

Die Beinlängen der Nymphen sind beispielsweise folgende: I. Bein 0,47, II. 0,55, III. 0,64, IV. 0,75 mm, also bedeutend kleiner als die entsprechenden der Nymphe von *L. (P.) porosa* S. T. und *L. (P.) obscura* S. T. Die letzten Beinglieder sind gegen das Ende hin verdickt. Die Struktur der übrigen Organe bietet keine größeren Differenzen dar.

Fundorte: Schweden (selten nach Neuman), Dänemark (nach Neuman), Norwegen (Lysakerelv, Överlandselv, Ljanselv bei Kristiania, Hjartdöla 1 Expl.), Schweiz (Genfersee in der Nähe von La Belotte, 1—3 m tief).

Kongsberg (Norwegen den 31. Dezember 1905).

### 5. Generationswechsel, Metamorphose und direkte Entwicklung.

Von W. Wedekind, Berlin.

eingeg. 20. Januar 1906.

Schon bei meinen früheren Ausführungen über die Parthenogenese habe ich hervorgehoben, daß meiner Ansicht nach die sogenannte ungeschlechtliche Fortpflanzung überall das Ursprüngliche gewesen ist, und daß daraus erst im Lauf der phyletischen Entwicklung in der Reihenfolge Teilstück, Knospe, Spore, weibliches und männliches Partheno-Ei, zuletzt das befruchtungsbedürftige Ei mit der zugehörigen Spermie entstanden ist. Alle Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung müssen danach also von ungeschlechtlichen Vorfahren abstammen. Nach dem biogenetischen Rekapitulationsgesetz muß diese Phylogenese auch ontogenetisch sich ganz allgemein wiederholt haben; und ich möchte auch annehmen, daß in früheren Zeitaltern die ganze Ontogenese überhaupt noch nicht so schnell vor sich gegangen ist, wie es heute meistens der Fall ist. Auch in der Einzelentwicklung dürfte demnach wohl das Vorfahrenstadium der ungeschlechtlichen Fortpflanzung früher zunächst überall sich noch gezeigt haben und erst allmählich immer mehr unterdrückt sein.

Nach dieser Auffassung muß also aus jedem befruchteten Ei sich zunächst immer erst wieder mindestens eine ungeschlechtliche Generation entwickelt haben, und erst daraus wieder die Endform mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Mit andern Worten: der Generationswechsel ist überall die ursprünglichste Form der Ontogenese gewesen, und ist somit nicht erst sekundär durch Selection entstanden, sondern hat sich nur stellenweise behauptet. Wir kommen damit also auf Grund der Deszendenzlehre und des biogenetischen Rekapitulationsgesetzes zu einer einfachen Erklärung desselben: der Generationswechsel ist (weiter nichts als) die ontogenetische Wiederholung der phylogenetischen Weiterentwicklung von niederen Organismen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung in höhere Arten mit

dissoziierten Geschlechtsprodukten. Die verschiedenen Abarten (Heterogonie usw.) sind danach dann auch wohl leicht verständlich.

Wenn dann infolge stetiger Beschleunigung der Ontogenese die erste, ungeschlechtliche Generation statt der früheren mehrfachen Nachkommenszahl nur noch einen einzigen hervorbringt, und wenn ferner dieser eine Nachkomme sich nicht mehr von der Mutter löst, sondern mehr oder weniger kontinuierlich aus ihr hervorgeht, dann nimmt die Ontogenese die Form der Metamorphose an. Die letztere ist also aus dem Generationswechsel durch stete Verkürzung hervorgegangen; und man kann deshalb kurz definieren: die Metamorphose ist ein reduzierter Generationswechsel.

Aus dem Generationswechsel und aus der Metamorphose ist dann also erst durch stete Beschleunigung der Ontogenese in allen Fällen unsere heutige direkte Entwicklung hervorgegangen. Die letztere ist überall das Sekundäre, das infolge der großen Schnelligkeit auch schier Unbegreifliche, während wir uns die millionenmal langsamere Phylogenese schon viel eher vorstellen können und ebenso auch eine frühere langsamere Ontogenese.

Damit verlieren also Generationswechsel und Metamorphose alles bisher Unerklärliche und werden uns durch die Deszendenzlehre leicht verständlich, wenn wir sie lediglich als ontogenetische Rekapitulationen der Artentwicklung auffassen. Es sind keine erst später entstandenen Neubildungen, sondern im Gegenteil die ältesten Formen der Ontogenese, die bei einer etwaigen späteren Weiterentwicklung der organischen Welt der direkten Entwicklung zustreben werden, aber nicht aus der letzteren entstanden sind. Ihr heutiges Vorkommen stellt nur die letzten Überreste dar von früher wahrscheinlich viel weiter verbreiteten Zuständen, ebenso wie es bei der heutigen Parthenogenese der Fall ist.

Ein wesentlicher Vorzug dieser Auffassung ist also, daß wir nirgends eine Caenogenese mit verlangsamer, veränderter Entwicklung anzunehmen brauchen. Die Ontogenese macht also keine Umwege, sondern entwickelt sich stets nur weiter in einer immer mehr beschleunigten Tachygenese.

Es ist auch nirgends bisher nachgewiesen, daß die Ontogenese sich erst sekundär verlangsamt hätte. Auch der dafür viel zitierte Fritz Müller bringt in seiner bekannten Schrift zwar viele Beispiele für eine Tachygenese, und behauptet auch, daß die Entwicklung häufig durch den Kampf ums Dasein gefälscht werde, den die freilebenden Larven zu bestehen hätten; das bedürfe keiner weiteren Ausführung, denn es sei selbstverständlich usw. Man begreife leicht, wie selbst ein geradliniger Entwicklungsgang dadurch wieder in eine Entwicklung mit Ver-

wandlung umgewandelt werden könne. Aber irgendwelche Tatsache bringt Müller dann für diese Behauptung jedoch an keiner Stelle seiner Schrift vor, ebensowenig wie andre Autoren das bisher bewiesen haben. Es ist mir auch gar nicht »selbstverständlich« und »leicht begreiflich«, wie die Natur in so vielen Fällen einen solchen Rückschritt gemacht haben soll; und noch weniger vermag ich mir die inneren Ursachen eines solchen Vorganges vorzustellen, zumal ich den frommen Glauben meiner wissenschaftlichen Kinderzeit an die Allmacht der Selection schon längst aufgegeben habe.

Auch die »Nützlichkeit« einer solchen verlangsamten Entwicklung will mir durchaus nicht einleuchten. Denn was haben z. B. die Schmetterlinge davon für einen Vorteil, daß sie bei einem länger werdenden Raupenleben sich dann auch desto länger der Gefahr aussetzen, vorher aufgefressen zu werden, ehe sie das Endziel ihrer Entwicklung erreichen? oder daß sie als Raupen dieselben Pflanzen vorher zugrunde fressen, von denen sie nachher als Schmetterlinge leben wollen?

Und so kann man wohl überall die Schädlichkeit einer langsamen Entwicklung mindestens ebensogut nachweisen als ihren Nutzen; und selbst wenn der letztere wirklich vorhanden ist, so braucht er deshalb auch noch keine Entstehungsursache zu sein, sondern ist nach meiner Auffassung nur der äußere Anlaß, weshalb die längere Ontogenese sich bei der betr. Art bis heute behauptet hat.

In den meisten Fällen dürfte aber doch wohl fast jede Art davon den größten Nutzen haben, daß sie ihren Entwicklungsgang so schnell wie möglich vollendet, um dann als vollkommenes Tier noch recht lange zu leben. Ich erinnere nur unter den Insekten an die hochstehenden Hymenopteren, deren Metamorphose doch nicht mehr so »vollkommen« ist als die der Käfer, Schmetterlinge usw. Die im Gegensatz zu den letzteren schon ziemlich reduzierte Metamorphose, z. B. bei den Bienen, spricht doch wohl für das allgemeine Streben nach einer stets kürzeren Tachygenese, wenn diese auch aus uns noch unbekanntem inneren Gründen bei vielen niederen Tieren noch nicht bis zur direkten Entwicklung vorgeschritten ist.

Als wichtigsten Einwand gegen meine Auffassung wird man mir natürlich wieder die heutigen phylogenetischen Anschauungen entgegenhalten. Wir finden bei den niedrigsten Ordnungen unter den Tunicaten die direkte Entwicklung: folglich können die höheren Tunicaten, die doch offenbar von jenen abstammen, ihren Generationswechsel erst sekundär erworben haben. Und ebenso könne auch bei den höheren Insekten, weil sie von ihren niederen Verwandten mit direkter Entwicklung abstammen sollen, erst sekundär die »vollkommene« Metamorphose aufgetreten sein.

Dem gegenüber aber möchte ich denn doch an die selbstverständliche Wahrheit erinnern, daß in keiner Tierklasse zwischen den heute lebenden höheren und niederen Ordnungen derselben ein direktes Abstammungsverhältnis vorliegt, also auch nicht bei den Tunicaten und den Insekten. Die Stammform der Tunicaten ist also nicht in allen Punkten identisch gewesen mit den heutigen Appendicularien, sondern muß mindestens eine abweichende Eigenschaft auch mit den höheren Tunicaten gemeinsam gehabt haben. Und dann kann man sich diese Urtunicaten natürlich ebensogut vorstellen als im übrigen ganz den Appendicularien ähnlich, aber mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Von ihnen hat sich dann ein Teil, die heutigen Appendicularien, schon früh seitwärts abgezweigt mit sehr schnellem, frühzeitigem Übergang zur Sexualität, so daß sie vielleicht auch infolge dieses überschnellen Vorschreitens zum Geschlechtsleben dann auf einer niederen Stufe der Stammesentwicklung stehen blieben. Der größere Teil dagegen mit längerem Beibehalten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung entwickelte sich vielleicht auch deswegen langsam aber sicher phyletisch immer weiter, bis auch hier die erlangte Sexualität in den höheren Ordnungen den Beschluß machte. Und diese verschieden lange Phylogenese wurde dann auch in der Ontogenese beibehalten. Da zwischen der Urform mit ungeschlechtlicher und den heutigen Appendicularien mit geschlechtlicher Fortpflanzung sonst kein wesentlicher Unterschied mehr bestand, so konnte auch die Ontogenese leicht zu direkter Entwicklung vorschreiten, während die langsamere Phylogenese der höheren Ordnungen noch heute ihre Spuren in deren Ontogenese hinterlassen hat.

Ebenso ist auch das »typische Ur-Normal-Insekt« meiner Ansicht nach (nicht geflügelt und) nicht bisexuell gewesen. Es dürften vielmehr ziemlich wurmähnliche Tiere gewesen sein, die (wie ja noch heute manche Würmer) sich ungeschlechtlich fortpflanzten und polyphyletisch die verschiedenen Ordnungen aus sich entwickelten. Auch von ihnen zweigte sich dann schon sehr früh ein Teil ab, der gleichfalls wieder, eben weil er vorzeitig zur Bisexualität überging, auch auf der niedrigsten Stufe stehen blieb, während die übrigen wieder infolge längeren Beibehaltens der ungeschlechtlichen Fortpflanzung Zeit hatten, sich phyletisch weiter zu vervollkommen und erst am Endpunkt ihrer verschiedenen Orthogenese gleichfalls parthenogenetisch bzw. zweigeschlechtlich wurden. Auch hier spiegelt sich dann die verschieden lange Phylogenese in einer reduzierten bzw. einer »vollkommenen« Metamorphose wider, während letztere selbst erst wieder das »Zusammenschweißen« der beiden ursprünglichen Generationen darstellt.

Es scheint geradezu, als wenn der Übergang zur geschlechtlichen Fortpflanzung auch allgemein mit einem Stillstand in der Orthogenese

verbunden ist, so daß, wenn ersterer schnell, zu früh erfolgt, auch die ganze übrige Organisation meist auf einer niedrigen Stufe stehen bleibt, während das langsamere Erreichen der Sexualität in der Phylogenese auch Zeit läßt zu einer höheren Orthogenese. Eins bedingt geradezu das andre, und ich möchte diese Erscheinung kurz bezeichnen als das Gesetz der Frühreife (Prämaturität). Eine schnellere Ontogenese, eine direkte Entwicklung beweist also nur, daß die ersten Stufen der ungeschlechtlichen Vorfahren schon sehr früh aufgegeben wurden, aber nicht, daß diese überhaupt gefehlt hätten; und es ist auch sehr leicht möglich, daß Spuren davon sich auch jetzt noch auffinden lassen.

Direkt beweisen läßt sich natürlich meine Theorie nicht, ebenso wenig wie das Gegenteil. Ich glaube aber, daß meine Theorie einfacher und natürlicher ist, da wir dadurch ja schon die ganze Caenogenese los werden und die Ontogenese uns nur beschleunigt vorzustellen brauchen, aber nicht als durch Seitenwege nachträglich geändert.

Sodann dürften uns auch wohl die mannigfachen Übergänge verständlicher werden, die besonders zwischen Generationswechsel und Metamorphose noch häufig vorkommen, und bei denen man vielfach im Zweifel sein kann, ob man noch einen reduzierten Generationswechsel oder schon eine beginnende Metamorphose vor sich hat. Es sind eben alles kontinuierlich ineinander übergehende Abstufungen ein und derselben Erscheinung, mit denen die meisten Autoren bisher nichts rechtes anzufangen wußten. Nur Brandes spricht einmal in seiner Neubearbeitung von Leuckarts Parasitenwerk von einem »maskierten« Generationswechsel; aber sonst faßt man solche Zwischenstufen stets als »entstehenden« Generationswechsel auf. Aber wie man sich das vorstellen soll, ist doch wohl nicht recht klar. Von Orthogenese kann doch sicher keine Rede sein, und irgendwelchen Selectionswert kann man solchen »Anfängen« doch auch nicht zuerkennen. Da ist es also doch wohl richtiger, sie lediglich als zwecklose Überreste aufzufassen, also ähnlich wie die rudimentären Organe, mit denen man vor Darwin ja auch nichts anzufangen wußte. In den embryologischen Arbeiten der letzten Jahre wird man manche Erscheinung beschrieben finden, die von diesem Gesichtspunkt aus viel leichter verständlich sein würde.

Auch die Regenerationskraft läßt sich so vielleicht einfach auffassen als Rudiment einer früheren ungeschlechtlichen Reproduktion. Die Fähigkeit, aus ihrem ungeschlechtlichen Zellmaterial noch ein neues Wesen hervorzubringen, ist den höheren Tieren allmählich verloren gegangen (so wie ich mir auch die Metamorphose erkläre); aber beibehalten haben sie wenigstens noch die Kraft, das alte immer wieder bis zu dem normalen Zustand nachzuschaffen. Das erklärt dann wohl auch, weshalb gerade Organismen mit ungeschwächter ungeschlecht-

licher Fortpflanzung nicht regenerieren, so besonders die Pflanzen; und auch die Hyperregeneration ist dann wohl leicht verständlich, wenn wir sie als stärkeren Überrest einer früheren ungeschlechtlichen Vermehrung ansehen.

Vielleicht hat der eine oder der andre auch schon ähnliche Gedanken gehabt und sich nur durch Tunicaten, Insekten usw. bisher immer wieder davon abbringen lassen. Deshalb bin ich auf diesen wesentlichsten Einwand auch hier schon eingegangen, während ich die sonstige weitere Ausführung meiner Theorie erst etwas später bringen kann in Zusammenhang mit meiner Auffassung über Parthenogenese und willkürliche Geschlechtsbestimmung der höheren Tiere. Es hängt eben alles zusammen, eins folgt aus dem andern, und alles begründet sich gegenseitig. Die ganze Entwicklung der Organismenwelt ist für mich ein rein orthogenetischer Vorgang, bestehend in stetig fortschreitender »sexueller Dissoziation« des ursprünglich latent-hermaphroditischen (sogenannt ungeschlechtlichen) Anfangszustandes. Ohne einen solchen »Sexualismus« der organischen Welt, also eine bisher nicht beachtete Naturkraft, werden wir meiner Ansicht nach das organische Leben nicht restlos erklären können; aber mit einer solchen Arbeitshypothese kommen wir wenigstens ein paar Schritte weiter.

Sowenig wie wir die magneto-elektrischen Erscheinungen durch Mechanik allein erklären können, ebenso reichen nun weiter diese beiden nicht mehr aus für die organischen Erscheinungen, sondern wir müssen dafür nun auch eine besondere Energie annehmen, die ich nach ihrer hervorragendsten Eigenschaft als »Sexualismus« bezeichne. Diese Kraft hat natürlich ebensowenig etwas Übernatürliches an sich wie die andern Naturkräfte; und daß sie sich gleichfalls bereits in Zahlen bannen läßt, und der mathematischen Behandlung unterworfen ist, werde ich demnächst an anderer Stelle nachweisen in einem Aufsatz über die mathematischen Gleichungen der Partheno-Eier und deren Befruchtung.

Berlin 43, Linienstr. 249.

## 6. Sur la faune invertébrée du lac de St. Blaise.

Par Maurice Thiébaud, licencié en sciences.

(Travail du laboratoire de zoologie de l'Académie de Neuchâtel.)

eingeg. 22. Januar 1906.

Ce travail exécuté sous la direction de Mr. le prof. Dr. O. Fuhrmann, est basé sur les résultats d'une trentaine de pêches faites de Mars 1904 à Septembre 1905.

Le lac de St. Blaise est situé à environ 6 km au nord de Neuchâtel près du village de St. Blaise. Il a la forme d'un parallélogramme

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Wedekind W.

Artikel/Article: [Generationswechsel, Metamorphose und direkte Entwicklung. 790-795](#)