind in zahllosen Fällen denkbar, warum sollten sie also in der Natur nicht auch existiren? Nur complicirte Anpassungen können auf diesem Wege nicht entstanden sein, wie ich früher bei Besprechung des PFEFFER'schen Einwandes (S. 77 ff.) gezeigt habe.

2. WALLACE's Satz, daß alle specifischen Merkmale nützlich sind oder in Correlation mit einer Anpassung stehen, ist eine werthlose Behauptung. Denn da wir über die correlativen Beziehungen der Organe nichts wissen, so ist damit nur ein Deckmantel für alle indifferenten Charaktere geschaffen. Die Thatsache selbst, daß Specieskennzeichen keine Anpassungen zu sein brauchen, sondern häufig ganz bedeutungslose Unterschiede betreffen, wird

damit anerkannt, und mehr hat Niemand behauptet. Näher gehe ich hierauf nicht ein, sondern verweise den Leser auf die gegen WALLACE gerichteten Ausführungen von RAY LANKESTER (1896), GULICK (1897) und HUTTON (1897). Für WALLACE hat sich meines Wissens neuerdings nur COCKERELL (1897, p. 12) ausgesprochen.

3. Die Zuchtwahl ist im Stande gleichzeitig mehrere Anpassungen bei derselben Art zu züchten. Dieser Satz ist eigentlich so selbstverständlich für Jeden, welcher etwas biologische Erfahrung besitzt, daß ich ihn nicht aufstellen würde, wenn nicht immer wieder das Gegentheil behauptet würde, so noch neuerdings von WOLFF (1898, p. 50). Wenn eine Art einen intensiven Kampf zur Erhaltung ihrer Existenz zu führen hat, so werden in der Regel verschiedene Abänderungen ihr unter den jeweiligen Bedingungen von Vortheil sein können. Ein viel verfolgtes Nagethier kann sich z. B. durch Schnelligkeit, scharfe Sinnesorgane, durch Anlegen oder Aufsuchen besonderer Schlupfwinkel retten. Wandert eine Meeresschnecke aus dem Flachwasser in die Gezeitenzone, so können sich nur solche Individuen erhalten, welche erstens sich fest ansaugen können, um der Brandung zu widerstehen, bei denen zweitens die Hautdrüsen gut functioniren, um die Haut vor dem Eintrocknen zu bewahren, und bei denen drittens eine verstärkte Hautathmung möglich ist. In solchen Fällen werden entweder nur solche Individuen sich erhalten, welche gleichzeitig allen diesen Bedingungen genügen, oder solche, welche wenigstens einen Vortheil besitzen. Durch Kreuzung vereinigen sich die Vorzüge der verschiedenen Individuen dann schließlich zu einem Mischtypus.

4. Satz von GULICK und ROMANES (1897, p. 34 ff.): Selection per se, d. h. eine bestimmte Form des Kampfes ums Dasein, führt nur zu monotypischer Entwicklung, divergente oder polytypische Entwicklung ist erst möglich, wenn eine andere Form der Isolation hinzukommt. Dieser Satz ist ohne Zweifel richtig. Eine bestimmte Form des Kampfes ums Dasein merzt alle diejenigen Individuen aus, welche gewisse unbedingt nothwendige Charaktere nicht besitzen. Dadurch entsteht ein gemeinsamer Typus. Erst wenn irgend ein Isolationsmittel hinzukommt (siehe S. 184 ff.), kann eine Spaltung der Art in zwei oder mehrere Formen erfolgen. Die natürliche Zuchtwahl vermag also nur eine Art allmählich umzugestalten und geradlinig weiter zu entwickeln, sie bewirkt aber an sich nicht eine divergente baumförmige Evolution. Diese resultirt aus geographischer, biologischer oder sexueller Isolation, welche in den meisten Fällen eine Form der extensiven Wirkungsweise des Kampfes ums Dasein ist.

5. Das Selectionsprincip darf nicht auf die anorganische Körperwelt übertragen werden. Dieser Satz richtet sich gegen CARL DU PREL's »Entwicklungsgeschichte des Weltalls«, in welcher der Kampf ums Dasein am Himmelsgewölbe proclamirt wird, und gegen J. WALTHER's »Auslese in der Erdgeschichte« (Jena 1895), welcher eine Selection darin findet, daß eine Gesteinsart oder eine Versteinerung der Zerstörung durch die Atmosphäriken länger widersteht als eine andere. Das Wesen der Selection besteht nicht darin, daß Gebilde von verschiedener Dauer sich von einander trennen — wenn das der Fall wäre, so würden Tausende von chemischen und physikalischen Processen auf Selection beruhen —, sondern ist darin zu sehen, daß durch eine Sonderung erhaltungsfähiger und erhaltungsunfähiger Körper eine Vervollkommnung, ein Fortschritt erzielt wird. Da die unbelebte Körperwelt eines Fortschritts aber überhaupt nicht fähig ist, so kann man bei ihr auch nicht von Auslese sprechen, es sei denn, daß man ausdrücklich betont, daß die organische und die anorganische Auslese vollständig differente Prozesse sind. Damit aber verliert die letztere jedes allgemeine Interesse.

Die vorstehenden Erörterungen werden hoffentlich gezeigt haben, daß ich weit davon entfernt bin, das Selectionsprincip zu überschätzen und einer »Allmacht der Naturzüchtung« das Wort zu reden. Sie wirft kein Licht auf die Entstehung der elementaren Lebensvorgänge. Variabilität und Vererbung bleiben ihren Ursachen nach ungelöste Räthsel. Zahllose indifferente Merkmale, welche für die Systematik der Arten und höheren Gruppen von größter Bedeutung sind, oder, wie die rudimentären Organe, für die Richtigkeit der Descendenzlehre schlagende Beweiskraft besitzen, hängen mit Selection gar nicht oder nur zum geringsten Theile zusammen. Es ist ferner wahrscheinlich, daß manche einfache Anpassungen und gewisse höchst nützliche Eigenschaften der Organismen, wie die Fähigkeit, sich an Schädlichkeiten zu gewöhnen, trophisch reizbar zu sein und einen Erhaltungstrieb zu besitzen, nicht auf Zuchtwahl beruhen. Aber trotz alledem sind der Kampf ums Dasein und die Selection unendlich wichtige Factoren, die täglich und stündlich das organische Geschehen beeinflussen und uns allein in den Stand setzen, die vielfach so wunderbar complicirten inneren und äußeren Anpassungen zu verstehen. Der richtige Standpunkt ist nach meiner Meinung der, weder von einer »Allmacht« noch von einer »Ohnmacht« der natürlichen Zuchtwahl zu sprechen, sondern sie, so wie es unser großer Meister DARWIN that, als einen wichtigen Factor zu bezeichnen, welcher zusammen mit andern Kräften die Welt der Organismen regiert.

Litteratur-Verzeichnis.

In das folgende Verzeichnis sind in erster Linie Schriften aufgenommen, die seit 1880 erschienen sind. Aus einer früheren Zeit sind nur besonders wichtige Abhandlungen berücksichtigt worden. Die Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit; manche Schriften werden mir entgangen sein, viele andere sind absichtlich fortgelassen worden, weil sie sich nicht kritisch, sondern einfach referierend und popularisierend über darwinistische Fragen äußern. Ferner sind nur solche Arbeiten hier zusammengestellt worden, welche vom zoologischen oder botanischen Standpunkte aus für oder gegen DARWIN Stellung nehmen, aber nicht die überwiegend philosophisch gehaltenen. Endlich enthält die Liste nur Schriften zur Selectionslehre, nicht solche, welche sich allgemein mit der Descendenzlehre befassen.

Hinsichtlich früher erschienenener Verzeichnisse darwinistischer Schriften verweise ich auf:

TASCHENBERG, O., Bibliotheca zoologica II. V. 1. Leipzig 1881. p. 517—557. (1861—80).

SEIDLITZ, G., Die Darwin'sche Theorie. 2. Aufl. Leipzig 1875.

HOLDER, Fr., Charles Darwin, his life and work. New York, London 1891. (War mir nicht zugänglich.)

Ein vorgesetztes * bedeutet, daß mir die Arbeit nur nach einem Referat, nicht im Original bekannt ist.

Den folgenden Herren, welche mir Litteratur aus ihren Privatbibliotheken zur Verfügung stellten, bin ich zu großem Danke verpflichtet: Prof. HILGENDORF, Prof. JAEKEL, Geh. Rath VON MARTENS, Dr. REH, Geh. Rath F. E. SCHULZE, Prof. SPENGLER, Prof. VON WAGNER.

ALDRICH, J. M., Courtship among the flies, in: Amer. Natural. V. 28. 1894. p. 35—37.

AMMON, OTTO, Der Abänderungsspielraum. Ein Beitrag zur Theorie der natürlichen Auslese, in: Naturw. Wochenschr. 1896. No. 12, 13, 14. Auch separat erschienen. Berlin 1896. Dümmler's Verlag. Referat von H. E. ZIEGLER, in: Zool. Ctrbl. V. 4. 1897. No. 2.

ASKENASY, E., Beiträge zur Kritik der Darwin'schen Lehre. Leipzig 1872.

AURIVILLIUS, CHR., Über secundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. in: Bihang Svenska Vet. Akad. Handl. V. 5. No. 25. 1880.

VON BAER, K. E., Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaft. Petersburg 1876. Cap. V. Über Darwin's Lehre. p. 235—480.

BAILEY, L. H., Experimental evolution amongst plants, in: Amer. Natural. V. 29. 1895. p. 318—325.

— Neo-Lamarckism and Neo-Darwinism, *ibid.* V. 28. 1894. p. 661—678.

— The survival of the unlike, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia. V. 35. 1896. p. 88—111.

*— Survival of the unlike. London 1896. p. 516. Referat in: Amer. Natural. V. 31. p. 140—142.

BALDWIN, J. MARK, Organische Selection, in: Biol. Ctrbl. V. 17. 1897. p. 385—387. Dasselbst noch einige Litteraturverweise. Derselbe Aufsatz auch in: Nature. V. 55. 1896. p. 558 und in: Revue scient. 24 Juillet. 1897. p. 123.

— A new factor in evolution, in: Amer. Natural. V. 30. 1896. p. 441—451, 536—553.

- BARON, R., Nouvelles considérations théoriques et expérimentales sur la loi DELBOEUF, in: Bull. sc. France Belgique. V. 25. 1893. p. 155—173.
- La loi de DELBOEUF, *ibid.* V. 22. 1890. p. 122—137.
- BATESON, W., Materials for the study of Variation. London, Macmillan, 1894.
- BEDDARD, F. E., Animal coloration. London 1892.
- BRAUN, FR., Zur geschlechtlichen Zuchtwahl der Sperlingsvögel, in: J. Ornithol. V. 47. 1899. p. 293—306.
- BROOKS, W. K., Lamarck and Lyell: a short way with Lamarckians, in: Nat. Sc. V. 8. 1896. p. 89—93.
- Lyell and Lamarckism, a Rejoinder, *ibid.* V. 9. 1896. p. 115—119.
- *— The law of heredity: A study of the cause of variation and the origin of living organisms. Baltimore 1883.
- BUMPUS, Referat über eine Arbeit in: Revue scientif. 22 Avril. 1899. p. 502 unter dem Titel: L'élimination des moins aptes.
- CATCHPOOL, E., An unnoticed factor in evolution, in: Nature. V. 31. p. 4. Nov. 1884.
- CLAPARÈDE, E., La sélection naturelle et l'origine de l'homme, in: Rev. Cours sc. V. 7. 1870. p. 564—571. Besprechung von WALLACE, Contributions to the theory of nat. selection.
- CLAUS, C., Über die Werthschätzung der natürlichen Zuchtwahl als Erklärungsprincip. Vortrag. Wien 1888.
- COCKERELL, T. D. A., Physiological specific characters, in: Nature. V. 56. 1897. p. 11, 12.
- The utility of specific characters, *ibid.* p. 31.
- Definite variations, *ibid.* V. 55. 1896. p. 439.
- *COE, CH. CL., Nature versus natural selection. London 1895. p. 591. Ref. in: Nature. V. 53. 1896. p. 386.
- CONKLIN, E. G., Discussion of the factors of organic evolution from the embryological standpoint, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia. V. 35. 1896. p. 78—88.
- COPE, E. D., The origin of the fittest, Essays on Evolution. London 1887.
- The energy of evolution, in: Amer. Natural. V. 28. 1894. p. 205—219.
- The primary factors of organic evolution. Chicago 1896.
- *CRAMER, FR., The logic of Darwin, a study in scientific method. Chicago, A. C. McClurg and Co., 1896. Ref. in: Nature. V. 56. 1897. p. 609—611.
- CUNNINGHAM, J. T., The evolution of flatfishes, in: Nat. Sc. V. 1. 1892. p. 191—199.
- Neuter insects and Darwinism, *ibid.* V. 4. 1894. p. 281—289.
- The origin of species among flatfishes, *ibid.* V. 6. 1895. p. 169—177, 233—239.
- Lyell and Lamarckism, a reply to Prof. BROOKS, *ibid.* V. 8. 1896. p. 326—331.
- The utility of specific characters, in: Nature. V. 54. 1896. p. 522, 523.
- The species, the sex and the individual, in: Nat. Sc. V. 13. 1898. p. 184—192, 233—239.
- Prof. Weldon's evidence of the operation of nat. selection, *ibid.* V. 14. 1899. p. 38—45. Im Wesentlichen derselbe Inhalt auch in: Nature V. 58. 1898. p. 593, 594.
- DAHL, FR., Die Bedeutung der geschl. Zuchtwahl bei der Trennung der Arten, in: Zool. Anz. V. 12. 1889. p. 262—266.

- DARWIN, CH., The sexual colours of certain butterflies, in: *Nature*. V. 21. 1879/80. p. 237.
- Über die Entstehung der Arten. 6. Aufl. Deutsch von J. V. CARUS. Stuttgart 1876.
- Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Nach der 2. engl. Ausgabe, deutsch von J. V. CARUS. 2 Bde. Stuttgart 1878.
- Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 4. Aufl. deutsch von J. V. CARUS. Stuttgart 1883.
- DELAGE, YVES, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.
- DELBOEUF, J., Les mathématiques et le transformisme, in: *Rev. scientif.* V. 19. 1877. p. 669—679.
- DODEL-PORF, A., Wesen und Begründung der Abstammungs- und Zuchtwahl-Theorie in zwei gemeinverständlichen Vorträgen. Zürich 1877.
- DÖDERLEIN, L., Phylogenetische Betrachtungen, in: *Biol. Ctrbl.* V. 7. 1887. p. 394—402.
- DOHRN, A., Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.
- DRIESCH, H., Entwicklungsmechanische Studien. VI., in: *Z. wiss. Zool.* V. 55. 1893.
- Die Maschinentheorie des Lebens, in: *Biol. Ctrbl.* V. 16. 1896. p. 353—368.
- DU BOIS-REYMOND, E., Darwin versus Galvani. Rede in der öffentl. Sitzung der kgl. preuß. Academie d. Wiss. am 6. Juli 1876. Berlin 1876.
- EIMER, Th., Die Entstehung der Arten. I. Theil. Jena, Fischer, 1888.
- Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig, Engelmann, 1897. (Theil II der Entstehung der Arten.)
- Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.
- Idem. Theil II. Jena 1895.
- EMERY, C., Einige Bemerkungen zu Herrn Dr. G. WOLFF's Aufsätze zur Kritik der Darwin'schen Lehre, in: *Biol. Ctrbl.* V. 10. 1890/91. p. 742—744.
- Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie, *ibid.* V. 13. 1893. p. 397—420. No. V. *Naturauslese*. — V. 14. 1894. p. 721—727. — V. 17. 1897. No. IX. *Variationsrichtungen und Germinalselection*. p. 142—146.
- GALTON, Theory of heredity, in: *Contemp. Rev.* V. 27. 1876. p. 80—95.
- GEDDES, P. and THOMSON, J. A., The evolution of sex. London 1889. XVI u. 322 pag. Ref. von V. HÄCKER in: *Biol. Ctrbl.* V. 10. 1890. p. 309—317.
- GIARD, A., Les mathématiques et le transformisme, in: *Revue scient.* V. 19. 1877. p. 771—774.
- Les facteurs de l'évolution, in: *Rev. scientif.* V. 44. 1881. p. 641—648.
- The principle of Lamarck and the inheritance of somatic modifications, in: *Nature*. V. 43. 1891. p. 328—332.
- GOETTE, A., Über Vererbung und Anpassung. Rectoratsrede. Straßburg 1898.
- GULICK, J. T., The variations of species as related to their geograph. distribution, illustrated by the Achatinellinae, in: *Nature*. 18. July 1872.
- Diversity of evolution under one set of external conditions, in: *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)* V. 11. p. 496—505.
- Divergent evolution through cumulative segregation, *ibid.* V. 20. 1888. p. 189—274.

- GULICK, J. T. Intensive segregation, or divergence through independent transformation, *ibid.* V. 23. 1890. p. 312—380.
- Divergent evolution and the Darwinian theory, in: *Amer. J.* (3) V. 39. 1890. p. 21—30.
- The utility of specific characters, in: *Nature.* V. 55. 1896/97. p. 508—509.
- HAACKE, W., *Gestaltung und Vererbung.* Leipzig, Weigel Nachf., 1893.
- *Aus der Schöpfungswerkstatt.* 2. Aufl. Berlin 1897.
- HAASE, E., Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden, in: *Biblioth. zool.* No. 8. 1891.
- HAECKEL, E., *Generelle Morphologie.* V. 2. 1866.
- Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. 1875.
- *Natürliche Schöpfungsgeschichte.* 9. Aufl. Berlin 1898.
- HARTMANN, E., *Wahrheit und Irrthum im Darwinismus.* Berlin 1875.
- HEADLEY, F. W., Evolution and the question of chance, in: *Nat. Sc.* V. 14. 1899. p. 356—363.
- HENSLOW, G., The origin of species without the aid of natural selection, in: *Nat. Sc.* V. 5. 1894. p. 257—264.
- * — The origin of plantstructures by selfadaptation to the environment. London 1895.
- * — The origin of floral structures by insect and other agencies. London 1895.
- Does nat. selection play any part in the origin of species among plants, in: *Nat. Sc.* V. 11. 1897. p. 166—180.
- Scientific proofs versus a priori assumptions, *ibid.* V. 13. 1898. p. 103—108.
- Mimetic resemblances in animals and plants, *ibid.* V. 14. 1899. p. 121—127.
- * HOLDER, Fr., Charles Darwin: His life and work. New York, London, G. P. Putnam's Sons, 1891. Ref. in: *Nature.* V. 44. 1891. p. 337—339.
- HOUSSAY, F., Quelques remarques sur les lois de l'évolution, in: *Bull. sc. France Belgique.* V. 24. 1892. p. 130—160.
- HUTTON, F. W., The place of isolation in organic evolution, in: *Nat. Sc.* V. 11. 1897. p. 240—246.
- The problem of utility, in: *Journ. Linn. Soc. London (Zool.).* V. 26. 1897. p. 330—334.
- HYATT, ALPHEUS, Lost characteristics, in: *Amer. Natural.* V. 30. 1896. p. 9—17.
- JÄGER, G., In Sachen Darwin's. Stuttgart 1874.
- Die Darwin'sche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion. Stuttgart 1869.
- JAEKEL, O., Darwinismus und Descendenzlehre, in: *Himmel und Erde.* 1898.
- JAMESON, H. LYSTER, On a probable case of protective coloration in the house-mouse, in: *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)* V. 26. 1898. p. 465—474.
- JORDAN, K., On mechanical selection and other problems, in: *Novit. zool.* V. 3. 1896. p. 426—525.
- Reproductive divergence: a factor in evolution? in: *Nat. Sc.* V. 11. 1897. p. 317—320.
- KANE, W. F. DE V., Observations on the development of melanism in *Camptogramma bilineata*, in: *Irish Naturalist.* V. 5. 1896. p. 74.
- KASSOWITZ, M., *Allgemeine Biologie.* V. 2. Vererbung und Entwicklung. Wien 1899.
- * KEELER, A. CH., Evolution of the colours of North-American Landbirds, in: *California Acad. Sc. San Francisco.* 1893.

- v. KENNEL, Studien über sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen. I. Der sexuelle Dimorphismus bei Schmetterlingen und Ursachen desselben, in: Schr. naturforsch. Ges. Dorpat. No. 9. 1896. 64 pag. Referat in: Biol. Ctrbl. V. 16. 1896. p. 745ff.
- KNATZ, L., Über Entstehung und Ursache der Flügelmängel bei den Weibchen vieler Lepidopteren, in: Arch. Naturg. Jg. 57. V. 1. 1891. p. 49—74.
- KÖLLIKER, A., Über die Darwin'sche Schöpfungstheorie, in: Z. wiss. Zool. V. 14. 1864. p. 174—186.
- Morphologie und Entwicklung des Pennatulidenstammes, in: Abh. Senckenberg. Ges. Frankfurt. 1872. p. 403 ff.
- KRAMER, P., Theorie und Erfahrung. Beiträge zur Beurtheilung des Darwinismus. Halle 1877.
- KRAUSE, E., Über die Nachtheile der einseitigen Anpassung, in: Kosmos. V. 19. 1886. p. 161—175.
- KRÖNIG, Das Dasein Gottes und das Glück des Menschen, materialistisch-erfahrungsphilosophische Studien, insbesondere über die Gottesfrage und den Darwinismus. Berlin, Elwin Staude, 1874.
- *MARSHALL, ARTH. MILNES, Lectures on the Darwinian Theory. London 1894. Ref. in: Nature. V. 52. 1895. p. 219.
- MINOT, CH. S., Vererbung und Verjüngung, in: Biol. Ctrbl. V. 15. 1895. p. 571—587.
- MIVART, GEORGE ST., On the genesis of species. 2. Aufl. London 1871.
- MORGAN, LLOYD C., Animal life and intelligence. London 1890/91.
- MORRIS, CH., Intelligent selection, in: Amer. Natural. V. 22. 1888. p. 145—150.
- NÄGELI, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, Leipzig 1884.
- Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865.
- NORMAN DOUGLASS, G., On the Darwinian hypothesis of sexual selection, in: Nat. Sc. V. 7. 1895. p. 326—332, 398—406.
- NOTHNAGEL, H., Die Anpassung der Organismen bei pathologischen Veränderungen, in: Wiener medicin. Blätter. V. 17. 1894. p. 159—163.
- NUTTING, C. C., Some of the causes and results of polygamy among the Pinnipedia, in: Amer. Natural. V. 25. 1891. p. 103—112. (Zusatz dazu von TH. GILL p. 495, 496.)
- ORTMANN, A. E., On natural selection and separation, in: Proc. Amer. phil. Soc. V. 35. 1896. p. 175—192.
- OSBORN, H. F., The palaeont. evidence for the transmission of acquired characters, in: Amer. Natural. V. 23. 1889. p. 561—566.
- Are acquired variations inherited? *ibid.* V. 25. 1891. p. 191—216.
- The difficulties in the heredity theory, *ibid.* V. 26. 1892. p. 537—567.
- Alte und neue Probleme der Phylogenese, in: Ergeb. Anat. Entw. V. 3. 1893. p. 584—619.
- Certain principles of progressively adaptive variation observed in fossil series, in: Nature. 30. August 1894.
- The hereditary mechanism and the search for the unknown factors of evolution, in: Biol. Lectures Woods Holl. Boston. — Abdruck in: Amer. Natural. V. 29. 1895. p. 418—439.
- The limits of organic selection, in: Amer. Natural. V. 31. 1897. p. 944—951.

- *OSBORN, H. F., From the Greeks to Darwin, an outline of the development of the evolution idea. London, New York, Macmillan, 1895. Ref. in: *Nature*. V. 52. 1895. p. 361—363.
- OUDEMANS, J. TH., Falter aus castrirten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen, in: *Zool. Jahrb.* V. 12. Syst. 1899. p. 72—88.
- PACKARD, ALPH. S., On certain factors of evolution, in: *Amer. Natural.* V. 22. 1888. p. 805—821.
- *PASCOE, P. FR., The Darwinian theory of the origin of species. London, Guerny and Jackson, 1890. Ref. in: *Nature*. V. 43. 1891. p. 409—412.
- PECKHAM, GEORGE W. and ELIZABETH G., Additional observations on sexual selection in Spiders of the family Attidae, with some remarks on Mr. WALLACE's theory of sexual ornamentation. Milwaukee 1890; und in: *Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin.* V. 1. No. 3. 1890. p. 117—151.
- *— Observations on sexual Selection in spiders of the family Attidae, *ibid.* V. 1. wahrscheinlich No. 1. 1889. jedenfalls um p. 43 herum (nach Citat).
- *PEARSON, K., The chances of death, and other studies in evolution. 2 vols. 8°. pp. XII, 380 and IV, 460. London, Edward Arnold, 1897. 25 s.
- Idem. Referat von W. F. R. WELDON in: *Nat. Sc.* V. 11 1897. p. 50—54, gegen welches PEARSON *ibid.* p. 115 ff. einige Bemerkungen macht.
- The utility of specific characters, in: *Nature*. V. 54. 1896. p. 460, 461.
- Reproductive selection, in: *Nat. Sc.* V. 8. 1896. p. 321—325.
- PFEFFER, G., Die Umwandlung der Arten, ein Vorgang functioneller Selbstgestaltung, in: *Verh. naturw. Ver. Hamburg* (3) V. 1. 1894.
- Über die Umwandlung der Arten auf Grund des Überlebens eines verschieden gearteten Durchschnitts je nach dem Wechsel der Lebensbedingungen, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.* V. 3. 1894. p. 57—69.
- PFLÜGER, E., Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur, in: *Arch. ges. Physiol.* V. 15. 1877. p. 57—103.
- PLATT BALL, W., Natural selection and Lamarckism, in: *Nat. Sc.* V. 2. 1893. p. 337—349.
- Neuter Insects and Lamarckism, *ibid.* V. 4. 1894. p. 91—97.
- POULTON, E. B., The colours of animals. London 1890.
- *— Theories of evolution, in: *Proc. Boston Soc. nat. Hist.* V. 26. 1894.
- *— Charles Darwin and the theory of nat. selection. London 1896. Ref. in: *Nature*. V. 55. 1897. p. 289.
- Nat. selection the cause of mimetic resemblances and common warning colours, in: *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)* V. 26. 1898. p. 558—612.
- LANKESTER, E. RAY, Panmixia, in: *Nature*. V. 42. 1890. p. 5 u. 52.
- The utility of specific characters, *ibid.* V. 54. 1896. p. 365, 366.
- v. REICHENAU, W., Über den Ursprung der secund. männlichen Geschlechtscharaktere, insbesondere bei den Blatthornkäfern, in: *Kosmos*. V. 10. 1881/82. p. 172—94 m. 1 Tafel.
- REID, ARCHDALL G., A theory of retrogression, in: *Nat. Sc.* V. 13. 1898. p. 396—405.
- REINKE, J., Die Welt als That. Umriss einer Weltansicht auf naturwiss. Grundlage. Berlin, Gebrüder (Elwin) Paetel, 1899.
- RHOADS, N. S., Probable causes of polygamy among birds, in: *Amer. Natural.* V. 24. 1890. p. 1024—1036.
- ROMANES, G., Natural selection and dysteleology, in: *Nature*. V. 9. 1874. p. 361—362.

- ROMANES, G., Rudimentary organs, in: *Nature*. V. 9. 1874. p. 440—441.
- Disuse as a reducing cause in species, *ibid.* V. 10. 1874. p. 164.
- Physiological selection, in: *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)* V. 19. 1886. p. 337—411. (Ein Auszug hiervon ist: *Physiol. Selection*, an additional suggestion on the origin of species, in: *Nature*. V. 34. p. 314, 336, 362.)
- *Physiolog. Selection*, in: *Nineteenth Cent.* V. 21. 1887. p. 59—80.
- Panmixia, in: *Nature*. V. 41. 1890. p. 437—439 und V. 42. 1890. p. 79—80.
- Darwin und nach Darwin. Leipzig, deutsch von B. NÖLDEKE. V. 1. Die Darwinsche Theorie. 1892. V. 2. Darwinistische Streitfragen (Vererbung, Nützlichkeit). 1895. V. 3. Darwinistische Streitfragen (Isolation, physiol. Auslese). 1897.
- Mr. H. SPENCER on natural selection, in: *Contemp. Rev.* V. 63. 1893. p. 499—517.
- A Note on Panmixia, *ibid.* V. 64. p. 611—612.
- Panmixia, in: *Nature*. V. 49. 1893/94. p. 599, 600.
- ROUX, W., Über die Leistungsfähigkeit der Principien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmäßigkeiten des thierischen Organismus. Breslau 1880. Ges. Abhandl. V. 1. No. 3. p. 102—133.
- Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881. Ges. Abhandl. V. 1. No. 4. p. 135—422.
- Der züchtende Kampf der Theile im Organismus. Autoreferat über die vorige Abhandlung, in: *Biol. Ctrbl.* Vol. 1. 1881. p. 241—251. Ges. Abhandl. No. 5. p. 423—437.
- RYDER, J. A., A geometrical representation of the relative intensity of the conflict between organisms, in: *Amer. Natural.* V. 26. 1892. p. 923—929.
- SCHILDE, J., Frühlingsbeobachtungen über die naturimmanente Erzeugung der Flügelpracht und Anpassung von Schmetterlingen, in: *Entomol. Nachr.* V. 10. 1884. p. 141—147.
- Selectionskritische Seitenblicke ins Insectenleben auf nordischen Mooren, *ibid.* p. 3—9.
- SEIDLITZ, G., Die Darwin'sche Theorie. Dorpat 1871. 2. Aufl. 1875.
- Beiträge zur Descendenztheorie. Leipzig 1876. Enthält: 1. Die chromatische Function als natürliches Schutzmittel. 2. Baer und die Darwin'sche Theorie.
- SETZ, AD., Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Theil. Fortpflanzung, in: *Zool. Jahrb.* V. 7. Syst. 1893. p. 823—851.
- SEMPER, M., Über Convergencerscheinungen bei fossilen Brachiopoden, in: *Neues Jahrb. Min.* V. 1. 1899. p. 231—254. tab. 15—17.
- SPENCER, H., Principles of Biology. 1864.
- Principien der Biologie, deutsch von B. VETTER. Stuttgart 1876.
- Die Factoren der organischen Entwicklung, in: *Kosmos*. V. 1. 1886. p. 241—272, 321—347.
- The inadequacy of »natural selection«, in: *Contemp. Rev.* Febr., March. 1893. p. 153—166, 439—456. Deutsch: Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl, in: *Biol. Ctrbl.* V. 13. 1893. p. 696, 705, 737 und Nachschrift V. 14. 1894. p. 230, 259.
- Prof. Weismann's theories, in: *Contemp. Rev.* May 1893.
- A rejoinder to Prof. WEISMANN, in: *Contemp. Rev.* V. 64. Dec. 1893. p. 893—912.
- Weismannism once more, *ibid.* V. 66. Oct. 1894. p. 592—608.

- SPENCER, H., *Principles of Biology*. V. 1. Revised and enlarged edition. London 1898. Der Appendix B p. 602—691 enthält einen Abdruck der vier vorstehenden Aufsätze unter dem Titel: The inadequacy of nat. Selection.
- SPENGLER, J. W., *Zweckmäßigkeit und Anpassung*. Acad. Rede. Gießen 1898 und Jena, Fischer, 1898.
- Charles Robert Darwin, in: *Biol. Ctrbl.* V. 2. 1882. p. 417—435.
- SPITZER, H., *Beiträge zur Descendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft*. Leipzig, Brockhaus, 1886.
- SPICLER, A., *Kritisches Referat über WEISMANN, Germinalselection*, in: *Biol. Ctrbl.* V. 18. 1898. p. 753—767.
- Referat über WEISMANN, *Neue Gedanken zur Vererbungsfrage*, *ibid.* p. 203—208.
- STEINACH, E., *Untersuchungen zur vergl. Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen*, in: *Arch. ges. Physiol.* V. 56. 1894. p. 304—338.
- STOLZMANN, JEAN, *Quelques remarques sur le dimorphisme sexuel*, in: *Proc. zool. Soc. London*. 1885. p. 421—432.
- *SYME, D., *On the modification of organisms*. London, Kegan Paul, Trench and Co., 1890. Ref. in: *Nature*. V. 43. 1891. p. 529, 530.
- TAYLER, J. LIONEL, *The study of variations*, in: *Nat. Sc.* V. 12. 1898. p. 231—238.
- THOMSON, J. ARTHUR, *The endeavour after wellbeing*, in: *Nat. Sc.* V. 8. 1896. p. 21—26.
- TODD, J. E., *Directive coloration in animals*, in: *Amer. Natural.* V. 22. 1888. p. 201—207.
- UNBEHAUN, J., *Versuch einer philosophischen Selectionstheorie*. Jena 1896. 150 pgg. Ref. in: *Nature*. V. 56. 1897. p. 49, 50.
- VERNON, H. M., *Reproductive divergence, an additional factor in Evolution*, in: *Nat. Sc.* V. 11. 1897. p. 181—189.
- *Reproductive divergence: A rejoinder*, *ibid.* p. 404—407.
- VIRCHOW, R., *Über den Transformismus*. Vortr. gehalten auf d. Naturf. Vers. Wiesbaden. Abdruck in: *Biol. Ctrbl.* V. 7. 1887. p. 545—561.
- *Descendenz und Pathologie*, in: *Arch. Pathol.* V. 103. 1886. Abdruck in: *Biol. Ctrbl.* V. 6. 1886. p. 97—108, 129—137, 161—178.
- WAGNER, M., *Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen*. Leipzig 1868.
- WALLACE, A. R., *Contributions to the theory of natural selection*. London, Macmillan, 1870.
- *Darwinism*. London 1889. Ref. von RAY LANKESTER in: *Nature*. V. 40. 1889. p. 566—570.
- *Are individually acquired characters inherited?* in: *Fortnightly Rev.* V. 53. 1893. p. 490—98.
- *Rev. GEORGE HENSLOW on natural selection*, in: *Nat. Sc.* V. 5. 1894. p. 177—183.
- *The problem of utility: are specific characters always or generally useful?* in: *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)* V. 25. 1896. p. 481—496.
- *The utility of specific characters*, in: *Nature*. V. 59. 1898/99. p. 246.
- WEISMANN, A., *Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie*. Leipzig 1868.
- *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung*. Jena, Fischer, 1892.
- *Aufsätze über Vererbung und verwandte biolog. Fragen*. Jena, Fischer, 1892. (Aus der Zeit von 1882—1891.)

- WEISMANN, A., Die Allmacht der Naturzüchtung, eine Erwiderung an H. SPENCER. Jena. — Auch erschienen englisch: Allsufficiency of nat. selection, in: *Contemp. Rev.* V. 64. 1893. p. 309—338, 596—610.
- Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.
- Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.
- Über Germinal-Selection, in: C. R. 3. Congrès internat. Zool. Leyde, und Jena, Fischer, 1896.
- Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration, in: *Anat. Anz.* V. 15. 1899. 31 pag.
- WIENER, O., Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur, in: *Ann. Physik.* V. 55. 1895. Abdruck auch in: *EDER's Jahrb. Photogr.* 1896.
- WIGAND, A., Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's. Braunschweig. V. 1. 1874, V. 2. 1876, V. 3. 1877.
- WELDON, F. R., An attempt to measure the death rate due to the selective destruction of *Carcinus maenas* with respect to a particular dimension, in: *Proc. Roy. Soc. London.* V. 57. 1895. p. 360—379 (wird verbessert durch die Arbeit von 1898).
- Address to the Zool. Section of the British Assoc. for Advanc. Sc. Bristol. 1898. Abdruck in: *Nature.* V. 58. 1898. p. 499—506.
- Erwiderung auf die Einwürfe von CUNNINGHAM, *ibid.* p. 595—596.
- WOLFF, G., Der gegenwärtige Stand des Darwinismus. (Vortrag.) Leipzig, Engelmann, 1896.
- Beiträge zur Kritik der Darwin'schen Lehre. (Gesammelte Aufsätze aus dem *Biol. Ctrbl.*) Leipzig, Georgi, 1898.
- Erwiderung auf Herrn Prof. EMERY's »Bemerkungen« über meine »Beiträge«, in: *Biol. Ctrbl.* V. 11. 1891. p. 321—330.

Discussion:

Herr Prof. K. MÖBIUS (Berlin) bemerkt, daß Eigenschaften der Organismen, welche als nützlich oder erhaltungsmäßig angesehen werden, niemals für sich allein, sondern stets mit vielen anderen Eigenschaften ihrer Wohngebiete zusammen auf die lebenden Individuen einwirken. Dadurch wird die genaue Ermittlung des Umfanges ihrer besonderen erhaltungsmäßigen Wirkung sehr erschwert.

Der völlig überzeugte Theoretiker glaubt an die Wirklichkeit seiner Ansichten über die Natur der Organismen, obgleich er den ganzen und vollen Reichthum der lebenden Individuen nicht kennt.

Die verschiedenen Hypothesen über die Entstehung der Arten sind Kämpfe der menschlichen Logik mit der Wirklichkeit.

An der Discussion nahmen ferner Theil die Herren Dr. LÜHE, Dr. PFEFFER, HOYLE, DUNCKER, HEINCKE und der Vortragende.

Vortrag des Herrn Dr. GEORG DUNCKER (Hamburg):

**Wesen und Ergebnisse der variationsstatistischen Methode
in der Zoologie.**

Von jeher hat man die zoologischen und botanischen Objecte für gewöhnlich als isolirte Naturkörper betrachtet, welche einzeln beschrieben und dem Grade ihrer morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Ähnlichkeit nach in abstracte Gruppenbegriffe, die systematischen Kategorien, zusammengefasst werden. Diese herkömmliche Betrachtungsweise ist jedoch in so fern unzureichend, als die Individuen irgend welcher systematischen Kategorien niemals einzeln, sondern stets in mehr oder minder großen Complexen, als Individuenstämme, auftreten. Seit ungefähr einem Jahrzehnt nun besteht neben ihr noch eine andere, welche nicht bloß die morphologischen Eigenschaften der einzelnen Individuen, sondern vor Allem diejenigen der natürlichen Complexe gleichartiger Individuen zum Gegenstand ihrer Untersuchungen erhebt. Sie nimmt innerhalb der Botanik und der Zoologie dieselbe Stellung ein, wie etwa die Ethnographie in der Anthropologie. Entsprechend ihrer besonderen Aufgaben bedient sie sich einer besonderen Arbeitsmethode, deren mannigfache Entwicklungsstufen und Auszweigungen unter dem Namen »Variationsstatistik« zusammengefaßt seien und deren Wesen und Ergebnisse uns hier beschäftigen sollen.

In der Anthropologie ist die Variationsstatistik seit vier bis fünf Jahrzehnten heimisch. Der Grund hierfür liegt theils darin, daß am Menschen zuerst die Verschiedenheit der Individuen in ihren einzelnen Eigenschaften wissenschaftliche Beachtung fand, theils darin, daß dieser Zweig der Biologie sich am längsten mit Problemen beschäftigt hat, welche sich nicht mehr durch zusammenhangslose Beobachtungen an einzelnen Individuen lösen lassen, sondern die eingehende Untersuchung von Individuengruppen als solchen fordern, Probleme, welche vor Allem durch die Rassenbildung der Menschheit gegeben sind.

Zoologie und Botanik beschäftigen sich zunächst mit der Untersuchung der individuellen Objecte auf ihre einzelnen Eigenschaften und deren Entstehung hin (anatomische Morphologie und Entwicklungsgeschichte). Dabei ergibt sich die morphologische Ungleichwerthigkeit der Individuen, so daß sie nach dem Grade ihrer Übereinstimmung zu Gruppen höheren oder niederen Ranges zusammentreten, welche dann ihrerseits als einheitliche Objecte wissenschaftlicher Untersuchung dienen (Systematik, vergleichende Anatomie).

Derjenige als Einheit angesehene Individuencomplex, welcher der

zoologischen und botanischen Betrachtungsweise für gewöhnlich zu Grunde gelegt wird, ist die Species. Mehr oder minder ausschließlich werden alle biologischen, systematischen und anatomischen Erkenntnisse auf sie bezogen. Die Species ist jedoch keineswegs etwas Einheitliches; abgesehen von ihren systematischen Unterbegriffen, der Varietät und der Rasse, besteht sie empirisch aus Individuen, welche räumlich und zeitlich getrennt sind und gegenseitig in Blutsverwandtschaft verschiedenen Grades stehen. An diesen Individuen nun treten innerhalb der Species regelmäßig morphologische Differenzirungen ihrer gemeinsamen Eigenschaften auf, welche durch sog. constitutionelle Factoren (Geschlecht und Entwicklungsstufe), sowie durch die Schar der erkennbaren äußeren Existenzbedingungen (Localität, Bodenformation, Klima, Nahrung u. s. w.) hervorgerufen werden. Wirklich einheitliche und in sich ohne Weiteres zusammengehörige Individuencomplexe sind erst solche, deren morphologische Beschaffenheit durch keinen der genannten Factoren differenzirt worden ist. Doch selbst noch innerhalb solcher »Formeneinheiten«, wie ich sie genannt habe [7], findet man bei Untersuchung jeder einzelnen Eigenschaft individuelle Verschiedenheiten.

Die Species ist also nichts in sich Einheitliches, eine Erkenntnis, welche durch die an Unmöglichkeit grenzende Schwierigkeit ihrer Begriffsdefinition bestätigt wird. Sie zerfällt in zahlreiche, durch verschiedene Factoren bedingte, in sich variable Formeneinheiten, die sich vielfach zu Rassen oder Varietäten vereinigen lassen. Jede Formeneinheit wieder ist eine Summe von unter sich mehr oder weniger verschiedenen Individuen, deren einzelne Eigenschaften sich zwar im Laufe ihrer Entwicklung, d. h. zeitlich, verändern, aber in einem einzelnen gegebenen Zeitpunkt unveränderlich erscheinen, so daß es unrichtig ist, von variirenden oder nicht variirenden Individuen zu sprechen. Individuengruppen dagegen sind in jedem Augenblick ihrer Existenz und in jeder einzelnen Eigenschaft variabel. Somit tritt erst an den Eigenschaften von Individuengruppen die Thatsache der Variation hervor und kann nur an solchen erkannt und untersucht werden.

Die exacte Kenntnis der Variationserscheinungen ermöglicht eine richtigere Einsicht in die systematische Beziehung von Individuencomplexen zu einander; ferner ist sie ein Mittel, pathologische von normalen morphologischen Befunden zu unterscheiden; ihre größte Bedeutung endlich erlangt sie für die theoretische Erklärung der als Vererbung und als Descendenz bekannten Beziehungen der organischen Individuen zu einander.

Object einer Variationsuntersuchung sind die Eigenschaften des

Individuencomplexes und zwar, den Gesetzen der Induction gemäß, zunächst die des primitivsten, der Formeneinheit. Das Ziel derselben ist sowohl qualitativ: die Erkenntnis der existirenden individuellen Verschiedenheiten dieser einzelnen Eigenschaften, die wir ihre Varianten nennen wollen, als auch quantitativ: die Erkenntnis des Häufigkeitsverhältnisses, in welchem die Varianten jeder Eigenschaft zu einander stehen.

Der principielle Unterschied zwischen der einzelnen Eigenschaft eines Individuums und der eines Individuencomplexes besteht also darin, daß die erstere durch eine einzige qualitative Angabe ausgedrückt werden kann, während für die zweite mehrere qualitative Angaben, außerdem aber auch die Angabe des Häufigkeitsverhältnisses, in welchem diese Varianten der Eigenschaft zu einander stehen, nothwendig sind. Bisher hat man im Allgemeinen diese Nothwendigkeit wenig berücksichtigt. Die Eigenschaften einer Individuengruppe, wie z. B. die der Species, wurden entweder durch kritiklose Verallgemeinerung entsprechender, als »typisch« oder »normal« betrachteter Einzelbefunde oder durch aus meist wenig zahlreichen Einzelbeobachtungen gewonnene Durchschnittswerthe, welche natürlich nur idealisirte Einzelbefunde darstellen, oder besten Falls durch Angabe sog. Variationsumfänge (Variationsbreiten) beschrieben; die letzteren sind rein zufällige Beobachtungsergebnisse ohne dauernden Werth, lassen aber wenigstens erkennen, daß die Gruppe in der betreffenden Eigenschaft überhaupt variiert, ohne den Modus ihrer Variation anzugeben. Als einzige quantitative Angaben dienten gelegentlich unbestimmte Ausdrücke wie »häufig« und »selten«.

Um jedoch sowohl qualitative Differenzen vergleichbarer Objecte als auch die Häufigkeit jener zu fixiren, bedient man sich der Statistik. Eine Statistik ist die nach bestimmten Gesichtspunkten geordnete Zusammenstellung qualitativer Differenzen eines als Untersuchungsgegenstand dienenden Complexes zahlreicher Objecte und der Häufigkeit, in welcher dieselben gefunden wurden.

Zwecks Erforschung der Variation irgend einer Eigenschaft bei einer Formeneinheit hat man demnach diese Eigenschaft an möglichst zahlreichen Individuen der Formeneinheit zu untersuchen, die Einzelvarianten, in welchen sie bei ihnen auftritt, zu notiren und schließlich die Häufigkeit jeder der so gefundenen Varianten zu ermitteln. Dieses Verfahren ist für jede Eigenschaft, für Form- und Farbverhältnisse sowohl wie für Maß- und Zahlverhältnisse von Organen der Individuen anwendbar.

Als erste Erkenntnis vom Wesen der Variation ergibt sich dann, daß bei etwas größeren Mengen untersuchter Individuen derselben

Formeneinheit die relativen Frequenzen der Einzelvarianten der Eigenschaft nahezu constant bleiben. Hat man also z. B. dreimal je ca. 500 Individuen derselben Formeneinheit auf eine Eigenschaft hin untersucht und stets nahezu gleiche Procentsätze ihrer Varianten gefunden, so darf man auf Grund des Gesetzes der großen Zahlen schließen, daß auch bei der gesammten Formeneinheit diese Varianten in gleichem Häufigkeitsverhältnis stehen. Zweitens ergibt sich, daß nahe verwandte Formeneinheiten, wie z. B. die beiden Geschlechter derselben Rasse und zu gleicher Entwicklungsstufe, sowohl in dem Durchschnittswerth wie in dem Variationsumfang einer Eigenschaft übereinstimmen können und doch in der Frequenzvertheilung ihrer Varianten merklich differiren. Solche Differenzen von Individuencomplexen aber ergeben sich ausschließlich bei der statistischen Betrachtung der Variationsverhältnisse ihrer Eigenschaften.

Für isolirt betrachtete, nicht zahlenmäßig ausdrückbare Eigenschaften, wie plastische Form- und Farbverhältnisse, ist die statistische Untersuchung ihrer Variation hiermit abgeschlossen¹. Handelt es sich jedoch um numerische Eigenschaften, wie Anzahlen homologer Organe, oder Dimensionen, so stellen ihre Varianten Zahlen dar, welche um constante Größen, die Zählungs- oder die Maßeinheiten, differiren, und dieser Umstand erlaubt eine weitere Verwerthung der bisherigen Resultate. Zunächst ordne man die beobachteten Varianten ihrem Zahlenwerthe nach und notire bei jeder derselben die Häufigkeit, in welcher sie bei den (n) untersuchten Individuen gefunden wurde. Auf diese Weise ergibt sich die empirische Variationsreihe der Eigenschaft für n Individuen. So untersuchte WELDON [20] die Zahl der oberen Rostralzähne an 915 Individuen von *Palaemonetes varians* aus Plymouth; er fand

die Varianten:	1	2	3	4	5	6	7	(Rostralzähne),
mit den Frequenzen:	2	18	123	372	349	50	1	(Individuen).

Für eine solche Variationsreihe erhält man eine übersichtliche graphische Darstellung dadurch, daß man auf einer Abscissenachse als Basis die einzelnen Varianten ihrem Zahlenwerthe nach geordnet als Punkte gleichen Abstands einträgt und die relative (procentua-

¹ Neuerdings strebt man mehr und mehr dahin, auch diese Verhältnisse zahlenmäßig auszudrücken; speciell für die numerische Bestimmung von Farbenvariationen empfiehlt DAVENPORT (in: Science. N.S. V.9. No. 220. p. 415—419) die Anwendung eines Farbenkreisels mit gegen einander verstellbaren Scheiben, welche sechs verschiedene Grundfarben aufweisen. Die bestimmten Combinationen dieser Farben ergeben ein numerisches Maß für die beobachteten Farbenvarianten.

rische) Häufigkeit jeder dieser Varianten durch eine in dem betreffenden Punkte errichtete Ordinate von bestimmter Länge darstellt. Die geradlinige Verbindung je zweier benachbarter Ordinaten begrenzt zugleich mit der als Basis dienenden Abscissenachse das 100 Flächen-

einheiten enthaltende Variationspolygon der Eigenschaft (Fig. 1).

Der Durchschnittswert der letzteren (hier 4,3117), aus den einzelnen Varianten und ihren Frequenzen ermittelt, ist als ein Punkt (M) der Abscissenachse darstellbar; die in diesem errichtete Ordinate heie die Schwerpunktsordinate (y_c) des Variationspolygons. Der Gipfel des Polygons liegt gewohnlich in der Nhe der Schwerpunktsordinate; die Variante, zu welcher er gehort, hat man als Modalvariante bezeichnet (Fig. 1, Var. 4); dieselbe ist jedoch weder »typischer« noch »ntzlicher« als irgend eine andere existierende Variante.

In Fig. 2 (O , N , P) sind drei Variationspolygone, die Strahlzahl der Afterflosse bei drei verschiedenen Localformen von *Pleuronectes fesus* darstellend, ber derselben Abscissenachse gezeichnet. Ihre Mittelwerthe betragen: westliche Ostsee (O) 39,46, sdostliche Nordsee (N) 41,56, Plymouth (P) 43,61; ihre Modalvarianten sind dementsprechend 39, 41 und 44.



Fig. 1. Empirisches (—) und theoretisches (----) Variationspolygon der Zahl der oberen Rostralzhne bei *Palaemonetes varians* in Plymouth (WELDON [20]). — y_c Schwerpunktsordinate, errichtet in M (Durchschnittswert), in theoretischer Lnge; y_m Gipfelordinate der Variationscurve; ϵ Variabilittsindex.

Die einzelnen Frequenzordinaten werden in der Regel um so niedriger, je weiter sie sich von der Schwerpunktsordinate entfernen. Ferner ist das Variationspolygon um so breiter und niedriger, je beträchtlicher die Variabilität der Eigenschaft ist, während umgekehrt einer geringen Variabilität ein hohes und schmales Variationspolygon entspricht (siehe Fig. 1 und 2). Einen einfachen Ausdruck für die Variabilität einer Eigenschaft findet man in der Wurzel aus dem Mittel der Quadrate der Abweichungen ihrer einzelnen beobachteten Varianten von ihrem Durchschnittswert. Diese Größe, welche wir den Variabilitätsindex (ϵ) der Eigenschaft nennen wollen, ist als

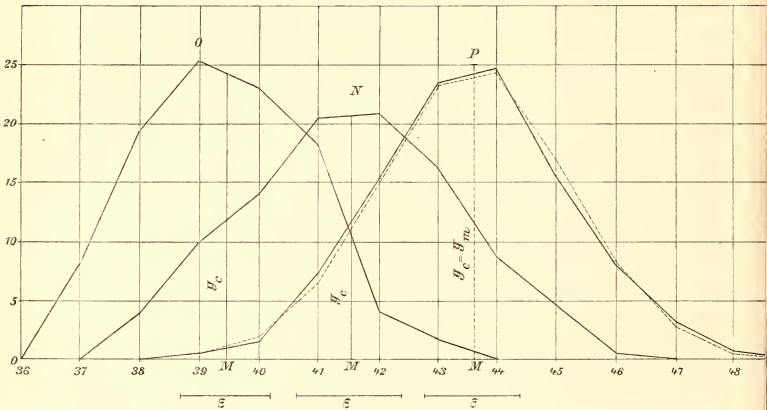


Fig. 2. Variationspolygone der Strahlzahl der Afterflosse bei drei Localformen von *Pleuronectes flesus*; nach eigenen Zählungen. O = westliche Ostsee, N = südöstliche Nordsee, P = Plymouth. Weitere Erklärungen unter Fig. 1.

ein Abschnitt der Abscissenachse darstellbar und in derselben Einheit wie die Varianten der Eigenschaft ausgedrückt. Für die oben angeführte Variationsreihe (*Palaemonetes*) beträgt ϵ 0,8627 Rostralzähne, für die drei Reihen von *Pleuronectes flesus* bzw. 1,4838, 1,7739, 1,6026 Flossenstrahlen.

Während nun die Durchschnittswerte einer Eigenschaft schon bei verschiedenen Formeneinheiten derselben Species beträchtlich differieren können, bleiben ihre Variabilitätsindices nicht nur bei den Formeneinheiten derselben, sondern häufig auch bei denen verschiedener, derselben Gattung oder sogar nur derselben Familie angehöriger

Species annähernd gleich², eine Thatsache, welche bisher nicht genügend beachtet worden ist und deren Bedeutung m. E. darin besteht, daß der Variabilitätsindex der Ausdruck der physiologischen Reactionsfähigkeit eines bestimmten Organs auf die gleich näher zu betrachtenden individuellen Variationsursachen hinsichtlich einer bestimmten Eigenschaft ist. Einzelne Autoren nahmen jedoch eine mehr oder weniger constante Beziehung zwischen der Größe des Durchschnittswerthes einer Eigenschaft und der ihres Variabilitätsindex an.

Durchschnittswerth und Variabilitätsindex einer numerischen Eigenschaft sind die ersten zur Beschreibung ihrer Variation nothwendigen Daten. Beide müssen sich stets ergänzen; doch vermögen sie nur eine angenäherte Vorstellung von der Variation der Eigenschaft zu geben. Eine vollkommene Beschreibung derselben liegt erst vor, wenn durch Analyse ihres Variationspolygons eine Curve ermittelt ist, welche die Gestalt desselben bestimmt, d. h. auf welcher die Eckpunkte desselben liegen. Dies setzt aber voraus, daß mathematische Beziehungen zwischen den Varianten resp. ihrer Abweichung vom Durchschnittswerth der Eigenschaft und ihren Frequenzen bestehen.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung fällt die Ähnlichkeit der Variationspolygone mit Binomialpolygonen auf. Letztere entstehen durch graphische Darstellung der Summationsreihen, die sich bei der Entwicklung von Binomialausdrücken, wie $(p + q)^c$, ergeben. Thatsächlich stehen beide in naher Verwandtschaft zu einander. Bei numerisch variirenden Eigenschaften hat man im Vergleich zum Durchschnittswerth positiv und negativ von ihm abweichende Varianten zu unterscheiden. Da jedes Geschehen in der Natur von Ursachen abhängig ist, so sind wir gezwungen, theils positiv, theils negativ wirksame Variationsursachen anzunehmen, über deren Anzahl und Wirkungsintensität jedoch nichts bekannt ist. Diese Ursachen müssen verschieden von denen sein, welche den Gesamtcharakter der Formeneinheit bestimmen und gleichzeitig schwächere Wirksam-

² Beispiele:

	I. Strahlzahlen der		Rückenflosse		Afterflosse	
			<i>M</i>	<i>ε</i>	<i>M</i>	<i>ε</i>
bei <i>Pleuronectes flesus</i> , Ostsee					39,46	1,4838
» » » Nordsee					41,56	1,7739
» » » Plymouth			61,7214	2,3895	43,6098	1,6026
» » <i>americanus</i> (BUMPUS [4])			65,0600	2,4467	48,6200	1,8188
» <i>Rhombus maximus</i> (PETERSEN [14])			62,78	2,2533	45,86	1,6792
	II. Zahl der Rostralzähne		dorsal		ventral	
bei <i>Palaemonetes varians</i> (WELDON [20])			4,3137	0,8627	1,6984	0,4799
» » <i>vulgaris</i>			8,2819	0,8145	2,9781	0,4477

keit als diese besitzen. Jedes Individuum einer Formeneinheit nun erfährt sein besonderes Lebensschicksal, und dieser Ausdruck umfaßt die Summe außerordentlich zahlreicher und minimaler, in den verschiedensten Combinationen auf es einwirkender Prozesse, die natürlich weder für alle Individuen der Formeneinheit, noch für jeden Augenblick der Existenz des Einzelwesens dieselben zu sein brauchen. So gelangt man zu der Vorstellung, daß eine enorme Anzahl ihrer geringen Wirksamkeit halber als unter sich gleichwerthig zu betrachtender Elementarursachen der Variation, von denen ein Theil positive, ein anderer Theil negative Abweichungen vom Durchschnittswerth der einzelnen Eigenschaften hervorzurufen im Stande ist, innerhalb der Formeneinheit auf jedes Individuum einwirken könnte, in jedem einzelnen Falle jedoch nur zum Theil einwirkt. Dieser Theil ist eine beliebige Combination von positiv und negativ wirksamen Variationsursachen und besitzt als solche eine größere oder geringere Wahrscheinlichkeit, welcher entsprechend auch ihr Effect innerhalb der Gesamtheit der Individuen häufiger oder seltener eintritt. Die Gruppe der positiv wirksamen Ursachen kann der der negativen an Umfang gleich oder von dieser verschieden sein.

Von derartigen Überlegungen ausgehend hat man die Variationsreihen numerischer Eigenschaften mathematisch untersucht und thatsächlich gefunden, daß die Größe der Variantenfrequenzen dem Gesetz der Wahrscheinlichkeit von Combinationen nach den eben besprochenen Bedingungen unterliegt, ein Gesetz, für welches neuerdings PEARSON [12] einen umfassenden Ausdruck in seiner verallgemeinerten Wahrscheinlichkeitscurve (Variationscurve) gefunden hat. Dies ist meines Wissens der erste Nachweis von einer mathematischen Gesetzmäßigkeit biologischen Geschehens. — Die weitere Thätigkeit bei der Untersuchung einer Variationsreihe besteht also in der Auffindung der ihr Variationspolygon bestimmenden Wahrscheinlichkeitscurve. Sie setzt das Studium der bereits ziemlich umfangreichen mathematischen Litteratur über diesen Gegenstand voraus, und ich kann daher an dieser Stelle nicht näher auf sie eingehen. Die Methode PEARSON'S habe ich kürzlich in einer Form dargestellt, welche speciell für den Gebrauch seitens des Biologen berechnet ist [7].

Die Variationscurven sind symmetrisch, wenn die beiden Gruppen von Variationsursachen gleich, oder asymmetrisch, wenn dieselben ungleich groß sind, und innerhalb der Formeneinheit stets eingipflig. Bei symmetrischen Curven fallen die Gipfel- und die Schwerpunktsordinate zusammen (Fig. 3 *b*), während sie bei asymmetrischen einen Abstand von einander aufweisen (Fig. 3 *a*), der mit der Asymmetrie

der Curve wächst. Drückt man diesen Abstand durch den Variabilitätsindex aus, so erhält man eine unbenannte Zahl, den Asymmetrieindex (A) der Curve, welcher entsprechend der Stellung der Schwerpunkts- zur Gipfelordinate entweder positiv oder negativ ist. Positive Curvenasymmetrie bedeutet Überwiegen der negativ wirksamen Variationsursachen, negative das Gegenteil.

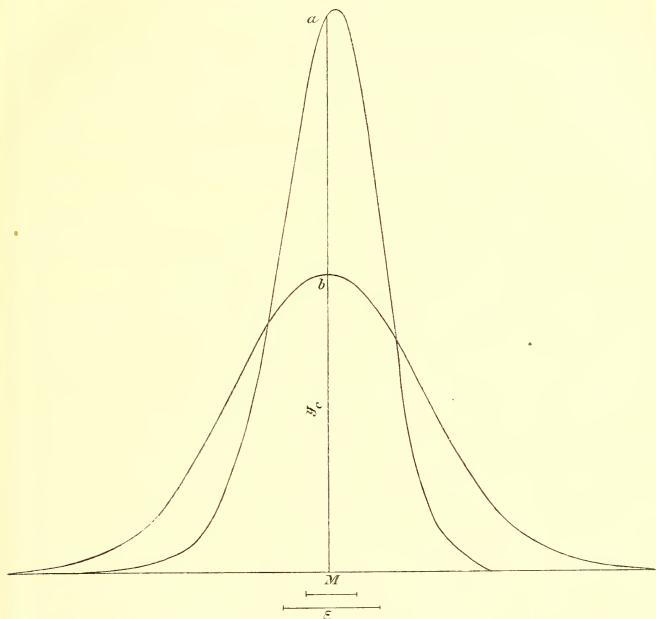


Fig. 3. Die Variationscurven von Fig. 1 (a) und Fig. 2 P (b), mit ihren Abscissen und ihren Schwerpunktsordinaten zur Deckung gebracht. a ist asymmetrisch; ihr Gipfel liegt rechts von der Schwerpunktsordinate, der flacher abfallende Ast links, der steiler abfallende rechts vom Gipfel. b ist um die Schwerpunktsordinate symmetrisch.

Alle sechs Variationspolygone sowie die beiden Curven enthalten die gleiche Area
 $100 \cdot 10 \cdot 2 \text{ mm}^2 = 20 \text{ cm}^2$.

Fragt man also nach der Variation einer numerischen Eigenschaft bei einer Formeneinheit, so wird diese Frage durch Angabe des Durchschnittswerths, des Variabilitäts- und des Asymmetrieindex, sowie durch die Ordinatenformel der Variationscurve der Eigenschaft

vollständig beantwortet. Aus diesen vier Daten kann man die Variationsreihe jederzeit bis auf einen geringfügigen Fehler³, der mit steigender Anzahl der untersuchten Individuen abnimmt, reconstruieren. Die ersten drei derselben lauten für unser Beispiel (*Palaemonetes*) $M = 4,3137$, $\varepsilon = 0,8627$, $A = -0,1735$; die Curve selbst (Fig. 3 a) ist eine Variationscurve des Typ IV (PEARSON [12]) von der Form

$$y = y_0 (\cos \mathcal{J})^{2m} e^{-\tau \mathcal{J}},$$

in welcher y_0 , m und τ durch Rechnung zu bestimmende Constante und $\mathcal{J} = f(x)$ die Variable bedeuten. Der Fehler, um welchen sich das empirische und das berechnete Variationspolygon (Fig. 1) nicht decken, beträgt nur 0,3% der Area jedes derselben, wie sich aus der vorzüglichen Übereinstimmung der empirischen (f) und der berechneten (y) Frequenzen der Variationsreihe ergibt:

Varianten:	0	1	2	3	4	5	6	7	(Rostralzähne)
f		2	18	123	372	349	50	1	} (Individuen).
y	0,1	1,7	18,3	122,2	374,6	345,9	51,7	0,5	

Ferner läßt sich aus jenen vier Daten der wahrscheinliche Variationsumfang der Eigenschaft für jede beliebig angenommene Individuenzahl berechnen; wie aus der Eigenschaft der Variationscurve als einer Wahrscheinlichkeitscurve hervorgeht, ist derselbe direct von der Anzahl der existirenden Individuen abhängig, so daß wir z. B. eine Variante von der Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{10\ 000\ 000}$ nicht wohl in einem Stamm von nur 10 000 Individuen erwarten dürfen. Findet man umgekehrt bei einer im Übrigen gut passenden Variationscurve, daß eine einzelne extreme Variante empirisch wesentlich häufiger auftritt, als es ihrer Wahrscheinlichkeit nach zu erwarten ist, so deutet dieser Befund darauf hin, daß die Variante nicht oder nicht ausschließlich durch normale Variation zu Stande gekommen ist, sondern daß pathologische Prozesse bei ihrer Entstehung mitwirkten; diese Annahme findet ihre Controlle in der später zu erwähnenden Correlationsrechnung. Durch derartige Variationsbefunde wurde ich z. B. auf die bisher anscheinend unbekannte Fähigkeit der Syngnathiden aufmerksam gemacht, nach Verlust der hinteren Körpersegmente nicht nur eine vollständige Schwanzflosse, sondern wahrscheinlich auch das Urostyl zu regeneriren. Ich behalte mir vor, über die betr. Befunde und Experimente an anderer Stelle ausführlich zu berichten. Beim Vergleich mehrerer Formeneinheiten derselben oder verschiedener

³ Die Größe des Fehlers ist bei sonst gleichen Bedingungen umgekehrt proportional der Wurzel aus der Zahl der untersuchten Individuen.

Species hinsichtlich einer einzelnen numerischen Eigenschaft müssen alle etwaigen Differenzen jener in den Differenzen der vier statistischen Daten ihren präzisen Ausdruck finden. — Nach Untersuchung sämtlicher Formeneinheiten einer Species auf eine einzelne Eigenschaft hin würde man durch graphische Darstellung ihrer Variation ein System von Variationscurven erhalten, die sich zum Theil decken und deren Schwerpunktsordinaten mehr oder weniger von einander entfernt wären, während die Variabilitätsindices annähernd gleiche Länge behielten (siehe Fig. 2). Ein Theil der Formeneinheiten bildete den Ausdruck der constitutionellen Differenzirung der Species nach Geschlecht und Entwicklungsstufe, während der übrige ihrer Differenzirung durch die Verschiedenheit der äußeren Lebensbedingungen entspräche. Haben letztere nicht nur eine einzige, sondern mehrere Eigenschaften gleichzeitig beeinflußt, so liegt Rassen- oder Varietätenbildung innerhalb der Species vor.

Bisher handelte es sich um die Variation je einer einzelnen Eigenschaft in der Formeneinheit. Da jedoch alle Eigenschaften derselben variiren, so bleibt zu untersuchen, ob dies stets unabhängig von einander geschieht oder ob sich eine Abhängigkeit zwischen den Variationsprocessen verschiedener Eigenschaften nachweisen läßt. Auch hier kommt wiederum die Wahrscheinlichkeitsrechnung zu Hilfe. Die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens unabhängig von einander eintretender Ereignisse ist bekanntlich gleich dem Product der Wahrscheinlichkeiten des Eintretens jedes einzelnen dieser Ereignisse. Jede Abweichung von diesem Verhalten innerhalb einer größeren Beobachtungsserie läßt auf eine ursächliche Beziehung der Ereignisse, hier der individuell combinirt auftretenden Varianten, zu einander schließen. Diese ursächliche Beziehung kann direct: die eine Eigenschaft eine Variationsursache der anderen (Correlation s. str.), — oder indirect sein: beide sind von gemeinsamen Variationsursachen abhängig (Symplasia). Der Vergleich der wirklichen Frequenzen von individuellen Variantencombinationen zweier Eigenschaften innerhalb einer größeren Menge von Individuen derselben Formeneinheit mit ihren wahrscheinlichen Frequenzen läßt also stets erkennen, ob zwischen diesen Eigenschaften sogenannte correlative Beziehungen bestehen oder nicht.

Hinsichtlich numerischer Eigenschaften nun existiren einfache Berechnungsmethoden (GALTON, PEARSON) für den Grad der Abweichung der wirklichen Frequenz ihrer Variantencombinationen von ihrer wahrscheinlichen Häufigkeit. Diese ergeben unbenannte Zahlen zwischen Null (keine Abweichung von der Wahrscheinlichkeitsrechnung) und Eins; durch letztere wird der denkbar höchste Grad der Ab-

weichung der Combinationsfrequenzen von ihrer Wahrscheinlichkeit bezeichnet, in so fern jede einzelne Variante der einen Eigenschaft bei sämtlichen sie aufweisenden Individuen nur mit einer bestimmten einzelnen der anderen combinirt auftritt. Solche unbenannten Zahlen heißen die Correlationscoefficienten der untersuchten Eigenschaftspare. Der empfehlenswertheste Correlationscoefficient wird nach PEARSON'S Methode [13] als das mittlere Product der individuell combinirt auftretenden relativen Abweichungen der beiden Eigenschaften von ihren Durchschnittswerthen berechnet, wobei unter »relativen Abweichungen« die absoluten Abweichungen ausgedrückt durch ihre Variabilitätsindices zu verstehen sind. Wie die Variabilitätsindices homologer Eigenschaften, so zeigen auch die Correlationscoefficienten homologer Eigenschaftspare eine gewisse Ähnlichkeit, selbst bei verschiedenen Species (WARREN [17]). Ich erblicke in diesem Verhalten wiederum den Ausdruck von physiologischen Reactionen der Organe hinsichtlich der betr. Eigenschaften.

Je nachdem die correlativ combinirten Varianten zweier Eigenschaften durchschnittlich beide gleichzeitig über resp. unter ihren Durchschnittswerthen liegen oder die eine von ihnen eine positive, die andere eine negative Abweichung von ihrem Durchschnittswerth darstellt, erhält man positive oder negative Correlationscoefficienten und spricht demgemäß von positiver oder negativer Correlation. Variationsreihen, welche in positiver Correlation stehen, streben zur Bildung constanter Differenzen der individuell combinirten Varianten (Antimerie), umgekehrt solche, die in negativer Correlation zu einander stehen, zur Bildung constanter Variantensummen (Metamerie), und zwar wird die Constanz dieser Summen resp. Differenzen um so bemerkbarer, je höher der Correlationscoefficient ist. Die Constanz der Variantensummen d. i. negative Correlation, kommt vorwiegend für metamer angeordnete Eigenschaften, bei sog. homöotischer Variation derselben in Betracht, die der Variantendifferenzen, also positive Correlation, bei antimer angeordneten Eigenschaften, besonders bei solchen mit symmetrischer Variation. — Bei partiell abnormer Variation einer Eigenschaft werden ihre correlativen Beziehungen zu anderen Eigenschaften seitens ihrer abnormen Variante durchbrochen.

Wie es möglich ist, die Frequenzen von individuellen Variantencombinationen zweier oder mehrerer Eigenschaften auf ihre Wahrscheinlichkeit, resp. ihre correlativen Beziehungen hin zu prüfen, so ist es umgekehrt möglich, das Zusammentreffen von Varianten einer und derselben Eigenschaft bei zwei oder mehreren Individuen, die zu einander in bestimmten Beziehungen stehen, in gleicher Weise zu behandeln. Dies kann z. B. bei dem Nachweis in Betracht kommen,

ob eine Eigenschaft bei der geschlechtlichen Zuchtwahl eine Rolle spielt; ferner bei der Untersuchung, ob eine Eigenschaft erblich ist oder nicht. In ersterem Falle müssen die durch die Paarung bewirkten Variantencombinationen einer und derselben Eigenschaft der männlichen und der weiblichen Thiere correlative Beziehungen aufweisen, also nicht bloß durch ihre Wahrscheinlichkeit bedingt sein, im zweiten gilt dasselbe für Erzeuger und Nachkommen. Diesem zoologisch noch fast⁴ völlig brach liegenden Gebiet haben sich GALTON und PEARSON auf anthropologischem Felde gewidmet.

Variationsstatistische Untersuchungen sind für alle Arten von Eigenschaften möglich; ihre unmittelbaren Resultate bestehen in der Erkenntnis der relativen Frequenz ihrer Varianten und darin, ob ihre Variation in Abhängigkeit von derjenigen anderer Eigenschaften steht oder nicht. Sofern es sich um numerisch ausdrückbare Eigenschaften handelt, erhält man außerdem das specielle Gesetz, nach welchem sich ihre Varianten auf die existirenden Individuen der Formeneinheit vertheilen, und den Correlationscoefficienten, nach welchem die Varianten verschiedener Eigenschaften individuell combinirt auftreten. Aus der mathematischen Analyse der Variationserscheinungen ergibt sich, daß constitutionelle Factoren und die erkennbaren äußeren Lebensbedingungen die Species zu Formeneinheiten und deren Obergruppen differenziren, welche in erster Linie durch die Durchschnittswerthe ihrer Eigenschaften gekennzeichnet sind. Innerhalb der Formeneinheit sind zahlreiche weitere unbekanntere Variationsursachen in schwächerem Maße wirksam, welche durch ihre Combination die individuellen Verschiedenheiten der Eigenschaften in charakteristischen Frequenzverhältnissen hervorrufen. Je nach der physiologischen Eigenart der Organe bestimmter Species reagiren dieselben hinsichtlich ihrer Eigenschaften stärker oder schwächer auf die Variationsursachen, so daß jene ihren Ausdruck in den Variabilitätsindices der letzteren findet.

Der Gedanke, Individuencomplexe statistisch bis zur Aufstellung von Variationsreihen zu durchforschen, ist nicht neu; speciell in der Ichthyologie, in welcher weitaus die meisten systematischen Merkmale Maße und Anzahlen, also numerische Eigenschaften, sind, hat bereits

⁴ WARREN [18] hat neuerdings eine kleine Studie über parthenogenetische Vererbung bei *Daphnia* veröffentlicht.

1857 A. CZERNAY [5] »Beobachtungen über das Variiren der Artkennzeichen der Süßwasserfische in der Umgegend von Charkow« angestellt. Aus den siebziger Jahren sind hier ferner HEINCKE's [10] Untersuchungen über die Varietäten des Herings zu erwähnen. Doch alle derartigen älteren Arbeiten beziehen sich stets auf ein so kleines Material, daß es für die mathematische Analyse der Variationserscheinungen werthlos bleibt.

Erst 1890 erschien in den Proc. Roy. Soc. London die erste zoologische Arbeit, in welcher die Ergebnisse statistischer Beobachtungsreihen numerischer Eigenschaften mathematisch analysirt wurden. WELDON [19] hatte, GALTON's Anregung folgend, *Crangon vulgaris* von drei Fundorten auf vier verschiedene Dimensionen in größeren Mengen untersucht und gefunden, daß ihre Variation dem GAUSS'schen Fehlergesetz, einem häufigen Specialfalle von PEARSON's verallgemeinerter Wahrscheinlichkeitscurve folgte, und daß dieselben für jeden dieser Fundorte eigenthümliche Mittelwerthe besaßen. Hieran anschließend wies WELDON [21] zwei Jahre später correlative Beziehungen zwischen einigen untersuchten Eigenschaften von *Crangon* nach GALTON's Methode nach. Es folgte eine Reihe von Untersuchungen über Variation und Correlation bei *Carcinus maenas*, Alters-, Geschlechts- und Fundortsunterschiede gewisser Dimensionen behandelnd und dieselben zum Theil auf selective Prozesse zurückführend [22, 23]. Ferner ergab sich hierbei ein Dimorphismus des weiblichen Geschlechts der Neapler Localform, welchen GIARD [9] auf parasitäre Einwirkungen zurückzuführen suchte. Inzwischen beschäftigten sich WELDON's Schüler THOMPSON und WARREN mit der Variation und Correlation von Dimensionen des *Palaemon serratus* [15], *Carcinus maenas* [16] und *Portunus depurator* [17]. WARREN constatirte zuerst die später wiederholt bestätigte Thatsache, daß Correlationscoefficienten homologer Eigenschaften nicht nur bei den Formeneinheiten derselben, sondern auch bei solchen verwandter, aber verschiedener Species annähernd gleich bleiben. Auch hat WARREN als erster Zoologe PEARSON's vervollkommnete Methodik in der mathematischen Analyse statistischer Untersuchungsreihen befolgt. THOMPSON fand, daß eine und dieselbe Formeneinheit in verschiedenen Jahren bestimmt gerichtete Abänderungen ihrer Eigenschaften nach Durchschnittswerth und Variabilitätsindex erkennen läßt, ein Befund, der von WELDON weiter verfolgt und erst kürzlich [24] als ein Beweis zu Gunsten der Selectionstheorie angeführt wurde.

Während der Führer der englischen statistisch-zoologischen Schule vor Allem das Selectionsproblem verfolgt, hat sich die nordamerikanische Schule unter Führung C. B. DAVENPORT's mehr morpho-

logischen Untersuchungen gewidmet. An einem sehr reichen Material (4000 Individuen) untersuchte zuerst DAVENPORT in Gemeinschaft mit C. BULLARD [6] den Einfluß des Geschlechts auf die Variations- und Correlationsconstanten. Auf seine Anregung hin untersuchten ferner BREWSTER [1] und FIELD [8], der eine an Säugethieren, der andere an Insecten, die Beziehung zwischen der Variabilität bestimmter Eigenschaften und ihrer systematischen Bedeutung, um zu dem Resultat zu gelangen, daß jene mit dieser steige. Allerdings scheint mir das Untersuchungsmaterial dieser Forscher zur definitiven Erledigung der Frage noch zu klein.

Neben diesen mathematisch-analytischen Arbeiten sind seit dem Aufkommen der statistischen Methode noch manche nicht analytische veröffentlicht worden, welche ebenfalls ein großes Untersuchungsmaterial umfassen; von diesen möchte ich als besonders interessant BUMPUS' Untersuchungen über Variation und Mutation zweier von Europa nach Nordamerika eingeführter, recht heterogener Thierarten erwähnen, des Sperlings [2] und der Strandschnecke [3]. In beiden Fällen ist vor Allem die bedeutende Steigerung der Variabilität gegenüber den europäischen Stammformen bemerkenswerth.

In Deutschland stehen auf zoologischem Gebiet HEINCKE und ich mit der Anwendung der variationsstatistischen Methode noch isolirt da. HEINCKE's Interesse liegt vorwiegend auf dem Gebiet der Rassenbildung innerhalb der Species, und ich betrachte als eine besonders wichtige Erweiterung der Variationsstatistik seine Methode, auf Grund der statistischen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Rassen die Zugehörigkeit jedes einzelnen Individuums zu einer von ihnen zu bestimmen [11]. — Die Zahl der Mitarbeiter auf botanischem Gebiet nimmt von Jahr zu Jahr in erfreulicher Weise zu. Abgesehen von deutsch veröffentlichenden ausländischen Forschern, wie H. DE VRIES und E. VERSCHAEFFELT, hat sich F. LUDWIG seit Langem mit der statistischen Erforschung des FIBONACCI-Gesetzes im Pflanzenreich und H. VOECHTING kürzlich in einer classischen Arbeit mit Blütenvariation beschäftigt. Der große Vorzug der botanischen Objecte besteht in ihrer leichteren Verwendbarkeit für das Experiment, wie z. B. bezüglich der Erforschung der Vererbungsgesetze.

Falls es mir in diesem Vortrag gelungen ist, nachzuweisen, daß die variationsstatistische Methode auf haltbaren logischen Grundlagen beruht und durch ihre Eigenart im Stande ist, neue und werthvolle Erkenntnisse zu fördern, die nicht mittels irgend einer anderen Arbeitsmethode gewonnen werden können, so glaube ich die Hoffnung

hegen zu dürfen, daß ihre Anwendung auch bei den deutschen Zoologen allmählich Verbreitung finden wird. Die für sie nothwendigen mathematischen Vorkenntnisse gehen nicht über die Anforderungen des Maturitätsexamens hinaus. Die exacten und eindeutigen Resultate der analytischen Methode bieten einen besonderen Reiz, und es darf nicht übersehen werden, daß eine präzise Ausdrucksweise jeder wissenschaftlichen Thätigkeit zum Vortheil gereicht. Die rein statistische Forschung, sei sie auf die Lösung theoretischer oder auf die morphologischer Probleme gerichtet, betrachte ich nur als die Vorstufe zu einer wichtigeren Arbeitsrichtung, bei welcher statistisch-analytische und somit kritisch verwerthbare Resultate mit Hilfe von Massenexperimenten gewonnen werden. Hierzu würde allerdings ein besonderes Institut nothwendig sein, welches sich von dem üblichen biologischen Laboratorium durch den großartigen Maßstab seiner Einrichtungen zu Zuchtzwecken, vom taxonomischen Museum durch Vorkehrungen zur übersichtlichen Bewahrung großer Mengen gleichartiger Individuen unterscheidet, deren Nachuntersuchung sowohl zur Controlle als zur Vervollständigung früherer Forschungen wichtig werden kann. Auf die hervorragende praktische Bedeutung eines solchen Instituts für Land-, Forst- und Gartenwirthschaft, für Fischerei und Viehzucht kann ich an dieser Stelle nur hinweisen; seine Hauptaufgabe aber bliebe naturgemäß die wissenschaftliche Forschung, deren Resultate direct oder indirect wieder der Praxis zu Gute kommen. — Vorerst aber wünsche ich der statistisch-analytischen Methode in der Zoologie die ihr gebührende Anerkennung: nicht als der einzig gültigen Art wissenschaftlichen Arbeitens, sondern als eines neuen und den übrigen gleich geachteten Werkzeugs zum Aufbau unserer Wissenschaft.

Verzeichnis der angeführten Schriften.

1. BREWSTER, E. T., A measure of variability and the relation of individual variations to specific differences, in: Proc. Amer. Ac. Arts Sc. V. 32. No. 15. 1897. p. 268—280.
2. BUMPUS, H. C., The variations and mutations of the introduced sparrow, in: Biol. Lectures Woods Holl (1896). 1897. p. 1—15.
3. ——— The variations and mutations of the introduced Littorina, in: Zool. Bull. V. 1. No. 5. 1898. p. 247—259.
4. ——— On the identification of fish artificially hatched, in: Amer. Natural. V. 32. No. 378. 1898. p. 407—412.
5. CZERNAY, A., Beobachtungen über das Variiren der Artkennzeichen der Süßwasserfische in der Umgegend von Charkow, in: Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou Vol. 30 No. 1. 1857. p. 227—249.

6. DAVENPORT, C. B. and BULLARD, C., Studies in morphogenesis. VI.: A contribution to the quantitative study of correlated variation and the comparative variability of the sexes, in: Proc. Amer. Ac. Arts Sc. V. 32. No. 4. 1896. p. 85—97.
7. DUNCKER, G., Die Methode der Variationsstatistik, in: Arch. Entwicklungsmech. V. 8. H. 1. p. 112—187. Sep.: Leipzig, Engelmann, 1899.
8. FIELD, W. L. W., A contribution to the study of individual variation in the wings of Lepidoptera, in: Proc. Amer. Ac. Arts Sc. V. 33. No. 21. 1898. p. 389—395.
9. GIARD, A., Sur certains cas de dédoublement des courbes de GALTON dus au parasitisme et sur le dimorphisme d'origine parasitaire, in: C. R. Soc. biol. (sér. 10.) V. 1. No. 13. 1894. p. 350—353.
10. HEINCKE, F., Die Varietäten des Herings, in: Jahresb. Comm. wiss. Unters. dtsh. Meere. I: Jg. 4—6. 1876—1878. p. 37—132. II: Jg. 7—11. 1879—1883. p. 1—86.
11. ——— Naturgeschichte des Herings, in: Abh. dtsh. Seefischerei-Vër. V. 2. H. 1 u. 2. 1898.
12. PEARSON, K., Contributions to the mathematical theory of evolution. II. Skew variation in homogeneous material, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London. V. 186A. No. 123. 1894. p. 71—110.
13. ——— Idem. III. Regression, heredity and panmixia, *ibid.* V. 187A. No. 175. 1896. p. 253—318.
14. PETERSEN, C. G. J., On the biology of our flat-fishes: Appendix II, in: Dan. biol. Station Rep. 4 (1893). 1894. p. 123—137.
15. THOMPSON, H., On correlations of certain external parts of *Palaemon serratus*, in: Proc. Roy. Soc. London. V. 55. No. 333. 1894. p. 234—240.
16. ——— On certain changes observed in the dimensions of parts of the carapace of *Carcinus maenas*, *ibid.* V. 60. No. 361. 1896. p. 195—198.
17. WARREN, E., Variation in *Portunus depurator*, *ibid.* No. 362. 1896. p. 221—243.
18. ——— An observation on inheritance in parthenogenesis, *ibid.* V. 65. No. 415. 1899. p. 154—158.
19. WELDON, W. F. R., The variations occurring in certain Decapod Crustacea. I. *Crangon vulgaris*, *ibid.* V. 47. No. 291. 1890. p. 445—453.
20. ——— *Palaemonetes varians* in Plymouth, in: Journ. mar. biol. Assoc. Un. Kingd. (N. S.) V. 1. No. 2. 1892. p. 459—461.
21. ——— Certain correlated variations in *Crangon vulgaris*, in: Proc. Roy. Soc. London. V. 51. No. 308. 1892. p. 2—21.
22. ——— On certain correlated variations in *Carcinus maenas*, *ibid.* V. 54. No. 328. 1893. p. 318—329.
23. ——— Report of the committee for conducting statistical inquiries into the measurable characteristics of plants and animals. Part I: An attempt to measure the death-rate due to selective destruction of *Carcinus maenas* with respect to a particular dimension, *ibid.* V. 57. No. 344. 1895. p. 360—379.
24. ——— On the principal objections urged against the theory of natural selection, in: Rep. 68. Meet. Brit. Assoc. Bristol. 1899. p. 887—902, und in: Nature. V. 58. No. 1508. 1898. p. 499—506.

Discussion:

Herr Prof. HEINCKE (Helgoland) bemerkt, daß die von Herrn DUNCKER vorgetragene Methode der Variationsstatistik auch nach seiner Ansicht für die Lösung der wichtigsten Probleme der Variabilität und der sich daran knüpfenden Fragen der Transmutation absolut unentbehrlich sei. Erst hierdurch würden alle solche Untersuchungen auf eine exacte Basis gestellt. Der englische Mathematiker PEARSON habe sich die größten Verdienste durch die Begründung und Ausgestaltung dieser neuen Methode erworben. Neuerdings sei jedoch durch G. F. LIPPS ein Werk aus dem Nachlasse des verstorbenen Psychophysikers G. THEODOR FECHNER herausgegeben, das unter dem Namen »Collectivmaßlehre« gänzlich unabhängig von PEARSON ebenfalls eine Methode der Variationsstatistik begründe und derselben eine in vieler Beziehung noch allgemeinere Basis gebe¹. HEINCKE legt dieses bei WILHELM ENGELMANN-Leipzig 1897 erschienene Werk vor und empfiehlt das Studium desselben Allen, die sich mit Untersuchungen über Variabilität beschäftigen.

Herr Prof. MÖBIUS (Berlin):

Solche statistische Untersuchungen kosten sehr viel Arbeit. Sie erheben die Kenntnis des Angesehenen in das Mathematische, das rein Logische, das streng Wissenschaftliche. Es ist wünschenswerth, daß einige Arten jeder Thierclassen in ähnlicher Weise statistisch untersucht werden. Lernen wir dadurch das Variiren der Individuen in gewissen Richtungen sehr genau kennen, so dürfen wir nicht vergessen, daß es niemals völlig abgesondert von anderen Abänderungen erfolgt². Man wird also das Variiren in allen bemerkbaren Richtungen statistisch verfolgen müssen, um für die Umbildung der ganzen lebendigen Individuen mathematische Formeln zu gewinnen. Ob aber Reihen und Gruppen solcher Formeln unsere Vorstellungen lebender Wesen der Wirklichkeit mehr nähern werden als andere Untersuchungsmethoden, ist fraglich. Sicherlich bereiten mühevoll statistische Untersuchungen gründlichen Forschern großen Genuß. Sie dürfen sich dadurch aber nicht verleiten lassen, den Werth mathematischer Formeln zu überschätzen.

An der Discussion betheiligte sich ferner der Vortragende:

ad ¹: Nach gründlichem Studium des LIPPS-FECHNER'schen Buches finde ich nicht, dass es die von PEARSON geschaffene Methode erweitert, wohl aber, dass es dieselbe in manchen Punkten vertieft; die allgemeinere Behandlung der Probleme liegt zweifellos in PEARSON's Werken vor.

ad ²: Die letztere Thatsache wird gerade durch die Correlationsforschung ins rechte Licht gestellt.