

AUGUST WEISMANN, Deszendenztheorie und die Ablehnung der Vererbung erworbener Eigenschaften (Neo-Darwinismus)

UWE HOßFELD*, THOMAS JUNKER**, GEORGY S. LEVIT*** & LENNART OLSSON****

Mit 5 Abbildungen

Zusammenfassung

Der Freiburger Zoologe AUGUST WEISMANN (1834–1914) war der vielleicht einflussreichste Evolutionstheoretiker des 19. Jahrhunderts nach CHARLES DARWIN. Vor hundert Jahren, am 5. November 1914, ist er gestorben. Seine Idee der »Keimbahn« prägt die Genetik bis heute. Indem er in Darwins Prinzip der natürlichen Auslese den einzig relevanten Evolutionsfaktor sah und die Vererbung erworbener Eigenschaften ablehnte, wurde er wegweisend für die moderne (synthetische) Evolutionstheorie. Sein Schlagwort von der »Allmacht der Naturzüchtung« schließlich regte ein fruchtbares Forschungsprogramm an, das bis heute weitergeführt, aber auch kritisiert wird.

Summary

AUGUST WEISMANN: Evolutionary Theory, and the Dismissal of the Inheritance of Acquired Characters

The German zoologist AUGUST WEISMANN (1834–1914), Evolutionary Theory, and the Dismissal of the Inheritance of Acquired Characters was perhaps, with the exception of CHARLES DARWIN, the most influential evolutionary theorist of the 19th century. WEISMANN died a hundred years ago, on the 5th of November 1914. His idea of a »germ line« that is separated from the somatic cells of the body, is important also in genetics today. WEISMANN became a pioneer of evolutionary biology and his work influenced the development of the Modern Synthesis in the first half of the 20th century. WEISMANN realized the importance of Darwin's principle of natural selection, and saw it as the only relevant factor of evolution. He also showed experimentally that acquired characters cannot be inherited, falsifying the neo-Lamarckism that was prevalent in those days. WEISMANN's emphasis on the power of selection to the exclusion of other factors of evolution became the foundation for a successful research program that is, despite criticism, still relevant today.

Keywords: A. WEISMANN, C. DARWIN, evolution, Neo-Darwinism, inheritance of acquired characters, sexuality, variability, genetics, nature of breeding.

Einleitung	2
Die Vererbung erworbener Eigenschaften	3
Sexualität und die Entstehung der erblichen Variabilität	6
Die Allmacht der Naturzüchtung	7
WEISMANN's Bild von der Natur	8
Literatur	9

* Prof. Dr. U. Hoßfeld, Arbeitsgruppe Biologiedidaktik, Biologisch-Pharmazeutische Fakultät, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Am Steiger 3, Bienenhaus, D-07743 Jena; University ITMO, Lomonosovastr. 9, 191002 St. Petersburg, Russia

** Prof. Dr. T. Junker, Fakultät für Biologie, Universität Tübingen, Skylineblick 14, D-60438 Frankfurt/M

*** Dr. habil. G. S. Levit, Arbeitsgruppe Biologiedidaktik, Biologisch-Pharmazeutische Fakultät, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Am Steiger 3, Bienenhaus, D-07743 Jena; University ITMO, Lomonosovastr. 9, 191002 St. Petersburg, Russia

**** Prof. Dr. L. Olsson, Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie mit Phyletischem Museum, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstr. 1, D-07743 Jena



Abb. 1. AUGUST WEISMANN (1834–1914). – Bildarchiv Museum für Naturkunde Berlin.

Einleitung

AUGUST WEISMANN war einer der ersten Anhänger von CHARLES DARWIN in Deutschland. Bereits seine Antrittsvorlesung, die er 1868 in Freiburg hielt, stand unter dem Motto: *Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie*. Schon zu dieser Zeit hielt er die Evolutionstheorie, die er Transmutationshypothese nannte, für »die einzige, heutzutage berechtigte wissenschaftliche Annahme über die Entstehung der organischen Formen« (WEISMANN 1868: iii). Evolution und gemeinsame Abstammung der Organismen waren für ihn unbestreitbare Tatsachen. Ganz anders sah dies für die Kausalität der Evolution aus. DARWIN hatte mit der Theorie der natürlichen Auslese zwar einen plausiblen Mechanismus vorgeschlagen. Ob dieser

allerdings die behauptete Wirkung hat und ob es nicht noch andere Faktoren gibt, war bis ins 20. Jahrhundert umstritten.

Es ist das große Verdienst WEISMANN'S, die Klärung dieser Fragen entscheidend vorangetrieben zu haben. Zum einen überprüfte er die Wirkung der Selektion experimentell, indem er beispielsweise verschieden gefärbte Raupen auf unterschiedlich gefärbten Untergrund setzte, um sie dann möglichen Räubern auszusetzen (WEISMANN 1876) (Abb. 2–3). Zum anderen setzte er sich kritisch mit konkurrierenden Modellen auseinander. So deckte er bereits Ende der 1860er Jahre Widersprüche in den orthogenetischen und saltationistischen Theorien auf. Anfang der 1880er Jahre schließlich entwickelte er eine Theorie der natürlichen Auslese, die ohne die Vererbung erworbener Eigenschaften auskam. Damit wurde er zum Begründer des so genannten Neo-Darwinismus und zum Wegbereiter der modernen Synthetischen Evolutionstheorie. Zu WEISMANN'S Leben und Werk vergleiche GAUPP (1917), CHURCHILL (1985, 1987), MAYR (1985) und CHURCHILL & RISLER (1999).

Die Haupteinwände gegen die darwinschen Theorien wurden gleich nach ihrer Äußerung (DARWIN 1859) von zahlreichen Gelehrten vorgetragen. So bezweifelte man beispielsweise den adaptiven Charakter der Evolution, die Allmählichkeit der evolutiven Veränderungen sowie den ungerichteten Charakter der Variation. Eine Betonung von Erklärungskonzepten, welche darwinistische Prinzipien explizit als Evolutionsmodelle ablehnten sowie daran anknüpfende Diskussionsfelder, führten schließlich zur Entstehung von Evolutionstheorien, die dem Darwinismus alternativ gegenübergestellt wurden (LEVIT et al. 2005, 2008, 2009).

Insbesondere nach dem Tod DARWIN'S im Jahre 1882 führten die Anhänger und Kritiker des darwinistischen Evolutionsgedankens vielfältige Auseinandersetzungen, die bis ins nächste Jahrhundert hinüberreichen sollten. Zwischen 1859 und der Jahrhundertwende war es den Evolutionsforschern in erster Linie um das Beweisen der Evolution und die Erstellung von

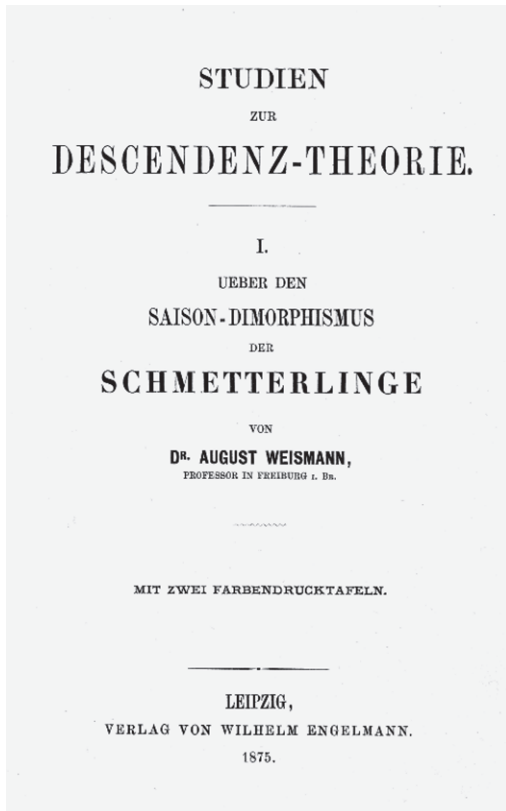


Abb. 2. Titelblatt zu WEISMANN (1875).

Stammbäumen gegangen. Der Schwerpunkt lag also in der phylogenetischen Forschung. In der Zeit danach, etwa bis zur Begründung der Synthetischen Theorie der Evolution (STE) in den 1930er und 1940er Jahren, standen hingegen Kausalfragen der Evolution, wie die Problemfelder der direkten bzw. indirekten Vererbung, der Rolle von Mutation, Selektion und geografischen Isolation oder Fragen zum Verlauf der Evolution im Vordergrund der kontrovers geführten Diskussionen und Auseinandersetzungen zwischen den Forschungstraditionen (GOULD 1977, 2002, NYHART 1995). Diese Kontroversen um den Darwinismus nährten das Selbstbewusstsein alternativer Evolutionstheorien (AE). So galt zu Beginn des 20. Jahrhunderts die darwinistische Selektionstheorie nur als eine der mehr oder

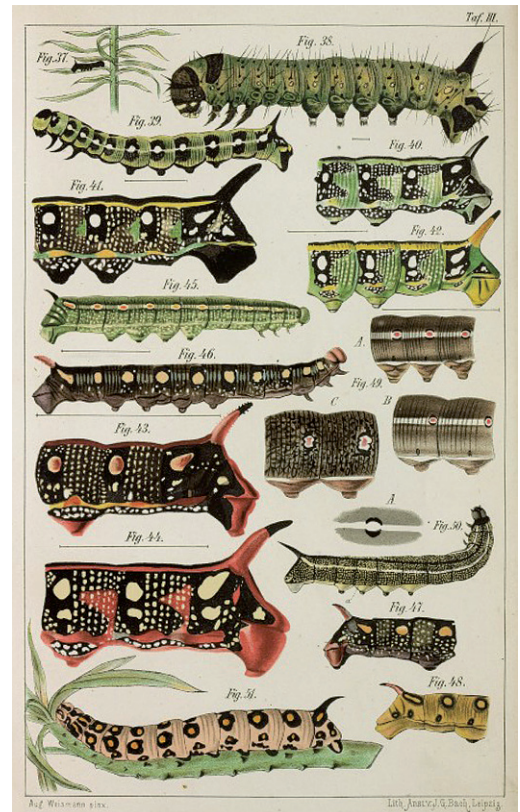


Abb. 3. »Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge ...« (aus WEISMANN 1875, S. 479, Taf. III).

weniger plausiblen Vorstellungen über den Mechanismus der Evolution (JUNKER & HOßFELD 2009, JUNKER 2011). Mit der endgültigen Etablierung der Selektionstheorie traten die Alternativtheorien (Abb. 4) jedoch zunehmend in den Hintergrund und existierten zuletzt im Schatten eines dominierenden Forschungsprogramms (LEVIT et al. 2005, 2008, 2009, LEVIT & HOßFELD 2011).

Die Vererbung erworbener Eigenschaften

WEISMANN war der wohl konsequenteste Vertreter der natürlichen Auslese im 19. Jahrhundert. Wenn man für ein Merkmal nachweisen könne, dass es eine Anpassung sei, dann »be-

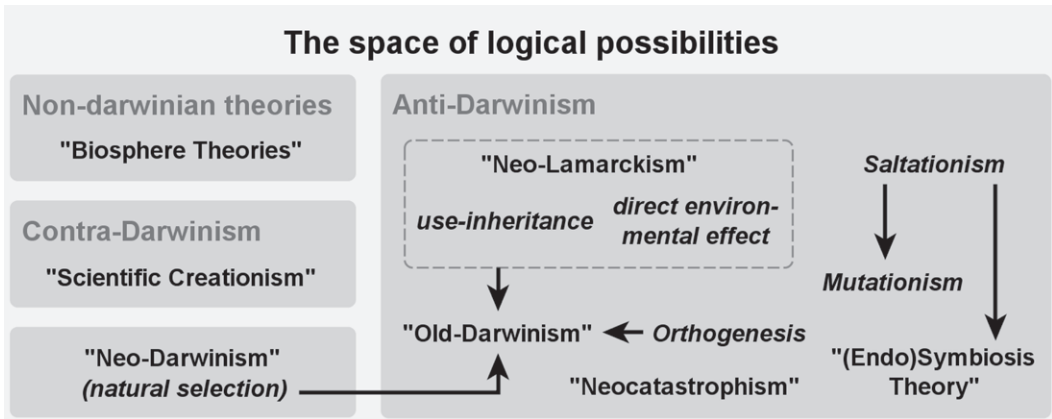


Abb. 4. Übersicht über alternative Evolutionstheorien und ihre Klassifizierung (aus LEVIT & HOßFELD 2011).

sitzen wir keine andre Erklärung für seine Entstehung, als die durch Naturzüchtung« (WEISMANN 1876: 85). Ähnliches gelte auch für die Erhaltung eines Organs. Nur »durch unausgesetzte Selection [wird es] auf der Höhe seiner Ausbildung gehalten« und es »sinkt unaufhaltsam, wenn auch überaus langsam von dieser Höhe herab, sobald es keinen Werth mehr für die Erhaltung der Art besitzt« (WEISMANN 1893: 51). Die natürliche Auslese kann aber nur ihre Wirkung entfalten, wenn es (erbliche) Varianten gibt, die als Rohmaterial für die Evolution zur Verfügung stehen.

Wie aber entstehen die erblichen Varianten? Sind sie zufällig oder erfolgen sie in einer bestimmten Richtung? Wenn letzteres der Fall ist, dann wird die Evolution der Organismen in erster Linie durch die verfügbaren Varianten bestimmt und die natürliche Auslese hat nur geringe Auswirkung. Schon die Naturforscher des 18. Jahrhunderts hatten angenommen, dass Organismen nicht nur physiologisch zweckmäßig auf Umwelteinflüsse oder körperliche Tätigkeiten reagieren, sondern dass diese Reaktionen auch vererbt werden können. Ende des 19. Jahrhunderts hielt man LAMARCK für den Urheber dieses Prinzips der Vererbung erworbener Eigenschaften und sprach deshalb auch von Lamarckismus. Tatsächlich war die Vererbung erworbener Eigenschaften allgemein

verbreitet und wurde von den meisten Biologen akzeptiert.

DARWIN beispielsweise glaubte, dass die Umwelt oder der Gebrauch bzw. Nichtgebrauch bestimmter Organe zu erblichen Veränderungen führen würde. Nach seiner Pangenesis-Theorie können »die Gewebe des Körpers [...] direkt von den neuen Umweltbedingungen beeinflusst werden und in der Folge veränderte Gemmulae abwerfen, die mit ihren neu erworbenen Eigentümlichkeiten an die Nachkommen weitergegeben werden« (DARWIN 1868, Bd. 2: 394–95) (lat. *gemma* bedeutet eigentlich »kleine Knospe«, bei DARWIN handelt es sich um hypothetische kleine Partikel).

Auch WEISMANN war lange von der Vererbung erworbener Eigenschaften überzeugt. Als er dieses Modell dann im Jahr 1882 zurückwies, war er bereits 47 Jahre alt und gezwungen, seine früheren Aussagen zur Vererbung und Evolution von Grund auf neu zu durchdenken. WEISMANN stand nun vor der Schwierigkeit zu zeigen, wie ohne die Vererbung erworbener Eigenschaften ausreichend erbliche Variabilität entstehen kann. Aus diesem Grunde wandte er sich für mehr als ein Jahrzehnt (1882–1895) überwiegend genetischen Fragen zu. Die Arbeiten an einer Vererbungstheorie hat er später als »Mittel zu einem höheren Zweck« – der Evolutionstheorie – bezeichnet (WEISMANN 1913, Bd. 1: III).

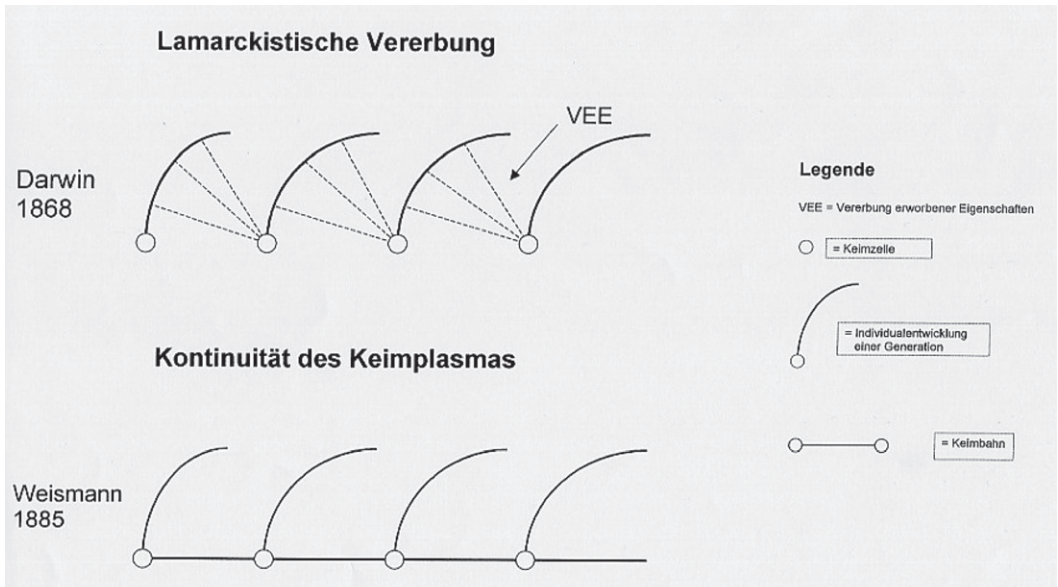


Abb. 5. Vererbung erworbener Eigenschaften und Keimplasmatheorie (aus JUNKER & HOßFELD 2009: 158). WEISMANN'S Theorie der »Continuität des Keimplasmas« besagt, dass das Keimplasma von Anfang an vom Körperplasma getrennt ist, und dass daher die Veränderungen des Organismus keinen Einfluss auf die Keimzellen und ihr Keimplasma haben können. WEISMANN hatte also trotz verschiedener unzutreffender Voraussetzungen die richtige Intuition, wenn er folgerte, dass es keine Rückübersetzung phänotypischer Merkmale in genetische Information gibt. Damit war eine Vererbung erworbener Eigenschaften (Lamarckismus) unmöglich (ebenda S. 157).

Ausgangspunkt für WEISMANN'S Abkehr von der Vererbung erworbener Eigenschaften war die Beobachtung, dass bei den meisten Tieren »die Keimzellen [...] schon in der Embryogenese, zuweilen schon ganz im Anfang der Entwicklung von den Körperzellen getrennt« werden (WEISMANN 1885: 53). Da er zudem (unzutreffenderweise) vermutete, dass der in der Vererbung weitergegebene Stoff beim Aufbau des Organismus verbraucht wird, postulierte er eine strikte Trennung zwischen Keimzellen und Körperzellen. Seiner Theorie der »Continuität des Keimplasmas« zufolge können die (somatischen) Veränderungen des Organismus also keinen Einfluss auf die Keimzellen und ihr Kernplasma haben.

Zudem wies er auf die Schwierigkeiten der lamarckistischen Position hin. So führte er zahlreiche Merkmale an, die sich nicht durch Gebrauch und Nichtgebrauch erklären ließen. Er fragte beispielsweise, wie sich die Anpassungen der Arbeiter- und Soldatenkasten der

Ameisen durch Gebrauch vererben sollen, da diese sich nicht fortpflanzen. Und schließlich zeigte er, wie sich viele der lamarckistischen Paradebeispiele mit der Selektionstheorie erklären ließen. Aufgrund dieser empirischen Funde und theoretischen Überlegungen war er sich sicher, dass er »die Vorstellung, dass somatisches Kernplasma sich wieder rückwärts in Keimplasma umwandeln könnte, jene Vorstellung, die man etwa als ›Kreislauf des Keimplasmas‹ bezeichnen könnte, für irrig halten« konnte (WEISMANN 1885: 52) (Abb. 5).

WEISMANN hatte trotz verschiedener unzutreffender Voraussetzungen die richtige Intuition, wenn er folgerte, dass es keine Rückübersetzung phänotypischer Merkmale in genetische Information gibt. Er vermutete, dass die Schranke, die verhindert, dass erworbene Eigenschaften erblich werden können, zwischen Keimzellen und Körperzellen lokalisiert ist. Nach heutigem Wissen besteht sie in jeder einzelnen Zelle zwischen den Proteinen und der DNA.

Sexualität und die Entstehung der erblichen Variabilität

Wenn die erbliche Variabilität nicht als eine zweckmäßige Reaktion des Organismus entsteht, dann muss dies nicht bedeuten, dass sie völlig ungerichtet ist. WEISMANN hält es vielmehr für eine einseitige Übertreibung »der Darwin'schen Lehre, wenn oft behauptet wird, die Organismen könnten nach allen möglichen Richtungen hin variieren. Freilich nach allen möglichen, aber auch nur nach den möglichen, womit zugestanden wird, dass es auch unmögliche gibt!« Diese Beschränkung sei dadurch zu erklären, dass jeder Organismus bestimmte feststehende Eigenschaften besitze, die seine Variationsmöglichkeiten limitieren. Er kann »nur nach solchen Richtungen hin variieren [...], welche mit seiner chemischen und physikalischen Constitution vereinbar sind; er kann somit nicht alle denkbaren Abänderungen hervorbringen, sondern nur bestimmte, wenn auch noch so zahlreiche« (WEISMANN 1868: 27).

Diese Idee wurde zwar für einige Zeit wenig beachtet, erwies sich aber letztlich als sehr zukunftsweisend: erst vor wenigen Jahrzehnten wurden die Einschränkungen evolutionärer Möglichkeiten als »constraints« wiederentdeckt. Weitere Eingrenzungen der evolutionären Möglichkeiten entstehen nach WEISMANN dadurch, dass die Organismen bei jedem evolutionären Schritt lebensfähig bleiben müssen und der Selektionsdruck auf ein Merkmal eine ganze Reihe anderer Merkmale mit beeinflussen kann (WEISMANN 1886: 258).

WEISMANN'S Zurückweisung der Vererbung erworbener Eigenschaften gilt als sein wichtigster Beitrag zur Evolutionstheorie, zunächst aber entstand eine empfindliche Lücke bei der Erklärung der Variabilität. »Wer mit mir der Ansicht ist,« führte er aus, »dass erworbene Charaktere nicht auf Nachkommen übertragen werden, der [...] wird sich [...] veranlasst sehen, seine bisherige Vorstellung von der Entstehung der Variabilität der Individuen aufzugeben und nach einer neuen Quelle dieser Erscheinung zu suchen, ohne welche auch Selectionsprocesses

nicht vor sich gehen können« (WEISMANN 1886: 252 f.).

WEISMANN vermutete, dass der Vorgang der Amphimixis (= Rekombination) bei der sexuellen Fortpflanzung diese gesuchte Quelle ist. Die sexuelle Fortpflanzung hat, so schrieb er, »das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selektion neue Arten hervorbringt« (WEISMANN 1886: 272). Dadurch entsteht »eine unerschöpfliche Fülle immer neuer Combinationen individueller Variationen, wie sie für die Selectionsprocesses unerlässlich ist« (WEISMANN 1892: 541).

Auch diese zweite zentrale Erkenntnis WEISMANN'S stellte einen Bruch mit traditionellen Auffassungen dar. Zur Rekombination der Erbanlagen kann es nur kommen, wenn die väterlichen und mütterlichen Anteile nicht irreversibel verschmelzen, sondern als Partikel bestehen bleiben und neu kombiniert werden können. Wenn man dagegen mit der Mehrzahl der zeitgenössischen Biologen davon ausging, dass die Vererbung analog der Mischung zweier Flüssigkeiten vor sich geht, führt sexuelle Fortpflanzung zur Vereinheitlichung einer Art und nicht zur Produktion von Variabilität. Möglich wurde WEISMANN'S Umdeutung der sexuellen Fortpflanzung durch die Entdeckung der Zytologen, dass die Chromosomen während der Befruchtung nicht verschmelzen. Die zentrale Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung und der Rekombination für die Produktion genetischer Variabilität wurde erst in den 1930er Jahren wieder in ihrer vollen Bedeutung gewürdigt.

Wenn die Sexualität der Hauptmechanismus bei der Entstehung der erblichen Variabilität ist, dann stellt sich die Frage, wie neue erbliche Eigenschaften entstehen können. WEISMANN hat zwar allgemein postuliert, dass »Variationen in der Molekularstruktur der Keimzellen [...] bei jeder Art stets vorkommen« (WEISMANN 1883: 18). Einen Vorgang wie die Mutationen, die spontan auftreten und bei denen nach damaligem Erkenntnisstand keine kausale Ursache auszumachen war, hat aber seinem mechanistischen Wissenschaftsideal widersprochen. WEISMANN entwickelte stattdessen verschie-

dene andere Vermutungen, die sich aber nicht bestätigt haben. So glaubte er beispielsweise, dass der »Ursprung der erblichen individuellen Variabilität [...] nicht bei den höheren Organismen« liegt, sondern nur bei Einzellern zu finden ist, weil diese noch keine Trennung in Körper- und Keimzellen aufweisen (WEISMANN 1886: 277 f.). Im Jahre 1896 schlug er dann seine wenig erfolgreiche Hypothese der Germinalselektion vor, die schon wenige Jahre später durch die Entstehung der modernen Genetik überholt war und vollzog auch Abstriche an der Selektionstheorie.

Die Allmacht der Naturzüchtung

Der Begriff »Neo-Darwinismus« war ursprünglich von DARWIN'S Schüler GEORGE JOHN ROMANES (1895) geprägt worden, um die Evolutionstheorie von WEISMANN zu bezeichnen, der sich ALFRED RUSSEL WALLACE begeistert anschloss (KUTSCHERA & HOßFELD 2013 a, b). ROMANES sah in deren Thesen eine Abkehr von DARWIN'S eigener Evolutionstheorie, die lamarckistische Elemente beinhaltet hatte. Als Neo-Darwinismus bezeichnete er »die reine Selektionstheorie unter Ausschluss jeder ergänzenden Theorie« (ROMANES 1895: 12) und seither fasst man unter diesem Begriff Selektionstheorien zusammen, die auf lamarckistische Hilfsprinzipien verzichten.

In seinem Artikel »Die Allmacht der Naturzüchtung«, einer »Erwiderung an HERBERT SPENCER« aus dem Jahr 1893, betonte WEISMANN zum einen, dass die natürliche Auslese »die einzig denkbare natürliche Erklärung der Organismen« sei, wenn man deren Merkmale als Anpassungen an die Bedingungen betrachte (WEISMANN 1893: 42). Zum anderen kommt er zu dem Schluss, dass die von DARWIN behauptete Nützlichkeit der Merkmale nicht nur in vielen Fällen nachzuweisen sei, sondern dass sie zudem großen heuristischen Wert habe:

»Denn der Organismus besteht [...] aus Anpassungen, neuen, älteren und uralten, und was an primären Variationen in der Physiognomie der Arten etwa mitspielt, ist wenig

und von untergeordneter Bedeutung. Ich halte deshalb die Entdeckung der Naturzüchtung für eine der fundamentalsten, die auf dem Gebiete des Lebens jemals gemacht worden ist, eine Entdeckung, die allein genügt, den Namen CHARLES DARWIN und ALFRED WALLACE die Unsterblichkeit zu sichern, und wenn meine Gegner mich als »Ultra-Darwinisten« hinstellen, der das Princip des grossen Forschers ins Einseitige übertreibt, so macht das vielleicht auf manche ängstliche Gemüther Eindruck, welche das »juste-milieu« überall schon im voraus für das Richtige halten« (WEISMANN 1893: 63).

Es ging ihm, wie er weiter schreibt, darum, »die ganze Tragweite des Selectionsprincips« zu erkennen: »Nicht Uebertreibung, sondern völlige Durchführung des Principis ist es, was damit erreicht worden ist« (WEISMANN 1893: 63 f.).

Lassen sich von dieser Warte aus auch Phänomene wie das Altern und der Tod erklären? Wäre es möglich, dass es sich dabei um Anpassungen handelt? Dies würde bedeuten, dass ein Organismus besser für die Verbreitung seiner Gene sorgt, wenn er weniger leistungsfähig wird und schließlich stirbt, als wenn er weiterlebt. WEISMANN war dieser Ansicht, und begründet die »Zweckmässigkeit des Todes« damit, dass »abgenutzte Individuen« schädlich für die Art sind, weil sie »Besseren den Platz wegnehmen« (WEISMANN 1882: 31). WEISMANN hat sicher recht, dass die nachwachsenden Generationen kaum eine Chance hätten, wenn es den Tod nicht gäbe. Auch der evolutionäre Wandel wäre extrem verlangsamt, da er bei höheren Tieren und Pflanzen den Wechsel der Generationen voraussetzt. Der modernen Evolutionsbiologie zufolge entstehen Anpassungen aber nie zum Zweck der Arterhaltung, sondern nur, wenn sie den Individuen und ihren Genen nützlich sind. Insofern hat sich WEISMANN'S Argument für die Zweckmässigkeit des Todes nicht bestätigt.

Ein Phänomen hat WEISMANN nicht der »Allmacht der Naturzüchtung« unterworfen: die Kunst. Wie er am Beispiel der Musik ausführte, sei diese als neutraler Nebeneffekt entstanden. Da das »Musiktalent des Menschen und eben-

so die Anlage zur bildenden Kunst, zur Poesie und Mathematik [...] keine die Erhaltung der Art begünstigende Eigenschaft« sei, kann sie »sich also auch nicht durch Naturzüchtung gebildet haben«. Die sexuelle Auslese wiederum mag »an der ersten Entstehung des primitiven Gesanges des Urmenschen Antheil gehabt haben«, nicht aber an der späteren »Steigerung der Musikanlage«, da »die Wahl des Mannes sowohl als des Weibes wesentlich durch andere Momente bestimmt [wird] als durch musikalische Begabung« (WEISMANN [1889] 1892: 594 f., 597 f.).

Woher aber kommt dann der »seit Urzeiten im Menschen« verborgen liegende »Musiksinn«? WEISMANN glaubte, dass er »überhaupt nicht als etwas Selbständiges, gewissermassen Beabsichtigtes entstanden« ist, sondern »einfach ein Nebenproduct unseres Gehörorganes« sei. Ganz ähnlich soll es sich mit dem allgemeinen »Kunstsinn« verhalten. Er sei »gewissermassen die geistige Hand, mit welcher wir auf unserer Seele spielen, eine Hand aber, die ursprünglich gar nicht dazu bestimmt war.« Das gute Gehör, die geschickte Hand, das scharfe Auge und die allgemeine Intelligenz ihrerseits waren »nothwendig im Kampf ums Dasein und konnte[n] deshalb durch Selectionsprocesses hervorgerufen und zur höchsten Vollkommenheit gesteigert werden« (WEISMANN [1889] 1892: 611, 617 f.). Vielleicht hätte es WEISMANN gefreut zu hören, dass es mittlerweile erfolgversprechende Ansätze gibt, die auch die menschliche Kunst als eine in der Evolution entstandene zweckmäßige Eigenschaft, als eine Anpassung, erklären (JUNKER 2013).

WEISMANN'S BILD VON DER NATUR

Obwohl sich einige der spekulativen Ansichten von WEISMANN nicht bestätigt haben, legte er mit einigen zukunftsweisenden Experimenten und Theorien die Grundlagen für die Renaissance, die DARWIN'S Theorien im 20. Jahrhundert erlebten. WEISMANN hat die zentrale Bedeutung der natürlichen Auslese für die Evolution besser verstanden als die meisten zeitgenössischen Biologen. Darauf war er – durchaus zurecht –

stolz: Man kann »niemals schon a priori sagen [...], wie weit ein Erklärungsprincip reicht, es muss erst versucht werden, und diesen Versuch gemacht zu haben, das ist mein Verbrechen oder mein Verdienst« (1893: 63). Und WEISMANN erkannte, dass die Entstehung der erblichen Variabilität die zentrale offene Frage war, an der sich entscheiden musste, welcher der verschiedenen Evolutionsmechanismen zutreffend war. Er selbst hat mit der Rekombination einen Teil der Antwort gegeben. Nach der Entstehung der Genetik und der Entdeckung der Mutationen wurden die fehlenden Elemente ergänzt und der Streit über die Kausalität der Evolution entschieden.

WEISMANN hat nicht nur die Entwicklung der Evolutionstheorie entscheidend beeinflusst, sondern er hat auch unser Bild der Natur tief greifend verändert. Zellen und Organismen sind für ihn letztlich Maschinen. Man dürfe aber die »außerordentliche Kompliziertheit der Maschine [...], welche wir Organismus nennen,« nicht ignorieren. Auch Maschinen werden schließlich nicht direkt aus physikalisch-chemischen Kräften oder Energien zusammengesetzt, sondern die Bestandteile müssen in bestimmter Form und Verbindung zusammengefügt werden. D.h. die »Lebensmaschine« unterscheidet sich »von anderen Maschinen wesentlich dadurch, daß sie sich selbst aufbaut; sie entsteht durch Entwicklung aus einer Zelle« (WEISMANN 1913, Bd. 1: 330 f.).

Betrachtet man die Evolution aus Sicht dieser komplizierten Lebensmaschinen, die gezeugt werden, wachsen, sich fortpflanzen und schließlich sterben, so fällt auf, dass es ein verbindendes Element geben muss, das die Kontinuität zwischen den Generationen herstellt. Für dieses verbindende Element prägte er das Konzept der »Keimbahn« (1885). Damit bezeichnete er den sich ständig wandelnden und verzweigenden Fluss des Lebens, der mehr als 3,5 Milliarden Jahre zurückreicht. Aus dieser Perspektive sind die Lebewesen und ihre Körper nur die äußerlichen und vergänglichen Stellvertreter des »unsterblichen Keimplasmas«, wie es bei WEISMANN heißt. Dies war eine

revolutionäre Sichtweise, in der nicht mehr die Organismen die Hauptakteure waren, die etwas weitergaben (vererbten), sondern das Erbmaterial, das sich die Organismen als Vehikel herstellt. RICHARD DAWKINS (* 1941) hat diese Sichtweise in seinem Buch *Das egoistische Gen* (1989) konsequent weitergedacht und von den »unsterblichen Spiralen« (der DNS-Doppelhelix) gesprochen. Dies ist nur ein Beispiel, das zeigt, wie AUGUST WEISMANN'S Ideen bis heute weiterleben und als Teil der kulturellen Überlieferung gewissermaßen unsterblich wurden, auch wenn uns dies kaum mehr bewusst ist.

Dank: Die Autoren danken Frau LUISE KNOBLICH (AG Biologiedidaktik, Jena) für die Überarbeitung des Manuskriptes.

Literatur

- CHURCHILL, F. B. (1987): From Heredity Theory to Vererbung: The Transmission Problem, 1850–1915. – *Isis* **78**, 337–364.
- CHURCHILL, F. B. (1985): WEISMANN'S Continuity of the Germ-Plasm in Historical Perspective. – *Freiburger Universitätsblätter* **24** (87/88), 107–124.
- & H. RISLER (Hrsg., 1999): A. WEISMANN – ausgewählte Briefe und Dokumente. 2 Bde. – Freiburg.
- GAUPP, E. (1917): AUGUST WEISMANN. Sein Leben und sein Werk. – Jena.
- GOULD, S. J. (1977): Ontogeny and Phylogeny. – Cambridge/Ma, London.
- (2002): The structure of Evolutionary Theory. – Cambridge/Ma, London.
- HAECKER, V. (1914): Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. – Jena.
- JUNKER, T. (2004): Die zweite Darwinsche Revolution: Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950. – *Acta Biohistorica* (Marburg) **8**.
- (2011): Der Darwinismus-Streit in der deutschen Botanik: Evolution, Wissenschaftstheorie und Weltanschauung im 19. Jahrhundert. 2., korrigierte und ergänzte Auflage. – Norderstedt.
- (2013): Die Evolution der Phantasie: Wie der Mensch zum Künstler wurde. – Stuttgart.
- & U. HOßFELD (2009): Die Entdeckung der Evolution. 2. Auflage – Darmstadt.
- KUTSCHERA, U. (2009). Tatsache Evolution. Was Darwin nicht wissen konnte. – München.
- & U. HOßFELD (2013 a): ALFRED RUSSEL WALLACE (1823–1913): The man in the shadow of CHARLES DARWIN. – *Theory in Biosciences* **132** (4, special issue).
- & – (2013 b): ALFRED RUSSEL WALLACE (1823–1913): The forgotten co-founder of the Neo-Darwinian theory of biological evolution – Editorial. *Wallace-Special Issue*. – *Theory in Biosciences* **132**, 207–214.
- LEVIT, G., K. MEISTER & U. HOßFELD (2005): Alternative Evolutionstheorien. Pp. 267–286. – In: U. KROHS & G. TOEPFFER (Hrsg., 2005): *Philosophie der Biologie: Eine Einführung*. – Frankfurt a. M.
- , – & – (2008): Alternative Evolutionary Theories: A Historical Survey. – *Journal of Bioeconomics* **10**, 71–96.
- & U. HOßFELD (2011): Darwin without borders? Looking at »generalised Darwinism« through the prism of the »hourglass model«. – *Theory in Biosciences* **130**, 299–312.
- , – & N. ROBIN (2009): Le darwinisme en cause. Essai de synthèse des théories alternatives. – *Jahrbuch für Europäische Wissenskulturr* **4**, 243–266.
- MAYR, E. (1985): AUGUST WEISMANN und die Evolution der Organismen. – *Freiburger Universitätsblätter* **24**, (87/88), 61–82.
- NYHART, L. K. (1995): *Biology takes form: Animal Morphology and the German Universities, 1800–1900*. – Chicago.
- OLSSON, L., LEVIT, G. S. & U. HOßFELD (2010): Evolutionary Developmental Biology: Its Concepts and History with a Focus on Russian and German Contributions. – *Naturwissenschaften* **97**, 951–969.
- ROMANES, G. J. (1892–1897): *Darwin and after Darwin: An Exposition of the Darwinian Theory and a discussion of Post-Darwinian Questions*. 3 volumes. – Chicago.
- SIMUNEK, M., U. HOßFELD, O. BREIDBACH & M. MUELLER (2010): *Mendelism in Bohemia und Moravia, 1900–1930. Collection of Selected Papers*. – Stuttgart.
- , –, F. THÜMLER & O. BREIDBACH (2011): The Mendelian Dioskuri. Correspondence of ARMIN with ERICH von TSCHERMAK-SEYSENEGG, 1898–1951. – Praha.
- WALLACE, A. R. (1889): *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection with some of its Applications*. – London & New York.
- WEISMANN, A. (1868): Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie. – Leipzig.
- (1872): Über den Einfluß der Isolirung auf die Artbildung. – Leipzig.
- (1876): Studien zur Descendenz-Theorie. Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen. Band 2. – Leipzig.
- (1883): Über die Vererbung. Ein Vortrag. – Jena.
- (1885): Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Ein Vortrag. – Jena.
- (1886): Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie. – Wiederabdruck in: WEISMANN (1892), p. 303–395.
- (1892): Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. – Jena.
- (1893): Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an HERBERT SPENCER. – Jena.
- (1913): *Vorträge über Descendenztheorie*. 2 Bände. 3., umgearbeitete Auflage. – Jena.