EINFÜHRUNG IN DIE VERERBUNGS-WISSENSCHAFT

VON

Dr. RICHARD GOLDSCHMIDT

ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE
UND STARK VERMEHRTE AUFLAGE

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN LEIPZIG UND BERLIN

J. LÜNEBURG'S
HANDLUNG (E. REINHARDT)
MÜNCHEN

Dr. Emil Witschi

München 4. Dezember 13

MBL/WHOI
0 0301 0031141 1

EINFÜHRUNG IN DIE VERERBUNGS-WISSENSCHAFT

IN ZWEIUNDZWANZIG VORLESUNGEN
FÜR STUDIERENDE, ÄRZTE, ZÜCHTER

VON

Dr. RICHARD GOLDSCHMIDT
A. O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
MÜNCHEN

ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE UND STARK VERMEHRTE AUFLAGE
MIT 189 ABBILDUNGEN

Dr. Emil Witschi

LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

COPYRIGHT 1913 BY WILHELM ENGELMANN, LEIPZIG.

Vorwort zur 1. Auflage.

Vorliegendes Buch ist, wie schon seine Form besagt, aus Universitätsvorlesungen hervorgegangen. Es hat sich zum Ziel gesetzt, die erste Einführung in ein Gebiet der Biologie zu vermitteln, das heute wohl im Mittelpunkt des Interesses steht, und in gleicher Weise für den Zoologen und Botaniker, wie für den Arzt, den praktischen Züchter, den Anthropologen und Soziologen bedeutungsvoll erscheint. Die vielen Berührungspunkte, die die Vererbungslehre mit so verschiedenen Wissensgebieten hat, erfordern es, daß ihre Darstellung dem auch Rechnung trägt. Trotzdem wurde, wo es irgend anging, das zoologische Material in den Vordergrund gestellt, wenn ich mich auch bemühte, der führenden botanischen Schwesterwissenschaft nach Kräften gerecht zu werden.

Seinem Charakter als Einführung entsprechend, bietet das Buch keineswegs eine vollständige Materialsammlung des behandelten Gebietes, sondern eine geeignete Auswahl, die aber wohl alle wesentlichen Tatsachen wenigstens an einem Beispiel illustriert. Ebenso wurde speziell in dem die Variation behandelnden Teil auf ausführliche Darstellung der Methodik verzichtet, von der nur das Elementarste kurz mitgeteilt ist. Das konnte um so besser geschehen, als sie in Johannsens Elementen der exakten Erblichkeitslehre eine meisterhafte und unübertreffliche Darstellung erfuhr. Mir kam es vor allem darauf an, das biologische Tatsachenmaterial in logischer Verknüpfung zu geben.

Auf einem Gebiet, in dem alles so in Fluß ist, wie es bei der Vererbungslehre der Fall ist, ist es nicht leicht möglich, das Tatsachenmaterial vollständig objektiv vorzuführen. Seine Verknüpfung zu einem Ganzen erfordert es, daß zu allgemeineren Problemen in bestimmter Weise Stellung genommen wird. So fehlt auch in den folgenden Vorlesungen hier und dort ein subjektiver Zug nicht; wenn

die dabei zutage tretenden Anschauungen nicht immer mit den augenblicklich herrschenden übereinstimmen, so dürften doch auch die entgegengesetzten Auffassungen stets objektiv hervortreten. Der Fachmann, der das Buch in die Hand bekommen sollte, wird außerdem hie und da sowohl Tatsachen finden, die eigenen im Gang befindlichen Untersuchungen entstammen, wie auch neue Interpretationen der Befunde anderer.

Wieviel die Darstellung des Mendelismus dem Standardwerk der modernen Bastardforschung, Batesons Mendel's Principles of Heredity, verdankt, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden. Ich habe mich in diesem Kapitel bemüht, möglichst häufig die wirklichen Zahlenangaben für die vorgeführten Beispiele zu geben, so daß der Leser selbst die Richtigkeit der Interpretationen kontrollieren kann. Es wurde ferner in Anlehnung an einen Vorschlag Langs versucht, eine einheitliche Schreibweise der Buchstabensymbole durchzuführen, die von den Autoren bald dieser, bald jener Sprache entlehnt werden. Es wurden stets die Anfangsbuchstaben der lateinischen Bezeichnung der betrachteten Eigenschaft gewählt, die sich ohnedies oft mit sonst benutzten Symbolen decken.

Es ist mir schließlich eine angenehme Pflicht, allen denen zu danken, die mich bei der Arbeit unterstützten, vor allem mir durch Überlassung von Werken aus ihrer Bibliothek vielen Zeitaufwand ersparten, nämlich den Herren Proff. Doflein, Göbel, Hertwig, Maas, Neresheimer, Poll, Semon. Besonderen Dank schulde ich endlich meinem Verleger Herrn Wilhelm Engelmann für sein liebenswürdiges Eingehen auf alle meine Wünsche.

München, den 1. Mai 1911.

Vorwort zur 2. Auflage.

Trotzdem die Bearbeitung dieser Auflage bereits ein Jahr nach Erscheinen der ersten in Angriff genommen wurde, erwies sich eine beträchtliche Umgestaltung des Buchs als notwendig. Teils war es der schnelle Fortschritt der Wissenschaft, teils eigene bessere Kenntnis und Erkenntnis, teils didaktische Gesichtspunkte, die dazu nötigten. Die letzteren haben vor allem eine andere Anordnung des Stoffes bedingt, die ein leichteres Aufbauen des Materials ermöglicht. Auf die Variationslehre folgt jetzt direkt der Mendelismus. An ihn schließt sich die Geschlechtsbestimmung an, ein Kapitel, dem auch alles Zytologische eingeordnet ist. Erst dann folgt Mutation und Vererbung erworbener Eigenschaften.

Nur wenige Kapitel haben keine wesentlichen Änderungen erfahren; aber auch bei ihnen wurde in Gliederung und Darstellung nach größerer Schärfe und Klarheit gestrebt. Es sind dies hauptsächlich die ersten sieben Vorlesungen. Die den Mendelismus behandelnden Vorlesungen enthalten viele neue Einfügungen und Änderungen, die durch neuere Forschungen bedingt sind. Sie finden sich hauptsächlich in der 11. und 12. Vorlesung. Ganz neu ist, bis auf einige herübergenommene Stellen, die 13. Vorlesung. Ebenso sind die das Problem der Geschlechtsbestimmung behandelnden Vorlesungen völlig neu geschrieben, wenn auch überall mehr oder minder große Bruchstücke der alten Darstellung aufgenommen sind. Ich glaube damit eine wirklich einheitliche Darstellung des verwickelten Gegenstandes gegeben zu haben. Auch die Darstellung der Mutationslehre und der Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften ist stark umgearbeitet. Besonders in letzterer Frage habe ich mich bemüht, die Sachlage objektiv und doch auch wieder subjektiv möglichst klar herauszuarbeiten. Die letzte Vorlesung über die Vererbung beim Menschen wurde wieder neu hinzugefügt.

Eine Reihe von Abbildungen mußten verschwinden, zahlreiche neue wurden hinzugefügt, so daß die Gesamtzahl sich um 28 erhöhte.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, schließlich allen Helfern bei der Arbeit meinen herzlichsten Dank zu sagen: Doz. Dr. Nilsson-Ehle für die Ablassung einer authentischen Darstellung der Svalöfer Versuche (S. 130, 131), Herrn Dr. Witschi für seine Hilfe bei der Ergänzung des Literaturverzeichnisses und Herrn Dr. O. Köhler für seine mir höchst wertvolle kritische Hilfe beim Lesen der Korrekturen. Auch dem Verleger, Herrn W. Engelmann, gebührt für jegliches Entgegenkommen mein Dank.

München, den 1. Oktober 1913.

R. Goldschmidt.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung.

A. Darwin und seine Nachfolge 1

B. Die Zelle als materielles Substrat der Vererbungserscheinungen.

1. Die mitotische Zellteilung 6
2. Der Kern als Vererbungssitz.
   a. Die Chromosomen als Vererbungsträger 9
   b. Die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen . . . 14

II. Die Variabilität.

A. Die Tatsachen der Variabilität.

1. Das Queteletsche Gesetz 18
2. Die graphische Darstellung der Variabilität 26
3. Das Maß der Variabilität 30

B. Die Ursachen der Variabilität.

1. Die Ableitung aus dem Gaußschen Fehlergesetz 33
2. Die Reaktion des Individuums auf die Umwelt 38
   a. Temperatur 39
   b. Feuchtigkeit 42
   c. Nahrung 42
   d. Funktionelle Anpassung 44
3. Das Wesen der variabeln Eigenschaft: Die Reaktionsnorm 47
   a. Lebenslage und Variationskurve 48
      α. Standortsvariation 51
      β. Experimentelles 55
      γ. Embryonale Variation 59
   b. Experimentelle Beeinflussung des Maßes der Variabilität 60
   c. Innere Faktoren und Variabilität 67
      α. Amphimixis 67
      β. Verschiedenheit nach Art, Organ, Entwicklungsstufe, Geschlecht 68
      γ. Ludwigs Kurven 71
      δ. Reaktionsnorm und Präinduktion 73
      ε. Chemische Basis der Variabilität 75

Seite

C. Die Bedeutung der statistischen Methode für die Variabilitätslehre.

1. Ihre Anwendung auf biologische Probleme 77
   a. Homogame Vermehrung 78
   b. Korrelation 79
   c. Zuchtwahl 85
   d. Art- und Rassenfragen 87
2. Die Grenzen der Methode.
   a. Die mehrgipfligen Kurven und ihre Bedeutung 92
   b. Fester Dimorphismus 98

D. Galtons Gesetz vom Rückschlag und Ahnenerbe.

1. Galtons Begründung 102
2. Statistische und biologische Gesetze 114
3. Johannsens Kritik des Gesetzes 119
   a. Genotypus und Phänotypus 120
   b. Nichteinheitlichkeit des Materials 121

E. Die Selektion in Population und reinen Linien.

1. Johannsens Studien 123
2. Folgerungen: Population und Biotypus 127
3. Die Tatsachen aus der züchterischen Praxis und dem Tierreich 129
   a. Die Svalöfer Linien 130
   b. Reine Linien und Klone 133
   c. Elementare Rassen 136

III. Die Bastardierung als Mittel zur Analyse der Erblichkeit.

A. Die ältere Bastardforschung 142

B. Mendelismus.

1. Mendels Untersuchungen und die Zahlenkonsequenzen des Spaltungsgesetzes 146
2. Die Ergebnisse der Mendelistischen Forschung.
   a. Die Dominanzregel.
      α. Die reine Dominanz und ihr Wesen 160
         αα. Dominante Eigenschaften 161
         ββ. Die Presence-Absence-Hypothese 162
         γγ. Idiosynkrasien 163
         δδ. Homo- und Heterozygote 164
      β. Unvollständige, fluktuierende und wechselnde Dominanz 167
      γ. Das intermediäre Verhalten 169
      δ. Die Mosaikbastarde 171
      ε. Die Ursachen der Dominanz, ihre Erforschung im biologischen und entwicklungsmechanischen Experiment 173

Seite

b. Das Spaltungsgesetz.
α. Einfache Fälle von Mono- und Dihybridismus.
αα. Mono- und Dihybridismus mit Dominanz und mit intermediärem Verhalten 183
ββ. Die Xenien 194
γγ. Anwendungen 195
β. Das Auftreten von Neuheiten nach Bastardierung . 199
αα. Neuheiten durch Neukombination von Eigenschaften 200
ββ. Neuheiten durch Bedingtsein einer Eigenschaft durch mehrere Faktoren 207
γγ. Neuheiten durch epistatische Beeinflussung . . 213
δδ. Neuheiten durch heterozygote Mosaikbildung . 216
γ. Das Nilsson-Ehlesche Prinzip 219
δ. Gametische Korrelation 221
αα. Faktorenkoppelung 222
ββ. Faktorenabstoßung 223
γγ. Gemeinsamkeiten 226
c. Die Analyse der Erbfaktoren und die Erbformeln . . . 228
d. Die Reinheit der Gameten 233
3. Die Frage der konstanten Bastardformen 236
a. Intermediäre, Art- und Varietätsbastarde 237
b. Differenz reziproker Kreuzungen 241
c. Die Möglichkeit reinzüchtender Bastarde im Pflanzen- und Tierreich 245
d. Mendelistische Erklärung scheinbar konstanter Bastarde 250
α. Castles Kaninchenkreuzungen 250
β. Die Polymeriehypothese 252
γ. Die Spaltung bei fluktuierend variabeln Eigenschaften 256
4. Ergänzungen und Ungeklärtes 261
a. Wechselnde Potenz von Erbfaktoren 262
b. Natürliche Variabilität durch Faktorenkombination . . 265
c. Neukonstruktion durch Faktoreninterferenz 268
d. Luxurieren der Bastarde 271
e. Unfruchtbarkeit der Bastarde 272
f. Lebensunfähige Kombinationen 273
g. Heterozygote Konstruktion und gekoppelte Faktoren . 274
h. Bastardierungsgesetze und Tierzucht 276

IV. Das Problem der Geschlechtsbestimmung.

A. Die Vererbung des Geschlechts 281

1. Die Geschlechtsvererbung als Mendelsche Rückkreuzung . 282
a. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung 283
b. Die sekundären Geschlechtscharaktere 289

Seite

α. Ihre Beziehungen zur Geschlechtsdrüse 290
β. Ihre Vererbung 293
αα. Mendelsche Formulierung 294
ββ. Gynandromorphismus 295
c. Folgerungen auf die Geschlechtsvererbung 298

2. Die parallelen Ergebnisse der Zellforschung 299
a. Mendelismus und Chromosomen 301
α. Verhalten der Chromosomen bei der Reifung und Befruchtung 301
β. Anwendung auf die Mendelspaltung 308
αα. bei Monohybridismus 308
ββ. bei Dihybridismus 310
γγ. bei Polyhybridismus 313
b. Chromosomen und Geschlechtsbestimmung 317
α. Die X-Chromosomen 317
αα. Der typische Fall 318
ββ. Varianten 320
β. Die Geschlechtschromosomen als Träger der Geschlechtsfaktoren 322
αα. Schwierigkeiten und ihre Überwindung 323
ββ. Geschlechtsbegrenzte Vererbung und Chromosomenlehre 326
γγ. Verschiedenartige Konsequenzen.
ααα. Geschlechtsbegrenzte Mutation 333
βββ. Geschlechtspolymorphismus 334
γγγ. Kombination mit Nilsson-Ehles Prinzip . . 337
δδ. Das Crossing-over 343
c. Die Geschlechtschromosomen bei zyklischer Fortpflanzung 344
α. Heterogonie 344
β. Zwittrigkeit 344
γ. Correns Bryoniafall 346

B. Die Bestimmung des Geschlechts 348

1. Ältere Betrachtungsweise 348
a. Das Geschlechtsverhältnis 349
b. Die metagame Bestimmung 350
c. Die syngame Bestimmung 351
d. Die progame Bestimmung 353

2. Die Möglichkeiten der Geschlechtsbestimmung 358
a. Geschlechtsbestimmung durch Potenzverschiebung . . 358
α. Biologische Tatsachen 359
β. Experimentelle Daten 363
αα. syngame Verschiebung 363
ββ. metagame Verschiebung 365

Seite

γ. Störung des normalen Potenzverhältnisses durch Faktorenkombination 367
b. Geschlechtsbestimmung durch Beeinflussung der übergeordneten Faktoren 369
α. Parthenogenese und Geschlecht 370
β. Experimente an Tieren mit zyklischer Fortpflanzung 372
γ. Eingriffe in den Vererbungsmechanismus 382
δ. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung . 384

V. Pfropfbastarde und Chimären.

A. Tierreich 386
B. Pflanzenreich 388
1. Der Cytisus Adami 388
2. Der Crataegomespilus 399
3. Die Bizzarria 390
4. Tomaten = Nachtschatten 392

VI. Die Mutation und die Vererbung erworbener Eigenschaften.

A. Die Mutationslehre 401
1. Sports und Sprungvariationen 401
a. Ältere Anschauungen 402
b. Korschinskys Material 403
c. Tierische Sports 409
d. Knospenvariation 414
2. Die de Vriessche Mutationstheorie 415
a. Die Mutation der Oenothera 415
b. Die Zahl der Mutanten 420
c. Erhaltenbleiben der Mutanten in der Natur 422
3. Kritik des Oenotherafalls und Schwierigkeiten 423
4. Mutation durch Faktorenausfall 428

B. Die Möglichkeiten der Entstehung neuer Eigenschaften . . . 430
1. Die Ursachen der Mutation 431
2. Das quantitative Verhalten der Mutante zur Stammart . . 437
3. Die Möglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften . 438
a. Historisches 438
b. Weismanns Keimplasmalehre 440
α. Verhältnis von Soma zu Keimplasma 441
β. Beziehung zur Genotypenlehre 444
c. Einwände prinzipieller Natur 444
α. Heterozygotie und Vererbung erworbener Eigenschaften 444
β. Die Annahme der Parallelinduktion 445

Seite
d. Tatsachenmaterial 447
α. Übertragung von Stoffen auf die Geschlechtszellen . 447
β. Die Versuche über somatische Induktion 451
αα. Gebrauch und Nichtgebrauch 451
ββ. Instinktveränderungen 453
γγ. Lebenslagevariation 458
δ. Schlußfolgerungen 469
4. Die Telegonie 471

VII. Die Vererbungsgesetze und der Mensch.

A. Die menschliche Population 473
B. Die Mendelschen Gesetze beim Menschen 475
1. Der gewöhnliche Vererbungstypus 475
2. Dominante Eigenschaften 476
3. Rezessive Eigenschaften 478
4. Geschlechtsbegrenzte Eigenschaften 481
5. Schwierigkeiten 484
Literaturverzeichnis 486
Register 536

Erste Vorlesung.

Der Begriff der Genetik. Die Zelle als materielles Substrat der Vererbungserscheinungen.

Die Biologie stand in den letzten 50 Jahren, der Zeit ihres größten Aufschwungs, unter dem alles überragenden Einfluß jenes großen Gedanken- und Tatsachengebäudes, das man in seiner Gesamtheit als die Abstammungslehre bezeichnet. Durch die geniale Begründung und Ausarbeitung, die ihr Darwin gegeben hatte, wurde sie befähigt, in kürzester Zeit sich die gesamte Biologie zu erobern und ihre Gesichtspunkte zum Leitstern aller weiteren Forschungen zu machen. So wurde die zweite Hälfte des vorigen Jahrhunderts in allen Disziplinen unserer Wissenschaft ein darwinistisches Zeitalter. Systematik und vergleichende Anatomie, Entwicklungsgeschichte, Tiergeographie und allgemeine Biologie, Anthropologie und zum Teil sogar die Physiologie entnahmen die entscheidenden Gesichtspunkte für ihre Forscherarbeit jener Lehre. Und nicht zu ihrem Schaden, denn die Kenntnisse, die in jener Zeit dem Bestand der Wissenschaft zugefügt wurden und die unabhängig von dem jeweiligen Gesichtspunkte der Betrachtung ihren dauernden Tatsachenwert besitzen, sind von bewundernswertem Umfange. Gewiß hatte diese Entwicklung auch ihre Schattenseiten; wie jede große und fruchtbare Idee, so hatte auch die Abstammungslehre ein gutes Teil ihres Wesens der schöpferischen Phantasie zu verdanken. Und so wiederholte sich auch hier das, was uns die Geschichte der Menschheit bei jeder großen geistigen Bewegung bemerken läßt: der entfesselte Strom überschritt seine Grenzen. Es kam die Sturm- und Drangzeit unserer Wissenschaft, die erweckte Phantasie hielt vielfach nicht die ihr gesteckten Grenzen ein, Theorien bekamen den Wert von Tatsachen, Umschreibungen durften als wissenschaftliche Erklärungen gelten. Und nun folgte wie immer die Ernüchterung und mit ihr die Rückkehr zum Ausgangspunkt.

Darwin selbst war in jenen Wirbel, der besonders die deutsche Wissenschaft erfaßt hatte, nicht mit hineingezogen worden. Er blieb bei der vorsichtigen Prüfung seiner Gedanken durch möglichst gründliche Versuche. Und wenn wir jetzt uns wieder mehr und mehr daran machen, zuerst die *Grundlagen* der Abstammungslehre exakt zu erforschen, ehe der weitere Aufbau in Betracht kommt, so bedeutet das eine Fortführung von Darwins Lebenswerk in dessen ureigenstem Sinn.

Im Mittelpunkt der Abstammungslehre steht die Annahme der Veränderlichkeit der Art: die uns als konstant erscheinenden Tier- und Pflanzenformen sind es nicht, sondern unterliegen der Möglichkeit der Umwandlung und Weiterentwicklung zu anderen Formen. Nach Darwins Annahme hat diese Veränderlichkeit zur Grundlage die Tatsache, daß die verschiedenen Individuen einer Tierart nicht völlig wesensgleich sind, sondern in kleinen Merkmalen sich voneinander unterscheiden, daß sie variieren. Das Lebewesen ist aber im allgemeinen seiner Umgebung angepaßt. Beziehen sich nun die Variationen auf Eigenschaften, die für das Angepaßtsein von Bedeutung sind, so können sich geringfügige Veränderungen für den Organismus nützlich oder schädlich erweisen. Träger schädlicher Eigenschaften, also schlecht angepaßte Varianten, werden aber nach Darwin durch die natürliche Zuchtwahl, die nur Brauchbarem den Bestand ermöglicht, ausgemerzt und nur die mit Nützlichem, gut Angepaßtem Ausgestatteten bleiben im Kampf ums Dasein erhalten. Pflanzen diese sich fort, so übertragen sie ihre günstigen Anlagen auf die Nachkommenschaft, und da bei dieser der gleiche Prozeß statthat, so bilden sich die Arten allmählich zu besser Angepaßtem, somit Höherem um.

Es ist daraus klar zu ersehen, daß sich die Grundlagen der Abstammungslehre um drei große Zentren gruppieren: die Fragen der Variation, der Anpassung, der Vererbung. Es muß festgestellt werden, ob und in welchem Umfang die von Darwin postulierte Veränderlichkeit besteht und zwar sowohl die Veränderlichkeit innerhalb einer Art als auch von einer Form zu einer anderen. Es muß dann nach den Ursachen solcher Veränderlichkeit geforscht und womöglich versucht werden, sie in die Hand des experimentierenden Forschers zu bekommen. Sodann erhebt sich die Frage des Angepaßtseins an die

Umgebung und die Wirkung der Auslese der weniger Angepaßten. Soll eine solche irgendeine Bedeutung haben, so ist die Voraussetzung die, daß die erhalten gebliebenen Variationen vererbt werden. Und da liegt das Kardinalproblem des Ganzen: was wird vererbt, wie wird vererbt. Eine jede Erforschung der Grundlagen der Abstammungslehre muß sich um diesen Punkt gruppieren, um das Vererbungsproblem, und mit Recht hat man es daher überhaupt als das zentrale Problem der ganzen Biologie bezeichnet. Hat es doch auch nach allen Seiten hin Beziehungen, bildet es doch auch einen wesentlichen Faktor für die Verbindung der Biologie mit ihren Tochterwissenschaften, der Medizin, der Soziologie, der Landwirtschaft.

Die neuere Zeit hat nun die Erforschung aller jener Dinge, die seit Darwin etwas zurückgetreten war und nur von einer Minderzahl von Forschern, mehr Botanikern als Zoologen, gepflegt wurde, wieder in den Vordergrund des Interesses gebracht. Einmal war es die Erkenntnis, daß weitere wesentliche Fortschritte der Biologie in erster Linie nur auf dem Wege des biologischen Experiments erzielt werden können. War Darwin selbst zweifellos der größte experimentierende Biologe seines Jahrhunderts gewesen, so hatten seine Nachfolger, verlockt von der unübersehbaren Fülle des vor ihnen ausgebreiteten Beobachtungsmaterials, sich zunächst an dessen Durcharbeitung gemacht. Erst als hier bereits die wesentlichsten Erfolge erzielt waren, konnte durch die zum Teil in bewußtem Gegensatz zum herrschenden Darwinismus stehende Entwicklungsmechanik die experimentelle Methode in der Biologie wieder betont werden. Ein weiterer Faktor ist in der exakten Grundlage gegeben, die die Erblichkeitsforschung durch die Bemühung der Variationsstatistik erhielt, die mathematische Genauigkeit in dies Wissensgebiet einführte. Als dritten Hauptfaktor, der das Interesse auf die Erblichkeit und ihre Nachbarfragen konzentrierte, muß man die Entdeckung oder richtiger die besondere Wertung der Mutationen durch de Vries bezeichnen, die ganz neue Möglichkeiten für die Lösung unserer Fragen auftauchen ließ. Und endlich ist es die Wiederentdeckung der Mendelschen Bastardierungsregeln, die auf eine Fülle von Dingen Licht warf und der Vererbungsforschung eine ganz neue Domäne eröffnete. So stehen wir denn jetzt in einer Zeit, in der sich

innerhalb des Riesengebietes der Biologie ein Grund abgrenzt, an dessen Bebauung sich die besten Kräfte abmühen. Seinen Mittelpunkt bildet die Erblichkeitslehre, um die herum sich alle jene Probleme gruppieren, die ohne sie nicht gelöst werden können. In England hat Bateson für unsere neueroberte Wissenschaft die Bezeichnung genetics eingeführt und wir können sie mit dem gleichen griechischen Wort als Genetik bezeichnen, die Wissenschaft von dem Werden der Organismen.

Die Genetik ist in erster Linie eine exakte Wissenschaft und mit vollem Recht heben ihre führenden Vertreter hervor, daß sie nur die Aufgabe hat, exakte Tatsachen auf dem Wege der Beobachtung und des Experiments festzustellen. Sie rücken damit bewußt ab von der eben verflossenen Zeit, in der gerade die Erblichkeitslehre ein beliebter Tummelplatz für phantastische Spekulationen war. Man darf aber auch darin nicht ungerecht sein: jene Ideengebäude, vor allem Weismanns Lebenswerk, haben viel dazu beigetragen, die Fragestellungen unserer Wissenschaft ins richtige Licht zu rücken und wurden so vielfach der eigentliche Ausgangspunkt für die exakte Forschung. Und so sollte man auch jetzt nicht vollständig auf gewisse Dinge verzichten, die nur auf dem Wege des Schlusses gewonnen der exakten Beweisführung nicht zugängig sind, sofern sie nur geeignet sind, weitere Anregungen zu geben oder uns sonst schwierige Vorstellungen zu erleichtern. Wenn wir uns dabei der Grenzen zwischen Tatsache und Hypothese bewußt bleiben, und uns davor hüten, eine Hypothese auf eine andere zu stützen, kann eine den Tatsachen untergelegte Idee uns sogar in der reinen Tatsachenforschung höchst förderlich sein. Wenden wir nun einmal diese Anschauung auf einen konkreten Fall an und suchen uns für die Erblichkeitslehre einen Ausgangspunkt, der in richtiger Weise Tatsachen und Ideen verbindet.

Die Frage, die in einfachster Form das Wesen des Vererbungsproblems formuliert, lautet: Warum sind die Nachkommen ihren Eltern wesensgleich? Die naive Antwort würde sein, weil sie Fleisch von ihrem Fleisch und Bein von ihrem Bein sind. Und sie trifft wirklich den Kern des Ganzen: der Ausgangspunkt für die Entstehung der Nachkommen ist in einem körperlichen Teil der Eltern gegeben, in dem,

was man ihre Geschlechtszellen nennt. Ein jeder Organismus bringt zum Zweck der Fortpflanzung — und wir dürfen hier von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung absehen — Geschlechtszellen oder Gameten hervor, im weiblichen Geschlecht die Eizellen, im männlichen die Samenzellen. Im typischen Fall geht aus deren Vereinigung bei der Befruchtung das neue Individuum, der Tochterorganismus hervor. Ein Seeigel entläßt seine Eizellen ins Wasser, wo sie von den Samenzellen eines anderen befruchtet werden. Aus ihnen entwickeln sich dann neue Seeigel und zwar werden sich, was auch mit den Eiern passiert, wenn sie sich überhaupt entwickeln, nur Seeigel aus ihnen bilden. In dem befruchteten Ei müssen also bereits alle jene Eigenschaften als Möglichkeiten enthalten sein, die später die Spezies Seeigel ausmachen. Für die experimentelle Erforschung der Vererbungserscheinungen könnte uns diese Tatsache zunächst völlig genügen. Weitere Vorstellungen darüber, wo und wie sich jene Anlagen der erblichen Eigenschaften in den Geschlechtszellen finden, sind uns vorerst nicht erforderlich. Wir können sie mit Weismann Determinanten nennen oder auch mit Johannsen sagen, daß sie in den Geschlechtszellen sich als Erbeinheiten finden, über deren Natur sich nichts aussagen läßt, mit denen wir keinerlei bestimmte materielle oder andere Vorstellung verbinden können, und die wir deshalb mit einem nichts Weiteres involvierenden Namen als *Gene* bezeichnen. Für die Forschung ist eine derartige Voraussetzungslosigkeit in der Tat wünschenswert, soweit es sich um experimentellbiologische Studien handelt. Für den Lernenden trifft das nicht zu. Er wird leichter Dinge verstehen, mit denen er konkrete Vorstellungen verbindet und so braucht er sie auch nicht zu verschmähen, besonders wenn sie ihm in Gestalt eines so imposanten Tatsachengebäudes entgegentreten, wie es die Zellenlehre in ihrer Beziehung zu den Vererbungserscheinungen darstellt. Wenn wir heute versuchen, uns von dieser Seite her eine Grundlage für das Verständnis der Erblichkeitsfragen zu verschaffen, so wollen wir uns über den Hauptzweck klar sein, nämlich den didaktischen. Wie überall in der Wissenschaft, steht auch hier oft Tatsache gegen Tatsache, Meinung gegen Meinung. Für das, was wir erreichen wollen, kann es nicht unsere Aufgabe sein, uns in den Streit des Tages einzulassen. Denn nicht als solche soll uns hier die Zellenlehre interessieren, sondern nur

als die materielle Grundlage der eigentlichen Tatsachen der Genetik, die uns hier nur so weit beschäftigt, als sie geeignet ist, uns das Verständnis für die biologischen Phänomene zu erleichtern. Wir werden uns daher nur an die sichergestellten Tatsachen halten, die in ihrer Gesamtheit geeignet sind, uns klare Vorstellungen über die materiellen Grundlagen der Vererbungserscheinungen zu geben, auf die Gefahr hin, früher oder später einmal lernen zu müssen, daß die Vorstellungen nicht in allen Teilen richtig waren. Klar und konsequent aber sind sie, wie wir sogleich erkennen werden. Und selbst bei vorsichtigster Wertung können wir jetzt schon sagen, daß die Grundideen immer mehr an Sicherheit gewinnen und daß die fruchtbare Verbindung von experimenteller und cytologischer Forschung, von der wir später Interessantes hören werden, den Tag nicht mehr allzufern erscheinen läßt, an dem wir auf wirklich sicherem Boden aufbauen werden.

Wir haben schon gehört, daß in der Regel ein Organismus sich aus einer befruchteten Eizelle entwickelt. Rein zellulär betrachtet unterscheiden sich nun die Geschlechtszellen in nichts Wesentlichem von all den anderen Zellen, die den Körper der Lebewesen zusammensetzen. Wissen wir doch auch, daß unter Umständen eine gewöhnliche Körperzelle ebenfalls imstande ist, einen neuen Organismus zu reproduzieren. Aus einem kleinen herausgeschnittenen Stück des Kiemenkorbs der Ascidie Clavellina kann sich das ganze Tier regenerieren, den Kiemenzellen kommt also hier die gleiche Fähigkeit zu wie den Geschlechtszellen. Wir dürfen also annehmen, daß die für die Vererbung in Betracht kommenden Zellbestandteile sich im wesentlichen in jeder Zelle vorfinden. (Daß dies allerdings nicht so ganz selbstverständlich ist, werden wir später erfahren.) Wie können wir nun Anhaltepunkte gewinnen, wo sie in der Zelle zu suchen sind?

Das was dem Forscher, der die Lebenserscheinungen der Zelle studiert, immer wieder als das Merkwürdigste entgegentritt, ist die Fähigkeit der Zelle, sich durch Teilung zu vermehren und diese Teilung auf eine höchst eigentümliche Art durchzuführen. Die Teilung besteht darin, daß die beiden Hauptbestandteile der Zelle, der Zelleib oder das Protoplasma und der Zellkern halbiert werden und so zwei Tochterzellen entstehen, die außer in der zunächst geringeren Größe genau der Mutter-

zelle gleichen. Nun verläuft aber in der überwältigenden Mehrzahl der tierischen und pflanzlichen Zellen der Teilungsprozeß nicht als eine einfache Halbierung, sondern in der komplizierten Weise, die umstehende Figur 1 darstellt, dem Vorgang der Karyokinese. Die Teilung wird dadurch eingeleitet, daß neben dem Kern sich im Umkreis eines Körnchens, des Centrosoms, eine Strahlenfigur bildet, die durch die Teilung des Centrosoms sich bald verdoppelt und in ihre beiden Hälften auseinanderweichend zwei gegenüberliegende Pole der Zelle einnimmt. Inzwischen haben im Innern des Kerns komplizierte Umlagerungen seiner wichtigsten Substanz stattgefunden, die man wegen ihrer Neigung, gewisse Farbstoffe festzuhalten, Chromatin nennt, und die damit enden, daß sich eine bestimmte Anzahl, sagen wir vier, festere Schleifen ausbilden, die vielgenannten Chromosomen. Nun löst sich der Kern auf, und die Chromosomen ordnen sich in einer Reihe im Äquator der zweipoligen Strahlenfigur an. Dann wird ein jedes Chromosom der Länge nach gespalten, so daß jetzt je zwei Spalthälften einander gegenüber liegen, und diese beginnen sich zu trennen und nach den beiden Zellpolen auseinander zu wandern, bis sie nahe bei den Centrosomen angelangt sind. Jetzt aber verläuft der ganze Prozeß wieder rückwärts, die Chromosomen verlieren ihre individuelle Abgrenzung, es bildet sich aus ihnen ein neuer Kern, die Strahlung erlischt und es sind zwei Zellen von gleicher Art wie die Ausgangszellen gebildet.

Überlegen wir nun einmal, was dieser komplizierte Vorgang bedeuten kann, welchen Vorzug er etwa vor einer einfachen Durchschnürung von Zelle und Kern hat. Es wurde der ganze geformte Inhalt des Kerns in Chromosomenschleifen zusammengefaßt und diese durch eine Spaltung verteilt: das besagt, daß der Kerninhalt oder richtiger seine färbbare Substanz, das Chromatin, in einer ganz besonders exakten Weise verteilt wird. Stellen wir uns vor, wir erhielten die Aufgabe, einen Sack mit Bohnen auf zwei Hälften zu verteilen. Wir könnten es so ausführen, daß wir den Sack in der Mitte durchschnürten und so in zwei gleiche Hälften zerlegten. Sehr genau wäre allerdings diese Teilung nicht. Besser wäre es, wir zählten die Bohnen ab und legten die Hälfte auf jede Seite; dann hätten wir in der Tat gleiche Zahlen, aber die eine Bohne ist groß, die andere klein, die eine sehr nährstoffhaltig, die andere ver-

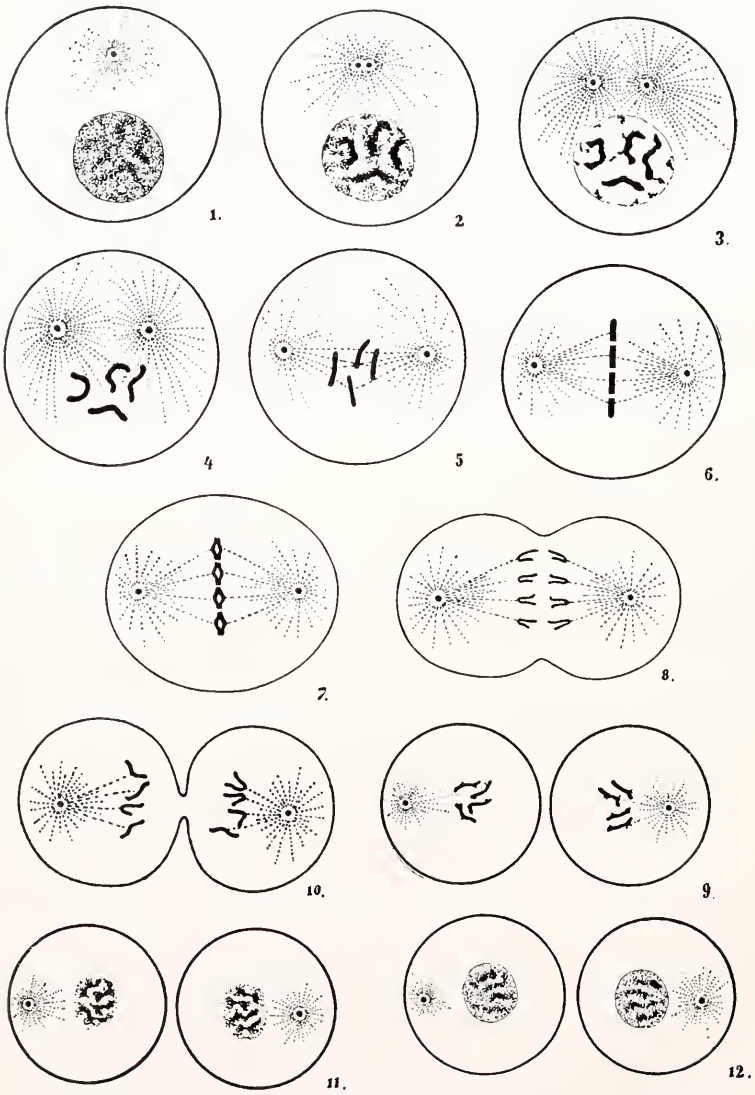


Fig. 1.
Schema der mitotischen Zellteilung. 1—3 Bildung der Chromosomen im Kern, 4 Auflösung des Kerns, 5, 6 Bildung der Aequatorialplatte, 7, 8, 10 Auseinanderweichen der Tochterplatten, 9, 11, 12 Rekonstruktion der Tochterkerne. Gez. von Dr. Dingler.

dorben, kurz, unsere beiden Haufen wären immer noch nicht völlig gleich. Wirklich gut geteilt hätten wir erst, wenn jede Bohne der Länge nach halbiert und die Hälften verteilt würden. Das Beispiel zeigt uns klar, daß die Einteilung des Kerninhalts in Chromosomen und deren Verteilung durch Spaltung nichts anderes bezwecken kann, als die betreffende Substanz des Kerns möglichst genau auf die Tochterzellen zu verteilen. Der Schluß liegt also nahe, daß hier in den Chromosomen Qualitäten der Zelle lokalisiert sein müssen, die zu ihrem notwendigen Bestand gehören. Die allererste Eigenschaft einer jeden Zelle ist aber, daß sie eine Artzelle ist: jede Zelle eines Hundes ist nur Hundezelle, jede Zelle einer Linde nur Lindenzelle. Dürfte also nicht auch noch weiterhin geschlossen werden, daß wir hier in den Chromosomen die Träger der das Wesen der Art ausmachenden erblichen Eigenschaften zu sehen haben?

Wollen wir diese Annahme erweisen, so müssen wir zunächst einmal den Beweis dafür führen, daß der Zellkern, in dem sich ja nur bei der Teilung die Chromosomen erkennen lassen, der Träger der erblichen Eigenschaften ist. Der Beweis läßt sich mit größter Wahrscheinlichkeit aus den Erscheinungen der normalen wie der experimentell beeinflußten Befruchtung führen. Bei der Befruchtung dringt eine männliche Samenzelle in die weibliche Eizelle ein. Beide Zellen, die sogenannten Gameten, bestehen trotz verschiedener äußerer Form aus den typischen Bestandteilen der Zelle, Kern und Protoplasma. Nun zeigen viele Samenzellen die Form eines langen Fadens, dessen besonders gestaltetes Vorderende, der Kopf, den Kern darstellt, wie seine Entstehung lehrt, das übrige aber, Mittelstück und Schwanz, dem Protoplasma entspricht. In vielen Fällen wird nun beobachtet, daß bei der Befruchtung nur der Kopf in die Eizelle dringt (und ganz entsprechend bei den höheren Pflanzen nur der Kern des Pollenschlauchs), der Schwanz aber abgeworfen wird. Innerhalb des Eiprotoplasmas nimmt dann der Kopf die Gestalt eines gewöhnlichen Kerns an und verschmilzt mit dem Kern der Eizelle. Der wesentliche Vorgang bei der Befruchtung ist also eine Verschmelzung des väterlichen mit dem mütterlichen Kern. Da bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen übertragen werden, so müssen diese Eigenschaften in irgendeiner Weise in den Kernen der Gameten enthalten sein.

Im Kern dürfen wir also mit Recht die Träger der Vererbung suchen. Wo sie dort liegen, zeigt ein weiter eindringendes Studium der Befruchtung. Wir sagten, daß bei ihr die Kerne der Gameten verschmelzen. Oft ist dies aber nicht ganz wörtlich zu nehmen, vielmehr bleiben die Kerne zunächst nebeneinander liegen. Die weitere Entwicklung zum Organismus, die nach der Befruchtung einsetzt, besteht nun in einer unübersehbaren Folge von Zellteilungen, deren erste bald nach der Befruchtung eintritt. Da kann es denn sein, daß die Zellteilungsfigur sich bildet, ohne daß die beiden Kerne miteinander verschmolzen sind und da tritt das gleiche ein, wie bei jeder anderen Zellteilung, die Chromosomen bilden sich aus. Aber nun bilden sie sich in jedem Kern getrennt aus, in dem nebenstehend abgebildeten Beispiel (Fig. 2) je zwei in jedem Kern. Die fertige Zellteilungsfigur enthält also eine Anzahl, hier vier Chromosomen, von denen die Hälfte von der Eizelle, die Hälfte von der Samenzelle stammt. Bei der nun folgenden Teilung werden alle der Länge nach gespalten und auf die Tochterzellen verteilt. Es erhält somit eine jede Tochterzelle zur Hälfte väterliche und zur anderen Hälfte mütterliche Chromosomen und ebenso geht es bei jeder weiteren Zellteilung. Nun werden bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen vererbt. Das, was die Zellen der Nachkommen in gleicher Weise von beiden Eltern besitzen, sind aber nur die Chromosomen und somit müssen wir schließen, daß auch in den Chromosomen die betreffenden Eigenschaften lokalisiert sein müssen.

Wir haben nun bisher keinen besondern Wert auf die Zahl der Chromosomen gelegt. Und doch ist diese nicht etwa gleichgültig. Es zeigt sich vielmehr, daß sie bei allen Tier- und Pflanzenarten eine typisch konstante ist. Ein Pferdespulwurm zeigt in seinen sich teilenden Zellen vier, ein Mensch in allen Zellen, welche es auch seien, 24, eine Tomate auch 24, ein Nachtschatten aber 72 und so fort.

Kurzum jede Art von Lebewesen besitzt eine für sie charakteristische Chromosomenzahl in den Kernen ihrer Zellen. Nun haben wir gehört, daß bei der Befruchtung zwei solche Kerne sich miteinander vereinigen. Hätten sie auch die typische Zahl, so wäre nach der Befruchtung in der Zelle die doppelte Anzahl vorhanden. Alle Zellen der Nachkommenschaft, also auch ihre Geschlechtszellen bärgen jetzt die doppelte Chro-

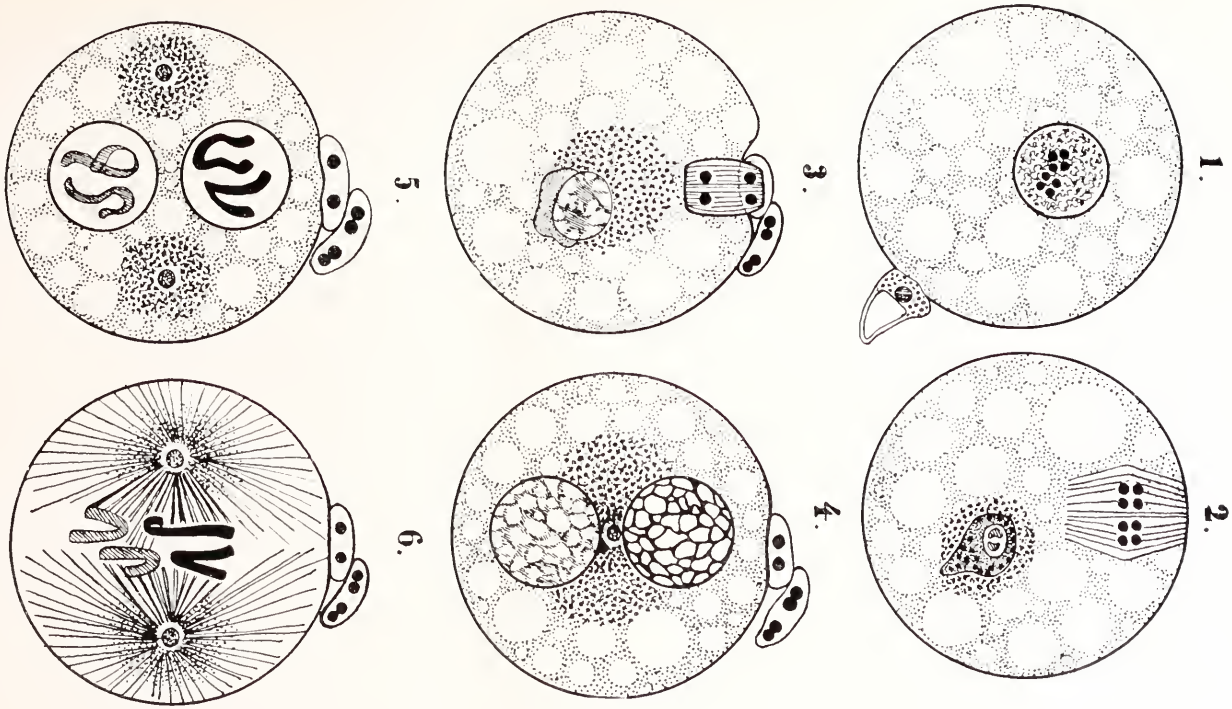


Fig. 2.
Die Befruchtung des Ascariseies. Die mütterlichen Kerne und Chromosomen schwarz, die väterlichen schraffiert. 1 Eindringen des Spermatozoons, 2 die erste Reifeteilung des Eikerns, 3 seine 2. Reifeteilung, durch die die Hälfte der Chromosomen entfernt wird, 4 männlicher und weiblicher Kern in Ruhe, 5 Ausbildung der beiden Chromosomen in jedem Kerne, 6 Verteilung der Chromosomen in der 1. Furchungsteilung.

mosomenzahl und wenn sie sich wieder bei der Befruchtung vereinigten, so bekäme die Enkelgeneration bereits die vierfache Zahl und so fort. Soll das nicht eintreten, und tatsächlich ist ja die Chromosomenzahl eine konstante, so kann es nur auf einem Wege erreicht werden; es muß eine Einrichtung bestehen, die bewirkt, daß in den Geschlechtszellen vor ihrer Vereinigung die Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt wird. Nur so kann nach der Befruchtung immer noch die Normalzahl gewahrt bleiben. Tatsächlich findet sich eine solche Einrichtung, bestehend in einer besonderen Teilung, die eine jede Geschlechtszelle durchmachen muß, bevor sie befruchtungsfähig wird, der Reduktionsteilung, deren besonderer Mechanismus so verläuft, daß durch sie die Hälfte der Chromosomen aus der Zelle entfernt wird. Eine jede befruchtungsfähige Geschlechtszelle enthält also nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl.

Nun wissen wir, daß die Chromosomen die Vererbungsträger sind und jetzt sehen wir, daß typisch die Hälfte von ihnen in den Gameten entfernt werden. Da taucht die Frage auf, ob dabei nicht die Erbmasse eine Beeinträchtigung erfährt oder ob besondere Einrichtungen getroffen sind, sie zu verhindern. Gehen wir einmal von dem tatsächlich beobachteten Fall aus, daß sich die verschiedenen Chromosomen einer Zelle voneinander unterscheiden lassen und zwar nach Größe und Form. Die Gameten enthielten ein solches Sortiment von Chromosomen, z. B. vier verschiedene. Da die beiderlei Geschlechtszellen vollständig wesensgleich sind, so werden wir in beiden genau das gleiche Sortiment vorfinden. Wenn sich nun bei der Befruchtung die Gameten vereinigen, so enthält das befruchtete Ei und somit jede der aus ihm sich entwickelnden Zellen des Körpers acht Chromosomen, von denen sich immer je zwei gleichen. Man könnte die acht Elemente zu vier Paaren anordnen, und in jedem identischen Paar wäre der eine Partner väterlicher, der andere mütterlicher Herkunft, wie nebenstehendes Schema (Fig. 3) zeigt. Wenn nun die Geschlechtszellen dieses Individuums sich anschicken, jene Reduktionsteilung durchzumachen, durch die ihre Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt wird, dann finden sich jene vom Vater und der Mutter stammenden gleichwertigen Paarlinge zusammen und stellen sich in der Teilungsfigur gemeinsam auf. Erfolgt

dann die Teilung, so werden die einzelnen Chromosomen nicht gespalten und verteilt, sondern je ein ganzes Chromosom eines jeden Paars rückt zum Teilungspol, jede Tochterzelle erhält also nur die halbe Chromo-

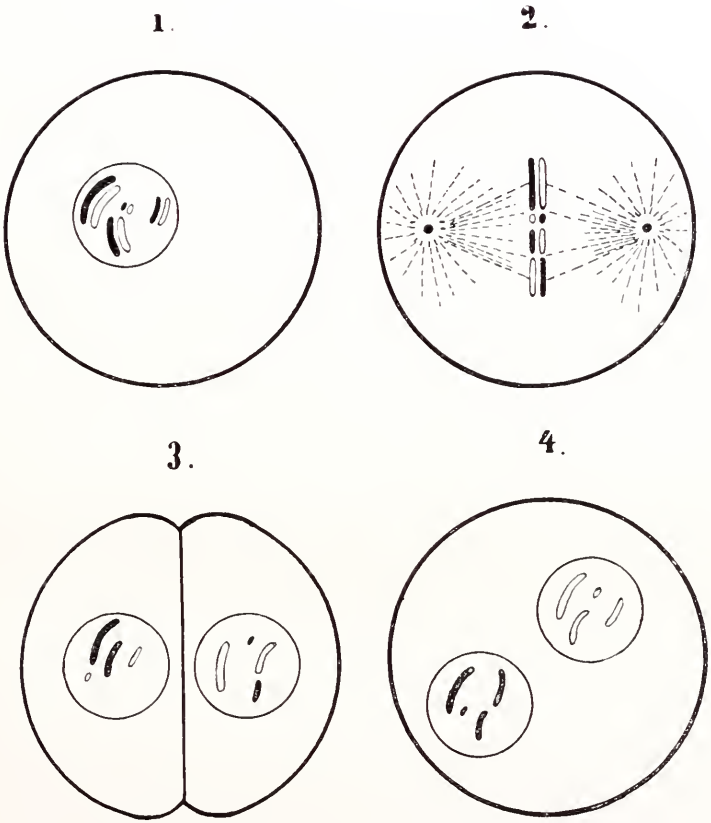
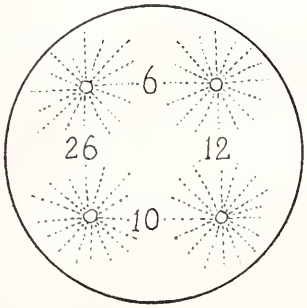


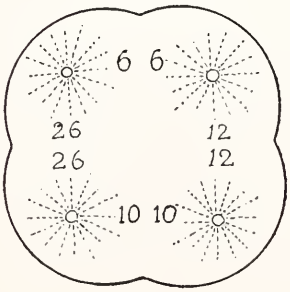
Fig. 3.
Schematische Darstellung des Verhaltens väterlicher (schwarz) und mütterlicher (weiß) Chromosomen bei der Reifeteilung und Befruchtung. 1 Die paarweise zusammengehörigen väterlichen und mütterlichen Chromosomen von 4 Größenarten, 2 die Aequatorialplatte der Reduktionsteilung, 3 der Chromosomenbestand in den Kernen der gereiften Geschlechtszellen, 4 der Chromosomenbestand der beiden Befruchtungskerne.

somenzahl. Aber wenn auch die Zahl halbiert wird, jede Tochterzelle, d. h. die jetzt befruchtungsfähigen Geschlechtszellen, erhalten doch das ganze Sortiment der Chromosomen, eines von jeder Art. Das gibt zu

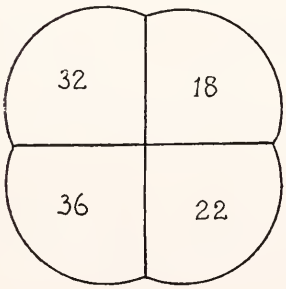
denken. Wenn wirklich so sehr Sorge getragen ist, daß die Gameten jede Sorte der für unser Auge unterscheidbaren Chromosomen mitbekommen, liegt dann nicht die Annahme nahe, daß diesen sichtbaren Unterschieden auch Qualitätsunterschiede zugrunde liegen, ist es nicht denkbar, daß wir in jedem Chromosom uns andere Erbeigenschaften oder Gruppen von solchen niedergelegt denken müssen? Auch diese Frage konnte beantwortet werden.



a



b



c

Fig. 4.
Schema der Chromosomenverteilung auf die Kerne der ersten Blastomeren des disperm befruchteten Echinuseies. Nach Boveri.

Bei der gewöhnlichen Befruchtung dringt stets nur eine Samenzelle in das Ei ein. Durch eine bestimmte Methode bei der Befruchtung kann es aber beim Seeigelei erreicht werden, daß zwei Samenzellen eintreten. Beide bilden sich zu einem Kern um und jeder läßt seine Chromosomenzahl hervortreten. Die normale Chromosomenzahl beträgt aber bei diesem Seeigel 36, also enthält der reife Eikern wie die reifen Samenkerne nach dem, was wir eben gehört haben, 18. In dem doppelt befruchteten Ei finden sich also 54 Chromosomen. Nun bildet ein solches Ei seine erste Teilungsspindel nicht wie andere, sondern es entstehen an Stelle von zwei Teilungspolen deren vier, und wenn dann die Teilung erfolgt, so werden gleichzeitig vier Zellen gebildet, wie nebenstehende Figur 4 zeigt. Wie ist nun die Chromosomenverteilung auf diese vier Zellen? Die 54 Chromosomen verteilen sich zunächst zwischen die vier Pole der Teilungsfigur ganz so wie es der Zufall ergibt. Es kann also z. B. der neben-

stehend abgebildete Fall, ebenso wie auch jeder andere denkbare eintreten (Fig. 4), daß zwischen die einzelnen Pole 6, 26, 12 und 10 Chromosomen gelangen. Diese werden dann in gewöhnlicher

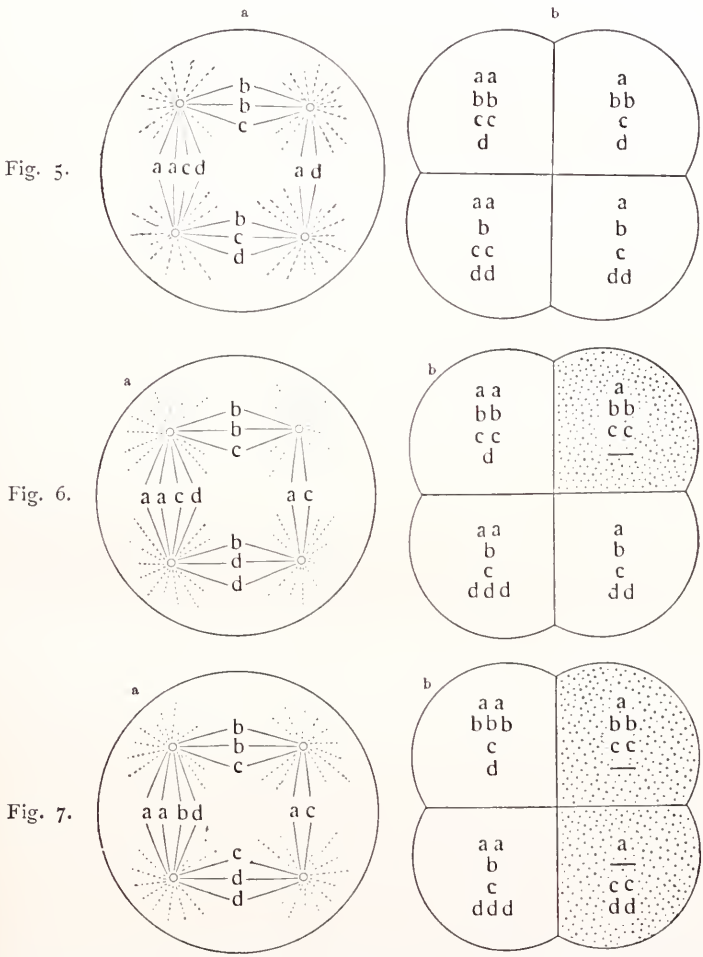


Fig. 5—9. Die 5 Möglichkeiten der Teilung des dispermen Seeigeleies. Die Furchungszellen, die nicht alle Chromosomenarten erhalten, punktiert. Nach Boveri.

Weise längsgespalten, wie Figur *b* zeigt, und dann nach den Polen gezogen. Die vier entstehenden Zellen enthalten dann 32, 18, 36 und 22 Chromosomen. Nun nehmen wir einmal an, die 18 Chromosomen der

Geschlechtszellen seien nach Qualitäten verschieden, bezeichnen sie mit den Buchstaben des Alphabets und nehmen, um uns die Sache zu vereinfachen, nur vier, nämlich *a*, *b*, *c*, *d* an. Dann könnte es der Zufall so fügen, daß sie sich so auf die vier Pole verteilen wie es Fig. 5*a* darstellt. Tritt dann die Verteilung ein, so erhalten die vier entstehenden Zellen das an Chromosomen, was Fig. 5*b* zeigt. Ein Blick läßt erkennen, daß sämtliche vier Zellen auch sämtliche vier Sorten von Chromosomen erhalten. Nun könnte aber auch die Verteilung auf die Pole so sein

Fig. 8.

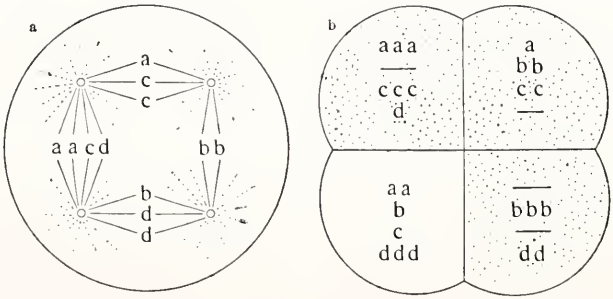
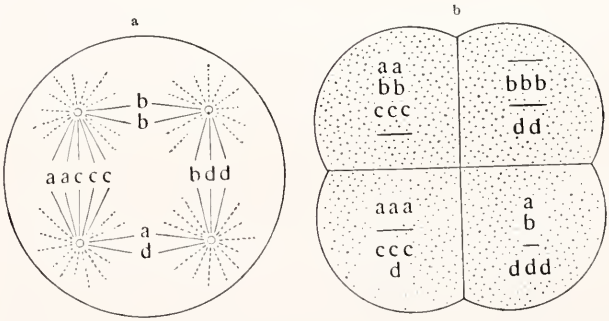


Fig. 9.



wie es Fig. 6*a* zeigt. Nach der Teilung resultierte dann die Chromosomenanordnung der Fig. 6*b*, die erkennen läßt, daß drei der Zellen jede Chromosomenart erhalten, einer aber, die punktiert ist, die Sorte *d* fehlt. Eine weitere Möglichkeit ist in Fig. 7*a* wiedergegeben. Das Resultat der Verteilung in 7*b* ergibt, daß zwei der entstehenden Zellen ein Manko aufweisen, der oberen punktierten nämlich fehlt *d*, der unteren die Sorte *b*. Wieder eine andere Chromosomenverteilung zeigt Fig. 8*a*. Hier kommen dann, wie 8*b* zeigt, vier Zellen zustande, von denen gar

dreien etwas fehlt. Und endlich bei dem letzten Musterbeispiel, Fig. 9, sehen wir als Endresultat vier Zellen entstehen, von denen keine jede Sorte von Chromosomen enthält. Nun geht aber die weitere Entwicklung des Seeigeleies so vor sich, daß schließlich eine Larve resultiert, deren vier Körperviertel auf diese vier Furchungszellen zurückzuführen sind. Sind nun die Chromosomen qualitativ als Erbträger verschieden, so müssen dementsprechend die Larven in dem Viertel, in dem ihren Zellen gewisse Chromosomen fehlen, auch gewisse Eigenschaften vermissen lassen, defekt sein. Tatsächlich finden sich in Zuchten aus solchen doppelt befruchteten Eiern neben gesunden Larven solche, die viertel, halb, dreiviertel und ganz defekt sind. Die Richtigkeit des zu Beweisenden, der qualitativen Chromosomendifferenz, wird nun auf ganz sicheren Füßen stehen, wenn sich noch zeigen läßt, in welchem Verhältnis die verschieden beschädigten Larven zu erwarten sind und daß die Wirklichkeit diesen Erwartungen entspricht. Boveri, von dem diese geistreichen Untersuchungen stammen, machte es so, daß er sich entsprechend den 108 Chromosomen, die nach der Längsspaltung der 3 × 18 im Ei vorhanden sind, 108 Kugeln mit je sechsmal den Zahlen 1—18 herstellte, sie auf eine runde Platte warf, mit einem darüber gelegten Holzkreuz ganz nach Zufall in vier Portionen teilte und dann auszählte in welchem Viertel sämtliche Zahlen von 1—18 vorhanden waren und in welchem nicht. Aus zahlreichen Zählungen ging dann hervor, daß in einem gewissen Prozentsatz der Fälle alle vier Quadranten sämtliche Zahlen enthielten, in anderen nur 3, 2, 1 oder gar keiner. Wurden nun die in dem wirklichen Experiment erhaltenen Larven gezählt, so zeigte sich, daß die gefundenen gesunden, $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$ und ganz defekten in genau dem gleichen Verhältnis auftraten wie in dem Holzkugelversuch die Fälle, in denen keinem, einem, zwei, drei oder allen vier Quadranten bestimmte Kugeln fehlten. Damit aber war die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen bewiesen.

Wir wissen also jetzt, daß wir ein Recht haben, in dem Kern der Zelle den Sitz der Vererbungsträger zu sehen, ja sogar im Kern bestimmte Teile, die Chromosomen, als solche anzusprechen und diesen wieder eine qualitative Verschiedenheit entsprechend den verschiedenen erblichen Qualitäten des Körpers zuzuschreiben. Wenn wir also in Zukunft

von Vererbungsträgern reden, können wir uns darunter die Chromosomen vorstellen und mit Hilfe dieser Vorstellung manche Schwierigkeit überwinden. Wir dürfen uns aber dabei nicht verhehlen, daß die Chromosomenlehre, wie wir sie hier entwickelt haben, zwar in ihrer Klarheit und ihrem uns hier im Vordergrund stehenden didaktischen Wert alle billigen Anforderungen an eine Grundlage der Erblichkeitslehre erfüllt, daß sie aber an sich noch in manchen wesentlichen Punkten strittig und unsicher ist. Vor allem ist der Begriff der Erbträger ja noch ein ziemlich vager. Aber auch in diesem Punkt zeigt sich bereits von ferne die zukünftige Lösung: Der Erbträgerbegriff wird nicht identisch sein mit der Annahme einer Monopolstellung der Chromosomen in bezug auf die Vererbung. Wohl aber wird sich zeigen, daß in den Chromosomen Substanzen von Zelle zu Zelle geführt werden, deren Anwesenheit zum vollständigen Ablauf der Vererbungsphänomene notwendig ist. Und daher kann man auch ruhig von Erbträgern reden, wenn man sich bewußt ist, daß der Begriff nicht allzu wörtlich genommen werden darf. Gerade an diesem Punkt liegen die interessantesten Probleme, die uns die Zellenlehre in bezug auf das Vererbungsphänomen bietet. An ihrer Lösung arbeiten vereint Zellmorphologie, Entwicklungsmechanik und Genetik. Aber wir haben uns hier die Aufgabe gesetzt, die Vererbungsmorphologie weit hinter der Vererbungsbiologie zurücktreten zu lassen, und so müssen diese Andeutungen genügen. Wir werden ohnedies später noch manche zelluläre Tatsachen und Probleme streifen müssen; gehen wir jetzt aber gleich ohne viele Einleitung an die eigentlichen Tatsachen der Genetik heran.

Zweite Vorlesung.

Die Variabilität und ihre exakte Darstellung. Das Queteletsche Gesetz. Das Maß der Variabilität.

Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, daß an der Basis der Vererbungslehre die Betrachtung der Eigenschaften zu stehen hat, deren Erblichkeit untersucht werden soll. Ein jeder Organismus setzt sich aus einer kaum bestimmbaren Fülle von Eigenschaften meßbarer

und nicht meßbarer Natur zusammen, die in ihrer Gesamtheit sein Wesen ausmachen: Größe des Ganzen und der Teile, Farbe, Zeichnung, Muskelkraft, Fähigkeit gewisse Stoffwechselprodukte zu produzieren, Fähigkeit auf bestimmte Reize in bestimmter Weise zu reagieren, Disposition zu Erkrankungen und welcher Art sie immer sein mögen. Wenn sie für die Fragen der Erblichkeit natürlich auch alle gleichmäßig studiert werden müssen, so können wir begreiflicherweise zunächst am weitesten mit solchen kommen, die sich exakt z. B. durch Messung festlegen lassen. Darwins Zuchtwahllehre basiert nun auf der Annahme, daß alle diese Eigenschaften bei einer Anzahl von Individuen der gleichen Art, die beliebig aus der Gesamtheit der Artgenossen herausgegriffen sind, bei einer Population, wie wir von jetzt ab sagen wollen, ebenso wie bei der Gesamtheit der Nachkommen eines Elternpaares, nicht völlig identisch vorhanden sind, sondern sich in mehr oder minder hohem

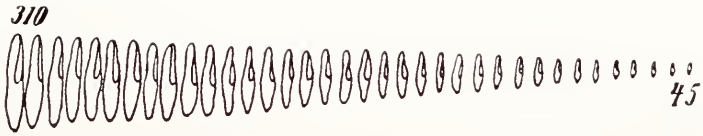


Fig. 10.
Variationsreihe der Länge von (45—310 μ) aus einer Paramaecienkultur. Im Anschluß an Jennings.

Maß unterscheiden, daß die Eigenschaften variieren. Diese Variabilität ist nun in der Tat, wie auch schon vor Darwin bekannt war, vorhanden, und ihre Untersuchung muß natürlich einer jeden Betrachtung der Erblichkeit der Eigenschaften vorangehen.

Betrachten wir uns zunächst einmal ein paar konkrete Fälle und beginnen mit einem einfachsten, einer Eigenschaft der Zelle. Als Einzelzellen, die der experimentellen Untersuchung besonders zugänglich sind, benutzt man mit Vorliebe, wie wir noch mehrfach sehen werden, die Infusorien. Prüft man nun eine Kultur von Paramaecien, die aus vielen Tausenden artgleicher Individuen besteht, z. B. auf die Länge der Einzeltiere, so findet man darunter winzig kleine Tiere von etwa 45 μ Länge, ferner riesengroße von 310 μ und dazwischen sämtliche denkbaren Größenstufen, so daß eine kontinuierliche Reihe von Individuen sich

nach ihrer Größe anordnen läßt, wie umstehende Fig. 10 zeigt. Die Variabilität schwankt, fließt also gewissermaßen zwischen zwei Extremen, weshalb wir auch von einer fluktuierenden Variabilität reden. Wenn in Zukunft also von Variieren und Variabilität die Rede ist, so sei der Ausdruck nur in diesem Sinne verstanden und in keiner anderen der Bedeutungen, die man ihm schon untergelegt hat. So wie wir hier das Variieren in der Größe einer Zelle sehen, so könnten wir es auch in ganzen vielzelligen Organismen oder auch an Teilen von Lebewesen, die in der Vielzahl vorhanden sind, feststellen. Ein klares Beispiel erhält man etwa in der Weise, daß man die Blätter eines Baumes in

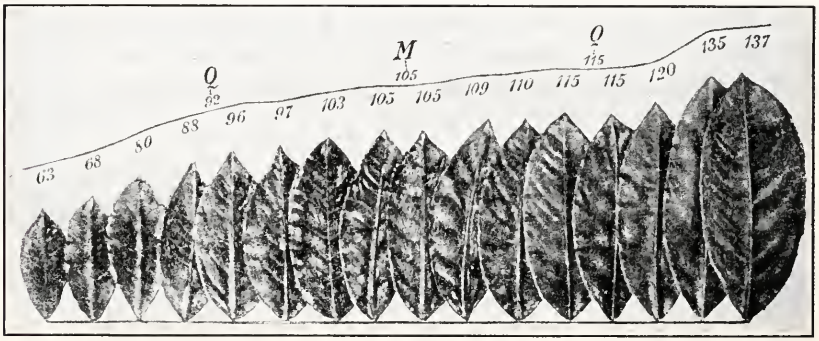


Fig. 11.
Variationsreihe der Größe von Kirschlorbeerblättern. Darüber ihre graphische Darstellung als Ogive. *M* Mittelwert. Nach de Vries.

gleichen Abständen voneinander auf einer gradlinigen Basis aufklebt, indem man sie gleichzeitig nach ihrer Größe anordnet. Das ist im Anschluß an de Vries in vorstehender Fig. 11 für die Blätter des Kirschlorbeers geschehen und wir erkennen daran eine fluktuierende Variabilität zwischen 63 und 137 mm.

Die Herstellung einer derartigen Reihe läßt sich natürlich bei meßbaren, zählbaren, wägbaren Eigenschaften ohne weiteres vornehmen. Etwas schwieriger gestaltet sie sich, wenn es sich etwa um Färbungs- oder Zeichnungscharaktere handelt. Läge eine dunkle Zeichnung auf hellem Grund vor, die sich variierend auf dem Grund ausbreitet, so könnte man ja auch zu Zahlenverhältnissen gelangen, wenn man pro-

zentual das Verhältnis von dunkel und hell berechnet. Aber auch ohne dies läßt sich eine den vorigen Beispielen entsprechende Variationsreihe aufzeigen, wenn man besonders typische Varianten auswählt und sie in eine Reihe anordnet und kleine Zwischenformen zwischen den

Fig. 12.
Variationsreihe der Zeichnung des Pronotums von Leptinotarsa multitaeniata. Nach Tower.

Typen zunächst vernachlässigt. Abbildung 12 zeigt eine solche Variationsreihe, die sich auf die Zeichnung des Halsschildes (Pronotum) des Koloradokäfers, Leptinotarsa multitaeniata, bezieht, und zwar

Fig. 13.
Typen von 4 Variationsklassen der Flügelzeichnung von Lymantria monacha var. eremita.

wurden in der aus Mexiko stammenden Population zehn Typen unterschieden. Sie zeigen, wie die aus schwarzen Strichen und Punkten bestehende Zeichnung variiert, indem allmählich erst Striche, dann Punkte, dann beides zusammenfließen, so daß das Endglied der Reihe

ein ganz schwarzes Schild besitzt. Eine ganz entsprechende Variationsreihe zeigt uns Fig. 13 mit Variationen der Flügelzeichnung von Lymantria monacha var. eremita, der Nonne. Diese Individuen stammen aber nicht aus einer Population, sondern aus den Nachkommen eines Elternpaares, was für die Variabilität im Prinzip gleichgültig ist. Auch hier führen die vier Typen von einem schwarz und weiß gebänderten Individuum durch alle Übergänge, von denen nur noch zwei dargestellt sind, zu einem ganz schwarzen. Diesen Beispielen ließen sich beliebig viele aus allen Klassen von Eigenschaften anfügen, die uns alle zeigen würden, daß eine derartige fluktuierende Variabilität in der Natur besteht.

In allen diesen Fällen ist also die Variabilität eine fluktuierende, kontinuierliche. Nun bezeichnet man aber mit dem gleichen Ausdruck auch das Abweichen einzelner Individuen einer Tier- oder Pflanzenform von ihren Artgenossen, das nicht durch alle Übergänge mit der typischen Erscheinung verbunden ist, sondern ihr schroff gegenübersteht. Wenn etwa eine typisch blaublühende Pflanze gelegentlich weiße Blüten zeigt, eine rechtsgewundene Schnecke mit einem linksgewundenen Gehäuse auftritt, so ist das auch eine Variation, aber diskontinuierlicher Natur. Solche Variationen werden uns später auch interessieren; hier können wir von ihnen absehen und uns zunächst nur an die fluktuierenden, kontinuierlichen Variationen halten. Wir lassen dabei zunächst völlig außer acht, ob die fluktuierende Variation eine einheitliche Erscheinung ist, oder ob sie nicht vielmehr aus innerlich ganz verschiedenen Quellen herzuleiten ist, so daß sie in verschiedene Unterbegriffe zerlegt werden muß. Später werden wir allerdings erfahren müssen, daß dem so ist.

Soll die Variation nun zum Gegenstand von Überlegungen oder Experimenten gemacht werden, so genügt es nicht, die Tatsache des Vorhandenseins der Varianten zu kennen, wir müssen vielmehr vor allem ihre Zahl und deren Verteilung auf die Variationsreihe betrachten. Und diese zuerst von dem Anthropologen Quetelet eingeführte Betrachtungsweise hat zur Feststellung eines sehr wichtigen Gesetzes geführt. Gehen wir direkt von einem der Queteletschen Beispiele aus. Er führt die Messungen an, die an 25878 nordamerikanischen Freiwilligen in bezug auf ihre Körpergröße ausgeführt wurden, und ordnet die Zahlen in eine

Reihe, die beginnt mit 1,549 m = 60 engl. Zoll, dem Maß der kleinsten Individuen bis zu 2,007 m = 76 Zoll, dem Maß der größten Männer. Benutzen wir nun der Bequemlichkeit halber seine Umrechnung der Gesamtzahl auf den Durchschnitt von 1000, so erhalten wir das klarste Bild, wenn wir in die oberste Reihe die Größen und darunter die für jede Größe gefundene Anzahl von Individuen schreiben:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	**67**	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Anzahl Soldaten: pro 1000	2	2	20	48	75	117	134	**157**	140	121	80	57	26	13	5	2	1

Der erste Blick auf diese Reihe zeigt, daß die für die einzelnen Größenvariationen gefundenen Zahlen der Individuen innerhalb der Variationsreihe ganz regelmäßig verteilt sind. Die größte Zahl der Individuen, nämlich 157 pro 1000, findet sich in der Mitte der Reihe bei der Größe 67 Zoll, die kleinsten Zahlen finden sich an den Enden der Reihe, und dazwischen liegen alle Übergänge in der Zahl der Individuen und diese Übergangszahlen verteilen sich ziemlich symmetrisch zu beiden Seiten der Mitte. Es gibt also bei dieser Population von Menschen in bezug auf das Größenmaß eine mittlere Größe, die die meisten Individuen zeigen, während die Zahl der Individuen immer geringer wird, je weiter sich das Maß nach oben oder unten von der Mitte entfernt. Quetelet erkannte sofort, daß diese symmetrische Zahlenverteilung innerhalb der Variationsreihe eine große Ähnlichkeit mit der Verteilung hat, die man erhält, wenn man die binomische Formel $(a + b)^n$ ausrechnet:

$$(a + b)^1 = a + b$$
$$(a + b)^2 = a^2 + 2ab + b^2$$
$$(a + b)^3 = a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3$$
$$(a + b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4$$

usw.

Setzt man an Stelle der Buchstaben bestimmte Zahlen, z. B. $a = 1$, $b = 1$ so ergeben sich

$$(a + b)^1 = 1 + 1$$
$$(a + b)^2 = 1 + 2 + 1$$
$$(a + b)^3 = 1 + 3 + 3 + 1$$
$$(a + b)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$$
$$(a + b)^{10} = 1 + 10 + 45 + 120 + 210 + \mathbf{252} + 210 + 120 + 45 + 10 + 1.$$

Es ergibt sich also eine ganz genau symmetrische Verteilung der Zahlen um ein Mittel. Will man die für die Soldaten gefundenen Zahlen nun mit einer solchen idealen Zahlenreihe vergleichen, so berechnet man, wie eine solche für die Gesamtsumme von 1000 aussehen würde, wenn gewisse Bedingungen die gleichen sind, wie im realen Fall. In folgender Variationsreihe ist nun diese berechnete ideale Zahlenreihe unter die wirklich gefundene gesetzt:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	**67**	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Zahl d. Soldaten pro 1000:	2	2	20	48	75	117	134	**157**	140	121	80	57	26	13	5	2	1
Ideale Zahlen für 1000:	5	9	21	42	72	107	137	**153**	146	121	86	53	28	13	5	2	0

Der Vergleich der beiden unteren Zahlenreihen zeigt, in welch ausgezeichneter Weise die gefundenen und die zu erwartenden Zahlen übereinstimmen, ein Zusammentreffen, was noch viel schlagender würde, wenn etwa ebensoviel Millionen Menschen gemessen worden wären als es Tausende waren. Diese nun ausführlich gezeigte Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Varianten auf die Variationsreihe nennt man das Queteletsche Gesetz. Denn es hat sich seitdem gezeigt, daß die Mehrzahl der variabeln Eigenschaften, wenn in dieser Form betrachtet, sich in genau der gleichen Weise verhalten. Einige wenige Beispiele sollen das zunächst noch illustrieren.

In der Systematik der Fische spielen die Schuppenzahlen eine große Rolle. Auch für sie gibt es eine fluktuierende Variabilität, wie die folgende Tabelle von Voris beweist, die sich auf die Zahl der Seitenlinienschuppen bei einem nordamerikanischen Cypriniden, Pimapheles notatus, bezieht:

Schuppenzahl:	40	41	42	43	**44**	45	46	47	48
Individuenzahl pro 500:	3	7	36	126	**157**	121	37	11	2

Oder ein anderes Beispiel, eine Aufzählung der Anzahl von Zähnen, die sich auf dem Rand des Kiefers des marinen Borstenwurms, Nereis limbata, finden. Unter 398 Individuen fand Hefferan:

Zahl der Zähnchen:	2	3	4	**5**	6	7	8
Zahl der Individuen:	7	30	80	**148**	98	29	6

In diesen beiden Beispielen ist es klar, daß die Individuen genau ihren Klassen entsprechen, daß also eine andere Klasseneinteilung, bei

der noch feinere Unterschiede berücksichtigt werden, nicht möglich ist. Denn weniger wie eine Schuppe oder ein Zähnchen gibt es nicht, zwischen den Klassen kann nichts liegen. In diesem Falle spricht man von diskreten Varianten. Bei unserm ersten Beispiel, dem Queteletschen Fall der Menschenmaße, war das anders. Dort hatten die Klassen, in die das Material eingeordnet war, einen Spielraum von einem Zoll. Ebensogut hätte man aber auch einen halben Zoll, auch weniger oder mehr nehmen können. Immer wären die Individuen, die bei einer Klassenzahl, z. B. 60 Zoll, aufgezählt sind, nicht alle genau 60 Zoll groß, sondern gehörten in den Spielraum, der begrenzt wird von der Mitte zur nächstunteren und nächstoberen Klasse, also bei Zolleinteilung zwischen 59,5 und 60,5 Zoll. In diesem Fall würde man also von Klassenvarianten reden und zu ihnen dürfte die Mehrzahl der Variationen gehören, nämlich alle, die sich nicht auf eine zählbare Eigenschaft beziehen. Es ist klar, daß in solchen Fällen bei exakter Schreibweise die Zahl der Individuen immer zwischen den Klasseneinteilungen stehen müßten. Schreibt man sie aber in gleicher Weise wie bei den diskreten Varianten unter die betreffenden Klassen, so nimmt man natürlich stillschweigend an, die Klasse 2 bedeute den Spielraum von 1,5—2,5. Als Beispiel dieser Klassenvarianten diene die oben besprochene variierende Zeichnung des Halsschildes des Koloradokäfers nach Towers Untersuchungen, eingeteilt in 11 Klassen, die aber für dieses Beispiel nicht ganz genau den oben abgebildeten 10 Klassen entsprechen:

Klasse der Färbung:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Zahl der Individuen:	1	4	7	12	13	26	14	12	7	3	1

Und ein ganz ähnliches Bild liefert unser ebenfalls oben abgebildetes Nonnenbeispiel, für das die Zahlen von fünf Typen weiblicher Falter lauten:

Klasse der Färbung:	1	2	3	4	5
Zahl der Schwester-Individuen:	6	9	13	7	4

Für viele Fälle der Darstellung sind derartige Aufzählungsreihen genügend. Bedarf man aber des Vergleiches oder einer Darstellung, die schnelle Orientierung gewährt, oder der mathematischen Betrachtung der Variation, so wählt man wie immer die graphische Darstellung. Die

Konstruktion einer solchen Variationskurve oder eines Variationspolygons (oder auch Häufigkeits- bzw. Frequenzkurve genannt, da sie ja die Verteilung der Häufigkeit einer Eigenschaft darstellt), ist ein klein wenig verschieden, je nachdem es sich um diskrete oder Klassenvarianten handelt. Würden wir sie für unser Beispiel für diskrete Varianten, die Seitenschuppenzahl von Pimapheles konstruieren, so müßten wir auf der horizontalen Linie, der Abszisse des Koordinatensystems, die Schuppenzahlen in gleichen aber beliebig gewählten Abständen eintragen. Auf jedem Punkt, der eine Schuppenzahl bedeutet, wäre dann ein Lot zu errichten von der Länge einer beliebig gewählten Maßeinheit, z. B. 1 mm multipliziert mit der Anzahl der für die betreffende Schuppenzahl angegebenen Individuen, also bei 44 Schuppen 157 mm, bei 48 Schuppen 2 mm. Werden dann die Gipfel aller dieser Lote verbunden, so erhält man das in Fig. 14 (verkleinert) abgebildete Polygon. Es ist klar, daß ein solches Variationspolygon je mehr in eine Variationskurve übergeht, je größer die Zahl der Klassen und je kleiner damit die Entfernung der einzelnen Lotgipfel wird. Haben wir es dagegen mit einer Klassenvariation zu tun, so würden wir in der gleichen Weise auf der Abszisse die Klassengrenzen abtragen. Nehmen wir als Beispiel die Halsschildfärbung von Leptinotarsa, so würden ja, sagen wir zu Klasse 4, alle Individuen gezählt, die den Färbungstypus 4 repräsentieren, aber auch alle die kleinen Zwischenstufen, die näher an 4 als an 3 oder 5 standen. Die Klassengrenzen sind also 0,5, 1,5, 2,5 usw. Wir müssen also nun auf den Klassengrenzen Lote errichten, deren Höhe der Individuenanzahl entspricht, auf dem Gipfel eines jeden Lotes aber eine Horizontale ziehen von der Länge des Klassenspielraums. Auf diese Weise erhält man die in Fig. 15 abgebildete Figur der Treppenkurve. Aus dieser erhält man ein gewöhnliches Variationspolygon, wenn man die Mittelpunkte der Treppenstufen miteinander verbindet, woraus hervorgeht, daß im wesentlichen für diskrete und Klassenvarianten dieselbe graphische Darstellung zum Vorschein kommt.

Wie wir nun oben gesehen hatten, nähert sich eine Variationsreihe, je symmetrischer sie ist, um so mehr einer idealen Zahlenreihe, die (im Elementarfalle; von anderen können wir hier absehen) aus der Formel $(a + b)^n$ entwickelt wird. In gleicher Weise kann man natürlich eine

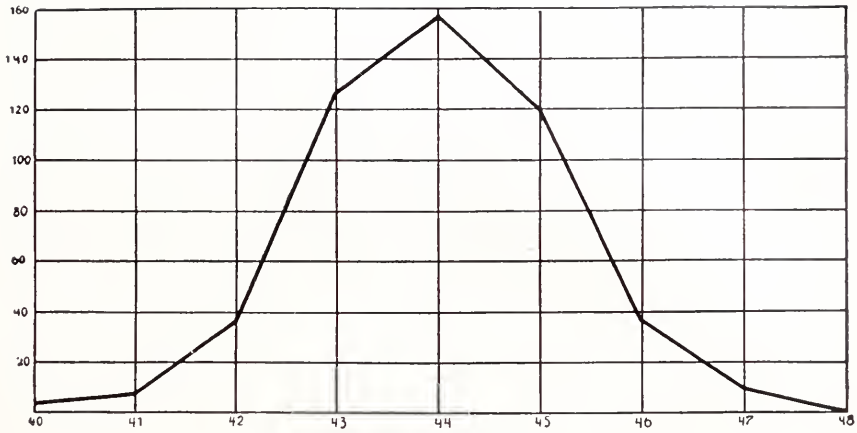


Fig. 14.
Variationspolygon der Seitenschuppenzahl von Pimapheles.

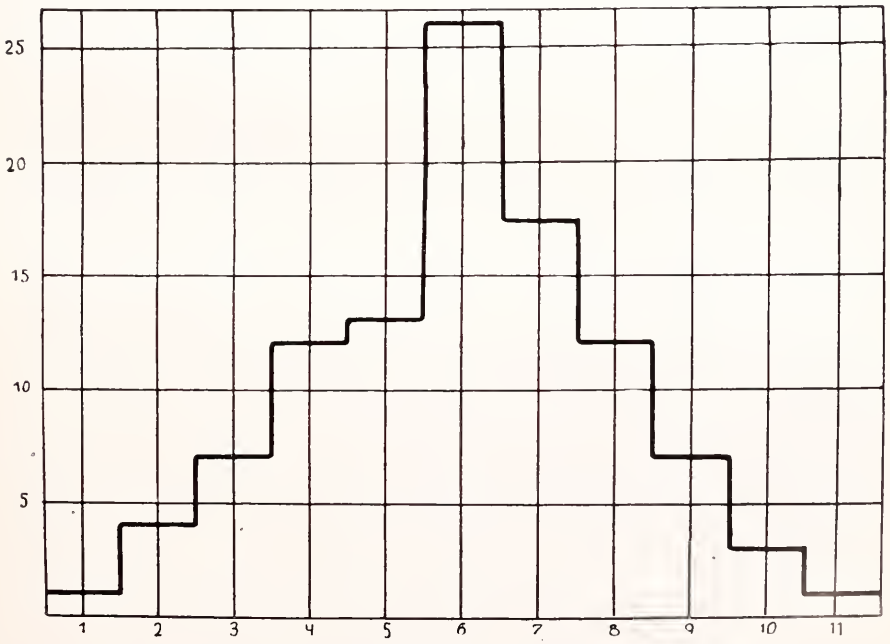


Fig. 15.
Treppenkurve zu der Variationsreihe der Färbung des Pronotums des Koloradokäfers.

Variationskurve mit einer idealen Kurve vergleichen, die aus derselben Formel konstruiert ist, der Binomialkurve, und dabei wird sich ebenfalls die wirkliche Kurve bei normalen Verhältnissen um so mehr der idealen nähern, mit je größeren Zahlen gearbeitet wurde. (Natürlich muß diese ideale Kurve unter Zugrundelegung eines bestimmten aus der wirklichen Zahlenreihe gewonnenen Wertes konstruiert werden. Wir wollen darauf aber nicht eingehen, da uns hier nur die Resultate beschäftigen, nicht die Methoden.) Als Beispiel diene nebenstehende Kurve, Fig. 16

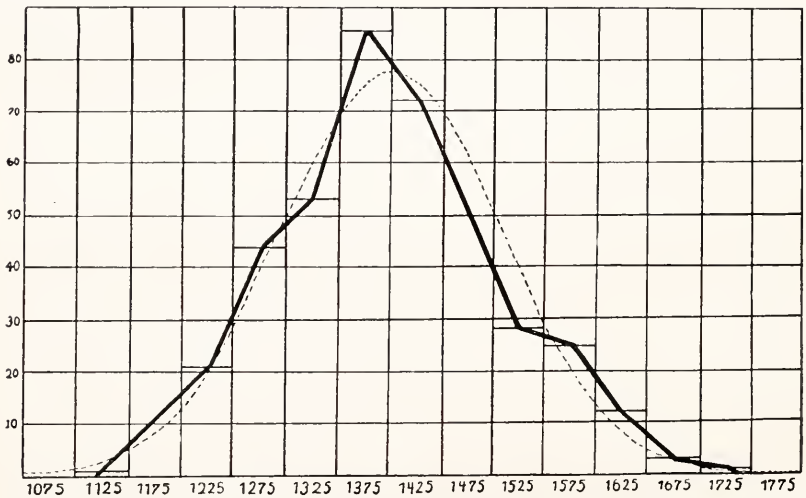


Fig. 16.
Variationspolygon des Hirngewichts schwedischer Männer verglichen mit der idealen Kurve (letztere punktiert). Nach Pearl.

die sich auf das Hirngewicht von 416 schwedischen Männern bezieht. Auf der Abszisse sind die Gewichtszahlen in Gramm eingetragen, die punktierte Linie stellt die ideale Vergleichskurve dar. Die zugehörigen Zahlen sind:

Gewicht des Gehirns in g:	1075	1125	1175	1225	1275	1325	**1375**	1425
Individuenzahl:	0	1	10	21	44	53	**86**	72
	1475	1525	1575	1625	1675	1725	1775	
	60	28	25	12	3	1	0	

Es gibt nun auch Fälle, in denen eine Variationskurve nicht mit dieser, sondern mit anders abgeleiteten Idealkurven verglichen werden muß, Fälle, die vor allem von Pearson und Duncker ausgearbeitet worden sind. Wir werden aber später sehen, daß mit solcher rein mathematischen Betrachtung nicht viel für biologische Zwecke gewonnen wird, so daß wir es uns hier ersparen können, auch jene Fälle zu besprechen. Sollen diese Vorlesungen doch auch nur in die Genetik einführen und nicht etwa spezielle Arbeitsmethoden lehren.

Benutzt man nun derartige Variationsreihen oder Kurven zur Betrachtung eines biologischen Materials, so bedarf man natürlich gewisser Bezeichnungen für die Angehörigen der verschiedenen Kurvenbezirke. Wenn die Kurve eine ganz ideale ist, so stellt die Klasse, bei der die meisten Individuen liegen, also der Kurvengipfel den Mittelwert dar. Natürlich ist dieser Mittelwert bei nicht völlig symmetrischer Kurve nicht genau mit dem Gipfelpunkt zusammenfallend, er ist nämlich

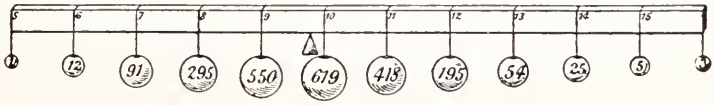


Fig. 17.
Bildliche Darstellung des Mittelwerts einer Variationsreihe durch einen im Gleichgewicht befindlichen Wagebalken. Nach Pearson.

nach der Seite der größern Variantenzahl verschoben. Seine genaue Lage wird am anschaulichsten aus nebenstehender Darstellung Pearsons (Fig. 17) verständlich, in der die Variationsreihe durch einen Wagebalken dargestellt ist, an dem ebenso viele Gewichte hängen als Variationsklassen existieren und die einzelnen Gewichte sich zueinander verhalten wie die Zahlen der Variationsreihe. Der Unterstützungspunkt des Balkens, auf dem er in vollem Gleichgewicht ruht, entspricht dann dem Mittelwert M der Variationsreihe. Wenn man aber, was bei rein deskriptiver, nicht mathematischer Betrachtung auch oft genügt, den höchsten Punkt der Kurve einfach als den Mittelwert nimmt, so wird alles, was links von ihm liegt, als Minusvariante oder Minusabweicher bezeichnet, was rechts liegt, als Plusvariante oder Plusabweicher.

Nun müssen wir noch einen notwendigen Begriff ableiten, wiewohl wir uns sonst hier von der mathematischen Seite der Variationsstatistik, wie diese Wissenschaft heißt, fernhalten wollen, da sie für die biologischen Probleme, die uns hier beschäftigen sollen, nicht unerläßlich ist. Jenen Begriff aber müssen wir kennen lernen, weil er uns später noch begegnen wird. Wenn wir eine Variationsreihe aufgestellt haben und wollen sie etwa mit einer anderen vergleichen, die von demselben Objekt zu anderer Zeit genommen wurde, so können wir uns den Vergleich sehr erleichtern, wenn wir eine Durchschnittszahl benutzen können, die das Maß der Variabilität in einer solchen Reihe ausdrückt. Die bloße Inspektion einer Reihe könnte die Variationsbreite, die sie zum Ausdruck bringt, als ein solches Maß erscheinen lassen. Es ist klar, daß das nicht angängig ist, wenn man bedenkt, daß diese beträchtlich von der Zahl der Messungen abhängig ist. Wenn etwa bei unserem obigen Beispiel der Flügelfärbung der Nonne uns nur ein Teil der Falter vorgelegen hätte, so hätte es ganz gut sein können, daß Stücke der hellsten oder dunkelsten Sorte überhaupt gefehlt hätten, und dann wäre die Variationsbreite scheinbar geringer. Oder wenn wir die zehnfache Anzahl von Individuen zur Verfügung gehabt hätten, wäre vielleicht noch eine hellere Variation gefunden worden als Klasse 1 (was tatsächlich der Fall ist) und die Variationsbreite wäre größer erschienen. Ein Variabilitätsmaß muß also hiervon unabhängig sein. Man hat sich nun aus hier nicht zu erörternden Gründen auf ein Maß geeinigt, das die Standardabweichung oder Streuung heißt. (Die ältere Literatur benutzt allerdings ein anderes Maß.) Diese Streuung σ stellt dar die Quadratwurzel aus dem mittleren Quadrat der Abweichungen vom Mittelwert. Wenn a die Abweichung ist, die eine jede Klasse vom Mittelwert zeigt, p die Zahl der Individuen, die je diese Abweichung zeigen, n die Gesamtzahl der in der Variationsreihe vorliegenden Individuen, so ist die Standardabweichung $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p\, a^2}{n}}$. ($\Sigma$ ist das Summenzeichen.) Es ist klar, daß man, um σ zu berechnen, zunächst den Mittelwert kennen muß. Bei einer völlig symmetrischen Variationsreihe fällt er mit der Klasse der größten Individuenzahl zusammen. Das ist aber meist nicht der Fall und er muß daher erst ausgerechnet

werden. In der naivsten Weise — man denke an die Versinnlichung durch den Wagebalken — geschieht dies, indem man je den Klassenwert mit der Zahl der zugehörigen Varianten multipliziert, sämtliche Produkte addiert und durch die Gesamtzahl der Individuen dividiert. Wählen wir etwa als Beispiel die schon einmal gegebene Reihe für die Zähnchen auf dem Kieferrand von Nereis limbata:

Zahl der Zähnchen:	2	3	4	**5**	6	7	8
Zahl der Individuen:	7	30	80	**148**	98	29	6

so erhalten wir

$$\begin{aligned} 7 \cdot\ 2 &= 14 \\ 3 \cdot 30 &= 90 \\ 4 \cdot 80 &= 320 \\ 5 \cdot 148 &= 740 \\ 6 \cdot\ 98 &= 588 \\ 7 \cdot\ 29 &= 203 \\ 8 \cdot\ \ 6 &= 48 \\ \hline \Sigma &= 2003 \end{aligned}$$

die Gesamtzahl $n = 398$

$$\frac{\Sigma}{n} = \frac{2003}{398} = 5{,}03 = \text{dem Mittelwert } M.$$

Bei größeren Reihen ist dies Verfahren natürlich sehr umständlich und es läßt sich durch einfachere Methoden ersetzen, die wir aber für unsere Zwecke der Begriffserklärung nicht brauchen. Wer sie erlernen muß, findet eine wunderbar klare Anleitung in Johannsens berühmtem Lehrbuch. Berechnen wir nun σ für die gleiche Variationsreihe. Wenn wir uns der Vereinfachung halber mit einer Dezimalstelle des Mittelwerts begnügen, dann können wir ihn auf 5,0 abrunden. Die Abweichungen von ihm sind dann —3—2—1 0+1+2+3, ihre Quadrate 9, 4, 1, 0, 1, 4, 9. Diese Quadrate multipliziert mit p, der Zahl der Individuen in jeder Klasse, ergibt:

$$
\begin{aligned}
9 \cdot\ 7 &= 63 \\
4 \cdot\ 30 &= 120 \\
1 \cdot\ 80 &= 80 \\
0 \cdot 148 &= 0 \\
1 \cdot\ 98 &= 98 \\
4 \cdot\ 29 &= 116 \\
9 \cdot\ 6 &= 54 \\
\hline
\Sigma p a^2 &= 531
\end{aligned}
$$

$$n = 398$$

$$\frac{\Sigma p a^2}{n} = \frac{531}{398} = 1{,}33$$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}} = \pm \sqrt{1{,}33} = 1{,}15.$$

Diese Standardabweichung ist nun eine nach der Klasseneinteilung benannte Zahl. Wenn Gewichte in Gramm verglichen würden, so wäre σ in Gramm ausgedrückt. Um verschiedene derartige Kurven nun vergleichen zu können, kann man die Standardabweichung auch in Prozenten des Durchschnitts ausdrücken und erhielte dann den Variationskoeffizient $v = \frac{100\,\sigma}{M}$ das wäre in unserem Fall $\frac{100 \cdot 1{,}15}{5} = 23$. ($v$ ist allerdings ein Koeffizient, dessen Anwendung sich nicht allgemeiner Wertschätzung erfreut.) Eine für weitere Verwendung genügende variationsstatistische Angabe hätte also im mindesten zu bestehen aus der Variationsreihe bzw. Kurve, dem Mittelwert, der Standardabweichung bzw. dem Variationskoeffizient. Dazu käme noch eine Angabe über den mittleren Fehler, der einer jeden derartigen Bestimmung anhaftet und der eine Bestimmung, z. B. die des Mittelwerts, innerhalb gewisser Grenzen schwanken läßt. Man begegnet daher Angaben wie: Mittelwert $M = 52{,}09 \pm 0{,}28$, wobei letztere Zahl den Mittelfehler darstellt. Seine Berechnung soll aber hier nicht erörtert werden.

Wir sind nunmehr mit den elementarsten Hilfsmitteln ausgerüstet, um an die Betrachtung der biologischen Tatsachen zu gehen. Es sind allerdings nur die elementarsten, denn es läßt sich leicht denken, daß in der Natur die Verhältnisse nicht immer so einfach liegen, wie an den hier ausgewählten besonders klaren Beispielen. Da begegnet man

Variationskurven, die zwar symmetrisch, aber zu hochgipfelig oder zu tiefgipfelig sind, oder solchen, die unsymmetrisch, schief sind, vielleicht sogar nur halb, andere erscheinen gar zwei- oder mehrgipfelig. Der Betrachtung solcher Erscheinungen wie des Vergleichs verschiedener Kurven, kurzum der mathematischen Analyse der Variabilität, hat sich ein besonderes Grenzgebiet zwischen Biologie und Mathematik, die Variationsstatistik, gewidmet. Durch die Bemühungen von Forschern wie Pearson, Davenport, Weldon, Ludwig, Duncker, Yule hat sie komplizierte Methoden zur genauen Betrachtung des gegebenen Materials entwickelt. Von ihren Resultaten werden wir in den nächsten Vorlesungen noch manches erfahren. Da aber für uns die Variationslehre nicht Selbstzweck, sondern nur den exakten Ausgangspunkt für das Vererbungsproblem darstellt, so dürfte diese elementarste Einführung genügen, um uns alles weitere verstehen zu lassen.

Dritte Vorlesung.

Die Ursachen der Variabilität. Lebenslagevariation, Standortsvariation und ihre experimentelle Beeinflussung. Äußere und innere Ursachen der Variabilität.

Die Tatsache der Variabilität und die Möglichkeit, sie exakt zahlenmäßig zu betrachten, ist uns nun bekannt. Bevor wir uns nun einmal daran machen, zu sehen, welche Bedeutung die variationsstatistischen Methoden für die Lösung der biologischen Probleme der Erblichkeitslehre besitzen, bietet sich uns eine Vorfrage dar, nämlich die nach den Ursachen der Variabilität und ihrer so charakteristischen Form. Für Darwin, der sich allerdings gerade mit dieser Frage weniger intensiv befaßte, stand es wohl fest, daß die Bedingungen der Umgebung, in denen der Organismus lebt, es sind, die die Variationen verursachen. In der nachdarwinschen Zeit wußte sich aber mehr und mehr eine Ansicht Geltung zu verschaffen, die im Rahmen eines komplizierten Theoriengebäudes auch die Variabilität von anderer Seite betrachtet. Wenn sie nach Weismann in letzter Linie auch durch die äußeren Be-

dingungen verursacht ist, so ist das entscheidende doch der Zustand der Vererbungssubstanz, des Keimplasmas, dessen Einzelteilchen dauernd Schwankungen unterworfen sind, die sich im Laufe der Generationen summieren, so daß schließlich unter dem Einfluß jener Keimplasmavariationen sich sichtbare Variationen auch am Körper zeigen können. Ein innerer Faktor wäre also als die wesentliche Ursache der Variabilität anzusehen. Wenn wir uns nun in dieser Frage Auskunft verschaffen wollen, so leitet uns schon die einfache Betrachtung des in der vorigen Vorlesung Vorgebrachten auf den richtigen Weg. Dabei muß aber gleich eines beachtet werden: Wir haben schon oben angedeutet, daß Variabilität sich als ein innerlich vielgestaltiger Begriff erwiesen hat, was uns aber erst verständlich werden wird, wenn wir das Erblichkeitsmoment in die Betrachtung einführen. Während wir bisher ruhig alle Arten der Variabilität promiscue betrachten konnten, beschränken wir uns aber jetzt bereits auf die echte Variabilität im engeren Sinn, die jetzt meist auch als Modifikabilität bezeichnet wird, ein Begriff, dessen Abgrenzung uns bald klar werden wird. Wir hatten in der letzten Vorlesung gesehen, daß die Variabilität der einzeln betrachteten Merkmale wohl stets dem Queteletschen Gesetz folgt. Benutzen wir nun einmal aus Gründen, die sogleich hervortreten werden, eine etwas andere Darstellungsweise, auf die sich nebenstehende Figur 18 bezieht. Es handelt sich um die Variabilität in der Länge von Bohnensamen. 450 Samen einer Population wurden gemessen und nach ihrer Länge geordnet, die zwischen 8 und 16 mm schwankte. Die Variationsreihe lautete:

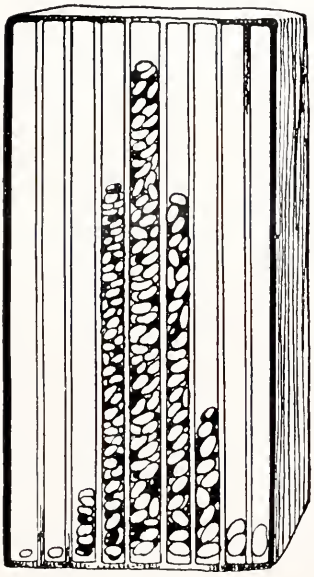


Fig. 18.
Anschauliche Darstellung der Variabilität der Größe von Bohnensamen. Nach de Vries.

Länge in mm:	8	9	10	11	**12**	13	14	15	16
Anzahl Bohnen:	1	2	23	108	**167**	106	33	7	1

Fig. 19 gibt das zugehörige Variationspolygon, bei dem für jede Bohnensorte ein Beispiel abgebildet ist. In eine Glaswanne, die in neun Abteilungen geteilt ist, die den neun Größenklassen der Bohnen entsprechen, werden diese nun so eingefüllt, daß jede Abteilung die zu ihrer Klasse gehörige Bohnenzahl erhält. Es entsteht dann ein Bild, wie es Fig. 18 zeigt, wobei die Bohnen als Treppenkurve erscheinen. (Von dem kleinen Fehler, der der wirklichen Kurve gegenüber dadurch entsteht, daß die kleinen Bohnen weniger Platz einnehmen als die großen, muß natürlich abgesehen werden.) Das ist nun nichts weiter als eine andere Demonstration des Queteletschen Gesetzes.

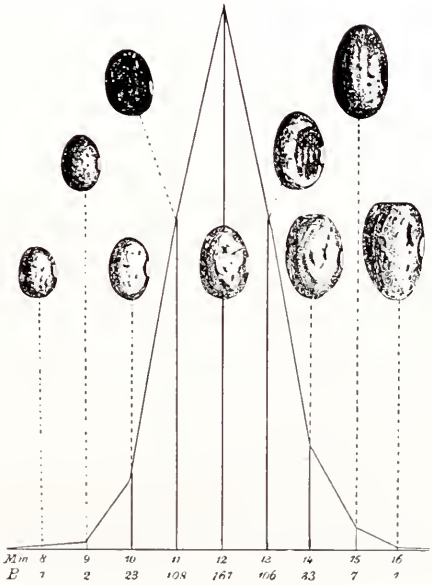


Fig. 19.
Variationspolygon der Größe der Bohnensamen zu Fig. 18 mit den eingezeichneten Typen der Größenklassen. Bei *B* die Häufigkeitsreihe. Nach de Vries.

Nun nehmen wir einmal umstehend abgebildeten kleinen Apparat zur Hand, den Galton angab und der ganz ähnlich aussieht, wie ein Tivoli genanntes Kinderspielzeug (Fig. 20). Auf einem Brett finden sich in gleichen Zwischenräumen Reihen von senkrechten Nadeln, die innerhalb der Reihen alternieren. Oben ist durch Holzbacken eine trichterförmige Eingangspforte hergestellt und unten sind kleine Abteilungen abgegrenzt. Wird nun das Brett schräggestellt und durch den Trichter eine Anzahl Schrotkugeln eingeschüttet, so laufen sie zwischen den Nadeln hindurch und füllen dann die Fächer so aus, wie es die Abbildung zeigt, d. h. sie bilden hier eine ebensolche Treppenkurve, wie wir sie eben von den Bohnen sahen. Hier ist nun die Ursache klar. Jeder Schrotkugel, die das Bestreben hat, geradenwegs in das Mittelfach hineinzurollen, stellen sich in den Nadeln Hindernisse entgegen, die sie

von ihrem Weg ablenken. Da die Hindernisse nach rechts wie links gleichmäßig wirken, werden sie sich vielfach gegenseitig aufheben, so daß die Mehrzahl der Kugeln doch richtig ins Mittelfach gelangt. Bei anderen wird sich aber eine Ablenkung aus der Bahn ergeben, die die Kugeln nach rechts oder links führt, und zwar ist für jede Seite gleich viel Wahrscheinlichkeit vorhanden. Manche Kugeln werden wenig abgelenkt, indem es der Zufall gibt, daß außer den vielen nach rechts oder links ziehenden Hindernissen, die sich gegenseitig ausgleichen, auch einige nur einseitig wirken. Es ist klar, daß ein immer größerer und daher seltenerer Zufall dazu gehört, daß sich solche einseitig wirkende Hindernisse wiederholen, ein Zufall, dessen Unwahrscheinlichkeit mit der Zahl der einseitig wirkenden Stöße steigt, und daher werden in die äußersten Abteilungen, die nur den Kugeln zugänglich sind, die der Zufall immer wieder nach der gleichen Richtung ablenkt, nur die allerwenigsten Kugeln gelangen. Das entstandene Bild ist also ein Ausdruck der Wirkung des Zufalls, und wir würden es bei jeder Versuchsanordnung erhalten, die zufällige Abweichungen von einer Norm zum Ausdruck bringt. Die Binomialkurve, wie wir eine derartige symmetrische Figur

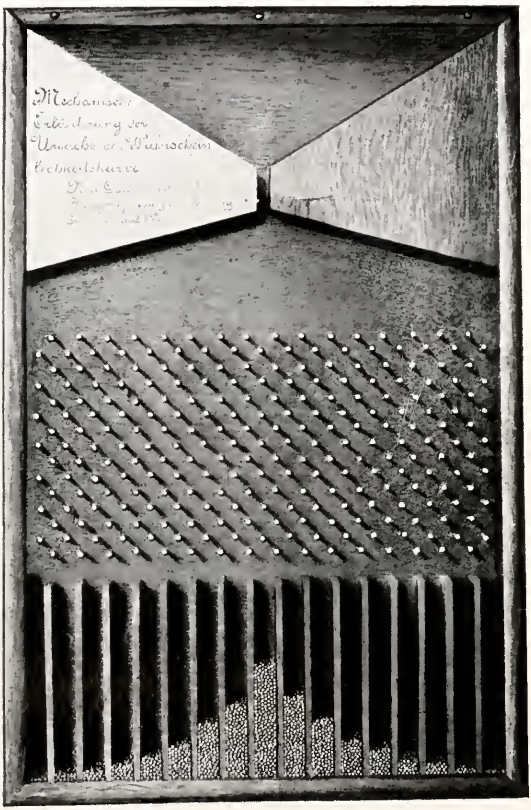


Fig. 20. Galtons Zufallsapparat.

als Kurve gezeichnet nannten, ist, wie uns dieser kleine Versuch anschaulich macht, also ein Ausdruck des Gaussschen Fehlergesetzes, welches ganz allgemein besagt, daß in einer Beobachtungsreihe bei gleicher Beobachtungsweise die Häufigkeit eines Beobachtungsfehlers eine Funktion seiner Größe ist. Je mehr sich ein Fehler von dem Mittelmaß entfernt, um so seltener ist er und umgekehrt. Und jetzt wird uns klar, was dieses berühmte Gesetz, von dem Galton einmal sagte, daß es die alten Griechen als Gottheit verehrt haben würden, wenn sie es gekannt hätten, auch für die belebte Welt bedeutet. Denn wenn wir nun aus dem identischen Ausfall des Bohnenversuchs — und er ist ja der Typus für die normale Art der Variabilität — und des Schrotkugelspiels einen Schluß ziehen dürfen, so muß er so lauten: Der Bohnengröße oder überhaupt jedem variierenden Merkmal kommt eine bestimmte Größe oder Wert zu, sein Mittelwert. Er wird aber nicht erreicht, indem die Natur „Beobachtungsfehler" macht, die um so seltener werden, je größer sie sind. Die Natur macht Beobachtungsfehler heißt aber nichts anderes, als sie wirkt ebenso auf die Merkmale, wie die Stecknadeln auf die Schrotkugeln. Dem Organismus stellen sich in Gestalt der Gesamtheit der äußeren Lebensbedingungen Hindernisse in den Weg, die ihn teils nach dieser, teils nach jener Seite ziehen und um so seltener in ihrer Wirkung in Erscheinung treten, je größer sie sind. Mit anderen Worten: Wir leiten den Schluß ab, daß die charakteristischen Erscheinungen der fluktuierenden Variabilität nichts anderes sind als der Effekt der äußeren Bedingungen.

Ist das nun richtig, so muß es auf viererlei Weisen bewiesen werden. Zunächst muß sich ganz allgemein für das Einzelindividuum der Nachweis erbringen lassen, daß den Organismen die Fähigkeit innewohnt, auf Einwirkungen der Außenwelt mit Veränderungen ihrer Eigenschaften so zu reagieren, daß die veränderte zur ursprünglichen Eigenschaft sich verhält wie eine Variante zur anderen. Anders ausgedrückt muß bewiesen werden, daß der sichtbare Zustand einer Eigenschaft nichts Absolutes ist, sondern etwas Relatives, nur unter den betreffenden äußeren Bedingungen in gleicher Art bestehendes. Zweitens muß bei der Betrachtung einer Population gezeigt werden, daß eine Veränderung in den äußeren Bedingungen auch mit einer Veränderung in ihrer Variabilität verbunden ist. Es muß etwa unter dem Einfluß veränderten

Mediums eine Verschiebung der Variabilitätskurve stattfinden. Sodann muß gezeigt werden können, daß in einer Gruppe gleichartiger Individuen Eigenschaften mit geringer Variabilität durch wechselvolleres Milieu zu stärkerem Variieren gebracht werden können. Und schließlich muß sich umgekehrt zeigen lassen, daß die Variabilität stark variierender Formen durch Gleichartigkeit der Bedingungen eingeschränkt, ja vielleicht sogar ganz aufgehoben werden kann. Betrachten wir daraufhin nun einmal die Tatsachen.

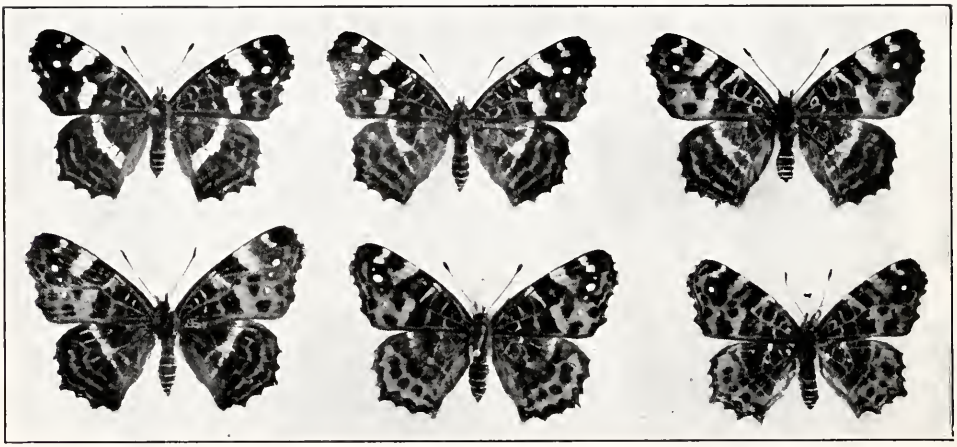


Fig. 21.
Araschnia levana (links oben) und prorsa (rechts unten) verbunden durch im Temperaturexperiment erzeugte Übergangsformen.

Zunächst sehen wir also einmal ganz von der bisher geübten kollektivistischen Betrachtungsweise, also der Untersuchung von Individuenreihen ab, und legen uns die ganz allgemeine Vorfrage vor, wie das Einzelindividuum bzw. seine Eigenschaften sich dem äußeren Milieu gegenüber verhält. Die Frage könnte fast müßig erscheinen, so selbstverständlich ist ihre Antwort. Besteht doch der ganze Teil der Tier- und Pflanzenzucht, der als Haltung und Wartung zu bezeichnen ist, in nichts anderem als in der Hervorrufung von dem Züchter angenehmen Varianten der Eigenschaften durch zweckentsprechende Wahl des Milieus. Trotzdem muß die Frage an Hand konkreter Tatsachen beantwortet werden, denn aus ihnen werden wir eine grundlegende Erkenntnis über das Wesen

der zu betrachtenden Eigenschaften abzuleiten haben. Die elementare Tatsache selbst erhellt am einfachsten aus den zahllosen Versuchen, die Forschung wie Praxis über den Einfluß der wichtigsten Außenfaktoren, Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung auf die Eigenschaften von Tieren und Pflanzen angestellt haben. Das Material ist ein unendliches und es seien nur einige Stichproben aus den verschiedenen Versuchsgruppen gegeben.

Da ist zunächst die Einwirkung der Temperatur, für die besonders aus dem Tierreich interessante Versuche vorliegen, vor allem die berühmten Temperaturexperimente an Schmetterlingen, die von Dorfmeister inauguriert jetzt wohl den am besten ausgearbeiteten Teil dieses Kapitels der tierischen Biologie darstellen. Wenn wir hier nur die Hauptresultate betrachten — weitere werden uns auch noch in anderem Zusammenhang begegnen — so gingen die Experimente ja davon aus, den Saisondimorphismus zu erklären, die Tatsache, daß in zwei Generationen fliegende Schmetterlinge typisch verschiedene Frühjahrs- und Sommerformen (in den Tropen Trocken- und Regenzeitformen) haben können, wofür das klassische Beispiel Araschnia levana und prorsa ist. Da der Verdacht nahe lag, daß die Differenzen durch verschiedene Temperaturen bedingt seien, behandelte Dorfmeister die Puppen, die die Sommerform geben sollten, mit Kälte und umgekehrt und konnte dadurch auch aus ihnen die Frühjahrsform und umgekehrt erzielen. Und so lassen sich durch abgestufte Temperatureinwirkung auch alle Zwischenformen herstellen, wie vorstehende Figur 21 demonstriert, in der einige solche experimentell erzeugte Typen in der Reihenfolge von levana zu prorsa abgebildet sind. Die zahlreichen Untersuchungen, die auf diesem Gebiet an den verschiedensten Objekten und von den verschiedensten Forschern ausgeführt wurden, haben nun alle dazu geführt, zu zeigen, daß man durch geeignete Temperatureinwirkung auf Puppen die aus der Natur bekannten klimatischen Varietäten erzeugen kann. Standfuss, der Meister der experimentellen Schmetterlingszüchtung, der (bis zum Jahre 1905) 48 500 Individuen in solchen Experimenten bearbeitete, hält folgende Punkte für die Hauptresultate: 1. Viele Arten leben an verschiedenen Orten ihres Verbreitungsgebietes in Form von Lokalrassen. Sie lassen sich experimentell in täuschender

Weise erzielen oder doch wenigstens annähernd, sowohl was Färbung wie Gestalt der Flügel betrifft. So kann aus Puppen des gewöhnlichen Schwalbenschwanzes (Papilio machaon), wenn sie mit 37—38° C behandelt werden, ein Falter schlüpfen, der durchaus der palästinensischen Sommerform aus Jerusalem gleicht. Oder aus den Puppen des gemeinen kleinen Fuchses, Vanessa urticae, können durch Wärme Formen erzogen werden, die der südlichen Varietät ichnusa

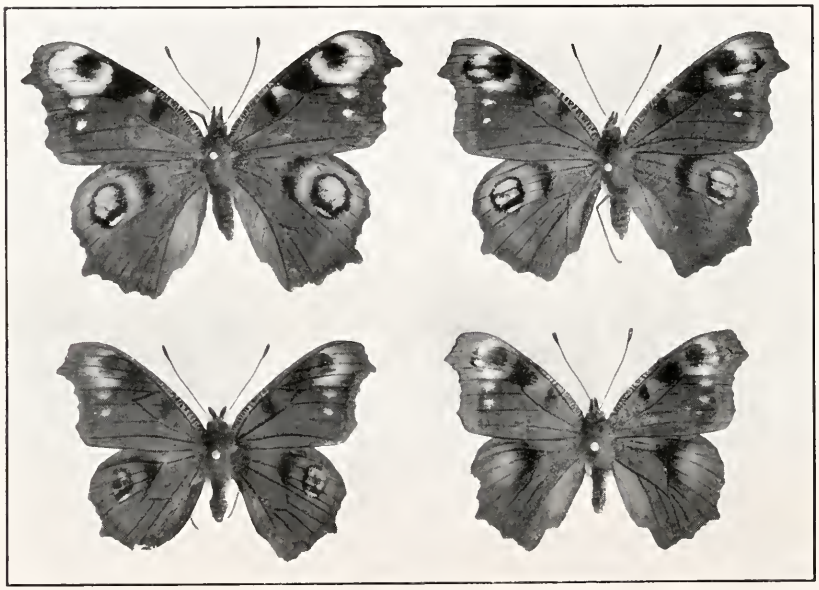
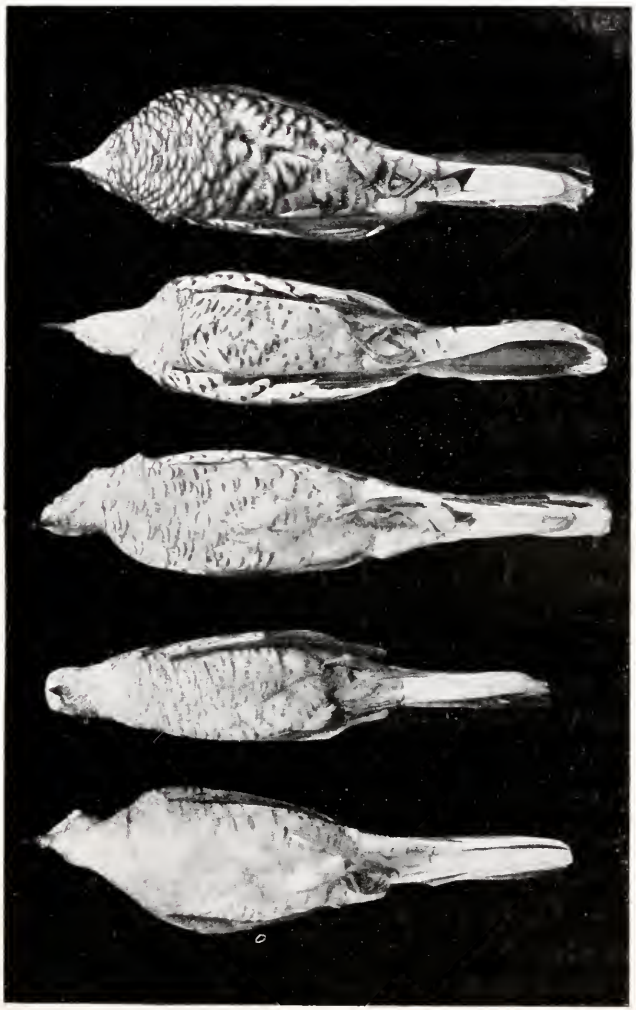


Fig. 22. Vanessa io, das Tagpfauenauge, mit künstlich erzeugten Temperaturaberrationen.

gleichen, durch Kälte aber solche, die den nördlichen Arten milberti und polaris gleichen. 2. In der Natur kommen oft Aberrationen vor, die sich in ihrem Kleid beträchtlich von dem Normaltypus entfernen. So hat das Tagpfauenauge, Vanessa io, Aberrationen, in denen die Augenflecke verschwinden. Wir werden sie später noch zu erwähnen haben. Durch das Temperaturexperiment können sie aber ebenfalls hervorgerufen werden und zwar auch in allen Abstufungen von der Normalform zur Aberration. Obenstehende Fig. 22 zeigt uns die Stammform nebst drei Temperaturaberrationen in einer Serie, die durch viele Zwischen-

formen verbunden zum Verlust der Augenflecken führt. 3. Bei Faltern, die in beiden Geschlechtern verschieden gefärbt sind, kann dieser sexuelle Dimorphismus aufgehoben werden. 4. Es können durch Temperatur-



a b c d e

Fig. 23.

a) Typische wilde Scardafella inca, b) die Form dialeucos, c) brazilensis, d) ridgwayi, e) S. inca nach dreimaliger Mauser in feuchter Atmosphäre. Nach Beebe.

einwirkungen Falter unter Umständen in ihrem Farbenkleide an ganz andere verwandte Arten angenähert werden, so der Schwalbenschwanz, Papilio hospiton, in der Richtung auf unsern gewöhnlichen machaon.

5. Es können endlich durch Vertauschung der Lebensbedingungen Verschiebungen der Formen anderer Art stattfinden. So wächst die große Pappelglucke, Gastropacha populifolia, während der kühlen Jahreszeit im Herbst und Frühjahr langsam in etwa 25 Wochen zu einem großen Typus heran. Die sehr nahe verwandte kleine Glucke (Epicnaptera tremulifolia) hingegen wächst als Raupe während der wärmsten Jahreszeit in 11 Wochen heran und ergibt eine sehr viel kleinere Form. Wird die Brut der großen Glucke in die Lebensbedingungen der kleinen versetzt, so ergibt sie Falter, die sich der kleinen Art nähern.

Auch im Pflanzenreich fehlt es nicht an solchen Fällen, wie etwa die in normalen Verhältnissen rotblühende Primula sinensis, deren Blüten bei Treibhaustemperatur so weiß werden wie bei einer weißen Rasse.

Auch ein Beispiel einer Feuchtigkeitswirkung sei aus dem Tierreich gegeben, Beebes Versuche mit Tauben. Die nord- und mittelamerikanische Taube, Scardafella inca, zeigt nur geringe geographische Variation in ihrem Verbreitungsgebiet. Dagegen kommen in Honduras, ferner Venezuela und Brasilien je eine abweichende Form vor, nämlich dialeucos, ridgwayi und brazilensis, die sich durch reicheres Pigment auf den Federn auszeichnen. Durch Zucht in einer besonders feuchten Atmosphäre vermochte Beebe nun die inca so zu beeinflussen, daß sie mit jeder neuen — natürlichen oder künstlich erzwungenen — Mauser immer dunklere Federn bildete, wobei allmählich auch das dunkelbraune Pigment in ein glänzend irisierendes Bronze oder Grün übergeht. So enthält der wilde Vogel auf einer bestimmten Feder 25,9% pigmentierte Fläche, der im Experiment gehaltene Vogel vor der dritten Mauser 38% und nach ihr 41,6%. So gelingt es, die Form inca im Versuch allmählich das Aussehen der drei anderen Formen annehmen zu lassen, bis schließlich ein Federkleid erreicht wird, das in der Natur nirgends verwirklicht ist. Vorstehende Fig. 23 gibt die Reihe der fünf natürlichen und experimentellen Typen wieder.

Wohl die größte Fülle von Tatsachen liegt aber für die dritte Versuchsart vor, die Einwirkung veränderter Ernährungsbedingungen, für die schon durch Darwin manches berühmt gewordene Beispiel beigebracht wurde. So wissen die Kanarienvögelzüchter, daß man durch Hanffütterung eine dunkle Färbung des Gefieders erzielen kann, daß

man durch große Dosen von Cayennepfeffer die Färbung von Kanarien, auch Hühnern, in orange verwandeln kann. Der Schweinezüchter kann durch geeignete Fütterung aus den kurzköpfigen hochgezüchteten Kulturrassen Tiere heranziehen mit dem langen Schädel und sonstigen Habitus des Wildschweins, wie die Fig. 24 so schön zeigt (v. Nathusius), überhaupt kann der Züchter vielfach durch Fütterung das Exterieur der Haustiere verändern. Umstehende Fig. 25 gibt ein instruktives Beispiel, die Veränderung des Brustkorbes einer Ziege bei Fütterung von

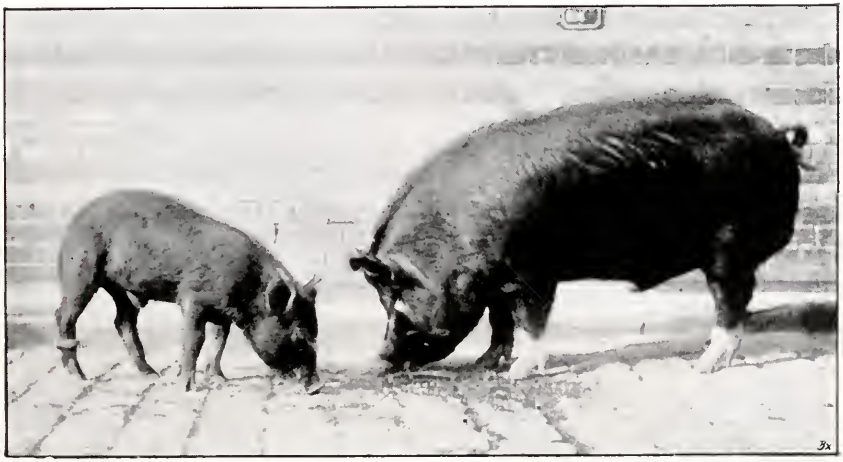


Fig. 24.
Zwei Wurfgeschwister (Berkshire ♂), links gehungert, rechts gemästet. Nach v. Nathusius aus Kronacher.

Milch oder vegetabilischem Futter. Die am breitesten angelegten Experimentalserien auf diesem Gebiet sind aber wohl Pictets Versuche an Schmetterlingen, der zeigen konnte, daß man bei zahlreichen Schmetterlingsarten wie Lymantria dispar und monacha, Abraxas grossulariata, Lasiocampa quercus, Biston hirtarius durch Fütterung der Raupen mit ungewöhntem Futter eine große Variabilität hervorrufen kann. Diese betrifft begreiflicherweise einmal die Dimensionen der Tiere, da schlecht ernährte Raupen natürlich kleinere Falter geben, sodann aber vor allem Färbung und Zeichnung. Es scheint insofern eine Regelmäßigkeit der Wirkung zu bestehen, als Ernährung

mit wenig ausgiebiger Nahrung die Variabilität nach dem Albinismus zu richtet, solche mit nahrhaften Substanzen aber nach dem Melanismus hin. Die einzelnen Nahrungssorten scheinen dabei eine ziemlich spezifische Wirkung auszuüben und sich zu addieren, wenn sie gemischt benutzt werden. Besonders bemerkenswert ist die Einwirkung auf Formen mit sexuellem Dimorphismus wie Lymantria dispar oder Lasiocampa quercus. Fig. 26 zeigt in 2 das Weibchen, 3 das Männchen letzterer Form, das sich durch die scharfgerandete dunkle Tönung der inneren Flügelhälfte vom Weibchen unterscheidet. 4 gibt aber ein

A *B*

Fig. 25.
Brustkorb der Ziege, *A* bei Fütterung mit Milch, *B* bei vegetabilischem Futter. Nach Ratzeburg.

Weibchen wieder, das durch Fütterung mit Esparsette dem männlichen Typus genähert wurde. Das Gesetz scheint das zu sein, daß minderwertigere Nahrung die sekundären Geschlechtscharaktere des Männchens, in diesem Fall die Verdunkelung der Flügel hervorruft, während reiche Ernährung umgekehrt das Männchen den weiblichen Charakteren nähert. Doch damit seien genug der Beispiele dieser Art genannt.

In den betrachteten Fällen war eine tiefere logische Beziehung zwischen dem Außenfaktor und der Art der Variation wohl nicht vorhanden. Für den Einblick in das Wesen der variierenden Eigenschaften sind aber viel bedeutungsvoller jene Reaktionen des Organismus, die eine deutliche Beziehung zur Qualität des auslösenden Milieureizes zeigen und dies sind im weitesten Sinn jene Variationen der Eigenschaften, die

man als funktionelle Anpassungen bezeichnet, also zweckmäßige Reaktionen auf den bewirkenden Milieureiz. Auch ihre Zahl ist im Pflanzen- wie im Tierreich eine ganz außerordentliche: ein gebrochener und schiefverheilter Knochen wandelt seine Innenstruktur so um, daß sie für den Widerstand gegen die neuen Belastungsverhältnisse geeignet wird; verändert sich das Hebelsystem von Gliedmaßenknochen durch Verkürzung eines Hebelarmes, so wandelt sich die Struktur des zugehörigen Muskels so um, daß sie den neuen mechanischen Bedingungen gerecht wird (Marey). Werden Fleischfresser mit Pflanzenkost gefüttert, so verlängert sich ihr Darm und umgekehrt (Babak, Houssay, Schepelmann). Aber auch Außeneigenschaften, die sonst für die betreffende Art oder Gruppe charakteristisch sind, können sich in erstaunlicher Weise durch funktionelle Anpassung verändern. Da ließen sich besonders aus dem Pflanzenreich eine unendliche Fülle von Beispielen nennen, da gerade diese experimentellen Veränderungen der Pflanze und ihrer Teile unter dem Einfluß äußerer Faktoren — Biaiometamorphosen nennt sie Lotsy mit einem monströsen Ausdruck — einen Hauptteil der experimentellen Pflanzenmorphologie ausmachen. Besonders Göbel hat ja dieses Gebiet durch bahnbrechende Untersuchungen bereichert. Umstehende Fig. 27 zeigt

Fig. 26.
Verschiebung der sekundären Geschlechtscharaktere von Lasiocampa quercus durch Fütterung. 2 normales ♀, 3 normales ♂ 4 im Experiment erzeugtes ♂-ähnliches Weibchen. Nach Pictet.

einen besonders instruktiven Fall: Im Wasser kultiviert hat die Landpflanze Limnophila heterophylla (rechts und links im Bild) Seitensprosse hervorgebracht, die ganz andersartige, zerteilte Blätter, die Wasserblätter, besitzen.

Auch auf tierischem Gebiet gibt es dazu Parallelen, die sich z. B. aus den klassischen Experimenten Marie von Chauvins am mexika-

Fig. 27.
Limnophila heterophylla, in der Mitte ein Trieb mit Landblättern, die beiden Seitentriebe haben bei Wasserkultur Wasserblätter gebildet. Nach Göbel.

nischen Axolotl ergeben, auf die wir noch mehrfach zurückkommen werden. Bekanntlich ist dieser eine Wasserlarve des Landmolches Amblystoma, die in der Gefangenschaft normalerweise als Wasserlarve geschlechtsreif wird. Fräulein von Chauvin gelang es aber, sie zu zwingen, ihre Verwandlung zum Landmolch auszuführen, womit ja große äußere und innere Veränderungen verbunden sind, nämlich Übergang von der Kiemen- zur Lungenatmung und entsprechende Ein-

schmelzung der Kiemen, Verwandlung des flachen Ruderschwanzes in den runden Landschwanz, Änderung der Haut und ihrer Färbung. Es wurde nun ein 15 Monate alter Axolotl zur Metamorphose gezwungen und in 12 Tagen so weit gebracht, daß er in feuchtem Moos leben konnte und durch Lungen atmete. Nur der völlige Abschluß der Metamorphose durch eine entscheidende Häutung wurde verhindert. Es trat nun eine Reduktion des Ruderschwanzes auf die Hälfte seiner Breite ein, so daß er auch nicht mehr zum Schwimmen benutzt werden konnte, wenn das Tier ins Wasser kam; die Kiemenbüschel aber reduzierten sich bis auf kurze Stummel. Nun — nach einem Landaufenthalt von $15\frac{1}{2}$ Monaten — wurde das Tier langsam wieder ans Wasser gewöhnt, was es nur sehr widerwillig tat. Trotzdem begannen schon am 6. Tag die Kiemenfäden wieder zu wachsen, und der vorher umgelegte Rückenkamm richtete sich wieder auf. Nach 10 Tagen war der kritische Zustand des Tieres wieder überwunden und schon nach einem Monat waren alle Charaktere des Wassertieres wieder da. Nach $3\frac{1}{4}$ Monaten wurde aber das gleiche Tier wieder auf das Land gebracht, wo es in einem halben Jahr wieder alle Veränderungen zum Landtier durchmachte und auch mit der letzten Häutung begann, während deren es starb. Wir werden in einer späteren Vorlesung noch einer Reihe analoger Fälle begegnen, die alle die gleiche Art funktioneller Anpassung illustrieren.

Die Art der Organismen, durch Einwirkung von Außenfaktoren in so charakteristischer Weise zu variieren, wie es besonders die letzten Beispiele zeigten, führt uns nun zu der Frage, was eigentlich die Eigenschaften sind, deren Variabilität wir hier studieren. Und da ergibt sich ohne weiteres, daß sie ebenso zu betrachten sind, wie die Messungen eines Physikers, denen ein bestimmter Wert nur zukommt unter bestimmten äußeren Bedingungen wie etwa Temperatur und Luftdruck. Auch die Eigenschaften haben einen bestimmten Charakter nur unter bestimmten Bedingungen: Die Brustfedern jener Taube sind nicht weiß, sondern sind bei einem bestimmten Feuchtigkeitsgrad weiß, bei einem anderen aber gesprenkelt. Die Eigenschaft ist also nicht weiß oder mit Kiemen oder kurzer Darm oder rotblühend, sondern die Fähigkeit auf bestimmte äußere Bedingungen mit bestimmter Darmlänge, Farbe, Kiemenstruktur zu reagieren: also eine bestimmte Reaktionsnorm (Woltereck,

Baur, Johannsen). In dem Fall der Limnophila bestand die Reaktionsnorm in der Alternation Land- und (mit) Wasserblätter. In anderen Fällen besteht sie in der Fähigkeit, auf abgestuften Reiz abgestuft, also fluktuierend zu reagieren. Im Prinzip ist das das gleiche, aber nur in letzterem Fall kommt eine fluktuierende Variabilität zustande, die kollektiv betrachtet werden kann.

Eigentlich ist mit der Lösung dieser Vorfrage auch schon die Lösung der Hauptfrage nach der Ursache der fluktuierenden Variabilität gegeben. Aber wir wollen doch noch die drei Fragen beantworten, die wir oben in bezug auf das Verhalten der ganzen Variationskurve gegenüber den Milieueinflüssen gestellt hatten.

Was zunächst den ersten Punkt betrifft, die Veränderung einer Variationsreihe unter dem Einfluß äußerer Bedingungen, so ist er schon aus der reinen Beobachtung zu erschließen. Eine Fülle biologischer Tatsachen — von denen besonders reiches Material, wie überhaupt für alle diese Fragen, von Darwin beigebracht ward — ist bekannt, die alle zeigen, daß sich Tiere verändern, wenn sie in anderen als ihren typischen Lebensbedingungen sich befinden. Von Bedingungen, die sich analysieren lassen, also nicht einfach allgemein als „veränderte Lebenslage" zu bezeichnen sind, sei nur eine als Beispiel angeführt, der Einfluß des Salzgehalts auf Wassertiere. Bateson konnte die Herzmuscheln (Cardium edule) zentralasiatischer Seen untersuchen, die einen langsamen Eintrocknungsprozeß durchmachen, so daß an ihrem Rand sieben aufeinander folgende Terrassen sich finden, die verschiedenem Salzgehalt entsprechen. In ihnen nehmen nun die Schalen immer mehr an Dicke ab, so daß sie in der untersten, also salzigsten Zone direkt hornig waren. Hand in Hand damit gingen Veränderungen der Farbe, Struktur und Größe, und alle diese Eigenschaften erwiesen sich bei allen Individuen eines Horizonts als gleichförmig. Und Bateson schließt denn auch, daß die Salzigkeit bzw. entsprechende äußere Bedingungen die Ursachen der Variation darstellen.

Solche Beobachtungen kommen aber auch immer wieder zum Vorschein, wenn variationsstatistische Untersuchungen angestellt werden. Bei Anstellung von Kulturen in verschiedenen Jahren, ist die Gesamtheit der äußeren Bedingungen, das was man Lebenslage nennt, ja

immer etwas verschieden, und die variationsstatistische Untersuchung der verschiedenen Materialien muß dann eine eventuelle Wirkung solcher Differenzen ja hervortreten lassen. Sie geht denn auch klar aus folgender Tabelle nach Johannsen hervor, der die Samengewichte von Bohnen desselben Stammes[1] in sechs aufeinander folgenden Generationen vergleicht:

Jahrgang	Zahl der Bohnen	Mittleres Gewicht der extremsten		Mittleres Gewicht ca.
		Minus-abweicher	Plus-abweicher	
1903	252	55	80	64
1904	711	50	87	73
1905	654	43	73	55
1906	384	46	84	63
1907	379	56	81	74

Man ersieht daraus, daß innerhalb des gleichen Materials unter dem Einfluß der nicht weiter kontrollierten Lebenslage der Mittelwert des Bohnengewichts z. B. im Jahr 1905 etwa 55 betrug, im Jahr 1907 aber 74. Es bestand also gewissermaßen eine Variabilität der Variation in der Zeit, das was Johannsen eine kollektive Variabilität nennt. Auch die zoologischen Studien haben das gleiche ergeben. Ein in typischer Weise der fluktuierenden Variabilität unterworfenes Merkmal ist die Kopfhöhe oder Helmhöhe der Süßwasser bewohnenden Daphnien, auch die Länge ihres Schwanzstachels u. a. Diese Formen pflanzen sich durch Parthenogenese fort, sodaß innerhalb eines Sommers zahlreiche Generationen nacheinander auftreten. Man weiß nun schon lange, daß in einem und demselben See die verschiedenen aufeinander folgenden Generationen einen ganz verschiedenen Mittelwert der Kopfhöhe haben, derart, daß die Frühsommergenerationen niedrige Köpfe haben, die dann in weiteren Generationen höher werden, bei der Spätsommergeneration ihr Maximum erreichen und dann wieder zum Herbst und Winter hin in den letzten Generationen des Jahres abnehmen, kurz daß

[1] Es handelt sich hier um Glieder einer reinen Linie, ein Begriff, der uns später beschäftigen wird. Hier sei nur gesagt, daß die an reinen Linien gewonnenen Resultate noch wesentlich beweisender sind, als die an Populationen erzielten.

in der Helmhöhe das stattfindet, was man eine Cyclomorphose nennt. Nebenstehende Figur 28 zeigt es in einem Schema der aufeinander folgenden durchschnittlichen Größen; wir werden bald nochmals auf die Erscheinung zurückzukommen haben. Hier sei eben nur die Tatsache der Verschiebung des Typus eines variabeln Merkmals im Zusammenhang mit der Lebenslage, in diesem Fall ausgedrückt durch die Jahreszeit, festgestellt.

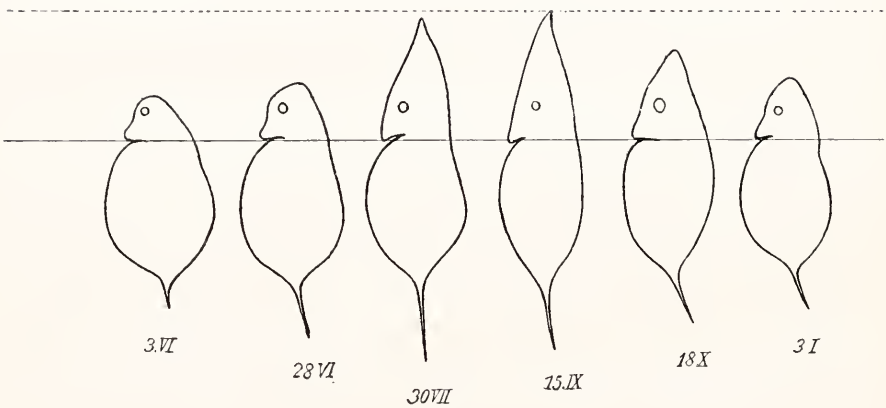


Fig. 28.

Cyklomorphose der Helmhöhe und Stachellänge von Hyalodaphnia im Anschluß an Wesenberg-Lund nach Woltereck.

Um diese Verschiebung nun exakt zu beschreiben, müssen wir sie natürlich auf die Variationskurve oder -Reihe eines Merkmals beziehen. Besonders schön läßt sich das auf zoologischem Gebiet an den Zahlenreihen demonstrieren, die Tower für den Koloradokäfer gegeben hat. Hier bezieht sich die kollektive Variabilität oder place variation auf alle die Farben und Zeichnungen des Tieres, von denen wir ein Beispiel, die Zeichnung des Halsschildes, oben in Fig. 12 abgebildet haben. Die folgende Tabelle bezieht sich auf die gleiche Zeichnung der Art Leptinotarsa decemlineata. Die erste Kolumne gibt den Jahrgang, die zweite die Generation, da dieser Käfer zweimal im Jahr brütet, die folgenden die Zahlen der Individuen in Prozenten ausgedrückt (es

wurden immer mehrere Tausend gezählt), die sich in den einzelnen Färbungsklassen, von denen 13 unterschieden werden, finden:

Jahr	Generation	Färbungsklasse												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1895	1	—	—	—	—	1	5	14	**54**	20	3	3	—	—
	2	—	—	—	—	—	2	2	14	24	**41**	9	5	3
1896	1	—	—	—	—	—	1	3	16	18	**51**	7	4	—
	2	—	—	—	—	—	6	**61**	19	7	4	3	—	—
1897	1	—	—	—	1	3	20	**50**	22	4	—	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	2	22	**59**	14	2	1	—	—
1898	1	—	—	—	—	1	2	19	**49**	17	7	3	1	1
	2	—	—	1	1	2	6	25	**36**	22	5	2	—	—
1899	1	—	—	—	—	—	1	3	20	**47**	26	2	1	—
	2	—	—	—	—	—	1	4	7	23	**36**	16	9	4
1900	1	1	1	1	4	11	**34**	20	15	8	2	2	1	—
	2	—	—	—	—	12	**41**	30	12	2	1	1	1	—
1901	1	1	2	3	4	7	19	**40**	15	6	2	1	—	—
	2	—	—	1	1	4	5	16	**41**	21	5	3	2	1
1902	1	—	1	1	2	5	11	**44**	18	10	4	2	1	1
	2	—	—	—	1	3	8	**48**	26	10	3	1	—	—

Man sieht hier auf das deutlichste, wie an der gleichen Lokalität die beiden Generationen von 1900 den Mittelwert (genauer gesagt, die größte Variantenzahl) bei der Färbungsklasse 6 aufweisen, während die zweite Generation z. B. von 1899 ihn bei Klasse 10 hat. Man erkennt aber auch, daß verschiedentlich die Form der Kurve (die sich auch aus der Reihe gleich an der Stellung der fettgedruckten Mittelklasse erkennen läßt) stark verändert wird. So ist sie in der ersten Generation von 1895 sehr schön symmetrisch, in der zweiten Generation von 1896 aber sehr schief nach links verschoben.

Läßt nun die Lebenslagevariation nur den Schluß zu, daß die Wirkungen des Milieus für die Erscheinungen der Variabilität verantwortlich zu machen sind, so kommen wir zum gleichen Resultat bei Betrachtung einer enge damit zusammenhängenden Erscheinung, der geographischen oder Standortsvariabilität. In der Pflanzen- und Tiersystematik spielt ja die Tatsache eine große Rolle, daß dieselbe Art in verschiedenen Teilen

Fig. 29. Geographische Formenkette der Schalen von Cerion glans von in westöstlicher Richtung fortschreitenden Fundorten. Nach Plate.

ihres Verbreitungsgebietes in kleinen Eigenschaften verschieden ist. Viele tiergeographische Probleme sucht man sogar vorwiegend aus dem Vergleich der verschiedenen Standortsformen variabler Arten zu erklären; besonders die Schnecken liefern ein ausgezeichnetes Material solcher geographischer Formenketten, wie Gulick für die Achatinellen von Hawai, Sarasin für die celebensischen Landschnecken, Plate für die Cerionformen der Bahamas ausführte. Nebenstehende Fig. 29 zeigt eine solche Formenkette von Cerion glans, wie sie dort in der Richtung von West nach Ost (I—IX) auftritt. (Nebenbei sei bemerkt, daß Davenport versucht hat, diese Formenkette durch Bastardierung zu erklären; der Beweis ist noch nicht gelungen.) Aber man braucht gar nicht so weit zu gehen. Unsere gewöhnliche Helix nemoralis, deren Variabilität uns später beschäftigen wird, zeigt sichtlich die gleiche Erscheinung, indem sie nach Leydig von Mainz rheinabwärts von hel-

lem Gelb bis zu schokoladenbraun variiert. Ein entsprechendes Beispiel aus anderen Tiergruppen wäre aus den interessanten Befunden Allens an nordamerikanischen Vögeln und Säugetieren zu entnehmen. So stellt er fest, daß im Norden und Osten von Nordamerika die Variationen mehr nach Verdunkelung, Melanismus tendieren, im Süden und Südost mittlere Färbungen vorherrschen und im äußersten Süden und Südwesten starke Aufhellung, Albinismus sich findet. Hand in Hand damit gehen aber auch Größendifferenzen, derart, daß im allgemeinen nördliche Formen größer erscheinen als südliche. Die folgende Tabelle gibt einige Daten für Vögel wieder, indem die prozentuale Größendifferenz nördlicher gegenüber südlichen Tieren verzeichnet ist:

Form	Größendifferenz nördlicher Exemplare gegenüber südlichen in %		
	Körperlänge	Flügelspannung	Schwanzlänge
Pipilo erythrophthalmus	+ 3,9	+ 14,6	— 5,6
Sturnella ludoviciana	+ 6,3	+ 3,8	+ 10,9
Cyanura cristata	+ 6,6	+ 11,6	— 2,2
Ortyx virginianus	+ 7,6	+ 9.0	+ 11,9
Quiscalus purpureus	+ 3,6	+ 6,6	+ 1,5

Besonders klar tritt das hervor, wenn wir wieder für das schon so oft betrachtete Merkmal des Halsschildes des Koloradokäfers eine Tabelle nach Towers Angaben ansehen, weil dabei die gesamte fluktuierende Variabilität berücksichtigt ist. Es sind im ganzen 20 Färbungsklassen unterschieden, von denen die erste völligen Albinismus, die letzte völligen Melanismus bedeutet. Die Angaben beziehen sich wieder auf Prozente des Gesamtmaterials, für das in der letzten Spalte die Zahl der benutzten Generationen angegeben ist, da es ja nötig ist, mehrere zu benutzen, um die Wirkung der Lebenslagevariation auszuschalten. Die umstehende Tabelle bezieht sich auf L. decemlineata.

Man sieht daraus, in wie vielen verschiedenen Klassen sich der Mittelwert finden kann. Es ist klar, daß die so festgestellte Standortsvariabilität nichts wesentlich anderes als die Lebenslagevariabilität ist, indem man annehmen muß, daß in klimatisch verschiedenen Gebieten der allgemeine klimatische Charakter stärkere Wirkung ausübt als die übrigen Lebenslagefaktoren, so daß diese letzteren daher neben ersteren

keine entscheidende Rolle spielen. Eine genaue Bestimmung, um welche klimatischen Faktoren es sich handelt, ist natürlich schwer zu geben. Tower weist darauf hin, daß diese geographische Farbenvariation sichtlich den gleichen Gesetzen gehorcht, wie sie Allen, wie schon erwähnt, für die Säugetiere und Vögel fand. Dieser Forscher aber glaubt, daß die Steigerung der Farbintensität von Norden nach Süden zu Hand in Hand geht mit der Steigerung der Sonnenstrahlung und der Feuchtigkeit, ebenso die gleiche Erscheinung in der Richtung von Osten nach Westen, da die Dunkelheit der Färbung direkt der Niederschlagsmenge proportional erscheint.

Standort	Klassen 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Generationen
Arizona	—	1	5	18	**45**	20	9	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Neu Mexiko	—	4	9	**49**	16	12	6	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
West Texas	—	—	1	4	19	**40**	22	9	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Ost Texas	—	—	—	—	2	5	19	**31**	20	10	10	3	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Louisiana	—	—	—	1	1	10	**17**	**30**	20	14	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Florida	—	—	—	—	—	1	5	10	16	**26**	21	11	9	1	—	—	—	—	—	—	2
Georgia	—	—	—	—	—	—	3	4	14	27	**34**	14	3	1	—	—	—	—	—	—	5
Virginia	—	—	—	—	—	3	10	20	**25**	24	16	1	1	—	—	—	—	—	—	—	4
Long Island	—	—	—	—	—	3	8	11	**30**	19	14	**10**	5	—	—	—	—	—	—	—	6
Ost Massachusetts	—	—	—	—	—	—	4	9	21	**30**	17	9	7	3	—	—	—	—	—	—	16
Süd Maine	—	—	—	—	3	4	14	18	**27**	21	12	1	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Neuschottland	—	—	1	4	4	9	15	**34**	20	10	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Ontario	—	—	—	—	—	1	6	9	16	**30**	18	9	6	4	1	—	—	—	—	—	7
Nord Ohio	—	—	—	—	—	—	1	5	15	**31**	18	16	8	6	—	—	—	—	—	—	3
Nord Illinois	—	—	—	—	—	2	9	18	**30**	20	15	4	2	—	—	—	—	—	—	—	8
Wisconsin	—	—	—	—	1	13	15	**28**	23	14	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	2
Dakota	—	—	—	1	1	15	20	**27**	17	11	4	3	1	—	—	—	—	—	—	—	3
Colorado	—	—	—	—	3	13	24	**25**	20	10	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Kansas	—	2	7	15	19	**24**	20	9	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Süd Illinois	—	—	—	—	—	—	2	5	14	**30**	20	15	9	4	1	—	—	—	—	—	5
Süd Ohio	—	—	—	—	1	4	6	10	**31**	19	15	8	6	—	—	—	—	—	—	—	7
Kentucky	—	—	—	—	—	2	4	18	**30**	19	13	8	4	2	—	—	—	—	—	—	2
West Pennsylvania	—	—	—	—	2	9	20	**29**	19	16	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	2

Doch damit seien es genug der Beispiele dieser Art, die nur einen indirekten Schluß auf die Ursachen der Variabilität erlauben. Eine direkte Antwort gibt natürlich nur das Experiment und es sollen uns daher einige Beispiele zeigen, wie es zum gleichen Resultat führen muß.

Für Pflanzen läßt es sich begreiflicherweise besonders leicht zeigen, wie man durch Veränderung der äußeren Bedingungen eine Verschiebung der Variationskurve erreichen kann. Denn hier lassen sich bequem genau meßbare Änderungen in Belichtung, Ernährung usw. ins Experiment einführen. So konnte de Vries die Variationsreihe für die Fruchtlänge von Oenothera rubrinervis so verschieben, wie es die folgende Tabelle zeigt:

Fruchtlänge in mm:	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Anzahl Exemplare der 2. Generation:	2	2	2	4	5	5	7	10	**15**	7	2	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Anzahl Exemplare der 3. Generation:	—	—	—	—	1	1	1	3	2	5	2	5	4	10	10	**16**	7	9	7	1	4

De Vries zieht schließlich aus seinen Versuchen ganz direkt den Schluß, daß die fluktuierende Variabilität eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie ist.

Aber auch für die beiden von uns bei der Besprechung der biologischen Tatsachen angezogenen Tierformen, die Daphniden und Koloradokäfer, läßt sich das gleiche zeigen. Erinnern wir uns wieder an die mit der Jahreszeit wechselnden Kopfhöhen der Daphnien. Es ist nun versucht worden, diese Erscheinung teleologisch zu verstehen. Ostwald hat darauf hingewiesen, daß mit steigender Temperatur die innere Reibung des Wassers herabgesetzt wird und umgekehrt. Da die Daphnien als Planktonorganismen im Wasser schweben, so bedürfen sie, wie alle in gleicher Lage befindlichen, eines größeren Sinkwiderstandes, um sich bei höherer Temperatur schwebend zu erhalten. Diese Vergrößerung des Sinkwiderstandes wird nun bei allen Planktonorganismen durch Bildung von die Körperoberfläche vergrößernden Stacheln und Fortsätzen erreicht, und so könnten auch die wechselnden Kopfhöhen in diesem Sinn zu deuten sein. Wenn es auch möglich ist, daß jener Effekt

schließlich erzielt wird, so konnte doch Woltereck zeigen, daß die innere Reibung des Wassers nicht die Ursache jener Variation ist. Ihre Erhöhung durch Zusatz von Quittenschleim übte keinerlei Einfluß aus. Aber auch die Temperatur selbst hat keinerlei direkte Wirkung, sondern einzig und allein die Ernährung, deren Intensität, die Assimilationsintensität, ja auch indirekt von der Temperatur abhängig ist. Daher kann man bei gleicher Ernährung mit höherer Temperatur eine Variationsverschiebung erzielen, umgekehrt aber auch bei niederer Temperatur durch stärkere Ernährung den gleichen Effekt. Ist also die Temperatur

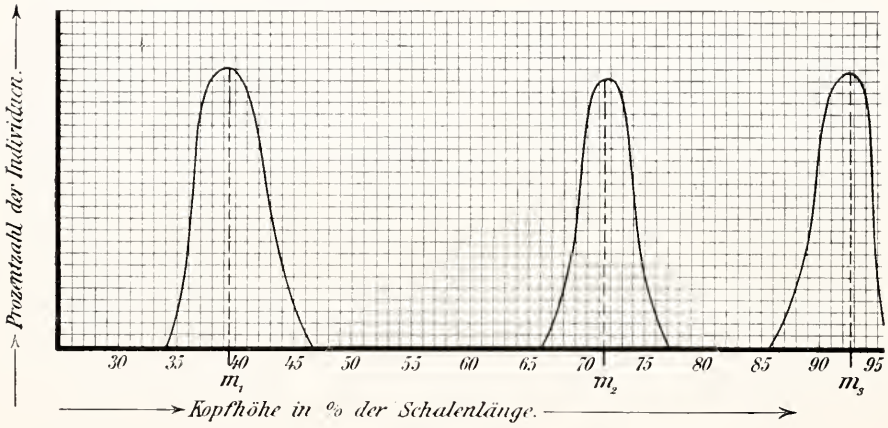


Fig. 30.
Schematische Kurven der Kopfhöhe von Hyalodaphnia in verschiedenen Ernährungsbedingungen nach Woltereck.

konstant, so ist die Helmhöhe direkt proportional der Ernährung. Es bestätigt sich also der obige Satz von de Vries, daß die Variabilität eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie ist. Die Resultate der Beeinflussung der Kopfhöhe durch verschiedene Ernährungsbedingungen lassen sich gut aus obenstehender schematischen Kurve, Fig. 30, erkennen. Sie zeigt uns drei Kurven für die Variabilität der Kopfhöhe bei schwacher, mittlerer und reicher Ernährung und man erkennt, wie die Kurve und somit auch ihre Mittelwerte *m* durch günstige Ernährungsverhältnisse nach der Seite der größeren Kopfhöhe verschoben werden. Hier zeigte sich allerdings eine Einschränkung der Allgemeingültigkeit des Resultats, auf die wir bald zurückkommen werden.

Besonders klar geht nun auch in diesem Punkt der Erfolg der Versuche zur Verschiebung der Variationsreihe durch die Wirkung äußerer Faktoren aus den vielen Versuchen hervor, die Tower an den Kolorado-käfern anstellte. Schon aus folgendem einfachen Versuch ist die Wirkung des äußeren Mediums auf die Variabilität kenntlich: Käfer, die aus

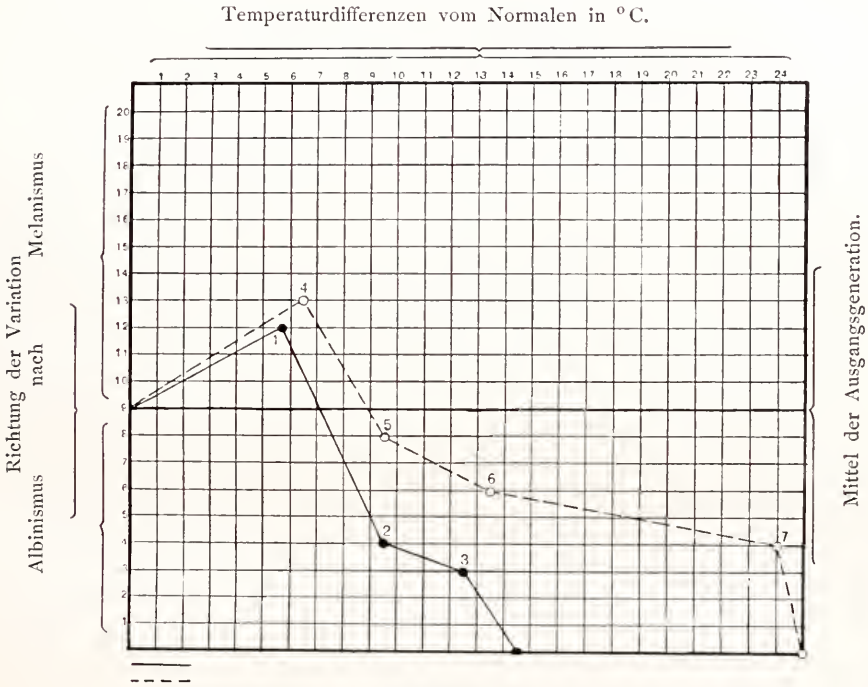


Fig. 31.
Schematische Darstellung der Verschiebung des Färbungsmittels durch hohe und niedere (gebrochene Linie) Temperaturen in 7 Versuchen. Die Kurve steigt erst zu Melanismus und fällt bei weiterer Bewirkung zum Albinismus ab. Nach Tower.

verschiedenen Gegenden Amerikas stammten und die für den betreffenden Standort charakteristische Variationsreihe zeigten, wurden nach Chicago gebracht und dort vermehrt. Schon nach nur einer, spätestens zwei Generationen zeigten sie genau die für Chicago charakteristische Variationsreihe. Brachte man sie dann unter Bedingungen in bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit, die denen einer anderen Region ent-

sprachen, so konnte man sie sofort wieder zu einem anderen Variationstypus bringen. Um nun genau die Ursachen für diese Verschiebung der Variabilität festzustellen, wurden systematische Versuche mit Einwirkung von Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung, Licht, Boden- und Atmosphärebeschaffenheit und Luftdruck vorgenommen. Die Tiere wurden also während ihrer Entwicklung oder dauernd in Temperaturen gezogen, die wenig oder viel von der ihres normalen Aufenthaltsorts verschieden waren. Der Effekt war der, daß bei geringer Temperaturdifferenz und zwar mit gleicher Wirkung für Abkühlung und Erwärmung, eine Verschiebung der Kurve nach der melanistischen Seite erfolgte, bei größeren Differenzen aber immer mehr nach maximalem Albinismus hin. Umstehende Fig. 31 gibt ein Diagramm für den Ausfall von sieben solchen Versuchen, wobei die gebrochene Linie sich auf Versuche mit niederer Temperatur, die andere auf solche mit höherer als der normalen beziehen; die Linie selbst gibt hier die Lage des Mittelwertes der (auf diese Weise nicht mit dargestellten) Variationsreihe an. Die folgende Tabelle gibt die exakten Zahlen für den 7. dieser Versuche, wobei die Durchschnittstemperatur —1,1° betragen hatte im Gegensatz zu 22,4 in der Natur. Die als Kontrolle bezeichneten Individuen sind Geschwister der Versuchstiere, die normal gehalten wurden.

Klasse	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Elterntiere %	—	—	—	1	2	5	20	42	18	9	2	1
Kontrolltiere	—	—	—	1	2	6	22	28	25	9	5	2
Versuchstiere	1	13	43	29	13	1	—	—	—	—	—	—

Das Resultat spricht für sich selbst. Es ist dabei noch besonders darauf hinzuweisen, daß man sich hier, wo nur ein einziger veränderter Faktor wirkte, auch etwas nähere Vorstellungen darüber bilden kann, wie die veränderte Variabilität zustande kommt. Die Färbung dieser Tiere beruht ja auf der Anwesenheit von Pigment, und dessen Bildung geschieht unter dem Einfluß von Enzymen. Es ist aber bekannt, daß die Wirkung der Enzyme von der Temperatur sehr abhängig ist, und so erweist sich die veränderte Variabilität im großen Ganzen als eine Funktion des veränderten Chemismus, wenn sie sich auch nicht in allen

Einzelheiten erklären läßt. Diese Resultate sind genau die gleichen, wenn anstatt der Temperatur differente Feuchtigkeitsgrade benutzt wurden, obige Kurven könnten ebensogut auch für ein Feuchtigkeitsexperiment gelten.

Wir können diesen Punkt aber nicht verlassen, ohne darauf hingewiesen zu haben, daß die Beziehungen zwischen äußeren Faktoren und Variabilität sich ebenso wie für erwachsene Individuen auch für deren Entwicklungsstadien haben nachweisen lassen. Auch hier zeigt bereits die biologische Erfahrung ohne experimentelle Analyse, daß solche Abhängigkeiten existieren. So macht der Wurm Polygordius in der Nordsee seine Entwicklung und Metamorphose in einer Weise durch, die derart von der der Mittelmeerform abweicht, daß die gesamten Entwicklungsvorgänge kaum unter einen Gesichtspunkt zu bringen sind. Es liegt also eine extreme Lebenslagevariation in der Entwicklung vor. Oder gewisse tropische Formen des Amphioxus erleiden ihre Metamorphose in einer von der der Mittelmeerform so abweichenden Art, daß man ihre Larven unter Verkennung der Lebenslagevariation für besondere Tierformen halten konnte. Aber auch im Experiment mit variationsstatistischer Analyse haben sich vor allem durch die Studien von Vernon und Peter Resultate ergeben, die den am ganzen Organismus gewonnenen durchaus analog sind. So züchtete Vernon Seeigeleier unter verschiedenen Temperaturen und fand dann entsprechend verschiedene Größen der resultierenden Larven, wie deren Längenmaß im Mittelwert nach der folgenden Tabelle zeigt:

Temperatur	Strongylocentrotus		Echinus	
	Körperlänge	Armlänge	Körperlänge	Armlänge
11,4°	100,0	100,0	100,0	100,0
15,9°	113,5	143,4	113,4	116,3
20,4°	120,6	156,8	124,5	106,6
23,7°	122,5	149,1	123,9	113,7

Ganz analog sind die Ergebnisse Peters, die sich direkt auf die Zahl der Zellen bestimmter Organe beziehen. Er konnte eine typische Beeinflussung der Variationsreihen für die Zahl der Mesenchymzellen der Seeigellarven oder der Chordazellen der Ascidienlarve durch Wechsel

der Temperatur wie der chemischen Zusammensetzung des Mediums erweisen. Wir werden bald auf diese Versuche nochmals zurückkommen.

Wir können es also nunmehr als experimentell erwiesene Tatsache betrachten, daß die Variationskurven durch Veränderung äußerer Bedingungen verschoben werden können. Wir dürfen also hieraus ebenso wie aus den vorher mitgeteilten Beobachtungen über Lebenslage- und Standortsvariation, wie auch aus der Betrachtung der binomialen Form der Variationskurve und den Tatsachen, die die variabeln Eigenschaften als Reaktionsnorm definieren ließen, den Schluß ableiten, daß die Variabilität durch äußere Ursachen bedingt ist. Der Schluß wird aber erst richtig bindend, wenn wir, wie schon oben besprochen, auch noch nachweisen können, daß durch veränderte Bedingungen das Maß der Variabilität erhöht, oder durch konstante Bedingungen die Variabilität aufgehoben werden kann. Und auch hierfür liegen experimentelle Belege vor.

Es ist klar, daß es viel schwieriger ist, diese Punkte für tierische Organismen zu erweisen als für pflanzliche, da es in ersterem Falle sehr schwer fällt, die Verschiedenartigkeit oder Konstanz äußerer Bedingungen zu beherrschen, während man Pflanzen in den gleichen Nährlösungen usw. in wirklich kontrollierbaren gleichen oder differenten Bedingungen züchten kann. (Neuerdings ist es allerdings auch gelungen, Tiere, nämlich die Fliege Drosophila, in sterilen Reinkulturen zu züchten und somit wirklich die Gesamtheit der äußeren Bedingungen zu beherrschen [Delcourt und Guyénot]. Resultate auf Grund dieser Methode liegen noch nicht vor.) Immerhin geht die postulierte Tatsache auch auf tierischem Gebiet mit genügender Deutlichkeit aus den folgenden Beobachtungen von Jennings hervor, die er an dem Infusorium Paramaecium machte. Auch hier läßt sich ein deutlicher Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Größenverhältnisse der Tiere feststellen. So schwankt der Mittelwert für die Länge in manchen Kulturen zwischen 73 und 200 μ, der für die Breite sogar von 16—84 μ. Aber auch das Maß der Variabilität wird durch Wechsel der Bedingungen gesteigert, durch größere Konstanz aber herabgesetzt. So konnte man in der gleichen Kultur den Variationskoeffizienten, der uns ja ein Maß für die Varia-

bilität gibt, für die Länge von 6,821 bis zu 13,262 steigen oder umgekehrt sinken sehen, für die Breite von 8,896 bis 28,879. Folgende Tabelle, die uns einen Teil des Protokolls einer solchen Kultur gibt, zeigt uns, wie diese Verschiebungen im Zusammenhang mit den Änderungen der Bedingungen verlaufen. Wie sich die gesamte Variationskurve dabei ver-

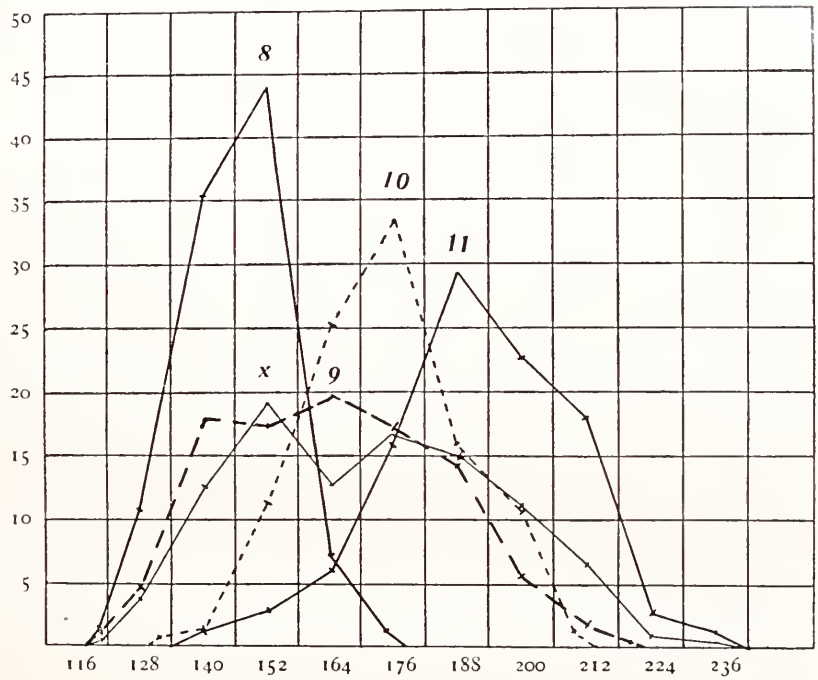


Fig. 32.
Veränderung der Variationskurve von Paramaecium unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. Die Nummern der Kurven entsprechen den Bezeichnungen umstehender Tabelle, die die näheren Angaben enthält. Nach Jennings.

ändert, zeigt Fig. 32, in der die zugehörigen Kurven zusammen eingezeichnet sind. Die Nummern der Kurve entsprechen den Nummern der Tabelle (Seite 62).

Es trat übrigens auch in den schon erwähnten Versuchen Peters eine Verschiebung der Variationsbreite embryonaler Zellzahlen im Gefolge wechselnder Bedingungen ein, wie es leicht aus dem Vergleich der Variationskoeffizienten von normalen Kulturen und solchen mit abnor-

Nr.	Material	Individuenzahl	Mittelwert der Länge μ	Variationskoeffizient	Variationsbreite μ	Mittelwert der Breite μ	Variationskoeffizient	Variationsbreite μ
7	24 Std. in frischer Heuinfusion. 17. Juli.	200	184,100	8,834	140—216	46,020	11,421	36—60
8	Eine Woche Hunger. 24. Juli.	150	146,108	7,003	120—176	31,180	12,473	20—40
9	24 Std. frische Heuinfusion. 25. Juli.	350	163,932	12,767	120—220	46,684	28,879	20—80
10	Flüssigkeit eine Woche nicht gewechselt. 31. Juli.	150	174,400	8,530	132—212	44,800	17,397	32—68
11	48 Std. in frischer Heuinfusion. 3. August.	150	191,360	8,945	136—240	54,880	14,255	36—84
X	Kombination von 3 dieser Proben.	450	180,624	13,795	120—240	43,600	27,184	20—84

men Bedingungen hervorgeht. Die folgende Tabelle nach Peter gibt diese Koeffizienten für die Variabilität in der Zahl der Skelettbildungszellen in den Larven von Seeigeln.

Objekt	Variationskoeffizient unter normalen Bedingungen	Variationskoeffizient unter abnormen Bedingungen	Bedingung
Echinus	4,688	5,685	Wärme
Strongylocentrotus	4,970	4,508	Wärme
»	5,625	8,093	Wärme
Sphaerechinus	2,847	6,180	Kleine Schale
»	5,019	7,110	Aquariumwasser
»	4,446	10,895	Wärme
»	4,126	6,953	Kleine Schalen
»	5,223	5,883	Natronlauge
»	3,865	6,091	Natronlauge
»	4,610	3,625	Kälte
»	4,387	10,336	Chloroform
»	4,321	5,463	Kälte
»	3,007	8,634	Wärme
»	9,850	10,184	Wärme
»	5,186	9,020	Wärme

Es ließen sich dem noch mancherlei in gleichem Sinn beweiskräftige Daten zufügen, die auf statistisch-biologischem Weg gewonnen sind.

So hat bei der vor nicht langer Zeit aus England nach Amerikas Küsten eingeführten Schnecke, Littorina littorea, die Variabilitätsbreite so zugenommen, daß der Variationskoeffizient für das Verhältnis von Breite zu Höhe der Schale von 2,3024—2,3775 auf 2,4849—3,0340 anstieg (Bumpus, Duncker). In gleicher Richtung sind die Ergebnisse von Montgomerys Untersuchungen zu verwerten, die zeigen, daß Zugvögel in verschiedenen meßbaren Charakteren eine größere Variabilität haben als seßhafte und unter den Zugvögeln wieder solche hervorragen, die die weitesten Wanderungen ausführen.

In diesen Fällen, vor allem dem Jenningsschen, kann man auch einigermaßen erkennen, in welcher Weise die Bedingungen auf die Variabilität verschiebend einwirken. In einer Hungerkultur ist die erste Folge reicher Ernährung die, daß viele Individuen zu wachsen beginnen, während die durch den Hunger zu sehr affizierten zunächst keine Nahrung aufnehmen und sich nicht verändern. So wachsen die Variationskoeffizienten so stark, wie es No. 8 zu 9 in der obigen Tabelle zeigen. Bleiben dann die Tiere in der gleichen Flüssigkeit, so nehmen sie allmählich einen Gleichgewichtszustand an und der Koeffizient sinkt. Waren die Tiere aber in einem guten Futterzustand, bevor die neue Nahrung zugefügt wird, so folgt dann eine starke Vermehrung; der Variationskoeffizient steigt jetzt infolge der Anwesenheit der verschiedenartigen Altersklassen, die ja eine sehr verschiedene Länge haben. Hat die gesteigerte Vermehrung aber später wieder aufgehört, so fällt der Koeffizient. Dessen Schwankungen werden also erklärt durch den direkten und indirekten Einfluß äußerer Bedingungen auf Wachstum und Ernährung. Was aber hier für das einzellige Tier gesagt ist, gilt natürlich mutatis mutandis auch für die Summe der Zellen eines Vielzelligen.

Wie schon oben bemerkt, eignen sich zu derartigen Experimenten Pflanzen viel besser als Tiere, wie ja überhaupt aus diesem und anderen mehr historischen Gründen in der Vererbungslehre die Botanik meist der Zoologie vorausgegangen ist. Als die klarsten Resultate, die von dieser Seite kommen, wollen wir daher noch die schönen Versuche anführen, die Klebs an Sedum- und Sempervivumarten ausführte. Er suchte bei Sedum spectabile die Variabilität variabler wie konstanter Organe durch Wechsel äußerer Bedingungen zu beeinflussen.

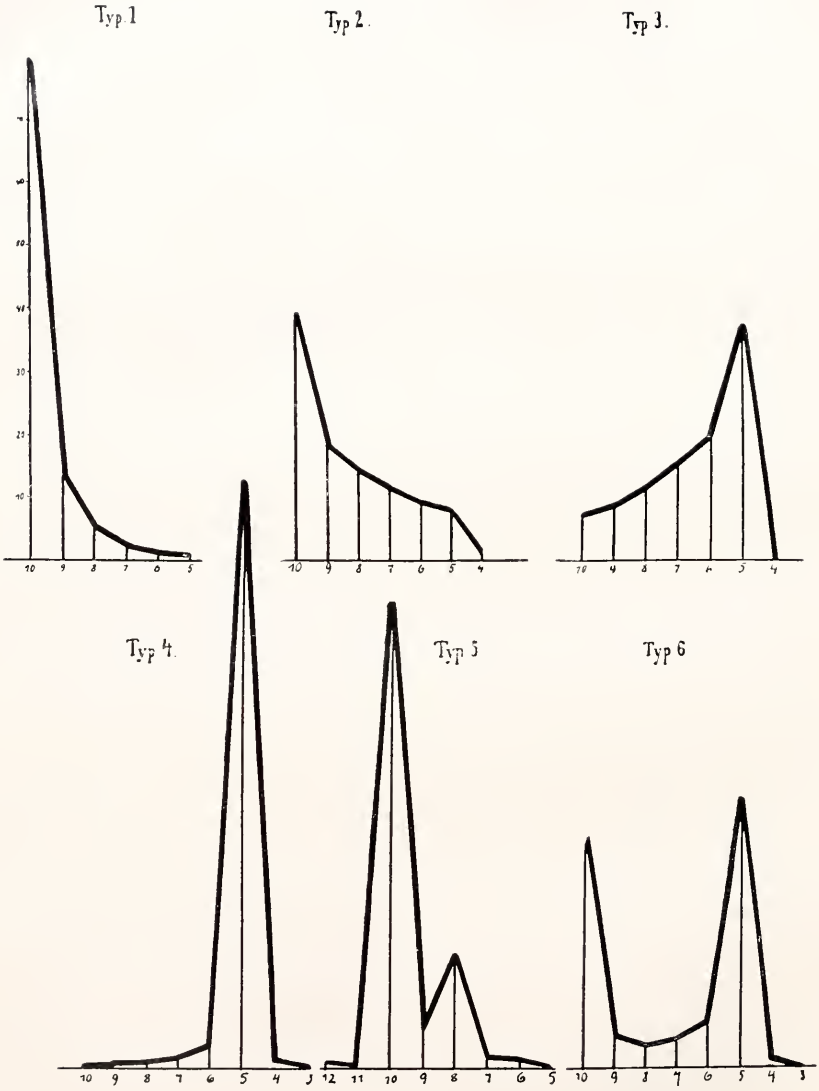


Fig. 33.
Variationskurven der Staubblätterzahl von Sedum in 6 verschiedenen experimentell erzeugten Typen. Nach Klebs.

Es gelang ihm dabei unter verschiedenen äußeren Bedingungen, wie Wechsel von Ernährung und Licht, Einfluß von Chemikalien die Variabilitätskurven vollständig zu verschieben. Betrachten wir einmal die Resultate für die Zahl der Staubblätter, die in untenstehender Tabelle vereinigt sind. Die zu den sechs zu beschreibenden Typen gehörigen Variationskurven I—VI sind in Fig. 33 wiedergegeben. Die Tabelle gibt für jeden Typus außer der Individuenzahl, die gezählt wurden, die Variationsbreite, Mittelwert und Standardabweichung als Maß der Variabilität. Normalerweise variiert die Zahl der Staubblätter von 10—5 mit dem Maximum (etwa 80%) bei 10 (Typus I der Tabelle).

Typus	Bedingungen	Individuenzahl	Varianten	M	σ
I.	Gut gedüngter, relativ trockener Boden, helles Licht	4260	10—5	9,68	0,7505
II.	Lange ungedüngter, trockener Boden, helles Licht	3000	10—4	8,45	1,6472
III.	Feuchter, gedüngter Boden, Warmbeet, abgeschwächtes Licht	4390	10—4	6,54	1,6187
IV.	Rotes Licht, im Gewächshaus	4000	10—3	5,05	0,3537
V.	Kleine Stecklinge in feuchtem Boden, im Spätsommer	2117	16—4	9,47	1,0383
VI.	Auf Lösungen von Substanzen, welche Wurzelbildung einschränken	2570	10—3	7,33	2,3092

Die Kurve ist eine steil abfallende halbe Kurve. Unter den Bedingungen, die die Tabelle bei Typus II verzeichnet, beträgt die Variationsbreite bereits 10—4, nur etwa 40% zeigen 10, die Kurve fällt also vom Gipfel aus allmählich ab. Unter Typus III finden wir bereits bei einer Variationsbreite von 10—4 den Kurvengipfel bei 5, also jetzt eine einigermaßen normale Kurve mit einem Gipfel. Der folgende Typus IV zeigt infolge der dort angewandten Bedingungen eine Variation der Staubblattzahl von 10—3 mit einer steilen eingipfeligen Kurve, indem etwa 94% der Blüten die Zahl 5 aufweisen. Bei Typus V begegnen wir nun gar einer Schwankung von 16—4, mit zwei Kurvengipfeln, nämlich einer Frequenz von 72% bei 10 Staubblättern und 16% bei 8 Blättern. Endlich bei Typus VI eine Variation zwischen 10 und 3 mit einer zwei-

gipfeligen Kurve, nämlich 38% Frequenz bei 10 und 40% bei 5 Staubblättern.

Diese Resultate erwiesen sich als im wesentlichen konstant, indem sie in zwei aufeinander folgenden Jahren erhalten wurden und in gleicher Weise bei verschiedenen Pflanzen der gleichen Art, wie bei Stecklingen des gleichen Individuums erzielt wurden. Da alle Übergänge zwischen diesen Kurven ebenfalls erhalten werden konnten, so ergibt sich: „Die Variationen in der Zahl der Staubblätter von Sedum spectabile erscheinen nicht in Form einer einzigen für alle Fälle charakteristischen Kurve, vielmehr in zahlreichen ganz verschiedenartigen, wenn auch durch Übergänge verbundenen Kurven. Jede von ihnen ist bestimmt durch gewisse Kombinationen äußerer Bedingungen."

Wir hatten nun schon oben gesagt, daß, wenn die Variabilität von äußeren Bedingungen abhängig ist, man sie einerseits bei konstanten oder wenig variablen Eigenschaften bedeutend muß steigern können, andererseits sie durch Uniformität der Bedingungen muß aufheben können. Praktisch wird letzteres wohl kaum vollständig zu erreichen sein; immerhin gelang es Klebs in einem Versuch, die Frequenz der Hauptvariante 5 auf 98,8% zu steigern mit einer Streuung $\sigma = 0{,}11$, was der Variabilität O wirklich sehr nahe kommt. Der umgekehrte Fall, daß alle Variationen in ungefähr gleicher Zahl vorkommen, wurde zwar nicht erreicht, immerhin kam man ihm recht nahe. Im Idealfall hätte die Streuung = 2 sein müssen und es wurde 1,88 erreicht. Das entsprechende Resultat wie für die variabeln Staubblattzahlen wurde aber auch für die gewöhnlich nicht variierenden Blumen- und Fruchtblattzahlen erzielt. Natürlich waren da stärkere Veränderungen nötig, die die Normalzahl von 5 auf 2—14 veränderten. Während normalerweise nur sechs Arten von Blüten vorkommen, nämlich mit 1—5 Staubblättern und 5 Blumen- und Fruchtblättern, konnte die Zahl der Kombinationen auf 96 gesteigert werden: also auch die konstantesten Merkmale können zu hoch variabeln werden.

So können wir denn aus all den angeführten Beobachtungen und Versuchen — und es wurden ja nur einige typische Beispiele vorgeführt — entnehmen, daß die Variabilität als solche, ebenso wie ihre Art, die durch die Form der Variationskurve ausgedrückt wird, von den äußeren

Faktoren, die auf die Spezies wirken, abhängig ist. Aber es handelt sich dabei natürlich, wie es schon Darwin scharf formulierte, um zwei Kontrahenten: um die äußeren Bedingungen und den Organismus. Die innere Beschaffenheit des letzteren ist dabei durchaus nicht ganz auszuschalten; denn es ist ja selbstverständlich, daß die Variabilität als Reaktion auf die Bedingungen der Außenwelt nur denkbar ist, wenn dem Organismus die Fähigkeit zu reagieren zukommt. Und so müssen wir denn zum Schluß dieser Erörterungen noch etwas Wasser in den Wein gießen, indem wir zusehen, welche Rolle den inneren Faktoren des Organismus für die Erscheinung der fluktuierenden Variabilität zukommt.

Auf der Grenze zwischen äußeren und inneren Faktoren steht eine Möglichkeit, die besonders in Weismanns Vererbungstheorie eine bedeutende Rolle spielt. Man erinnere sich an das oben gesagte über die Weismannschen Anschauungen von den Ursachen der Variabilität. Es war da nur von den Keimesvariationen die Rede, die innerhalb des Keimplasmas, der Erbsubstanz, entstehen. (Es ist, nebenher sei dies bemerkt, interessant, daß aus dem kürzlich veröffentlichten ersten Entwurf zu Darwins Hauptwerk, der 15 bzw. 17 Jahre vor dessen Erscheinen datiert, hervorgeht, daß damals Darwin bereits von solchen Keimesvariationen sprach und ihnen auch mehr Wert zuerkannte als später.) Jene Annahme nun bildet nur einen Teil des Gedankenganges von Weismann; für ihn ist ein zweiter Faktor noch wesentlicher als Ursache der Variabilität, nämlich die Vermischung der Keimplasmen bei zweigeschlechtiger Fortpflanzung, die Amphimixis. Es fragt sich nun, ob wirklich Tatsachen vorliegen, die zeigen, daß nach der Amphimixis die Variabilität eine größere ist als vorher. Daß es unter Umständen wirklich Beziehungen, allerdings noch recht unklarer Natur, zwischen zweigeschlechtiger Fortpflanzung und Variabilität geben kann, lehren die bald zu besprechenden Beziehungen zwischen der Cyclomorphose der Planktonorganismen und ihrer Sexualität. Daß dem aber ein allgemeines Gesetz zugrunde liegt, wird weder durch die statistischen noch durch die experimentellen Studien bestätigt, die übrigens in ihren Resultaten recht widerspruchsvoll sind.

Um ein einfaches Beispiel zu wählen, so wurden derartige Untersuchungen von Pearl an Infusorien angestellt. Hier besteht bekannt-

lich der geschlechtliche Akt in der Konjugation. Es zeigt sich nun gerade das Gegenteil von dem, was jene Theorie erforderte: Die Variabilität nahm nach der Amphimixis eher ab als zu. Während im Lauf der gewöhnlichen ungeschlechtlichen Vermehrung die Variabilität eine sehr große und von den äußeren Faktoren stark beeinflußbare ist, sind konjugierende Tiere, die Konjuganten, immer von einem bestimmten Typus, der unabhängig ist von der vorausgegangenen Variabilität, und nach der Konjugation sinkt die Variabilität. Folgende Zahlen beweisen das: Mittelwert der Körperlänge von Nichtkonjuganten 203,177, desgl. von Konjuganten 172,408. Variationskoeffizient der Nichtkonjuganten 5,174, der Konjuganten 2,586. Ferner fanden Pearson und Lee, daß parthenogenetisch erzeugte Wespen dieselbe Variabilität haben wie die aus befruchteten Eiern hervorgegangenen, ebenso Castle und seine Mitarbeiter, daß durch Inzucht der Fliege Drosophila in sechs Generationen die Variabilität nicht verändert wird. Zum entgegengesetzten Resultat führten allerdings die statistischen Erhebungen Pearsons für den Menschen, dessen Variabilität mit größerer Ähnlichkeit seiner Vorfahren geringer werden soll, ebenso Pearl und Dunbars Inzuchtversuche mit Paramaecien, die ebenfalls eine Verringerung der Variabilität ergaben. Doch ist es schwer, aus solchen Angaben bindende Schlüsse zu ziehen, die nur auf der Basis absoluter Konstanz der äußeren Bedingungen möglich sind.

Dagegen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß für die Reaktionsfähigkeit auf die die Variabilität bedingenden Außenfaktoren die Disposition des Organismus eine große Rolle spielt, und zwar kann diese verschieden sein nach Art, nach Organ, nach Entwicklungsstufe, nach Geschlecht.

Für die systematische Verschiedenheit der Disposition zu variieren, können wir auf schon früher betrachtete Beispiele zurückgreifen. So haben wir oben S. 51 die Towerschen Tabellen für die Lebenslagevariation von Leptinotarsaarten in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren gegeben. Werden aber verschiedene Arten von Koloradokäfern untersucht, so zeigt sich, daß manche Spezies in hohem Maße der Lebenslagevariation unterliegen, andere aber ihr gar nicht zugänglich zu sein scheinen. Man vergleiche, um sich davon zu überzeugen, die folgende

Tabelle Towers für Leptinotarsa signaticollis mit der früher gegebenen:

Jahr	Generation	Färbungsklasse					
		1	2	3	4	5	6
1903	2	1	2	8	20	**58**	11
1904	1	3	3	8	17	**56**	13
	2	—	6	10	20	**50**	14
1905	1	—	3	11	17	**57**	12
	2	2	3	9	21	**55**	10

Es hatte sich aber bei den anderen Arten, die die Erscheinung der Lebenslagevariation stark aufweisen, wahrscheinlich machen lassen, daß sie mit Schwankungen in der Niederschlagsmenge zusammenhing. Dieselben Schwankungen wirkten auch auf diese Form ein und trotzdem reagierte sie nicht, sie ist eben eine nicht variable Art. Das gleiche können wir für die Abhängigkeit der Größe der Seeigellarven von der Temperatur feststellen, für die wir oben S. 59 Vernons Tabelle reproduziert haben. Während die Variabilität bei Strongylocentrotus und Echinus für die Länge des Scheitelstabs in Abhängigkeit von der Temperatur eine sehr große war, reagierten Sphaerechinuslarven gar nicht auf solche Veränderungen. Im übrigen bedarf es keiner weiteren Beispiele, da die verschiedene Variabilität nahe verwandter Formen eine jedem Systematiker wohlbekannte Erscheinung darstellt.

Ebenso wie nach Arten läßt sich auch nach Organen innerhalb einer Art eine verschiedene Disposition zum Variieren feststellen. Um wieder auf das gleiche Material von Vernon zurückzugreifen, dessen Befunde übrigens auch durch andere Autoren wie Peter bestätigt wurden, so erwies sich die Körperlänge der Sphaerechinuslarven im Gegensatz zu der anderer Arten als nicht variabel, die Armlänge dagegen in höchstem Maß, wie die folgende Tabelle zeigt:

Temperatur	Körperlänge	Armlänge
11,4°	100,0	100,0
15,9°	109,4	287,0
20,4°	104,6	327,2
23,7°	100,6	386,7

Und das gleiche, was hier für embryonale Organe gezeigt wurde und an vielen weiteren Beispielen sich aufweisen ließe, gilt auch für Organe des ausgewachsenen Organismus. Auch hierfür ist einem jeden Systematiker bekannt, daß er mit konstanten und variabeln Organen zu tun hat, und diese Tatsache ist auch vielfach auf dem Weg der Variationsstatistik festgestellt. Man hat sogar versucht, allgemeine Gesetzmäßigkeiten dafür aufzufinden. So sollen stärker differenzierte Organe mehr variieren als primitivere, innere mehr als äußere, Unterscheidungsmerkmale niederer systematischer Gruppen mehr als die höherer; doch erscheint solchen Verallgemeinerungen gegenüber Vorsicht geboten.

Dagegen scheint das Lebensalter, der Entwicklungszustand eines Organismus in der Tat eine gesetzmäßige Beziehung zu seiner Disposition zum Variieren zu haben. Vernon, der darüber ausgedehnte experimentell-statistische Untersuchungen an Seeigelentwicklungsstadien ausführte, kommt für die Größenvariation direkt zu dem Schluß, daß die Einwirkung der äußeren Bedingungen auf einen wachsenden Organismus von dem Moment der Befruchtung an stetig abnimmt. Und es scheint in der Tat hier eine Gesetzmäßigkeit vorzuliegen, die den inneren Faktor der Variabilität zu dem individuellen Entwicklungsstadium in Beziehung bringt. Gerade für derartige Größenverhältnisse sind mehrfach die gleichen Ergebnisse zutage getreten, so in de Vries' Untersuchungen für die Samengröße der Oenothera, in Weldon und Bumpus Studien über Größenvariation bei Krabben und Schnecken, ja sogar nach Pearsons Berechnungen für den Menschen; allerdings kann bei dem Vergleich von Säuglingen und Studenten nicht von identischer Lebenslage die Rede sein. Auch hier können wir einem früher angeführten Beispiel der Abhängigkeit der Variabilität von äußeren Faktoren noch die Einschränkung des inneren Faktors zufügen. Die Helmgröße der Daphnien, die wir im Anschluß an Woltereck von der Assimilationsintensität abhängig fanden, wird außerdem noch durch einen inneren Faktor mit bedingt, die „Helmpotenz", die sich nun ebenfalls im Lauf des Lebens ändert; allerdings nicht mit dem Lebensalter des Individuums, sondern des Entwicklungszyklus, also in aufeinander folgenden Generationen eines Cyklus.

Endlich muß dieser verschiedenen Reaktionsfähigkeit auf Reize der

Außenwelt, der nach Art, Organ, Entwicklungszustand verschiedenen „Reaktionsnorm“ noch die Verschiedenheit nach Geschlechtern zugefügt werden. Ein jeder Systematiker weiß, daß bei manchen Tierarten die beiden Geschlechter verschieden variabel sind. Um nur ein Beispiel zu nennen, so ist bei der schon früher erwähnten Nonne, Lym. monacha var. eremita das Weibchen wesentlich variabler als das Männchen. Es läßt sich zwar bei genügend großem Material für das Männchen die gleiche Variationsreihe feststellen, die wir oben in Fig. 13 für das Weibchen abgebildet haben. Aber während unter der in gleichen äußeren Bedingungen aufgezogenen Nachkommenschaft eines Pärchens die weiblichen Individuen jene Reihe ergaben, mit typisch binomialer Verteilung der Varianten, gehörten die Männchen ausnahmslos der dunkelsten Färbungsklasse an mit kaum feststellbarer Farbvariation.

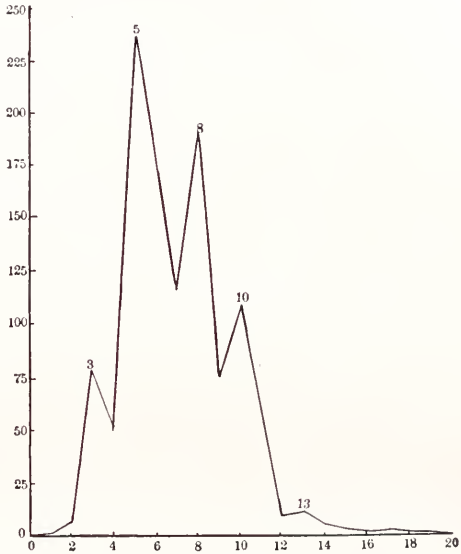


Fig. 34.
Variationskurve der Blumenblätterzahl von Primula officinalis mit Kurvengipfeln auf den Zahlen der Fibonaccireihe. Nach Ludwig aus Vernon.

Die inneren Faktoren, die wir bisher kennen lernten, erwiesen sich sämtlich als solche, die auf das Maß, die Quantität der Variabilität von Einfluß sind. Es ist aber auch sehr gut möglich, sich innere Faktoren vorzustellen, die die Qualität der Variation bedingen. Sie könnten einmal entscheidend sein für die räumliche Verteilung der Varianten in einer Variationsreihe, dann aber auch für die gesamte Richtung der Variation. Auf Faktoren der ersten Art deuten die merkwürdigen Befunde, die Ludwig und seine Schüler bei der Untersuchung gewisser Variationsreihen von Pflanzenteilen fanden. Es zeigte sich dabei, daß

die Variationskurve außer dem Hauptgipfel noch eine Anzahl von Nebengipfeln aufwies. Umstehende Figur 34 gibt eine solche Kurve für die Zahl der Blütenblätter von Primula officinalis wieder. Das merkwürdige daran ist nun, daß die Gipfel typischerweise auf Zahlen liegen, die der sogenannten Fibonaccireihe entsprechen, bei der die folgende Zahl immer die Summe der beiden vorhergehenden darstellt, also 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 usw., bzw. auf Multipeln dieser Reihe. Im Beispiel finden sich die Gipfel 3, 5, 8, 10, 13. Wenn wir von der später zu besprechenden Möglichkeit absehen, daß eine solche diskontinuierliche Kurve auf einer Nichteinheitlichkeit des untersuchten Materials beruht, oder auf einer diskontinuierlichen, stoßweisen Verschiedenheit der Lebenslage, wie es Häcker für ähnliche diskontinuierliche Variationsreihen von Radiolarien annimmt, so kommt man dazu, in ihr den Ausdruck eines inneren Faktors zu sehen, der die Organe zwingt, anstatt in der typischen Weise auf die Wirkungen der Außenfaktoren zu reagieren, dies stoßweise zu tun und zwar in Sprüngen, die einem Zahlengesetz entspringen, dessen materielles Substrat man sich in Form bestimmt gearteter Zellteilungen vorstellen kann. In der Tat vermochte Mc. Leod im Experiment eine gewöhnliche Variationskurve in eine derartige vielgipflige Kurve überzuführen.

Die andere Art qualitativ wirkender innerer Faktoren ist die, die der Variation ihre Richtung weist. Die Beobachtung und der Vergleich haben schon lange gezeigt, daß die Variabilität der verschiedenartigsten Organismen eine Neigung hat, in bestimmten Richtungen zu verlaufen, orthogenetisch zu sein, und besonders das Studium der Färbungs- und Zeichnungsvariabilität der Tiere führt dazu, feststehende Richtungen für die Variationen anzunehmen. Das heißt also nichts anderes, als daß einer jeden Eigenschaft eine bestimmte „Potenz", wie Klebs sagt, zukommt, auf die Bewirkungen der Außenwelt nur in einer Richtung zu reagieren, oder in Wolterecks Terminologie eine Reaktionsnorm. Das ist natürlich nichts anderes als eine erbliche Anlage, so daß es begreiflich erscheint, daß in den Versuchen Towers am Koloradokäfer ebenso wie in den Temperaturexperimenten an Schmetterlingen sich zeigte, daß die Reaktion auf die Wirkung der äußeren Bedingungen eine nicht spezifische ist,

sondern sämtliche Reize gleichgerichteten Effekt hervorrufen: die Reaktion kann eben nur in der Richtung der ererbten Potenz verlaufen. Und da wäre nun die weitere Frage zu stellen, was es verursacht, daß gerade eine bestimmte Richtung nur als Potenz vorhanden ist, z. B. beim Koloradokäfer oder der Nonne vom Albinismus zum Melanismus? Die Beantwortung einer solchen Frage würde zweifellos die Grenze überschreiten müssen, die vor der Hand der Lösung durch Beobachtung und Experiment gesetzt ist. Sie ist ja bekanntlich in Darwins Zuchtwahllehre und ihrer Erweiterung in Weismanns Germinalselektion gegeben; wir wollen uns aber bemühen, hier den sicheren Boden der Tatsachen nicht zu verlassen und uns damit begnügen, die Richtung weiterer Fragestellungen erkannt zu haben.

Die letzten Betrachtungen haben uns nun allerdings wieder an den Ausgangspunkt zurückgeführt, das Wesen einer variabeln Eigenschaft, gleichzeitig aber auch an den springenden Punkt, auf dem wir später aufbauen müssen, die Erblichkeitsfrage. Oben hatten wir gesagt, daß eine Eigenschaft nicht ein starres Ding ist, sondern ein labiles Gebilde, dem Konstanz nur unter bestimmten äußeren Bedingungen zukommt, mit anderen Worten die Reaktionsnorm des Organismus in einem bestimmten Merkmal. Hier wiederum sehen wir, daß der innere Faktor, von dem die Variabilität mit abhängt eben nichts anderes ist als die ererbte Reaktionsnorm. Die größere oder geringere, bestimmt oder nicht bestimmt gerichtete Fähigkeit zu kontinuierlicher oder diskontinuierlicher Variation ist also nur gegeben durch die erbliche Konstitution des Organismus, durch die ererbte Reaktionsnorm. Auf diese muß sich daher unser Hauptinteresse konzentrieren.

Aber auch diese ererbte Reaktionsnorm muß noch mit Vorsicht betrachtet werden, da es sichtlich Erscheinungen gibt, die mit ihr verwechselt werden können, den inneren Faktor vortäuschen. Es hat sich gezeigt, daß auf die Variabilität einer Eigenschaft der persönliche, nicht erblich gegebene, Zustand der Eltern einen Einfluß ausüben kann. De Vries hat dies für Pflanzen, Peter für Seeigellarven, Woltereck für Daphnien nachgewiesen. Es ist klar, daß ein solcher Einfluß die normale Reaktionsnorm verschieben kann, ja sie sogar direkt unsichtbar

machen, so daß für den Zustand einer variabeln Eigenschaft nicht nur die ererbte Reaktionsnorm und die äußeren Bedingungen maßgebend sind, sondern auch unter Umständen die Bedingungen, unter denen bereits die Elternindividuen standen. (Das gärtnerische Prinzip der Düngung der Mutterpflanze!) Dies ist natürlich von großer Bedeutung für das Verständnis der Variabilität und des Wesens der Erbeigenschaften, aber auch für weitere Fragen, die uns später beschäftigen werden, vor allem das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Wenn man die Bewirkung variabler Eigenschaften durch Außenfaktoren als Induktion bezeichnet, so kann man ihre Beeinflussung durch Einwirkung auf Eltern und Großeltern — also Verschiebung der Variationskurve der ungeborenen Kinder und Enkel — mit Woltereck, der es genauer bei Daphniden analysierte, als Präinduktion bezeichnen. Die mehr oder minder große, vorhandene oder fehlende Fähigkeit zur Induktion und zur Präinduktion gehört somit zur ererbten Reaktionsnorm.

Aber noch einen kleinen Ausblick in die Zukunft können wir uns nicht versagen, einen Fingerzeig in die Richtung, aus der vielleicht einmal eine exakte Analyse der Ursachen möglich sein wird, die es bedingen, daß eine Eigenschaft imstande ist, gemäß ihrer ererbten Reaktionsnorm, auf Außeneinflüsse durch Entfaltung in vom typischen variierender Form zu reagieren.

Es ist für den physiologisch denkenden Biologen naheliegend, daß diejenige innere Beschaffenheit des den sichtbaren Eigenschaften zugrunde liegenden Materials, auf die ja die veränderten äußeren Bedingungen einwirken, nicht eine mystische Disposition, sondern die chemische Natur des Materials sein wird. Ließe sich das nachweisen, so wäre es auch klar, daß die Variabilität direkt aus Veränderungen der chemischen Grundlage der Eigenschaftsbestimmer, Determinanten, Gene abzuleiten wäre. Einen ersten Schritt in dieser Richtung können wir in den Analysen erblicken, die Klebs von der Beschaffenheit seiner variierenden Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen gibt. Die folgende Tabelle zeigt uns, wie verschieden die Werte verschiedener wichtiger Substanzen in den Blättern von Sedum unter verschiedenen Bedingungen sind:

Substanz	Prozente der Trockensubstanz in		
	weißem Licht	rotem Licht	blauem Licht
Lösliche Asche	11,08	15,2	23,7
Zucker	10,2	4,95	3,01
Kalkmalat	19,4	17,3	21,2
Freie Apfelsäure	5,27	5,41	4,44
Lösliches N	0,44	0,87	1,78
Stärke	6,68	3,5	2,25

Es läßt uns dieser Anfang erhoffen, daß auch die Variationslehre einmal auf den festen Boden der chemischen Physiologie wird gestellt werden können, und zu dieser Hoffnung haben wir um so mehr Berechtigung, als auch bei tierischen Objekten, ganz von ferne allerdings noch, dieses erstrebte Ziel winkt. Wir haben oben schon die sogenannte Cyclomorphose der Daphnien besprochen, ihre zyklischen Veränderungen im Laufe eines Jahres. Solche Cyclomorphosen, um deren Erforschung sich in der Neuzeit besonders Wesenberg-Lund große Verdienste erwarb, sind nun bei verschiedenen Planktonorganismen, auch solchen pflanzlicher Natur, beobachtet worden, vielleicht am schönsten und gründlichsten für das Rädertier Anuraea cochlearis, für dessen jährlichen Variationsgang Lauterborn jenen Ausdruck prägte. Umstehende Fig. 35 zeigt uns eine solche Variationsreihe aus einem und demselben Gewässer in verschiedenen Jahreszeiten (auch Temporalvariation genannt). Die zu erwartende Abhängigkeit dieser Reihe von der Temperatur hat sich aber mit großer Wahrscheinlichkeit als irrig erwiesen. Es stellte sich vielmehr durch das Experiment heraus, daß keinerlei äußere Faktoren für diese Cyclomorphose maßgebend sind, sondern innere Ursachen, und diese hängen zusammen mit der Sexualität, der Bildung befruchteter Wintereier. Also ein innerer Faktor, das Stadium der Sexualität, wirkt auf die morphologischen Außencharaktere wie ein Milieufaktor. Nun kommt ja auch bei den Daphniden am Ende einer Cyclomorphose die Periode der Sexualität. Wir werden später genau erfahren, daß der Eintritt dieses Zustandes zum Teil von Außenfaktoren, zum Teil von der ererbten Reaktionsnorm abhängig ist; und hier hat sich nun zeigen lassen, daß die erblich festgelegte, in bestimmtem Moment auftretende Variation in der Neigung zur Sexualität

Hand in Hand geht mit sichtbaren Verschiedenheiten der Eier, nämlich verschiedener Farbe (Papanikolau). Das besagt aber nichts anderes,

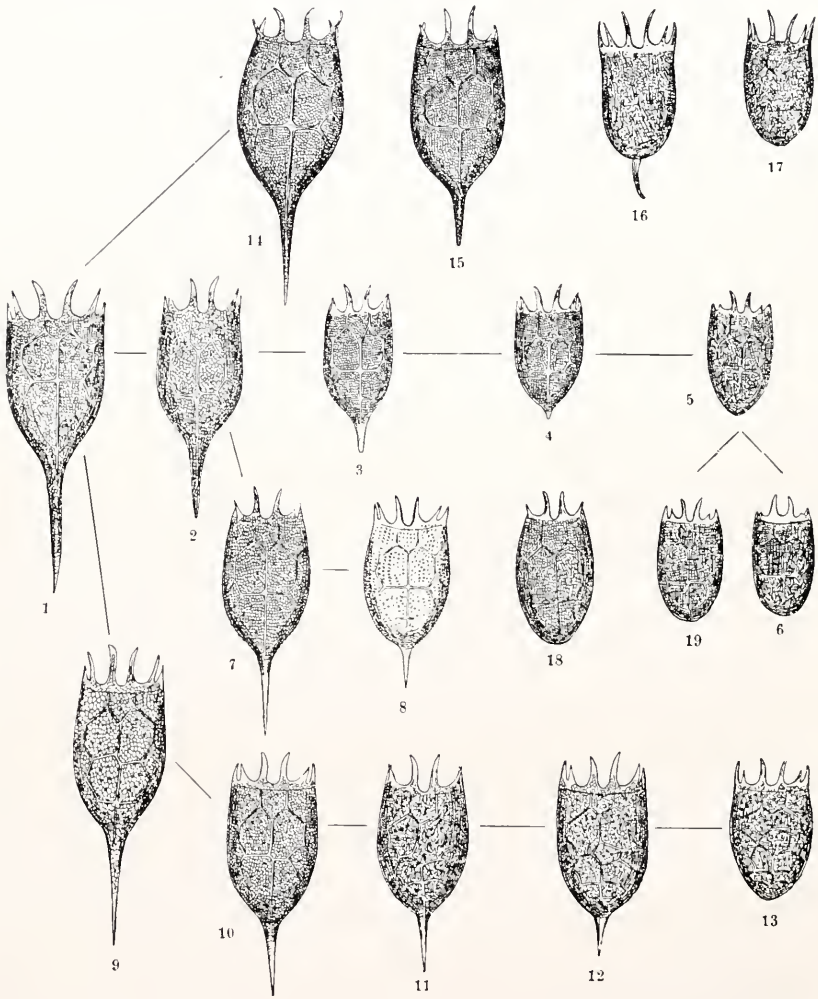


Fig. 35.
Cyclomorphose von Anuraea cochlearis (ausgewählte Typen), 1 die Ausgangsform macracantha, von der 4 verschiedenartige Cyclomorphosereihen ausgehen. Nach Lauterborn aus Steuer.

als daß die Variation einer Erbeigenschaft, der Neigung zur Sexualität mit sichtbaren Veränderungen im Chemismus der Zelle Hand in Hand

geht. Es ist also zu hoffen, daß es auch einmal gelingen wird, diese Veränderungen als bewirkende Ursache jener Erscheinungen zu erkennen.

Vierte Vorlesung.

Die Bedeutung der statistischen Methoden für die Erforschung biologischer Probleme: Homogame Vermehrung, Correlation, Zuchtwahl. Die Grenze der Anwendbarkeit der Methode: Definition erblicher Rassen und zweigipflige Kurven.

Wir sind nunmehr über das Wesen der fluktuierenden Variabilität unterrichtet und haben auch mancherlei Vorstellungen über ihre Beziehung zu äußeren und inneren Faktoren gewonnen. Es zeigte sich dabei nun stets, daß die Befunde dann am sichersten feststanden, wenn die Variabilität mit der exakten Methode der Statistik betrachtet wurde. Zunächst ist es klar, daß nur durch sie ein Material, welches zu Versuchen über Erblichkeitsfragen verwandt werden soll, wirklich so analysiert werden kann, daß die Resultate auf festem Boden stehen. So erscheint uns die Variationsstatistik als ein Grundstein der ganzen Vererbungslehre, und wir verstehen es, weshalb z. B. Johannsen in seinem berühmten Werk den größeren Raum der Entwicklung und Anwendungsweise dieser Methoden widmet. Ehe wir aber ihre Bedeutung für die eigentliche Erblichkeitslehre würdigen lernen, wollen wir einen Blick auf die Forschungsmöglichkeiten werfen, die durch diese Methode eröffnet werden. Es werden uns dabei von selbst auch die Grenzen sichtbar werden, die einer solchen Behandlung biologischer Gegenstände gesteckt sind.

Es ist klar, daß zunächst alles, was rein beschreibend über variable Eigenschaften gesagt werden kann, der statistischen Behandlung zugängig ist. Dafür sind ja genug Beispiele schon angeführt. Es können aber auch rein biologische Fragen durch diese Methode geklärt werden. Einige haben wir ja bereits kennen gelernt, wie die Fragen der geographischen, klimatischen und Lebenslagevariation, die Bedeutung der Amphimixis für die Variabilität und überhaupt die Probleme der Variabilitätsursachen. Einige weitere Beispiele wollen wir jetzt kennen lernen, die uns sowohl den positiven als auch den negativen Wert jener Betrachtungsweise allmählich werden klar werden lassen.

Eine derartige Gruppe biologischer Erscheinungen und Fragestellungen ist die geschlechtliche Auswahl bei der Fortpflanzung. Für die Darwinsche Theorie ist es von größter Bedeutung, ob eine solche stattfindet, denn wenn Variationen den Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten liefern sollen, ist es auch nötig, daß abweichende Variationen miteinander zur Fortpflanzung kommen und so die Grundlage für das geben, was man als Divergenz bezeichnet, das Auseinanderstrahlen der sich bildenden neuen Formen von der Form der Vorfahren. Romanes geht so weit, in bezug auf diesen Punkt zu sagen, daß, wenn wir Variabilität und Erblichkeit als gegeben annehmen, die ganze Abstammungslehre sich auf die Frage konzentriert, ob gleiche Variationen sich mit gleichen paaren, ob es eine „Homogamie" gibt. Denn wenn dies sich nicht erweisen ließe, so müßte die beliebige Vermehrung zwischen den Varietäten immer wieder zur Einförmigkeit zurückführen. (Was übrigens, auch wenn nur auf erbliche Varianten bezogen, nicht ganz richtig ist, wie uns später die Betrachtung des Mendelismus lehren wird.) Zur Entscheidung einer solchen Frage ist die Variationsstatistik in hohem Grade befähigt. Genaue Messungen natürlicher Paarlinge nach ihren Eigenschaften muß die Antwort ergeben. Für die erwähnten Paramaecien ließ sich in der Tat auf diese Weise feststellen, daß immer annähernd gleiche Tiere konjugieren[1], wie dies instruktiv aus nebenstehender Fig. 36 hervorgeht. Das gleiche gilt auch für die so oft angezogenen Koloradokäfer, bei denen sich immer annähernd gleich große Exemplare paaren. In der folgenden Tabelle nach Tower sind die Tiere in zehn Größenklassen geordnet und man sieht, daß bei den meisten Pärchen die Mehrzahl der Tiere in beiden Geschlechtern der gleichen Klasse angehörten. (Die Tabelle, auf deren Herstellung wir gleich zu sprechen kommen werden, ist so zu lesen, daß z. B. die erste vertikale Reihe bedeutet, daß von 100 Männchen der Längenklasse 1 volle 90 mit Weibchen der Längenklasse 1 sich paarten, 6 mit Weibchen der Klasse 2 und nur 4 mit Weibchen der Klasse 3 usw.) Es ist bemerkenswert, daß mit den gleichen Methoden auch für den Menschen durch Pearson eine solche bewußte oder unbewußte Neigung zur Heirat zwischen in den

[1] Bei anderen Infusorien wurde allerdings diese Homogamie nicht festgestellt (Enriques).

verschiedensten variabeln Charakteren ähnlichen Paaren festgestellt ist, während Galton, wie wir sehen werden, nichts derartiges fand.

Größenklasse der ♀	Größenklasse der ♂									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	90	10	2	—	—	—	—	—	—	—
2	6	70	6	—	—	—	—	—	—	—
3	4	13	71	13	1	—	—	—	—	—
4	—	7	12	74	10	5	—	—	—	—
5	—	—	8	12	76	10	5	1	—	—
6	—	—	1	1	11	70	11	2	3	—
7	—	—	—	—	2	13	82	85	6	1
8	—	—	—	—	—	12	2	—	88	3
9	—	—	—	—	—	—	—	2	2	6
10	—	—	—	—	—	—	—	—	1	90

Vielleicht die wichtigste biologische Erscheinung, für deren Erforschung sich die Variationsstatistik als unentbehrliches Hilfsmittel erwiesen hat, ist die Korrelation. Als solche bezeichnet man bekanntlich die Wechselbeziehung oder Abhängigkeit zwischen verschiedenen

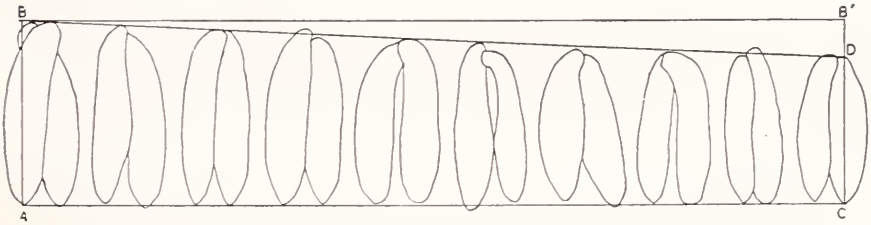


Fig. 36.
Ausgewählte Konjugantenpaare verschiedener Größe von Paramecium aurelia.
Nach Jennings.

Eigenschaften des gleichen Individuums. Klassisch sind ja die Beispiele für die Korrelation, die Darwin in Fülle verzeichnet hat. So sollen Tauben mit weißem, gelbem, blauem oder silberfarbigem Gefieder nackt geboren werden, die mit anderen Farben aber im Daunenkleid. Katzen mit blauen Augen sind taub, haben sie nur ein blaues Auge, so sind sie auch nur auf der gleichen Seite taub, Vogelarten mit Federbüschen, wie die polnischen Hühner, haben Gehirnhernien, und so gibt es eine Fülle von Beispielen biologischer oder anatomischer Natur, die

man bei Darwin finden kann. Es spielt also die Korrelation in fast allen Zweigen der biologischen Wissenschaften eine ungeheure Rolle, vor allem in der Physiologie. Eine Frage der Korrelation ist es etwa, in welcher Weise das Gewicht der Knochen oder ihr Kalkgehalt von der Muskelmasse abhängig ist, oder ob ein Zusammenhang zwischen dem Größenwachstum einer Frucht und ihrem Gehalt an bestimmten Substanzen besteht. Eine Korrelationsfrage ist es aber auch, welcher Zusammenhang Alkoholismus und Verbrechen verbindet oder Gehirngewicht und geistige Fähigkeiten oder zwei verschiedene psychische Funktionen oder Fähigkeiten, etwa die Schnelligkeit zu addieren und die, Töne zu unterscheiden. Kurzum, überall wo zwei Eigenschaften von Organismen verglichen werden, begegnet uns die Frage ob Korrelation oder nicht. So ist dieses Problem denn auch zu einem der interessantesten der experimentellen Biologie, besonders der Pflanzen (Göbel) geworden. Wenn man nun unter Zugrundelegung der Variabilitätslehre vergleichen will, ob eine Korrelation insofern existiert, als zwei variable Eigenschaften in Abhängigkeit voneinander variieren, so bedient man sich dabei einer Form, die unserer Aufzählungsreihe für die gewöhnliche Variabilität entspricht. Man benutzt nur statt einer Reihe ein Quadrat oder Rechteck. Als Beispiel kann die auf der vorigen Seite wiedergegebene Korrelationstabelle für die Größe der paarenden Koloradokäfer dienen. Von links nach rechts trägt man die Klassen des einen der zu betrachtenden Merkmale ein, in unserem Fall die Größenklassen für die männlichen Käfer. Von oben nach unten finden sich die Klassen des anderen mit jenem zu vergleichenden Merkmals, hier die Größenklassen der Weibchen. Dann muß man sein Material folgendermaßen ordnen, indem man von einem der Merkmale, gleichgültig welchem, ausgeht: Man ordnet in unserem Fall z. B. die Paare, die man kopulierend findet, nach der Klasse der Männchen und erhält somit 10 Portionen von Pärchen entsprechend ihrer Größe. Dann führt man in jeder Portion wieder eine solche Ordnung durch, daß hier die in bezug auf das eine Merkmal, in unserem Falle Männchenlänge, gleichartigen Paare nach den Klassen des anderen Merkmals, also Weibchenlänge, geordnet werden. Man würde also die Portion, die die größten Männchen der Klasse 10 enthielte, in bezug auf ihre Weibchen einteilen in 1 Zehnermännchen mit Weibchen

Klasse 7, 3 Zehnermännchen mit Weibchen Klasse 8, 6 ebensolche mit Weibchen von 9 und 90 Zehnermännchen mit Zehnerweibchen. Die so gefundenen Zahlen werden dann in die Stellen der Tabelle eingesetzt, die den betreffenden Größen für beide Merkmale entsprechen. Einer solchen Tabelle sieht man dann sogleich an, ob eine richtige Korrelation besteht. Steigt sie in so regelmäßiger Weise von links nach rechts ab, so besteht auch eine schöne Korrelation, steigt sie ebenso von links nach rechts an, so haben wir auch Korrelation, aber umgekehrt gerichtete, negative, indem mit dem Steigen des einen Merkmals das andere fällt. Es ist klar, daß eine völlig ideale vollständige Korrelation sich in folgender Weise ausdrücken würde:

Klassen	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l
1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	45	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	120	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	210	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	428	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—	210	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—	—	120	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	45	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Bei ganz fehlender Korrelation käme natürlich im Idealfall das vollständig symmetrische Bild der folgenden Tabelle heraus, wobei die gleichen 1200 Individuen betrachtet sind:

Klassen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
2	—	—	—	1	2	4	2	1	—	—	—
3	—	—	1	5	9	15	9	5	1	—	—
4	—	1	5	12	20	44	20	12	5	1	—
5	—	2	9	20	39	70	39	20	9	2	—
6	1	4	15	44	70	160	70	44	15	4	1
7	—	2	9	20	39	70	39	20	9	2	—
8	—	1	5	12	20	44	20	12	5	1	—
9	—	—	1	5	9	15	9	5	1	—	—
10	—	—	—	1	2	4	2	1	—	—	—
11	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—

Ebenso wie man nun für die Variabilität in dem Variationskoeffizienten ein gutes Maß besitzt, so benutzt man auch, um einen kurzen Ausdruck für die Stärke der Korrelation zu haben, einen Koeffizienten. Dieser Korrelationskoeffizient r wird, wenn wir die von Johannsen benutzte Darstellung beibehalten, nach der Bravaisschen Formel berechnet, welche lautet: $r = \frac{\Sigma a_x \cdot a_y}{n \cdot \sigma_x \cdot \sigma_y}$. Das bedeutet: a ist die Abweichung vom Mittel der Eigenschaft, und wenn wir die eine der zu betrachtenden Eigenschaften als x-Eigenschaft oder supponierte Eigenschaft bezeichnen, die andere als y-Eigenschaft oder relative Eigenschaft, so ist a_x die Abweichung vom Mittel für die eine und a_y die für die andere Eigenschaft. n bedeutet wieder die Gesamtsumme der Individuen und σ die Standardabweichung, deren Berechnung wir schon kennen gelernt haben, mit dem Index x bzw. y wieder auf die beiden Eigenschaften bezogen. Es muß also für jedes Individuum die Abweichung der einen mit der der anderen Eigenschaft multipliziert und diese sämtlichen Produkte addiert (Σ = Summenzeichen) werden und dann durch das Produkt aus der Individuenzahl mal den beiden Standardabweichungen dividiert werden. Bei Anwendung dieser Formel — ihre bequeme Handhabung erfordert natürlich die Kenntnis einiger Vereinfachungsmethoden (s. Harris, Jennings, Kapteyn) — kommt für den Korrelationskoeffizienten r immer eine Zahl zwischen -1 $+1$ heraus. Ist $r = 1$, so bedeutet das völlige Korrelation, ist es $= 0$, so besagt das fehlende Korrelation. Ist es negativ, so besagt das negative oder umgekehrte Korrelation, die wir oben schon kennen lernten. Wenn wir demnach in einer Untersuchung die Mitteilung finden, daß $r = 0{,}98$ ist, so bedeutet das eine denkbar gute Korrelation. Es ist natürlich klar, daß auch die Korrelation sich graphisch darstellen läßt. Galtons Methode hierfür wird uns später begegnen.

Und nun wollen wir einmal einige wirkliche Beispiele betrachten, die uns zeigen sollen, welcher Art die Resultate sind, die mit statistischer Betrachtung der Korrelation erzielt werden können. Natürlich sehen wir von soziologischen Beispielen ab, wie also etwa Korrelation von Alkoholismus und Kriminalität, von phrenologischen, wie Beziehungen zwischen Schädelform und Talent zur Mathematik, von

rein physiologischen, wie Beziehung zwischen Volum eines Organs und Leistungsfähigkeit oder gar rein psychologischen, wie Beziehung von Gedächtnis und Merkfähigkeit, und beschränken uns auf rein biologische Fälle. Einen solchen, die homogame Auswahl der Geschlechter, haben wir ja sogar zum Ausgangspunkt dieser Betrachtungen genommen; er zeigte uns die Anwendbarkeit der Methode auf darwinistisch-biologische Probleme.

Ein weiteres Beispiel soll sich auf einen entwicklungsphysiologischen Fall beziehen. Ein viel erörtertes Problem der Entwicklungsmechanik ist die Frage der bilateralen Symmetrie zahlreicher Tiere. Bei den meisten Tieren sind ja rechte und linke Hälfte spiegelbildlich gleich. Es hat sich nun durch die Studien der experimentellen Entwicklungsgeschichte gezeigt, daß sehr häufig bereits durch die erste Teilung der Eizelle das Material für die symmetrischen Körperhälften gesondert wird, die sich nun in gewissem Maße unabhängig voneinander entwickeln. Die homologen Organe der beiden Körperhälften sind natürlich den allgemeinen Variabilitätsgesetzen unterworfen und zeigen die typische individuelle Variation. Ist jene Unabhängigkeit aber vorhanden, so wird es natürlich nur zufällig der Fall sein, daß bilateralhomologe Merkmale, z. B. die rechte und linke Hand, der gleichen Variationsklasse angehören, wenn auch die gesamte Variabilität im großen Ganzen auf beiden Seiten die gleiche ist, da ja beide Körperhälften im allgemeinen der Wirkung der gleichen äußeren Bedingungen ausgesetzt sind. Wenn man also zahlreiche Individuen vergleicht, so wird sich eine Korrelation der Variabilität in beiden Körperhälften ergeben, d. h. wenn auch die Symmetrie für die einzelnen Individuen keine vollständige ist, so ist es doch für eine Masse von ihnen eine „Kollektivsymmetrie" (Duncker). Folgende Korrelationstabelle (Seite 84) zeigt im Anschluß an Duncker die Richtigkeit dieses Gedankengangs an einem Beispiel, der Messung der Länge der proximalen Glieder des Zeigefingers der beiden Hände bei 551 englischen Frauen, die Pearson und Whiteley ausführten:

(In der Tabelle sind die Zahlen mit 4 multipliziert, um Brüche zu vermeiden, so daß es den Anschein hat, als ob 2204 Individuen untersucht wären. Die Klassenspielräume betragen 1,27 mm, womit die Längenzahlen der Tabelle zu multiplizieren sind, um die absoluten Zahlen

Länge rechts	Länge links													
	38,5	39,5	40,5	41,5	42,5	43,5	44,5	45,5	46,5	47,5	48,5	49,5	50,0	51,5
39,5	4	4	6	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40,5	4	8	30	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41,5	4	—	52	48	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42,5	—	—	16	68	84	18	6	—	—	—	—	—	—	—
43,5	—	—	—	14	128	155	29	4	—	—	—	—	—	—
44,5	—	—	4	4	28	142	181	33	—	—	—	—	—	—
45,5	—	—	—	—	4	39	181	146	28	4	—	—	—	—
46,5	—	—	—	—	—	6	21	114	165	22	—	—	—	—
47,5	—	—	—	—	—	—	2	9	98	71	14	4	—	—
48,5	—	—	—	—	—	—	—	—	13	54	48	11	—	—
49,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	26	7	4	—
50,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—
51,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2

zu erhalten. Der Grund zu einer derartigen Anordnung ist ein praktisch-methodologischer.)

Schließlich sei noch ein Beispiel aus der züchterischen Praxis angeführt. Für die Zuckerrübenzucht ist natürlich das Ideal die Erzielung eines möglichst hohen Zuckergehalts. Bei einer bestimmten Rübensorte zeigte sich nun, daß Zuckerreichtum mit starker Verzweigung der Wurzeln Hand in Hand ging, welch letzteres dem Praktiker nicht erstrebenswert ist. Daran anschließend faßte — wenn wir Johannsens Darstellung folgen — die Ansicht bei den Züchtern Fuß, der Zuckergehalt stehe in fester Korrelation zur Zweigbildung. Johannsen hat nun die Daten, die der Züchter Helweg zum Beweis dieser Ansichten vorgebracht hat, im Sinne der korrelativen Variabilität betrachtet und daraus folgende Tabelle gewonnen:

Prozente verzweigter Rüben	Prozentiger Gehalt an Trockensubstanz							
	7,5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	
0	—	—	—	—	1	—	—	—
2	—	—	—	4	5	—	—	—
4	—	1	3	9	11	6	2	—
6	—	2	7	7	5	6	1	—
8	—	2	7	6	3	2	2	—
10	—	—	2	3	—	1	—	—
12	—	—	—	1	—	—	—	—
14	—	—	—	—	1	—	—	—
16	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Zahlenverteilung zeigt schon auf den ersten Blick, daß die supponierte Korrelation zwischen Verzweigung und Zuckergehalt nicht besteht. Berechnet man den Korrelationskoeffizienten, so ergibt sich $r = -0{,}174$, also, da r negativ ist, eher eine umgekehrte Korrelation, bei seiner Nähe zu 0 aber auch diese nahezu nicht. Die vorgeführten Beispiele genügen wohl, um die Anwendung der Variationsstatistik auf die Korrelationslehre zu belegen. Sie wird uns ohnedies bald wieder begegnen, denn es ist klar, daß auch die Vererbung selbst als Korrelation dargestellt werden kann, nämlich zwischen Eltern und Nachkommen. Galton ist sogar auf diese Weise zu seinem berühmten Gesetz gekommen, wie sich bald zeigen wird. Und damit können wir uns immer mehr dem Zentrum, dem wir zustreben nähern, der Anwendung der statistischen Betrachtungsweise auf die Erblichkeitslehre.

Ein Beispiel für die statistische Behandlung biologischer Probleme, die aufs engste mit der Genetik verknüpft sind, möge uns unserem Ziele einen weiteren Schritt noch näher bringen. Es diene gleichzeitig als Folie für eine Untersuchungsweise des gleichen Problems, die uns in einer der nächsten Vorlesungen mit einer der wichtigsten Erkenntnisse der modernen Erblichkeitslehre bekannt machen wird. Wir sprechen von der Untersuchung des eigentlichen Zentralproblems des Darwinismus, der Zuchtwahllehre, den Versuchen, die gemacht wurden, die artverändernde Wirkung der Selektion zahlenmäßig zu beweisen. Eine Untersuchungsserie, die hier eine gewisse Berühmtheit erlangt hat, die von Weldon an Krabben, wollen wir als Beispiel wählen. Zuerst Thompson, dann Weldon stellten an Krabben im Sund von Plymouth fest, daß in einer Reihe von Jahren die durchschnittliche Frontalbreite des Panzers, bezogen auf Tiere gleicher Länge, sichtlich abnahm. So war die prozentuale Breite im Jahr 1893 76,3, 1895 75,4 1898 74,4. Weldon glaubte, daß dies darauf beruhe, daß durch einen aktuellen Zuchtwahlprozeß die Tiere mit breiterem Panzer zugrunde gingen; die bessere Anpassung der Überlebenden sollte auf folgendem beruhen: Durch den Bau eines Wellenbrechers waren die physikalischen Verhältnisse der Bucht völlig verändert worden, vor allem wurden größere Tonmengen durch einen Fluß eingeführt und die Sandmenge durch die Vergrößerung der Stadt und der Docks vermehrt, so daß in der Tat sich

nachweisen ließ, daß manche Tierarten die Bucht verließen. (Daß tatsächlich solche Faktoren die Fauna sehr beeinflussen, zeigte sich ja auch an der Fauna der Neapler Bucht nach dem Aschenregen des letzten Vesuvausbruchs.) Da der gezähnte Rand des Carapax als Atemfilter dient, so ist es denkbar, daß die schmaleren Tiere wirklich vor einer Verschlammung der Kiemen besser geschützt waren. Da es nun nicht möglich war, die Exemplare zu untersuchen, von denen angenommen wurde, daß sie getötet seien, so imitierte Weldon künstlich die gleiche Situation, indem er die Krabben in Gefäßen hielt, in denen dauernd feiner Ton aufgewirbelt wurde. Nach einiger Zeit wurden dann die

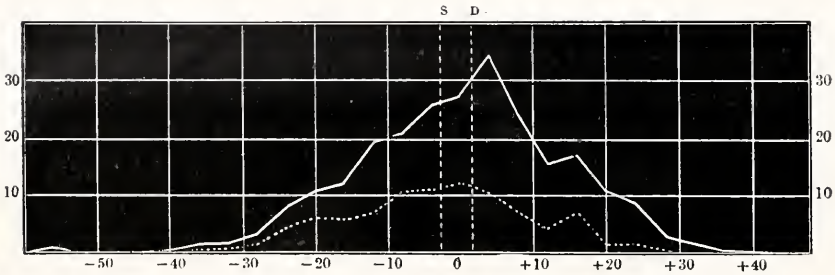


Fig. 37.
Kurve für Weldons Selektionsversuch an Krabben. Punktiert die Kurve der Überlebenden. Nach Weldon.

toten Individuen gemessen und mit den lebenden verglichen. Nebenstehende Figur 37 gibt die Kurve der Frontalbreite bei 248 Versuchstieren wieder, wobei die punktierte Kurve sich auf die 94 Überlebenden bezieht. Die Senkrechte bei 0 entspricht nun dem Mittelwert der Ausgangstiere, die Linie *D* dem der Gestorbenen, die Linie *S* dem der Überlebenden, woraus hervorgeht, daß es die breitesten waren, die zuerst starben. Damit sollte aber bewiesen sein, daß die Zuchtwahl allmählich eine schmälere Rasse bilde.

Man — besonders Cunningham und Przibram — hat gegen diese Versuche zahlreiche Einwände erhoben, die sich alle dahin zusammenfassen lassen, daß bei der Statistik ganz vergessen wurde, das Material biologisch zu analysieren. Um einen derartigen Schluß auf solche Weise begründen zu können, müßte aber erst die individuelle

Variabilität des Merkmals unter dem Einfluß der Temperatur, Nahrung, Sauerstoffgehalt, kurzum der Lebenslage analysiert sein, es muß die Lebensdauer und die Generationenzahl im Experiment feststehen, es muß die Schwankung oder Konstanz des Merkmals beim individuellen Wachstum feststehen (tatsächlich vermindert sich die Frontalbreite nach Przibram mit der Häutung), kurzum, die biologische Analyse kann leicht die statistischen Resultate zu nichte machen. Hier erkennen wir gut, wie weit man statistisch kommen kann und wo die Methode an ihre natürliche Grenze gelangt. Wären aber alle Fehlerquellen auch ausgeschaltet gewesen, so hätte alles doch an der Frage gelegen: Ist mit der Verschiebung des Mittelwerts eine erbliche Veränderung verbunden? Wir sehen uns also wieder an der Grenze der Erblichkeitsprobleme und vor die Frage gestellt, ob sie auf statistischem Wege gelöst werden können.

Wo hier die Berührungspunkte liegen und andererseits bis zu welchem Punkt die biologische Forschung mittels jener Methode gelangen kann, bis sie auf ihre unüberbrückbare Grenzlinie kommt, können wir nicht besser uns klar machen, als indem wir einen konkreten Fall betrachten, in dem die Analyse in besonders ausgezeichneter Weise bis zu jenem Punkt durchgeführt wurde. Wir betrachten die Heinckeschen Studien über die Naturgeschichte des Herings, die ursprünglich aus rein praktischen Gesichtspunkten heraus unternommen waren, um folgende Fragen zu lösen: Bilden die Heringe der europäischen Meere einen einzigen Stamm, dessen Glieder, die Heringsschwärme, weite regellose Wanderungen unternehmen, oder zerfällt die Spezies Hering in unterscheidbare Lokalrassen mit festbestimmtem Wohngebiet, in dem sie regelmäßige jährliche Wanderungen ausführen? Erstrecken sich die Wanderzüge über große oder kleine Strecken? Sind die zoologischen Unterschiede der Lokalformen erblich? Die Beantwortung aller dieser Fragen muß es dann ermöglichen, durch Identifizierung der einzelnen Schwärme auf ihren Wanderungen deren Weg festzulegen, was für die Fischereipraxis von größter Bedeutung ist. Für die uns hier beschäftigenden Probleme stehen natürlich die Rassenfragen im Vordergrund. Durch die allgemeinen biologischen Verhältnisse der Lebens- und Fortpflanzungsweise des Herings ist nun sein Auftreten in geschlossenen

Rassenverbänden gegeben. Der Hering lebt nämlich von Geburt an als geselliges Herdentier in Schwärmen, deren Richtung von der Menge der als Nahrung dienenden Planktontiere abhängt. Zum Zwecke des Laichens sammelt er sich in dichteren Schwärmen, die typische Laichplätze von besonderem Charakter aufsuchen, um dort ihre Eier an die Unterlage anzukleben. Diese Laichschwärme sind innerhalb eines bestimmten Wohngebietes völlig konstant, während im Gesamtwohngebiet der Art die größten Verschiedenheiten herrschen können. Also ein Hering der westlichen Ostsee hat Jahr für Jahr seine festbestimmten Laichplätze mit bestimmter Wasserbeschaffenheit und die Schwärme werden in bestimmten Monaten mit Sicherheit an bestimmten Stellen getroffen. An den Laichplätzen wird dann nur einmal im Jahr abgelaicht. Da sich aus der Brut eines solchen Laichplatzes immer wieder die neuen Schwärme bilden, so sind die Glieder eines Schwarmes wie der Schwärme eines engbegrenzten Gebietes alle blutsverwandt; wenn also Rassen existieren, sind sie in den Laichschwärmen verschiedener Gebiete zu suchen. Um nun die Existenz der Rassen feststellen zu können — denn mit den üblichen Unterscheidungsmerkmalen der Systematik kommt man nicht weiter — gibt es nur eine Methode, nämlich die variationsstatistische Untersuchung der variierenden Einzelmerkmale, welchen Weg Heincke in ausgedehntestem Maße (über 100 000 Messungen und Zählungen) beschritt. Wie zu erwarten, ergab sich, daß die einzelnen meß- und zählbaren Eigenschaften, im ganzen über 60, die berücksichtigt wurden, wie Wirbelzahl, Kielschuppenzahl, Zahl der pylorischen Darmanhänge, relative Schädelbreite, sich bei einer großen Zahl von Individuen des gleichen Schwarms nach dem Fehlergesetz verhielten, eine typische Binomialkurve gaben. Verglich man nun aber die Kurven bei verschiedenen Heringsformen, den erwarteten Rassen, so zeigte sich, daß jeder Rasse für jedes Merkmal ein typischer Mittelwert zukam. Es läßt sich also durch die sämtlichen Mittelwerte der verschiedenen Eigenschaften jede Rasse charakterisieren und zwar sind die Unterschiede um so größer, je weiter die Rassen geographisch, d. h. in der Verschiedenheit äußerer Bedingungen voneinander getrennt sind. Die folgende Tabelle illustriert dies Ergebnis:

Rasse	Mittel der Eigenschaften			
	Wirbelzahl	Nummer des Wirbels mit 1. geschlossenem Hämalbogen	Längenbreitenindex des Schädels	Kielschuppenzahl
Norwegischer Frühjahrshering	57,6	27,0	30,1	14,0
Frühjahrshering des großen Beltes	55,8	24,5	30,8	14,4
Frühjahrshering der Schley	55,5	24,3	30,8	13,7
Frühjahrshering von Rügen	56,0	25,0	30,4	13,9
Frühjahrsströmling von Stockholm	55,2	24,8	29,2	13,4
Hering des weißen Meeres	53,6	25,3	30,6	12,4
Frühjahrshering des Zuidersees	55,3	24,1	31,1	14,3
Herbsthering der Ostküste Schottlands	56,5	24,6	—	14,8
Herbsthering der südöstlichen Nordsee	56,4	24,9	—	15,0
Herbsthering der Jütlandbank	56,6	—	31,0	14,5
Herbsthering der westlichen Ostsee	55,7	25,5	31,0	14,5

Da nun diese verschiedenen Rassencharaktere in verschiedenen Jahren an den gleichen Stellen die gleichen sind, so ist anzunehmen, daß sie erblich sind.

Nun aber ist mit Hilfe dieser Erkenntnisse die Frage der Wanderungen zu lösen und da ist es klar, daß es möglich sein muß, deren Weg zu bestimmen, wenn man an den verschiedensten Stellen und zu den verschiedensten Zeiten Heringe als Stichproben fängt und deren Rassenzugehörigkeit bestimmt. Der Erfolg hängt also davon ab, daß es gelingt, für jedes einzelne Individuum die Rasse festzustellen. Das ist ohne weiteres in Anbetracht der Variabilität der Merkmale nicht möglich. Ein Hering z. B. bei dem man 56 Wirbel und 14 Kielschuppen findet, kann so ziemlich allen Rassen angehören. Auf Grund der Wahrscheinlichkeitsrechnung ließ sich nun doch eine Methode finden, die Schwierigkeiten zu umgehen. Wenn man möglichst viele Merkmale ins Auge faßt, so hat jedes einzelne seine Variabilitätsreihe nach den Gesetzen des Zufalls. Es kann also ein zufällig herausgegriffenes Individuum in bezug auf eine Eigenschaft dem Mittelwert entsprechen, aber auch ein mehr oder minder entfernter Minus- bzw. Plusabweicher sein. Es besteht

nun eine gewisse Unabhängigkeit in der Variabilität der einzelnen Eigenschaften, so daß dasselbe Tier in der einen ein Plus-, in der anderen ein Minusabweicher sein kann. Werden nun möglichst verschiedene Eigenschaften eines Individuums in bezug auf ihre Abweichung vom Mittelwert der Rasse betrachtet, so zeigt sich, daß diese Abweichungen sich auch nach den Gesetzen des Zufalls gruppieren (wenn man sie in einer bestimmten, durch die Wahrscheinlichkeitsrechnung festgelegten Einheit betrachtet), daß also die geringeren am häufigsten, die größten am seltensten auftreten. Oder mit anderen Worten: Bei der zufälligen Kombination einer sehr großen Anzahl von Eigenschaften im Individuum, sind die Abweichungen in den einzelnen Eigenschaften (in der gleichen Einheit, ihrem wahrscheinlichen Fehler ausgedrückt) im Prinzip genau die gleichen Zahlen wie die Abweichungen einer Eigenschaft bei zahlreichen Individuen, oder, auf die gleiche Einheit bezogen ist die Variationsreihe einer Eigenschaft für viele Individuen die gleiche wie die vieler Eigenschaften für ein Individuum.

Nun ist es eine charakteristische Eigenschaft einer jeden normalen Variationsreihe, daß die Summe der Quadrate der Abweichungen vom Mittel ein Minimum ist: berechnet man aus irgendeiner der im 2. Vortrag aufgeführten Reihen diese Summe, so ist sie immer kleiner als irgendeine Summe, die auf die Abweichungen von irgendeinem anderen als dem Mittelwert berechnet werden kann, sie ist ein Minimum. Nehmen wir z. B. die Zahlen 21, 22, 25 und 28, so ist das Mittel 24, die Abweichungen von ihm sind —3, —2, +1, +4, und deren Quadrate 9, 4, 1, 16, die Quadratsumme also 30. Berechnet man diese Summe nun auf irgendeine andere Zahl als den Mittelwert, z. B. 23, dann muß sie größer sein. Die Abweichungen sind dann —2, —1, +2, +5 und die Quadrate 4, 1, 4, 25, die Quadratsumme also 34, d. h. sie ist größer als jene. Das würde für jeden anderen Wert ebenso stimmen, d. h. also, die Quadratsumme der Abweichungen vom Mittelwert ist ein Minimum. Aus dieser Tatsache, im Zusammenhang mit dem Vorhergehenden, ergibt sich somit die Möglichkeit, die Zugehörigkeit eines jeden Individuums zu einer Rasse zu bestimmen: es gehört der Rasse an, auf deren Mittelwerte bezogen die Quadratsumme aller Abweichungen aller Eigenschaften ein Minimum ist. Es wird also z. B. ein Hering im Weißen Meer

gefunden, der nach seiner Wirbelzahl 58 ein norwegischer Frühjahrshering, ein Herbsthering der Jütlandbank oder ein Weißmeerhering sein kann. Berechnet man nun für eine Menge von Eigenschaften dieses Tieres die Quadratsumme der Abweichungen von den Mitteln jener drei Formen, so erhält man — so ist es in einem von Heincke berechneten Fall — bei der Berechnung auf Mittel der Rasse von

Weißem Meer	3,213
Norwegischem Frühjahrshering	3,696
Jütlandbank	6,317.

Es ergibt sich also ein Minimum für den Weißenmeerhering, dieser Rasse gehört also das Individuum an[1].

Wenn wir von den rein praktischen Ergebnissen absehen — und es sei bemerkt, daß Duncker die gesamten Resultate bei einer anderen Fischgruppe, den Syngnathiden bestätigen konnte — so ist es klar, daß durch derartige mustergültige Untersuchungen die zuverlässigsten Grundlagen für die Vererbungslehre geschaffen werden, die allergenauste Kenntnis der Elemente, mit denen sie arbeitet, der elementaren Einheiten der Organismenwelt. Wir sind imstande, bei einem Hering seine Familienzugehörigkeit auf das genauste zu bestimmen und ersehen daraus die Existenz typisch verschiedener Rassen, die als nichts anderes vorzustellen sind, als etwa die Rassen der Haustiere. Bei einer Bulldogge ist es nun selbstverständlich, daß ihre Nachkommen auch Bulldoggen sind, die Rasseneigentümlichkeiten sind also erblich. Sollen solche Rassen, wie beim Hering oder der Seenadel, aber wirklich Etappen in der Bildung neuer Arten sein, so müssen ihre Charaktere erblich sein. Andernfalls sind sie nichts anderes als jene oben besprochenen Lebenslagevariationen, etwa wie beim Koloradokäfer, die sofort mit dem Wechsel der Lebenslage in andere übergeführt werden konnten. Solche Rassen hätten aber mangels Erblichkeit keine Bedeutung für die Artbildung, sie wären nur der wechselnde Ausdruck wechselnder äußerer Bedingungen. Kann nun mit jenen statistischen Untersuchungsmethoden diese elementare Frage, erbliche, für die Artbildung wesentliche Rasse oder

[1] Die hier gegebenen Zahlen stellen nicht direkt die Quadratsumme der Abweichungen, sondern diese dividiert durch die Eigenschaftenzahl dar. Es ist dies aus gewissen Gründen praktischer, ergibt aber natürlich prinzipiell das gleiche.

nichterbliche Lebenslagevariation, gelöst werden? Wenn, wie wir gleich sehen wollen, diese Frage verneint werden muß, so sind wir damit an

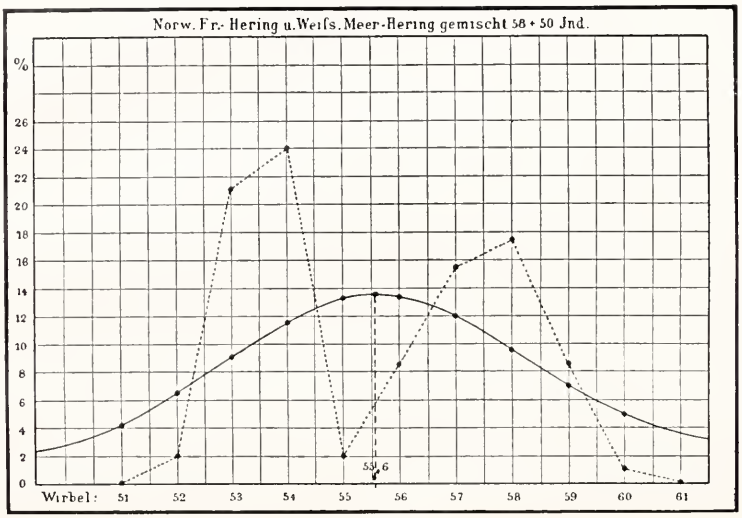


Fig. 38.
Die zweigipflige Kurve für die Wirbelzahl eines Gemisches von 58 norwegischen und 50 Weißmeerheringen (punktiert), verglichen mit einer idealen eingipfligen Kurve. Nach Heincke.

der Grenze der mit der statistischen Methode für die Genetik zu erlangenden Ergebnisse angelangt. Sie kann zu so glänzenden und prinzipiell bedeutungsvollen Ergebnissen führen, wie die bisher vorgetragenen: am Punkte der Erblichkeitsfrage muß, — und wir sind jetzt von den verschiedensten Seiten her zu dem gleichen Schluß gekommen — eine neue Methode einsetzen, das Vererbungsexperiment.

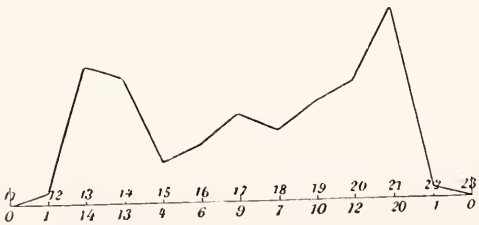


Fig. 39.
Kurve der Strahlenblütenzahl einer Population von Chrysanthemum segetum mit beigesetzten Frequenzzahlen. Nach de Vries.

Da, wo rein statistische Untersuchungen vorliegen, wird der Schluß auf die Anwesenheit verschiedener Rassen in einem Individuengemenge auf das Auftreten zwei- oder mehrgipfeliger Variations-

kurven gestützt. Der Schluß kann auch richtig sein, er muß es aber nicht sein. In dem Werk über den Hering findet sich eine derartige Kurve, so wie sie aussehen würde, wenn man sie für die Variabilität der Wirbelzahl bei einem Gemisch von norwegischen und Weißenmeerheringen konstruierte (Fig. 38). Aus der Zweigipfeligkeit würde man auf die Anwesenheit verschiedener Rassen schließen. Wenn in dem vorliegenden Fall auch noch zahlreiche andere Eigenschaften berücksichtigt wurden, so liegt doch im Prinzip das gleiche vor, wie wenn nur diese Kurve betrachtet würde: Die

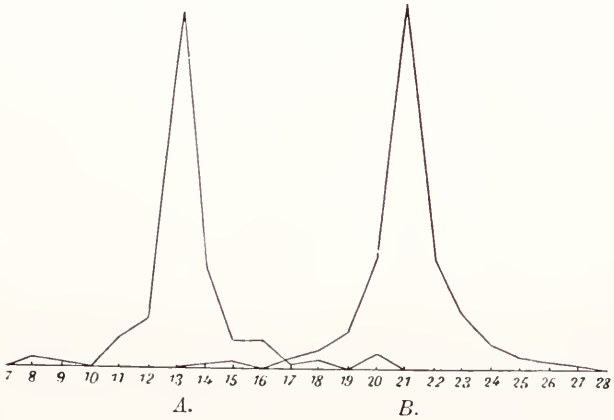


Fig. 40.
Die Auflösung der Kurve von Fig. 39 in zwei eingipflige Kurven entsprechend den Rassen *A* und *B*. Nach de Vries.

Rassen werden aus der Differenz der Mittelwerte, die sich bei genügender Größe als Zweigipfeligkeit ausdrückt, erkannt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß eine solche Diagnose das richtige treffen kann; den Beweis dafür aber bringt, wie de Vries und vor allem Johannsen scharf hervorheben, nur das Vererbungsexperiment. Ein Beispiel, in dem die Voraussetzung in der Tat bestätigt wurde, ist der bekannte Fall des Chrysanthemum segetum nach de Vries. Dieser Forscher erzog die gelbe Kornblume aus einem Samengemisch, das aus botanischen Gärten stammte und erhielt, wenn er die Zahl der Strahlenblüten betrachtete, die nebenstehend wiedergegebene zweigipfelige Kurve (Fig. 39) mit je einem Gipfel bei 13 und 21 Blüten. Um nun zu beweisen, daß

es sich hier um ein Gemenge von 2 erblichen Rassen handelt, wurden einmal sämtliche nicht 13strahlige Köpfchen vor ihrer Befruchtungsfähigkeit entfernt, das andere Mal sämtliche nicht 21strahlige und dann die Samen dieser Kurvengipfelindividuen geerntet und getrennt ausgesät. Jede Saat ergab dann eine eingipfelige Kurve mit dem Gipfel bei 13 bzw. 21 (Fig. 40) und diese Kurve blieb auch in weiteren Generationen konstant, d. h. die Existenz zweier verschiedener Rassen im Gemenge, die die Zweigipfligkeit bewirkt hatten, war erwiesen.

Um auch noch ein zoologisches Beispiel anzuführen, so ergab sich ein entsprechendes Resultat aus den Untersuchungen von Jennings für Paramaecium. Nimmt man eine beliebige Kultur dieser Infusorien und mißt die Variabilität für Länge oder Breite, so kann man eine zweigipflige Kurve erhalten, wie sie nebenstehend für die Breite abgebildet ist (Fig. 41). Sie zeigt einen Gipfel bei 32 μ (genauer Mittelwert 33,4) und einen anderen bei 48 μ (genauer $M = 48{,}9$). Züchtet man nun die Glieder der beiden Kurvenbezirke getrennt, so erhält man eine Kultur mit kleinen Tieren und eine mit großen, die im Rahmen einer normalen fluktuierenden Variabilität konstant bleiben. In diesem Fall handelt es sich also auch um ein Gemisch von zwei erblichen Rassen, bei denen man übrigens die kleinere, die aurelia-Form, auch an dem Besitz von zwei Nebenkernen, die große, die caudatum-Form durch einen Nebenkern unterscheiden kann. Diese beiden doppelgipfligen Kurven sind nun auch geeignet, uns eine bisher noch nicht besprochene Erscheinung zu illustrieren, nämlich die transgressive Variabilität. Zwei einander nahestehende Formen, Rassen, können sich in ihren Variationskurven überschneiden. Wenn man Exemplare der Paramaecien auswählte, die dem Tal zwischen den beiden Kurvengipfeln angehören, so könnten sie ebensogut dem einen wie dem anderen Typus, aurelia wie caudatum zuzuzählen sein. Denn das Variationsgebiet der beiden Typen überschneidet sich, ist transgressiv. Die Entscheidung, was vorliegt, kann nur erbracht werden, wenn das betreffende Stück isoliert fortgepflanzt wird. Also auch diese Erscheinung der Transgression deutet darauf hin, daß die wirkliche Analyse einer solchen Kurve nur durch das Vererbungsexperiment erbracht werden kann.

Immerhin hatte sich in diesen beiden Fällen der Schluß auf Rassenverschiedenheit, der durch bloße Betrachtung der zweigipfligen Kurve gezogen worden war, als richtig erwiesen. Wie sehr ein solcher Schluß aber irreführen könnte, wird sofort klar werden, wenn wir einige andere Beispiele solcher Kurven ins Auge fassen.

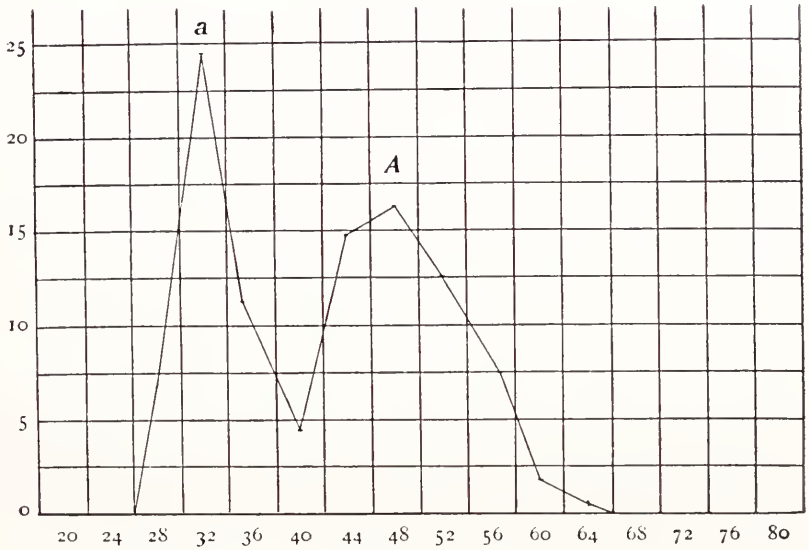


Fig. 41.
Zweigipflige Variationskurve für die Körperbreite einer Paramaecienpopulation, die Gipfel a und A den Formen aurelia und caudatum entsprechend. Nach Jennings.

Umstehende Fig. 42 gibt uns eine Variationskurve, die erhalten wurde durch Messung einer Kollektion weiblicher Nonnen, Lymantria monacha, in bezug auf die Länge ihrer Vorderflügel. Das Bild zeigt eine typisch zweigipflige Kurve. Es wäre aber ganz irrtümlich, daraus auf ein Gemenge von zwei Rassen oder in Bildung begriffenen Elementararten zu schließen. Ordnet man nämlich das untersuchte Material nach seiner Zugehörigkeit zu den beiden Gipfelbezirken und betrachtet dann seine Herkunft, so zeigt sich in diesem konkreten Fall, daß die Individuen um den kleinen Kurvengipfel vom Mittelwert 23 mm alle aus Puppen gezogen waren, die im Freien gesammelt worden waren und zwar in einer Gegend, in der der Nonnenfraß im Abklingen war.

Letzteres bedeutet aber, daß die Bedingungen für die Entwicklung der Schmetterlinge keine günstigen sind. Die großflügligen Individuen des zweiten Kurvengipfels mit 28 mm Gipfelgröße aber stammten sämtliche aus Puppen, die von den Eiern eines in guter Kultur gezüchteten Weibchens ebenfalls unter den günstigen Bedingungen einer gutgepflegten Zucht sich entwickelt hatten. Die typische Größendifferenz und die zweigipflige Kurve hat also ihre Ursache darin, daß ein Gemenge von

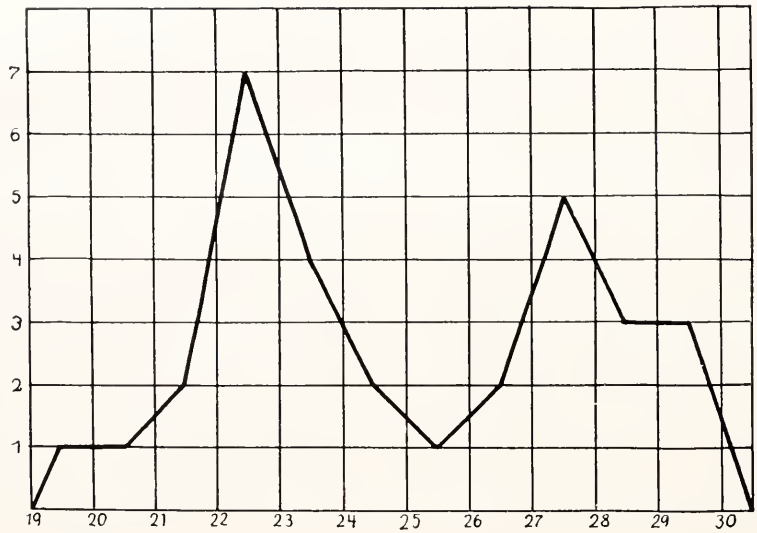


Fig. 42.
Zweigipflige Variationskurve für die Flügellänge einer Population von Lymantria monacha ♀.

Individuen aus verschiedenen Lebenslagen untersucht wurde, sie ist ein Ausdruck der Lebenslagevariation, was nur durch die biologische Kenntnis des Materials und nie durch mathematische Analyse der Kurve erkannt werden kann.

In genau der gleichen Weise hat sich ein anderer Fall aufgeklärt, der in der Geschichte der Variationsstatistik eine gewisse Rolle spielte, Weldons Entdeckung von zwei vermeintlichen, variationsstatistisch zu unterscheidenden Rassen des Taschenkrebses Carcinus maenas. Er fand nämlich für die Stirnbreite dieser Krabben in Neapel, aus-

gedrückt in Tausendsteln der Panzerlänge, eine ganz unsymmetrische Kurve, die sich nach Pearsons Berechnung als aus zwei eingipfligen Kurven zusammengesetzt erwies. Der eine Mittelwert, um den sich die Individuen gruppierten, lag bei 630 (Tausendsteln), der andere bei 654. Die biologische Betrachtung dieses Materials zeigte aber Giard, daß es sich durchaus nicht um den Dimorphismus zweier Rassen handelte. Er fand vielmehr, daß die dem niederen Kurvengipfel angehörigen schmalstirnigen Individuen sämtlich mit dem parasitischen Cirriped Sacculina oder der entoparasitischen Assel Portunion behaftet waren. Die Doppelkurve war also der Ausdruck einer verschiedenen Lebenslage, indem die mit dem Parasiten behafteten Individuen sich in schlechterer Verfassung befanden. Giard bemerkt dazu ganz richtig, daß die statistische Betrachtung nicht das Recht hat, das biologisch-analytische Studium der registrierten Tatsachen zu vernachlässigen. Gerade bei Fällen der Behaftung mit Parasiten, speziell der Kastration durch Parasiten, hat man einen Dimorphismus feststellen können, der sogar mit dem Geschlechtsdimorphismus zusammenhängt, eine Frage, die in neuerer Zeit genaue Untersuchungen erfahren hat. Zu welchen Willkürlichkeiten auf solcher Basis ausgeführte Analysen führen, geht vielleicht am besten aus den Versuchen von Davenport, Blankinship, Vernon hervor, die systematische Einheit durch die Form der Variationskurve festzulegen. Liegt eine Kurve wie die eben genannte Weldonsche vor, die scheinbar eingipflig ist, aber in zwei aufgelöst werden kann, so haben wir den Beginn einer Artbildung vor uns. Sind zwei Gipfel vorhanden, das Tal zwischen ihnen aber unter 50% groß (oder nach Vernon 85%, der sogenannte Isolationsindex), dann liegen zwei distinkte Variationen vor, über 50 bzw. 85% sind es aber Spezies. Bei vielen Gipfeln schließlich ist die Art im Zerfall in viele Elementararten begriffen. Die Kritik solcher Ausführungen ist durch das vorhergehende und folgende von selbst gegeben.

Die Bemerkung über die Beziehung der parasitären Kastration zum Geschlechtsdimorphismus führt dazu, darauf hinzuweisen, daß eine doppelgipflige Variationskurve auch durch Vernachlässigung eines geschlechtlichen Dimorphismus erhalten werden kann. In umstehender Figur 43 ist die Variationskurve wiedergegeben, die aus der

Messung der Vorderflügellänge bei Nonnen erhalten wird, die sämtlich die Nachkommen eines Elternpaares sind. Die Kurve hat einen Gipfel bei 21 und einen anderen bei 28 mm. Die Betrachtung des Materials zeigt sofort, daß dem ersteren die kleineren Männchen, dem zweiten die größeren Weibchen entsprechen. Im allgemeinen wird allerdings ein falscher Schluß aus einer solchen Kurve nicht vorkommen, da ein Geschlechtsdimorphismus von vornherein in bestimmter Weise in Rechnung gesetzt wird, wie wir im nächsten Vortrag hören werden.

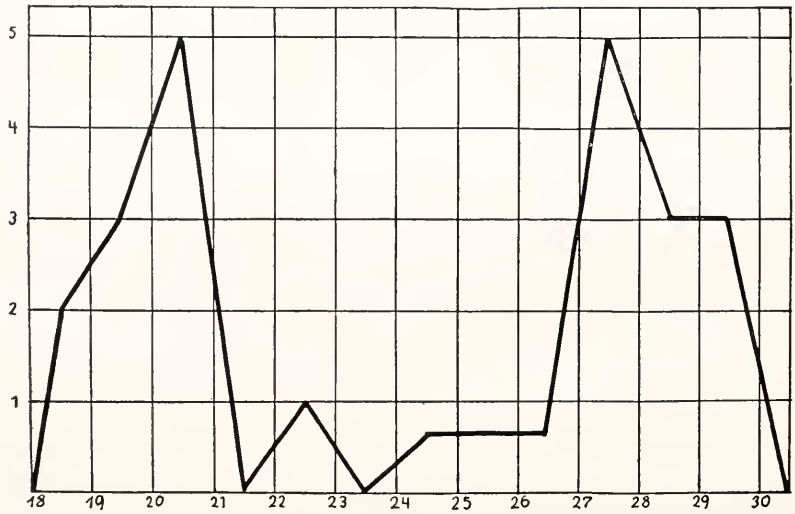


Fig. 43.
Zweigipflige Variationskurve für die Flügellänge einer Familie von Lymantria monacha ♂ und ♀.

Eine andere Möglichkeit, die aber, besonders in noch nicht studierten Fällen, zu Irrtümern Anlaß geben könnte und auch gegeben hat, ist das Vorhandensein eines festen Dimorphismus. Ein und dieselbe Tierart oder Pflanze erscheint in zwei typisch verschiedenen Formen. Läßt sich diese Verschiedenheit in Zahlen ausdrücken, so muß natürlich bei statistischer Behandlung häufig eine zweigipflige Kurve entstehen und daraus könnte dann auf verschiedene Rassen geschlossen werden. Die Systematik, die ja bewußt oder unbewußt auch statistisch arbeitet, hat in der Tat diesen Fehler oft begangen. Ein bekanntes Beispiel bieten ge-

wisse tropische Papilioniden, bei welchen prächtigen Schmetterlingen in einer und derselben Art mehrere verschiedene Sorten von Weibchen vorkommen, wie übrigens auch bei einigen wenigen einheimischen Formen.

Fig. 44.
Dipsaeus silvestris, normal und zwangsgedreht. Nach Baur.

Die Systematik hat denn auch diese Formen sogar als verschiedene Spezies beschrieben, wie im Fall des Papilio memnon die Formen Achates, Agenor, und Laomedon. Erst das Zuchtexperiment zeigte, daß aus den Eiern einer Form auch alle anderen in bestimmter Weise entstehen können und daß die Tatsachen nur auf Grund der Mendelschen Ver-

erbungsgesetze verständlich sind, wie wir später sehen werden. Auch für das Pflanzenreich gibt es ganz entsprechende Verhältnisse und zwar besonders in bezug auf gewisse anormale Zustände wie Fasciation (Bandform der Stengel) und Torsion oder Zwangsdrehung bei den sogenannten ständig umschlagenden Sippen (Fig. 44). De Vries konnte durch ausgedehnte Versuche zeigen, daß das Auftreten dieser Abnormitäten erblich ist. Es besteht also bei den betreffenden Pflanzen, z. B. Dipsacus silvestris, ein fester Dimorphismus, derart, daß ein Teil der Individuen normal, ein anderer Teil tordiert ist. Da das Auftreten der beiden Typen aber durchaus von der Lebenslage abhängt, so besteht mit anderen Worten die Reaktionsnorm darin, in bestimmten Bedingungen ohne Übergang den tordierten Zustand durch einen unvermittelten Umschlag hervorzubringen. Hier würde man zwar eine zweigipflige Kurve nicht erhalten, weil die Reaktion streng alternativ ist. Gäbe es aber zwischen beiden Zuständen Übergangsvarianten, wie dies bei quantitativen Merkmalen möglich ist, so erschiene eine doppelgipflige Kurve als Ausdruck einer erblichen dimorphen Reaktionsnorm in einer ganz einheitlichen Rasse.

Schließlich wäre noch ein Fall zu erwähnen, der bei nicht genügender biologischer Kontrolle des Materials zu irrtümlich interpretierten doppelgipfligen Kurven führen könnte, nämlich der, daß das untersuchte Material verschiedene Altersklassen enthielte. Im allgemeinen wird ein solcher Fehler natürlich nicht begangen werden, aber gerade bei Formen, bei denen die Altersbestimmung erschwert ist, könnten leicht solche Irrtümer entstehen, wenn es sich um Eigenschaften handelt, die zwar in verschiedenem Alter typisch verschiedene Mittelwerte haben, die aber nicht weit genug auseinander liegen, um bei Inspektion aufzufallen. Nebenstehende Kurve Fig. 45 diene als Beispiel eines konstruierten Falles. Sie wurde so erhalten, daß die Nasen-Steißlänge bei 200 jungen Fröschen gemessen wurde. Dies Material bestand aber aus je 100 Individuen, die in den Monaten Juni bis August gefangen waren, somit seit der Metamorphose 12—14 Monate alt waren, und je 100, die, im März bis Mai gesammelt, 22—24 Monate zählten. Die Kurvengipfel liegen in dem Fall nur um 4 mm auseinander. Wenn auch beim Frosch niemand auf die Idee käme, hieraus zwei Rassen zu konstruieren, so

weiß jeder Systematiker, daß das bei weniger bekannten Organismen schon oft genug vorkam.

Die erwähnten Beispiele genügen wohl, um zu zeigen, wie in Erblichkeitsfragen die Betrachtung der Variationskurven allein nicht genügen kann. Und nun erinnere man sich an die obigen Mitteilungen über die Klebsschen Studien an Sedum, wo unter verschiedenen

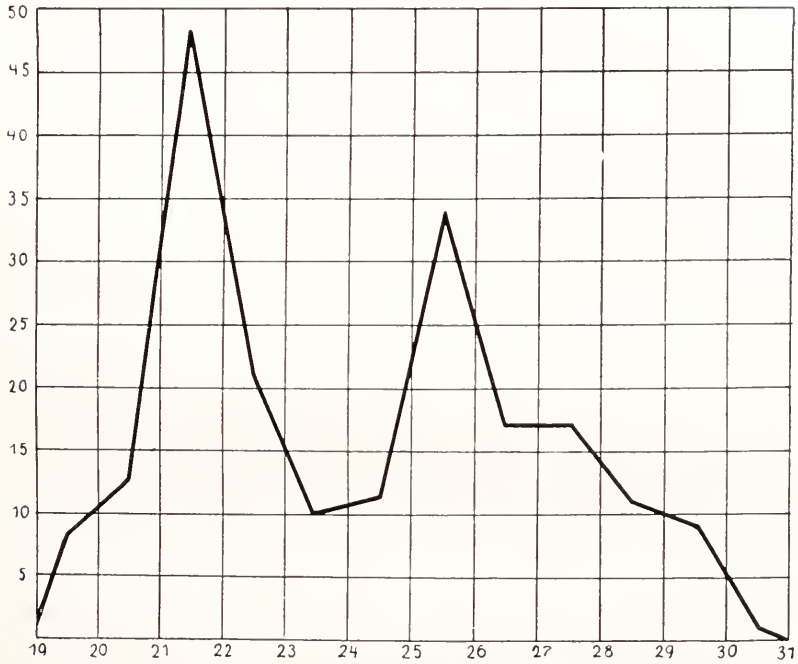


Fig. 45.
Zweigipflige Variationskurve für die Nasensteißlänge von 200 jungen Fröschen.

äußeren Bedingungen bei einem und demselben Objekt die allerverschiedensten Variationskurven, von halben bis zweigipfligen entsprechend der für die Art typischen Reaktionsnorm, vorkommen, ohne daß ein Rassengemenge vorliegt. Mit all dem vorausgegangenen und leicht zu vermehrenden Material zusammen besagt das, daß die Überlegungen, von denen wir bei Betrachtung der zweigipfligen Kurven ausgingen, richtig waren: die Variationsstatistik muß trotz all der wichtigen Resultate, die sie zeitigt, und trotz all der großen Bedeutung, die ihr für die

Analyse des Materials zukommt, an einem Punkt versagen, bei der Erblichkeitsfrage: hier können nur die eigentlichen Methoden der Wissenschaft vom Leben weiterführen, die biologische Beobachtung und das biologische Experiment.

Fünfte Vorlesung.

Galtons Gesetz vom Rückschlag und Ahnenerbe.

Wenn wir im vorhergehenden einerseits die große Bedeutung der statistischen Methoden für eine exakte Analyse des den Vererbungserscheinungen zugrunde liegenden Materials kennen gelernt haben, andererseits aber uns jenen hervorragenden Biologen anschließen mußten, die dieser Methode die Fähigkeit absprechen, ein rein biologisches Problem, wie es das Vererbungsproblem selbst ist, zu lösen, so dürfen wir es doch nicht unterlassen, den Versuch kennen zu lernen, der gemacht wurde, um auf rein statistischem Wege zur Erkenntnis von Vererbungsgesetzen zu gelangen. Denn dieser Versuch Francis Galtons ist nicht nur durch die Genialität seiner Konzeption bedeutungsvoll, sondern ist auch der Ausgangspunkt für eine ganze wissenschaftliche Disziplin, die Biometrik, geworden, die, auch wenn sie sich wohl in ihrem Ausgangspunkt als irrig erweist, stets ihre wichtige Stellung in der Geschichte der modernen Biologie einnehmen wird. Galton ging von der Überzeugung aus, daß das Studium der Erblichkeit sich auf die Analyse einer Vielheit von Individuen gleichen Schlages, auf eine Population gründen müsse. Um eine solche als eine Einheit zu behandeln, gibt aber die Variationsstatistik das nötige Instrument an die Hand. Denn sie läßt einerseits die Gesamtheit der Individuen gemeinsam betrachten, während sie gleichzeitig die Stellung eines jeden einzelnen Individuums in bezug auf seine Eigenschaften innerhalb der Gesamtheit berücksichtigt. Dieses Vorgehen erweist sich deshalb als nötig, weil die Kinder eines Elternpaares, obwohl sie doch das gleiche an Erbmitgift erhalten haben, meist so sehr voneinander verschieden sind, daß nur die Betrachtung einer großen Anzahl von Nachkommen gleichartiger Eltern einen Einblick in eine

etwaige Gesetzmäßigkeit im Verhalten von Eltern zu Kindern gewähren kann. Es handelt sich also darum, auf statistischem Wege eine Eltern- und eine Nachkommengeneration in ihren Eigenschaften zu vergleichen um dadurch zu erkennen, in welcher Weise die Qualitäten vererbt werden. Um das Problem in Angriff nehmen zu können, mußte nun zunächst eine Vorfrage gelöst werden. Jedes Tochterindividuum entsteht bei zweigeschlechtiger Fortpflanzung mit geschlechtlich getrennten Individuen bzw. nicht selbstbefruchtenden Zwittern aus der Vereinigung der Eigenschaften zweier Eltern. Sollen also Qualitäten des Tochterindividuums mit solchen der Eltern verglichen werden, so müssen sie auf die beiden Eltern bezogen werden. Es wäre aber verfehlt, dann als Vergleichsobjekt den Durchschnittswert der Eigenschaften der beiden Eltern zu benutzen. Denn die beiden Geschlechter sind ja typisch voneinander verschieden, indem etwa der Mann stärker, größer, weniger erregbar ist, Verschiedenheiten, die auch bei den Nachkommen je nach dem Geschlecht wieder auftreten. Um daher stets vergleichbare Werte zu bekommen, muß man sie alle auf ein Geschlecht beziehen, also z. B. vorher sämtliche weiblichen Werte in männliche umrechnen. Wenn sich etwa für die Größe des Menschen auf statistischem Wege feststellen läßt, daß im Durchschnitt (in England) die Männer 1,08 mal so groß sind als die Frauen, so muß also, um einwandfreie Zahlen zu erhalten, jeder weibliche Größenwert für die beabsichtigte Untersuchung durch Multiplikation mit 1,08 in einen männlichen verwandelt werden. Um die Erblichkeit der Größe von Eltern auf Kinder zu bestimmen, muß daher das Maß der Kinder bezogen werden auf das Elternmittel d. h. auf Größe des Vaters + 1,08 mal die Größe der Mutter, die Summe dividiert durch 2.

Um nun mittels dieser Methode zu Resultaten zu gelangen, mußte ein Material gewählt werden, das leicht eine genügende Zahl von Einzeldaten ergibt, das in normaler Lebenslage aufgewachsen war, dessen Charaktere möglichst unabhängig von der natürlichen Zuchtwahl und gut meßbar sind, sowie konstant bei dem einzelnen Individuum. Diese Bedingungen schienen Galton bei zwei Untersuchungsreihen erfüllt, die er ausführte; sie beziehen sich auf die Samengröße der spanischen Wicke (sweet pea), Lathyrus odoratus, wie auf verschiedene Eigen-

schaften des Menschen. Betrachten wir zunächst letzteren Fall und zwar nur eine der von Galton gemessenen Eigenschaften, die Körpergröße. Sein Material erhielt der englische Forscher durch Aussetzung eines Preises für die besten Familienakte, in denen die gewünschten Daten für möglichst viel Generationen und Individuen enthalten sein mußten. So konnte er 150 Familienakte sammeln, deren jeder natürlich über eine große Zahl von Personen Auskunft gab. Für die zu besprechende Reihe der Körpergröße wurden 205 Elternpaare mit 930 zugehörigen erwachsenen Kindern beider Geschlechter benutzt.

Die Körpergröße schien Galton aus den verschiedensten Gründen ein besonders geeignetes Material. Sie ist in mittlerem Lebensalter konstant, sie übt keinen bemerkenswerten Einfluß auf die Sterblichkeit, sie ist durch die Kombination von mehr als 100 selbständig variabeln Teilen, Knochen, Bändern, Muskeln usw. bedingt. Da diese für das Gesamtresultat etwa dieselbe Bedeutung haben, wie eine entsprechende Zahl von Nägeln in dem früher geschilderten Zufallsapparat, so ist ihre große Zahl die Hauptursache für die große Regelmäßigkeit der Variationskurve der Körpergröße. Sodann spielt die Auswahl nach der Körpergröße bei der Heirat keine merkliche Rolle, wie sich aus den Zahlen berechnen ließ, und allein schon daraus hervorgeht, daß auf 27 Paare gleicher Größe 32 ungleicher kamen. Nun ist für die weitere Betrachtung noch eine Vorfrage zu lösen: sie kann nur einwandfrei sein, wenn für die Größe der Nachkommenschaft das Elternmittel maßgebend ist und nicht etwa die absolute Größe der Eltern. Ist das richtig, so müssen die Durchschnittszahlen für die Größe aller Kinder von Eltern gleichen Mittels dieselben sein, ob jetzt die Eltern ungleich oder gleich groß seien. Die Berechnung ergab, daß dies in der Tat gleichgültig ist bei Zugrundelegung der Zahlen von 525 Kindern, so daß also alle Nachkommenzahlen auf das Elternmittel bezogen werden können.

Die Zahlen nun, die aus 928 Nachkommen von 205 Elternmitteln erhalten wurden, sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben, in der die Elternmittel nach Gruppen zwischen 64,5 und 72,5 Zoll mit 1 Zoll Klassenspielraum eingeteilt sind, und auf jedes Elternmittel die Zahl der Kinder, eingeteilt nach ihrer Größe, in horizontalen Reihen bezogen ist:

Eltern-mittel in Zoll	Größe der Kinder unter 62,2	62,2	63,2	64,2	65,2	66,2	67,2	68,2	69,2	70,2	71,2	72,2	73,2	über 73,2	Summe	M
über 72,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	4	—
72,5	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	2	7	2	4	19	72,2
71,5	—	—	—	—	1	3	4	3	5	10	4	9	2	2	43	69,9
70,5	1	—	1	—	1	1	3	12	18	14	7	4	3	3	68	69,5
69,5	—	—	1	16	4	17	27	20	33	25	20	11	4	5	183	68,9
68,5	1	—	7	11	16	25	31	34	49	21	18	4	3	—	219	68,2
67,5	—	3	5	14	15	36	38	28	38	19	11	4	—	—	211	67,6
66,5	—	3	3	5	2	17	17	14	13	4	—	—	—	—	78	67,2
65,5	1	—	9	5	7	11	11	7	7	5	2	1	—	—	66	66,7
64,5	1	1	4	4	1	5	5	—	2	—	—	—	—	—	23	65,8
unter 64,5	1	—	2	4	1	2	2	1	1	—	—	—	—	—	14	—
Summe	5	7	32	59	48	117	138	120	167	99	64	41	17	14	928	—
M	—	—	66,3	67,8	67,9	67,7	67,9	68,3	69,5	69,0	69,0	70,0	—	—	—	—

Ziehen wir aber aus dieser Tabelle das Gesamtresultat über die Größenbeziehung der Elternmittel zu den zugeordneten Kindermitteln (letzte Spalte), so ergibt sich die Reihe:

Elternmittel:	64,5	65,5	66,5	67,5	68,5	69,5	70,5	71,5	72,5
Nachkommengröße:	65,8	66,7	67,2	67,6	68,2	68,9	69,5	69,9	72,2

Eine nähere Betrachtung dieser Zahlen zeigt nun schon auf den ersten Blick, daß die Mittel der Nachkommenschaft mehr nach dem Mittelwert der ganzen Population, der bei 68,5 liegt, verschoben erscheinen oder mit anderen Worten, daß Nachkommen von Eltern, die starke Minus- oder Plusabweicher sind, wieder mehr zum Mittel der Population zurückkehren. Wenn dieser Rückschlag ein typischer ist, so muß aus der Feststellung seines Maßes hervorgehen, wieviel die Kinder von der Abweichung der Eltern vom Mittelwert, also einer ihrer charakteristischen Eigenschaften, nicht geerbt haben, damit aber auch, wieviel sie geerbt haben. Es wäre also die Erblichkeit einer Eigenschaft zahlenmäßig festgestellt. Die Berechnung führt Galton in folgender Weise graphisch aus: In umstehender Figur 46 sind genau wie in obiger Tabelle in der vertikalen Kolumne die Elternmittel abgetragen, und durch die punktierten horizontalen Linien wiedergegeben. Horizontal finden sich dann die Mittel der Kinder, und zwar ist auf jeder Elternmittellinie die Lage des zugeordneten Kindermittels durch einen

dicken Punkt angegeben. Der oberste Punkt besagt also, daß zu dem Elternmittel 72,5 das Kindermittel 72,2 gehört. Man sieht also, daß das Verhältnis von Eltern zu Kindern als Korrelation behandelt wird und wir lernen hier somit zugleich einen graphischen Ausdruck für die Korrelation kennen. Die Linie *CD* verbindet nun diese Punkte, so gut es möglich ist. Zieht man nun die Diagonale *AB*, so ist das die Linie, die alle Punkte verbindet, in denen sich die Lote schneiden, die auf gleichen horizontalen und vertikalen Zahlen z. B. 68 errichtet werden. Würden also die Kinder genau dieselben Mittel zeigen, wie die zugehörigen Elternmittel, dann wäre ihr Verhalten graphisch durch die Linie *AB* ausgedrückt. Ihr abweichendes Verhalten wird also durch den Verlauf der Linie *CD* wiedergegeben. Diese Linie schneidet aber die andere ungefähr bei 68 Zoll, also etwa in der Gegend des Mittels der Population (68,5) was somit besagt, daß nur die Nachkommen mittelmäßiger Eltern diesen gleichen. Das Verhältnis der Abweichungen der Eltern vom Mittel zu denen der Kinder ist nun in dieser Darstellung gegeben durch das Verhältnis *EA* zu *EC*. Dies Verhältnis ist aber genau das gleiche für jede mögliche Elterngröße, da ja nach einem Satz der elementaren Geometrie alle Parallelen zu *ECA* in gleicher Proportion durch *FE*, *CD* und *AB* zerschnitten werden. Diese Proportion *EC* : *EA* ist nun 2 : 3. Das heißt aber, jeder Sohn ist im Durchschnitt nur $^2/_3$ so abweichend vom Mittelwert als seine Eltern, oder mit anderen Worten, er erbt von seinen Eltern $^2/_3$ vom Wert der betreffenden Eigenschaft, der Körpergröße, um $^1/_3$ aber findet ein Rückschlag zum Mittel der Population statt. Die gleiche Zahl findet man natürlich durch direkte Berechnung, wenn man das Verhältnis jeder Nachkommenabweichung vom Mittelwert zu der Elternabweichung feststellt und von sämtlichen das Mittel nimmt, die Erblichkeitsziffer $^2/_3$.

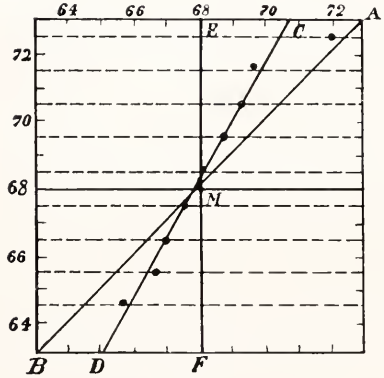


Fig. 46.
Die graphische Berechnung des Rückschlags nach Galton.

Der zweite Versuch, bei einem anderen Objekt eine ähnliche Gesetzmäßigkeit festzustellen, bezog sich auf die Samengröße von Lathyrus. Es wurden 7 Gruppen von je 10 Samen genau des gleichen Gewichts hergestellt, die Gruppen von verschiedener Schwere. (Samengröße und Gewicht fanden sich völlig proportional.) Die 7 Sätze wurden dicht nebeneinander auf einzelnen Beeten unter gleichgünstigen Bedingungen ausgesät und der Versuch gleichzeitig an mehreren Lokalitäten in gleicher Weise ausgeführt. Die Samen all dieser Mutterpflanzen wurden wieder gemessen und konnten dann auf die betreffenden Eltern bezogen werden. Die folgende Tabelle gibt das Resultat, die Maße in Hundertstel Zoll, die Individuenzahlen in Prozenten:

Durchmesser der Muttersamen	Durchmesser der Tochtersamen: unter 15	15	16	17	18	19	20	über 21	M der Tochtersamen
21	22	8	10	18	21	13	6	2	17,5
20	23	10	12	17	20	13	3	2	17,3
19	35	16	12	13	11	10	2	1	16,0
18	34	12	13	17	16	6	2	—	16,3
17	37	16	13	16	13	4	1	—	15,6
16	34	15	18	16	13	3	1	—	16,0
15	46	14	9	11	14	4	2	—	15,3

Daraus erhalten wir wieder das Endresultat:

Größe der Muttersamen:	15	16	17	18	19	20	20
Mittlere Größe der Nachkommen:	15,3	16,0	15,6	16,3	16,0	17,3	17,5.

Daraus läßt sich die Erblichkeitsziffer wieder berechnen, die in diesem Falle kleiner ist, nur $^1/_3$ beträgt, während $^2/_3$ Rückschlag stattfindet. Galton, Pearson, Johannsen haben diesen Rückschlag für verschiedene andere Fälle berechnet und kommen zu ähnlichen Zahlen, wenn sich auch Galtons Erwartung, daß die Erbziffer für viele Fälle eine Konstante sein möchte, nicht erfüllte. Zunächst muß nun gefragt werden, wodurch die Erscheinung des Rückschlags bedingt wird, und darauf gibt Galton eine sehr einfache Antwort. Es ist ja Tatsache, daß die Mehrzahl der Eltern dem Mittelmaß angehören, die extremen Abweicher aber selten sind, und daher hat ein besonders abweichendes Kind am wahrscheinlichsten weniger abweichende Eltern gehabt. Nun ist ein Individuum nicht nur das Produkt seiner Eltern,

sondern auch seiner sämtlichen Ahnen, und schon in der 10. Generation hat es ja 1024 Ureltern. Es ist nun kein Grund vorhanden, anderes anzunehmen, als daß eine solche Zahl von Ahnen sich auch zu der typischen Variationsreihe der Art gruppieren, also insgesamt den typischen Mittelwert der Population darstellen. Diese Last des Ahnenmittels ist es also, die den Typus von dem direkten Erbe der Eltern zurückzieht, sich ihm als Rückschlag anhängt. Das Mittelmaß der Ahnen hindert auf der einen Seite die Nachkommen besonderer Menschen, sich auch soweit vom Durchschnitt zu entfernen, läßt auf der anderen Seite die Nachkommen degenerierter Eltern „dem Los entgehen, die ganze Bürde des väterlichen Übels tragen zu müssen" (Pearson).

Diese Betrachtung führt aber dazu, festzustellen, welches das Ahnenerbe ist, das jeder der Vorfahren dem Individuum überliefert. Wir haben gesehen, daß in dem Fall der Größe des Menschen $^2/_3$ der Abweichung des Elternmittels vom Mittel der Population auf die Nachkommen vererbt werden. Nennen wir jene Abweichung D, so ist die Abweichung der Nachkommen $^2/_3\,D$. Nach der gleichen Voraussetzung muß aber das Großelternmittel wieder um $^1/_3$ größer gewesen sein als D, das Urgroßelternmittel wieder um $^1/_3$, also $^1/_9\,D$ größer als jenes und so fort. Die Gesamtheit der für das Individuum in Betracht kommenden Vorfahrenabweichungen ist also $D\,(1 + {}^1/_3 + {}^1/_9 + \ldots) = D\,{}^3/_2$.

Nun ist die tatsächliche Abweichung des Individuums $^2/_3\,D$, der gesamte Erbbeitrag seiner Ahnen beläuft sich auf $^3/_2\,D$, es kann also jeder Ahne nicht seine ganze Besonderheit beigetragen haben. Wird angenommen, daß der Anteil einer jeden Vorfahrengeneration um den gleichen Teil verkürzt wurde, so muß dies geschehen sein um $^2/_3 : {}^3/_2 = {}^4/_9$. Für den gleichen Wert läßt sich durch eine andere Überlegung die Zahl $^6/_{11}$ finden und das Mittel aus diesen beiden Berechnungen beträgt genau $^1/_2$. Es ist also anzunehmen, daß zu der Gesamtabweichung des Individuums vom Rassenmittel, seinem Ahnenerbe, das Elternmittel die Hälfte beiträgt, die andere Hälfte von allen übrigen Ahnen geliefert wird, also $^1/_4$ vom Großelternmittel, $^1/_8$ von den Urgroßeltern usw., von jedem der einzelnen Eltern und Vorfahren natürlich die Hälfte dieser Werte. Dieses Galtonsche Gesetz des Ahnenerbes läßt sich am einfachsten in nebenstehend abgebildeter graphischer

Darstellung fassen (Fig. 47). Die Fläche des Quadrats stellt die Gesamterbschaft dar, die einem Individuum von seinen Vorfahren in bezug auf eine bestimmte Eigenschaft überliefert wird. Die Größe der kleinen Quadrate, in die das große Quadrat geteilt ist, gibt das Maß des Erbanteils wieder, den die verschiedenen Ahnen beitragen. Jede senkrechte

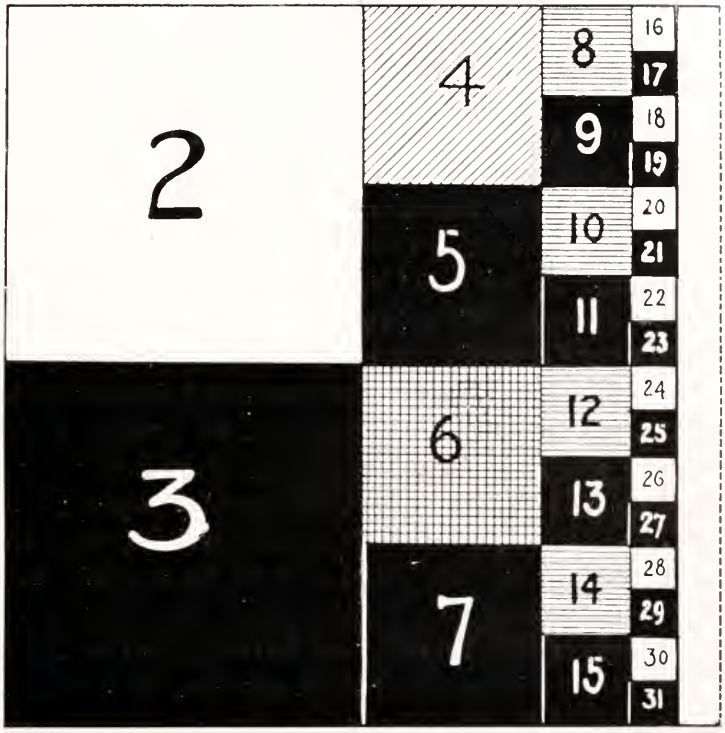


Fig. 47.
Graphische Darstellung des Gesetzes vom Ahnenerbe. Erklärung im Text. Nach Galton aus Thomson.

Reihe von Quadraten, an deren Spitze die Quadratzahlen von 2 stehen (2, 4, 8, 16 usw.) entspricht einer Ahnengeneration, also die erste Reihe den Eltern, die zweite den Großeltern usw. Die Zahl der betreffenden Vorfahren ist dann natürlich durch die Zahl der vertikalen Quadrate gegeben, also 2 Eltern, 4 Großeltern, 8 Urgroßeltern. Indem das Individuum, dessen Ahnenerbe dargestellt ist, mit 1 bezeichnet wird und

alle Quadrate fortlaufend numeriert sind, trägt jeder männliche Vorfahre eine gerade, jeder weibliche eine ungerade Zahl. Es hat somit für jedes beliebige Individuum des Stammes mit der Nummer n der Vater die Nummer $2n$, die Mutter die Nummer $2n + 1$. Die Ahnenquadrate sind nur für 4 Generationen eingetragen, alle vorhergehenden tragen sichtlich das weißgebliebene Sechzehntel bei.

Dieses auf mehr theoretischem Wege erschlossene Gesetz suchte nun Galton auch durch kontrollierbare Tatsachen zu beweisen und benutzte die dazu von einem Züchterklub geführten Stammbäume einer Dachshundzucht. Diese werden in zwei Rassen gezogen, von denen die eine weiß und gelbbraun gefleckt ist, wozu bei der anderen noch schwarz hinzukommt. Er konnte dann aus den Stammbäumen entnehmen, ob und wie viele Vorfahren in 4 Generationen für ein jedes Individuum zwei- oder dreifarbig waren. Unter Zugrundelegung der Annahme, daß auch für diesen Fall die gleichen Zahlengesetze für das Ahnenerbe gelten, und unter Einführung der aus den Zuchtzahlen sich ergebenden notwendigen Korrekturen wurden dann aus dem bekannten Verhalten der Vorfahren in bezug auf Farbe berechnet, wie groß die Zahl ihrer Nachkommen mit Zwei- bzw. Dreifarbigkeit theoretisch sein müsse. Die errechnete Zahl für Dreifarbigkeit war dann im ganzen 571 Nachkommen, die wirkliche Zahl 568, also eine ganz genaue Übereinstimmung; Galton betrachtet somit sein Gesetz auch für im konkreten Fall bewiesen.

Die nun besprochenen Entdeckungen Galtons sind zum Ausgangspunkt einer ganzen Richtung der Biologie geworden, die von der Überzeugung ausgeht, daß diese Wissenschaft erst dann ein den exakten Naturwissenschaften ebenbürtiges Niveau einnehmen wird, wenn sie ebenso mit meßbaren Größen arbeitet, deren Verwertung für biologische Probleme auf dem Wege der Statistik geschehen muß. Speziell in bezug auf das Gesetz vom Rückschlag und vom Ahnenerbe, sagt Pearson direkt: „Es ist höchstwahrscheinlich, daß es das einfache deskriptive Gesetz ist, durch das all die zerstreuten Strahlen des Erbeinflusses in einem Brennpunkt vereinigt werden. Wenn Entwicklung in Darwinschem Sinn durch natürliche Zuchtwahl und Vererbung bedingt ist, dann muß das einfache Gesetz, das das ganze Gebiet der Erblichkeit

umfaßt, sich für den Biologen als ebenso epochemachend erweisen, als das Gravitationsgesetz für den Astronomen.“ Galtons Nachfolger, an ihrer Spitze Pearson, haben dann auch eine Fülle von Arbeit darauf verwandt, jene Gesetze mathematisch auszubauen und statistisches Material zu ihrer weiteren Begründung beizubringen, zu dessen exakter Betrachtung besondere Methoden entwickelt wurden. Speziell in England und Amerika war die biometrische Schule zu hoher Blüte gelangt und es schien schon, daß von hier aus eine Reformation unserer Wissenschaft beginnen sollte. Von welcher Tragweite die so gewonnenen Resultate sein könnten, wenn sie richtig sind, geht vielleicht am klarsten aus ihrer Anwendung auf die menschliche Gesellschaft hervor. Galton, der ja auch als der Vater der modernen Rassenhygiene zu betrachten ist, wies schon darauf hin, wie aus dem Rückschlagsgesetz folgt, daß einereits ganz hervorragende Menschen keine Aussicht haben, ebenso hervorragende Nachkommenschaft zu erzeugen, andererseits auch die Degeneriertesten keine gleich schlechten Kinder haben werden. Andererseits aber, folgert Pearson, können hervorragende Familien durch sorgfältige Heiratsauswahl schon in wenigen Generationen einen hervorragenden Stamm bilden, so daß Vermählungsauswahl geradezu zu einer moralischen Pflicht für die hochstehenden Menschen wird. Auf der anderen Seite können aber auch die minderwertigsten Elemente, die der Schlamm der Großstadt birgt, einen festen Stamm bilden, der durch keinen Wechsel der Umgebung gebessert werden kann, nur durch Mischung mit besserem Blut. Das ist aber nicht erstrebenswert, vielmehr sollten jene Elemente möglichst an der Fortpflanzung gehindert werden. Das sind aber die Grundideen der so viel besprochenen Rassenbiologie, die sich aus Galtons Gesetzen herleiten, Gesetze, die wie gesagt, auf weite Gebiete der Forschung die größte Wirkung zu üben begonnen hatten. Da trat vor wenigen Jahren der entscheidende Umschwung ein. Die hohe Wertschätzung, die sich das biologische Experiment auch für die Abstammungsfragen zu erringen begann, und vor allem die Wiederentdeckung der Mendelschen Bastardierungsregeln war es, die zu einer kritischen Betrachtung der statistischen Gesetze führte. Und da waren es gerade Forscher, die von der biometrischen Schule ausgegangen waren, wie Bateson, Johannsen, Davenport, Pearl,

Darbishire, die nun zu der Überzeugung kamen, daß jener Weg ein prinzipiell falscher ist, indem er nur zur Entdeckung statistischer Gesetzmäßigkeiten führt, die mit den biologischen Gesetzen nichts zu tun haben. Und so sehen wir, daß heute gerade die Biologen, die die moderne Genetik am weitesten gefördert haben, in bewußtem Gegensatz zur Biometrik stehen, ein Kampf, von dem wir allerdings in Deutschland, wo die Biometrik nur ganz vereinzelt Fuß gefaßt hat, weniger merken. Bateson und Johannsen, die Führer dieser biologischen Bewegung auf zoologischem und botanischem Gebiet, haben dieser ihrer Überzeugung in recht scharfen Worten folgendermaßen Ausdruck gegeben: „Wir Biologen fühlen nur zu oft unsere Schwäche, wenn es darauf ankommt, die Zahlengesetze auszufinden, welche hinter der bunten Mannigfaltigkeit der Variationsreihen liegen, und dies nicht weniger, wenn wir die modernen physikalisch-chemischen Theorien und Formeln auf das oft so fein regulierte Spiel des Stoffwechsels und der Wachstumsvorgänge anwenden sollen. In aller Schwäche ist es aber unsere Stärke, daß wir klar erkennen, wie ungeheuer kompliziert die lebenden Objekte sind, deren Tätigkeiten und Verhalten wir studieren. Wir verlaufen uns nicht, wenn wir unterlassen, die scharf geschliffene mathematische Logik an ein Beobachtungsmaterial anzuwenden, welches noch nicht genügend biologisch gesichtet und sondiert ist, um einer solchen strengen Behandlung unterworfen zu werden. Die Biologie hat in vielen Punkten mehr als genug zu tun mit der Herbeischaffung guter, ich möchte sagen „reiner“ Prämissen, sicherer Tatsachen klarer Art, für mathematische Behandlung geeignet. Und hier haben wir wohl den schärfsten Blick, nicht die Mathematiker. Ohne die Hilfe der Mathematik werden wir aber keinen Überblick gewinnen können; wir haben den Mathematikern hier sehr viel zu verdanken.

Doch weder kann noch will ich solchen Mathematikern Folge leisten, die auf der Basis eines Materials, welches biologisch gesehen nicht als einheitlich aufzufassen ist, Formeln entwickeln, deren Tragweite sehr umfassend scheint, deren biologischer Wert aber Null oder gar negativ sein kann... Kurz gesagt ist meine Meinung die: Wir müssen die Erblichkeitslehre mit Mathematik, nicht aber als Mathematik treiben“ (Johannsen).

Bateson aber drückt das gleiche noch viel schärfer aus, natürlich mit alleinigem Bezug auf die Galton-Pearsonsche ausschließlich statistische Methode des Erblichkeitsstudiums: „Von den sogenannten Erblichkeitsstudien, wie sie im weiteren Verfolg von Galtons nicht-analytischer Methode und unter Führung Pearsons und der englischen biometrischen Schule ausgeführt wurden, zu sprechen, ist jetzt kaum mehr nötig. Daß derartige Studien schließlich zum weiteren Ausbau der statistischen Theorie ganz gut dienen mögen, kann nicht geleugnet werden. Aber in ihrer Anwendung auf die Probleme der Erblichkeit lief die ganze Arbeit schließlich nur auf eine Verschleierung der Dinge, die sie offensichtlich enthüllen sollte, hinaus. Nur eine oberflächliche Kenntnis der Naturgeschichte der Erblichkeit und Variation mußte schon genügen, um Zweifel an der Grundlage dieser fleißigen Untersuchungen entstehen zu lassen. Denen, die in späterer Zeit einmal sich mit dem Studium dieser Episode in der Geschichte der biologischen Wissenschaften beschäftigen werden, wird es unbegreiflich erscheinen, daß ein auf so ungesunder Grundlage aufgebautes Werk so respektvoll von der gelehrten Welt aufgenommen wurde.“ Ein hartes Urteil, das aber, durch den Hinweis auf die große Bedeutung der statistischen Methode für die Analyse des Materials gemildert, dem Biologen berechtigt erscheinen muß. Zum Teil wird uns das erst klar werden können, wenn wir die Erscheinungen der Mendelschen Vererbung kennen gelernt haben werden. Aber auch ohnedies erscheint dem Biologen ein Grundgesetz der Biologie schwer begreiflich, das in keiner Weise sich physiologisch fassen läßt; und so kann man Darbishire nicht böse sein, wenn er die grundsätzliche Differenz zwischen einem statistischen und einem biologischen Gesetz in folgender Weise klarlegt: Es gibt einen alten Familienscherz, der lautet: „Warum fressen weiße Schafe mehr als schwarze?“ mit der Antwort: „Weil es ihrer mehr gibt.“ Wer einem anderen den Scherz aufgibt, sagt nicht dazu, daß er die einzelnen weißen und schwarzen Schafe im Auge hat, der Gefragte ist aber stets davon überzeugt. Ist er ein Biologe, dann sucht er wohl nach einer physiologischen Erklärung, muß dann aber aus der Antwort erfahren, daß von dem Futter die Rede ist, das die Gesamtsumme aller weißen bzw. schwarzen Schafe verzehrt. Wäre der Unterschied zwischen einer Massenregel

und einer Einzelregel, der die Pointe des Scherzes bildet, allgemeiner bekannt, dann könnte keine solche Verwirrung unter den Biologen herrschen, die sie den Unterschied zwischen einem physiologischen, auf Individuen bezüglichen Gesetz, wie etwa die Mendelschen Regeln, und einem Massengesetz, wie es das vom Ahnenerbe ist, nicht erkennen läßt. „Man sollte allen, die sich mit Erblichkeitsfragen befassen wollen, den Scherz aufgeben; und wenn sie nicht die darin verborgene Falle bemerken, sollte man sie für ihr Vorhaben untauglich erklären."

Es hat in neuerer Zeit allerdings auch nicht an Versuchen gefehlt, Galtons Gesetz mit den modernen mendelistischen Resultaten in Übereinstimmung zu bringen. Yule, Thomson, Lock, Correns, Przibram, Weinberg, Pearl haben sich auf den Standpunkt gestellt, daß dies möglich ist. Allerdings verschwindet auch dann für das Gesetz des Ahnenerbes die Bedeutung eines biologischen Gesetzes. Das einzige, was sich zeigen läßt, ist, daß es als statistische Konsequenz Mendelscher Zahlenverhältnisse aufgefaßt werden kann, wenn in einer gemischten Population, die durcheinander sich vermehrt, Durchschnittswerte betrachtet werden. Eine solche statistische Konsequenz wirklicher Gesetze, wie der Mendelschen, hat dann natürlich keine weitere biologische Bedeutung.

Wie gesagt hat all diese scharfe Kritik erst mit dem Neuerwachen des Mendelismus eingesetzt. Aber auch ohne seine Kenntnis läßt sich eine kritische Betrachtung jener Gesetzmäßigkeiten durchführen, wenn wir ihre wichtigste Folgerung, ihre Anwendung auf die Zuchtwahl, ins Auge fassen. Wir werden dabei eines der interessantesten Resultate der neueren Vererbungswissenschaft kennen lernen.

Sechste Vorlesung.

Statistische und biologische Gesetze. Johannsens Prinzip der reinen Linien. Die Selektion.

Es ist klar, daß den von Galton beschriebenen Gesetzmäßigkeiten die größte Bedeutung zukommen muß; denn falls sie wirklich solche sind, wäre damit die Frage der Erblichkeit auf die denkbar beste Grund-

lage gestellt, auf die sichere Basis eines Zahlengesetzes. Die Genetik wäre, wie Pearson sagt, zu einer exakten Wissenschaft aufgerückt. Und andererseits wäre damit auch die neuschaffende Wirkung der Zuchtwahl im Darwinschen Sinne erwiesen. Die Ausgangsgeneration zeigte ja ihre typische Variationskurve, d. h. die ideale Form der betreffenden Organismen in der betrachteten Eigenschaft, z. B. Körperlänge, war, wie immer, nicht rein verwirklicht, sondern es gruppierten sich um den idealen Typus, d. h. den Mittelwert, die mehr oder minder zahlreichen Abweichungen in binomialer Verteilung. Wenn nun bei Auswahl eines Plus- oder Minusabweichers dessen vom Typus abweichender Charakter vererbt wird (oder zum Teil nach Maßgabe der Erbzahl vererbt wird), so wird damit der Typus nach der betreffenden Seite der Kurve verschoben. Gleiche äußere Bedingungen vorausgesetzt, muß nun auch in dieser Nachkommenserie die gleiche Variabilität auftreten d. h. um den neuen durch Selektion erhaltenen Typus werden sich die Abweichungen wiederum binomial gruppieren. Pearson berechnet statistisch in der Tat nur eine maximal sehr geringe Verminderung der Variabilität. Auf die Kurve bezogen besagt das, daß durch einen solchen erfolgreichen Selektionsschritt die ganze Kurve nach der Seite der Auswahl, also z. B. nach der Plusseite verschoben wird. Ein weiterer Selektionsschritt würde natürlich den gleichen Erfolg haben, und so könnte es durch in mehreren Generationen fortgesetzte Selektion geschehen, daß der Typus über die Grenze der Variabilität der Ausgangsgeneration hinausgeschoben wird oder mit anderen Worten, daß die Zuchtwahl einen neuen Typus geschaffen hat. Umstehendes Schema, Fig. 48, veranschaulicht uns, im Anschluß an Lang, wie in einem solchen Fall die Selektion kurvenverschiebend wirken würde. Die Kurve der Ausgangsgeneration hat den Typus A; es wird ein Plusabweicher an der mit * bezeichneten Stelle der Variationsreihe ausgewählt und dadurch in der nächsten Generation unter $^1/_3$ Rückschlag in der Richtung des Pfeiles der Typus nach A_1 verschoben. In der Population dieser Generation wird die gleiche Auswahl getroffen und die Verschiebung geht nach A_2; noch ist diese Kurve mit der der Ausgangsgeneration so transgressiv, daß ihr Typus noch im Bereich von deren extremen Plusabweichern liegt. Aber bereits beim 3. Selektionsschritt ist der Typus A_3 über die Variabilitätsgrenze

von *A* hinausgeschoben. Und Pearson berechnet für einen konkreten Fall, daß durch intensive Zuchtwahl in nur 6 Generationen Engländer von 6 Fuß erblicher Größe gezüchtet werden könnten. Die Zuchtwahl vermöchte so in der Tat zu erreichen, was Darwin von ihr verlangt, eine allmähliche Überführung einer Form in eine andere.

Es wurde nun soeben bemerkt, daß die Voraussetzung dafür, daß die Nachkommenkurve der Kurve der Eltern analog ist, die Konstanz der äußeren Bedingungen ist, deren Einwirkung auf die Variabilität uns

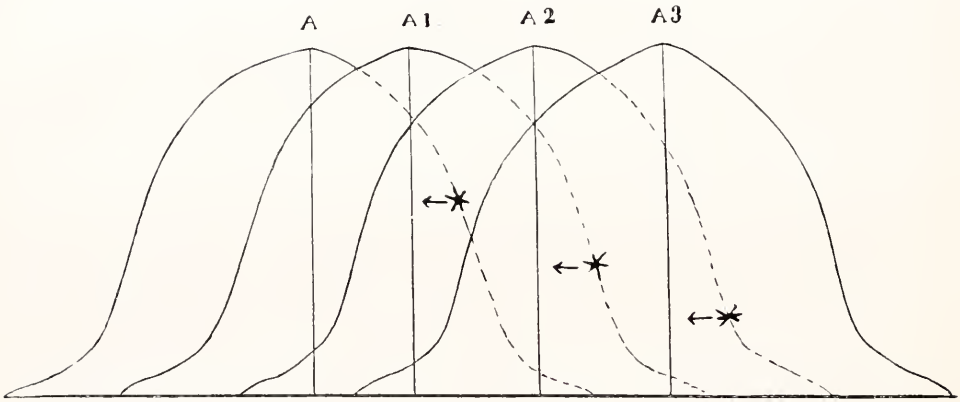


Fig. 48.
Schematische Darstellung der typenverschiebenden Wirkung dreier Selektionsschritte unter Berücksichtigung von Galtons Rückschlag. * die Stellen der Kurven A, A_1, A_2, an denen die Auswahl erfolgte.

ja bereits bekannt ist. Schon eine Betrachtung dieser Tatsache läßt uns einem auf rein statistischem Wege gefundenen Gesetz gegenüber etwas vorsichtig erscheinen. Denn wie will die statistische Betrachtung diese Voraussetzung berücksichtigen und wie will sie die durch ihr Nichtzutreffen bedingten Korrekturen anbringen? Galton selbst hat denn auch diese Schwierigkeit erfahren müssen, als er den Versuch machte, sein Gesetz auch auf experimentellem Wege zu beweisen. Er wollte mit Hilfe verschiedener Entomologen Schmetterlinge züchten und durch Messung ihrer Flügellänge Daten für Erblichkeitsfragen erhalten. Seine Versuche scheiterten aber „teils durch die störenden Einflüsse der Verschiedenheit in Nahrung und Lebenslage auf verschiedene Zuchten, an

verschiedenen Orten und Jahren. Es konnten so daraus keinerlei statistische Resultate von einiger Klarheit und Bedeutung ermittelt werden." (Man vergleiche dazu unsere oben gegebenen Daten für die Flügellänge der Nonne.)

Die Bedeutung solcher Skepsis wird uns nun sogleich klar werden, wenn wir betrachten, wie die Wirkung der Selektion durch die Wirkung von die Variabilität beeinflussenden Lebenslagefaktoren beeinflußt wird. De Vries hat an verschiedenartigen Pflanzen den Einfluß eines Zusammenwirkens zwischen Selektion und die Variabilität beeinflussenden Lebenslagefaktoren wie besonders guter Ernährung untersucht. Es hat sich dabei gezeigt, daß reiche Ernährung einen viel bedeutenderen Einfluß ausübt als die Zuchtwahl. Wurde gute Ernährung verbunden mit Selektion der Minusabweicher, so wurde trotzdem eine starke Kurvenverschiebung nach der Plusseite erzielt. Wurden Plusabweicher ausgewählt und mit reicher Ernährung kultiviert, so war die Verschiebung nach der Plusseite kaum größer. Die allergrößte Verschiebung aber konnte rein durch Ernährung ohne Zuchtwahl erzielt werden. Umstehende Fig. 49 gibt die graphische Darstellung eines solchen Versuchs, und zwar stellt *A* die Ausgangskurve dar, *B* die Kurve, die bei Minusselektion mit reicher Ernährung resultierte, *C* das gleiche bei Plusselektion und starker Ernährung und *D* die Variationskurve bei alleiniger Wirkung sehr reicher Ernährung. Die Kurven beziehen sich auf die Variabilität der Fruchtlänge von Oenothera. Sie zeigen im Zusammenhang mit den Angaben des berühmten Botanikers, daß reiche Lebenslage in gleichem Sinne wirkt wie Plus-Selektion, und daß, bei Konkurrenz beider, erstere einmal einwirkend[1] einen größeren Erfolg erzielen kann als dreimalige Auslese extremer Plusvarianten. Nicht immer muß allerdings die Ernährungswirkung der der Auslese überlegen sein, es kann auch der umgekehrte Erfolg eintreten, und zwar ist das Resultat nach Einzelversuchen und Pflanzenarten wechselnd.

---

[1] Es sei hier nebenher bemerkt, daß de Vries die größte Verschiebung der Variabilität bei Einwirkung reicher Lebenslage erhielt, wenn er nicht die Tochterpflanzen reich düngte, sondern bereits die Mutterpflanzen, ein für die Züchtung sehr wichtiges Prinzip. Seine theoretische Bedeutung erhellt aus den Ausführungen über Praeinduktion in der 3. Vorlesung.

Berücksichtigt man nun diese Tatsache, so ergibt sich daraus, daß man den Resultaten von Selektionsexperimenten auf dem Papier, wie es derartige statistische Betrachtungen, von denen wir ausgingen, sind, sehr vorsichtig gegenübertreten muß. Denn wenn etwa die Lebenslage des für die Statistik verwandten Individuengemenges nicht näher bekannt ist, so kann in einem solchen biologisch unanalysierten Material ein ganz verkehrtes Resultat zum Vorschein kommen; es kann z. B. eine

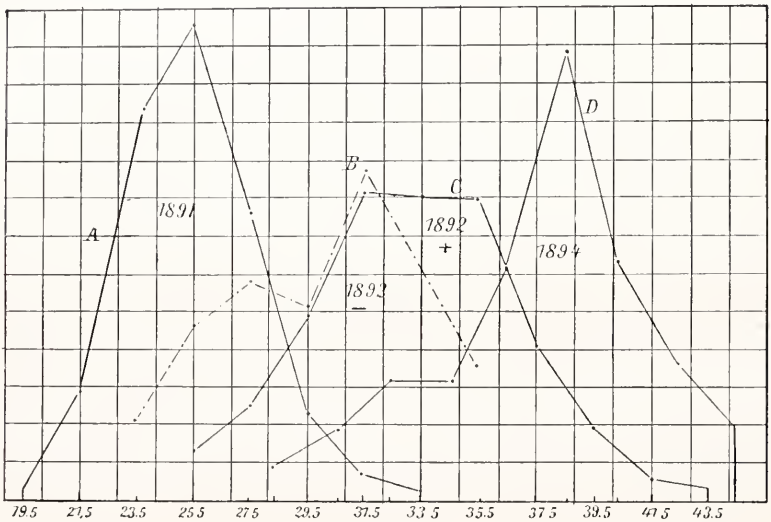


Fig. 49.
Kurven der Variabilität der Fruchtlänge von Oenothera bei Kombination von Ernährung und Zuchtwahl. *A* Ausgangskurve, *B* Versuch mit Minusselektion und reicher Ernährung, *C* Plusselektion und reiche Ernährung, *D* nur starke Ernährung. Nach de Vries.

Wirkung reicher Lebenslage der Selektion gutgeschrieben werden, umgekehrt aber auch ein Fehlen einer Selektionswirkung gefunden werden, wo sie nur durch entgegengesetzt wirkende Lebenslagefaktoren kompensiert wird. Der Ausgleich, den die statistische Betrachtung bei großen Zahlen dadurch erhalten kann, daß alle Lebenslagen nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen vorliegen müssen, ist selbst bei vorsichtigster Statistik wohl nicht genügend, jene Fehlerquellen auszuschalten.

Sehen wir aber von diesen Schwierigkeiten ab, so steckt in der Methode Galtons und seiner Nachfolger trotz der Genialität ihrer Begründung

und Durchführung ein prinzipieller Fehler. Der Scharfsinn des dänischen Botanikers Johannsen hat ihn ans Licht gezogen und in trefflichen Gedanken- wie biologischen Experimenten erwiesen. Vertrauen wir uns im folgenden seiner geistreichen Führung an.

Wir haben oben an Hand jener schematischen Kurve, Fig. 48, gesehen, daß eine erfolgreiche Selektion darin besteht, daß die Variationskurve als Ganzes nach der einen Seite verschoben wird. Der Typus der gewählten Eigenschaft des betreffenden Organismus, ausgedrückt durch den Mittelwert bei guter binomialer Verteilung, wird an eine andere Stelle verrückt. Es wird dabei als ganz selbstverständlich angenommen, daß das untersuchte Material von einheitlichem Typus ist, denn die binomiale Verteilung der Variabilität tritt ja bei ganz einheitlichem Material, z. B. den Nachkommen eines Elternpaares gleicher Art oder Rasse auf. Was heißt das nun, der Typus ist einheitlich? Wenn wir von der ungeschlechtlichen Vermehrung absehen, so entsteht ein jeder Organismus aus den Geschlechtszellen. In diesen muß natürlich die Fähigkeit vorhanden sein, alle die Eigenschaften, aus denen ein Körper zusammengesetzt ist, wie Haarfarbe, Längenmaße, psychische Fähigkeiten zu reproduzieren. Wir haben schon oben gesehen, daß man diese Eigenschaftsträger vielfach in den Chromosomen des Zellkerns erblickt. Sehen wir von dieser speziellen Vorstellungsweise, die uns hier nur den abstrakten Begriff etwas näher führen soll, ab und sagen wir uns, daß wir über das Wesen und die Beschaffenheit, ja sogar über die materielle Natur jener Eigenschaftsträger uns nicht die geringste konkrete Vorstellung bilden wollen, so können wir sie mit Darwin Pangene, mit Weismann Determinanten oder losgelöst auch von den Gebäuden der Vererbungstheorien mit Johannsen als Gene bezeichnen. In einem jeden Individuum sind also die Eigenschaften vorhanden, für welche die Geschlechtszellen seiner Erzeuger die Gene enthielten. Es ist klar, daß dann für die Erblichkeitslehre alle die Individuen identisch sind, welche dieselben Gene mitbekommen haben. Ob sie dabei auch äußerlich gleich sind, ist gleichgültig. In der Regel werden sie es natürlich nicht sein, da sie ja unter dem Einfluß der Außenfaktoren der fluktuierenden Variabilität und funktionellen Anpassung, kurz allen Modifikationen unterworfen sind, die die ererbte Reaktionsnorm ge-

stattet. Der Typus einer Individuengruppe im Sinne der Vererbungslehre ist also dann ein einheitlicher, wenn er trotz aller äußeren Verschiedenheiten auch in seinen sämtlichen Abweichern auf der gleichen Unterlage identischer Gene beruht. Johannsen nennt ihn dann Genotypus und seine sämtlichen Glieder sind genotypisch einheitlich, sie haben in der betreffenden Eigenschaft identische Erbträger und können selbst somit auch nur identische Eigenschaften weiter vererben. Es ist klar, daß der Genotypus in diesem Sinne auch nichts anderes ist als die ererbte Reaktionsnorm der sämtlichen betrachteten Eigenschaften.

Die zu entscheidende Frage ist nun: Stellen die Individuen einer einheitlich erscheinenden Art oder Rasse, in ihrer Gesamtheit eine Population genannt, auch einen genotypisch einheitlichen Bestand dar, oder, wie man eine Gruppe genotypisch identischer Individuen auch nennt, einen Biotypus? Ist das der Fall, so könnte auch auf statistischem Wege, bei Einhaltung aller nötigen Vorsicht, z. B. Beachtung der Lebenslage, über den Erfolg einer Selektion entschieden werden. Wie aber, wenn das, was uns als einheitlicher Typus erscheint, gar nicht ein solcher ist, wenn er nur ein Scheintypus, ein Phänotypus ist, hinter dem sich ein Gemenge unbekannter und untereinander genotypisch differenter Biotypen verbergen kann? Ist das der Fall, dann besagt das Ergebnis einer Statistik, ja sogar, wie sich zeigen wird, eines Experiments, nichts über eine stattgehabte Typenverschiebung, denn was mit der Reihe der unbekannten, hinter dem Phänotypus möglicherweise verborgenen Biotypen geschehen ist, wissen wir ja nicht. Die Vorbedingung eines Vererbungsversuches ist also zu wissen, ob die benutzte Population genotypisch einheitlich ist, oder ob sie ein Typengemenge darstellt.

In jenen statistischen Gedankenexperimenten war nun von einer Population ausgegangen worden, die einen Typus mit schöner binomialer Verteilung der Varianten erkennen ließ. Es ist nun die Frage, ob eine Berechtigung vorliegt, aus der Regelmäßigkeit der Variationskurve auf Einheitlichkeit des Typus zu schließen. Es ist ein Vergnügen, zu verfolgen, wie Johannsen an Galtons eigenen Zahlen den Beweis des Gegenteils erbringt. Galton hatte, wie wir gesehen haben, sein

Regressionsgesetz u. a. aus einem Vergleich der Körperlänge der Kinder einer Menschenpopulation mit der mittleren Größe der Eltern berechnet. Johannsen teilt nun einmal in Galtons Material die Eltern in drei Gruppen, in mittelgroße zwischen 67 und 70 Zoll, in kleine unter 67 und in große über 70 Zoll und stellt dann die Nachkommen dieser Eltern in Variationsreihen zusammen. Es ergibt sich dabei für die Nachkommen der mittelgroßen Eltern folgende Reihe:

Klassengrenzen:	59,7	61,7	63,7	65,7	67,7	69,7	71,7	73,7	75,7
Anzahl Individuen:	1	16	76	174	201	114	26	5	

Die Nachkommen der kleinen Eltern ergeben:

Klassengrenzen:	59,7	61,7	63,7	65,7	67,7	69,7	71,7	73,7
Anzahl Individuen:	3	22	29	70	45	11	1	

Und schließlich die Nachkommen der großen Eltern:

Klassengrenzen:	60,7	62,7	64,7	66,7	68,7	70,7	72,7	74,7
Anzahl Individuen:	1	1	6	23	50	34	19	

Nun ergeben diese Reihen folgende Mittelwerte:

Nach Plusabweichern = 70,15
Nach Mittelmaßeltern = 68,06
Nach Minusabweichern = 66,57

Setzt man dies Resultat nun in Beziehung zur Selektion, so bedeutet das, daß aus den größten Eltern durch Zuchtwahl ein Nachkommentypus von besonderer Größe, aus kleinsten ein solcher von besonderer Kleinheit gezüchtet wurde, während die Nachkommen der Mittelmaßeltern auch auf mittlerer Größe blieben. Die Zuchtwahl hätte also drei differente Typen geschaffen, den Typus in der Selektionsrichtung verschoben. Nun vereinigen wir aber einmal durch Addition die Zahlen für die drei Typen, so erhalten wir für das Gesamtmaterial der Nachkommen die Reihe:

Klassengrenzen:	59,7	61,7	63,7	65,7	67,7	69,7	71,7	73,7	75,7
Individuenzahl:	5	39	107	255	287	163	58	14	

Das ist nun wieder eine binomiale Reihe, ebenso wie bei den einzelnen Typen, ihr Mittelwert ist 68,09 und wir würden, wenn wir sie allein vor uns hätten, sagen, daß diese Population einen Typus der Länge von 68,09 repräsentiert. Und doch wissen wir, daß in der Reihe jene

drei Typen enthalten sind und daraus folgt, daß man der Reihe eben von außen nichts darüber ansehen kann, ob sie einheitlich ist oder nicht. Was für diese Reihe gilt, gilt natürlich ebenso auch für die Ausgangsreihe der Selektionsstatistik, ebenso wie für jede der drei willkürlich gebildeten Selektionsreihen. Es ist uns unbekannt, ob sie genotypisch einheitlich war, oder ob sie einen Phänotypus repräsentierte, innerhalb dessen ein Gemenge einer unbekannten Zahl von Biotypen enthalten war. Der statistische Versuch, Erblichkeitsgesetze zu finden, arbeitet also mit nicht analysierten Phänotypen. Ehe seine Resultate als erfolgreich hingenommen werden können, müssen die gleichen Versuche der Selektion zuerst an genotypisch einheitlichen Beständen durchgeführt werden. Dies aber ist der prinzipielle Fehler, den Johannsen der statistischen Erforschung der Erblichkeitsgesetze nachwies. Und nun tat er auch den folgenden Schritt: die Analyse der Population durch das Vererbungsexperiment und die Anwendung der Selektion auf das analysierte Material. Seine im Jahre 1903 erschienenen Untersuchungen über die Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien bedeuten einen der großen Marksteine der Erblichkeitsforschung.

Johannsen ging bei seinen an Bohnen, Erbsen und Gerste ausgeführten Versuchen von der Voraussetzung der Richtigkeit der Galtonschen Gesetze aus. Die betrachteten Eigenschaften waren die Länge der Bohnen, ihre Form, ausgedrückt im Verhältnis von Länge zu Breite, und die Schartigkeit der Gerste, eine Abnormität, bei der in der Reihe der Fruchtknoten Lücken sind. So säte er Bohnen von bekannter Größe aus und ordnete sie nach Gewichtsklassen von 10 Zentigramm mit einem Spielraum von 25—85 Zentigramm. Sodann wurden die Nachkommen dieser Mutterbohnen gewogen und ihr Gewicht in Beziehung gesetzt zu dem jener. Es ergab sich dabei:

Gewicht der Mutterbohnen:	30	40	50	60	70	80
Mittleres Gewicht der Nachkommen:	37,1	38,8	40,0	43,4	44,6	45,7

Daraus berechnet sich nach Art des oben durchgeführten Galtonschen Beispiels eine Erblichkeitszahl von $^1/_4$. Es war also eine Regression im Galtonschen Sinn um $^3/_4$ eingetreten. Es war aber bei diesem Versuch das Material der sämtlichen Pflanzen einzeln behandelt worden und dabei fiel auf, daß aus gleich großen Mutterbohnen Nach-

kommen der verschiedensten Größe hervorgingen. Betrachtete man z. B. die Nachkommen aus den größten, 80 Zentigramm schweren Mutterbohnen, so schwankten sie zwischen 35 und 60 Zentigramm. Das Gesamtmaterial aus den Nachkommen aller dieser schweren Bohnen ergab die folgende Variationsreihe:

Klassen in Ztgr.:	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80
Anzahl Bohnen:	5	18	46	144	127	70	70	63	28	15	8		4

Die Reihe ist nun auffallend unsymmetrisch, was in Johannsen den Verdacht erweckte, das ihr zugrunde liegende Material möchte nicht einheitlich sein. Und das führte dazu, als Ausgangsmaterial genotypisch einheitliche Bestände zu benutzen, um zu prüfen, ob in ihnen die Selektion den gleichen Erfolg habe. Ein solches Material ist aber in dem gegeben, was Johannsen reine Linien nennt. Schon der berühmte Rübenzüchter Vilmorin hatte in vordarwinscher Zeit gefunden, daß Zuckerrüben von gleichem Zuckergehalt verschiedenwertige Nachkommen ergeben, daß also äußere Gleichheit nicht auch Gleichheit der Erblichkeit, genotypische Gleichheit bedeutet. Er beurteilte deshalb die Nachkommenschaft jeder Pflanze einzeln und konnte so wirklich gutes Material zur Nachzucht sich aufziehen. Dieses Prinzip der individuellen Nachkommenbeurteilung, wie es Johannsen treffend bezeichnet, wandte er nun auch für seine Objekte an. Die benutzten Pflanzen waren ausschließlich Selbstbefruchter, und das gab natürlich die Möglichkeit, von einem ideal einheitlichen Material auszugehen, das durch Kreuzbefruchtung ja gemischt werden könnte. Er nennt nun den Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzigen absolut selbstbefruchtenden Individuum abstammen, eine reine Linie, im Gegensatz zu der Population, die ein Gemenge von Individuen ohne feststehende genotypische Gleichheit darstellt. Eine solche reine Linie ist natürlich genotypisch einheitlich, und auf sie müssen die Selektionsversuche angewandt werden. Aus dem Bohnenmaterial konnten nun durch getrennten Anbau nach dem Samengewicht betrachtet 19 reine Linien isoliert werden, von denen also eine jede sich typisch durch ihr mittleres Gewicht von der anderen unterschied und diesen Unterschied in allen Generationen beibehielt. Wurde nun aber innerhalb einer reinen Linie Selektion geübt, indem — die reine Linie

hat natürlich ebenso ihre Variationsreihe wie die Population — die extremen Plus- oder Minusabweicher zur Nachzucht ausgewählt wurden, so war das völlig erfolglos: in der folgenden Generation war wieder der Mittelwert der vorhergehenden vorhanden, gleichgültig von welchem Punkt der Variationsreihe die Ausgewählten stammten. Mit den Ausdrücken Galtons war also die Erblichkeitszahl = 0, der Rückschlag, die Regression = 1, d. h. vollständig, die Selektion blieb ohnmächtig. Die folgende Tabelle Johannsens illustriert dies Resultat. Sie gibt

Linie	Gewicht der Mutterbohnen					
	20	30	40	50	60	70
I					63,1	64,9
II			57,2	54,9	56,5	55,5
III				56,4	56,6	54,4
IV				54,2	53,6	56,6
V			52,8	49,2		50,2
VI		53,5	50,8		52,5	
VII	45,9		49,5		48,2	
VIII		49,0	49,1	47,5		
IX		48,5		47,9		
X		42,1	46,7	46,9		
XI		45,2	45,4	46,2		
XII	49,6			45,1	44,0	
XIII		47,5	45,0	45,1	45,8	
XIV		45,4	46,9		42,8	
XV	46,9			44,6	45,0	
XVI		45,9	44,1	41,0		
XVII	44,0		42,4			
XVIII	41,0	40,7	40,8			
XIX		35,8	34,8			

für jede der 19 Linien die mittleren Gewichte der Nachkommen an, die bei Auswahl von Mutterbohnen der verschiedensten Gewichte zwischen 20 und 70 Zentigramm erzielt wurden. Betrachten wir darin z. B. die Linie XIII, so ergeben die ausgewählten Muttersamen von 30 Zentigramm Nachkommen von 47,5 im Mittel, die Muttersamen von 40 Zentigramm solche von 45,0, Muttersamen von 50 solche von 45,1 und Muttersamen von 60 solche von 45,8, d. h. der Typus der reinen Linie blieb konstant, ja eher wurde noch gerade das Gegenteil einer Selektion erzielt, indem die kleinsten Mutterbohnen die größten Nachkommen gaben.

Die besprochenen Resultate beziehen sich nun zunächst nur auf den einmaligen Versuch; völlig beweisend können sie erst dann sein, wenn sie sich auch bei in mehreren Generationen fortgesetzter Selektion bewähren. Und das ist in der Tat der Fall. Johannsen führte die Versuche so aus, daß er innerhalb einer reinen Linie wieder aus den Nachkommen der kleinsten Mutterbohnen die kleinsten und aus denen der größten Mutterbohnen die größten, also die extremen Minus- und Plusabweicher auswählte und anbaute. In der Linie XVIII wurden also z. B. aus den Nachkommen der kleinsten Mutterbohnen vom Gewicht 20, die ein mittleres Gewicht von 41,0 zeigten, wieder die kleinsten der Variationsreihe ausgewählt, die nur zwischen 10 und 20 Zentigramm wogen, und diese ergaben die Minusreihe. Aus den Nachkommen der größten Mutterbohnen von 40 g mit dem Mittelwert 40,8 wurden dagegen die größten Individuen der Variationsreihe, nämlich zwischen 60 und 70 g, genommen und als die Plusselektionsreihe angebaut. In allen folgenden Jahren wurden dann immer wieder die kleinsten der Minusreihe und die größten der Plusreihe ausgewählt. Das Resultat für die Linie I zeigt die folgende Tabelle:

Erntejahr	Mittleres Gewicht der Muttersamen der Selektionsreihe		b — a	Mittleres Gewicht der Nachkommensamen der Selektionsreihe		$\beta - \alpha$ $\pm$ m
	a Minus	b Plus		α Minus	β Plus	
1902	60	70	10	63,15	64,85	+ 1,70 ± 1,27
1903	55	80	25	75,19	70,88	— 4,31 ± 1,35
1904	50	87	37	54,59	56,68	+ 2,09 ± 0,57
1905	43	73	40	63,55	63,64	+ 0,09 ± 0,69
1906	46	84	38	74,38	73,00	— 1,38 ± 1,08
1907	56	81	25	69,07	67,66	— 1,41 ± 1,09

Daß auch hier fortgesetzte Selektion keinen Erfolg erzielt hatte, daß die Regression immer eine vollständige war, geht besonders klar aus der Betrachtung der Differenzzahlen hervor. 1905 z. B. war die Differenz der Minus- und Plusreihe bei den Mutterbohnen 40, bei der Nachkommenschaft aber + 0,09 ± 0,69[1], d. h. nahezu gleich Null, ja im Falle von

[1] ± 0,69 ist hier der mittlere Fehler der Berechnungen, der in dieser Tabelle der Exaktheit halber mit aufgeführt sei.

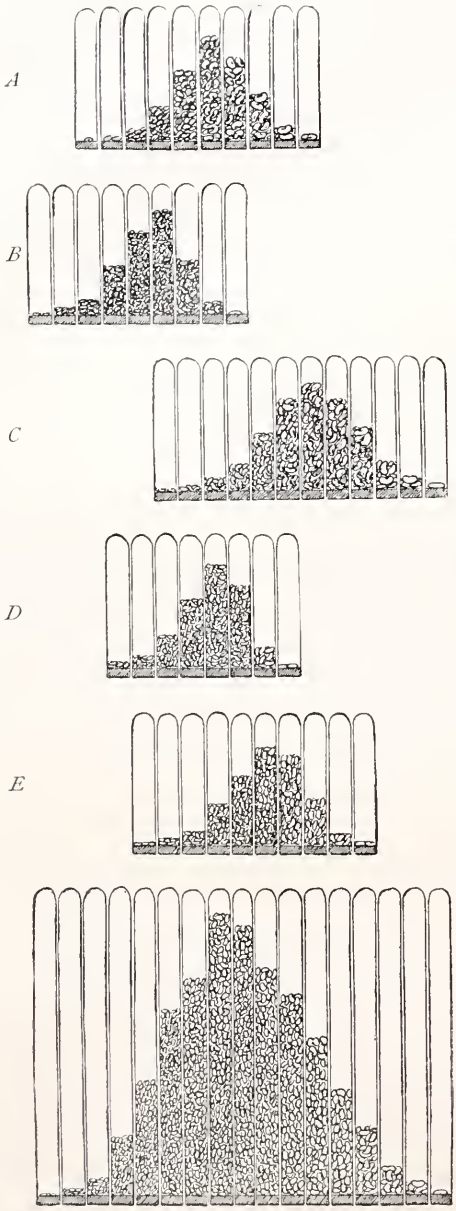


Fig. 50.
Illustration des Verhältnisses der reinen Linien zur Population. Erklärung im Text. Nach Johannsen.

1903 sogar — 4,31, d. h. die Selektion hatte eher den entgegengesetzten Erfolg erzielt.

Bei Betrachtung dieser Zahlen fällt nun auf, daß in den einzelnen Jahren des Versuchs der Mittelwert ziemlichen Schwankungen unterworfen ist. Ihre Ursache ist nach dem, was wir früher gehört haben, ohne weiteres klar, es ist der Einfluß der in verschiedenen Jahren wechselnden Lebenslage, der natürlich auf reine Linien ebenso einwirkt, wie auf andere Variationsreihen. Man könnte nun vielleicht auf die Idee kommen, daß diese verschiedene Lebenslage für das Resultat der Versuche eine Bedeutung haben könne, denn wir haben ja oben gehört, daß in Populationen die Lebenslagewirkung die der Selektion übertreffen kann. Daß ein solcher Einwand aber unberechtigt ist geht daraus hervor, daß das Resultat sowohl bei Minus- und Plusabweichern als auch in sämtlichen 19 Linien das gleiche war. Es blieb auch das gleiche bei Berücksichtigung anderer Eigenschaften und anderer Objekte, und das Resultat ist als feststehend zu erachten, daß innerhalb einer reinen Linie die Se-

lektion wirkungslos ist, daß sie nicht imstande ist, eine genotypische Änderung hervorzubringen.

In instruktiver Weise geht das vorerkannte Verhältnis der reinen Linien zu einer aus vielen Linien zusammengesetzten Population aus nebenstehender Fig. 50 hervor, in der die gleiche anschauliche Form der Variabilitätsdarstellung gewählt ist wie oben in Fig. 18, also durch Einfüllung der Größenklassen der Bohnen in nebeneinandergestellte Röhrchen (Treppenkurve). Es ist so die Variabilität von fünf reinen Linien *A*—*E* dargestellt, wobei die Klassen gleicher Größe senkrecht untereinander stehen. Unten aber (*A*—*E*) ist die Kurve wiedergegeben, die erhalten würde, wenn man die sämtlichen Linien zu einer Population zusammenschüttete. Dieser kann man nun auf keine andere Weise als im Vererbungsexperiment nachweisen, daß sie genotypisch nicht einheitlich ist.

Wie erklären sich nun auf Grund dieser Forschungen die Resultate Galtons, wie erklärt es sich, daß die Züchter von jeher durch Selektion die gewünschten Veränderungen an Tieren und Pflanzen zu erreichen suchen und oft auch tatsächlich erreichen? Es geht eigentlich schon ohne weiteres aus dem Verständnis des Gesagten hervor. Es wird uns noch leichter klar werden, wenn wir einen Blick auf das instruktive Schema werfen, an dem Lang das Verhältnis von Phänotypus zu Genotypus erläutert (Fig. 51), richtiger gesagt von Population zu Biotypus. Die große Kurve stellt die Variationskurve dar, die eine Population ergibt, es ist die Kurve des Phänotypus. In der Population sind nun zahlreiche Biotypen enthalten, die hier in der Zahl der Buchstaben des Alphabets angenommen sind und mit *A*—*Z* bezeichnet wurden. Ein jeder Biotypus hat seine eigene Variationskurve, die hier als viel kleiner als die der Population angenommen ist. (Weil nur ein Bruchteil der in der Population vereinigten Typen hier vorliegt. Daß sie zum Teil umgekehrt stehen, ist natürlich nur im Interesse der Zeichnung geschehen.) Es finden sich also Biotypen vor auf der Minusseite der Population (hell), mittlere, wie solche auf der Plusseite (dunkel). Die Population erscheint uns aber als eine Einheit, weil die einzelnen Kurven der Biotypen übereinandergreifen, transgressiv sind, und so scheinbar in eins zusammenfließen. Würde man nun in einer solchen Population, die trotz einheitlichem Phänotypus genotypisch nicht einheitlich ist,

zu einem Selektionsversuch Plusabweicher der Maßeinheit 90 auswählen, so hätten wir Individuen gefaßt, die den Linien *W*, *X*, *Y*, *Z* angehören. Die Nachkommenschaft kann sich also, gleiche Lebenslage vorausgesetzt, nur an dem Kurvenbezirk befinden, in dem diese vier Linien liegen. Würden sie mit ihrer Minusseite mehr nach links reichen, als es in dem Schema der Fall ist, so würde sich aus dem dann mehr nach links liegenden Mittel der fünf Linien eine Galtonsche Regression ergeben. Es bestände also in diesem Falle die erfolgreiche Selektion darin, daß eine Reihe von Biotypen der Plusseite der Population ausgewählt wurde.

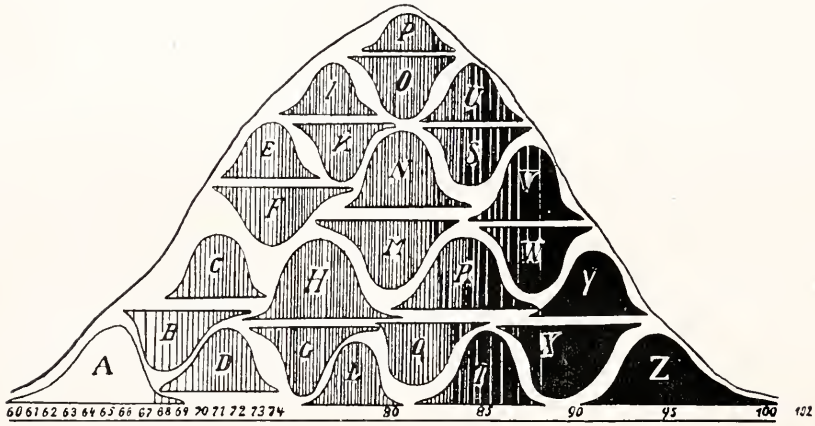


Fig. 51.
Schematische Darstellung des Verhältnisses von Phänotypus zu Genotypus, von Population zu Biotypen bzw. reiner Linie. Nach Lang.

Es läßt sich nun sehr gut denken, daß bei weiteren Selektionsschritten in diesem Material schließlich die Linie *Z* allein ausgewählt wird, und dann würde man sagen, die Zuchtwahl hat den Typus nach der äußersten Plusseite verschoben. In Wirklichkeit hat sie aber nur den äußersten konstanten Typus dieser Seite isoliert. Von jetzt ab wäre aber jede Selektion unmöglich, denn es liegt ein genotypisch einheitlicher Biotypus vor, in dem sie wirkungslos ist.

Die bedeutungsvollen Untersuchungen Johannsens ergeben also, mit seinen eigenen Worten, „zu gleicher Zeit eine volle Bestätigung und eine gänzliche Auflösung des bekannten Rückschlagsgesetzes

Galtons, was das Verhältnis zwischen Eltern und Nachkommen betrifft ... Eine Selektion in der Population bewirkt also größere oder kleinere Verschiebung — in der Richtung der Selektion — desjenigen durchschnittlichen Charakters, um welchen die betreffenden Individuen fluktuierend variieren. Indem ich aber nicht dabei stehen blieb, die Populationen als Einheiten zu betrachten, sondern mein Material in seine reinen Linien auflösen konnte, hat es sich in allen Fällen gezeigt, daß innerhalb der reinen Linien der Rückschlag sozusagen vollkommen gewesen ist: die Selektion innerhalb der reinen Linien hat keine Typenverschiebung hervorgerufen ... Bei der gewöhnlichen Selektion in Populationen wird unrein gearbeitet; das Resultat beruht auf unvollständiger Isolation derjenigen Linien, deren Typen in der betreffenden Richtung vom Durchschnittscharakter der Populationen abweichen."

Im Interesse der Klarheit sei an dieser Stelle nochmals eine kurze Definition der benutzten Termini gegeben, deren scharfe Unterscheidung Vorbedingung einer klaren Erkenntnis ist. Es stehen sich einmal gegenüber Phänotypus und Genotypus. Phänotypus ist Konstitution eines Organismus, so wie sie sich äußerlich, d. h. ohne Berücksichtigung der Erbgrundlage darstellt. Genotypus ist die innere Konstitution des Organismus, seine erblich gegebene Genkombination oder auch Reaktionsnorm. Population ist ein unanalysiertes Gemenge von Individuen. Da im Begriff der Population allerdings nicht mit enthalten ist, daß die Individuen scheinbar der gleichen systematischen Einheit angehören, wie es beim Gebrauch dieses Wortes hier vorausgesetzt wurde (Population von Bohnen, Menschen), so sollte für eine phänotypisch einheitliche Population ein besonderer Terminus benutzt werden, etwa Idotypus oder Homoeotypus. Dem steht dann der Biotypus gegenüber als eine Gruppe von Individuen genotypisch gleicher Beschaffenheit. Eine reine Linie ist schließlich der Inbegriff aller ausschließlich durch Selbstbefruchtung aus einem Ausgangsindividuum entstandenen Organismen.

Es erhebt sich nun zunächst die Frage, wieweit diese bahnbrechenden Ergebnisse sich durch anderweitige Erfahrungen bestätigen lassen. Und da zeigt sich, wenn wir der Darstellung von de Vries folgen, daß die landwirtschaftliche Praxis eigentlich schon lange vorher prinzipiell das gleiche gefunden hatte. Der englische Getreidezüchter Le Couteur

hatte schon im Anfang des vorigen Jahrhunderts auf ähnliche Weise besondere Getreidesorten erhalten. Von einem Besucher auf die Verschiedenartigkeit seiner Ähren aufmerksam gemacht, hatte er einzelne ausgesucht und getrennt angebaut und erhielt dann völlig gleichmäßige Nachkommenschaft; er hatte also reine Linien isoliert. Zu einem entsprechenden Resultate war auch der schottische Züchter Patrick Shireff gekommen, der seine neuen Rassen so erhielt, daß er eine einzelne besonders wertvolle Ähre, wie er sie ganz selten auffand, isoliert vermehrte. Und auch in neuerer Zeit ist Hays in Amerika wieder zu genau der gleichen Methode gelangt. Eine wirkliche praktische Bedeutung sowie auch wissenschaftliche Begründung erhielt das Prinzip ferner in größerem Maßstabe durch die Svalöfer-Züchtungsmethoden, die eine Verwertung des Prinzips der reinen Linien schon vor Johannsen bedeuten, wenn auch ohne derartig planmäßige wissenschaftliche Begründung und Verarbeitung.

Man pflegte früher sehr oft die für den landwirtschaftlichen Anbau bestimmten Nutzpflanzen in der Weise zu verbessern, daß man aus den Beständen die Individuen auswählte, die die gewünschten Eigenschaften am stärksten zeigten und sie zur Nachzucht benutzte. Man nahm also eine ganze Anzahl von Individuen, ein Gemisch in bezug auf die gewünschten Eigenschaften, wodurch man erreichen wollte, daß auch die anderen, nicht mit berücksichtigten Eigenschaften auf mittlerer Höhe erhalten blieben. So wurde dann in jeder weiteren Generation verfahren. Dabei zeigte es sich nun meistens, daß in der Weise eine beabsichtigte Ausgeglichenheit der Züchtung nicht zu erreichen war. Die Erklärung dieses Verhältnisses wurde nun schon durch die Untersuchung in Svalöf in den neunziger Jahren, von N. Hj. Nilsson für Weizen und Hafer, Tedin für Hülsenfrüchte und Bolin für Gerste, gegeben. Es wurden aus allerlei verschiedenen alten Getreidesorten nach bestimmten Merkmalen, wie Beschaffenheit der Ähren und Körner, möglichst viele Typen ausgesucht, und alle gleichartigen Individuen wurden auf je einem besonderen kleinen Feldchen angebaut. Im folgenden Jahre waren aber auf den einzelnen Feldchen wieder ungleichmäßige Bestände vorhanden. Nur einige wenige machten eine Ausnahme; sie trugen ganz gleichförmige Saat. Es zeigte sich nun, daß man zur Aussaat auf diesen Feldchen nur die

Körner einer einzigen Ähre benutzt hatte, weil zufällig der Typus nur in einer Ähre vorgelegen hatte, während sonst immer mehrere, gleichartig aussehende Ähren angebaut waren. Nun wurde im nächsten Jahre eine noch größere Anzahl einzelner Pflanzen ausgewählt und isoliert angebaut und sie ergaben in der Regel einförmige Nachkommenschaft, und diese blieb auch in weiteren Generationen auffallend konstant und gleichförmig in Vergleich mit den aus mehreren Ursprungspflanzen stammenden Nachkommenschaften, wenn auch diese Konstanz in Svalöf lange als eine nur relative aufgefaßt wurde, in dem weitere Fixierung und Verbesserung der Pedigrees durch fortgesetzte Auslese angestrebt wurde. Das ist das Svalöfer Pedigreeverfahren. Umstehende Fig. 52—55 zeigt vier Svalöfer reine Linien von Hafer, die jedoch verschiedenen alten Sorten entstammen, die in ihrer Hauptmasse den betreffenden Rispentypus als charakteristisches Merkmal besitzen. Es ist selbstverständlich, daß diese Ausgeglichenheit einer Linie schon nach nur einmal wiederholter Auslese nur bei Pflanzenarten zum Ausdruck kommt, wo Selbstbestäubung normal ist oder überwiegt, wie bei Weizen, Hafer, Gerste usw. und wo die Linien deshalb überwiegend homozygotische Kombinationen bezeichnen (vgl. unten).

Diesen bedeutsamen Erfolgen der Botaniker — und die Ergebnisse Johannsens sind seitdem auch an anderen Objekten bestätigt worden (East, Fruwirth u. a.) — stehen nun auf zoologischem Gebiet noch nicht gleichwertige Resultate gegenüber. Immerhin läßt sich bereits erkennen, daß die gleichen Gesetzmäßigkeiten jedenfalls auch für das Tierreich Geltung haben[1]. Ob sie sich an einem so einwandfreien Material, wie es Johannsens reine Linien sind, jemals im Tierreich werden bestätigen lassen, ist allerdings fraglich. Denn reine Selbstbefruchter sind äußerst selten oder, da wo sie vorhanden sind, z. B. bei den Bandwürmern, dem Experiment nicht zugänglich. (Neuerlich ist auch im Tierreich ein solches Objekt erschlossen worden.) Einen Ersatz dafür könnten Formen mit ausschließlich parthenogenetischer Fortpflanzung

[1] Es ist von besonderem Interesse, daß die praktische Tierzucht schon lange im Prinzip das gleiche kennt, wie die Svalöfer einmalige Auswahl, natürlich kompliziert durch die zweigeschlechtige Fortpflanzung. Wir werden davon später bei der Betrachtung des Begriffes der Individualpotenz näheres hören.

Fig. 52—55. Vier reine Linien vom Hafer aus Svalöf. Nach de Vries.

liefern, oder, wenn man auch die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise benutzen will, was nicht absolut einwandfrei ist, auch Formen, die sich ausschließlich ihrer bedienen. Die Objekte nun, bei denen man bisher entsprechend erfolgreiche Studien anstellen konnte, fallen, wenn man den exaktesten Maßstab anlegt, nicht völlig unter den Begriff der reinen Linien. Es sind Tiere, wie die Daphniden, bei denen eine Zeitlang rein parthenogenetische Fortpflanzung vorherrscht, um in einem bestimmten Moment mit einer zweigeschlechtigen Generation abzuwechseln. Wenn man also von einem einzigen befruchteten Weibchen ausgeht und seine sämtlichen zunächst parthenogenetischen Generationen betrachtet, so hat man ja etwas ähnliches wie eine reine Linie, aber nicht genau das gleiche, da der Vater der Ausgangsgeneration ja nicht notwendig des gleichen Stammes wie die Mutter sein muß, wie es bei einem typischen Selbstbefruchter der Fall ist. (Er könnte nämlich, was uns später verständlich werden wird, ein Mutant sein.) Und auch die Mutter selbst könnte genotypisch nicht einheitlich sein (nämlich heterozygot, was wir erst später verstehen werden). Wir werden sogleich sehen, daß wahrscheinlich trotz dieses Mangels nichts anderes vorliegt als in den reinen Linien, aber selbstverständlich ist es nicht. Das andere Objekt sind Tiere, die Infusorien, die sich dauernd, viele Generationen hindurch, durch Zweiteilung, also ungeschlechtlich fortpflanzen, bis dann einmal ein Geschlechtsakt eintritt. (Analog wäre im Pflanzenreich eine Fortpflanzung durch Stecklinge oder Knollen usw.) Die aus einem Ausgangsindividuum gezüchtete Nachkommenschaft stellt also eine Art reine Linie dar, aber nur mit der gleichen Reservation wie im vorigen Fall[1]. Shull hat deshalb auch für solche nicht ganz richtige reinen Linien den besonderen Namen *Klone* vorgeschlagen. Die an solchen Objekten gewonnenen Erfahrungen stehen daher für den besonders vorsichtigen Forscher hinter jenen botanischen an Beweiskraft ein wenig zurück.

Was nun die sogenannten reinen Linien der Daphniden betrifft, so sollen sie sich also auch durch kleine, aber erblich konstante Eigen-

[1] Die für das Prinzip der reinen Linien angewandten Studien Hanels an Hydren können nach der Nachuntersuchung durch Haase zunächst nicht mehr als beweiskräftig betrachtet werden.

schaften unterscheiden und Woltereck, der sie experimentell studierte, gibt an, daß innerhalb der Linien Selektion sich als wirkungslos erwies.

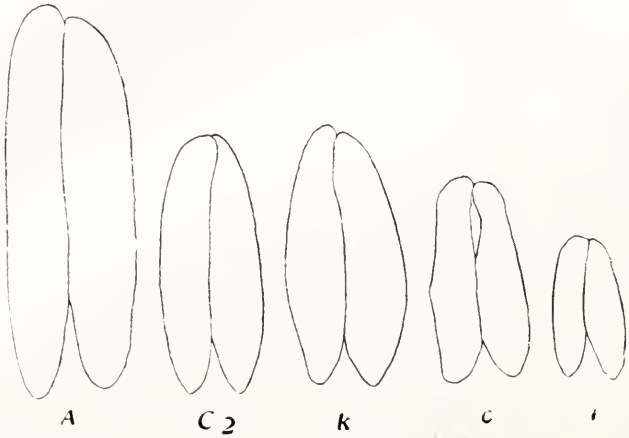


Fig. 56.
Konjuganten von Paramaecium aus 5 verschiedenen reinen Linien. Nach Jennings und Hargitt.

Da aber noch keine näheren Mitteilungen vorliegen, besonders keine genauen Zahlen, so wollen wir uns auch bei diesem Fall nicht weiter aufhalten, sondern uns gleich den Jenningsschen Versuchen mit dem

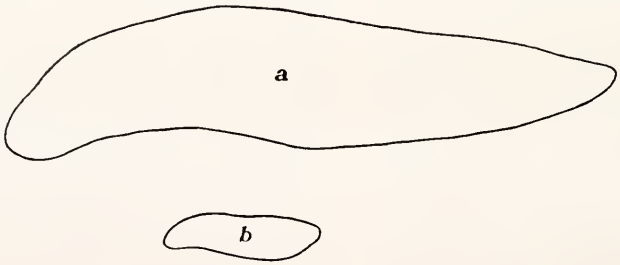


Fig. 57.
Extrem große (a) und extrem kleine (b) Variante aus einer großen und einer kleinen Linie von Paramaecium. Nach Jennings.

Infusor Paramaecium zuwenden. Von den Variabilitätsverhältnissen dieser Tiere haben wir ja schon mehrfach gehört und sind daher mit dem Versuchsmaterial bereits bekannt. Es wurden also aus einer Popu-

lation einzelne in ihrer Länge verschiedene Individuen herausgegriffen und von jedem die Nachkommenschaft isoliert gezüchtet. Dabei konnten eine Reihe von Kulturen erzielt werden, in denen der Mittelwert typisch verschieden blieb im Lauf zahlreicher Generationen, so daß im ganzen acht derartige reine Linien gezüchtet wurden. Wurden sie alle unter annähernd den gleichen Bedingungen gezüchtet, so blieb auch bei allen der Mittelwert konstant. Wurden die Kulturen reiner Linien geteilt, so blieben die verschiedenen Tochterkulturen identisch. Traten in verschiedenen Linien ähnliche Veränderungen der äußeren Lebensbedingungen ein, so waren auch die Reaktionen in den verschiedenen Linien korrespondierende, so daß also nicht etwa die Wirkung differenter äußerer Faktoren die Linien vortäuscht. Fig. 56 gibt einen guten Begriff solcher Konstanz, indem sie die typisch verschiedene Größe konjugierender Individuen aus fünf reinen Linien zeigt. Innerhalb der einzelnen Linien war natürlich die übliche fluktuierende Variabilität vorhanden, deren Ursachen wir ja schon oben betrachtet haben. Waren auch die Mittelwerte der Linien nicht so sehr verschieden, so wurden die Differenzen durch die extremen Ausschläge der fluktuierenden Variabilität sehr große. Nebenstehende Fig. 57 gibt eine große Variante einer großen Linie (*a*) neben einer kleinen Variante einer kleinen Linie (*b*) wieder. Das Gesamtresultat geht am klarsten aus umstehendem Tableau (Fig. 58) hervor, das die Variationsreihen der acht isolierten Linien nach ihrer Größe untereinandergesetzt darstellt. Man sieht die Population schwanken zwischen 310 und 45 μ Länge, von den reinen Linien die erste von 310 bis 105 μ. Die senkrechte Linie gibt den Mittelwert der Population mit 155 μ an, die Kreuze die Mittel der einzelnen Linien. In diesen Linien wurde nun Selektion ausgeübt. Und dabei zeigte sich wiederum, daß sie gänzlich erfolglos blieb. Wurden die Nachkommen unter identischen Bedingungen gehalten, so erhielten sie nach Plus- wie Minusabweichern dieselbe Größe, z. B. in einem bestimmten Versuch:

Mittlere Größe der Nachkommen von Plusabweichern: 114,7 : 33,9 μ
» » » » » Minusabweichern: 116 9 : 36,1 μ

In allen Versuchen wurden Johannsens Ergebnisse auf das schönste bestätigt gefunden.

Wir hatten oben schon gesagt, daß in diesen Versuchen zwar der Begriff der reinen Linie nicht so vollständig genau angewandt war, daß aber trotzdem re vera etwas den reinen Linien Analoges vorlag. Und das hat wohl noch einen viel weiteren Geltungsbereich. Es ist bekannt, daß

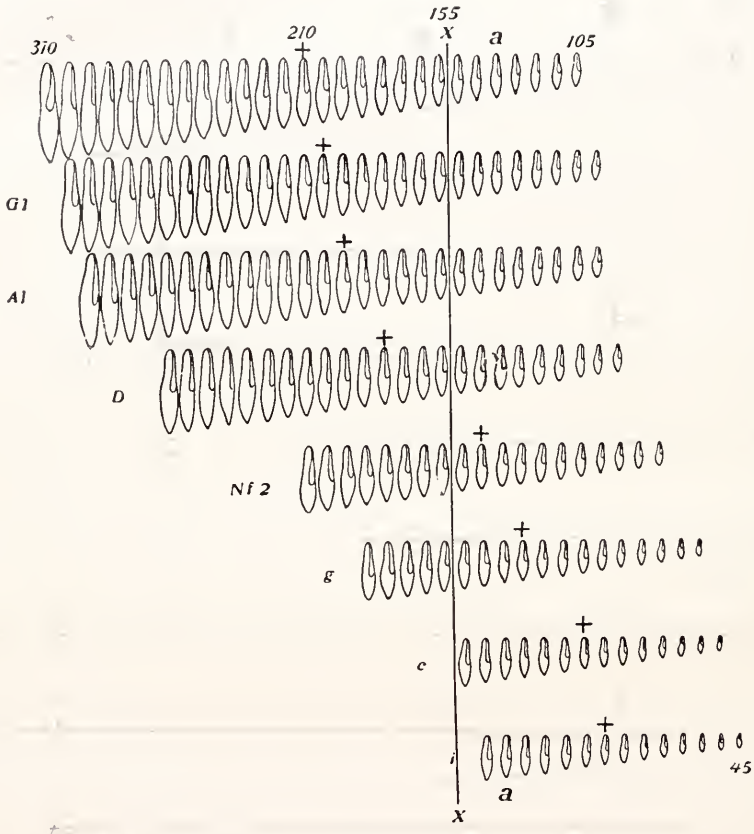


Fig. 58.
Acht reine Linien von Paramaecium in ihren Variationsreihen. X X gibt den Mittelwert der Population, + die Mittel der einzelnen Linien. Die Zahlen bedeuten die Größe in μ. Nach Jennings.

die Systematiker als niederste Kategorie spezifisch verschiedener Formen die Varietäten und Rassen betrachten, von denen sich innerhalb einer guten Spezies eine sehr große Zahl finden können. Es gibt übrigens keine allgemein akzeptierte Bezeichnung der niedersten systematischen

Kategorien, und es wird auch schwer sein, eine einheitliche Bezeichnung da durchzuführen. Sowohl der Begriff der Varietät, wie der der Rasse und Elementarart ist schwankend. Für Vererbungsfragen ist natürlich die niederste Kategorie die, deren Individuen sich von anderen nur durch eine Elementareigenschaft unterscheiden. Eine solche Abgrenzung ist aber nur ganz relativ und vom augenblicklichen Forschungsstand abhängig. Wenn wir zwei Hühnerrasen haben, die sich nur durch den Besitz eines Erbfaktors für Gefiederfärbung unterscheiden, so sind das zunächst solche Kategorien. Nun zeigt sich aber, daß in jeder Rasse wieder erbliche Differenzen in bezug auf die Eigenschaft Fruchtbarkeit vorkommen, so daß da wieder Unterkategorien zu schaffen wären. So wird man wohl solche letzten systematischen Kategorien, die man vielleicht am besten als Elementarrassen kennzeichnet, nur festlegen können, wenn man die Abgrenzung nur auf eine einzige betrachtete Eigenschaft, z. B. Fruchtbarkeit bei einem Huhn, oder Fettgehalt im Samen beim Mais, oder Reaktionsnorm gegenüber bestimmten Ernährungsarten bei einer Daphnie, bezieht. Diese Elementarrassen treten nun sehr oft, wenn auch nicht immer, an verschiedenen Lokalitäten auf und sind dann als Lokalrassen zu bezeichnen, wohl zu unterscheiden von den Standortsvarietäten (Lebenslagevariationen). Letztere können, wie wir ja oben für die Koloradokäfer zeigten, durch identische äußere Bedingungen ineinander übergeführt werden, erstere aber sind erblich konstant. Natürlich läßt es sich von vornherein nicht sagen, ob die vom Systematiker unterschiedenen Elementarrassen oder Varietäten ersterer oder letzterer Kategorie angehören. Das kann nur das Vererbungsexperiment entscheiden. Wenn der moderne Säugetier- und Vogelsystematiker für jedes Flußgebiet eine eigene wohlcharakterisierte Lokalform einer Art feststellt (Matschie), wenn in einem jeden unserer Alpenseen die Felchen eine typische Verschiedenheit zeigen (Hofer), wenn etwa das gleiche für die Daphniden in verschiedenartigen Teichen und Seen gilt (Wesenberg-Lund) oder für die einzelnen Laichschwärme des Herings (Heincke), so kann es sich dabei um ebensoviele Elementarrassen handeln, wie um Lebenslagevariationen. In manchen Fällen hat das Experiment das letztere erwiesen, wie aus unseren obigen Erörterungen über den Koloradokäfer hervorgeht, in anderen aber auch ersteres.

So sind nach Woltereck die Standortsvarietäten der Daphnien, wenigstens zum Teil, erbliche Lokalrassen oder Elementarrassen, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sich viele der vom Systematiker unterschiedenen Varietäten auch im Experiment als echte Elementarrassen erweisen werden, wie das für das Pflanzenreich ja auch bereits in ganz anderem Maße als fürs Tierreich geschehen ist.

Es ist nun klar, daß sich Elementarrassen in ihren Erblichkeitsverhältnissen im großen Ganzen wohl ähnlich verhalten werden, wie reine Linien. Da wo sie wirklich Lokalrassen darstellen, ist anzunehmen, daß ihre Individuen vielfach genotypisch identisch sind. Wo die Elementarrassen allerdings örtlich gemischt leben, muß das nicht zutreffen, wird es aber trotzdem vielfach tun. Denn das was die Einheit stören könnte, die Kreuzung, ist, wie es scheint, oft auszuschließen, da sie durch die ausgesprochene Homogamie verhindert wird, wie ja schon für den Koloradokäfer und die reinen Linien der Paramaecien gezeigt wurde. Und so werden wir in den Fällen, wo sich die Elementarrassen durch qualitative, leicht zu definierende Merkmale, wie Farbe oder Zeichnung unterscheiden, ohne Schwierigkeit mit genotypisch einheitlichen Beständen arbeiten können, ohne daß Selbstbefruchtung vorliegt. Natürlich muß dann eine besonders eingehende Analyse des Materials vorangehen, die jede einzelne Variante auf ihre Erblichkeit zu prüfen hat. Bei quantitativen Merkmalen, die die Elementarrassen unterscheiden, ist die Schwierigkeit in Anbetracht der transgressiven Variabilität eine viel größere. Wie sie unter Umständen durch gründliche Analyse überwunden werden kann, haben wir oben bei Heinckes Heringsuntersuchungen gesehen; dort war ja für jedes Individuum die Möglichkeit eröffnet worden, seine Zugehörigkeit zu einer bestimmten Elementarrasse (oder Standortsvarietät?) zu erkennen. Und später werden wir in Pearls Analyse der Vererbung der Fruchtbarkeit noch einen eklatanteren Fall kennen lernen. Und so werden wir also, ohne über echte reine Linien zu verfügen, doch mit prinzipiell identischem Material, genotypisch einheitlichen Elementararten, vielfach arbeiten können.

Wie wirkt nun die Selektion innerhalb eines solchen Materials?

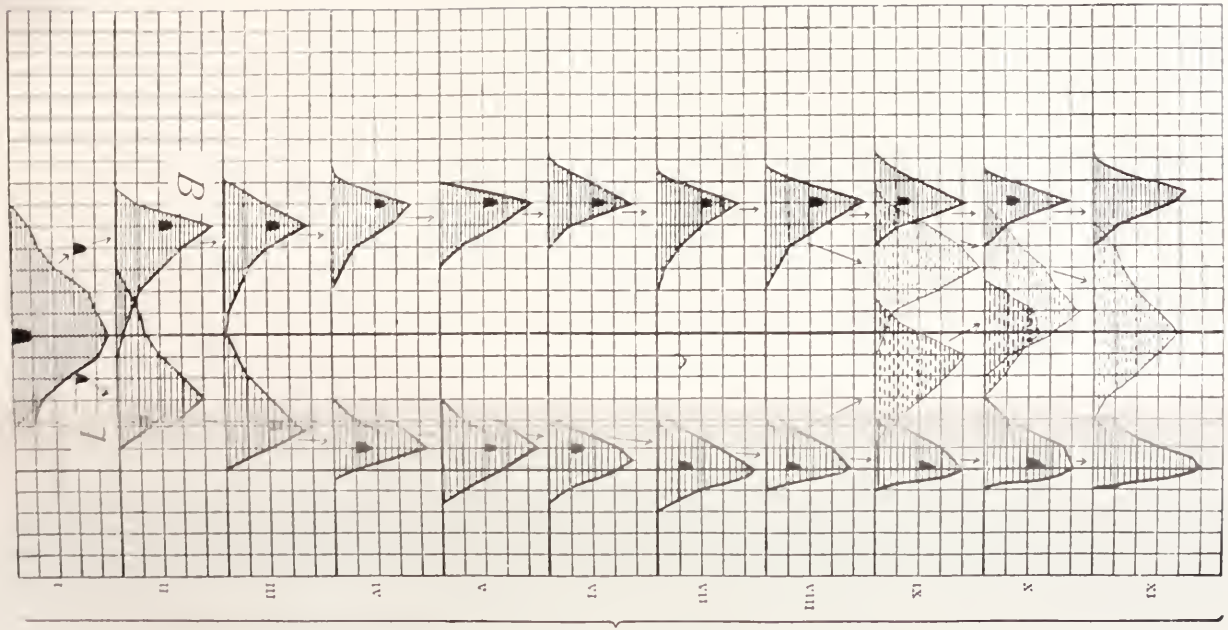
Schon de Vries[1] hatte an ihrer Wirksamkeit gezweifelt und besonders Heincke im Anschluß an seine Heringsstudien den Schluß gezogen, daß innerhalb einer Elementarrasse — und als solche betrachtete er ja seine Heringsrassen — eine Selektion unwirksam sein müsse. Setzen wir Elementarrasse prinzipiell gleich Biotypus (natürlich nur in bezug auf die Resultate der Erblichkeitsforschung, denn der Begriff Biotypus sagt nur etwas über die genotypische Beschaffenheit seiner Angehörigen aus, also die genotypisch identischen Glieder einer Elementarrasse stellen einen Biotypus dar, ein Biotypus ist aber keine Elementarrasse), so hatte Heincke im wesentlichen bereits Johannsens Resultat vorweggenommen; aber er hatte es nur erschlossen, nicht bewiesen, da ja die Heringsrassen dem Experiment nicht zugänglich sind, eine Lücke, die er selbst klar hervorhob. Es liegen aber jetzt auch Versuche vor, die für ein derartiges Material Johannsens Schlüsse vollinhaltlich bestätigen.

Ein solcher Fall liegt in den Experimenten Towers am Koloradokäfer vor, von denen wir schon so oft gehört haben. Was zunächst den scheinbaren Selektionserfolg in einer Population durch Auswahl von auf der Plus- oder Minusseite liegenden Elementarrassen betrifft, so trat er hier genau so in Erscheinung, wie bei den anderen Beispielen. Wurden z. B. bei Leptinotarsa decemlineata möglichst helle und möglichst dunkle Paare ausgesucht und gelang es dabei, Elementarrassen in die Hand zu bekommen[2], so ergaben sie in der nächsten Generation eine kleine Variationskurve an der Grenze derer der Population, ebenso wie wenn wir oben in dem Langschen Schema die Linien *A* oder *Z* ausgewählt hätten. Sie blieben dann auch acht Generationen hindurch konstant. Umstehende Fig. 59 zeigt den Ausfall des Versuchs an den Variationskurven jeder Generation. In der ersten Generation

---

[1] Wir reden hier natürlich nicht von allgemeiner, besonders philosophischer Kritik der Selektionslehre, die für unsere biologische Darstellung eigentlich wertlos ist.

[2] Diese Elementarrassen sind hier äußerlich nicht von gewissen fluktuierenden Varietäten einer anderen Elementarrasse zu unterscheiden. Die Bedeutung dieses Punktes wird erst in einer der letzten Vorlesungen klar werden, ebenso ob die in den nächsten Zeilen gegebene Interpretation der Towerschen Befunde die richtige ist. Die später zu gebende etwas abweichende Interpretation ändert aber nichts an der Bedeutung der Tatsachen.



Die 11 Generationen

Fig. 59.

Selektionsversuch beim Koloradokäfer mit erblichen Varianten (Elementararten) in 8 bzw. 5 Generationen. *AB* die ausgewählten Plus- bzw. Minusabweicher, die Marken bezeichnen die Stellen der Auswahl. Nach Tower.

sehen wir die Kurve der Population; die großen schwarzen Punkte bedeuten die Stellen der Auswahl, wobei nach rechts die melanistischen, links die albinistischen Variationen liegen. Die Kurven der folgenden Generationen sind dann die der ausgewählten Elementarrassen. Sie zeigen, daß die Selektion maximal eine Verschiebung bis zur äußersten Grenze der normalen Variabilität der Population erzielt, wie es das Prinzip der reinen Linie verlangt. Aber auch die Unmöglichkeit einer Selektion innerhalb einer Elementarrasse konnte gezeigt werden. Nebenstehende Fig. 60 gibt in gleicher Weise die Kurven für einen innerhalb elf Generationen fortgesetzten Selektionsversuch, bei dem immer Tiere ausgewählt waren, bei denen die beiden mittleren Flecken des Halsschildes (s. oben Fig. 60) bereits verschmolzen waren. Man sieht, wie im Rahmen geringer, durch die Lebenslage bedingter Schwankungen die fortgesetzte Selektion ergebnislos blieb.

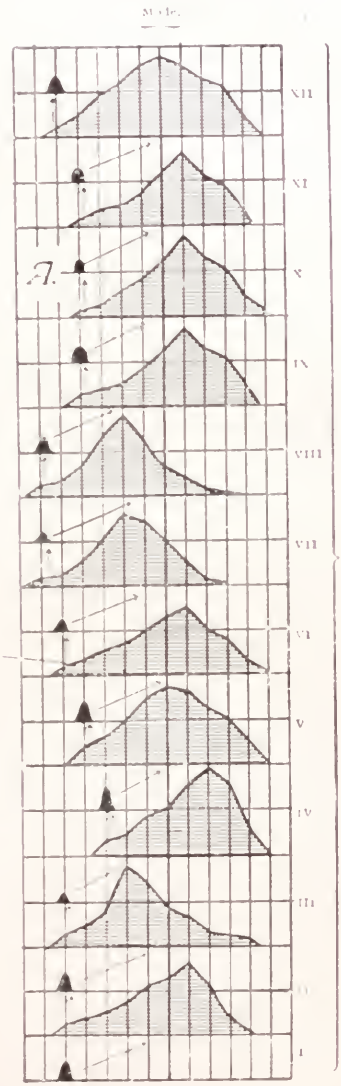


Fig. 60. Selektionsversuch in 12 Generationen mit nicht erblichen Varianten beim Koloradokäfer. Die Kurven kehren stets zum Mittel der Population zurück. Nach Tower.

Schließlich sei nun auch noch ein Versuch erwähnt, der sich an höhere Tiere bezieht, nämlich auf Hühner. Bei ihnen betrachtete Pearl den Charakter Fruchtbarkeit, den Pearson statistische Untersuchungen schon als erblichen Faktor erwiesen hatten, in bezug auf sein Verhalten bei Selektion. Er wählte 12 Jahre hindurch die Nachkommen von Hennen aus, die im ersten Jahre 160 und mehr Eier gelegt hatten (das Mittel ist 125) und gepaart waren mit

Hähnen, deren Mütter über 200 legten. Trotzdem wurde eine Steigerung der Fruchtbarkeit nicht erzielt, auch keine Abnahme der Variabilität. Wurden einzelne 200-Eier-Leger in bezug auf ihre Nachkommen geprüft, so zeigte sich, daß sie ebenfalls diese Fähigkeit nicht vererben. Also auch hier für die Zuchtwahl ein negativer Erfolg[1].

Es bestätigen also auch die an reinrassigem Material gewonnenen Resultate die Ergebnisse die für die Selektion in reinen Linien gefunden wurden. Es könnte somit scheinen, daß erwiesen ist, daß die Zuchtwahl nicht imstande ist Neues zu schaffen und daß damit der Darwinschen Lehre definitiv der Boden entzogen ist, ein Schluß, der in der Tat vielfach gezogen ist. Seine Berechtigung werden wir später zu prüfen haben. Nehmen wir ihn als richtig an, so folgt aber daraus, daß eine allmähliche Umwandlung der Formen in andere eine Unmöglichkeit ist: Galtons Vererbungsgesetz, das die exakte Basis solcher Umwandlung liefern sollte, hat sich als unzutreffend erwiesen. Sollen wir uns nun mit dieser destruktiven Kritik begnügen, oder gibt es auch Positives, das an seine Stelle zu setzen ist? Die folgenden Vorlesungen sollen die Antwort darauf geben.

Siebente Vorlesung.

Das Mendelsche Gesetz und seine Begründung. Die daraus folgenden Zahlenkonsequenzen.

Wir sind nunmehr mit den genügenden Kenntnissen der Eigenschaften der Organismen, die für die Erblichkeitsprobleme in Betracht kommen, ausgestattet, um der wichtigen Frage nahe treten zu können, wie diese Eigenschaften auf die Nachkommen vererbt werden, ihr erbliches Verhalten zu analysieren. Wenn der physiologische Chemiker — man denke an Ehrlichs berühmte Studien — die Wirkung einer Molekülgruppe auf physiologische Vorgänge studieren will, so wird er sie mit allen möglichen Grundsubstanzen verbinden, um aus der Übereinstimmung bzw. Verschiedenheit in der Wirkung aller jener Ver-

[1] Wieweit diese Resultate durch neuere Ergebnisse Pearls in der Richtung beeinflußt wurden, daß sie gar nicht in dieses Kapitel gehören, ist noch nicht klar.

bindungen seine Schlüsse ziehen zu können. Eine ganz entsprechende Methode bietet sich nun für das Studium des Verhaltens der Erbeinheiten dar: man wird sie mit möglichst verschiedenen anderen Grundkörpern in Verbindung bringen und die neuen Kombinationen in ihrem Verhalten studieren. Die Kombination von Erbeinheiten ist aber nur auf einem Weg möglich, auf dem Weg der Bastardierung. Sie muß also als das wichtigste Mittel angesehen werden, einmal das Verhalten der Gene bei der Vererbung festzustellen, sodann die genotypische Zusammensetzung eines Organismus zu analysieren. Unter Bastardierung ist daher in diesem Zusammenhang die Fortpflanzung zwischen zwei genotypisch irgendwie verschiedenen Individuen zu bezeichnen: ein Bastard kann ebensowohl aus der Kreuzung von Individuen zweier reiner Linien, als zweier systematischer Varietäten, Arten oder Gattungen hervorgehen.

Die Bastardierungslehre ist nun in der Neuzeit zu ganz besonders glänzenden Resultaten gelangt, die in ihrer großen Bedeutung das Zentrum der neueren Erblichkeitsforschung darstellen. Nicht etwa, daß man früher nicht bastardiert hätte; aber die ältere Bastardforschung hatte es nicht erreichen können, in ihre zahlreichen Einzelbefunde die Ordnung einer Gesetzmäßigkeit zu bringen. Ja, es ist noch nicht so lange her, daß man überzeugt war, daß die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen sich überhaupt keinem Gesetz fügen könne. Und doch ist jetzt das Unmögliche gelungen, ein Fortschritt, der, wie allgemein bekannt, erst der Genialität Gregor Mendels gelang. Seine und seiner Nachfolger Untersuchungen haben mit einem Schlag Ordnung in das Chaos widerspruchsvoller Resultate gebracht. Das werden wir besonders klar erkennen, wenn wir einen kurzen Blick auf die Ergebnisse der älteren Bastardforschung werfen. Sie ist in der Hauptsache das Werk der Botaniker, von denen sich hervorragende Forscher wie Kölreuter, Knight, Gärtner, Focke, Naudin, Wichura jenen Fragen widmeten, während im Tierreich die Fälle von Bastardierungen, die an Haustieren vorgenommen wurden, meist der Wissenschaft verloren gingen. Im wesentlichen hat nur Darwin in großem Maßstabe das ihm zugängliche Material gesammelt und durch seine eigenen berühmten Untersuchungen bereichert. Nach ihm kann für die Zeit

vor der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze nur noch Standfuss genannt werden, dessen Schmetterlingskreuzungen klassisch zu nennen sind.

Wenn man die Erfahrungen der älteren Bastardforschung überblickt, bemerkt man immer wieder mit Staunen, wie nahe sie oft der Entdeckung der Gesetzmäßigkeit gewesen ist. Es war ihr bekannt, daß das Verhalten der ersten Bastardgeneration ein ganz verschiedenes sein kann. Die Bastarde zeigten manchmal eine vollständige Vermischung der Charaktere der Elternindividuen oder sie zeigten in gewissen Teilen väterliche, in anderen mütterliche Eigenschaften. Es war aber auch bekannt, daß oft die Eigenschaften des einen der Eltern über die des anderen überwogen, präpotent waren, oder, wie der Tierzüchter sagt, eine höhere Durchschlagskraft besaßen; man nannte solche Bastarde wohl auch goneokline und zwar patrokline, wenn sie mehr nach dem Vater, matrokline, wenn sie mehr nach der Mutter schlugen. Oft fand man aber auch ein völliges Überwiegen des einen der Eltern, so daß die Nachkommenschaft nur den einen Charakter zeigte. Um aus den vielen Beispielen, die Darwin anführte, nur einige zu nennen — und es ließen sich leicht entsprechende aus dem Pflanzenreich zufügen — so sei an den von Godin berichteten Fall einer ziegenähnlichen Schafrasse vom Kap erinnert, deren Widder bei Kreuzung mit 12 verschiedenartigen Mutterschafen immer nur Nachkommenschaft seiner Rasse produzierte. Oder wird das Seidenhuhn mit einem Bantamhuhn gekreuzt, so zeigt die Nachkommenschaft nicht eine Spur der seidigen Federn. Es war aber auch bekannt, daß es Eigenschaften gibt, die bei Bastardierung nie verschmelzen, und zwar stellte Darwin fest, daß dies vor allem solche sind, die vorwiegend bei domestizierten Tieren und Pflanzen als Sports auftreten, wie distinkte Farben, Nacktheit der Haut, Glätte der Blätter, Fehlen von Hörnern oder Schwanz, überzählige Zehen, Zwergwuchs und viele andere Abnormitäten. Entweder schlagen die Nachkommen typisch nach einem der Eltern: Kreuzung von grauen und weißen Mäusen liefert graue; oder aber in der Nachkommenschaft treten die beiden Elterntypen rein auf, wie etwa wenn horn- oder schwanzlose Rassen mit normalen gekreuzt werden. Ja, es können sogar die beiden elterlichen Typen an einem Individuum

getrennt auftreten: Bei Kreuzung fünfzehiger Dorkinghühner mit vierzehigen Rassen können Nachkommen entstehen, die an einem Fuß 4 am anderen 5 Zehen haben; bei Kreuzung von Einhuferschweinen mit normalen können Junge entstehen, die zwei normale und zwei einhufige Füße haben. Die wenigen Beispiele mögen genügen, um die beobachteten Verschiedenheiten der Kreuzungsresultate zu zeigen.

Diesem verschiedenen Ausfall der ersten Bastardgeneration entspricht nun auch die Mannigfaltigkeit im Verhalten weiterer Generationen. Da sind zunächst die Bastarde mit Vermischung der elterlichen Eigenschaften, die diesen Zustand rein weitervererben, wie vor allem bei Pflanzenbastarden, z. B. dem später noch zu besprechenden Aegilops-Bastard beobachtet wurde, oder vielleicht richtiger gesagt, beobachtet sein sollte. Bei anderen zeigten sich aber die elterlichen Eigenschaften in der späteren Nachkommenschaft in der allerverschiedensten Weise gemischt. Besonderes Interesse fanden solche Fälle natürlich wegen ihrer praktischen Bedeutung. Denn wenn in der Nachkommenschaft der Bastarde eine solche „Variabilität" auftrat, so konnte dies entweder im Interesse der Hervorbringung neuer Handelssorten sehr begrüßt werden, oder bei der Sorge um Erzielung „reinblütiger" Formen die Bastardierung verabscheuen lassen. Für unseren jetzigen Standpunkt sind derartige Beobachtungen natürlich besonders interessant. So lesen wir bei Darwin: „Wenn zwei distinkte Rassen gekreuzt werden, so sind die Nachkommen der ersten Generation allgemein nahezu gleichförmig im Charakter . . . Aber um von ihnen weiter zu züchten, sind sie, wie man gefunden hat, völlig nutzlos; denn wenn sie auch selbst im Charakter gleichförmig sein mögen, so ergeben sie doch, wenn sie gepaart werden, viele Generationen hindurch erstaunlich verschiedenartige Nachkommen. Der Züchter wird zur Verzweiflung getrieben und kommt zu dem Schluß, daß er nie imstande sein werde, eine intermediäre Rasse zu bilden." Da haben wir den Beobachtungskern der Mendelschen Entdeckungen bereits niedergelegt! Ja auf botanischer Seite wußte man sogar, daß in den späteren Bastardgenerationen nicht nur eine „Variabilität" zu konstatieren ist, sondern daß die Charaktere der Eltern wieder rein erscheinen können, und Naudin fand 1862 dafür eine Erklärung, die sich kaum von der Mendelschen unterscheidet.

Bei dieser Verschiedenartigkeit der späteren Bastardgenerationen fiel nun vor allem auch eins auf, daß oft Charaktere auftraten, die die Eltern nicht besessen hatten. Ihre nähere Betrachtung führte zu der Auffassung, daß es Charaktere der Ahnenformen seien, Atavismen, die durch die Kreuzung zum Vorschein gebracht wurden. So kam bei Kreuzung von Hühnerrassen in der Nachkommenschaft plötzlich die Farbe des wilden Bankivahuhnes, des vermutlichen Vorfahren der domestizierten Hühner zum Vorschein; und besonders berühmt wurden ja Darwins Taubenkreuzungen, die zeigten, daß in der Bastardnachkommenschaft verschiedenartiger Taubenrassen die Farbe und Zeichnung der wilden Felstaube auftritt. Ein Zusammenhang dieser Erscheinung mit den anderen ebenso zusammenhangslosen Erfahrungen der Bastardforschung konnte aber nicht eruiert werden. Und den schon erwähnten lassen sich so noch manche isoliert stehende Befunde anschließen. So war bekannt, daß durch Bastardierung einzelne Eigenschaften von einer Rasse gesondert abgespalten und mit einer anderen verbunden werden können, eine Methode, die besonders in der gärtnerischen Praxis eine große Rolle spielte und spielt. Der Erfolg konnte aber immer nur durch sorgfältige Auswahl in einer Reihe von Generationen erzielt werden. So berichtet Darwin, daß Lord Orford seine berühmte Meute von Windspielen einmal mit einer Bulldogge kreuzte, „welche Rasse deshalb gewählt wurde, weil ihr das Vermögen des Spürens abgeht, und weil sie das besitzt, was gewünscht wurde, Mut und Ausdauer. In dem Verlauf von sechs oder sieben Generationen waren alle Spuren der äußeren Form der Bulldogge eliminiert, aber der Mut und die Ausdauer blieben“.

Diese wenigen Beispiele aus den Resultaten der älteren Bastardforschung mögen genügen. Sie zeigen ausreichend, warum die Anschauung herrschen konnte, daß in dies Chaos keine Gesetzmäßigkeit gebracht werden könne. Und wie verständlich erscheinen uns jetzt die Mehrzahl der Erscheinungen, seit der geniale Scharfblick Mendels die in ihrer Grundlage so einfache Gesetzmäßigkeit fand, die all dem zugrunde liegt. Mendels klassische Schrift erschien im Jahre 1865, um 35 Jahre hindurch unbekannt zu bleiben. Und doch hätte ihr Bekanntwerden die größten Perspektiven eröffnen müssen. Welche

Entwicklung die Biologie genommen haben würde, wenn Darwin sie gekannt hätte, bemerkt einmal Bateson, ist kaum auszudenken. Merkwürdigerweise aber hatten Größen seines Faches, wie Nägeli, nicht den Weitblick, die Bedeutung dieser Forschungen zu erkennen. Andere, die vielleicht dazu befähigt gewesen wären, bekamen die an verborgenem Ort publizierte Schrift nicht zu sehen, und da Mendel selbst nicht mehr darauf zurückkam, blieb sie verschollen, bis im Jahre 1900 gleichzeitig de Vries, Correns und Tschermak sie ans Licht zogen. Welchen Einfluß diese kurze Publikation seitdem auf die gesamte Biologie gewonnen hat, ist heute jedermann bekannt; das äußere Symbol dafür ist die Bezeichnung Mendelismus für die ganze moderne Bastardlehre. Die klassische Schrift des Augustinerpaters vom Königskloster in Brünn ist in ihrer Kürze und wundervollen Klarheit noch heute, wo so viel Material gleicher Art vorliegt, die beste Lektüre zur Einführung in die moderne Bastardlehre, so daß wir sie auch hier zum Ausgangspunkt nehmen wollen. Wer Mendels Methode, Resultate und Schlüsse verstanden hat, ist für das Verständnis aller weiteren Befunde ausgerüstet.

Mendels Erfolg in dem Bestreben, ein Gesetz der Bastardierung zu finden, basiert auf der klaren Erkenntnis der Notwendigkeit, daß einmal die Versuche in solchem Maßstab ausgeführt werden müssen, daß man die Zahl der verschiedenartigen Bastardnachkommen genau feststellen kann, daß man ferner die Formen den richtigen Generationen zuordnen und so ihre Zahlenbeziehungen vergleichen kann. In achtjähriger Arbeit führte er seine Versuche an Erbsen aus, die ihm aus verschiedenen Gründen das geeignete Material schienen. Sie besitzen eine Anzahl gut unterscheidbarer konstanter Rassen, sie haben Selbstbefruchtung, die stattfindet, bevor sich die Blüte öffnet, so daß Fremdbestäubung leicht ausgeschlossen werden kann, und die Bastarde zeigen normale Fruchtbarkeit. Für den Versuch wurden nun verschiedene Rassen gewählt, nachdem im Vorversuch festgestellt war, daß sie reine Nachkommen gaben. Um zu verfolgen, wie sich die Charaktere der Pflanzen in der Nachkommenschaft verhalten, wurde — und das ist wieder einer der scheinbar so einfachen Grundgedanken — jedes Paar von Charakteren, durch das sich zwei Rassen unterscheiden, getrennt

betrachtet, also ebensoviel Einzelexperimente ausgeführt, als Unterscheidungsmerkmale vorhanden waren. Als zur Verfolgung geeignet wurden sieben Merkmalspaare gewählt, nämlich:

1. Die Samen sind entweder rund oder kantig.
2. Die Cotyledonen im Samen, die durch die Schale durchschimmern, sind entweder hellgelb oder orange bzw. grün.
3. Die Samenschale ist entweder weiß oder gefärbt (grau, graubraun, lederbraun, violett gefleckt). In ersterem Fall sind auch die Blüten weiß, in letzterem farbig (Purpur, violett und rot.)
4. Die reifen Hülsen sind entweder einfach aufgeblasen oder zwischen den Samen tief eingeschnitten.
5. Die unreifen Hülsen sind grün oder gelb.
6. Die Blüten sind entweder achsenständig oder endständig.
7. Die Stammachse ist entweder sehr lang oder kurz (etwa 5 : 1).

Pflanzen mit diesen Eigenschaften wurden also paarweise gekreuzt, und zwar nach beiden Richtungen, was sich für den Erfolg als gleichgültig erwies. Die erste Bastardgeneration, die wir gleich hier mit der jetzt allgemein üblichen Punnettschen Bezeichnung als die F_1 (1. Filial)-Generation bezeichnen wollen, zeigte nun in allen Kulturen eine völlige Gleichheit, sie folgte nämlich in ihrem Aussehen ausschließlich dem einen der Eltern. Also im ersten Fall waren sämtliche Samen rund, die Eigenschaft kantig schien verschwunden. Mendel bezeichnet nun die ausschließlich sichtbare Eigenschaft als die dominante, die nicht sichtbare, aber, wie sich gleich zeigen wird, doch noch vorhandene, als die rezessive, und in der obigen Aufzählung sind die Charaktere, die sich als dominant erwiesen, gesperrt gedruckt. Diese F_1-Pflanzen wurden nun durch Selbstbefruchtung vermehrt und so die folgende, die F_2-Generation erhalten. Und in ihr traten nun wieder die reinen Charaktere der beiden Elternpflanzen auf, und zwar waren es typisch in sämtlichen Kulturen auf je 3 dominante 1 rezessiver; Zwischenformen aber fanden sich nie. Die genauen Zahlen für die 7 Versuchsreihen gibt die folgende Tabelle:

Nr.	Charakter	Gesamtzahl in F_2	Davon Dominante D	Davon Rezessive R	$D : R$	Gezählt wurden:
1	Samengestalt. . .	7324	5474	1850	2,96 : 1	die Samen
2	Farbe der Cotyledonen.	8023	6022	2001	3,01 : 1	die Samen
3	Farbe der Samenschalen u. Blüten	929	705	224	3,15 : 1	Ganze Pflanzen
4	Form der Hülsen.	1181	882	299	2,95 : 1	» »
5	Farbe der Hülsen	580	428	152	2,82 : 1	» »
6	Blütenstellung . .	858	651	207	3,14 : 1	» »
7	Achsenlänge . . .	1064	787	277	2,84 : 1	» »
	Σ	19959	14949	5010	2,98 : 1	Σ

Es sei hier gleich hinzugefügt, daß Mendels Experimente von einer großen Zahl von Forschern wiederholt und bestätigt wurden. Die folgende Tabelle, die Johannsen zusammenstellte, gibt die Gesamtresultate aller dieser Versuche, die wie ersichtlich, mit größter Genauigkeit das Verhältnis 3 : 1 ergeben, da die geringe Abweichung innerhalb der berechneten Fehlergrenze liegt:

Forscher	D Gelbe Samen	R Grüne Samen	Gesamtzahl	$D : R$	Mittlere Fehler
Mendel 1865 . . .	6022	2001	8023	3,0024 : 0,9976	± 0,0193
Correns 1900 . . .	1394	453	1847	3,0189 : 0,9811	± 0,0403
Tschermak 1900. .	3580	1190	4770	3,0021 : 0,9979	± 0,0251
Hurst 1904	1310	445	1755	2,9858 : 1,0142	± 0,0413
Bateson u. A. 1905 .	11903	3903	15806	3,0123 : 0,9877	± 0,0138
Lock 1905	1438	514	1952	2,9467 : 1,0533	± 0,0392
Sämtliche	25647	8506	34153	3,0038 : 0,9962	± 0,0094

Die weitere Frage ist nun die, was aus den 3 Dominanten und 1 Rezessiven in der folgenden Generation F_3 wird, die wieder durch Selbstbefruchtung mit Registrierung jeder einzelnen Pflanze erhalten wurde. Dabei zeigte sich, daß die Rezessiven ausschließlich Nachkommen ihrer eigenen Art gaben. Die Dominanten erwiesen sich aber als von zweierlei Art. Ein Drittel von ihnen gab ebenfalls nur Nachkommenschaft

gleicher Art, zwei Drittel aber verhielten sich ebenso wie die Bastarde in F_1, d. h. ihre Nachkommenschaft war wieder im Verhältnis von 3 Dominanten zu 1 Rezessiven gespalten. Um eine wirklich beobachtete Zahl zu nennen, so gaben von 565 Pflanzen, die aus runden (dominanten) Samen von F_2 gezogen waren, 193 nur runde Samen, 372 aber runde und kantige im Verhältnis von 3 : 1. Da sämtliche Versuche die gleichen Zahlenverhältnisse ergaben, so folgt daraus, daß die Pflanzen in F_2 aus drei Gruppen bestehen, $^1/_4$, welche nur den dominanten Charakter besitzen, $^1/_2$, welche nur den rezessiven haben, sowie $^2/_4$, welche ebenso zusammengesetzt sind, wie die Bastarde von F_1, also beide Charaktere vereinigen.

Die Zucht in weiteren 6 Generationen zeigte nun, daß stets das gleiche stattfindet, daß nämlich die Viertel reiner Dominanten und reiner Rezessiven immer nur reine Nachkommen ergaben, die $^2/_4$ Bastarde aber immer wieder im Verhältnis von 1 Dominante : 2 Bastarden : 1 Rezessiven spalten. Wenn A der dominante, a der rezessive Charakter ist, so erfolgt stets die Spaltung der Bastarde in

$$A + 2Aa + a.$$

Es folgt daraus, daß in jeder Generation immer wieder die Charaktere der Bastardeltern rein abgespalten werden, so daß bei Fortpflanzung in Inzucht und bei gleichmäßiger Fruchtbarkeit der Bastarde immer zahlreicher die Stammformen auftreten, ohne daß die Bastardformen völlig verschwänden. Wenn angenommen wird, daß jede Pflanze nur 4 Samen reife, so ergäben sich in weiteren Generationen die Zahlen:

Generation	A	Aa	a		A	: Aa	: a
1	1	2	1		1	: 2	: 1
2	6	4	6	=	3	: 2	: 3
3	28	8	28		7	: 2	: 7
4	120	16	120		15	: 2	: 15
5	496	32	496		31	: 2	: 31
n					$2^n - 1$	: 2	: $2^n - 1$

Und nun ging Mendel dazu über, Bastarde zu untersuchen, deren Eltern sich in 2 oder mehr Paaren von Charakteren unterscheiden (Dihybriden, Trihybriden usw.), also z. B. wenn die Mutterpflanze runde gelbe Samen, die Vaterpflanze kantige grüne besitzt. Es zeigte sich dabei, daß in F_1 ausschließlich die dominanten Merkmale sicht-

bar waren, gleichgültig ob sie sich auf einer der Elternpflanzen allein befunden hatten, oder teils auf einer, teils auf der anderen. In dem Beispiel also hatten alle F_1-Pflanzen runde und gelbe Samen. In F_2 aber trat wieder eine Spaltung ein und zwar erschienen alle 4 möglichen Kombinationen, nämlich

I. 315 runde gelbe,
II. 101 kantige gelbe,
III. 108 runde grüne,
IV. 32 kantige grüne.

Es sollen nun wieder die Buchstaben *A* rund, *a* kantig, *B* gelb, *b* grün bedeuten, also die dominanten mit großen, die rezessiven mit kleinen Symbolen benannt sein. Wenn dann aus diesen Samen die Pflanzen gezogen und gereift wurden, so mußten deren Samen zeigen, ob die betreffenden Pflanzen in ihren Charakteren rein oder Bastarde waren. Es zeigte sich dann, daß von Gruppe I hervorbrachten

38 Pflanzen runde gelbe Samen, also beschaffen waren *A B*
65 » » » oder grüne, also beschaffen waren *A B b*
60 » » » u. kantige gelbe, also beschaffen waren *A a B*
138 » » » u. grüne, sowie kantige gelbe und grüne, also beschaffen waren *A a B b*.

Es waren also in dieser Gruppe sämtliche Kombinationen vorhanden, die möglich sind, wenn immer die beiden Dominanten mit auftreten. Die II. Gruppe ergab

28 Pflanzen mit kantigen gelben Samen, Beschaffenheit also *a B*
68 » » » » u. grünen Samen, Beschaffenheit also *a B b*.

Es fanden sich also die beiden Kombinationen, die mit der einen Dominante *B* möglich sind. Gruppe III ergab sodann:

35 Pflanzen mit runden grünen Samen, Beschaffenheit demnach *A b*
67 » » » u. kantigen grünen, » » *A a b*,

das heißt also die beiden möglichen Kombinationen mit der anderen Dominanten *A*. Endlich die Pflanzen aus Gruppe IV gaben sämtlich Samen von gleichem Charakter:

30 Pflanzen mit kantigen grünen Samen, beschaffen also *a b*.

Sie enthielten also nur die beiden reinen Rezessive.

Diese sämtlichen Pflanzen lassen sich nun nach diesen Ergebnissen in 3 Gruppen ordnen. 1. *AB*, *aB*, *Ab*, *ab*, die alle durchschnittlich 33 mal auftraten und jeden Charakter nur rein besitzen, entweder dominant oder rezessiv. In der Tat ist ihre Nachkommenschaft in der nächsten Generation ebenso beschaffen. 2. *ABb*, *aBb*, *AaB*, *Aab*, die im Durchschnitt je 65 mal kamen und in je einem Charakter Bastarde sind, d. h. das dominante und rezessive Merkmal tragen, im anderen aber rein sind. In der nächsten Generation bleibt dementsprechend das eine Merkmal rein, das andere variiert wieder. 3. Die Form *AaBb*, die 138 mal auftrat und in beiden Eigenschaften Bastard ist, daher in der nächsten Generation genau das gleiche ergab wie F_2 aus F_1. Das Verhältnis dieser 3 Gruppen zeigt sich aber auf das Beste wie 1 : 2 : 4. Ordnet man daher die Individuen von F_2 ansteigend nach ihrem Bastardcharakter an, so ergibt sich die Reihe:

Fig. 61.
Umriß einer von Darbishire gezüchteten F_2 Erbsenpflanze aus der Kreuzung gelbe und grüne Samen mit Spaltung in 3 gelbe (schwarz), 1 grünen (weiß) nach Darbishire.

$$AB + Ab + aB + ab + 2\,ABb + 2\,aBb + 2\,AaB + 2\,Aab + 4\,AaBb.$$

Diese aber ist, wie Mendel erkannte, die Kombinationsreihe, die aus der Kombination der beiden Ausdrücke entsteht:

$$A + 2\,Aa + a$$
$$B + 2\,Bb + b.$$

Daraus folgt aber, daß bei der Bastardierung mit mehreren Merkmalspaaren ein jedes sich völlig unabhängig vom anderen verhält und sie sich in allen Arten kombinieren können, die sich aus der Spaltung der Einzelcharaktere entwickeln lassen. Oder anders ausgedrückt, und das ist vielleicht das wichtigste allgemeine Resultat, der Organismus besteht aus einheitlichen Erbeigenschaften, die unabhängig voneinander vererbt werden. Der endgültige Beweis dafür ist darin gegeben, daß wenn alle 7 Charaktere berücksichtigt werden, durch Bastardierung $2^7 = 128$ verschieden kombinierte, aber konstante Formen entstehen können (bei 2 Eigenschaften waren es ja $2^2 = 4$), die im Experiment auch alle gezüchtet wurden.

Und nun kommen wir zu der scharfsinnigen Überlegung, die Mendel anstellte, um alle diese Tatsachen zu erklären, und die das nicht nur tut, sondern auch in den Stand setzt, alle seither untersuchten Bastardfälle zu erklären, ja sogar das Resultat voraus zu berechnen. Mendel schließt: In der Nachkommenschaft der Bastarde erscheinen so viele konstante Formen, als Kombinationen zwischen den Eigenschaften denkbar sind. Erfahrungsgemäß sind die Formen konstant, die, wie bei jeder gewöhnlichen Befruchtung, aus der Vereinigung gleichartiger Geschlechtszellen, Gameten, hervorgehen. Da aber alle die verschiedenen konstanten Formen aus einer Bastardpflanze gebildet werden, so müssen in ihren Geschlechtsorganen so viele Arten von Geschlechtszellen mit den entsprechenden Eigenschaften gebildet werden, als es konstante Kombinationen gibt. Die Bastarde müssen also — und zwar in gleicher Zahl — reine Gameten bilden mit den möglichen Kombinationen der reinen Eigenschaften. Der Bastard *ABab* bildet demnach Gameten *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Unter dieser Annahme, der berühmten Reinheit der Gameten, werden aber alle beobachteten Tatsachen erklärt. Ist sie richtig, so muß sich für jede Kreuzung das Resultat voraussagen lassen. Zur Probe wurde dann unter anderem die schon oft angeführte Dihybride aus den Elternpflanzen *AB* und *ab* (d. h. rund gelb und kantig grün) bestäubt mit Pollen der einen Elternpflanze *ab*. Die Dihybride *ABab* muß also Eier bilden *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, so daß diese bestäubt mit Pollen von *ab* nur geben können:

A Bab *A bab* *a Bab* *a bab*,

das heißt die Nachkommenschaft muß in gleicher Zahl rund gelb, rund grün, kantig gelb und kantig grün sein. Das Resultat aber war 31 runde gelbe, 26 runde grüne, 27 kantige gelbe und 26 kantige grüne. Und genau so gut stimmten sämtliche anderen Kontrollen, so daß in der Tat bewiesen war, daß die Bastarde reine Gameten aller Kombinationen bilden.

Unter diesen Umständen läßt sich natürlich leicht bestimmen, was aus jeder Bastardierung in F_2 und weiterhin entstehen muß. Handelt es sich um ein Eigenschaftspaar $A + a$, so heißt der Bastard Aa, und wenn er reine Gameten bildet, sind diese entweder A oder a. Bei Selbstbefruchtung bzw. Inzucht in F_1 können A und a vom Vater wie der Mutter so zusammenkommen, wie es der Zufall gibt. Es werden also zu gleichen Teilen entstehen nach folgendem Schema

$$\begin{array}{lcccc} \text{Pollen} & A & A & a & a \\ & \downarrow & \swarrow\!\!\searrow & & \downarrow \\ \text{Eier} & A & A & a & a \end{array}$$

$$\text{also} \quad AA + Aa + aA + aa.$$

Das ist aber genau das Verhältnis, das wir oben verwirklicht gesehen haben,

$$\underbrace{AA + Aa + aA}_{\text{3 Dominante}} + aa$$

$$\text{3 Dominante} : \text{1 Rezessive}$$

$$\overbrace{\text{1 rein Dominant} : \text{2 Dominantrezessive}}$$

muß rein bleiben — muß weiterspalten in — muß rein bleiben

$$AA + Aa + aA + aa \text{ usw.}$$

Ebenso muß sich dann aber auch das Verhältnis für 2 Eigenschaftspaare berechnen lassen. Wenn der Bastard $ABab$ alle Kombinationen reiner Gameten liefert, so sind diese AB, Ab, aB, ab. Es kann sich also bei der Befruchtung jeder dieser Gameten des einen Elters mit jedem des anderen verbinden, also

AB mit AB	Ab mit AB	aB mit AB	ab mit AB
» » Ab	» » Ab	» » Ab	» » Ab
» » aB	» » aB	» » aB	» » aB
» » ab	» » ab	» » ab	» » ab.

Es gibt also 16 Kombinationen. Man führt jetzt allgemein diese Kombination mittels des von Punnett eingeführten Kombinationsschemas aus, das auf den ersten Blick auch in schwierigeren Fällen das

Resultat erkennen läßt. Ein Quadrat wird in so viele kleine Quadrate eingeteilt als Kombinationen möglich sind, bei 2 Eigenschaftspaaren also 16. Es werden dann die Gametenarten horizontal und vertikal daneben geschrieben und dann in allen senkrecht von ihnen ausgehenden Rubriken wiederholt. Für obigen Fall lautet dann das Schema:

Gameten:	*A B*	*A b*	*a B*	*a b*
A B	*A B* *A B* **rund gelb 1** I	*A b* *A B* rund gelb 2 V	*a B* *A B* rund gelb 3 VI	*a b* *A B* rund gelb 4 IX
A b	*A B* *A b* rund gelb 5 V	*A b* *A b* **rundgrün 1** II	*a B* *A b* rund gelb 6 IX	*a b* *A b* rund grün 2 VII
a B	*A B* *a B* rund gelb 7 VI	*A b* *a B* rund gelb 8 X	*a B* *a B* **kantig gelb 1** III	*a b* *a B* kantig gelb 2 VIII
a b	*A B* *a b* rund gelb 9 IX	*A b* *a b* rund grün 3 VII	*a B* *a b* kantig gelb 3 VIII	*a b* *a b* **kantiggrün 1** IV

Aus dem Schema ersieht man sofort folgendes: 1. Das Gesamtresultat bei der Spaltung von 2 Eigenschaftspaaren ist in F_2 ein Aufspalten im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1; und zwar zeigen je 9 Individuen von 16 die beiden dominanten Eigenschaften (*A*, *B*), je 3 die eine Dominante mit der anderen Rezessiven (*A*, *b*), je 3 die andere Dominante mit der einen Rezessiven (*a*, *B*), und je 1 unter 16 nur die beiden rezessiven Eigenschaften (*a*, *b*). Oben S. 151 wurde das wirkliche Resultat Mendels aus dieser Spaltung angegeben und man sieht, daß in der Tat das beobachtete Verhältnis von 315 : 101 : 108 : 32 gut mit dem erwarteten, nämlich 313,8 : 104,4 : 104,4 : 34,8 übereinstimmt.

2. Man erkennt, daß unter 16 Individuen nur 4 vorhanden sind, deren Bezeichnung fett gedruckt ist, die nicht Bastardnatur haben,

da sie von jedem Eigenschaftspaar nur eine Eigenschaft (also entweder große oder kleine Buchstaben einer Art) rein besitzen. Von diesen 4 Individuen gehört jedes einer der 4 Gruppen von Formen, die resultieren, an. Eines ist also rein in bezug auf die beiden dominanten Eigenschaften (*AABB*), also als einziges unter 9 dieser Gruppe, je eines ist rein in bezug auf eine dominante und die andere rezessive Eigenschaft (*AAbb* oder *aaBB*), also nur eines unter 3 dieser Gruppe, und eines ist endlich rein in bezug auf die beiden Rezessiven (*aabb*). Da die letzte Gruppe nur 1 von 16 enthält, sind also Individuen mit beiden rezessiven Eigenschaften immer rein. Es würden also nur diese 4 von 16 Individuen bei Selbstbefruchtung rein weiter züchten (natürlich ebenso bei Paarung mit einem anderen Individuum gleicher Konstitution), alle anderen müssen nach Maßgabe ihrer Zusammensetzung weiterspalten.

3. Es werden unter den 16 Formen im ganzen nach ihrer Zusammensetzung 9 Genotypen vertreten sein, die im Schema mit I—IX bezeichnet sind, obwohl äußerlich sichtbar nur die genannten 4 Typen, also Phänotypen, auftreten. I—IV sind die 4 reinen Formen, die eben benannt wurden und die je 1 mal vorkommen. V und VI, die je 2 mal sich finden, enthalten außer den beiden dominanten Eigenschaften noch eine bzw. die andere Rezessive. VII und VIII, die sich ebenfalls zweimal finden, enthalten eine bzw. die andere Dominante und zwei Rezessive und endlich IX, der viermal vertreten ist, wird durch den Besitz aller 4 Eigenschaften charakterisiert. Es werden also aus dem Schema die 9 Formen abgelesen, die Mendel, wie wir gesehen haben, gefunden und zur Kombinationsreihe zusammengestellt hatte.

Führen wir, um diese so instruktive Methode sicher zu beherrschen, nun auch noch eine Kombination von 3 Eigenschaftspaaren durch, wobei wir den von Mendel wirklich durchgeführten Fall betrachten, daß gekreuzt werden 2 Pflanzen von der Beschaffenheit:

A runde Samen,	*a* kantige Samen,
B gelbe Cotyledonen,	*b* grüne Cotyledonen,
C graubraune Samenschale,	*c* weiße Samenschale.

Der Bastard heißt also *ABCabc* und erscheint rund, gelb, graubraun. Wenn er reine Gameten bildet, so können diese von 8 verschiedenen

Zusammensetzungen sein, entsprechend den 8 möglichen Kombinationen der 3 Buchstabenpaare. Die Gameten lauten also:

ABC *ABc* *AbC* *aBC* *Abc* *aBc* *abC* *abc*

Ihre Kombination ergibt also 8 × 8 = 64 Möglichkeiten:

	ABC	*ABc*	*AbC*	*aBC*	*Abc*	*aBc*	*abC*	*abc*
ABC	*ABC* *ABC* ! **1**	*ABc* *ABC* ! 2	*AbC* *ABC* ! 3	*aBC* *ABC* ! 4	*Abc* *ABC* ! 5	*aBc* *ABC* ! 6	*abC* *ABC* ! 7	*abc* *ABC* ! 8
ABc	*ABC* *ABc* ! 9	*ABc* *ABc* ? **1**	*AbC* *ABc* ! 10	*aBC* *ABc* ! 11	*Abc* *ABc* ? 2	*aBc* *ABc* ? 3	*abC* *ABc* ! 12	*abc* *ABc* ? 4
AbC	*ABC* *AbC* ! 13	*ABc* *AbC* ! 14	*AbC* *AbC* ; **1**	*aBC* *AbC* ! 15	*Abc* *AbC* ; 2	*aBc* *AbC* ! 16	*abC* *AbC* : 3	*abc* *AbC* ; 4
aBC	*ABC* *aBC* ! 17	*ABc* *aBC* ! 18	*AbC* *aBC* ! 19	*aBC* *aBC* : **1**	*Abc* *aBC* ! 20	*aBc* *aBC* : 2	*abC* *aBC* : 3	*abc* *aBC* : 4
Abc	*ABC* *Abc* ! 21	*ABc* *Abc* ? 5	*AbC* *Abc* ; 5	*aBC* *Abc* ! 22	*Abc* *Abc* — **1**	*aBc* *Abc* ? 6	*abC* *Abc* ; 6	*abc* *Abc* — 2
aBc	*ABC* *aBc* ! 23	*ABc* *aBc* ? 7	*AbC* *aBc* ! 24	*aBC* *aBc* : 5	*Abc* *aBc* ? 8	*aBc* *aBc* + **1**	*abC* *aBc* : 6	*abc* *aBc* + 2
abC	*ABC* *abC* ! 25	*ABc* *abC* ! 26	*AbC* *abC* ; 7	*aBC* *abC* : 7	*Abc* *abC* ; 8	*aBc* *abC* : 8	*abC* *abC* × **1**	*abc* *abC* × 2
abc	*ABC* *abc* ! 27	*ABc* *abc* ? 9	*AbC* *abc* ; 9	*aBC* *abc* : 9	*Abc* *abc* — 3	*aBc* *abc* + 3	*abC* *abc* × 3	*abc* *abc* **1**

Dies Schema zeigt nun, daß im ganzen 8 verschiedene Samenarten auftreten. 1. runde, gelbe, graubraune *ABC*, 2. runde, gelbe, weiße *ABc*, 3. runde, grüne, graubraune *AbC*, 4. kantige, gelbe, graubraune *aBC*, 5. runde, grüne, weiße *Abc*, 6. kantige, gelbe, weiße *aBc*, 7. kantige, grüne, graubraune *abC* und 8. kantige, grüne, weiße *abc*. Die erste

Gruppe mit allen 3 dominanten Eigenschaften *ABC* ist mit ! gekennzeichnet und umfaßt 27 von 64 Individuen. Unter diesen ist wieder nur eines, das mit der fetten Zahl **1**, rein. Die 2.—4. Gruppe, die je 2 dominante und 1 rezessive Eigenschaft zeigen, also *ABc*, *AbC*, *aBC* ist in je 9 Exemplaren vorhanden, bezeichnet mit ? ; : . Auch hier ist immer nur je 1 Exemplar (mit der fetten Zahl) rein. Die 5.—7. Gruppe besitzt eine dominante und 2 rezessive Eigenschaften, also *Abc*, *aBc*, *abC*, und kommt in je 3 Exemplaren vor, bezeichnet durch — + × und auch hier wieder nur je ein reines Individuum. Endlich enthält die 8. Gruppe mit allen 3 rezessiven Eigenschaften *abc* nur ein reines Individuum.

Es erscheinen also sichtlich 8 verschiedene Typen und zwar sind das, um uns nun wieder der alten Ausdrucksweise zu bedienen, Phänotypen. Denn nach der Gametenzusammensetzung sind 27 verschiedene Typen, Genotypen, zu unterscheiden (bei 2 Eigenschaften waren es 9). Würden wir sie im Schema auszählen, so fänden wir 8 reine Typen je 1 mal, 12 Typen mit je 2 Eigenschaften rein und der 3. unrein je 2 mal, 6 Typen mit je einer Eigenschaft rein und zweien unrein je 4 mal und einen Typus mit allen 3 Eigenschaften unrein (also *ABCabc*) in 8 Exemplaren. Es lautet also die Phänotypenverteilung:

27 *ABC* : 9 *AbC* : 9 *ABc* : 9 *aBC* : 3 *Abc* : 3 *aBc* : 3 *abC* : 1 *abc*

Die genotypische Verteilung dagegen:

1 *ABC* : 1 *ABc* : 1 *AbC* : 1 *aBC* : 1 *Abc* : 1 *aBc* : 1 *abC* : 1 *abc* : 2 *ABCc* : 2 *AbCc* : 2 *aBCc* : 2 *abCc* : 2 *ABbC* : 2 *ABbc* : 2 *aBbC* : 2 *aBbc* : 2 *AaBC* : 2 *AaBc* : 2 *AabC* : 2 *Aabc* : 4 *ABbCc* : 4 *aBbCc* : 4 *AaBCc* : 4 *AabCc* : 4 *AaBbC* : 4 *AaBbc* : 8 *AaBbCc*

In dem wirklichen Versuch Mendels waren die Zahlen der Pflanzen, die sich als zu diesen 27 Genotypen zugehörig erwiesen:

8 + 14 + 9 + 11 + 8 + 10 + 10 + 7 + 22 + 17 + 25 + 20 + 15 + 18 + 19
+ 24 + 14 + 18 + 20 + 16 + 45 + 36 + 38 + 40 + 49 + 48 + 78

also in guter Übereinstimmung mit dem erwarteten Verhältnis:

1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 4 : 4 : 4 : 4 : 4 : 4 : 8.

Wir sehen somit, wie auch für 3 Eigenschaften aus dem Kombinationsschema alle Erwartungen des Versuchs herausgelesen werden können. Da also die Erwartungen sich alle bei der Annahme der Rein-

heit der Gameten aus der Kombinationsrechnung ergeben, so lassen sich natürlich alle Zahlenmöglichkeiten auf einfache Weise berechnen. Wir haben gesehen, daß bei einem Paar von Eigenschaften oder Allelomorphen die Spaltung in F_2 im Verhältnis von 3 : 1 eintritt, also in $\frac{3}{4} + \frac{1}{4}$ Individuen. Da sich das Verhalten bei mehreren Eigenschaften nun aus dem der einzelnen Eigenschaften kombiniert, so muß für 2 Eigenschaften das Resultat sein

$$\left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}\right)\left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}\right) = \frac{9}{16} + 2 \cdot \frac{3}{16} + \frac{1}{16}$$

und für 3 Eigenschaften

$$\left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}\right)^3 = \frac{27}{64} + 3 \cdot \frac{9}{64} + 3 \cdot \frac{3}{64} + \frac{1}{64}$$

also das, was wir soeben im Kombinationsschema gesehen haben. Allgemein also für n Eigenschaften $= \left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}\right)^n$

Es beträgt somit die Anzahl der in F_2 auftretenden Phänotypen 2^n, also bei 3 Eigenschaften 8. Unter diesen sind, wie wir gesehen haben, ebenfalls 2^n rein, und ebenso groß ist ja die Zahl der möglichen Gametenarten des Bastards. Von diesen 2^n Phänotypen zeigt einer die Charaktere sämtlicher n (im Beispiel 3) dominanten Eigenschaften, je einer den Charakter von $n - 1$ Dominanten und 1 Rezessiven (im Beispiel 2 Dom. und 1 Rez.), je einer den von $n - 2$ dominanten und 2 rezessiven (im Beispiel 1 Dom. und 2 Rez.) usw. und schließlich einer den Charakter sämtlicher, also n rezessiven Eigenschaften. Die Zahlenverhältnisse dieser 2^n Phänotypen sind die, daß unter 2^{2n} Individuen (im Beispiel $2^{2 \times 3} = 64$) 3^n (also $3^3 = 27$) sämtliche n Dominanten haben, je 3^{n-1} $n - 1$ Dominanten und 1 Rezessiv ($3^{3-1} = 9$), je 3^{n-2} $n - 2$ Dominanten und 2 Rezessive ($3^{3-2} = 3$) und so weiter bis $3^0 = 1$ sämtliche Rezessive.

Wir können an dieser Stelle uns gleich auch mit der jetzt allgemein üblichen Nomenklatur vertraut machen. Das was wir hier reine Typen nannten, wird als homozygot bezeichnet und unreine als heterozygot. Also eine Form ist in bezug auf eine betrachtete Eigenschaft homozygot, wenn sie ihren Erbfaktor in gleicher Weise von beiden Eltern erhielt, in zwei Portionen besitzt, in der Buchstabenformel für die be-

treffende Eigenschaft nur große oder nur kleine Buchstaben vorkommen; sie ist darin heterozygot, wenn sie von beiden Eltern verschiedene Eigenschaften erhielt, jede nur in einer Portion, in der Formel also ein großer und ein kleiner Buchstabe steht. In bezug auf eine homozygote Eigenschaft wird nur eine Sorte Gameten gebildet, in bezug auf eine heterozygote zwei Sorten und bei Heterozygotie in mehreren Eigenschaften soviele als Kombinationsmöglichkeiten vorhanden. Das ist also nur eine etwas anders geartete Ausdrucksweise.

Es ist wohl aus der Darstellung der wichtigsten Resultate Mendels und ihrer Konsequenzen nicht nur der geniale Scharfblick dieses Forschers sichtbar geworden, sondern auch die Tatsache verständlich, wieso diese Untersuchungen bei ihrem wirklichen Bekanntwerden eine so gewaltige Wirkung auf die gesamte Biologie ausübten. Konnte man sich doch nichts Befriedigenderes vorstellen als den Gedanken, die ganzen Erblichkeitserscheinungen in ein einfaches Gesetz fassen zu können. Die außerordentliche Fülle von Tatsachenmaterial, die seitdem bekannt geworden ist und die in ihrer durch Mendels Arbeitsmethode gekennzeichneten Gesamtheit den „Mendelismus" zu einem besonderen Wissenszweig der Biologie erhoben hat, hat so weittragende Bestätigungen des Grundgedankens der Mendelschen Gesetze gebracht, daß es heute nicht wenige Forscher gibt — und es sind gerade die erfahrensten, — die überzeugt sind, daß es überhaupt nur eine Art von Vererbung, die Mendelsche, gebe. Wir wollen deshalb in den folgenden Vorlesungen die wichtigsten Tatsachen des Mendelismus an Hand ausgewählter Beispiele kennen lernen.

Achte Vorlesung.

Die Dominanzregel. Reine, unvollständige, fluktuierende und wechselnde Dominanz. Intermediäre und Mosaikbastarde. Die Ursachen der verschiedenen Dominanzerscheinungen, ihre Erforschung im biologischen und entwicklungsmechanischen Experiment.

Die Hauptgesetze, die aus Mendels Untersuchungen folgen, sind 1. die Dominanzregel, 2. das Gesetz der Spaltung der Eigenschaften nach berechenbaren Verhältnissen, 3. die Reinheit der Gameten, aus

der die Spaltungsgesetze gefolgert werden, 4. die Zusammensetzung der Organismen aus Erbeinheiten. Es wird also unsere erste Aufgabe sein, zu verfolgen, wie weit die neu gefundenen Tatsachen diese Gesetzmäßigkeiten stützen und ausführen, und so wollen wir jetzt beginnen, der Erscheinung der Dominanz unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Wir werden dabei bald erfahren, daß sie nicht ein eigentliches Gesetz darstellt, sondern eine Regel, die allerdings in sehr vielen Fällen zutrifft. Schon die alte Bastardlehre wußte ja, wie geschildert wurde, daß oft der Bastard ausschließlich die Charaktere eines der Eltern zeigt, und wir sahen, daß schon Darwin versuchte, für solche Fälle eine Regel zu finden. Die neueren Bastardierungsstudien haben nun eine Fülle von Fällen echter Dominanz entdeckt, die sich auf alle erdenklichen Arten von Eigenschaften im Tier- und Pflanzenreich beziehen. Bateson, der Führer des modernen Mendelismus, füllt allein mit der Aufzählung der Fälle viele Seiten seines berühmten Buches. Um nur einige Beispiele zu nennen, so kann es sich handeln um quantitative Charaktere: Wir sahen bereits in Mendels Versuchen hohen Wuchs über niederen bei Erbsen dominieren; umgekehrt dominiert das kurze Haar der gewöhnlichen Nagetiere (Kaninchen) über das lange Angorahaar. Oder es betrifft Formcharaktere: Wir sahen bei Mendels Erbsen runde Samen über kantige dominieren; bei Hühnern dominieren die verschiedenartigen Kammformen wie Rosen- oder Erbsenkamm über den gewöhnlichen Lappenkamm; die gewöhnlichen Federn dominieren über die seidigen der Seidenhühner; der Kurzsteiß mancher Hühnerrassen ebenso über seine normale Beschaffenheit. Oder es betrifft Farben, das am meisten bearbeitete Gebiet: Wir sahen bei Mendel gefärbte Erbsenblüten über weiße dominieren; bei den Nagetieren dominieren die verschiedenen Färbungen über das albinotische Weiß; rote Schneckenschalen dominieren über gelbe; der rote Flügelstaub der mitteleuropäischen Callimorpha über den gelben der südeuropäischen. Auch Zeichnungscharaktere kommen in Betracht: So dominieren ungebänderte Schnecken über gebänderte, die Scheckung gewisser Nagetierrassen über die Ganzfarbigkeit. Auch von physiologischen Charakteren ist entsprechendes bekannt: Rostempfänglichkeit beim Getreide dominiert über relative Unempfänglichkeit, das

Traben der Pferde über den Paßgang. Pathologische Charaktere sind sehr oft dominant über normale: So die Brachydaktylie oder die Sechsfingrigkeit beim Menschen über die normale Beschaffenheit, die Kurzschwänzigkeit der Manxkatzen über das normale Verhalten, dagegen der normale Zustand des Labyrinths der Mäuse über die pathologische Veränderung, die das Tanzen bedingt. Und endlich sind auch die Instinkte nicht zu vergessen: So dominiert der Brutinstinkt der Hühner über sein Fehlen bei manchen Rassen, das absonderliche Schreien ägyptischer Hühner über die gewöhnliche Lautgebung.

Diese wenigen Beispiele mögen genügen, wir werden ja auch ohnehin noch andere kennen lernen. Es handelt sich nun zunächst darum, für die Fälle wirklicher Dominanz zu untersuchen, ob sich irgendeine Gesetzmäßigkeit dafür feststellen läßt, welche Art von Eigenschaft über eine andere dominiert. Versuche in dieser Richtung sind denn auch mehrfach unternommen worden, ohne daß sie zu einem festen Resultat geführt hätten. So glaubte man annehmen zu dürfen, daß das phylogenetisch ältere Merkmal über das jüngere dominiere. In den meisten Fällen dürfte es allerdings schwer zu entscheiden sein, was phylogenetisch älter ist. Da aber, wo es sich feststellen läßt, wie bei den Haustierrassen oder den Schmetterlingsaberrationen, trifft die Annahme bald zu, bald nicht. Das kurze Haarkleid des wilden Kaninchens dominiert in der Tat über das Angorafell, das ein Produkt der Domestikation ist, aber umgekehrt dominiert auch die gewiß nicht phylogenetisch ältere Schwanzlosigkeit der Katzen über den normalen Zustand, oder die melanistischen Aberrationen mancher Schmetterlinge über die Normalform. Die Verallgemeinerung ist also sicher undurchführbar. Etwas besser steht es mit einem anderen Versuch, der aus einer jetzt allgemein üblichen Betrachtungsweise der Allelomorphe oder Merkmalspaare hervorgegangen ist. Bateson hat vorgeschlagen, die Merkmalspaare unter dem Gesichtspunkt der presence und absence zu gruppieren, das heißt also die Annahme zu machen, daß immer das Vorhandensein einer Eigenschaft deren Fehlen gegenüberstehe. Die Allelomorphe für die Mendelsche Erbsenfarbe hießen also gelb — kein gelb (= grün), für die Fellfarbe der Nagetiere Farbe — keine Farbe (= Albino), Scheckung — keine Scheckung (= ganzfarbig), für den Kurzsteiß

mancher Hühnerrassen Verhinderungsfaktor der Steißentwicklung — kein solcher Faktor (= normaler Schwanz). Es unterliegt auch keinem Zweifel, daß diese Art der Darstellung die rationellste, vor allem die praktischste ist. Wenn sie nun außerdem auch auf einer realen Grundlage beruht, so ist es klar, daß das dominante Merkmal immer das anwesende sein muß. In vielen Fällen mag in der Tat diese Anschauung auch richtig sein, wie in den angeführten Beispielen, und je weiter wir in den mendelistischen Studien kommen, um so größer wird die Wahrscheinlichkeit der Annahme, die schon in vielen schwierigen Fällen ihre Erklärungskraft bewährt hat. Wie weit sie allerdings wörtlich richtig ist, ist eine andere Frage, die zunächst noch nicht entschieden werden kann. Wenn etwa bei Helix die ungebänderte Schale über die gebänderte dominiert, so ist das nur durch ad hoc gemachte Begriffsbestimmungen jener Annahme einzugliedern, ebenso wie bei den kurzsteißigen Hühnern. Eine genauere Kenntnis des Wesens der Erbfaktoren, die ja früher oder später errungen werden wird, kann in diesem Punkt erst Sicherheit schaffen. Man wird also gut tun, jene An- und Abwesenheitshypothese als vortreffliche Begriffsbestimmung zu benutzen, der wahrscheinlich auch irgendeine innere Wahrheit zugrunde liegt, so daß sie wohl einmal sich über den Rang einer heuristischen Hypothese erheben wird und wir werden, wie alle Mendelianer, im folgenden auch stets mit ihr arbeiten. Daß sie eine materielle Gesetzmäßigkeit für die Dominanzerscheinung aufstelle, kann man aber vorsichtigerweise noch nicht als sichergestellt betrachten.

Wie schwer, wenn nicht überhaupt unmöglich es sein muß, die Erscheinung einem bestimmten Gesetz unterzuordnen, geht vor allem aus den Erscheinungen hervor, die man mit Kellogg, der den Ausdruck von dem großen Pflanzenzüchter Luther Burbank übernahm, als Idiosyncrasien bezeichnet. Eine und dieselbe Außeneigenschaft, also etwa die Kokonfarbe des Seidenspinners, kann sich bei verschiedenartigen Kreuzungen als Dominante oder Rezessive verhalten. So ergibt die Kreuzung einer Istrianer Rasse mit goldgelbem Kokon mit einer chinesischen mit reinweißem Kokon in F_1 reine Dominanz der goldgelben. Wurden aber die gleichen Istrianer mit der Bagdadrasse gekreuzt, die ebenfalls reinweiße Kokons bildet, so war in F_1 weiß dominant. Das

nennt Kellogg — und Toyama und Coutagne haben das gleiche festgestellt — Rassenidiosyncrasien. Es zeigt das eben, daß die Dominanz nicht eine absolute Eigenschaft eines Charakters ist oder sein muß, daß sie auch relativ sein kann. Entsprechende Beispiele gibt es aber auch aus anderen Tiergruppen. So beschreibt Bateson neben weißdominanten Hühnerrassen auch weißrezessive, aber auch einzelne rezessive Stücke in sonst weißdominanten Rassen, Miß Durham findet bei Mäusen einen dominanten neben einem rezessiven Scheckungsfaktor, dieselbe Blütenfarbe kann dominant oder rezessiv sein, je nachdem sie eine Chromatophorenfarbe oder Zellsaftfarbe ist. Mit der Annahme, daß es sich in solchen Fällen um ganz verschiedene Faktoren handle, deren Produkt nur gleich aussieht (man hat für weiß dominante Eigenschaften weiße Melaninpigmente herangezogen) läßt sich allerdings eine Eingliederung in die Presence-Absencetheorie vornehmen; eine wirkliche Lösung ist aber wohl nur auf physiologisch-chemischem Weg denkbar.

Nun wurde es bisher von uns als selbstverständlich angenommen, daß da, wo Dominanz vorliegt, wirklich nur der dominante Charakter sichtbar ist. Das bedeutet also, daß der Bastard, der das dominante und das rezessive Merkmal zugleich enthält oder die Heterozygote, wie wir von jetzt ab mit dem bereits in der letzten Vorlesung eingeführten Terminus sagen wollen, von der reinen dominanten Stammform oder Homozygote nicht äußerlich zu unterscheiden ist. (Der Begriff Homozygote bedeutet natürlich, daß ein Merkmal nur rein vorhanden ist, bezieht sich also sowohl auf dominante wie rezessive Eigenschaften. *AA*, *aa*, *AAbb*, *aabb*, *AABB* sind alle homozygot; *Aa* dagegen ist heterozygot, *AABb* ist in der Eigenschaft *A* homozygot, in der Eigenschaft *B* heterozygot.) Es unterliegt auch keinem Zweifel, daß das in einer genügenden Anzahl von Fällen zutrifft. Aber schon bei Fällen scheinbar reiner Dominanz kann bisweilen der geschärfte Blick des Züchters die Heterozygote von der Homozygote unterscheiden wie ein jeder erfährt, der mit diesen Dingen arbeitet, und Mendel selbst war sich über die Unvollkommenheit der Dominanz schon im klaren. Und daran schließen sich dann solche Fälle an, bei denen zwar äußerlich ein Unterschied nicht wahrzunehmen ist, die mikroskopische

Untersuchung aber Hetero- und Homozygoten unterscheiden läßt. Von besonderem Interesse erscheinen hierfür die Befunde von Darbishire, weil sie sich auf Mendels klassischen Fall der Dominanz der runden Erbsen über kantige beziehen. Die Untersuchung der Stärkekörner der rein dominantmerkmaligen Heterozygoten-Samen zeigte nämlich, daß sie deutlich eine gemischte Beschaffenheit aus den charakteristisch differenten Größen, Formen und Strukturen der Stärkekörner der Elternpflanzen aufwiesen, so daß mit Hilfe des Mikroskops sich Homozygoten und Heterozygoten ohne weiteres unterscheiden lassen. Wir werden dieses Ergebnis in der nächsten Vorlesung nochmals zu besprechen haben.

In nicht wenigen Fällen aber lassen sich die reinen Dominanten und die Dominantrezessiven auch schon äußerlich unterscheiden, indem letztere etwa den dominanten Charakter abgeschwächt zeigen. Besonders Correns, Davenport, Bateson haben uns mit vielen solchen Fällen bekannt gemacht. Bateson drückt dies auf Grund seiner An- und Abwesenheitslehre so aus, daß in diesen Fällen zwei Portionen des dominanten Charakters nötig sind, um ihn voll zur Ausbildung zu bringen, eine Annahme, die jedenfalls eine treffende Beschreibung der Tatsache bedeutet. So findet etwa Correns bei Kreuzung gelb- und grünblättriger Wunderblumen, daß das dominante Grün in F_1 heller erscheint. Werden weiß dominante Hühnerrassen mit braunen gekreuzt, so ist F_1 weiß, die Tiere können aber im Gefieder braune Flecken aufweisen, die Dominanz ist also unrein. Und gerade aus dem Gebiete der Hühnerkreuzungen sind besonders durch Davenport eine ganze Anzahl solcher Fälle bekannt geworden. So ist die gewöhnliche Kopfform gegenüber dem Vorhandensein eines Federbuschs rezessiv, trotzdem zeigte sich aber in F_1 der Federbusch reduziert, wie umstehende Figg. 62—64 zeigen. Das Fehlen der Federhose an den Schenkeln dominiert über ihr Vorhandensein, aber einige Federn finden sich doch in F_1. Ebenso dominiert das Vorhandensein einer 5. Extrazehe bei vierzehigen Hühnerrassen über ihr Fehlen, aber in F_1 findet man auch Individuen mit schlecht ausgebildeter 5. Zehe, mit einer solchen nur an einem Fuß oder gar überhaupt ganz vierzehige Tiere, die natürlich deshalb trotzdem sich als echte Heterozygote erweisen. Um aber auch

eine andere Tiergruppe heranzuziehen, so stellte Standfuss bei seinen später noch zu besprechenden Kreuzungen des Schmetterlings Aglia tau mit seinen melanistischen Aberrationen fest, daß sich bei letzteren, welche dominant sind, aufs deutlichste homozygote und heterozygote Individuen unterscheiden lassen. Nebenstehende Fig. 65 zeigt die

Fig. 62.

Fig. 63.

Fig. 64.

62 Kopf des Minorcahuhns, 63 des polnischen Huhns, 64 des Bastards $a \times b$. Nach Davenport aus Godlewski.

Aglia tau ab. ferenigra in heterozygotem und homozygotem Zustand, wobei das düsterere Aussehen der letzteren zu erkennen ist[1]. Diese Beispiele ließen sich leicht aus allen Gruppen von Tier- und Pflanzeneigenschaften vermehren.

[1] Plate hat für diesen Fall eine andere Interpretation versucht, ohne sie bisher beweisen zu können.

Von diesen Fällen unvollständiger Dominanz sind dann solche nicht zu trennen, zum Teil auch schon mit besprochen, bei denen eine Fluktuation in der Erscheinung des dominierenden Merkmals zu erkennen ist. Für die Extrazehe der Hühner wurde das schon Darwin bekannte Verhalten erwähnt. Als Analogon kann noch die von Gates berichtete Kreuzung zwischen einer stummelschwänzigen Schäferhündin und einem schottischen Collie erwähnt werden, wobei in F_1 Junge mit Schwänzen verschiedener Länge auftraten. Ganz ähnlich liegt es auch bei Kreuzung kurzsteißiger Hühner mit normalen, oder schwanzloser Manxkatzen. Wir werden allerdings später bei Besprechung des Falles

a *b*

Fig. 65.
Aglia tau v. ferenigra. *a* heterozygot, *b* homozygot. Photo. nach Standfussschen Originalen.

der Vererbung der Ohrenlänge beim Kaninchen erfahren, daß derartige Resultate bei quantitativen Merkmalen auch anders erklärt werden können.

Die unvollständige und fluktuierende Dominanz kann aber schließlich auch in der denkbar extremsten Form auftreten, nämlich als Dominanzwechsel, der bald regellos, bald aber auch mit bestimmter Regelung erscheint. Als regelloser Dominanzwechsel muß das bezeichnet werden, was Kellogg nach seinen Seidenraupenkreuzungen als individuelle Idiosyncrasie im Gegensatz zu der schon erwähnten Rassenidiosyncrasie bezeichnet. Ein Beispiel aus seinen Zuchtlisten erläutere dies. Bei einer Kreuzung von einem Männchen der reinen Bagdadrasse mit weißem Kokon mit einem Italienerweibchen mit salmfarbigem Kokon hatte F_1 lauter salmfarbige Kokons. Bei einer anderen Kreu-

zung zwischen einem Italienermännchen (salmfarbig) und Bagdadweibchen (weiß) hatte F_1 lauter weiße Kokons. Bei einem anderen Versuch von genau der gleichen Beschaffenheit wie der erstere hatten aber alle F_1 auch weiße Kokons. Es ist also eine bestimmte Regel nicht ersichtlich, wann weiß oder salmfarbig dominiert. Als unregelmäßiger Dominanzwechsel muß es aber auch bezeichnet werden, wenn in F_1 ein Teil der Individuen die rezessive Eigenschaft zeigen. Kellogg findet solche Fälle bei seinen Seidenraupen, ebenso Davenport bei den verschiedenartigsten Hühnermerkmalen, so ist der Besitz eines Kammes dominant über sein Fehlen, aber in 5—10% der F_1-Tiere kann er ganz fehlen. Bei anderen Charakteren, wie Extrazehe, kann der Prozentsatz der auftretenden Rezessiven auf 20% steigen, ja sogar auf 50%, wie in Kelloggs Fällen oder dem Vorhandensein eines Nasenlappens bei Hühnern. Es ist das aber nicht etwa, wie man glauben könnte, eine Spaltung in F_1, denn die rezessivmerkmaligen Individuen erweisen sich bei Weiterzucht in F_2 trotzdem als echte Heterozygoten. Es ist bisher noch nicht gelungen, in diese Erscheinungen eine Gesetzmäßigkeit zu bringen, die zweifellos dahinter stecken muß und alle Tatsachen erklärt. Ein Teil von ihnen dürfte sich allerdings, wie Toyama zeigte, dadurch auflösen lassen, daß die benutzten weißen Rassen manchmal heterozygot waren aus dominantem und rezessivem Weiß, so daß die scheinbar einheitliche Rasse *WW*, *Ww* oder *ww* sein konnte, was natürlich dann ganz verschiedene Kreuzungsresultate liefern mußte.

Eine Regelmäßigkeit scheint dagegen in solchen Fällen vorzuliegen, wo entweder die Dominanz während des individuellen Lebens wechselt, oder wo sie je nach der Richtung der Kreuzung wechselt. Wenn Lang zum Beispiel berichtet, daß bei Kreuzung roter und gelber Schnecken in den ersten Schalenumgängen der jungen Tiere gelb dominiert, um dann später durch rote Windungen abgelöst zu werden (ein Fall, den Lang selbst allerdings jetzt anders zu erklären geneigt ist), oder wenn Giard berichtet, daß bei Vogelkreuzungen oft das junge Tier sich mehr dem einen, das erwachsene dem anderen der Eltern nähert, so sind das in der Tat Illustrationen dieser Erscheinung. Ebenso tritt sie in einigen der mehrfach erwähnten Davenportschen Hühnerkreuzungen hervor. Das Weiß der Leghornrasse ist dominant über Schwarz, aber das Ge-

fieder junger Hühner kann aus beiden Farben gemischt sein und geht erst bei den Mauserungen in Weiß über. Schließlich sei noch ein instinktives Beispiel gegeben, bei dem gleichzeitig die unvollkommene, die fluktuierende, die nach der Richtung der Kreuzung wechselnde und die im Laufe der individuellen Entwicklung sich verschiebende Dominanz zu erkennen ist. Es handelt sich um einen bestimmten Zeichnungscharakter der Raupen von *Lymantria dispar* und ihrer Varietät *japonica*. In den folgenden Kurven Fig. 66 (S. 170) ist die Variationskurve des Merkmals für die beiden Ausgangsrassen und ihre Bastarde gegeben, oben nach der 1. unten nach der 5. Häutung. Man sieht daran, daß die Bastarde zuerst eine unvollkommene und fluktuierende Dominanz zeigen, die nach der Kreuzungsrichtung verschieden ist und zwar dominiert die mütterliche Rasse; später (untere Kurven) tritt aber eine Dominanzverschiebung und Dominanzwechsel zu reiner oder fast reiner Dominanz des *dispar*-Charakters auf.

Diesen Fällen von reiner, unvollständiger, fluktuierender oder wechselnder Dominanz stehen nun solche gegenüber, bei denen von Dominanz überhaupt nicht die Rede sein kann, sondern typischerweise in F_1 eine Vermischung der beiden elterlichen Charaktere stattfindet, so daß eine Zwischenform, ein intermediärer Bastard entsteht. Es gibt auch für diese Form des Verhaltens genügend Beispiele aus beiden Organismenreichen; man nennt oft auch einen Mendelfall mit intermediärer F_1 den Zea-Typus. Als besonders instruktiv ist ja der von Correns berichtete Fall bekannt, daß bei Kreuzung der weißblühenden Wunderblume Mirabilis Jalapa mit einer rotblühenden die F_1-Generation hellrot blüht. Ganz das entsprechende stellt sich dar, wenn Hühner, die weiße Eier legen, gekreuzt werden mit solchen, die braune legen; der Bastard legt nach Batesons Studien intermediäre. Ganz besonders häufig findet sich dies rein intermediäre Verhalten aber bei meristischen Merkmalen, also solchen, die Größenverhältnisse betreffen. Hohes und niederes Nasenloch bei Hühnern gibt in F_1 ein mittleres, hoch- und niederstengliger Mais mittlere Pflanzen, einfache und zusammengesetzte Stärkekörner, wie wir schon für die Erbsen sahen, schwach zusammengesetzte, lang- und kurzohrige Kaninchen solche mit mittleren Ohren. Wie wenig sich dabei sagen läßt, wann in F_1 Dominanz und wann ein

intermediäres Verhalten zu erwarten ist, geht besonders aus einigen tierischen Beispielen hervor. Wenn Tower seine so oft erwähnten

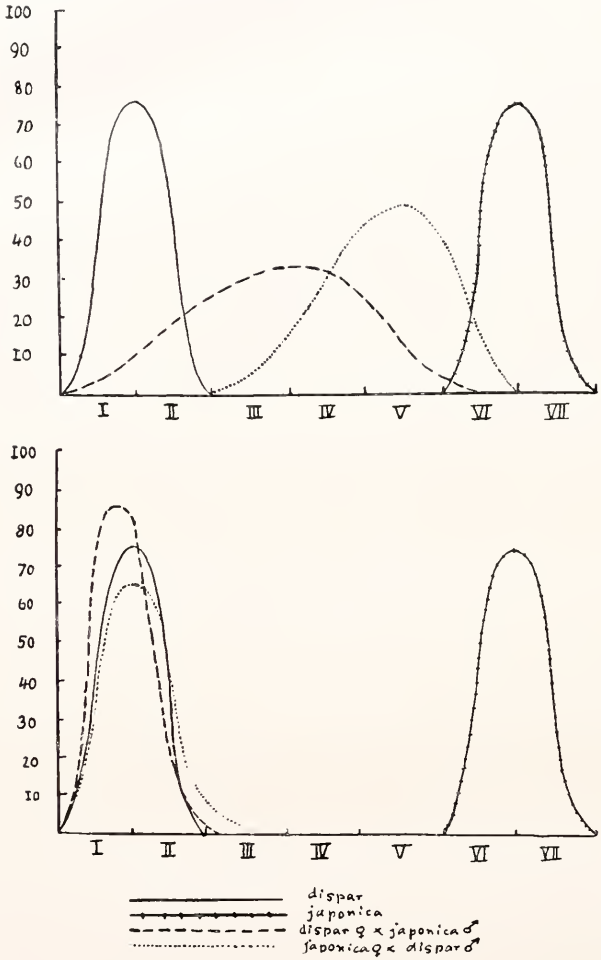


Fig. 66.
Variationskurven eines Raupenmerkmals von L. dispar, japonica und ihre reziproken Bastarde. Auf der Abszisse die Klassen des Merkmals. Oben nach der 1., unten nach der 5. Häutung.

Mutanten der Leptinotarsa mit der Stammform kreuzte, so trat, wenn diese decemlineata war, Dominanz von deren Charakteren gegenüber denen der Mutante ein. Wurde aber die Stammform multi-

taeniata mit ihrer Aberration rubicunda gekreuzt, so war F_1 rein intermediär. Lang fand sogar bei ein und derselben Kreuzung zwischen Helix hortensis und nemoralis, daß einige Charaktere reine Dominanz zeigten, oder wie man sich auch ausdrückt, sich alternativ vererbten, andere aber intermediär erschienen. Dieser Fall wird uns aber noch im anderen Zusammenhang begegnen. Eine entsprechende Differenz kann sogar in einem Zusammenhang mit dem Geschlecht stehen. Kreuzten Pearl und Surface die zwei Hühnerrassen Cornish Indian Game × Barred Plymouth Rock, so trat in bezug auf die Körpergröße bei den Männchen reine Dominanz nach ersterem der Eltern ein, bei den Weibchen ein intermediäres Verhalten. Wir sehen hier, wie schon einmal, Beziehungen zwischen Geschlecht und Vererbung, die uns später noch ausführlich beschäftigen werden.

Als besonders merkwürdige Fälle einer echt intermediären Vererbung müssen schließlich die sonderbaren Mosaikbastarde erwähnt werden, bei denen sich die beiden elterlichen Charaktere nicht mischen, sondern nebeneinander auftreten. Solche Mosaikbastarde kommen gelegentlich bei Bastardierungen mit echter Dominanz in einigen Exemplaren vor. Werden etwa schwarze und weiße Nonnen, von denen auch schon öfters die Rede war, gekreuzt, so erscheinen unter anderem Mosaikbastarde mit schachbrettartigen weißen Zeichnungen auf dem schwarzen Flügel in verschiedener Ausdehnung. Ein solcher mit nur wenigen weißen Stellen ist in Fig. 67 reproduziert. Außer diesen abnormen Mosaikbastarden gibt es aber auch Fälle, in denen F_1 typisch den Charakter eines Mosaiks in mehr oder minder großem Prozentsatz zeigt. So ergaben Kreuzungen von weißen und schwarzen Leghornhühnern entweder weiße mit schwarzen Flecken, oder schwarz und weiß geflitterte, oder solche, deren Sprenkelung so fein ist, daß ein gleichmäßiges Blau erscheint. Fig. 68 zeigt einen derartigen gesprenkelten Bastard, dessen Eltern in Fig. 69, 70 ebenfalls dargestellt sind. Endlich gibt es noch Fälle, in denen F_1 typisch nur einen Mosaikcharakter zeigt. Der bekannteste ist der der blauen Andalusierhühner, deren blaue Farbe auf einem äußerst feinen Mosaik von schwarz und weiß beruht. Es ist nun bekannt, daß diese Hühner nicht als reine Rasse Bestand haben, und das hat sich so erklärt, daß sie Mosaikbastarde zwischen

schwarzen und weißen Rassen darstellen. Auch für die Mosaikbastarde kennt man bei Hühnern Fälle, die schon Darwin berichtete, daß die Mosaikbildung auf ein Geschlecht begrenzt ist. Wir werden ihnen später wieder begegnen. Wir müssen übrigens zu dem ganzen Kapitel der Mosaikbastarde bemerken, daß es in keiner Weise geklärt ist. In manchen Fällen mag der Mosaikcharakter wirklich eine absonderliche Dominanzform darstellen; in anderen wird ihm aber wohl etwas Komplizierteres zugrunde liegen, nämlich eine durch die Bastardierung geschaffene neue Faktorenkombination. Wir werden das bald verstehen lernen.

Fig. 67.
Mosaikbastard zwischen schwarzer und weißer Nonne mit wenigen weißen Mosaikflecken.

Fig. 68.
Gesprenkelter Mosaikbastard zwischen den Eltern Fig. 69 u. 70. Nach Davenport aus Godlewski.

Fig. 69.
Weißer Hahn. Vater des Mosaikbastards Fig. 68. Nach Davenport aus Godlewski.

Es erhebt sich nun die Frage, ob sich für all diese Verschiedenheiten der Dominanzerscheinungen eine Erklärung finden läßt. Ein Weg dazu wäre der, eine Vorstellung aus den allgemeinen mendelistischen Anschauungen über die Allelomorphe abzuleiten. Wir haben bereits gesehen, daß Bateson in seiner presence- und absence-Theorie ihn zu gehen sucht. Ist es richtig, daß immer nur die Anwesenheit eines Merkmals über sein Fehlen dominiert, dann ergibt sich folgende Erklärung: Ist der betreffende Charakter derartig, daß er auch in der Hälfte der Masse, die die reine, homozygote Form besitzt, schon ge-

Fig. 70.
Schwarze Henne. Mutter des Mosaikbastards Fig. 68. Nach Davenport aus Godlewski.

nügend zur Wirkung kommt, dann liegt reine Dominanz vor. Oder er ist nicht so stark, hat nicht solche „Durchschlagskraft", dann erscheint er in der Heterozygote mit nur halber Dosis abgeschwächt, die Dominanz ist unrein. Oder aber seine Durchschlagskraft oder Potenz, wie Davenport sagt, ist individueller Variation unterworfen, dann erscheint eine fluktuierende Dominanz, und wenn sie gelegentlich ganz versagt, so spricht man von Wechsel der Dominanz, obwohl es sich nur um fehlende Sichtbarkeit des positiven Faktors handelt: etwas nicht vorhandenes, wie es die rezessive Eigenschaft unter diesem Gesichtswinkel ist, kann ja nicht dominant d. h. anwesend sein. Wie unter dieser Auffassungsweise ein absonderlicher Fall sich ausnimmt, mag folgender Versuch Davenports illustrieren: Er kaufte 2 schwanzlose Hähne, *A* und *B*, von denen es hieß, daß *B* der Sohn von *A* sei. *A* wurde mit geschwänzten Hennen gepaart und die Nachkommenschaft war geschwänzt. Im nächsten Jahr wurden die Bastarde untereinander und die Weibchen mit ihrem Vater gekreuzt. Wenn die Schwanzlosigkeit rezessiv wäre, müßten $^1/_4$ der Nachkommenschaft ersterer Kreuzung und $^1/_2$ der zweiten schwanzlos sein. In Wirklichkeit waren alle geschwänzt. Wurde nun aber der 2. schwanzlose Hahn mit den Bastarden gekreuzt, so war die Hälfte der Nachkommenschaft schwanzlos. Die Erklärung findet nun Davenport unter obigem Gesichtswinkel folgendermaßen: Der Verhinderungsfaktor für Schwanzwachstum ist dominant über sein Fehlen. Beim Hahn *A* war er aber so impotent, daß er weder bei der heterozygoten noch der homozygoten Nachkommenschaft sich durchsetzen konnte, während er bei *B* genügend potent war. Man bemerkt die Ähnlichkeit dieser Erklärung mit einem Teil der alten, so viel bekämpften Individualpotenz der Tierzüchter. Daß die ganze Betrachtungsweise aber sehr befriedige, kann man wohl nicht sagen.

Aus dieser kurzen Auswahl des auf die Dominanzerscheinungen bezüglichen Materials geht wohl zur Genüge hervor, daß bei aller Bedeutung, die ihnen zukommt, von einer Gesetzmäßigkeit wohl nicht die Rede sein kann. Offensichtlich handelt es sich da um eine Erscheinung, die in hohem Grade labil ist und deren Zustandekommen in dieser oder jener typischen oder atypischen Form von Faktoren

unbekannter Natur bedingt ist. Natürlich ist es durchaus verfehlt, die Dominanz als 1. Mendelsches Gesetz dem Spaltungsgesetz als 2. gegenüber zu stellen oder gar einen Fall ohne Dominanz als nicht echten Mendelfall zu betrachten. Die Dominanz kann bei Bastardierung vorhanden sein, muß es aber nicht, ja es ist sogar nicht unwahrscheinlich, daß eine vollkommene Dominanz bei genauster Betrachtung äußerst selten ist. Die Hauptsache bleibt immer die Spaltung. Trotzdem stellt aber das Wesen der Dominanz ein wichtiges Problem dar; es zu lösen ist eine Aufgabe weiterer experimenteller Forschung. Die ersten Schritte, die im biologischen Experiment in dieser Richtung durch Tower gemacht wurden, haben denn auch bereits zu höchst bedeutsamen Resultaten geführt, falls sie sich bestätigen. Tower führte Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten des Koloradokäfers durch und kombinierte nun diese Bastardierungen mit experimenteller Beeinflussung durch äußere Faktoren wie Temperatur und Feuchtigkeit, die während der Befruchtungsvorgänge einwirkten. Es gelang ihm dabei, bei ein und derselben Art von Kreuzung zwischen genotypisch durchaus identischen Tieren das verschiedenartigste Verhalten zu erzielen. Wurde Leptinotarsa undecimlineata ♀ × L. signaticollis ♂ gekreuzt und zwar bei 57° Fahrenheit und 80—90% Feuchtigkeit, so war F_1 rein intermediär. Die gleiche Kreuzung bei 89—95° und 84—100% Feuchtigkeit ergab in F_1 Dominanz des reinen mütterlichen Typus. Dieselbe Kreuzung bei 80—105° und 70—85% Feuchtigkeit ergab aber in F_1 die sämtlichen Übergänge zwischen väterlichem und mütterlichem Typus. Bei einem anderen Versuch mit 75,6° Durchschnittstemperatur und 77,11% durchschnittlicher Feuchtigkeit hatte in F_1 die Hälfte der Individuen genau den mütterlichen Typus, die andere Hälfte aber war intermediär. Endlich, das merkwürdigste Resultat von allen: bei einer Kreuzung, die bei einer zwischen 59 und 98° schwankenden Temperatur und einer Feuchtigkeit zwischen 40 und 95% vorgenommen wurde, erschien in F_1 der väterliche, der mütterliche und ein intermediärer Typus. Es war also gelungen, bei ein und derselben Kreuzung — zum Teil wurden sogar die gleichen Eltern zu verschiedenen Experimenten mit typischem Erfolg benutzt — durch wechselnde äußere Bedingungen, intermediäre Vererbung, reine und fluktuierende Dominanz, Dominanzwechsel und

Kombinationen der verschiedenen Formen hervorzurufen. Hand in Hand mit diesen Resultaten gingen auch noch Besonderheiten der Spaltungserscheinungen, die wir später kennen lernen werden. Zweifellos sind diese Versuche ein sehr vielversprechender Anfang, auf exaktem Weg in die Ursachen der Gestaltung der F_1 Generation einzudringen. In größerem Maßstabe sind Versuche zur Klärung der Dominanzfrage aber bisher nur auf anderem Wege angestellt worden, nämlich im entwicklungsphysiologischen Experiment. Allen diesen Versuchen haften

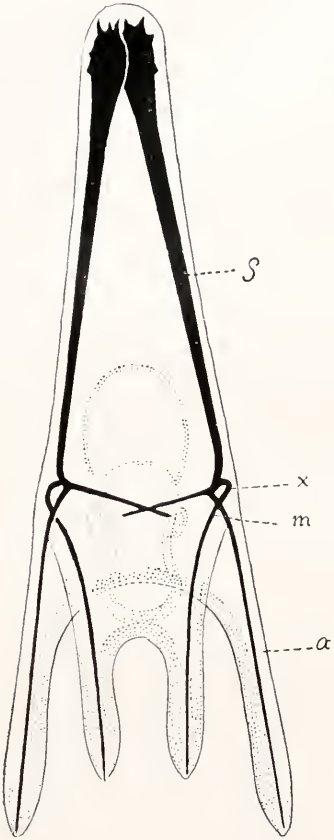


Fig. 71.
Pluteuslarve von Echinus microtuberculatus von vorn mit typischem Skelett. Nach Boveri aus Godlewski.

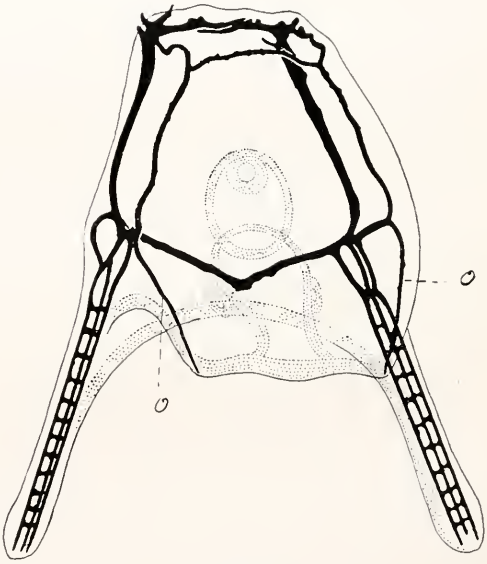


Fig. 72.
Pluteus von Sphaerechinus granularis von vorn. Nach Boveri aus Godlewski.

allerdings von vornherein zwei Schwierigkeiten an: Während die Mendelexperimente fast ausschließlich sich auf sehr naheverwandte Tierrassen beziehen, arbeiten jene Versuche mit Vertretern oft recht weit auseinanderstehender Arten, ja Gattungen, Familien und Ordnungen.

Die Resultate sind also nicht ohne weiteres zu vergleichen. Sodann beziehen sich die Ergebnisse nicht auf ausgewachsene Tiere, sondern Larvenstadien, die ja spezifische Anpassungsformen an die Lebensweise darstellen. Da derartige embryonale Charaktere aber in sehr verschiedenartigen Beziehungen vor allem zu dem gegebenen stofflichen Substrat der Entwicklung stehen, ist es sehr gefährlich, das hier gefundene ohne weiteres auf die Dominanzerscheinungen in Mendelfällen zu beziehen. Trotzdem sind die Versuche von größtem Interesse und versprechen zweifellos noch mancherlei Aufklärung, allerdings vielleicht auf ganz anderen Gebieten. Wir werden später, wenn wir auf die Chromosomenlehre zurückkommen, wieder an diese Versuche anzuknüpfen haben und sehen, wie sich die Resultate auf zellulärer Basis erklären. Hier seien sie also nur unter dem Vorbehalt angeführt, daß sie trotz äußerer Ähnlichkeit innerlich nichts mit der Dominanzfrage zu tun haben.

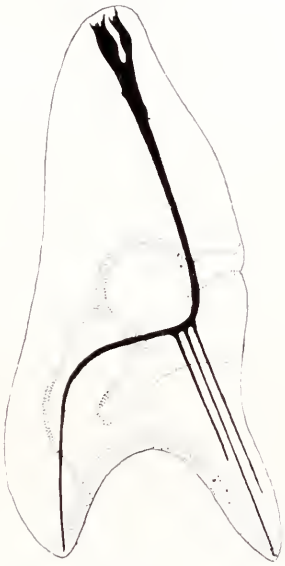


Fig. 73.
Intermediärer Bastard Echinus ♂ × Sphaerechinus ♀ von der Seite. Nach Boveri aus Godlewski.

Die wesentlichen dieser Experimente benutzen als Material ausschließlich die Larven der Echinodermen, vor allem der verschiedenen Seeigelarten, des klassischen Objekts der Entwicklungsphysiologie. Sie basieren alle einmal auf den Bastardbefruchtungsversuchen von O. und R. Hertwig, sodann auf Boveris berühmten Experimenten über die Bastardbefruchtung kernloser Eifragmente. Das Hauptmerkmal, nach dem das Resultat bemessen wird, ist der Bau des Skeletts der Pluteuslarve, welcher für die einzelnen Formen typisch different ist, und es handelt sich nun um die Frage, wie das Skelett der Bastardlarven im Verhältnis zu dem der Eltern normalerweise gebaut ist und wie weit sich der Bastardcharakter experimentell beeinflussen läßt. Die Art der verwendeten Charaktere sei durch die nebenstehenden Figg. 71—75 klargelegt, die die Elternlarven und die möglichen Haupt-

typen des Bastards bei dem wichtigsten Objekt, der Echinus—Sphaerechinus Kreuzung zeigen. Fig. 71 zeigt das charakteristische Echinus-Skelett von vorne, ausgezeichnet durch die einfache Gestaltung des Scheitelstabs *S* und des Analstabs *a*. Fig. 72 zeigt die aus mehreren gegitterten Längsstäben zusammengesetzten Analstäbe von Sphaerechinus und die hirschgeweihförmigen Scheitelstäbe. Fig. 73 gibt, diesmal von der Seite gesehen, einen richtig intermediären Bastard zwischen beiden wieder, Fig. 74 einen matroklinen Bastard von nahezu Sphaerechinus-

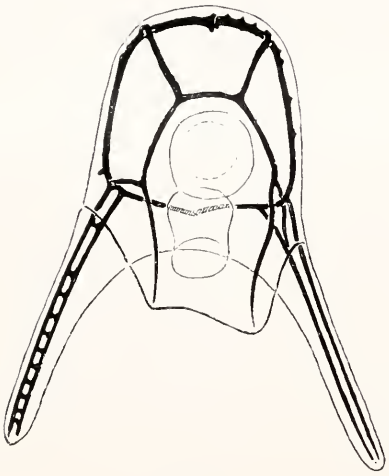


Fig. 74.
Matrokliner Bastard der Kreuzung wie in Fig. 73. Nach Herbst aus Godlewski.

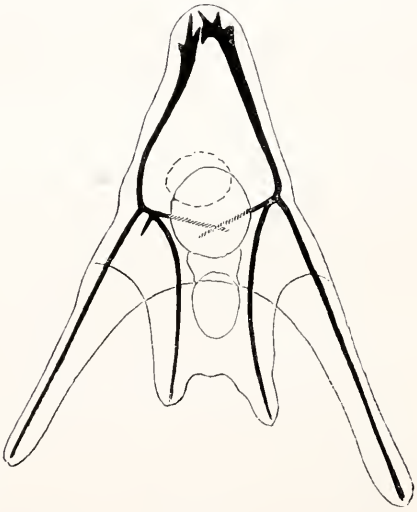


Fig. 75.
Patrokline Bastardlarve der Kreuzung wie in Fig. 73. Nach Herbst aus Godlewski.

typus und Fig. 75 einen patroklinen, nahezu Echinustypus zeigenden aus der gleichen Kreuzung. Wenn wir nun die vorliegenden Tatsachen betrachten, so zeigt es sich, daß zwei völlig verschiedene Typen des Verhaltens der Charaktere im Bastard bei verschiedenartigen Kreuzungen zu unterscheiden sind. Bei dem einen Typus ist der Bastard intermediär und zwar mit allen Übergängen von dem reinen väterlichen bis zum reinen mütterlichen Charakter. Bei dem anderen Typus besitzt der Bastard aber ausschließlich mütterliche Charaktere. Letzteren Fall nun können wir sogleich als für unser Problem irrelevant aus-

scheiden. Es hat sich nämlich, vor allem durch die Untersuchungen von Kupelwieser, Baltzer, Godlewski gezeigt, daß in den meisten Fällen es sich hier gar nicht um eine alternative Vererbung mit mütterlicher Dominanz handelt, sondern um etwas, was viel mehr einer Parthenogenese als einer Bastardierung gleicht. Je nach der Art der ausgeführten Kreuzung nimmt nämlich die Substanz des Spermakerns von Anfang an gar nicht an der Entwicklung teil, oder es nimmt nur ein Teil seiner Chromosomen daran teil, oder sie nimmt eine Zeitlang daran teil, um später eliminiert zu werden, wie Baltzer zeigte. Da wir nun in den Chromosomen die Träger der Vererbung sehen, wie in der ersten Vorlesung besprochen wurde, eine Annahme, deren Begründung wohl noch immer auf den sichersten Füßen steht, so ist eine Entwicklung ohne väterliche Chromosomen keine Bastardentwicklung, sondern eine Art Parthenogenese. Könnte man von einem solchen Bastard F_2 ziehen, so könnte er natürlich nicht spalten. Es bleiben also für den Vergleich mit der Mendelschen Dominanz zunächst nur jene Seeigelbastardierungen, bei denen nachgewiesenermaßen eine richtige Befruchtung und normales Verhalten der väterlichen Elemente statthat, wofür die typische Kreuzung die oben abgebildete Sphaerechinus ♀ × Echinus ♂ darstellt. Merkwürdigerweise gehört die reziproke Kreuzung dem anderen Typus an, indem nach Elimination der meisten väterlichen Chromosomen der rein mütterliche Typus erscheint.

Es ist also eine Tatsache, daß bei der Kreuzung Sphaerechinus ♀ × Echinus ♂ wie anderer analoger Fälle die Bastardlarve, wie Boveri zuerst feststellte, meist gemischte Charaktere aufweist, daneben aber matrokline und patrokline Formen auftreten, und wie Seeliger und Steinrück zeigten, auch Larven von rein väterlichem Typus. Es fragt sich nun, ob dieser Ausfall experimentell zu beeinflussen ist, somit eine Verschiebung der Vererbungsrichtung bzw. ein Übergang von intermediärer zu alternativer Vererbung sich erzwingen läßt. Daß das der Fall ist, kann denn auch in keiner Weise bezweifelt werden, wenn auch die Ursachen durchaus noch nicht als geklärt betrachtet werden können. Zunächst könnten äußere Ursachen dafür verantwortlich zu machen sein. Vernon, der die ersten planmäßigen Versuche ausführte, fand, daß in den Sommermonaten die Bastarde mehr

nach der Mutter, im Herbst und Winter mehr nach dem Vater schlugen. Der Verdacht, daß es sich dabei um Temperaturunterschiede handelt, wurde von Doncaster bestätigt, der durch Temperaturversuche den entsprechenden Effekt erzielen konnte. Von anderer Seite wird allerdings dann Temperatur und Jahreszeit nur als Begleiterscheinung der eigentlich maßgebenden Faktoren chemischer Natur betrachtet. Tennent gibt nämlich an, daß bei Kreuzung von Hipponoe × Toxopneustes die Alkalinität des Wassers für den Erfolg entscheidend sei, indem eine höhere Konzentration der OH-Jonen Dominanz von Hipponoe, eine niedere aber die von Toxopneustes bedingt.

Nach den auf breiter Basis durchgeführten Experimenten Herbsts scheint es aber, daß der Einfluß der äußeren Faktoren nur ein sehr geringer ist, vielmehr innere Faktoren die Hauptrolle spielen. Als solche betrachtet Herbst quantitative Verhältnisse zwischen der Menge der Kernsubstanz des mütterlichen und väterlichen Kerns. Tatsächlich gelang es ihm, eine Verschiebung der Vererbungsrichtung zu den normalerweise selten auftretenden rein mütterlichen Larven dadurch zu erzielen, daß er den Eiern vor der Bastardbefruchtung einen Anstoß zur künstlichen Parthenogenese gab, wobei solche quantitative Verschiebungen statthaben. Wenn auch das tatsächliche Ergebnis, die Möglichkeit der Verschiebung der Vererbungsrichtung, feststeht, so ist die Erklärung aus kernquantitativen Verhältnissen doch nicht unangefochten. Zudem stellt sich in den neusten Versuchen von Herbst heraus, daß auch in diesen Fällen ein abnormes Verhalten der Chromosomen eine Rolle spielt, so daß wahrscheinlich auch hier zwar im Experiment die Vererbungsrichtung verschoben wurde, die Dominanz aber überhaupt nicht in Betracht kommt. Es müssen also diese Versuche, wie andere, später zu besprechende, so wichtig sie für andere Fragen sind, für unser Thema zunächst ausscheiden. Aber vielleicht zeigen sie einen Weg, auf dem wohl auch die biologischen Erscheinungen der Mendelschen Dominanz weiter analysiert werden können. Denn daß die Dominanz eine fließende und verschiebbare Erscheinung ist, kann nach allem Vorausgegangenen keinem Zweifel unterliegen. Sie völlig in die Hand des Experimentators zu bekommen, ist das in weiter Ferne winkende Ziel.

Neunte Vorlesung.

Das Spaltungsgesetz. Einfache Fälle von Mono- und Dihybridismus.

Wenn sich nach dem, was wir in der letzten Vorlesung erfahren haben, die Dominanz- oder Prävalenzregel zwar als eine sehr bedeutungsvolle Erscheinung erwies, nicht aber als eine Gesetzmäßigkeit von ausschließendem Charakter, so kommen wir nunmehr zu der eigentlichen Haupterscheinung des Mendelismus, dem Spaltungsgesetz, das sich in der Tat als ein Gesetz von ganz überraschender Gültigkeitsbreite erwies. Nichts kann so sehr seine hohe Bedeutung illustrieren wie die Tatsache, daß sich nach Mendelscher Analyse eines Vererbungsfalles mit absoluter Genauigkeit das Resultat irgendeiner Kreuzung innerhalb der gleichen Merkmalsserie voraussagen läßt und zwar, wie wir sehen werden, Resultate, die sich sonst in keiner Weise erwarten ließen. Seit der Wiederentdeckung Mendels ist denn auch gerade in diesem Punkt eine ganz außerordentliche Fülle von Tatsachenmaterial zutage gefördert worden, so reich, daß es bereits ein besonderes, umfangreiches Wissensgebiet darstellt. Wenn wir uns nun einen Überblick über dieses Material verschaffen wollen, so geschieht dies am besten wohl in der Weise, daß wir an Hand einzelner ausgewählter Beispiele uns die verschiedenen Arten der Spaltung vom einfachen zum komplizierteren fortschreitend vor Augen führen und dabei, ohne in Betrachtung aller Spezialfälle und noch ungeklärter Einzelheiten einzutreten, uns gewissermaßen das Gerippe des Mendelismus oder richtiger seines Kardinalpunktes, des Spaltungsgesetzes, herausarbeiten.

Wenn man mit Hilfe der Bastardierung die Eigenschaften eines Organismus und ihr erbliches Verhalten analysiert, so muß man sich von vornherein darüber klar sein, daß eine solche Analyse nur eine relative sein kann. Ein direkt an Mendel anknüpfendes Beispiel vermag das am besten zu illustrieren. Mendel untersuchte, wie wir sahen, das erbliche Verhalten eines Einheitscharakters seiner Erbsen, die runde oder kantige Form. Darbishire konnte nun zeigen, daß dieser Charakter mit der Anwesenheit einer ganzen Reihe selbständiger

Erbfaktoren verknüpft ist. Einmal spielt, wie auch äußerlich sichtbar, die Samenschale eine Rolle. Sodann sind aber auch die Stärkekörner typisch verschieden und zwar in zwei verschiedenen Beziehungen, die wohl selbständig vererbt werden. Bei der runden Erbse sind sie nämlich groß, kartoffelförmig und einfach, bei der kantigen klein, rund und zusammengesetzt. Der Bastard F_1 enthält aber große, runde, einfache und zusammengesetzte. Außerdem haben die runden Samen eine geringere Absorptionsfähigkeit für Wasser als die kantigen und auch hierin ist F_1 intermediär. Es besteht also möglicherweise der eine sichtbare Charakter aus 5 differenten, die in ihrem gesamten Verhalten sich nicht von dem einer einzelnen Erbeinheit unterscheiden. Die Analyse der Erbeinheiten ist also jeweilig eine relative; wir werden das später noch öfters erfahren. Aber auch solche Relativität ist an sich eine für den Mendelismus bedeutungsvolle Tatsache. Wenn, wie wir schon sahen, eine jede Eigenschaft sich selbständig und stets nach dem gleichen Gesetz vererbt, so muß die Summe einer Anzahl von Eigenschaften, die als solche unanalysiert eine Einheit höherer Ordnung bilden, sich ja ebenso verhalten, wie die letzte isolierbare Einzeleigenschaft. Da eine Grenze der Analyse einer scheinbaren Einheitseigenschaft nicht denkbar ist, so bleibt solchen Studien wohl dauernd der Charakter der Relativität erhalten.

Wenn wir uns also nunmehr der Betrachtung der Mendelspaltung zuwenden, so wird es wohl nicht nötig sein für jeden Einzelfall auszuführen, durch welche verschiedenartigen Kreuzungen und Rückkreuzungen die betreffenden Forscher die Richtigkeit ihrer Resultate und Interpretationen feststellten, die ja nur dann erwiesen ist, wenn das Resultat einer jeden mit dem betreffenden Material ausgeführten Paarung die vorausberechenbaren Werte zeigt. Die Methode, wie das zu geschehen hat, geht ja ganz selbstverständlich aus Mendels eigenen Versuchen hervor, die wir deshalb so ausführlich besprochen haben. Uns mag daher in den meisten Fällen die Feststellung des Endresultats genügen. An der Spitze unserer Betrachtung müssen natürlich zunächst die einfachen Mendelfälle stehen, die sich ohne weiteres aus Mendels eigenen Ergebnissen erklären und die uns nur ein paar mögliche Varianten nebst den praktischen Zahlenkonsequenzen vor Augen führen sollen.

Wir werden so vom Elementaren ausgehend allmählich zum Schwierigeren gelangen. Stellen wir zunächst dem einfachen Mendelschen Monohybridenfall auch ein Beispiel aus dem Tierreich zur Seite, Langs Kreuzungen von Varietäten der Helix hortensis.

Bei dieser in der Zeichnung ihrer Schale stark variierenden Schnecke gibt es unter anderem als erbliche Rassen gelbe ungebänderte Formen und gelbe mit 5 schwarzen Bändern. Diese wurden dann miteinander bastardiert. Die Versuche sind dadurch besonders schwierig, daß die Schnecken Zwitter sind. Nun kommt, was zuerst festgestellt werden mußte, Selbstbefruchtung zwar in der Regel nicht vor, wenn sie auch ausnahmsweise stattfindet. (Bei anderen Schnecken ist sie dagegen häufig.) Aber nach der Befruchtung wird das Sperma jahrelang im Receptaculum seminis aufbewahrt, so daß nur mit isoliert aus dem Ei gezogenen Individuen gearbeitet werden kann. Diese erlangen aber erst nach 2 bis 4 Jahren die Geschlechtsreife. Die Kreuzung ergab nun in F_1 Dominanz der ungebänderten Individuen (Fig. 76). In einem Versuch z. B. bestand F_1 aus 107 ausschließlich ungebänderten Tieren. F_2 aber spaltete nach Inzucht erwartungsgemäß in $^3/_4$ ungebänderte und $^1/_4$ gebänderte: Die wirklichen Zahlen eines Versuchs sind 31 ungebänderte : 10 gebänderten. Nach dem oben Entwickelten muß für diese F_2-Formen nun die Formel gelten $AA : Aa : aA : aa$. Die gebänderten sind natürlich die rezessiven aa, die rein weiterzüchten müssen. Die $^3/_4$ dominantmerkmaligen müssen aber aus $^1/_3$ reinen Dominanten und $^2/_3$ Dominantrezessiven bestehen, die hier bei völliger Dominanz äußerlich nicht unterscheidbar sind. Bei selbstbefruchtenden Pflanzen trennt nun selbstverständlich die isolierte Weiterzucht in F_3 die reinen Dominanten und die weiter spaltenden Dominantrezessiven leicht voneinander. Bei Tieren mit Wechselbefruchtung ist die Analyse schwieriger. Werden die dominantmerkmaligen Individuen miteinander gepaart, so sind natürlich folgende Möglichkeiten gegeben: 1. Man hat zufällig 2 reine Dominanten AA herausgegriffen, dann bleibt eben auch die Nachkommenschaft rein. 2. Man hat, was viel häufiger stattfinden wird, zwei Heterozygoten, die Dominantrezessiven Aa oder aA verwendet, dann muß die Nachkommenschaft wieder im Verhältnis von 3 : 1 spalten, denn es liegt ja alles genau ebenso, wie bei der

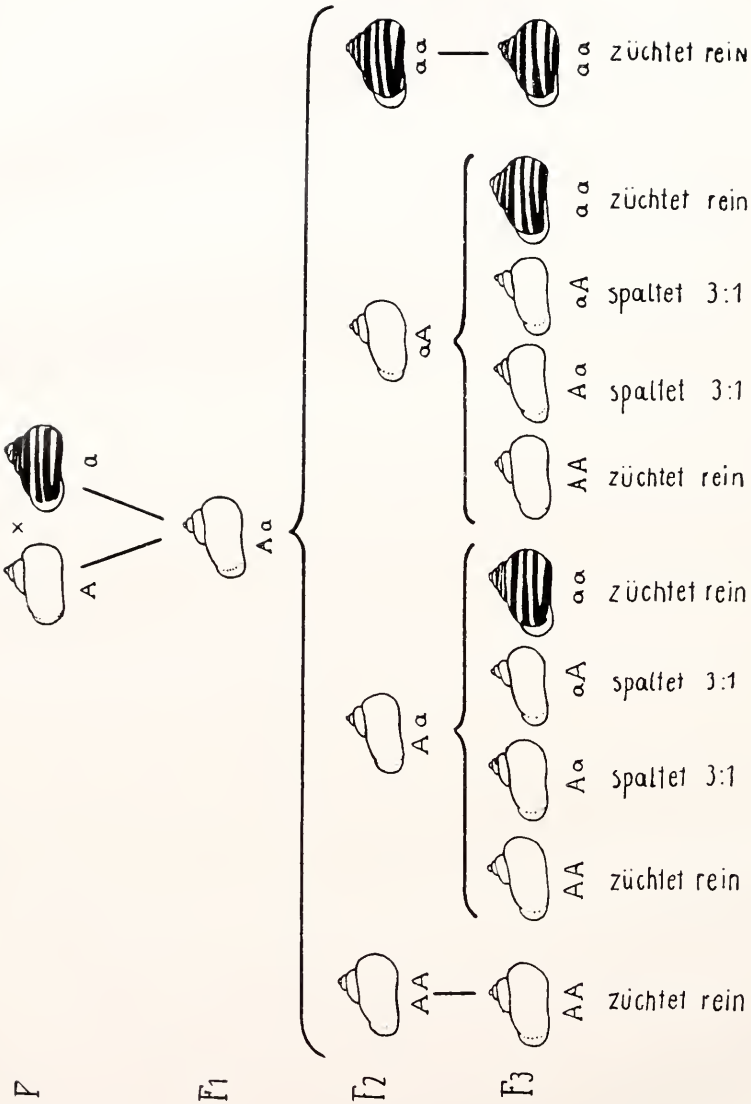


Fig. 76.
Schematische Darstellung der Ergebnisse von Langs Kreuzung ungebänderter und gebänderter Varietäten von Helix hortensis.

Fortpflanzung der Bastarde von F_1. 3. Man wählte zufällig eine reine Dominante *AA* und eine Heterozygote *Aa*. Es muß dann genau das gleiche sich ereignen, als wenn der Bastard von F_1 *Aa* mit seinem dominanten Elter *AA* gekreuzt würde, also das gleiche wie bei einer Rückkreuzung. Deren Resultat ergibt sich ohne weiteres, wenn wir uns die Gameten wieder klar machen: *AA* bildet nur Gameten *A*, *Aa* bildet Gameten *A* und *a*. Es sind also die Gametenvereinigungen möglich

AA *Aa* *AA* *Aa*

Das heißt, die Hälfte der Nachkommen muß sein *AA*, also rein ungebändert, die andere Hälfte *Aa*, also heterozygot, aber auch ungebändert aussehend. Die Nachkommen der 3. Möglichkeit wären also alle ungebändert, wie die der ersten, aber die Hälfte von ihnen wären heterozygot, wie die nächste Generation nun wieder erweisen würde. Lang erzielte nun in der Tat bei seinen Versuchen diese erwarteten Resultate in annähernd den richtigen Zahlenverhältnissen.

Wir haben in der vorigen Vorlesung erfahren, daß in sehr vielen Fällen der Bastard in F_1 einen intermediären Charakter zeigt (Zeatypus). Wenn das der Fall ist, muß natürlich bei der Spaltung in F_2 der Unterschied zwischen den reinen Dominanten und den Heterozygoten deutlich in Erscheinung treten, die Spaltung muß stattfinden in $^1/_4$ dominantmerkmalige, $^2/_4$ intermediäre und $^1/_4$ rezessive. Nur die intermediären würden dann in F_3 weiterspalten. Als besonders instruktive Illustration möge umstehende Fig. 77 dienen, die Lock im Anschluß an Punett publizierte. Sie zeigt in der ersten Reihe die Blüten der beiden Primeln Primula sinensis und stellata, in der zweiten Reihe den intermediären Bastard, auch P. pyramidalis genannt. Die dritte Reihe gibt die Spaltung in F_2 wieder in $^1/_4$ sinensis, $^2/_4$ pyramidalis, $^1/_4$ stellata. Ein ebenso charakteristischer zoologischer Fall wurde auch bereits erwähnt, der Fall der Farbe der Andalusier- und Bredahühner. Diese von den Züchtern blau genannten Formen sind nie in Reinzucht zu halten; und das kommt daher, daß sie intermediäre Bastarde zwischen einer schwarzen und einer schmutzig-weißen Rasse darstellen. Danach müssen sie, wenn miteinander gepaart, spalten in $^1/_4$ schwarze, $^2/_4$ blaue, $^1/_4$ schmutzigweiße. Das ist in der Tat

der Fall: Bateson und seine Mitarbeiter fanden als Resultat 41 schwarze: 78 blaue : 39 weiße. Wir werden übrigens später auf mögliche Komplikationen dieses Falls zurückkommen.

Schließen wir nun an diese Fälle Mendelscher Monohybriden einen solchen eines Dihybridismus an. Für Pflanzen haben wir ja schon ein Beispiel in Mendels eigenen Studien kennen gelernt. Als einen besonders instruktiven Fall aus dem Tierreich, wertvoll besonders auch

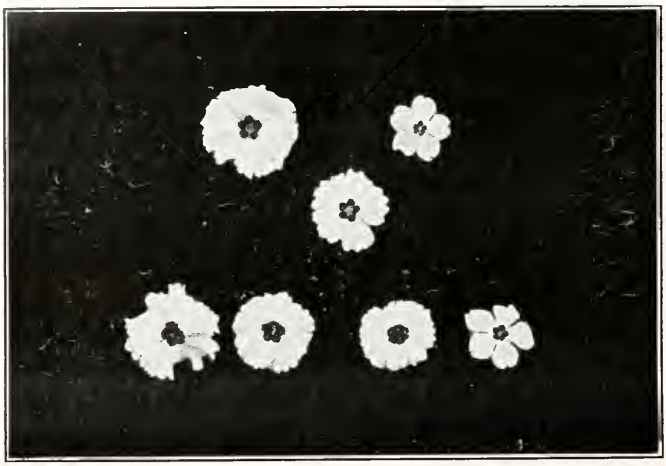


Fig. 77.

Kreuzung von Primula sinensis × stellata (1. Reihe). In der 2. Reihe der intermediäre F_1-Bastard P. pyramidalis. In der 3. Reihe die Spaltung in F_2 in 1 sinensis: 2 pyramidalis : 1 stellata. Aus Lock.

wegen seiner großen Zahlen, wollen wir eine der zahlreichen Kreuzungen betrachten, die von Toyama, Coutagne, Kellogg beim Seidenspinner Bombyx mori angestellt wurden.

Toyama kreuzte zwei Rassen, die sich in folgenden 2 Merkmalen unterschieden: die eine produziert ungezeichnete Raupen, die sich in gelbe Kokons einspinnen, die andere gestreifte Raupen, die weiße Kokons spinnen. Vom Aussehen der beiden Raupenarten gibt nebenstehende Fig. 78 ein gutes Bild. Da alle Nachkommen in F_1 gestreift waren und gelbe Kokons anfertigten, erwiesen sich diese Eigenschaften als dominant; es besaß also jeder der Eltern ein dominantes und ein

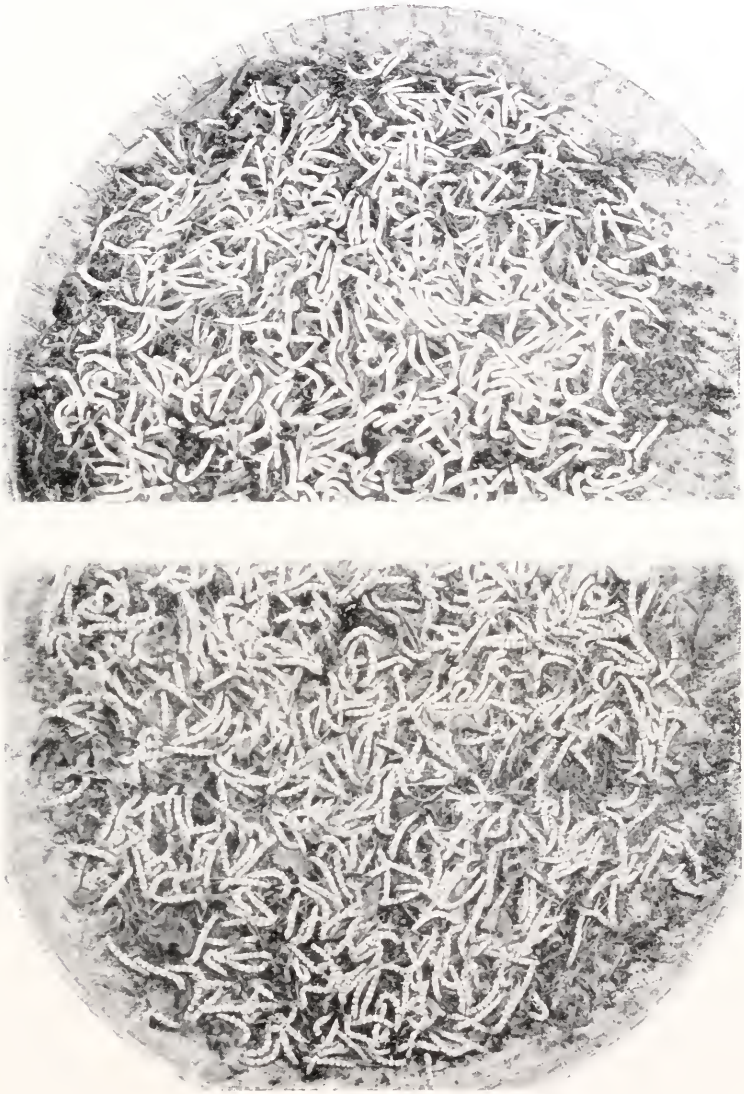


Fig. 78.
Zuchtkörbe mit weißen und gestreiften Seidenraupen. Nach Toyama

rezessives Merkmal. Bezeichnen wir die Eigenschaft gestreift (striatus) mit *S*, nicht gestreift mit *s*, gelb (flavus) mit *F* und nichtgelb = weiß mit *f*, so heißen die beiden Eltern

$$Sf \times sF,$$

der Bastard somit *SfFs*, also Gestreift-Gelb. Nach dem früher mitgeteilten muß er 4 Arten von Gameten bilden, nämlich *SF*, *Sf*, *sF*, *sf*; diese ergeben dann in F_2 16 Kombinationen, nämlich

SF *SF* gestreift gelb	*Sf* *SF* gestreift gelb	*sF* *SF* gestreift gelb	*sf* *SF* gestreift gelb
SF *Sf* gestreift gelb	*Sf* *Sf* gestreift weiß	*sF* *Sf* gestreift gelb	*sf* *Sf* gestreift weiß
SF *sF* gestreift gelb	*Sf* *sF* gestreift gelb	*sF* *sF* ungezeichnet gelb	*sf* *sF* ungezeichnet gelb
SF *sf* gestreift gelb	*Sf* *sf* gestreift weiß	*sF* *sf* ungezeichnet gelb	*sf* *sf* ungezeichnet weiß

Es müssen also gebildet werden 9 gestreift-gelbe : 3 gestreift-weiße : 3 ungestreift-gelbe : 1 ungestreift-weiße. Die wirklichen Zahlen Toyamas stimmen damit in wundervoller Weise überein, nämlich:

1. Gestreift-gelbe *SF* 6385 Indiv. = 56,38% = etwa 9
2. Gestreift-weiße *Sf* 2147 „ = 18,96% = etwa 3
3. Ungezeichnet-gelbe *sF* 2099 „ = 18,53% = etwa 3
4. Ungezeichnet weiße *sf* 691 „ = 6,1 % = 1.

Wurde aus diesen 4 Gruppen nun F_3 gezogen, so mußte folgendes eintreten, wie aus der Zusammensetzung der Formen im Kombinationsschema sich ablesen läßt:

A. In der 1. Gruppe, die beide Dominanten zeigte, waren im gleichen Phänotypus nach ihrer genotypischen Zusammensetzung verschieden-

artige Individuen enthalten: 1. solche vom Charakter *SF SF*, die also in beiden dominanten Charakteren rein waren, welche zu $^1/_9$ vorhanden sein mußten; 2. solche vom Charakter *SFsf*, die also in beiden Charakteren heterozygot waren und sich, wie leicht am Kombinationsschema nachzuzählen, in $^4/_9$ der Exemplare fanden; 3. solche vom Charakter *S SFf*, also homozygot im Charakter *S*, aber heterozygot im Charakter F, und diese finden sich zu $^2/_9$. Endlich 4. solche vom Charakter *SsFF*, also im anderen Charakter heterozygot, im anderen homozygot, ebenfalls zu $^2/_9$. Da nun die verschiedenen Genotypen äußerlich nicht zu unterscheiden sind, so kann der Zufall bei der Paarung dieser F_2-formen folgende Partner zusammenbringen: 1. Den ersten Typus mit sich selbst oder jedem anderen, dann muß die Nachkommenschaft immer nach *SF* aussehen, da stets beide Dominanten vorhanden sind. 2. Der 2. Typus mit sich selbst; dann liegt das gleiche vor, wie wenn F_1 in Inzucht weiter gezüchtet wurde, nämlich *SFsf* × *SFsf*, also muß Spaltung in die 4 Typen im bekannten Verhältnis eintreten. 3. Der 2. Typus mit dem 3., also *SFsf* × *S SFf*. Ersterer hat die Gameten *SF*, *Sf*, *sF*, *sf*, letzterer nur *SF* und *Sf*, es sind also 8 Kombinationen möglich, von denen 6 *SF* enthalten, 2 *Sf*; es ist also eine Spaltung in *SF* und *Sf* zu erwarten im Verhältnis 3 : 1. 4. Typus 2 kommt mit Typus 4 zusammen. Typus 2 hat wieder die Gameten *SF*, *Sf*, *sF*, *sf*, Typus 4 aber nur *SF*, *sF*. Von den 8 möglichen Kombinationen enthalten also 6 wieder *SF*, 2 aber nur *sF*, also ist Spaltung zu erwarten in die Phänotypen *SF* : *sF* = 3 : 1. 5. Der 3. Typus kann mit dem 2. zusammenkommen, das ist natürlich das gleiche wie der umgekehrte Fall 3. 6. Der 3. Typus kann mit seinesgleichen zusammenkommen. Da er nur in bezug auf die Eigenschaft *Ff* heterozygot ist, so muß also das gleiche eintreten, wie wenn zwei Monohybriden sich paaren, also eine Spaltung in *SF* : *Sf* = 3 : 1, also ebenso wie im 3. Fall. 7. Der 3. Typus kann mit dem 4. zusammenkommen; ihre Gameten sind *SF*, *Sf* und *SF*, *sF*; ihre Kombination wird immer *SF* enthalten, das Aussehen also einheitlich dominant sein, wie im 1. Fall. 8. Der 4. Typus kann mit dem 2. zusammenkommen, das ist das gleiche wie der umgekehrte Fall 4. 9. Der 4. Typus kann mit dem 3. zusammentreffen, das ist das gleiche wie der umgekehrte Fall 7; endlich 10. kann der

4. Typus mit seinesgleichen sich begatten; da er nur in der Eigenschaft *Ss* heterozygot ist, haben wir wieder das entsprechende, wie im Fall 6, also eine monohybride Spaltung in *SF* : *sF* = 3 : 1. Das aber ist das gleiche wie im Fall 4. Man sieht somit, daß die $^9/_{16}$ dominantmerkmaligen F_2-Individuen, wenn nur unter sich gepaart, in F_3 4 verschiedene Arten von Nachkommenschaft ergeben werden, wie sie die Fälle 1—4 repräsentieren. Das wirkliche Resultat ist aber genau das erwartete. Es ergaben nämlich von 21 Paarungen:

8 Paarungen nur gestreift gelbe Nachkommen, wie es Fall 1 verlangt,

3 Paarungen gestreift gelbe und gestreift weiße und zwar 677 : 240 Individuen gleich 73,82% : 26,17% = 3 : 1, wie es Fall 3 verlangt,

8 Paarungen gaben gestreift gelbe und ungezeichnet gelbe und zwar 1475 : 513 = 74,2% : 25,8% = 3 : 1, wie es Fall 4 verlangt,

2 Paarungen endlich gaben alle 4 Typen, nämlich

Gestreift gelbe	326	= 55,72%	= etwa 9,
Gestreift weiße	90	= 15,36%	= etwa 3,
Ungezeichnet gelbe	126	= 21,53%	= etwa 3,
Ungezeichnet weiße	43	= 7,34%	= 1,

wie es der Fall 2 verlangt. Dies also die Nachkommenschaft der Gestreift gelben von F_2.

B. Unter den $^3/_{16}$ gestreiftweißen von F_2 finden sich, wie das Kombinationsschema zeigt, $^1/_{16}$, die nur *S* und *f* enthalten, und $^2/_{16}$, die außerdem noch *s* besitzen. Es ist also 1. möglich, daß die ersteren unter sich paaren, und dann müssen sie als Homozygote die gleiche Nachkommenschaft ergeben. 2. können die letzteren unter sich paaren. Da sie nur in einem Eigenschaftspaar *Ss* heterozygot sind, so muß eine einfache Mendelspaltung im Verhältnis 3 *Sf* : 1 *sf* eintreten. 3. können letztere mit ersteren zusammenkommen; da dann in jedem Fall *S* in die Kombination eingeführt wird, so muß das Resultat wie bei 1 lauter Formen *Sf* sein. Der Versuch ergab in der Tat dann in F_3 aus den Nachkommen der $^3/_{16}$ gestreift weißen in 16 Paarungen:

7 Paare gaben ausschließlich gestreift weiße, wie Fall 1 und 3 verlangen,

9 Paare gaben gestreiftweiße und ungestreiftweiße, und zwar 1698: 504 = 77,11% : 22,88% = etwa 3 : 1.

C. Bei den $^3/_{16}$ ungezeichnet gelben von F_2 muß in F_3 natürlich das gleiche eintreten, nur daß hier, wie das Kombinationsschema zeigt, die andere Dominante und die andere Rezessive in Betracht kommen. Das Ergebnis ist in der Tat, daß aus 15 Paarungen in F_3 entstanden:

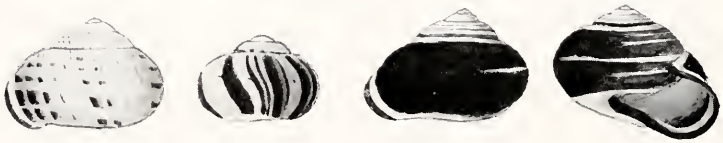
8 Paare gaben ausschließlich ungezeichnet gelbe,

7 Paare gaben ungezeichnet gelbe und ungezeichnet weiße und zwar 1507 : 457 = 76,73% : 23,26% = etwa 3 : 1.

D. Endlich bleiben noch die $^1/_{16}$ ungezeichnet weiße übrig, die ja reine rezessive sein müssen, somit rein weiter züchten, und in der Tat blieb F_3 ebenso.

Wir sehen somit hier einen höchst typischen Fall von Mendelschem Dihybridismus. Er zeigt uns aber noch etwas Weiteres. Die Ausgangstiere waren gestreift weiß × ungezeichnet gelb. In der Nachkommenschaft fanden sich bereits in F_2 die neuen Kombinationen gestreift gelb und ungezeichnet weiß. Da, wie das Kombinationsschema zeigt, diese in je $^1/_{16}$ der Exemplare homozygot auftreten müssen — im Schema liegen die Homozygoten ja immer in der Diagonale von links oben nach rechts unten — so muß es durch fortgesetzte richtige Auswahl schließlich gelingen, diese Homozygoten zu isolieren und damit zwei rein züchtende neue Kombinationen zu schaffen, und sie wurden in der Tat auch isoliert. Es können also auf dem Wege der Bastardierung neue Rassen geschaffen werden, die alle denkbaren Neukombinationen der bei den Eltern vorhandenen Charaktere zeigen. Es ist dies natürlich für die praktische Anwendung des Mendelismus in Tier- und Pflanzenzucht höchst wichtig, denn das Erzielen neuer brauchbarer Zuchtrassen besteht meistens in der richtigen Neukombination vorhandener Charaktere. Sind einmal aber die mendelnden Erbfaktoren bekannt, so ist stets theoretisch vorauszusagen, wie eine gemischte Kombination herzustellen ist, natürlich vorausgesetzt, daß sie nicht eine physiologische Unmöglichkeit ist. Als Beispiel, wie auf diese Art das Unerwartetste erreicht werden kann, möge die folgende von Lang ausge-

führte Kombination dienen. Bei den erwähnten 5-bändrigen Schnecken kommen Varietäten vor, bei denen sich die Bänder in einzelne Tüpfel auflösen (var. punctata) und solche, bei denen die Bänder in der Höhe der Schale miteinander verschmelzen (var. coalita). Beides beruht auf der Anwesenheit eines entsprechenden Erbfaktors. Es stehen also die Eigenschaften Ganzbändrigkeit, Tüpfelbändrigkeit und Verschmolzenbändrigkeit zur Verfügung. Könnte man nun durch Bastardkombination Tüpfelbändrigkeit mit Verschmolzenbändrigkeit kombinieren, so müßten die Tüpfel in der Höhe der Schale zusammenfließen und es entstände eine quergebänderte Schnecke; und das wurde tatsächlich erreicht, wie Fig. 79 zeigt. Analoge Beispiele gibt es in Hülle und Fülle, vor allem aus der praktischen Pflanzenzucht, die bewußt oder unbewußt so ihre Haupterfolge erzielt.



1 2 3 4

Fig. 79.

Helix (Tachea) nemoralis. 1. tüpfelbändrig, 3 u. 4 verschmolzenbändrig, 2. quergebändert als Bastardkombination aus beiden. Nach Lang.

Bei einem solchen Fall von Mendelschem Dihybridismus kann es nun natürlich auch vorkommen, daß entweder eine oder auch beide Eigenschaften nicht die Dominanzerscheinung zeigen, sondern sich intermediär verhalten. Die Zahlenkonsequenzen der Spaltung lassen sich dann leicht aus dem oben ausgeführten ableiten. Da sie für den typischen Mendelfall durch die Formel $(3 + 1)^n$ gegeben waren, werden sie bei zwei intermediär sich verhaltenden Eigenschaften natürlich durch die Formel $(1 + 2 + 1)^2$ erhalten, da ja in diesem Fall für jede Eigenschaft die Spaltung die 3 Typen $1\,DD + 2\,DR + 1\,RR$ ergibt. Wenn also ein Eigenschaftspaar Dominanz, das andere intermediäres Verhalten zeigt, so ist die Konsequenz für F_2 $(3 + 1)\,(1 + 2 + 1) = [3 + 6] + 3 + [1 + 2] + 1$, was natürlich entsprechend zusammengenommen (die Klammern) das klassische Verhältnis von $9 : 3 : 3 : 1$

darstellt. Wie sich auf diese Zahlenreihe die einzelnen Typen verteilen, illustriert wunderschön ein Beispiel Biffens, zu dem Bateson die nebenstehend reproduzierte höchst lehrreiche Abbildung gegeben hat (Fig. 80). Es handelt sich um Weizenkreuzungen, wobei die ersten beiden Allelomorphe das Fehlen der Grannen bei der Ähre und ihr Vorhandensein (der Bart) sind. Erstere Eigenschaft ist dominant. Das andere Paar ist die dichte Stellung der Körner, die eine kurze kompakte Ähre

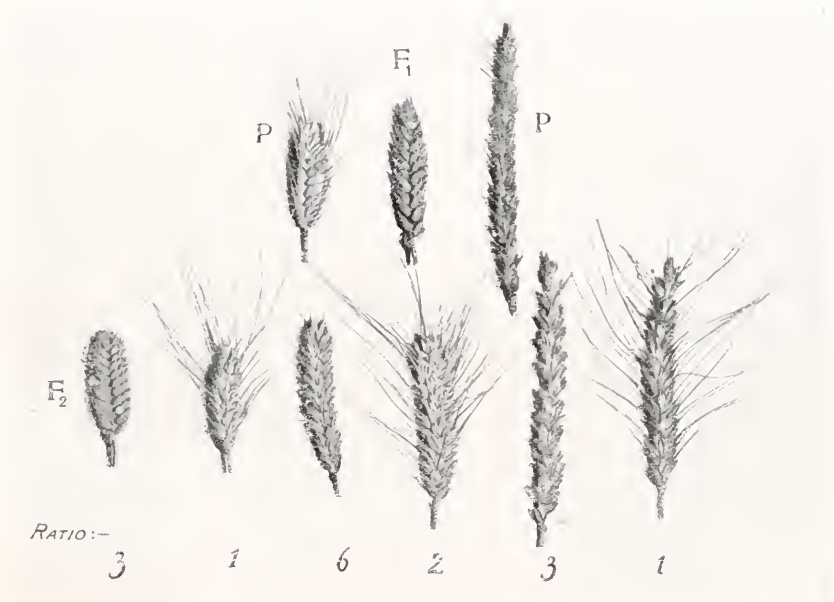


Fig. 80.
Kreuzung dichter bartiger mit lockeren grannenlosen Ähren mit Spaltung in F_2 in 6 Typen. Aus Bateson.

bedingt, und eine lockere Stellung, die eine lange, schlanke Ähre hervorruft. Diese beiden Eigenschaften vererben intermediär. Die Allelomorphe sind also *D* (densus) dicht, *d* nicht dicht = locker, *B* (barba) Faktor, der die Bartbildung verhindert, *b* sein Fehlen, der Bart vorhanden. Werden also eine dichte-bartige Form *Db* und eine lockere-grannenlose *dB* gekreuzt (*P* = parentes, Eltern), so ist F_1, wie das Bild zeigt intermediär-grannenlos. In F_2 muß dann die Spaltung so eintreten,

daß sie sich aus dem Verhältnis 3 *B* : 1 *b* und *DD* : 2 *Dd* : *dd* kombiniert. Das gibt, wie die einfache Multiplikation zeigt und das Bild bestätigt, die Phänotypen 3 *BD* grannenlos-dicht : 6 *BDd* = grannenlos-intermediär : 3 *Bd* = grannenlos-lang : 1 *bD* = bärtig-dicht : 2 *bDd* = bärtig-intermediär : 1 *bd* = bärtig-lang.

Fig. 81.
Maiskolben von F_2 mit blauglatten, weiß-glatten, blaurunzeligen und weißrunzeligen Körnern. Photo. nach einem Correnssschen Originalstück.

Wir können diese Besprechung der einfachen Mendelfälle nicht abschließen, ohne kurz einen Fall erwähnt zu haben, der zunächst etwas unklar erscheint, sich dann aber auf das einfachste auflöst. Einer der schönsten Fälle von Mendelschem Dihybridismus ist die Correnssche Kreuzung des Mais, Zea mays alba × Zea mays coeruleo-dulcis. Ersterer hat weiße glatte Körner, letzterer blaue gerunzelte. In F_1 ist der Bastard stets blau und glatt und in F_2 tritt eine Spaltung ein im Verhältnis von 9 blauen glatten : 3 weißen glatten : 3 blauen runzligen : 1 weißen runzligen, wie nebenstehend abgebildeter von Correns gezüchteter Kolben beweist (Fig. 81). Das ist zunächst nicht weiter merkwürdig. Nun beruht aber die blaue bzw. weiße Farbe auf dem durch die durchsichtige Schale durchscheinenden Nährgewebe des Embryo, dem Endosperm. Dieses ist aber gar kein Teil des Embryo, sondern gehört zum mütterlichen Organismus. Der Bastardembryo F_1 hat also, wenn der Vater coeruleo-dulcis war, das Endosperm mit der Farbe dieses Vaters, obwohl es ein Teil der weißen Bastardmutter (*P*) selbst ist. Dieses Übertragen einer Eigenschaft des befruchtenden Vaters auf Körpergewebe der Mutter nennt man eine Xenie. Die Erklärung hat sich nun durch Nawaschin und Guignard so ergeben,

daß bei der Befruchtung 2 Samenkerne in den Embryosack eindringen, von denen der eine das Ei befruchtet, der andere die Zelle, aus der sich jenes Nährgewebe entwickelt. Der nach dem Schema des Dihybridismus spaltende Bastard stellt also gewissermaßen eine Verwachsung aus einem Bastardembryo und einem Bastardendosperm dar. Letzteres mendelt aber infolge seiner Entstehung genau so wie ein anderer Bastard.

Diese Beispiele werden wohl genügen; sie setzen uns leicht in den Stand, mit allen einfachen Mendelfällen und ihren Konsequenzen fertig zu werden. So wollen wir diese Erfahrungen denn noch benutzen, um zu sehen, wie sie auf die Analyse von Naturformen angewandt werden können und wie sie gestatten, Kreuzungsergebnisse vorauszusagen, die ohne den Mendelismus vollkommen regellos erscheinen möchten. Wir wählen dazu die schönen Experimente, die Standfuss an einem bekannten Schmetterling, dem Nagelfleck Aglia tau und seinen in der Natur fliegenden Aberrationen ferenigra und melaina ausführte. Wie Fig. 82 zeigt, unterscheiden sich die letzteren von der Stammart dadurch, daß bei ferenigra die Flügel vom Rand her verdüstert werden und bei melaina völlig verdüstert sind. Diese Aberrationen kommen in der Natur ziemlich selten vor, so daß es, wie Standfuss annimmt, wahrscheinlich ist, daß sie meist mit der Stammart sich paaren und Bastarde erzeugen. Da nun die melaina- bzw. ferenigra-Eigenschaft dominant ist, so sehen diese Bastarde wie die Aberration selbst aus. Es ist somit eine große Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß aus der Natur stammende Aberrationen Bastarde, Heterozygoten sind. In der Tat erwiesen sich alle aus der Natur kommenden ferenigra oder melaina als heterozygot mit der Stammart tau[1]. Melaina aus der Natur hat also, wenn wir uns der Schreibweise der Presence- und Absencetheorie bedienen, die Zusammensetzung Mm

M = Melainafaktor, der die Flügel der Stammform verdüstert,
m = kein Melainafaktor, also tau.

Ebenso heißt ferenigra aus der Natur Ff. Da wir nun oben gehört haben, daß die Heterozygote mit dem rezessiven Elter zurückgekreuzt eine Spaltung im Verhältnis 1 : 1 ergeben muß, so ist zu erwarten, daß

[1] Auf diese Interpretation werden wir nochmals zurückkommen.

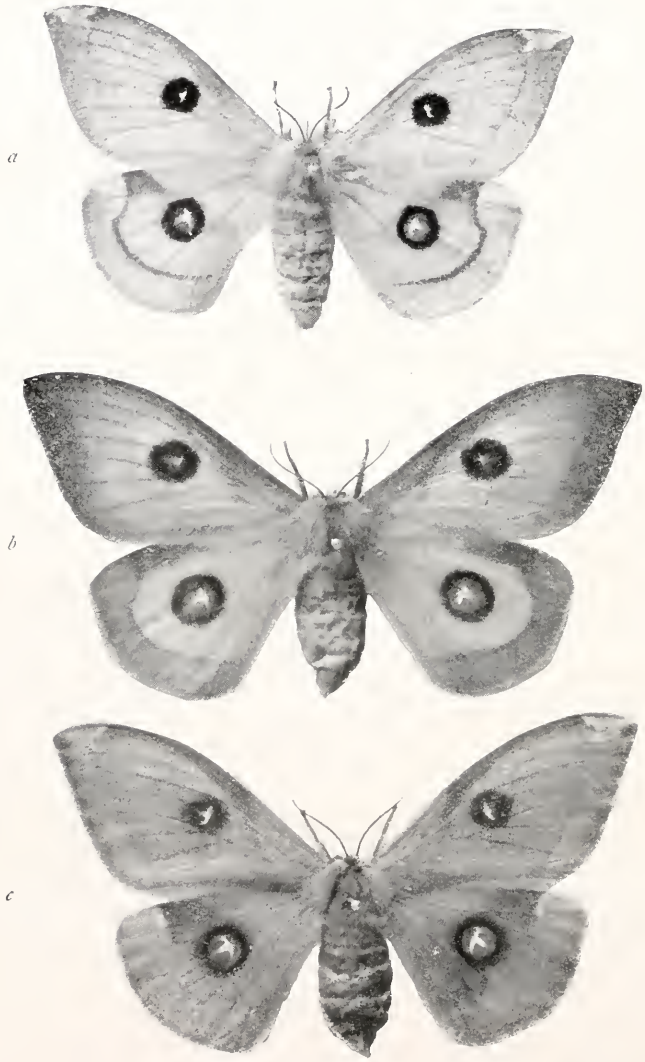


Fig. 82.
a Aglia tau, *b* Aberration A. ferenigra, *c* Ab. melaina. Photo. nach Standfuss-schen Originalstücken.

jede der Aberrationen, mit der Stammart tau gekreuzt, $^1/_2$ ferenigra bzw. melaina : $^1/_2$ tau ergibt; denn

$$\left\{\begin{array}{l} Ff \times ff = Ff + Ff + ff + ff \\ \text{Ferenigra} \times \text{tau} = \text{Feren.} + \text{Feren.} + \text{tau} + \text{tau} \end{array}\right. = \frac{1}{2}\,\text{Ferenigra} + \frac{1}{2}\,\text{tau}.$$

Und ebenso verläuft die Kreuzung mit melaina. Das wirkliche Resultat der Kreuzung ferenigra aus der Natur × tau war in der Tat 83 ferenigra + 80 tau. Ebenso ist ohne weiteres zu erwarten, daß die Aberrationen mit ihresgleichen gepaart im Mendelschen Verhältnis 3 : 1 spalten müssen, denn

$$Ff \times Ff = FF + Ff + fF + ff = 3\,\text{Ferenigra} : 1\,\text{tau}.$$

Das wirkliche Resultat war bei einer Kreuzung 46 ferenigra : 14 tau. Werden nun die beiden Aberrationen ferenigra und melaina gekreuzt, so ergibt sich folgendes:

$$\begin{array}{lcl} & Ff & \times \quad Mm \\ F_1 & 1\,FM + 1\,Fm & + 1\,fM + 1\,fm. \end{array}$$

Die zweite Form ist wieder ferenigra, die dritte melaina und die vierte tau, aber die erste, die die beiden Dominanten enthält, ist neu. Es besteht für sie entweder die Möglichkeit, daß die eine Dominante die andere zudeckt, oder daß beide sich addieren. Letzteres ist in der Tat der Fall und es wird eine noch dunklere Form FM gebildet, die Standfuss weismanni nennt. Das wirkliche Resultat der Kreuzung war 11 weismanni, 11 melaina, 15 ferenigra, 10 tau. Wird nun die neue Form weismanni mit tau rückgekreuzt, so muß natürlich entstehen

$$FM \times fm = 1\,Ff + 1\,Fm + 1\,Mf + 1\,Mm = \frac{1}{2}\,\text{ferenigra} + \frac{1}{2}\,\text{melaina}.$$

Das wirkliche Resultat ist in der Tat 30 ferenigra + 32 melaina. Wird nun weismanni mit ihresgleichen gepaart, so ergibt sich

$$\begin{aligned} FM \times MF &= 1\,FM + 1\,FF + 1\,MM + 1\,MF \\ &= \frac{1}{4}\,\text{ferenigra} + \frac{2}{4}\,\text{weismanni} + \frac{1}{4}\,\text{melaina}. \end{aligned}$$

Das Resultat war 18 ferenigra : 31 weismanni : 17 melaina. Hier ist nun bemerkenswert, daß zum erstenmal homozygote ferenigra und melaina zum Vorschein kamen, die sich deutlich durch größere Intensität ihres Charakters von den Heterozygoten unterschieden. Die

Homozygoten miteinander gepaart müssen natürlich alle Weismanni ergeben. Alle diese Resultate sind also ohne weiteres klar. Auf eine kleine Schwierigkeit muß allerdings hingewiesen werden. Wir hatten die Form weismanni als *FM* bezeichnet. Nach der bisher ja stets benutzten Schreibweise der Presence-Absencetheorie wäre somit diese Form homozygot, da sie nur große Buchstaben enthält. Sie erweist sich aber als Heterozygote, die immer spalten muß, etwa wie die Andalusierhühner. Wäre die Untersuchung anstatt von heterozygoten Individuen von homozygoten ausgegangen und das Verhältnis der Aberrationen zur Stammform tau gar nicht berücksichtigt worden, so würde man jedenfalls geschrieben haben *M* = melaina, *m* = nicht melaina oder ferenigra, weismanni wäre dann *Mm* und alles weitere verliefe in üblicher Weise. Es folgt daraus also, daß entweder die Schreibweise der Presence-Absencetheorie nicht so aufzufassen ist, daß der kleine Buchstabe nun auch wirklich das Fehlen eines Merkmals bedingt, sondern einfach die betrachtete Relation ausdrückt: Mit tau in Vergleich gesetzt ist ferenigra *F*, mit melaina in Beziehung gesetzt ist es aber *m*: die Symbole sind relativer, nicht absoluter Natur. Oder aber es liegen wirklich zwei dominante positive Merkmale vor, die sich aber zueinander verhalten wie ein Merkmalspaar, bestehend aus einem positiven und einem negativen Faktor. Wir werden dieser Erscheinung bald wieder begegnen. Ungezwungener erscheint aber sicher die erstere Interpretation, die die presence-absence nicht als absoluten Begriff nimmt. Vielleicht ist aber auch der ganze Fall noch verwickelter und erfordert zur Erklärung noch einen Faktor, wie Plate meint.

Die interessantesten Kombinationen durch Bastardierung wurden aber nun mit Hilfe einer weiteren Eigenschaft erzielt. Es kommt gelegentlich vor, daß bei einer der Formen der helle Nagelfleck auf den Flügeln verdüstert ist, was als Subcoecatypus bezeichnet wird, und dieser ist auch eine erbliche Eigenschaft. Von einer solchen Form aus gelingt es dann durch Bastardierung, ihn auch mit den anderen zu kombinieren. Genaue Angaben liegen darüber allerdings nicht vor. Eines ist aber sicher, daß so unter anderem auch eine Form erhalten wurde, die als weismanni subcoeca zu bezeichnen ist. Diese stellt nun

einen vollständigen Melanismus dar, der aber nicht, wie bei vielen anderen Schmetterlingen, eine Einheit ist, sondern eine Kombination von ferenigra, melaina und subcoeca darstellt. Ein schöner Fall, wie durch Bastardierung nicht nur Analyse der Charaktere, sondern auch Synthese ausgeführt werden kann, ganz analog dem obigen Fall der quergestreiften Helix.

Zehnte Vorlesung.

Das Auftreten von Neuheiten bei Bastardierung und die verschiedenen Möglichkeiten der Erscheinung.

Die bisher vorgeführten Mendelfälle illustrierten uns das einfachste Verhalten unter Auftreten der klassischen Zahlenverhältnisse, Fälle, die sich natürlich beliebig vermehren ließen, auch durch Anziehung des Trihybridismus und noch mehr Eigenschaftskombinationen. Sie würden uns alle immer wieder die Übereinstimmung zwischen der aus der Kombination abzuleitenden Wahrscheinlichkeit und der Wirklichkeit demonstrieren. Es zeigte sich nun aber bald nach dem Wiedererwecken der Mendelschen Lehre, daß es viele Fälle gibt, in denen andere Zahlenverhältnisse auftreten, als erwartet werden sollten und auch die Spaltung der Eigenschaften zu ganz absonderlichen Dingen führte. Allen diesen Fällen, deren bekannteste Typen wir uns jetzt vorführen wollen, ist eines gemeinsam, nämlich daß in den Bastardgenerationen „Neuheiten“ auftreten, Eigenschaften, von deren Vorhandensein bei den Bastardeltern nichts zu merken war, also etwa das Auftreten von Farbe bei Kreuzung weißer Rassen. Die zuerst von Tschermak studierte Erscheinung, die dann vor allem durch Bateson und seine Mitarbeiter, wie durch Correns, Cuénot, Shull geklärt wurde, hat als Ganzes oder in ihren Teilen die verschiedenartigsten Bezeichnungen erhalten, wie Latenz, Hybridatavismus, Kryptomerie, Reversion (Rückschlag), die schwer voneinander abzugrenzen sind. Es läßt sich aber auch ganz gut ohne sie auskommen. Die beiden ersteren und die letzte Bezeichnungen sind allerdings solche, die in der Erblichkeitslehre schon lange eine große Rolle spielen. Es war immer be-

kannt, daß ein Organismus Eigenschaften enthalten kann, die nicht sichtbar in Erscheinung treten, die er latent besitzt und die aus irgendeinem Grund gelegentlich zum Vorschein kommen können. Es ist ferner bekannt, daß Organismen plötzlich oder nach Bastardierung Eigenschaften zeigen, die vermutlich denen ihrer Ahnen entsprechen, Atavismen sind. Bekanntlich haben gerade diese Atavismen im Gefolge von Kreuzung eine große historische Rolle in der Biologie gespielt, indem Darwin wichtige Schlüsse auf der Tatsache aufbaute, daß nach Kreuzung von domestizierten Taubenrassen in der Nachkommenschaft das Gefieder der wilden Felstaube, der mutmaßlichen Stammform, auftrat.

Das mendelistische Studium dieser Erscheinungen hat nun dazu geführt, auch das Auftreten von Neuheiten nach Bastardierung auf Grund der Beschaffenheit der Gameten zu erklären und damit die zu erwartenden Zahlenverhältnisse zu bestimmen. In zahlreichen genauer analysierten Fällen haben solche Bestimmungen bereits ihre Feuerprobe bestanden. Wenn wir die wichtigsten Formen der Erscheinung von Neuheiten nun betrachten wollen, so können wir von vornherein zwei Hauptgruppen unterscheiden: Im einen Fall liegt eine wirkliche Latenz vor, d. h. die Eigenschaft, die später als Novum auftritt, ist bei den Bastardeltern schon als solche vorhanden, sie kann aber aus irgendeinem Grund nicht in Erscheinung treten; erst die mit der Bastardierung bzw. Spaltung verbundenen neuen Gametenkombinationen schaffen das Hindernis beiseite, so daß dann die latente Eigenschaft sichtbar, patent, wird. In der anderen Gruppe von Fällen aber ist die Eigenschaft eine derartige, daß sie durch die Anwesenheit mehrerer Faktoren bedingt wird, die Bastardeltern aber nur einen bzw. einen Teil besitzen. Erst wenn die Bastardierung die richtigen Faktoren kombiniert, lassen sie die gemeinsam bedingte Eigenschaft sichtbar werden. In diesen Fällen ist also nicht die Eigenschaft latent, sondern eine unvollständige Serie ihrer Bestimmungsfaktoren.

Ein prinzipieller Unterschied besteht allerdings nicht zwischen diesen beiden Gruppen; denn man kann ja auch sagen, und viele Autoren tun es, daß eine Eigenschaft als solche überhaupt nicht latent sein kann, da sie erst bei Anwesenheit aller dazu notwendigen Faktoren entsteht.

Bei dieser Betrachtungsweise wäre dann die erste Gruppe eine solche, bei der ein Grundfaktor vorhanden ist, aber die Erscheinung der Eigenschaft erst durch einen anderen Faktor realisiert werden muß, während bei der zweiten Gruppe eine Reihe gleichwertiger Bedingungsfaktoren die Eigenschaft hervorrufen.

Zu der ersteren Gruppe der eigentlichen Latenz führt uns gut der in der letzten Vorlesung besprochene Fall der Aglia tau über. Auch dort war ja, wenn ohne Kenntnis der Gametenbeschaffenheit betrachtet,

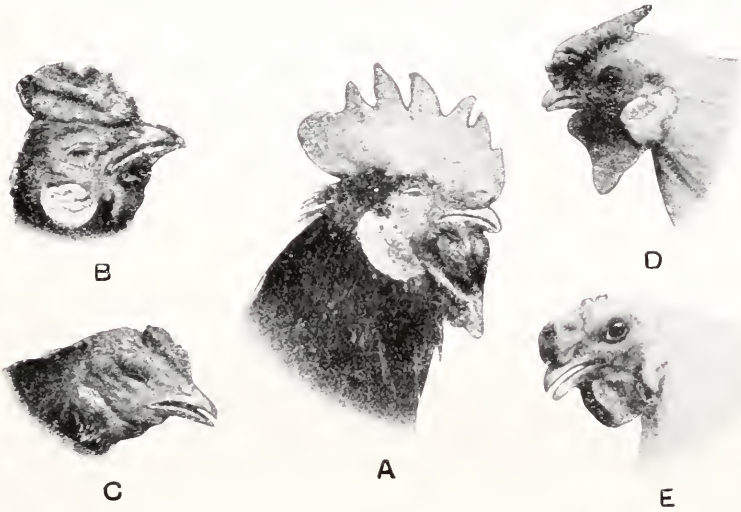


Fig. 83.
Kammformen der Hühner. *A* einfacher Kamm, *B C* Erbsenkamm, *D* Rosenkamm, *E* Walnußkamm. Nach Bateson.

etwas Neues aufgetreten: die natürlichen Formen melaina und ferenigra gekreuzt gaben schon in F_1 Spaltung, wobei unter anderem die Stammform der Aberrationen tau auftrat. In diesem Fall enthielten auch die Bastardeltern den tau-Charakter gewissermaßen latent, aber nicht dadurch, daß er ein echtes Glied der Erbmasse war, sondern dadurch, daß die Eltern selbst Bastarde, Heterozygoten, waren. Wie wir später sehen werden, steht dieser Fall aber in engstem Zusammenhang mit solchen, deren berühmtestes Beispiel wir jetzt kennen lernen wollen, Kreuzungen von homozygoten Individuen, bei denen trotzdem

in F_2 eine latente Eigenschaft sichtbar wird, die bei den Eltern sich durch die Art ihrer Verbindung mit anderen Eigenschaften nicht zeigen konnte. Das klassische Beispiel dieser Erscheinung ist das Verhalten der Hühnerkämme bei Kreuzung verschiedener Rassen, das schon Darwin beschäftigte und durch Bateson und Punnett vor allem seine Klärung erfuhr. Viele Hühnerrassen haben die Kammform des wilden Ahnen, den sogenannten einfachen Kamm (Fig. 83*A*). Als besondere erbliche Kammformen treten nun einmal der sogenannte Erbsenkamm (Fig. 83*C*) und dann der Rosenkamm (Fig. 83*D*) auf. Die letzteren beiden reinzüchtenden Kammformen erweisen sich nun bei Kreuzung mit dem einfachen Kamm als dominant und geben dann in F_2 eine einfache Spaltung im Verhältnis 3 : 1. Im wirklichen Experiment kamen z. B. zum Vorschein 695 Rosenkämme : 235 einfachen Kämmen. Wurde nun Erbsenkamm mit Rosenkamm gekreuzt, so hatte F_1 eine neue Kammform, die in der Natur bei den malayischen Hühnern vorkommt und wegen ihres Aussehens als Walnußkamm bezeichnet wird (Fig. 83*E*). Nach dem was wir oben bei Aglia tau erfuhren, ist das nicht so merkwürdig. Dort addierten sich die beiden dominanten Faktoren, der melaina- und der ferenigra-Faktor zu der Additionsform weismanni; hier geschieht das gleiche, Erbsen- und Rosenkammfaktor geben das merkwürdige Additionsprodukt Walnußkamm. In F_2 treten aber nun typischerweise 4 Kammformen auf, nämlich Walnußkamm, Erbsenkamm, Rosenkamm und einfacher Kamm. Letzterer trat also als Neuheit auf. Die Gesamtzahlen der Versuche der englischen Forscher waren

279 Walnußkämme,
132 Erbsenkämme,
99 Rosenkämme,
45 einfache Kämme.

Da das Auftreten von 4 Phänotypen auf die Anwesenheit von 2 Merkmalspaaren schließen läßt, ist ein Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 zu erwarten, dem die Zahlen auch einigermaßen entsprechen. Um ihr Zustandekommen zu erklären, wurden die notwendigen Versuche gemacht, die unter Heranziehung von über 12 000 Individuen zu fol-

gender einfachen Klärung des Falls führten: Der Erbsenkamm beruht auf der Anwesenheit eines Faktors *P* (= Pisum), der den einfachen Kamm in den Erbsenkamm verwandelt. Ebenso beruht der Rosenkamm auf dem Faktor *R* (Rosa), der einfachen Kamm in Rosenkamm verwandelt. Nach der Presence- und Absencetheorie steht nun jedem dieser dominanten Merkmale sein Fehlen als Rezessiv gegenüber. Es heißt somit das Rosenkammhuhn *RRpp*, nämlich Rosenkamm und kein Erbsenkamm, das Erbsenkammhuhn aber *PPrr*, nämlich Erbsenkamm und kein Rosenkamm. *RRpp* × *PPrr* = *RPrp*, das ist Walnußkamm heterozygot. In F_2 muß dies nun, wie wir wissen, so spalten, daß 4 Phänotypen entstehen, von denen $^9/_{16}$ beide Dominanten enthalten, *RP* also Walnußkamm zeigen, je $^3/_{16}$ eine Dominante, also *Rp* oder *Pr*, was Rosen- bzw. Erbsenkamm gibt, und $^1/_{16}$ keine Dominante, also *rp*: kein Rosenkamm und kein Erbsenkamm ist aber der einfache Kamm. Man wird sich bei dieser Erklärung vielleicht daran stoßen, daß *r* und *p* doch eigentlich das gleiche sind; wir werden gleich die einfache Erklärung dafür finden. Tatsächlich läßt diese Interpretation jede weitere Kreuzungsmöglichkeit vorausberechnen; um nur zwei Kontrollversuche zu nennen, so sei die Kreuzung erwähnt zwischen dem Walnußkamm von F_1 und einem einfachen Kamm, also *RPrp* × *rrpp*. Ersteres hat dann wieder die 4 Gametenarten *RP*, *Rp*, *rP*, *rp*, letzteres nur *rp*. Es sind somit nur 4 Kombinationen möglich, und zwar in gleicher Zahl *RPrp*, *Rprp*, *rPrp*, *rprp*. In der Tat ergab die Gesamtheit der Kreuzungen 644 Walnußkämme, 705 Rosenkämme, 664 Erbsenkämme, 716 einfache Kämme. Eine zweite Kontrolle könnte in folgendem bestehen: Unter den $^9/_{16}$ Walnußkämmen in F_2 muß je $^1/_{16}$ Homozygote sein, die also rein züchten. In der Tat gab ihre Zucht ausschließlich Walnußkämme, nämlich 216 Individuen. Ebenso muß das $^1/_{16}$ mit einfachem Kamm stets rein homozygot sein; auch es erfüllte diese Erwartung in 1937 Fällen.

Vielleicht noch schlagender ist aber die Kontrolle für die Richtigkeit der Interpretation, die durch eine ebenfalls von Bateson ausgeführte Kreuzung mit einem ganz anderen Hühnerschlag gegeben wird. Das Bredahuhn besitzt an Stelle des Kammes zwei Höcker. Es zeigte sich nun durch Kreuzung mit einfachem Kamm, daß dies

auf dem Fehlen des Kammfaktors, aber auf der Anwesenheit eines dominanten Verdoppelungsfaktors beruht. Wenn dieses Bredahuhn nun mit einem Rosenkammhuhn gekreuzt wurde, so handelte es sich um 3 Faktoren, nämlich *R* Rosenkamm, *r* sein Fehlen, der Verdoppelungsfaktor (duplicitas) *D*, *d* sein Fehlen, der Kammfaktor *C* (crista), sein Fehlen *c*. F_1 hieß also *RDCrdc*, muß also doppelten Rosenkamm haben. In F_2 ist dann die Spaltung in 8 Phänotypen zu erwarten, unter welchen, wie ja leicht zu kombinieren ist, als Neuheiten auftreten müssen die Zusammensetzungen *DCr*, also verdoppelter Einfachkamm und *Cdr*, also gewöhnlicher Einfachkamm. Beide Neuheiten erschienen auch. Bateson bemerkt dazu mit Recht, daß ohne Kenntnis der Mendelschen Gesetze ein solcher Fall einfach unerklärlich erscheinen müßte.

In diesen interessanten Fällen war also das Auftreten der Neuheit in F_2, — wenn wir den Walnußkamm ebenso wie die Aglia tau weismanni nicht auch als Neuheit infolge Addition zweier Dominanten bezeichnen wollen, wozu ja Berechtigung vorliegt, da wenigstens erstere auch homozygot gezüchtet werden können — so zustande gekommen, daß durch die Kombination der Gameten ein in den Eltern schon vorhandener rezessiver Faktor aus der Verbindung mit den ihn unsichtbar machenden Dominanten befreit wurde. Aber es ist auch noch ein weiterer Fall echter Latenz denkbar. Es ist klar, daß eine einheitlich erscheinende Eigenschaft oft in Wirklichkeit komplex ist, aus mehreren Faktoren zusammengesetzt. Wenn dies dann mehrere dominante Eigenschaften sind, so kann ihre Kombination sich in verschiedenartiger Weise äußern. Sie können, wie wir schon sahen, sich in ihrer Wirkung addieren zu einer besonderen Form, sie können sich aber auch gegenseitig zudecken; es käme dann ein Verhalten zustande, das in seinem Effekt der Dominanz gleicht, aber doch etwas davon ganz Verschiedenes ist. Bateson hat deshalb für die Verdeckung eines dominanten Faktors durch einen anderen dominanten die Bezeichnung Epistasis eingeführt. Der verdeckende Charakter ist epistatisch, der verdeckte hypostatisch. Es ist klar, daß im Fall solcher Epistasis eine Eigenschaft unsichtbar, nämlich hypostatisch sein kann und doch vorhanden, also latent. Auch dann kann es bei einer Bastardierung

dazu kommen, daß der hypostatische Faktor von seinem epistatischen befreit wird und dann in F_2 die durch ihn bedingte Eigenschaft als Neuheit zum Vorschein kommt. Wenden wir diesen Gedankengang auf den eben besprochenen Fall der Hühnerkämme an, so kommen wir sogar zu einer Interpretation, die viel weniger Schwierigkeiten bietet. Wir nehmen an, daß sowohl Erbsen- wie Rosenkammhühner den positiven Faktor für den gewöhnlichen Kamm *C* besitzen, daß sie aber außerdem noch den epistatischen Faktor *R* bzw. *P* haben, dessen Anwesenheit bedingt, daß dieser Kamm in einen Rosen- bzw. Erbsenkamm modifiert wird. Dann hieße das Rosenkammhuhn *RRCCpp* und das Erbsenkammhuhn *rrCCPP*. Es läge also auch doppelte Heterozygotie vor und es wäre daher in obiger Ableitung jeder Formel noch *CC* zuzufügen. Da aber in allen Kombinationen bis auf die letzte *R* oder *P* vorkommt, die ja über *C* epistatisch sind, so wird nichts verändert, und nur die letzte Kombination heißt *rrCCpp*, muß also den einfachen Kamm sichtbar zeigen. Diese Erklärung ist natürlich nur eine verständlichere Form, das Prinzip ist das gleiche.

Eine bessere Illustration für das Erscheinen von Neuheiten im Zusammenhang mit der Epistase läßt sich aus den Kreuzungen der Mäuserassen entnehmen, auf die wir noch öfters zurückkommen werden. Wenn wildfarbige graue Mäuse mit schokoladebraunen gekreuzt werden, so ist F_1 wildfarbig grau, und in F_2 treten außer den beiden Elterntypen noch schwarze als Neuheit auf. Das Schwarz war hier, wie die genaue Durchführung der Kontrollkreuzungen zeigte, als latenter Faktor bei den grauen enthalten. Aber Grau ist epistatisch über Schwarz und läßt es somit nicht sichtbar werden. Die Kreuzung ist also die folgende: Die wildgraue Maus enthält — neben anderen Faktoren der Fellfarbe, die wir später kennen lernen werden — den Faktor *G* (griseus) (genauer gesagt ist das ein Faktor, der eine Anordnung des Haarpigments in schwarzen, braunen und gelben Ringeln bewirkt und auch den Sättigungsgrad des Pigments beeinflußt; diese Anordnung ergibt den Eindruck der Wildfarbe, wenn sämtliche anderen Farbfaktoren anwesend sind) und die ihm hypostatische Schwarzdominante *N* (niger). Die schokoladefarbige Maus hat aber weder das eine noch das andere, ist also beschaffen *gn*. F_1 ist somit *GNgn*, also wieder Grau.

In F_2 müssen nun $^9/_{16}$ *G* und *N* enthalten, sie sind grau; $^3/_{16}$ enthalten *G* aber *n*, sie sind also wieder grau; $^3/_{16}$ besitzen *g* aber *N*, sie müssen als Neuheit Schwarz zeigen, und $^1/_{16}$ ist *gn*, also wieder schokoladefarbig. An dieser Stelle müssen wir nun eine kleine Erörterung einschalten, die nötig ist, um das Verhältnis der Epistase richtig zu beurteilen, wenn es sich um ein ganzes System voneinander epistatischer Faktoren handelt. Es liegt da etwas äußerlich Analoges vor, wie bei der gewöhnlichen Dominanz; dort sahen wir, daß homozygote und heterozygote sich voneinander doch unterscheiden lassen (s. Aglia tau ferenigra). Auch hier läßt sich das epistatische Grau also *GN*, von dem Grau, dem *N* fehlt, also *Gn* unterscheiden: während die $^9/_{16}$ *GN* eine Farbe zeigen, die man wildfarbig (agouti) nennt, erscheinen die $^3/_{16}$ *Gn* zimtfarbig (cinnamon agouti). Addiert man die Resultate, die Miß Durham und Cuénot bei diesem Versuch erhielten, so waren es

$$\left.\begin{array}{l}63 \text{ wildfarbene}\\ 21 \text{ zimtfarbene}\end{array}\right\} 84 \text{ graue,}$$

20 schwarze,

8 schokoladene,

also äußerst genau das berechnete Resultat. Betrachten wir aber diese Tatsache noch etwas weiter. Wenn es für die Wirkung des Faktors *G* nicht gleichgültig ist, ob sein hypostatischer Faktor *N* vorhanden ist oder fehlt, so ist zu erwarten, daß es auch einen Einfluß ausübt, ob einer der sonst noch vorkommenden Faktoren vorliegt oder fehlt. Es gibt z. B. einen Faktor, der so wirkt, daß immer, wo er fehlt, eine Art von Gelb in Erscheinung tritt (Hagedoorns Faktor *B*). Fehlt also dieser Faktor, so verursacht *G* nicht die gleiche Wildfarbe, sondern eine gelbliche Wildfarbe (yellow-agouti) und entsprechendes gilt natürlich für andere Faktoren. Wo also ein epistatisches Verhältnis mehrerer Bedingungsfaktoren für eine Eigenschaftsart wie Fellfarbe vorliegt, ruft nicht ein Faktor eine bestimmte Eigenschaft hervor, sondern die Kombination eines Faktors mit soundso vielen anderen. Dies ist auch der Grund, weshalb manche Autoren nach dem Vorgang Baurs es ablehnen, für die Faktoren Bezeichnungen zu benutzen, die an die koordinierte Eigenschaft erinnern, sondern für jede Analyse die nichtssagenden Anfangsbuchstaben des Alphabetes vorziehen.

Die beiden besprochenen Fälle zeigten uns also das Neuauftreten wirklich latenter Eigenschaften durch die Neukombination bei der Bastardierung, die den verdeckenden dominanten bzw. epistatischen Faktor aus bestimmten Kombinationen ausschloß. Neuheiten bei der Bastardierung können aber auch auf anderem Wege gebildet werden, insofern als durch die Gametenkombination Eigenschaften zustande gebracht werden, die als solche gar nicht bei den Eltern vorhanden sind. Das ist natürlich nur denkbar, wenn eine Eigenschaft durch mehrere selbständig spaltende Faktoren bedingt wird und die Eltern diese Faktoren nur teilweise besitzen. Im einzelnen sind die Möglichkeiten, die so geschaffen werden, sehr mannigfacher Natur. Der einfachste Fall ist wohl der, daß einer der Bastardeltern den einen Teilfaktor nicht besitzt, wohl aber den anderen, während der andere Bastardelter über den betreffenden Komplementärfaktor verfügt. Wenn es sich dabei um Farben handelt, kann man sich vorstellen, daß die Farbe nur durch das Zusammentreffen von zwei chemischen Bestandteilen, einer Farbbase oder Chromogen und einem Farbferment gebildet werden kann, wie dies Cuénot zuerst erkannte, was ja in der Tat für pflanzliche wie tierische Farbstoffe sich auch erweisen ließ, und zwar gerade für solche, die die jetzt zu besprechenden Spaltungen zeigen. So bildet sich das pflanzliche Anthocyan aus einem Glukosid unter der fermentativen Wirkung einer Oxydase, ebenso tierisches Melanin aus Tyrosin unter Einwirkung der Tyrosinase. Ohne spezielle Beziehung zu den Farbstoffen ließe sich das Verhältnis auch mit der Terminologie der Immunochemie so ausdrücken, daß zu dem als „Amboceptor" fungierenden Teil das zugehörige „Komplement" nötig ist, um die Eigenschaft hervorzurufen.

Auch für diese Erscheinungen bieten uns die Kreuzungen der Mäuserassen, die zu den bestanalysierten Objekten des Tierreichs gehören, besonders instruktive Beispiele. Bei den Mäusen gibt es bekanntlich, wie auch bei anderen Tieren, weiße Formen mit roten Augen, denen somit das Pigment fehlt. Diese Albinos züchten rein. Mit einer reinen farbigen Maus gekreuzt dominiert die Farbe über den Albinismus, d. h. ihr Fehlen, und F_2 spaltet in 3 Farbige: 1 Albino. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall, bei vielen solchen Kreuzungen trat vielmehr

In F_2 müssen nun $^9/_{16}$ G und N t
halten G aber n, sie sind also wiede
müssen als Neuheit Schwarz zeigen,
ladefarbig. An dieser Stelle müss
einschalten, die nötig ist, um das V
urteilen, wenn es sich um ein ganz
Faktoren handelt. Es liegt da etw
der gewöhnlichen Dominanz; dort
heterozygote sich voneinander doch
ferenigra). Auch hier läßt sich d
dem Grau, dem N fehlt, also Gn u
eine Farbe zeigen, die man wildfa
$^3/_{16}$ Gn zimtfarbig (cinnamon agou
Miß Durham und Cuénot bei die

63 wildfarbe
21 zimtfarbe
20 schwarze,
8 schokolad

also äußerst genau das berechnete
Tatsache noch etwas weiter. Wen
nicht gleichgültig ist, ob sein hyp
oder fehlt, so ist zu erwarten, daß
einer der sonst noch vorkommende Fa
gibt z. B. einen Faktor, der so wirk
von Gelb in Erscheinung tritt (Haed
dieser Faktor, so verursacht G ni
eine gelbliche Wildfarbe (yellow-ag
lich für andere Faktoren. Wo also
Bedingungsfaktoren für eine Eige
ruft nicht ein Faktor eine best
Kombination eines Faktors
der Grund, weshalb ma
ablehnen, für die Fakt
nierte Eigenschaft
Anfangsbuchstab

Die beiden besprochenen [illegible]
wirklich latenter Eigenschaften [illegible]
Bastardierung, die den [illegible]
Faktor aus bestimmten Kombi[illegible]
Bastardierung können aber [illegible]
insofern als durch die Ga[illegible]
gebracht werden, die als [illegible]
sind. Das ist natürlich nur [illegible]
mehrere selbständig spaltende [illegible]
diese Faktoren nur teilweise [illegible]
keiten, die so geschaffen werden, [illegible]
fachste Fall ist wohl der, daß [illegible]
faktor nicht besitzt, wohl aber [illegible]
elter über den betreffenden [illegible]
sich dabei um Farben handelt, [illegible]
nur durch das Zusammentreffen [illegible]
Farbbase oder Chromogen und [illegible]
kann, wie dies Cuénot zuerst [illegible]
liche wie tierische Farbstoffe [illegible]
für solche, die die jetzt zu [illegible]
sich das pflanzliche Anthocy[illegible]
tativen Wirkung einer Oxy[illegible]
unter Einwirkung der Ty[illegible]
Farbstoffen ließe sich da[illegible]
Immunochemie so ausd[illegible]
gierenden Teil das zuge[illegible]
schaft hervorzurufen.

Auch für die [illegible]
rassen, die z[illegible]
besonders [illegible]
wie auch [illegible]
somit [illegible]
farb[illegible]
[illegible]

NtCg *NTCG* grau 6	*NtcG* *NTCG* grau 7	*Ntcg* *NTCG* grau 8
NtCg *NTCg* schwarz 3	*NtcG* *NTCg* grau 12	*Ntcg* *NTCg* schwarz 4
NtCg *NTcG* grau 16	*NtcG* *NTcG* Albino 3	*Ntcg* *NTcG* Albino 4
NtCg *NtCG* Grauscheck 2	*NtcG* *NtCG* Grauscheck 3	*Ntcg* *NtCG* Grauscheck 4
NtCg *NTcg* schwarz 6	*NtcG* *NTcg* Albino 7	*Ntcg* *NTcg* Albino 8
NtCg *NtCg* Schwarzscheck 1	*NtcG* *NtCg* Grauscheck 6	*Ntcg* *NtCg* Schwarzscheck 2
NtCg *NtcG* Grauscheck 8	*NtcG* *NtcG* Albino 11	*Ntcg* *NtcG* Albino 12
NtCg *Ntcg* [illegible]rzscheck	*NtcG* *Ntcg* Albino 15	*Ntcg* *Ntcg* Albino 16

beruht auf einer selbständigen Erbeinheit. Bei Ratten gibt es nun einen besonders charakteristischen Scheckungstypus, bei dem Kopf und Hals gefärbt sind, der weiße Körper aber nur einen farbigen Längsstreifen am Rücken, die Fahne, besitzt (s. Fig. 99, 100, S. 262, 263). Die Albinos der Ratte können nun wieder wie bei den Mäusen die Anlage einer bestimmten Farbe tragen, und so auch, wie ebenfalls bei den Mäusen, den Scheckungsfaktor, der in so viel verschiedenen Typen vorliegen kann, als es Farben gibt. Kreuzt man also einen Albino, der von schwarzgescheckten Vorfahren stammt, mit einer grauen Ratte, so haben wir folgende Erbformeln: Der Albino enthält den Schwarzfaktor *N*, der wie bei den Mäusen wieder gegen grau hypostatisch ist, ferner den Scheckungsfaktor *t*, der gegenüber der Ganzfarbigkeit *T* (totaliter) sich rezessiv verhält, aber es fehlt ihm das Komplement. Die graue Ratte besitzt das Komplement *C*, ferner den Graufaktor *G*, den hypostatischen Schwarzfaktor *N* und den Faktor für Ganzfarbigkeit *T*. Der Albino heißt also *Ntcg*, die Wildratte *NTCG*. F_1 muß deshalb wieder ebenso aussehen, wie die wildfarbige Ratte. In F_2 muß dann die Spaltung nach dem Schema für 3 Eigenschaftspaare vor sich gehen, da ja *N* beiden Eltern zukommt. Die Gameten sind danach:

NTCG, *NTCg*, *NTcG*, *NtCG*, *NTcg*, *NtCg*, *NtcG*, *Ntcg*.

Ihre Kombination muß folgende Tabelle (siehe Seite 211) ergeben.

Da alle Formen mit sämtlichen Dominanten grau sind, alle die *c* tragen, Albinos sind, alle die *T* tragen, ganzfarbig und die, die nur *t* haben, Schecken, *N* schließlich immer von *G* verdeckt wird, so daß nur die Formen mit *g* schwarz sein können, ergibt sich das Verhältnis von 27 Grauen : 9 Grauschecken : 9 Schwarzen : 3 Schwarzschecken : 16 Albinos.

In den angeführten Fällen trat die Neuheit erst in F_2 auf. Es lassen sich natürlich unter den gleichen Voraussetzungen, also der, daß einem der Eltern ein Faktor zu einer durch das Zusammenwirken von zwei Faktoren bedingten Eigenschaft fehlt, auch Kreuzungen ausführen, bei denen die Neuheit schon in F_1 auftritt. Wird eine schokoladefarbige Maus mit einem Albino gekreuzt, der von schwarzer Herkunft ist, so ist F_1 abweichend von den beiden Eltern schwarz,

NTCG *NTCG* grau 1	*NTCg* *NTCG* grau 2	*NTcG* *NTCG* grau 3	*NtCG* *NTCG* grau 4	*NTcg* *NTCG* grau 5	*NtCg* *NTCG* grau 6	*NtcG* *NTCG* grau 7	*Ntcg* *NTCG* grau 8
NTCG *NTCg* grau 9	*NTCg* *NTCg* schwarz 1	*NTcG* *NTCg* grau 10	*NtCG* *NTCg* grau 11	*NTcg* *NTCg* schwarz 2	*NtCg* *NTCg* schwarz 3	*NtcG* *NTCg* grau 12	*Ntcg* *NTCg* schwarz 4
NTCG *NTcG* grau 13	*NTCg* *NTcG* grau 14	*NTcG* *NTcG* Albino 1	*NtCG* *NTcG* grau 15	*NTcg* *NTcG* Albino 2	*NtCg* *NTcG* grau 16	*NtcG* *NTcG* Albino 3	*Ntcg* *NTcG* Albino 4
NTCG *NtCG* grau 17	*NTCg* *NtCG* grau 18	*NTcG* *NtCG* grau 19	*NtCG* *NtCG* Grauscheck 1	*NTcg* *NtCG* grau 20	*NtCg* *NtCG* Grauscheck 2	*NtcG* *NtCG* Grauscheck 3	*Ntcg* *NtCG* Grauscheck 4
NTCG *NTcg* grau 21	*NTCg* *NTcg* schwarz 5	*NTcG* *NTcg* Albino 5	*NtCG* *NTcg* grau 22	*NTcg* *NTcg* Albino 6	*NtCg* *NTcg* schwarz 6	*NtcG* *NTcg* Albino 7	*Ntcg* *NTcg* Albino 8
NTCG *NtCg* grau 23	*NTCg* *NtCg* schwarz 8	*NTcG* *NtCg* grau 24	*NtCG* *NtCg* Grauscheck 5	*NTcg* *NtCg* schwarz 7	*NtCg* *NtCg* Schwarzscheck 1	*NtcG* *NtCg* Grauscheck 6	*Ntcg* *NtCg* Schwarzscheck 2
NTCG *NtcG* grau 25	*NTCg* *NtcG* grau 26	*NTcG* *NtcG* Albino 9	*NtCG* *NtcG* Grauscheck 7	*NTcg* *NtcG* Albino 10	*NtCg* *NtcG* Grauscheck 8	*NtcG* *NtcG* Albino 11	*Ntcg* *NtcG* Albino 12
NTCG *Ntcg* grau 27	*NTCg* *Ntcg* schwarz 9	*NTcG* *Ntcg* Albino 13	*NtCG* *Ntcg* Grauscheck 9	*NTcg* *Ntcg* Albino 14	*NtCg* *Ntcg* Schwarzscheck 3	*NtcG* *Ntcg* Albino 15	*Ntcg* *Ntcg* Albino 16

da ja der Schwarzfaktor des Albinos mit dem Komplement zusammentrifft und schwarz (*N*) ein gleichzeitig vorhandenes braun (*n*) zudeckt. Analoge Beispiele kommen jetzt bei fast jeder Untersuchung zutage.

In den letzten Beispielen kam die Neuheit in F_1 oder F_2 dadurch zustande, daß bei der Gametenkombination der von dem einen Elter eingeführte unsichtbare Farbfaktor mit dem zugehörigen Komplement zusammentraf. Es wäre nun aber auch ganz gut denkbar, daß es einen Albino geben könnte, der anstatt des Komplementes den Farbfaktor verloren hat, so daß man nun Albinos unterscheiden könnte, die Farbe ohne Komplement und solche, die Komplement ohne Farbe besitzen. Würde man sie kreuzen, so käme in F_1 Farbe und Komplement zusammen und man stände vor der absonderlichen Tatsache, daß zwei ungefärbte Eltern farbige Nachkommenschaft hätten. Und von solchen Fällen sind in der Tat auch bereits eine Anzahl bekannt. Das schönste Beispiel aus dem Tierreich ist das von Bateson für die Kreuzung von zwei weißen Hühnerrassen ermittelte, die allerdings keine Albinos sind, da ihnen das Pigment nicht vollständig fehlt, vielmehr auch im Gefieder in Form minutiöser grauer Flecken auftritt. Die beiden hier in Betracht kommenden Rassen, das weiße Seidenhuhn und ein weißer Stamm eigener Zucht Batesons haben ein rezessives Weiß, während es bei anderen Rassen auch Weiß gibt, das über Farbe dominiert. Die Kreuzung dieser beiden Rassen ergab nun in F_1 ausschließlich farbige Individuen (113 Stück), etwa von der Farbe des wilden Ahnen der Haushühner Gallus bankiva. Die Erklärung ist nach dem oben Gesagten die, daß die eine Rasse den Farbfaktor ohne Komplement und die andere das umgekehrte enthielt. Wenn der Faktor für die braune Wildfarbe *B* (brunus) ist und für das Komplement wieder *C*, hieß der eine Elter *Bc*, der andere *bC*, der Bastard also *BCbc*. In F_2 ist demnach eine Spaltung im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 zu erwarten. Von diesen haben aber nur $^9/_{16}$ beide Dominanten, die anderen ja nur eine oder keine. Es können also nur jene $^9/_{16}$ gefärbt sein, das Resultat muß sein 9 gefärbte: 7 weiße und das war auch der Fall. Es ist klar, daß von diesen $^7/_{16}$ weißen nur $^1/_{16}$ rein ist, so daß aus den übrigen durch geeignete Kreuzungen wieder farbige erhalten werden können. Ehe die richtige Erklärung bekannt war, konnte man glauben,

hier einen Beweis gegen die Reinheit der Gameten zu haben: die sog. ausgewählten weißen von F_2 enthielten sichtlich noch Farbcharakter (in kryptomerem Zustand, wie es Tschermak nennt). Die gegebene Erklärung zeigt, daß es in der Tat bei $^6/_{16}$ so sein muß.

Für die Spaltung in F_2 bei diesem Beispiel liegen noch keine genauen Zahlen vor, wohl ist das aber bei den pflanzlichen Objekten der Fall, die die gleiche Erscheinung zeigen. So entstanden bei Kreuzung von zwei weißblühenden Rassen der spanischen Wicke Lathyrus odoratus in F_1 nur purpurne Blüten, wie sie die wilde Stammform besitzt und in F_2 trat Spaltung in 9 gefärbte : 7 weißen ein. Als wirkliche Zahlen geben Bateson, Miß Saunders und Punnett 382 gefärbte : 269 weiße an.

Und nun wenden wir uns einer dritten Möglichkeit zu, die das Erscheinen von Neuheiten bei Bastardierung erklärt und sich enge an die oben besprochene Erscheinung der echten Latenz durch Epistase anschließt. Wir haben gesehen, daß zwei dominante Faktoren sich entweder zu einer gemeinsamen Neuschöpfung vereinigen können (Walnußkamm)[1] oder aber, daß der eine den anderen zudeckt, epistatisch ist (graue Mäuse mit hypostatischem schwarz), und nun begegnen wir einem Fall, der einigermaßen in der Mitte steht, nämlich daß ein dominanter Faktor den andern epistatisch verändert. Bei genauer Betrachtung bemerken wir allerdings, daß diese Erscheinung uns bereits bekannt ist: Der Wildgraufaktor der Maus war ja auch ein solcher, der das durch andere Faktoren bewirkte Pigment in besonderer Weise anordnete und wie wir hier zufügen können, auch in hellerer Tönung erscheinen ließ. Es hat sich nun aber ferner gezeigt, daß gewisse einander nahestehende Farben so zusammenhängen, daß die eine einen Sättigungsgrad der anderen darstellt bzw. umgekehrt betrachtet, die eine einen Verdünnungsgrad der anderen. Und zwar ist das nicht etwa eine Fiktion, sondern eine Tatsache, die auf der Pigmentverteilung beruht. Wenn z. B. bei Mäusen das schwarze Haarpigment dicht angeordnet ist, so erscheint das satte Schwarz, ist es locker geordnet,

[1] Vorausgesetzt, daß sich nicht zeigt, daß hier noch ein besonderer unbekannter Faktor im Spiel ist, was gar nicht so unwahrscheinlich ist.

so erscheint ein Blauschwarz und diese Differenzen beruhen auf der An- bzw. Abwesenheit eines die Pigmentverteilung regulierenden dominanten Faktors, des Sättigungsfaktors *S* (saturator). Ist er also mit dem Schwarzfaktor *N* verbunden, so verwandelt er dies Schwarz durch epistatische Mitbewirkung in tiefschwarz; kommt er zu einer braunen Farbe hinzu, von der wir schon früher erfuhren, daß sie gleich dem Fehlen von schwarz *n* ist, so sättigt er sie zu schokoladenbraun, fehlt er, so verdünnt er sie zu hellbraun, auch silberfalb genannt. Daraus ergibt sich nun natürlich, daß in der allerverschiedensten Weise Neuheiten auftreten können, wenn eines der Eltern den *S*-Faktor hat und er dem anderen fehlt oder wenn gar dieser Faktor mit Fehlen der Farbe beim Albino verbunden ist. Ein Beispiel illustriere das Resultat: Miß Durham kreuzte schwarze Mäuse mit Silberfalben. Die Schwarzen enthalten, wie wir hörten, den Schwarzfaktor *N* und den Sättigungsfaktor *S*, die Silberfalben den Schokoladefaktor (gleich kein schwarz) *n* und den Verdünnungsfaktor *s*. F_1 ist also schwarz *NSns*. F_2 muß aber Spaltung nach dem Schema des Dihybridismus geben in die 4 Phänotypen *NS*, *Ns*, *nS*, *ns* im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Tiere, die *NS* enthalten, sind wieder schwarz, solche mit *Ns* haben verdünntes schwarz oder blau, *nS* sind sattes braun oder Schokolade und *ns* bedeutet verdünntes braun oder silberfalb. Es müssen also in F_2 blaue und schokoladefarbige neu auftreten. Das wirkliche Resultat aber war:

67 schwarze : 21 blaue : 20 schokoladefarbige : 5 silberfalbe.

Es ist klar, das genau das gleiche Resultat entstehen muß, wenn eine blaue mit einer schokoladefarbigen Maus gekreuzt wird, da hier die schokoladefarbige den Sättigungsfaktor und die blaue den Schwarzfaktor mitbringt. In der Tat gab diese Kreuzung:

44 schwarze : 17 blaue : 17 schokoladefarbige : 8 silberfalbe.

Natürlich muß, wie gesagt, das Auftreten der Neuheit noch komplizierter sein, wenn einer der Eltern ein Albino ist. So kreuzte Miß Durham eine blaue Maus mit einem Albino schokoladefarbiger Herkunft. Erstere enthält wie gesagt den Schwarzfaktor *N* mit dem Verdünnungsfaktor *s*, wozu bei Betrachtung gegenüber dem Albino noch das Farbkomplement *C* gezählt werden muß, das dem Albino fehlt.

Dieser hat demnach *n* die Schokoladefarbe, *S* den Sättigungsfaktor und *c* kein Komplement. F_1 lautet also *NCSncs*, ist also schwarz, zeigt mithin bereits eine Neuheit. In F_2 muß dann eine Spaltung nach dem Schema des Trihybridismus eintreten, wobei bekanntlich 8 Phänotypen auftreten, die unter 64 Individuen den Charakter zeigen:

27 *NCS* : 9 *NCs* : 9 *NcS* : 9 *nCS* : 3 *Ncs* : 3 *nCs* : 3 *ncS* : 1 *ncs*

27 *NCS* bedeutet aber schwarz gefärbt gesättigt = schwarz,

9 *NCs* bedeutet schwarz gefärbt verdünnt = blau,

9 *NcS* bedeutet schwarz farblos gesättigt = Albino (mit unsichtbarem schwarz),

9 *nCS* bedeutet braun, farbig gesättigt = schokolade,

3 *Ncs* bedeutet schwarz ungefärbt verdünnt = Albino (mit unsichtbarem blau),

3 *nCs* bedeutet braun farbig verdünnt = Silberfalb,

3 *ncS* bedeutet braun ungefärbt gesättigt = Albino (mit unsichtbarem schokolade),

1 *ncs* bedeutet braun ungefärbt verdünnt = Albino (mit unsichtbarem silberfalb).

Es müssen also gebildet werden:

27 schwarze : 9 blaue : 9 schokoladefarbige : 3 Silberfalbe : 16 Albinos.

Es erschienen in Wirklichkeit:

33 schwarze : 10 blaue : 8 schokoladefarbige : 2 Silberfalbe : 12 Albinos.

Wir können diese Erscheinungsgruppe nicht verlassen, ohne wenigstens noch kurz den bekanntesten Fall gleicher Art aus dem Pflanzenreich namhaft gemacht zu haben, der deshalb besonders interessant ist, weil er diese Erscheinung des Sättigungsfaktors mit der vorher besprochenen Gruppe der „Reversion“ oder Rückschlag vereinigt, wie man das Auftreten der braunen Hühner in F_1 nach Kreuzung zweier weißen auch nennt. Wir erwähnten oben schon bei jener Reversionserscheinung, also der Verteilung zweier komplementärer Faktoren auf beide Eltern, derart, daß jeder einen besitzt und einen nicht, die Kreu-

zung weißblühender Lathyrusrassen, die in F_1 purpur ergeben, in F_2 aber in 9 farbige : 7 weißen spalten. Die 9 farbigen waren aber in diesem Fall nicht einheitlich, sondern bestanden teils aus purpurnen, teils aus roten. Die Erklärung erscheint nunmehr sehr einfach, daß es naheliegt, in dem purpur ein gesättigtes rot zu sehen. Der eine der Eltern enthielte dann, entsprechend wie bei jenen weißen Hühnern, den Rotfaktor *R* (ruber) aber kein Komplement *c* und den Sättigungsfaktor *S*, der andere aber keinen Rotfaktor *r*, dafür das Komplement *C* und keinen Sättigungsfaktor *s*. F_1 mit den drei Dominanten ist also purpur. In F_2 erscheinen nach dem Schema des Trihybridismus wieder 8 Phänotypen von dem Aussehen:

27 *RCS* : 9 *RCs* : 9 *RcS* : 9 *rCS* : 3 *Rcs* : 3 *rCs* : 3 *rcS* : 1 *rcs*.

Die 27 *RCS* sind wieder purpurn, die 9 *RCs* sind rot, da sie Farbe mit Komplement, aber die Verdünnung haben; alle anderen aber haben entweder Farbe oder Komplement, nie beides, sind also weiß. Das Verhältnis ist somit 27 purpurne : 9 roten : 28 weißen. Tatsächlich erhielten Bateson und Miß Saunders in einem Versuch

315 purpurne : 112 roten : 346 weißen.

Endlich sei noch ein sehr merkwürdiger Fall des Auftretens von Neuheiten nach Bastardierung genannt, der bei Bohnenkreuzungen übereinstimmend von Tschermak und Shull gefunden und durch Shull aufgeklärt wurde, zu dem bisher aber ein Analogon aus dem Tierreich fehlt. Es handelt sich darum, daß bei Kreuzung schwarzer mit weißen Bohnenrassen F_1 gesprenkelt war und in F_2 neben schwarzen und weißen noch braune, schwarzgesprenkelte und braungesprenkelte auftraten. Die Erklärung ist eine sehr merkwürdige: Es gibt einen Sprenkelungsfaktor *M* (maculosus), der nur dann wirken kann, wenn er sich heterozygot findet, also *Mm*, so daß alle in diesem Faktor heterozygoten Individuen gesprenkelt sind. Die anderen Farben sind nach der uns bekannten Art so zu erklären, daß ein Farbfaktor für braunes Pigment *P* vorliegt und ein Sättigungsfaktor *S*, der das braun zu schwarz vertieft. Die Eltern sind also *PSM* × *psm*, F_1 *PpSsMm* also schwarzgesprenkelt. Die Gameten davon lauten:

PSM, *PSm*, *PsM*, *pSM*, *Psm*, *pSm*, *psM*, *psm*.

PSM *PSM* schwarz 1	*PSm* *PSM* schwarzgespr. 1	*PsM* *PSM* schwarz 2	*pSM* *PSM* schwarz 3	*Psm* *PSM* schwarzgespr. 2	*pSm* *PSM* schwarzgespr. 3	*psM* *PSM* schwarz 4	*psm* *PSM* schwarzgespr. 4
PSM *PSm* schwarzgespr. 5	*PSm* *PSm* schwarz 5	*PsM* *PSm* schwarzgespr. 6	*pSM* *PSm* schwarzgespr. 7	*Psm* *PSm* schwarz 6	*pSm* *PSm* schwarz 7	*psM* *PSm* schwarzgespr. 8	*psm* *PSm* schwarz 8
PSM *PsM* schwarz 9	*PSm* *PsM* schwarzgespr. 9	*PsM* *PsM* braun 1	*pSM* *PsM* schwarz 10	*Psm* *PsM* braungespr. 1	*pSm* *PsM* schwarzgespr. 10	*psM* *PsM* braun 2	*psm* *PsM* braungespr. 2
PSM *pSM* schwarz 11	*PSm* *pSM* schwarzgespr. 11	*PsM* *pSM* schwarz 12	*pSM* *pSM* weiß 1	*Psm* *pSM* schwarzgespr. 12	*pSm* *pSM* weiß 2	*psM* *pSM* weiß 3	*psm* *pSM* weiß 4
PSM *Psm* schwarzgespr. 13	*PSm* *Psm* schwarz 13	*PsM* *Psm* braungespr. 3	*pSM* *Psm* schwarzgespr. 14	*Psm* *Psm* braun 3	*pSm* *Psm* schwarz 18	*psM* *Psm* braungespr. 4	*psm* *Psm* braun 4
PSM *pSm* schwarzgespr. 15	*PSm* *pSm* schwarz 15	*PsM* *pSm* schwarzgespr. 16	*pSM* *pSm* weiß 5	*Psm* *pSm* schwarz 16	*pSm* *pSm* weiß 6	*psM* *pSm* weiß 7	*psm* *pSm* weiß 8
PSM *psM* schwarz 17	*PSm* *psM* schwarzgespr. 17	*PsM* *psM* braun 5	*pSM* *psM* weiß 9	*Psm* *psM* braungespr. 5	*pSm* *psM* weiß 10	*psM* *psM* weiß 11	*psm* *psM* weiß 12
PSM *psm* schwarzgespr. 18	*PSm* *psm* schwarz 18	*PsM* *psm* braungespr. 6	*pSM* *psm* weiß 13	*Psm* *psm* braun 6	*pSm* *psm* weiß 14	*psM* *psm* weiß 15	*psm* *psm* weiß 16

Da in der Kombination nur die Formen, die *Mm* enthalten, gesprenkelt sind, alle die *PS* enthalten schwarz, und *Ps* braun, die mit nur *p* weiß sind, so ergibt sich das Verhältnis von 18 schwarzen : 18 schwarzgesprenkelten : 6 braunen : 6 braungesprenkelten : 16 weißen.

Die wirklichen Zahlen Shulls sind 273 schwarze, 287 schwarzgesprenkelte 109 braune, 79 braungesprenkelte, 265 weiße. Betrachtet man diesen Fall übrigens genauer, so ist er gar nicht so kompliziert. Wir wissen von früher her, daß die blaue Farbe des Andalusierhuhns nur heterozygot besteht, und auch sie beruht ja auf einer äußerst feinen Sprenkelung. Es liegt also vielleicht eine Kombination dieser Erscheinung mit einem Trihybridismus vor, die man durch geeignete Bastardkombination der Eltern der Andalusierhühner mit anderen Rassen vielleicht imitieren könnte.

Wir haben nunmehr die verschiedensten Modi des Auftretens von Neuheiten im Bastard und zwar sowohl in F_1 wie in F_2 kennen gelernt. Sie konnten zustande kommen 1. durch echte Latenz, indem vorhandene Merkmale durch Dominanz oder Epistasis verdeckt waren und erst bei der geeigneten Kombination durch Spaltung frei wurden. 2. Durch das Bedingtsein einer Eigenschaft von zwei Faktoren, von denen entweder der eine einem der Eltern fehlte und dann bei Bastardierung vom anderen Elter hinzugefügt wurde, oder aber, von denen jeder der Eltern nur den einen oder den anderen besaß; oder aber es war bei einem der Eltern ein Faktor vorhanden, der imstande ist, einen anderen Faktor abzuändern und endlich die zwei Faktoren sind ein Eigenschaftspaar, das nur in heterozygotem Zustand wirkt. Es ist klar, daß durch das Zusammenwirken derartiger verschiedener Eigenschaftsverursacher schließlich das Gesamtbild der Erbeigenschaften einer Rasse zustande kommen muß und daß es daher auch eine Aufgabe der weiteren Forschung sein muß, die einzelnen Tier- und Pflanzenformen so zu analysieren, daß man für ihre Zusammensetzung aus mendelnden Eigenschaften Erbformeln aufstellen kann, aus denen dann ohne weiteres das zu erwartende Resultat irgendeiner Bastardierung abzulesen ist. Auf diesem Weg ist man für manche Tier- und Pflanzenformen schon ziemlich weit gekommen. Ehe wir aber davon ein Weniges kennen lernen, wollen wir das Bild der Spaltungsgesetze noch durch das Studium einiger interessanter Besonderheiten abrunden.

Elfte Vorlesung.

Die Verursachung einer Eigenschaft durch mehrere selbständige Faktoren. Gametenkoppelung, falscher Allelomorphismus und geschlechtsbegrenzte Vererbung. Die Analyse der Erbeinheiten und die Erbformeln.

Die interessanten Mendelfälle, die in der letzten Vorlesung besprochen wurden, hatten alle das Gemeinsame, daß nach Bastardierung Charaktere zutage traten, deren Vorhandensein sonst nicht zu bemerken war. Hand in Hand damit ging es, daß bei der Spaltung Zahlenverhältnisse auftraten, die von den klassischen Zahlen irgendwie abwichen, wie 9 : 3 : 4, 9 : 7 statt 9 : 3 : 3 : 1 oder 27 : 9 : 28 statt 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. Diese Vorlesung soll sich nun zunächst mit weiteren Fällen beschäftigen, in denen von der Norm abweichende Zahlenverhältnisse auftreten, ohne daß sie durch unsichtbare Eigenschaften ihre Erklärung finden. Es sind relativ wenige Fälle solcher Art, die bisher bereits eine befriedigende Lösung erfahren haben, andererseits zeigen sich aber doch schon einige Gesetzmäßigkeiten von weiterem Geltungsbereich. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß gerade hier noch mancherlei Entdeckungen zu erwarten sind.

An die Spitze dieses Tatsachenkomplexes können wir nun eine Erscheinung stellen, die sich in einem Punkt eng an die Tatsachen anschließt, die wir in der letzten Vorlesung kennen lernten. Wir sahen, daß eine und dieselbe Eigenschaft von mehreren Faktoren bedingt sein konnte, so die Farbe von der gleichzeitigen Anwesenheit eines Farbfaktors und eines Komplements. Nilsson-Ehle hat nun die Entdeckung gemacht, daß es solche Eigenschaften gibt, die von mehreren Erbeinheiten bedingt werden, von denen aber jede einzelne für sich allein auch die betreffende Eigenschaft verursachen kann. Bei der Kreuzung von Haferrassen mit schwarzen Spelzen mit solchen mit weißen (richtiger grauweißen, da es sich um diese zwei Farben handelt; hier wird das grau nicht mit berücksichtigt) erwies sich schwarz als dominant und F_2 spaltete typisch im Verhältnis 3 : 1. Bei gewissen Rassen nun war das aber nicht der Fall; bei der Spaltung traten vielmehr viel zu viele schwarze Individuen auf, nämlich bei einem Versuch

630 schwarze : 40 weiße. Das ist ein Verhältnis von 15,8 schwarz : 1 weiß. Dies führte auf die Idee, daß es sich um das Verhalten 15 : 1 handeln könne, also einen absonderlichen Fall dihybrider Kreuzung. Das Verhältnis wäre sofort erklärt, wenn man annimmt, daß die schwarze Spelzenfarbe von zwei Schwarzfaktoren bedingt ist, von denen jeder einzelne ebenso wie beide zusammen schwarz ergeben. Der schwarze Hafer enthielte dann *N* (niger) und *M* (melas), die beiden Schwarzfaktoren (neben dem hier zu vernachlässigenden grau), der weiße Hafer *n* und *m*. F_1 wäre schwarz *NM nm* und F_2 würde spalten in:

NM *NM* 1	*Nm* *NM* 2	*nM* *NM* 3	*nm* *NM* 4
NM *Nm* 5	*Nm* *Nm* 6	*nM* *Nm* 7	*nm* *Nm* 8
NM *nM* 9	*Nm* *nM* 10	*nM* *nM* 11	*nm* *nM* 12
NM *nm* 13	*Nm* *nm* 14	*nM* *nm* 15	*nm* *nm* weiß 16

Da 15 von 16 Kombinationen einen der dominanten Schwarzfaktoren enthalten, nur 1 ausschließlich kleine Buchstaben aufweist, erklärt sich ohne weiteres das Verhältnis von 15 schwarz : 1 weiß. Der Beweis für die Richtigkeit der Interpretation wird natürlich aus dem Verhalten von F_3 und F_4 zu erkennen sein. Wenn schwarze F_2-Pflanzen durch Selbstbefruchtung in isolierter Parzellenkultur weiter gezüchtet werden, so muß es natürlich verschiedene Möglichkeiten geben. In den Kombinationen, die mindestens 3 große Buchstaben besitzen (1, 2, 3, 5, 9) muß ein jeder Gamet auch mindestens einen großen Buchstaben, also Schwarzfaktor mitbekommen, d. h. da sämtliche Gameten schwarz tragen, muß die Nachkommenschaft ausschließlich schwarz sein; das

gleiche muß bei den Kombinationen 6 und 11 der Fall sein, da sie ja homozygot sind, mithin rein weiterzüchten. Von $^7/_{16}$ der F_2-Pflanzen muß somit bei Selbstbefruchtung rein schwarze Nachkommenschaft erhalten werden. In der Tat ergaben bei isoliertem Anbau der einzelnen F_2-Pflanzen auf getrennten Parzellen 17 von 43, also recht genau $^7/_{16}$, rein schwarze Nachkommenschaft. Weiter ist zu erwarten, daß sämtliche Kombinationen, in denen nur ein großer Buchstabe vorkommt, also die Rubriken 8, 12, 14, 15 des Kombinationsschemas, in F_3 in 3 schwarze : 1 weiße spalten, denn sie sind ja nur in einer Eigenschaft heterozygot, müssen also eine einfache monohybride Spaltung zeigen. In der Tat ergaben 11 von den 43 Pflanzen, mithin genau $^4/_{16}$, diese Spaltung, nämlich 428 schwarz : 120 weiß. Sodann ist zu erwarten, daß alle Kombinationen, welche die 4 Buchstaben *NMnm* enthalten, also 4, 7, 10, 13, im Verhältnis 15 : 1 spalten, denn sie haben ja die gleiche zweifach heterozygote Zusammensetzung wie der Bastard F_1. In der Tat ergaben 11 der 43 Parzellen, also wieder genau $^4/_{16}$ diese Spaltung, nämlich 715 schwarz : 39 weiß. Endlich müssen die Nachkommen der weißen F_2-Pflanzen rein weiterzüchten, was sie auch auf ihren 4 Parzellen taten. Die Interpretation des Resultats erwies sich somit als richtig. Und das gleiche war auch in anderen analogen Fällen beim gleichen Objekt festzustellen, vor allen Dingen bei einer Kreuzung mit rotkörnigem Weizen, dessen Farbe durch 3 selbständige Einheiten bedingt ist, die die gleiche Eigentümlichkeit zeigen, so daß in F_2 unter 64 Individuen sich 63 rote : 1 weißen finden. Hier interessiert uns dies Resultat nur wegen des abnormen Zahlenverhältnisses und seiner Erklärung; wir werden später weitere bedeutsame Tatsachen erfahren, die die gleichen Experimente ergaben und sehen, welche prinzipielle und weittragende Bedeutung ihnen zukommt.

Ein weiterer Fall des Auftretens abnormer Zahlenverhältnisse läßt sich zwar auch unter gewissen Suppositionen verstehen; diese sind aber nicht einfach mendelistischer und damit leicht kontrollierbarer Natur, wie in Nilsson-Ehles Fall. Die ganze Erscheinung war bis vor kurzem noch recht rätselhaft, scheint aber jetzt wenigstens im Prinzip gelöst. Wir reden von dem, was man mit ihrem Entdecker Bateson als Faktorenkoppelung bezeichnet, und ferner von der

ursprünglich für eine ganz andersartige Erscheinung gehaltenen Faktorenabstoßung, Erscheinungen, die, wie man jetzt weiß, im engsten Zusammenhang miteinander stehen.

Wir haben bereits in der letzten Vorlesung die interessante Kreuzung zwischen zwei weiß blühenden Lathyrus odoratus kennen gelernt, die in F_1 purpur ergeben und in F_2 in 27 purpur : 9 rot : 28 weiß spalteten, eine Erscheinung, die durch 3 Merkmalspaare ja auf das einfachste geklärt wurde. Es differierten nun die betreffenden Elternpflanzen noch in einem Merkmalspaar: die eine hatte längliche, die andere runde Pollenkörner. Erstere erwiesen sich als dominant und traten in F_1 auf, in F_2 hatten $^3/_4$ der Pflanzen lange, $^1/_4$ runde Körner. Diese verteilten sich aber auf die drei Gruppen von F_2-Pflanzen in ganz verschiedener Weise. Während bei den weißen Pflanzen das Verhältnis das normale war, hatten die purpurnen viel zu viele lange Körner, nämlich 12 : 1, während die roten Pflanzen zu viel runden Pollen besaßen, nämlich 3,2 mal so viel als langen. Wir erinnern uns nun, daß der Unterschied zwischen purpurnen und roten Blüten durch die Anwesenheit des Sättigungsfaktors *S* bzw. seine Abwesenheit *s* hervorgerufen war. Da sich nun zeigte, daß die unregelmäßige Verteilung der Pollenkörner nur statt hatte, wenn die Pflanzen in diesem Faktor *S* heterozygot waren, so muß irgendeine feste Beziehung zwischen diesem und dem Pollenfaktor bestehen. Bateson stellt sie sich so vor, daß eine „Koppelung" besteht zwischen dem Sättigungsfaktor und der langen Pollenform, also den beiden Dominanten, und ebenso zwischen Verdünnung und rundem Pollen, den beiden Rezessiven, d. h. bei der Gametenbildung kommen jene beiden Faktoren besonders gern zusammen. Wenn er annimmt, daß sie 7 mal sooft sich zusammenpaaren, als normalerweise geschehen sollte, werden seine wirklichen Zahlenresultate erklärt. In den Symbolen ausgedrückt bilden die heterozygoten Pflanzen *SsLl* (*L* = langer Pollen) nicht die Gameten 1 *SL* : 1 *Sl* : 1 *sL* : 1 *sl*, sondern die Gameten 7 *SL* : 1 *Sl* : 1 *sL* : 7 *sl*. In einem anderen studierten Fall erklärten die Zahlen 15 : 1 : 1 : 15 das Resultat. Natürlich läßt sich auch eine vollständige Koppelung vorstellen, bei der dann die Gameten *Sl* und *sL* überhaupt nicht zur Ausbildung kämen. Wir werden gleich weiteres von diesen Zahlenverhältnissen hören.

Es könnte nun zunächst scheinen, daß diese Koppelung nichts anderes ist als eine Korrelationserscheinung. Wir haben früher schon kurz die Tasacthe der festen Korrelation von Eigenschaften, wie blaue Augen und Taubheit, gestreift, und wenn wir ihr Wesen betrachten, so kann es uns nicht wundern, daß feste Korrelationen auch bei der Bastardierung eine Rolle spielen müssen. Wenn die Korrelation der Eigenschaften eine so feste ist, daß eine Trennung in keiner Weise möglich erscheint, dann ist ihre Betrachtung für die Bastardierungslehre eine sehr einfache: Die Eigenschaften verhalten sich dann so, wie wenn sie durch ein einziges Gen bedingt wären. Das ist etwa der Fall bei Mendels berühmten Beispiel der gefärbten Samenschale und farbiger Blüte der Erbsen, bei der von de Vries mitgeteilten festen Verknüpfung von roter Blattnervatur mit haariger Beschaffenheit bei seiner Oenothera rubrinervis, der festen Verknüpfung geschlitzter (laciniater) Laubblätter mit ebensolchen Blütenblättern bei Rubus, oder bei dem am Schluß dieser Vorlesung zu erwähnenden Fall des Gelbfaktors F der Mäuse, der das Pigment in den Haarspitzen ansammelt und gleichzeitig schwarze Augen bedingt, oder der von Bateson studierten festen Korrelation zwischen Hühnerkämmen und den Fleischlappen des Kopfes. (Unter Umständen läßt sich übrigens eine scheinbar feste Korrelation durch Bastardierung brechen.) In dem obigen Fall kam aber die Korrelation durch ein besonderes Verhalten der Faktoren in den Gameten des Bastards zustande, die als Koppelung bezeichnet wurde. Es gibt nun aber auch eine Erscheinung, die gerade das Gegenteil der Koppelung darstellt, was wieder Bateson als falschen Allelomorphismus bezeichnet hat, kürzer auch Faktorenabstoßung benannt. Man nennt so die Erscheinung, daß sich zwei selbständige Dominanten bei der Spaltung so verhalten als ob sie ein Merkmalspaar wären. Wenn im Bastard die Dominanten A, B, neben ihren Rezessiven a, b vorhanden sind, so verhält sich A zu B wie das dominante zu dem rezessiven Merkmal, d. h. sie werden bei der Gametenbildung stets voneinander getrennt. Anders ausgedrückt besteht die Faktorenabstoßung darin, daß zwischen zwei Dominanten bei der Gametenbildung eine Repulsion stattfindet, also das Gegenteil einer Koppelung, so daß sie nie gleichzeitig in eine Gamete gelangen, falls die

Repulsion eine vollständige ist, bzw. zu wenig solche Gameten gebildet werden, falls sie eine unvollständige ist. Die Kreuzung, bei der Bateson, Miß Saunders und Punnett dies Verhalten zuerst fanden, wurde

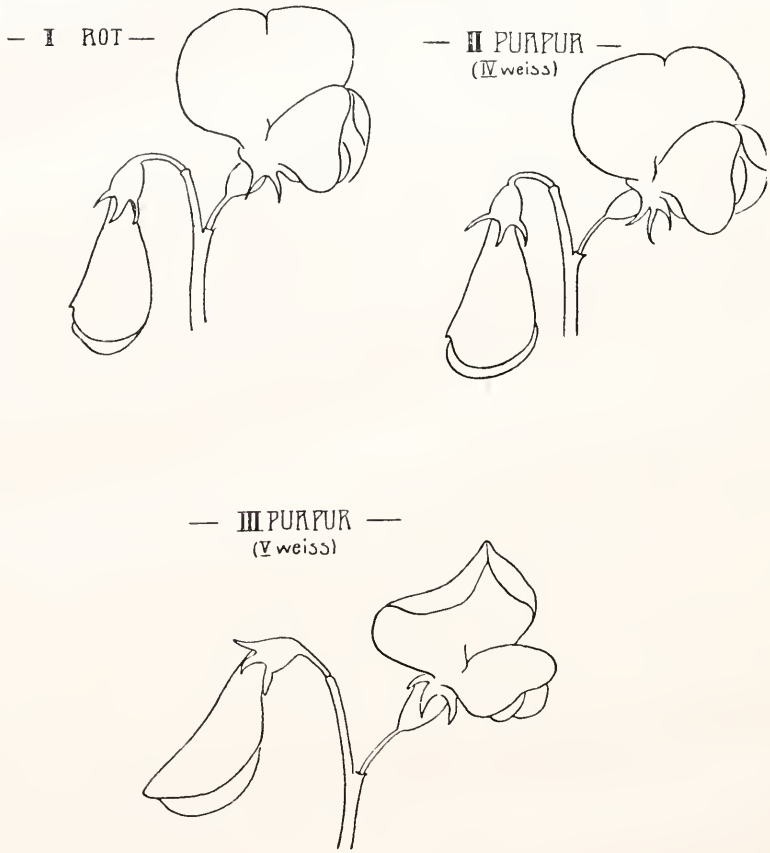


Fig. 84.
Die in F_2 auftretenden 5 Blütenformen (der Charakter der Ein- und Zweifarbigkeit bleibt unberücksichtigt) bei Kreuzung weißer umgekrempelter mit weißen aufrechten Lathyrus odoratus. Nach Bateson.

wieder an den gleichen Lathyrus odoratus angestellt, bei denen nach Kreuzung zweier weißer Rassen in F_1 purpur entstand und in F_2 Spaltung in 27 purpur : 9 rot : 28 weiß. Es wurde nunmehr ein weiteres Merkmal berücksichtigt, nämlich der umgekrempelte Charakter der Blütenfahne, den der eine weiße Elter zeigte. F_1 war dann purpur

und hatte normale Fahne. (Es kann dabei hier außer Betracht gelassen werden, daß bei normaler Fahne diese einen anderen Farbton hat als die übrige Blume, während die Blüte mit umgekrempelter Fahne einfarbig ist.) In F_2 mußten nun die drei entstehenden Farbtypen ja eigentlich mit normaler und umgekrempelter Fahne erscheinen. Für die purpurnen und weißen trifft das in der Tat zu. So waren unter 315 purpurnen F_2-Pflanzen 232 normal und 83 umgekrempelt, also das erwartete Verhältnis 2 : 1. Die roten aber hatten alle ausnahmslos normale Fahnen. (Nebenstehende Skizze zeigt das Verhalten für die roten und purpurnen F_2-Blüten, für die weißen trifft das gleiche zu, Fig. 84.) Die Erklärung dafür ergibt sich unter der Annahme der Faktorenabstoßung zwischen dem Sättigungsfaktor *S*, der rot zu purpur macht und dem Faktor *E* (erectus), der die normale aufrechte Fahne bedingt. Die Gameten können danach nur einen oder den anderen der beiden Faktoren tragen. Rote Blüten entstehen aber, wie wir schon wissen, wenn die Gameten nur *s* enthielten. Ist eine vollständige Repulsion zwischen *S* und *E* vorhanden, so haben diese Gameten somit stets *E*. Es ist nun keine Kombination eines solchen Gameten, der also *RCsE* heißt, mit einem anderen möglich, der, wenn rot entsteht, umgekrempelte Fahne ergäbe, da ja das *E* immer über *e*, das Symbol für Umkrempelung, dominiert. Es müssen somit die $^9/_{64}$ rote Blüten normale aufrechte Fahnen haben. Für purpur aber sowohl wie weiß sind beide Kombinationen möglich. Es ergibt z. B. *RCSe* × *rcsE* purpurn-aufrecht, aber *RCSe* × *RCSe* purpurn-umgekrempelt. Der Charakter *Ee* wird also in F_2 im Verhältnis von 3 : 1 gespalten, aber nur innerhalb der purpurnen und weißen Pflanzen tritt die Spaltung ein, bei ersteren im Verhältnis 2 : 1, letzteren 3 : 1, wie sich aus einem Kombinationsschema ableiten läßt. Das wirkliche Resultat stimmt in der Tat genau mit solcher Erklärung:

Purpur aufrecht	Purpur umgekrempelt	Rot aufrecht	Weiß (beides)[1]
232	83	112	346
315		112	346
427			346

[1] Bei den weißen sind nicht alle Zahlen für aufrechte und umgekrempelte getrennt gezählt.

Das entspricht ziemlich genau folgenden theoretischen Erwartungen:

$$\begin{array}{ccccccc}
\underbrace{72 \quad : \quad 36} & : & 36 & : & \underbrace{84 : 28} \\
108 & : & 36 & : & 112 \\
\underbrace{27 \qquad\qquad : \qquad 9} & & & : & 28 \\
36 & & & : & 28 \\
9 & & & : & 7
\end{array}$$

Die letzte Zeit hat nun gerade in diese Erscheinung durch die Untersuchungen von Emerson, Bateson und Punnett, Gregory, Baur etwas Licht gebracht. Es steht sicher fest, daß Koppelung und Abstoßung zusammengehörige Erscheinungen sind und zwar hängt ihr Auftreten, da wo sie statthat, von der Faktorenzusammensetzung der Elternpflanzen ab: Es werden diejenigen Gametenkombinationen, die der Zusammensetzung der Eltern gleichen, häufiger gebildet. Wird AB mit ab gekreuzt, so tritt bei der Gametenbildung des F_1-Bastards die Koppelung ein, d. h. es werden die 4 Gametensorten $AB : Ab : aB : ab$ nicht im normalen Verhältnis von $1 : 1 : 1 : 1$ gebildet, sondern im Verhältnis $n : 1 : 1 : n$, wobei $n > 1$ ist. Wird umgekehrt $Ab \times aB$ gekreuzt, so tritt die „Abstoßung" zwischen A und B auf, es werden wieder vorzugsweise die elterlichen Kombinationen gebildet, also jetzt $AB : Ab : aB : ab$ im Verhältnis $1 : n : n : 1$. Diese Erkenntnis — sie ist an Kreuzungen von Mais, Spanischen Wicken, Primeln, Löwenmaul, also nur Pflanzen gewonnen — bedeutet in der Tat eine große Vereinfachung des Ganzen. Trotzdem sind immer noch allerlei zweifelhafte Punkte vorhanden. Was zunächst die Zahl n betrifft, so glauben Bateson und Punnett, daß sie immer auf der Reihe 3, 7, 15, 31, 63 also $2^n - 1$ liege. Ihre Versuche geben in der Tat Anhaltepunkte dafür, Baur findet aber auch andere Zahlen wie 6 und 4. Sodann erhebt sich die Frage, ob bei Kreuzungen, die in einer Richtung Koppelung ergeben, in der anderen Richtung nun auch Abstoßung erfolgen muß. Das kann in der Tat der Fall sein, aber es muß es nicht, wie Baur zeigte. Sodann frägt sich ob die Zahl n für einen bestimmten Versuch konstant ist. Das scheint nicht der Fall zu sein, vielmehr wechselt bei Wiederholung des gleichen Versuchs der Wert dieser Zahl. Endlich fragt es sich, ob die beiden n bei 4 Kombinationen immer gleich sind. Auch da zeigt sich, daß sie es können, aber nicht müssen. Alle diese

Umstände lassen eine einfache Erklärung der Erscheinung nicht leicht erscheinen. Bateson und Punnett haben eine Vorstellung entwickelt, nach der die Anlagenspaltung schon in der Embryonalentwicklung des Bastards stattfinden muß und dann durch bestimmte Systeme aufeinander folgender Zellteilungen die erwähnten Zahlenverhältnisse zustande kommen, die sie als „reduplication series" bezeichnen. Wir werden später sehen, daß sich aus gewissen verwandten Erscheinungen bei der Geschlechtsvererbung, die Morgan analysierte, eine einfache und allen Tatsachen gerecht werdende Erklärung ableiten läßt, die die Ursache der ganzen Erscheinung in die Chromosomen verlegt. In der folgenden Tabelle seien nur noch im Anschluß an Bateson und Punnett die Zahlenverhältnisse zusammengestellt, die sich für die Gameten und für die F_2-Spaltung ergeben, wenn n auf der Reihe $2^n - 1$ liegt:

1. Abstoßung.

Eltern $Ab \times aB$.

F_1 bildet Gameten in den Verhältnissen:				Die vier Phänotypen in F_2 zeigen an Stelle von 9 : 3 : 3 : 1 das Verhältnis:			
AB :	Ab :	aB :	ab	AB :	Ab :	aB :	ab
1	3	3	1	33	15	15	1
1	7	7	1	129	63	63	1
1	15	15	1	513	255	255	1
1	31	31	1	2049	1023	1023	1
1	$n-1$	$n-1$	1	$2n^2+1$	n^2-1	n^2-1	1

2. Koppelung.

Eltern $AB \times ab$.

F_1 bildet Gameten in den Verhältnissen:				Die vier Phänotypen in F_2 zeigen an Stelle von 9 : 3 : 3 : 1 das Verhältnis:			
AB :	Ab :	aB :	ab	AB :	Ab :	aB :	ab
3	1	1	3	41	7	7	9
7	1	1	7	177	15	15	49
15	1	1	15	737	31	31	225
31	1	1	31	3009	63	63	961
$(n-1)$	1	1	$(n-1)$	$3n^2-(2n-1)$	$2n-1$	$2n-1$	$n^2-(2n-1)$

Nur kurz sei zum Schluß noch angedeutet, daß durch die Annahme einer Koppelung noch manche merkwürdige Fälle zu klären sind, vor allen Dingen solche, wo eine Spaltung 3 : 1 eintritt, anstatt einer erwarteten in 9 : 3 : 3 : 1. Dann können Spaltungsverhältnisse zustande

kommen, wie sie Correns für Silene Almeria und Baur für Aquilegia beschrieben haben, die vielleicht einmal später noch auf manche unklare Dinge Licht werfen werden.

Wir haben zum Schluß der vorigen Vorlesung bereits betont, daß die Analyse der Erbeinheiten dazu führen muß, für jede Organismenart ihren gesamten erblichen Schatz an trennbaren Eigenschaften, ihre Erbformeln, zu ermitteln und dabei auch auf die Relativität einer solchen Analyse hingewiesen, da nur solche Faktoren als anwesend erkannt werden können, die heterozygot erhalten werden können, die also wenigstens bei einem Individuum einmal fehlen. Am Schluß unseres gedrängten Überblicks über die wichtigsten Spaltungserscheinungen angelangt, wollen wir uns nun an zwei Beispielen noch den Gesamterfolg einer solchen Bastardanalyse vorführen. Am weitesten ist man in dieser Beziehung natürlich bisher bei solchen Organismen gekommen, die aus irgendeinem Grund ein besonders beliebtes Versuchsmaterial darstellen, wie im Tierreich Mäuse, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen, Hühner und im Pflanzenreich Erbsen, Bohnen, Getreide, Löwenmaul. Es ist klar, daß die durch solche Analyse aufgestellten Erbformeln allerdings immer etwas Relatives an sich haben, indem weitere Forschung imstande ist, scheinbar einheitliche Eigenschaften wieder zu zerlegen. Aus dem, was wir bereits über die Farbrassen der Mäuse erfahren haben, geht das recht deutlich hervor. Erst stand die Farbe als Einheit dem Albinismus gegenüber. Dann löste sich erstere in eine Reihe von sich verdeckenden Farben auf, diese wieder erwiesen sich als durch den Sättigungsfaktor beeinflußbar und durch zwei getrennte Faktoren bedingt, endlich zeigten sich die Albinos als unmerkliche Träger aller möglichen Farbeigenschaften. Und dabei sind uns durchaus noch nicht alle Möglichkeiten begegnet. Augenblicklich ist der Stand der Analyse der Farbe der Mäuserassen — ein Stand, der sich aber mit jeder neuen Untersuchung weiter kompliziert und das diene uns als Beispiel einer weitgehenden Erbanalyse — der, daß mindestens 11 Paare von Allelomorphen isoliert sind, deren verschiedenartige Kombination 2048 reinzüchtende Rassen ergeben könnte. Von diesen Allelomorphen sind uns 4 Paare schon begegnet, nämlich der Graufaktor *G* (richtiger der Faktor für die Anordnung der Haar-

pigmente in Ringeln), der Schwarzfaktor *N*, der Sättigungsfaktor *S* und das Farbenkomplement *C*. Dazu kommt nun noch ein Braunfaktor *B* (brunus), bei dessen Fehlen allen Farben etwas gelb beigemischt erscheint, also gelbwildfarbig statt wildfarben, schildpattfarben statt schwarz, orange statt schokoladefarbig. Sodann ein Faktor, der ähnlich wie der Sättigungsfaktor nötig ist, damit die Farben voll erscheinen, bei dessen Fehlen die Farben abgeschwächt werden, nämlich schwarz zu „lilac", schokolade zu champagnerfarbig, und gleichzeitig die Augen rot werden, der Faktor *R* (ruber). Sodann ein Faktor gleicher Natur, der Faktor *F* (fulgens), bei dessen Fehlen die Farben matt erscheinen. Endlich der merkwürdige Gelbfaktor *L* (luteus), der wie wir später erfahren werden, nur heterozygot existenzfähig ist. Dazu kommen nun noch die Faktoren für die Flächenverteilung der Farben, *T* (totaliter), bei dessen Fehlen anstatt Ganzfarbigkeit rezessive Scheckung auftritt, *M* (maculatus) ein dominanter Scheckungsfaktor und *A* (argentus), ein Faktor, dessen Fehlen weiße Haare zwischen den gefärbten stehen läßt und so silberige Töne hervorruft. Wenn wir von dem Gelbfaktor *L* und dem dominanten Scheckungsfaktor *M* absehen, deren Verhältnis zu den anderen Faktoren noch nicht ganz klar ist, so sind zunächst folgende Sorten von Farbverteilung möglich, von denen jede einzelne in sämtlichen Farbtönen wieder vorkommen kann:

$$C\begin{cases} T\begin{cases} A & \text{Ganzfarbig} \\ a & \text{Ganzfarbigsilbern} \end{cases} \\ t\begin{cases} A & \text{gescheckt} \\ a & \text{gescheckt silbern} \end{cases} \end{cases}$$

$$c\begin{cases} T\begin{cases} A \\ a \end{cases} \\ t\begin{cases} A \\ a \end{cases} \end{cases} \left.\begin{matrix} \text{Albinos mit den} \\ \text{gleichen vier} \\ \text{Typen latent.} \end{matrix}\right.$$

Jeder von diesen 8 Typen kann dann nach Anwesenheit oder Fehlen von *R* schwarzäugig oder rotäugig sein, wobei auch noch die Farbe beeinflußt wird, was wir unberücksichtigt lassen wollen. Bei jedem einzelnen dieser Typen können nun die sämtlichen folgenden Farbenkombinationen vertreten sein:

- G
  - N
    - B
      - S
        - F . . . . . wildfarbig (agouti)
        - f . . . . . mattagouti
      - s
        - F . . . . . verdünnt (blau) agouti
        - f . . . . . mattblauagouti
    - b
      - S
        - F . . . . . gelbwildfarbig
        - f . . . . . mattgelbwildfarbig
      - s
        - F . . . . . verdünntgelbwildfarbig
        - f . . . . . mattverdünntgelbwildfarbig
  - n
    - B
      - S
        - F . . . . . zimtfarbig
        - f . . . . . mattzimtfarbig
      - s
        - F . . . . . verdünntzimtfarbig
        - f . . . . . verdünntmattzimtfarbig
    - b
      - S
        - F . . . . . hellorange
        - f . . . . . matthellorange
      - s
        - F . . . . . crême
        - f . . . . . mattcrême
- g
  - N
    - B
      - S
        - F . . . . . schwarz
        - f . . . . . mattschwarz
      - s
        - F . . . . . blau
        - f . . . . . mattblau
    - b
      - S
        - F . . . . . schildpattfarbig
        - f . . . . . mattschildpatt
      - s
        - F . . . . . verdünntschildpatt
        - f . . . . . verdünntmattschildpatt
  - n
    - B
      - S
        - F . . . . . schokolade
        - f . . . . . mattschokolade
      - s
        - F . . . . . silberfalb
        - f . . . . . mattsilberfalb
    - b
      - S
        - F . . . . . orange
        - f . . . . . mattorange
      - s
        - F . . . . . verdünntorange
        - f . . . . . verdünntmattorange

Das ergibt also 16 . 32 oder 2^9 Typen, wenn die beiden vorher genannten Faktoren weggelassen werden. Natürlich lassen sich die aufgezählten Farbtypen nicht alle ohne weiteres unterscheiden; bei manchen geht es leicht, bei anderen gehört lange Übung dazu, bei wieder anderen ist die Unterscheidung nur durch das Resultat weiterer Kreuzung möglich. Es steht aber fest, daß die zahllosen Kreuzungen, die von Castle, Darbishire, Guaita, Haacke, Morgan, Cuénot, Miß Durham, Plate, Hagedoorn ausgeführt sind, stets das erwartete Resultat gaben. Als Beweis diene die folgende Tabelle, die nach den Versuchen Hagedoorns zusammengestellt ist und für jeden Faktor nur die Kreu-

zung zwischen rezessiven Homo- und Heterozygoten ($Xx \times xx$) enthält, die also Spaltung im Verhältnis 1 : 1 ergeben muß:

Homo-heterozygoten-Rückkreuzung bei Betrachtung nur eines Faktors (in Klammer Hagedoorns Bezeichnung[1]).

Faktor:	Spaltung in:	Zahl:
C (*A*)	gefärbte : Albino	340 : 364
B (*B*)	nichtgelblich : gelblich	116 : 107
N (*C*)	*Nn* : *nn*	298 : 281
S (*D*)	vollgefärbt : verdünnt	172 : 194
R (*E*)	schwarzäugig : rotäugig	133 : 154
A (*F*)	ganzfarbig : silbern	18 : 13
G (*G*)	*Gg* : *gg*	212 : 197
F (*H*)	vollgefärbt : matt	51 : 58
T (*L*)	ganzfarbig : gescheckt	116 : 131
	Σ erhalten	1456 : 1499
	Σ erwartet	1477.5 : 1477.5

Aus dem Gesagten geht hervor, daß es der genaueren Analyse allmählich gelingen wird, die mendelnden Erbeinheiten so festzustellen, daß eine Tier- und Pflanzenrasse ähnlich wie ein chemischer Körper durch eine Formel ausgedrückt werden kann, ja man hat sogar bereits die Schreibweise chemischer Formeln einzuführen versucht (Castle). Das Mäusebeispiel — und es sind die meisten dieser Faktoren und noch einige andere auch für Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten festgestellt — zeigte uns einen Anfang in dieser Richtung, dem wir zum Schluß noch den Fall aus dem Pflanzenreich gegenüberstellen wollen, der als der bestanalysierte aller Mendelfälle gelten darf, die Erblichkeitsverhältnisse der Gartenvarietäten des Löwenmauls, Antirrhinum majus. Diese den Gärtnern in Hunderten von Varietäten bekannte Form wurde von Miß Wheldale und Baur einer bewundernswerten Analyse unterzogen, die Baur bereits mit über 20 selbständig mendelnden Merkmalen bekannt machte, über deren 13 schon genauere

[1] Die verschiedenen Autoren benutzen für die gleichen Faktoren verschiedenartige Symbole; wir haben hier stets die Anfangsbuchstaben der lateinischen Worte genommen, die die Wirkung der betreffenden Faktoren charakterisieren; Hagedoorn benutzt wie Baur die Anfangsbuchstaben des Alphabets.

Mitteilungen vorliegen. Die Erbformel jeder Pflanze würde also in bezug auf diese bekannten Faktoren mindestens 13 Buchstaben enthalten, bzw. wenn homozygote Charaktere auch doppelt geschrieben werden, stets 26 Buchstaben. Diese 13 Faktoren *A*—*R* sind im wesentlichen der gleichen Natur, wie wir sie bereits bei anderen Objekten kennen gelernt haben. Da ist ein Faktor, der dem Komplement unserer früheren Beispiele gleicht, dessen Anwesenheit die Färbung ermöglicht, dessen Abwesenheit stets weiße Blüten bewirkt. Da ist ein Faktor, der dem Scheckungsfaktor entspricht, nur daß die Ganzfarbigkeit dominant, Scheckung rezessiv ist. (Bei Mäusen gibt es, wie wir erwähnten, ja sowohl dominante wie rezessive Scheckung.) Die „Schekkung" besteht hier darin, daß die Blütenröhre bei sonst bunter Blüte elfenbeinfarbig ist (Delilaform). Da sind Faktoren, die vorhandene Farben verändern, zu vergleichen dem Sättigungsfaktor der Mäuse, verschiedenartige Farbfaktoren, deren jeweilige Kombination bestimmte Farben ergibt, Faktoren für besondere Blütenform, solche für grüne, gelbe oder blasse Blattfarbe, kurzum eine Menge Erbeinheiten, deren Zusammenspiel uns ohne weiteres verständlich sein muß, wenn wir alles bisher Besprochene kennen. Bei den wirklichen Kreuzungen wurden denn auch stets die Erwartungen erfüllt. Um dies nur an einem wirklichen Zahlenbeispiel zu demonstrieren, so wurde einmal eine Pflanze mit elfenbeinfarbiger normaler Blüte mit einer roten[1] pelorischen gekreuzt. F_1 war rot normal. In F_2 trat die erwartete Spaltung im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 ein in

rot normal	133
rot pelorisch	43
elfenbein normal	45
elfenbein pelorisch	13.

Die Eltern waren also in 2 Eigenschaften verschieden, ihre Erbformeln waren:

$$ABCDEFghlMNPR \times ABcDeFghlMNPR,$$

wobei *C* der Elfenbeinfaktor ist, *E* der für normale Blüten. Alle anderen sind in beiden Pflanzen identisch, darunter ist das unumgängliche

[1] Das Rot war das von Baur rot auf elfenbein genannte.

Farbkomplement *B* und der Faktor für Ganzfarbigkeit *D*; die nur rezessiven Faktoren *g* und *l* sind solche, die die Färbung verändern würden usw.

Es ist klar, daß auf diesem Wege die Erblichkeitsanalyse sehr weit getrieben werden kann: Baur glaubt mit einigen 20 Faktoren die ganze Formenmannigfaltigkeit des Antirrhinum majus erklären zu können: es sind ja auch mit 20 Faktoren über eine Million (2^{20}) konstante Kombinationen möglich, wobei ein eventueller Unterschied zwischen Homo- und Heterozygoten noch gar nicht berücksichtigt ist. Damit ist aber, wie er weiterhin ausführt, über die wirkliche Zahl der Einheiten nichts ausgesagt. Denn es können ja nur solche Einheiten festgestellt werden, die als Heterozygote erhalten werden können und somit spalten. Man wird also nach anderen Wegen suchen müssen, auch solche Einheiten zu isolieren, die nur homozygot sich zeigen können. Dann aber kommt die wichtige Frage: Wie haben die verschiedenen Rassen ihre typischen Erbformeln erlangt, wie ist der Zusammenhang mit der Stammart, welches Licht wirft die Analyse der Erbfaktoren auf die zentrale Frage der Artbildung? Die Antwort auf solche Fragen steht bis jetzt noch aus, oder ist wenigstens erst in den bescheidensten Anfängen gegeben.

Zwölfte Vorlesung.

Die Reinheit der Gameten. Konstante Bastardformen und die Möglichkeit ihres Nachweises. Mendelsche Interpretation scheinbar konstanter Bastarde. Polymerie. Das Spalten quantitativ-fluktuierender Eigenschaften.

Wir haben nunmehr die wichtigsten Formen Mendelscher Spaltung kennen gelernt und müssen angesichts des überwältigenden Tatsachenmaterials, aus dem wir uns ja nur eine bescheidene Auswahl vorführen konnten, sagen, daß die Mendelschen Erwartungen in ganz staunenerregender Weise mit den wirklichen Resultaten übereinstimmen. Es soll damit allerdings nicht gesagt sein, daß es nicht auch Fälle gibt, die gewisse Abweichungen zeigen. Vor allem ist häufig beobachtet, daß die eine oder andere Kombination häufiger oder seltener als erwartet

eintritt. So findet Bateson bei seinen Rosenkamm-Erbsenkammkreuzungen in F_2 manchmal zu wenig Walnußkämme. Darin ist aber in keiner Weise eine Durchbrechung der Regel zu sehen. Die Erwartung kommt ja immer unter der Voraussetzung zustande, daß alle Gametenkombinationen sich in gleicher Zahl bilden. Die Gametenbildung ist aber ein Prozeß, der ebensogut einer natürlichen Fluktuation unterworfen ist, wie irgendein anderer Vorgang. Es ist ja auch eine sehr häufige Erscheinung, daß in den Geschlechtsdrüsen Zellen in Mengen zugrunde gehen. Der Zufall, der gerade die Zellen eines bestimmten Typus in größerer Zahl degenerieren läßt, kann natürlich auf solche Weise eine bedeutende Verschiebung Mendelscher Proportionen bewirken. Es ist daher auf sie kein großer Wert zu legen, wenn es sich um kleine Zahlen und nicht typische Differenzen handelt.

Mit dem Studium der Spaltung haben wir dann auch die dritte Voraussetzung der Mendelschen Erklärung, die Reinheit der Gameten, als zu Recht bestehend erwiesen. Denn es ist uns kein Fall begegnet, der nach einer anderen Richtung hindeutete. Im Anfang des mendelistischen Studiums glaubte man mehrmals solche Fälle aufgedeckt zu haben, in denen die reinen Rezessive später doch noch den dominanten Charakter abspalteten, sich also als nicht rein erwiesen. Die betreffenden Fälle haben sich aber dann auf das einfachste aufgeklärt, als man die Bedingtheit einer Eigenschaft durch mehrere Faktoren kennen lernte. Heute kann man wohl sagen, daß ein sicherer Fall von Gametenunreinheit kaum existiert. Am bemerkenswertesten und noch am wenigsten geklärt ist vielleicht das Verhalten der Rezessiven bei Häckers Axolotlkreuzungen. Werden rein schwarze mit rein weißen Axolotln gekreuzt, so ist F_1 schwarz und F_2 spaltet typisch in 3 schwarze : 1 weiß. In einer wirklichen Zucht waren es 573 : 191 Individuen. Die weißen in F_2, die nach dem Mendelschen Schema also homozygote reine Rezessive sein müssen, nehmen aber als erwachsene Tiere teils eine leichte Pigmentierung an, teils wurden sie stark schwarz gescheckt in metamerer Anordnung (Fig. 85). Sie zeigten also einen Teil des Schwarzcharakters, der ihnen fehlen sollte. Wurden sie aber mit rein weißen gepaart oder mit schwarzen Heterozygoten rückgekreuzt, so verhielten sie sich genau wie reine Rezessive. Die weiteren Zuchten mit diesen Tieren haben

immer noch keine bindende Erklärung gebracht, aber die Annahme der Gametenunreinheit ist noch weniger wahrscheinlich geworden, da es sich zeigte, daß die Albinos gar keine solchen sind, sondern akromelanistische Formen, d. h. albinoartige mit Pigmentansammlungen an den Körperenden. Die Schecken brauchten also bloß extreme Plusabweicher dieses Typus zu sein und da es eine merkwürdige Tatsache ist, daß in

Fig. 85. Metamerscheck vom Axolotl nach Häcker.

manchen Tiergruppen melanistische Individuen besonders kräftig sind, so wäre auch ihr relativ häufiges Auftreten bei den sehr kleinen Zahlen verständlich.

Es sei an dieser Stelle nur kurz erwähnt, daß man geglaubt hat, die Annahme der Gametenreinheit überhaupt entbehren zu können. Es ist ja nicht zu leugnen, daß die Vorstellung der Segregation, der Anlagenspaltung, in manchen Punkten, besonders von physiologischem Gesichtswinkel aus betrachtet, schematischer gedacht erscheint, als

natürliche Vorgänge verlaufen dürften. Man hat deshalb eine Interpretation der Spaltungsphänomene durchzuführen versucht, bei der alle Gameten alle Anlagen erhalten und nur abwechselnd von jedem Merkmalspaar der eine oder andere Partner dominiert (Morgan). Man kann allerdings nicht behaupten, daß eine solche Annahme der Vorstellung weniger Schwierigkeiten bereitet, und vor allem ist sie ja solange überflüssig, als die Vorstellung der Segregation die Tatsachen vollständig erklärt. Erst der wirkliche Nachweis einer Gametenunreinheit könnte solche Hilfshypothesen wünschenswert erscheinen lassen, und er ist, wie gesagt, noch nie erbracht worden.

Die Mendelschen Gesetze dürften also wohl imstande sein, die Anforderungen zu erfüllen, die an ein Naturgesetz gestellt werden können. Wir haben bisher nun gar keine Rücksicht darauf genommen, wie die Bastardeltern sich in ihren systematischen Beziehungen verhielten, ob sie sich sehr nahe standen oder mehr oder minder weit voneinander entfernten. Nach der Anschauung der führenden Mendelianer muß das nun gänzlich gleichgültig sein: es gibt nur eine Vererbung und das ist die Mendelsche. Betrachten wir nun die Fälle, an denen wir bisher die Mendelschen Regeln illustrierten, so fällt auf, daß stets Angehörige der gleichen Art, nur verschiedener Rasse, Varietät, Elementarart bastardiert wurden. Und es drängt sich die Frage auf, ob dann Art- oder gar Gattungsbastarde sich ebenso verhalten oder ob es nicht vielleicht auch einen anderen Typus der Vererbung gibt. Und da ist es in der Tat eine weit verbreitete Anschauung, daß Artbastarde nicht mendeln. Das Charakteristische für die Mendelsche Vererbung ist aber die Spaltung der Eigenschaften in der Bastardnachkommenschaft. Die Vererbung bei Artbastarden soll aber die sein, daß die Mischung der Elterneigenschaften im Bastard auch in weiteren Generationen konstant bleibt. Man stellt vielfach diesen Vererbungstypus als intermediären dem alternativen Mendelschen gegenüber. Die Bezeichnung ist aber irreführend. Denn wir wissen ja, daß in vielen echten Mendelfällen die Heterozygoten intermediär erscheinen — lange und kurze Ähren gaben mittellange — und trotzdem weiterhin spalten. Wie also intermediäres Verhalten die weitere Spaltung nicht ausschließt, so darf man andererseits auch nicht glauben, daß das Eintreten von Dominanz eine spätere Spal-

tung erfordert. Wenn es ein konstantes Weiterzüchten von Bastardcharakteren gibt, so muß dies ebensogut in der Form des intermediären wie auch der des dominanten oder epistatischen als auch mehr oder minder unvollkommenen dominierenden Merkmals, also alternativ möglich sein. Die Frage lautet also richtig: Spalten auch die Artbastarde oder züchten sie konstant? Gibt es nur Mendelsche Vererbung oder auch eine solche mit Vermischung?

Wollte man die Frage für gelöst halten, wenn mendelnde Bastarde zwischen Linnéschen Arten gefunden sind, so wäre sie bereits zugunsten des Mendelismus entschieden. Denn daß es solche gibt, kann keinem Zweifel unterliegen. Correns, East u. a. haben solche aus dem Pflanzenreich beschrieben. Die ausführlichsten Mitteilungen in dieser Richtung verdanken wir Baur, der zeigen konnte, daß bei Artbastarden von Antirrhinum in F_2 eine Spaltung in eine unübersehbare Fülle von von F_1 verschiedenen Typen eintritt, so daß hier die Arten sich sicher nur quantitativ, also in der Zahl der Differenzfaktoren von den Rassen unterscheiden. Baur glaubt daher auch, daß dies für alle Arten gilt und daß die hohe Variabilität gewisser Formen, insbesondere Gartenformen, nur durch vorausgegangene Artkreuzungen und darausfolgender unendlicher Kombinationsmöglichkeit zu erklären ist. Wir müssen die große Wahrscheinlichkeit dieser Annahme zugeben und finden auch in der Haustierzucht dafür eine Bestätigung. Wenn man diese zurückverfolgt, so stößt man immer wieder darauf, daß mit ausländischen Arten bastardiert wurde. So dürfte die Mannigfaltigkeit der Schweinerassen auf das komplizierte Mendeln von Artbastarden zwischen unserem Wildschwein und einer asiatischen Art zurückzuführen sein, nicht anders die Geflügel-, Hunde-, Pferde-, Rinderrassen. Je tiefer man in diese Dinge eindringt, um so mehr zeigt sich, wie unendlich wenig Neues in all den Rassen steckt, sondern wie die überwiegende Zahl der Eigenschaften nur in komplizierter Weise zusammenkombiniert sind: Die Erfolge der Tierzucht erweisen sich, so ungern das der Züchter auch hört, als ein Resultat dauernden unbewußten Mendelns. Wir werden darauf nochmals ausführlich zu sprechen kommen. Aber — wenn wir ganz von der vielfachen Willkürlichkeit des Artbegriffs absehen — es handelt sich nicht darum zu beweisen, daß gerade Artbastarde nicht

mendeln, sondern daß es überhaupt nicht spaltende Bastarde gibt. Und das erscheint jetzt sehr zweifelhaft. Die exakte Untersuchung solcher Fälle ist ja recht schwierig, weil die Artbastarde sich bekanntlich meist durch verminderte oder fehlende Fruchtbarkeit auszeichnen. Schlüsse aber, die aus der ersten Bastardgeneration gezogen sind, können nach obigem keine Geltung beanspruchen. Wenn wir das Material betrachten, auf das sich die Annahme konstanter Bastarde gründet, so ist es ein recht verschiedenartiges. Sehr häufig wird nur darauf hingewiesen, daß

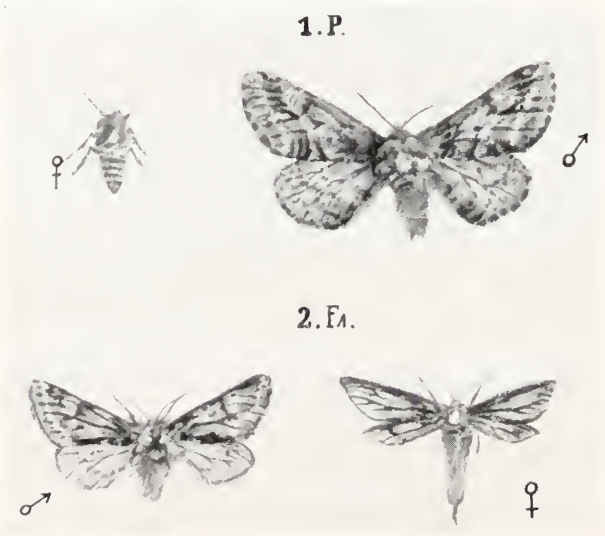


Fig. 86.
Oben die Bastardeltern Biston pomonarius ♀×B. hirtarius ♂, unten die intermediären Bastarde beider Geschlechter. Nach Oberthür.

F_1 dieser Bastarde meist intermediär ist. Da wo solche Bastarde genau analysiert wurden, zeigte es sich nun allerdings, wie bei Langs Kreuzungen zwischen Helix hortensis und nemoralis, daß die einen Charaktere Dominanz zeigten, andere sich indermediär verhielten. So schlugen in diesen Bastarden die Farbe und Bänderung des Gehäuses, Form und Pigmentierung der Mündung nach einem Elter, während die Größe des Gehäuses, Länge des Liebespfeils und andere quantitative Charaktere intermediär waren. Da aber keine 2. Generation erzielt werden konnte, so wissen wir nicht, ob nicht alle diese Charaktere kon-

stant bleiben würden. Es ist aber immerhin bemerkenswert, daß bei den meisten Artbastarden sich intermediäre Charaktere in Eigenschaften finden, die bei Rassenkreuzungen sich oft alternativ verhalten. Die schönsten Fälle intermediären Verhaltens wird man am leichtesten bei Artbastarden finden. Um nur einige Beispiele zu zeigen: Nebenstehende Fig. 86 zeigt das ♂ von Biston hirtarius, einer in beiden Geschlechtern geflügelten Biston-Art und das ♀ von B. pomonarius, welches flügellos ist. Das Bastardweibchen, Fig. 86 unten, hat halblange Flügel, ebenso das ♂. Fig. 87 zeigt nach Lang den Liebespfeil von Helix hortensis und nemoralis in der Gesamtansicht und darunter im Querschnitt; dazwischen steht der schön intermediäre Pfeil des Bastards. Fig. 88 bezieht sich sogar auf die Kreuzung zweier Gattungen, des Königsfasan einerseits mit Sömmeringfasan und Goldfasan andererseits. Das Bild zeigt besonders in den Schwanzfedern klar die intermediären Bastarde, soweit man ohne Zerlegung eines Organs in seine sämtlichen Eigenschaften von intermediär sprechen kann. Es demonstriert aber auch gleichzeitig, wie oft gerade in dieser Frage nicht sehr exakt vorgegangen wird, indem man so nach dem allgemeinen Augenschein von intermediär spricht. Würde man aber den Habitus in seine sämtlichen Elemente zerlegen, so würde sicher gar manches auch richtige Dominanz zeigen. Hier sei übrigens auch eine intermediäre Rassenkreuzung eingefügt,

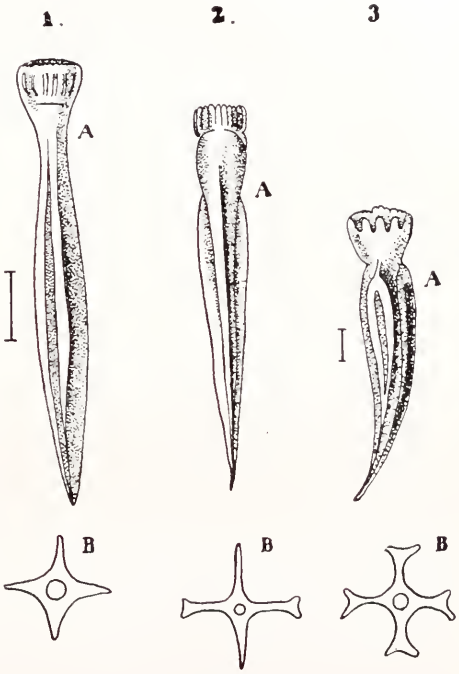


Fig. 87
Liebespfeil in toto (*A*) und im Durchschnitt (*B*) von 1. Helix hortensis, 3. H. nemoralis und 2. dem Bastard beider. Nach Lang.

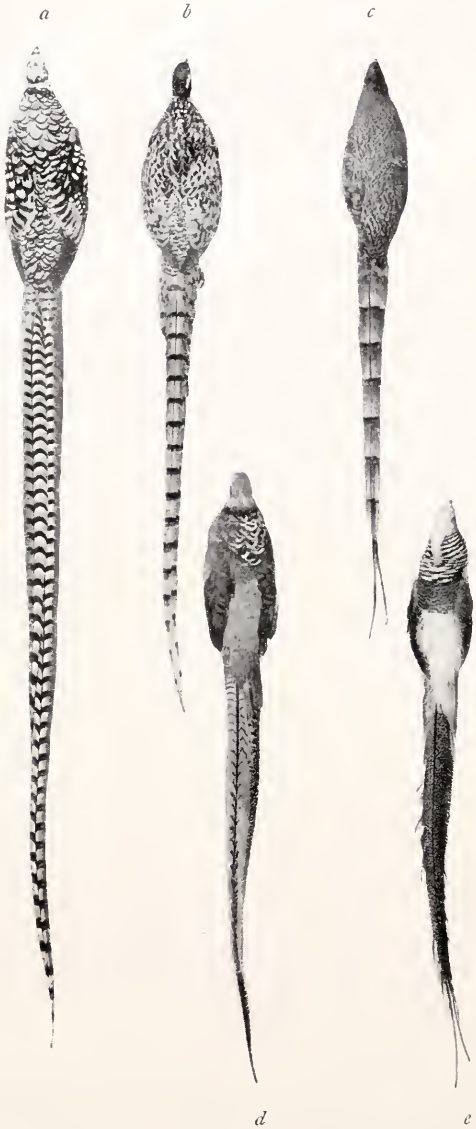


Fig. 88.
a Königsfasan ♂, *c* Sömmeringfasan ♂, *b* Bastard ♂ Königsfasan und Sömmeringfasan, *e* Goldfasan ♂, *d* Bastard ♂ Königsfasan und Goldfasan. Nach Poll.

um die Identität des Verhaltens zu zeigen. Fig. 89 gibt die Kreuzung zwischen Fettsteißschaf und Fettschwanzschaf wieder. Der intermediäre weibliche Bastard ist nach Settegasts Gewährsmann zeugungsunfähig, da er infolge der Beschaffenheit des Schwanzes nicht besprungen werden kann. Endlich sei noch in Fig. 90 der intermediäre Bastard zwischen Ratte und Maus wiedergegeben, der von Ivanoff durch künstliche Befruchtung erzielt wurde.

Wie gesagt handelte es sich in diesen ja leicht zu vermehrenden Fällen um Artkreuzungen, deren weiteres Verhalten nicht festzustellen war. Sie sollten uns zunächst nur die Neigung der Artbastarde zu intermediärem Verhalten demonstrieren. Hand in Hand damit geht aber eine weitere Eigenheit, die solche Bastarde ebenfalls von mendelnden Hebriden zu unterscheiden scheinen und daher auch benutzt werden, um für Artbastarde

Fig. 89.
Links Fettschwanzschaf, rechts Fettsteißschaf, dazwischen der Bastard. Nach Settegast.

einen anderen Vererbungsmodus zu fordern. Ein Grundcharakter mendelnder Formen ist es ja, daß die reziproken Kreuzungen das gleiche Resultat geben, eine Regel, die ohne weiteres aus den Mendelschen Annahmen folgt und sich mit geringen Ausnahmen (Dominanzwechsel bei reziproken Kreuzungen) stets bewahrheitet. Bei den Artbastarden wird hingegen sehr häufig beobachtet, daß das Kreuzungsprodukt ein verschiedenes ist, je nachdem welche Art Bastardvater bzw. -mutter war. Das klassische Beispiel dafür stellt ja die Pferde-Eselkreuzung dar, die in beiden Richtungen

Fig. 90.
4 Tage alte Junge von der Ratte (links), der Maus (rechts) und dem Rattenmausbastard in der Mitte. Nach Ivanoff.

ganz verschieden ausfallen soll. Pferdestute × Eselhengst ergibt das im Habitus mehr pferdeähnliche, in einigen Charakteren

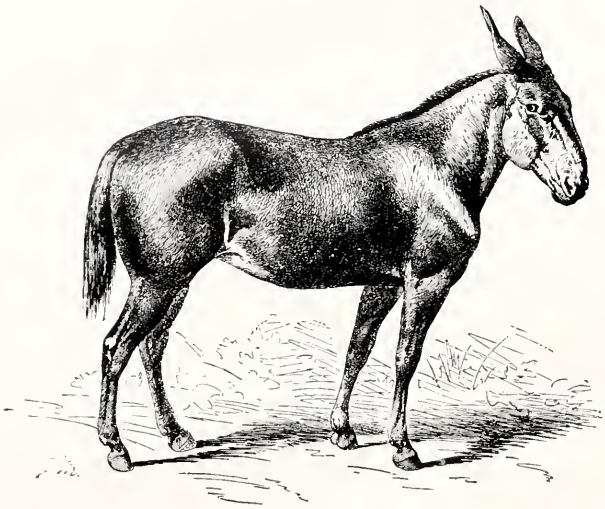


Fig. 91. Maultier. Nach Settegast.

mehr nach dem Esel schlagende Maultier (Fig. 91), die reziproke Kreuzung ergibt den mehr eselähnlichen, aber in jenen Charakteren (Schweif) pferdeartigen Maulesel (Fig. 92)[1]. Genau den

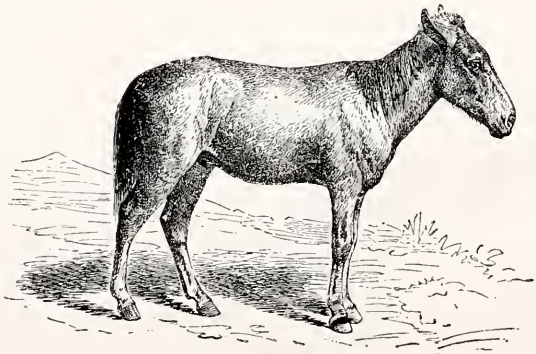


Fig. 92. Maulesel. Nach Settegast.

[1]) Dieser so oft zitierte Fall ist übrigens doch nicht so ganz klar. von Nathusius zeigte mir einmal im Hallenser Haustiergarten Maultiere und Maulesel, die absolut nicht zu unterscheiden waren, (abgebildet in Plate, Vererbungslehre 1913) und zeigte sich diesem Fall gegenüber sehr skeptisch. Vielleicht ist die Sache so, daß die Differenzen nur bei Kreuzung mit bestimmten Pferderassen sichtbar werden.

gleichen Wechsel im Resultat je nach der Richtung der Kreuzung fand auch Ewart bei seinen Pferd-Zebrakreuzungen. In sehr zahlreichen Fällen ist die gleiche Erscheinung vor allem bei den Artkreuzungen der Schmetterlinge beobachtet. Als Beispiel diene umstehende Fig. 93, die das Verhalten in einem typischen Fall erkennen läßt, soweit es bei einem nichtfarbigen Bild möglich ist. *A* ist der eine der Bastardeltern Deilephila euphorbiae, *B* der andere D. vespertilio. *C* ist der Bastard D. epilobii, gewonnen aus euphorbiae ♂ × vespertilio ♀, *D* aber ist der reziproke Bastard D. densoi, gewonnen aus vespertilio ♂ × euphorbiae ♀. Während bei beiden Bastarden im großen ganzen die Charaktere von euphorbiae überwiegen, besitzt der Bastard densoi mit vespertilio als Vater eine ganze Anzahl patrokline Charaktere, die dem reziproken Bastard fehlen. Sie bestehen vor allem darin, daß sich an vielen Punkten die grauen und rosa Farbtöne der vespertilio-Zeichnung bemerkbar machen, wo bei dem reziproken Bastard sich das Grün von euphorbiae zeigt. In der ungefärbten Abbildung tritt es am ehesten in Fig. *D* in dem helleren Ton der mittleren Binde des Hinterflügels und dem gleichmäßigeren Ton der hellen Partie des Vorderflügels (grau statt grün und grau) gegenüber *C* hervor.

So interessant und aufklärungsbedürftig solche Tatsachen an sich sind, so kann man ihnen doch keinen sehr großen Wert für unsere Frage zuerkennen: allein das Verhalten weiterer Generationen entscheidet. Die Schwierigkeit des Beweises liegt aber in der häufigen Unfruchtbarkeit der Artbastarde; dennoch hat man versucht, ihn in anderer Weise zu erbringen. Da wo die Bastarde unter sich nicht fortgepflanzt werden können, gelingt es trotzdem häufig, sie mit einer der Elternformen rückzukreuzen. Läge nun ein noch so komplizierter und verschleierter Mendelfall vor, so müßte trotzdem bei dieser Paarung die Bastardform und der Elter, wenigstens in den Charakteren, die beim benutzten Elter rezessiv sind, rein erscheinen. Tatsächlich ist das bei den zahlreichen bekannten Rückkreuzungen von Artbastarden nicht in klarer Weise der Fall, vielmehr erscheint jetzt eine Mischung zwischen dem Bastard- und dem Elterncharakter, aus dem $^1/_2$-Blut wird ein $^3/_4$-Blut. Diese Erfahrung hat man etwa ebenso bei den bekannt gewordenen Fällen fruchtbarer Maultiere, wie überhaupt in der ganzen landwirtschaftlichen Tierzucht, gemacht,

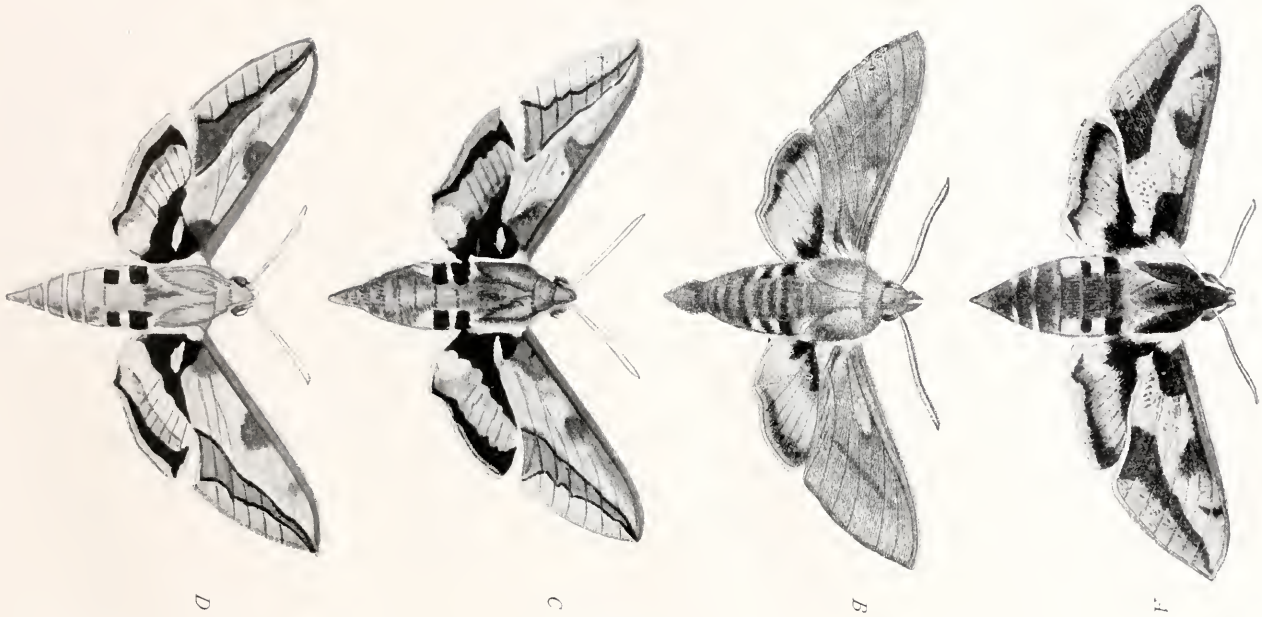


Fig. 93.
A Deilephila euphorbiae, *B* D. vespertilio, *C* Bastard D. epilobii, *D* Bastard D. densoi. *A* u. *B* nach Spuler, *C* u. *D* nach Kysela.

wie bei den zahlreichen Rückkreuzungen von Schmetterlingen. So erhält man durch Kreuzung des Wolfsmilchschwärmers (Deilephila euphorbiae) mit dem Fledermausschwärmer (Deilephila vespertilio) einen Bastard, der die Elterncharaktere patroklin gemischt zeigt, D. epilobii genannt (Fig. 93 *C*). Dieser mit euphorbiae zurückgekreuzt (D. pernoldiana), zeigt ein Gemisch dieser beiden Typen, also Dreiviertelblut[1]. Genau das gleiche bedeutet es aber, wenn man Artbastarde wieder mit anderen Arten kreuzt und so Dreifachbastarde erhält (etwa Ewarts Pferd-Esel-Zebra). In diesen mischen sich dann die drei Gruppen von Charakteren durcheinander und scheinen dann konstant zu bleiben. Es ist aber nicht zu vergessen, daß auch hier die Bezeichnung $^3/_4$-Blut usw. nur den allgemeinen Eindruck wiedergibt, der bei wechselnden Kombinationen von nur einigen wenigen mendelnden Eigenschaften ein ziemlich gleichartiger sein kann, auch wenn eine oder die andere Eigenschaft herausspaltet. Genaue Analyse mit großen Zahlen steht aber in all diesen Fällen noch aus[1].

Doch das sind alles nur ziemlich indirekte und darum nicht voll beweiskräftige Antworten. Am wichtigsten für unsere Frage muß natürlich ihre direkte Beantwortung sein: gibt es wirklich ohne Spaltung rein weiterzüchtende Bastarde? Für das Pflanzenreich werden eine große Anzahl solcher angegeben. Mendel selbst glaubte in den Bastarden der Hieraciumarten solche vor sich zu haben. Die genaue Untersuchung durch Ostenfeld und Raunkiaer ergab aber, daß diese Pflanzen sich parthenogenetisch (apogam) vermehren können, so daß gar keine Bastarde vorlagen. Ganz ähnliches gilt für gewisse de Vriessche Oenotherabastarde, wie wir später sehen werden. Trotzdem gibt es noch eine ganze Anzahl analoger Angaben. Kerner von Marilaun hat für zahlreiche wildwachsende Formen, die als völlig samenbeständig gelten, nachzuweisen versucht, daß sie konstante Bastarde zwischen verwandten Arten darstellen. Als Beispiel gilt Medicago intermedia, der Bastard von M. falcata und sativa oder Rhododendron intermedium als Bastard zwischen R. ferrugineum und hirsutum. Besonders günstige

[1] All diesen Fällen gegenüber ist allerdings größte Vorsicht geboten. Dem Züchter genügt es oft, dem Stückkreuzungsprodukt einen neuen Sammlernamen geben zu können und das auch, wenn keine zwei Stücke sich gleichen. Die herausspaltenden Elternformen bleiben aber einfach als »Rückschläge« unerwähnt.

Fälle solcher konstanten Bastardformen scheinen sich bei den Beerensträuchern zu finden. Bekannt sind die intermediären, rein züchtenden Johannisbeerenbastarde Janczewskis, deren absolut intermediäre Beschaffenheit nebenstehend wiedergegebene Blüten- und Antherendurchschnitte gut illustrieren (Fig. 94). Das gleiche stellen Burbanks Himbeeren-Brombeerenbastarde dar (Primus-berry, Phenomenalberry), die in verbesserter Form die Eigenschaften der Eltern zeigen und konstant züchten sollen. De Vries, der in seinem berühmten Hauptwerk eine große Anzahl solcher konstanter Bastarde zusammengestellt hat, betrachtet als den einwandfreiesten aller den „abgeleiteten" Bastard zwischen dem wildwachsenden Gras Aegilops ovata und dem Weizen. Der direkte Bastard, Aegilops triticoides ist nicht fruchtbar, aber mit dem Weizen rückgekreuzt, gibt er eine Dreiviertelblutform, die absolut konstant weiterzüchtet. Sie ist in der Natur 1838 gefunden worden und seitdem in zahllosen Generationen unvermindert weitergezüchtet, ohne daß Rückschläge, Polymorphie, oder eine besondere Variabilität auftreten sollen. Godron hat sie aber auch experimentell erzeugt, und dieser Bastard wuchs neben dem aus der Natur stammenden, von dem er nicht zu unterscheiden war, mit der gleichen Konstanz. Nun

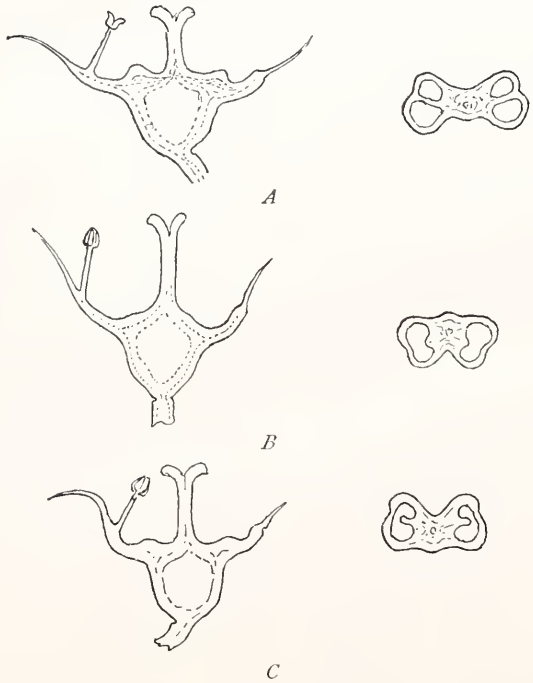


Fig. 94.
Sagittaldurchschnitte der Blumen und Querschnitte der Antheren von *A* Ribes rubrum, *B* Ribes vulgare und *C* dem Bastard R. houghtonianum. Nach Janczewski aus Godlewski.

versichert aber Baur mit Bestimmtheit, daß diese Aegilopsbastarde doch spalten und wenn man an den Nachweis der Konstanz eines Bastards einen wirklich exakten Maßstab legt, so muß man zugeben, daß bisher wohl noch nie eine solche Konstanz einwandfrei nachgewiesen ist. Dazu kommt noch, daß wir nach unseren heutigen zytologischen Kenntnissen verlangen müssen, daß in solchen Fällen auch wirklich der Nachweis erbracht wird, daß es sich um Bastarde handelt. Denn es könnten auch sogenannte falsche Bastarde vorliegen, d. h. eine Entwicklung der Eier durch den entwicklungserregenden Reiz des Sperma, ohne daß dieses selbst an der Entwicklung teilnimmt. Es wäre das dann eine induzierte Parthenogenese, aus der natürlich dann kein Bastard entsteht. Verläuft die Entwicklung nur mit dem Samenkern ohne den Eikern, so wäre es eine männliche Parthenogenese. Für beides gibt es Beispiele.

Auch aus dem Tierreich werden manche Beispiele konstanter Bastarde angeführt. Bei Fasanenkreuzungen will man konstante Bastarde in vielen Generationen gezüchtet haben. Ebenso bei den berühmten, oft besprochenen und sogar in ihrer Existenz bezweifelten Hasen-Kaninchenkreuzungen. Diese Leporiden zeigen teils alternative, teils intermediäre Merkmale, die aber nicht spalten sollen. Sieht man sich allerdings die Angaben von Gayot näher an, so zeigt sich genau das Gegenteil. Es erscheinen nämlich in F_2 Tiere mit Hasenhaar, mit Kaninchenhaar und mit merkwürdigen Seidenhaaren, also eine Neukombination. Augen, Kopf, Gangart sind verschieden, also in Wirklichkeit die schönste Spaltung der Merkmale! Es ist also nicht zu leugnen, daß es bisher auch im Tierreich keinen einwandfreien Art- oder Gattungsbastard gibt, dessen völlige Konstanz über allen Zweifel erwiesen sei.

Der ganz außerordentliche Erklärungswert nun, der den Mendelschen Vererbungsgesetzen zukommt, läßt die Frage berechtigt erscheinen, ob das, was sich als konstanter Bastard darbietet, nicht doch sich vielleicht als ein besonders komplizierter Mendelfall erweist und in der Tat ist es die Ansicht aller Mendelianer, daß dem so ist. Es ist ja auch nicht schwer, sich das so vorzustellen. Wenn von den Eigenschaften der Eltern die einen sich alternativ vererben, die andern in heterozygotem Zustand intermediär sind, von ersteren natürlich die Dominanten teils bei einem, teils bei dem anderen Elter sich finden, so sind gar nicht

sehr viele Eigenschaftspaare nötig, um im F_2-Bastard ein solches Gemisch der Elterneigenschaften hervorzurufen, daß er praktisch kaum von dem in F_1 unterschieden werden kann. Und es wird bereits in solchem Fall die Spaltung sich nur dann klar manifestieren, wenn die Gametenkombination eintrifft, die eine der Elternformen rein abspaltet. Selbst bei nicht geringer Zahl von Nachkommen wird schon bei relativ wenigen Eigenschaftspaaren dies nur sehr selten vorkommen können. Gibt es doch bei 7 Eigenschaftspaaren bereits 16348 Kombinationen. Wenn nun gar bei solchen Artbastarden unvollkommene oder gar wechselnde Dominanz bei einigen Eigenschaften vorliegt, so kann jede einzelne dieser Kombinationen ein wenig von der anderen verschieden sein, und wenn die Schwankungen bei den verschiedenen Eigenschaften nicht völlig gleichgerichtet sind, so wird das Gesamtbild des Bastards in vielen Exemplaren den Eindruck eines einheitlichen Mischlings mit einer gewissen Variabilität der Mischung machen. In allen solchen Fällen sollte man aber erwarten, daß bei genügend großen Zahlen der Nachkommenschaft hie und da die reinen Elternformen abgespalten werden, oder, nach dem, was wir früher über das mendelnde Auftreten von Neuheiten gehört haben, unerwartete Ahnencharaktere erscheinen. Und es kann dann auch keinem Zweifel unterliegen, daß es im Tierreich manches Beispiel von Artkreuzungen gibt, die die eine oder andere Erscheinung zeigen. Beide nebeneinander lassen sich an den Artkreuzungen demonstrieren, die Bonhote an Enten ausführte. Er vermochte dabei Bastarde zwischen verschiedenen Arten zu erhalten, die wieder zu trigenen und tetragenen Bastarden kombiniert werden konnten, die dann ein Gemisch der Charaktere der Stammarten zeigten. In der Nachkommenschaft solcher tetragener, also aus 4 Arten zusammengesetzter Bastarde spaltete dann einmal die eine Stammart Anas boschas rein ab. Der folgende Stammbaum erläutere das Resultat; M ist Anas boschas, Z = A. superciliosa, S = A. poecilorhyncha und P = Dafila acuta.

$$
\begin{array}{ccc}
M \times S & & P \times M \\
\downarrow & & \downarrow \\
MS & \times & PM \\
 & \downarrow & \\
 & PMS \times Z & \\
 & \downarrow & \\
 & PMSZ \times PMSZ & \\
 & \downarrow & \\
 & x + x + \boldsymbol{M} &
\end{array}
$$

Aber auch das Auftreten von Neuheiten wurde beobachtet, die einer anderen bekannten Form gleichen, wenn auch nicht gesagt ist, daß es eine Ahnenform ist. Nebenstehende Fig. 95 zeigt dies an den Flankenfedern solcher Enten, gleichzeitig aber auch, wie in weiteren Generationen eines trigenen Bastards Neukombinationen eintreten, die nach

Fig. 95.
Flankenfedern von Enten. 9, 11, 12 in drei aufeinanderfolgenden Generationen des trigenen Bastards *PMS* (s. Text). 10 von der Speckente, 13 von Dafila acuta. Nach Bonhote.

einem der Elterntypen hin führen. Die Figuren 9, 11, 12 zeigen Flankenfedern des trigenen Bastards *P M S* in drei aufeinanderfolgenden Generationen. Fig. 10 ist eine Feder der bei der Kreuzung nicht benutzten Speckente, zu deren Charakter eine deutliche „Reversion" erfolgt. Fig. 13 gibt eine Feder des Bastardelters Dafila acuta wieder und die

Reihe 9, 11, 12 zeigt deutlich die wachsende Annäherung an diesen Typus. Gerade diese Entenartbastarde zeichnen sich durch volle Fruchtbarkeit aus, und es ist schon recht bemerkenswert, daß gerade sie solche Andeutungen an Mendelsche Vererbung zeigen.

Wir haben es nun bisher als selbstverständlich betrachtet, daß für die Frage der konstanten Bastarde nur solche zwischen weit auseinanderliegenden systematischen Kategorien wie Arten in Betracht kommen. Nun gibt es aber auch Fälle, in denen Varietätsmerkmale, die doch sonst stets mendeln, sich sichtlich konstant vererben. Neben solchen, die wir bald in anderem Zusammenhang kennen lernen wollen, ist da der bekannteste Fall die Erblichkeit der Ohrenlänge beim Kaninchen. Castle hat durch ausgedehnte Kreuzungsstudien festgestellt, daß bei Kreuzung langohriger mit kurzohrigen Rassen die Nachkommenschaft intermediär ist und dieser Charakter in allen folgenden Generationen konstant bleibt. Ein Blick auf nebenstehende Figur 96, die die Ausgangstiere eines solchen Versuchs nebst 2 Generationen von Nachkommen zeigt, läßt dies Verhalten erkennen. Bei den Elterntieren unterliegt natürlich die Ohrenlänge einer gewissen fluktuierenden Variabilität, deren Umfang bei den langohrigen Formen 20—30 mm beträgt, bei den kurzohrigen 10 mm. Die Nachkommen zeigen gewöhnlich eine mittlere Variabilität. Die folgende Tabelle gibt das wirkliche Resultat einer solchen Kreuzung wieder, wobei die eingeklammerte Zahl unter den Nachkommenzahlen das Elternmittel darstellt, um das die Nachkommen variieren.

P			♀ 118 mm × ♂ 210 mm				
F_1	♂ 156 mm +	♂ 166 mm +	♂ 170 mm +	♀ 170 mm +	170 mm		
			[164 mm]				
F_2	♂ 160 mm +	♂ 168 mm +	♂ 170 mm +	♂ 172 mm +	♂ 180 mm +	♀ 185 mm	
			[168 mm]				

Wurden diese so erhaltenen Halbbluttiere mit Langohren wieder gekreuzt, so gab es wieder in der Mitte stehende Dreiviertelbluttiere, wie folgende Kreuzung zwischen einem Halbblutweibchen und einem langohrigen Männchen beweist:

P		♀ 152 mm × ♂ 210 mm			
F_1	♀ 170 mm +	♂ 170 mm +	♂ 180 mm +	♂ 183 mm +	♂ 184 mm
			[181 mm]		

Es zeigt sich also, daß die Ohrenlänge sich konstant intermediär vererbt. Dieser Fall hat nun eine besondere Bedeutung dadurch erlangt,

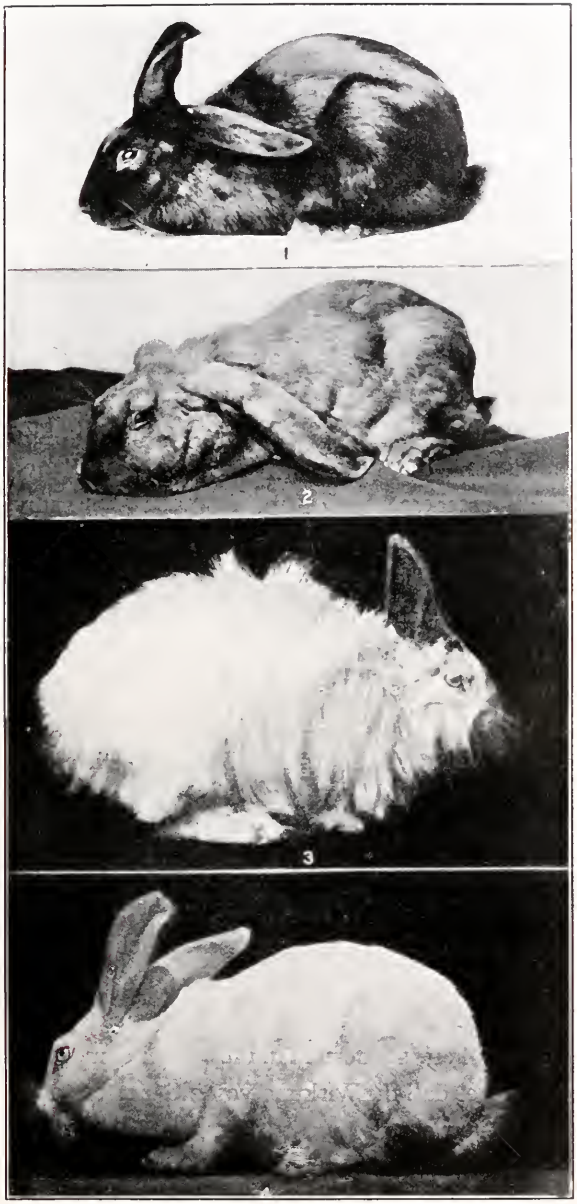


Fig. 96.
2 und 3 die Bastardeltern, langohriges Weibchen und kurzohriges Angoramännchen. 1 F_1 Bastard mit intermediärer Ohrenlänge, 4 F_2 Bastard desgl. Nach Castle.

daß Lang an ihm demonstrieren konnte, wie schwierig es jetzt ist, einen wirklichen Beweis für intermediäre konstante Vererbung zu erbringen. Und damit kommen wir an den wichtigsten Punkt, an dem die Frage der konstanten Bastardformen jetzt angelangt ist. Es läßt sich nämlich zeigen, daß die Resultate ebenso auf Grund mendelistischer Erwägungen erklärt werden können, und zwar wird die Erklärung durch die früher besprochenen Entdeckungen Nilsson-Ehles ermöglicht.

Wie wir uns nun erinnern, bestand deren Hauptresultat darin, daß ein und dieselbe Eigenschaft von 2 oder 3 Faktoren bewirkt werden kann, die selbständig mendeln, von denen aber jeder allein für sich die Eigenschaft auch hervorrufen kann. Bei zwei Faktoren konnten so unter 16 Nachkommen 15 phänotypisch gleich sein, bei 3 Faktoren unter 64 nicht weniger als 63. Hätten wir gar 6 Eigenschaftspaare, so enthielte unser Kombinationsschema 4096 Rubriken, und 4095 Individuen wären unter diesen phänotypisch gleich. In einem solchen Fall würde also, da doch nur selten, bei Tieren wohl nie, so viele Nachkommen gezüchtet werden können, die Nachkommenschaft den Eindruck erwecken, daß sie konstant züchte. In diesem Fall lag nun reine Dominanz vor; wie ist es aber, wenn der Bastard sich intermediär verhält, was, wie wir wissen, für so viele Mendelfälle zutrifft? Um das verstehen zu können, müssen wir zuerst ein anderes Resultat Nilsson-Ehles kennen lernen, das wir bisher nicht berücksichtigten. Wir nahmen an, daß die phänotypisch gleichen Individuen in F_2, also $^{63}/_{64}$ bei drei Allelomorphen völlig gleich seien. Es zeigte sich nun aber, daß das insofern nicht der Fall sein muß, als bei der durch 3 Komponenten bedingten Rotfärbung der Weizenkörner die Farbe in F_2 doch zwischen hellerem und dunklerem Rot variierte. In diesem Fall könnte also wohl das Verhältnis der drei Allelomorphe nicht das sein, daß jedes Gen für sich das gleiche hervorruft wie ihre Gesamtheit, sondern man müßte annehmen, daß zwar jedes Gen rot bedingt, aber daß die Wirkung von 2 Genen ein doppeltes Rot ergibt, die von 3 Genen ein dreifaches, kurz, daß die einzelnen Faktoren in der Kombination ihre Wirkung addieren. Derartiges wundert uns nicht mehr, da es uns schon öfters begegnete, z. B. beim Verhältnis von Homo- und Heterozygoten. Ist das aber der Fall, dann können wir ja berechnen, wie oft die verschiedenen Abstufungen des Rot vorkommen müssen,

indem wir im Kombinationsschema auszählen, wie oft in den Kombinationen 1 Rotfaktor, 2 Rotfaktoren usw. vorkommen. Wenn wir das nun ausführen, so soll in folgendem Schema angenommen sein, daß das Rot von den 3 Faktoren A, B, C bedingt wird, und in jeder Rubrik ist durch eine Zahl angemerkt, wie oft ein Rotfaktor vertreten ist.

A B C *A B C* 6	*A B c* *A B C* 5	*A b C* *A B C* 5	*a B C* *A B C* 5	*A b c* *A B C* 4	*a B c* *A B C* 4	*a b C* *A B C* 4	*a b c* *A B C* 3
A B C *A B c* 5	*A B c* *A B c* 4	*A b C* *A B c* 4	*a B C* *A B c* 4	*A b c* *A B c* 3	*a B c* *A B c* 3	*a b C* *A B c* 3	*a b c* *A B c* 2
A B C *A b C* 5	*A B c* *A b C* 4	*A b C* *A b C* 4	*a B C* *A b C* 4	*A b c* *A b C* 3	*a B c* *A b C* 3	*a b C* *A b C* 3	*a b c* *A b C* 2
A B C *a B C* 5	*A B c* *a B C* 4	*A b C* *a B C* 4	*a B C* *a B C* 4	*A b c* *a B C* 3	*a B c* *a B C* 3	*a b C* *a B C* 3	*a b c* *a B C* 2
A B C *A b c* 4	*A B c* *A b c* 3	*A b C* *A b c* 3	*a B C* *A b c* 3	*A b c* *A b c* 2	*a B c* *A b c* 2	*a b C* *A b c* 2	*a b c* *A b c* 1
A B C *a B c* 4	*A B c* *a B c* 3	*A b C* *a B c* 3	*a B C* *a B c* 3	*A b c* *a B c* 2	*a B c* *a B c* 2	*a b C* *a B c* 2	*a b c* *a B c* 1
A B C *a b C* 4	*A B c* *a b C* 3	*A b C* *a b C* 3	*a B C* *a b C* 3	*A b c* *a b C* 2	*a B c* *a b C* 2	*a b C* *a b C* 2	*a b c* *a b C* 1
A B C *a b c* 3	*A B c* *a b c* 2	*A b C* *a b c* 2	*a B C* *a b c* 2	*A b c* *a b c* 1	*a B c* *a b c* 1	*a b C* *a b c* 1	*a b c* *a b c* 0

Es kommen somit vor:

6	Rotfaktoren	1 mal
5	„	6 mal
4	„	15 mal
3	„	20 mal

2	Rotfaktoren	15 mal
1	„	6 mal
0	„	1 mal

Das bedeutet aber etwas sehr Wichtiges. Die reinen Eigenschaften der beiden Eltern werden sich nur in je 1 Individuum finden. Innerhalb der 63 roten Formen werden am häufigsten die Mittelroten (3 Rotfaktoren) sein, am seltensten die ganz dunkel- oder hellroten (6 bzw. 1 Faktor). Mit anderen Worten: Das Rot in F_2 tritt in stufenweisen Übergängen auf, die in der Zahl, in der sie vorkommen, genau die gleiche symmetrische Verteilung zeigen, wie die Glieder der fluktuierenden Variabilität einer einheitlichen Eigenschaft. Würden aber nur wenig Nachkommen gezogen, so ist es klar, daß am ehesten die mittleren gefunden würden, somit eine völlig einheitliche mittelrote Nachkommenschaft entstände. In diesem Fall nun handelte es sich um die Verhältnisse bei Dominanz. Wenn ein intermediäres Verhalten der Eigenschaftspaare vorliegt, so erleidet das Bild insofern eine Verschiebung, als jeder der Kombinationen noch ein entsprechendes Quantum der anderen Eigenschaft, in diesem Fall wäre es weiß, zugemischt wäre. Im großen ganzen würde dadurch nur ein einziger Unterschied hervorgerufen, nämlich der, daß das gesamte Schwanken der Typen nicht um mittelrot, sondern um hellrot stattfände.

Wenden wir das Prinzip nun im Anschluß an Lang auf die Ohrenlänge der Kaninchen an, so können wir annehmen, daß lange Ohren durch 3 Gene bedingt seien. Angenommen Ohren von 100 mm seien kurze, so macht ein Langohrengen sie um 40 mm länger, 3 Gene um 120 mm, also zu 220 mm. Werden 220 mm-Kaninchen mit 100 mm-Tieren gekreuzt und F_1 ist intermediär, so zeigt es 160 mm-Ohren. In F_2 tritt nun die Spaltung so ein, daß sich die Phänotypen genau so verteilen müssen, wie es oben für die Wirkung der 3 Rotfaktoren abgeleitet wurde. Da aber intermediäre Vererbung vorliegt, so verteilen sich die Phänotypen nicht auf der dominanten Seite, sondern über die ganze Reihe hin, und da die 40 mm Wirkung eines jeden Langohrenfaktors, da wo er heterozygot erscheint, halbiert wird, erhält man die auftretenden Größen, wenn man die Zahl der im Kombinationsschema anwesenden Halbfaktoren (große Buchstaben) mit 20 multipliziert zur Länge des Kurzohrs

(100 mm) addiert: Denn die Form $ABCc = 100 + \left(40 + 40 + \frac{40}{2}\right) = 200$ ist dort geschrieben $AABBCc = 100 + (5 . 20) = 200$. Unter diesen Voraussetzungen erhielten wir in F_2 die Phänotypenverteilung:

220 mm	1	Individuum
200 „	6	„
180 „	15	„
160 „	20	„
140 „	15	„
120 „	6	„
100 „	1	„

Bei Kreuzung des Kurz- und Langohrenkaninchens brauchte unter 20 Nachkommen nur die Mittelklasse vertreten zu sein: so entsteht der Eindruck der Konstanz der intermediären 160 mm-Bastarde in F_2. Erst unter 64 Nachkommen ist ja ein den Eltern gleiches zu erwarten. Je größer nun die Zahl der Merkmalspaare ist, um so größer wird natürlich die Mittelklasse. Für 12 Merkmalspaare berechnet sich so die Zahl der Individuen mit Ohren zwischen 140 und 180 mm auf etwa 15 Mill. unter 17 Millionen (was nach den in der 11. Vorlesung gegebenen Zahlenableitungen ja leicht zu berechnen ist), und unter diesen ist nur je ein reines Exemplar vom Charakter der Eltern. Wenn also in der Tat die Ohrenlänge von mehreren Merkmalspaaren bedingt ist, so brauchen es nur sehr wenige Faktoren zu sein, um bereits eine konstant-intermediäre Vererbung mit einer Variabilität um das Mittel vorzutäuschen.

Wenn die Supposition richtig ist, so kann sie bei Tieren, die nicht durch Selbstbefruchtung vermehrt werden können, wobei sich ihre genotypische Zusammensetzung leicht zeigen würde, nur so erwiesen werden, daß ausnahmsweise unter den scheinbar rein intermediär züchtenden Bastarden auch Exemplare vorkommen, die sich ganz oder teilweise dem Elterntypus nähern. Die Wahrscheinlichkeit, sie zu finden, wächst noch, wenn aus den extremen Typen von F_2 F_3 gezüchtet wird. Oder aber es lassen sich erblich konstante Formen isolieren, die mehr patro- oder matroklin sind, entsprechend den Größenklassen, die die Merkmale bedingen, in unserem Beispiel also 100, 140, 180, 220 mm. Denn wir wissen ja, daß bei 3 Eigenschaften 8 homozygote Typen exi-

stieren, die im Kombinationsschema sich immer in der Diagonale links oben — rechts unten finden und von denen bei intermediärer Vererbung, wie das Kombinationsschema zeigt, 2 × 3 identisch aussehen. Und wenn solche isoliert würden, müßten sie rein weiterzüchten. Bei pflanzlichen Objekten mit Selbstbefruchtung ist es allerdings ein Leichtes, diese Homozygoten zu isolieren. Bei Tieren dürfte es aber nicht leicht vorkommen, daß bei den begrenzten Zahlen der Zuchten zufällig zwei Homozygoten zusammenkommen, von denen bei Annahme von nur 10 Eigenschaften bereits nur etwa $^1/_{1000}$ der Gesamtindividuenzahl existieren. Lang weist nun darauf hin, daß es in der Tat bei Castle Angaben gibt, die darauf hindeuten, daß gelegentlich Individuen mit stark goneokliner Ohrenlänge auftreten. Die Möglichkeit ist also nicht von der Hand zu weisen, daß dieser und dann auch andere ähnliche Fälle, nach Nilsson-Ehles Prinzip als Fälle Mendelscher Vererbung zu erklären sind.

Durch neuere Untersuchungen ist nun diese Möglichkeit der Erklärung scheinbar konstanter Bastarde durch die Hypothese der Polymerie, wie Lang die vorgeführte Interpretation bezeichnet, noch beträchtlich wahrscheinlicher geworden. Zunächst seien die Untersuchungen von East, der wohl überhaupt zuerst die Polymeriehypothese aussprach, über quantitative Merkmale beim Mais genannt. Werden solche Merkmale betrachtet, so ist es klar, daß die fluktuierende Variabilität zu berücksichtigen ist. Es müssen also die Variationskurven des betreffenden Merkmals für Bastardeltern, F_1 und F_2 verglichen werden. Für F_1 ist dann in der Regel eine intermediäre Kurve zu erwarten. Wie steht es aber mit F_2? Nach den Ausführungen der vorhergehenden Seiten kann eine polymere Spaltung in F_2 eine einer Variationsreihe höchst ähnliche Phänotypenverteilung ergeben. Handelt es sich nun um ein fluktuierendes quantitatives Merkmal, so hat jeder dieser Phänotypen z. B. der 7 oben aufgezählten, seine eigene kleine Variationskurve, die, wenn die Typen nahe beisammen liegen, mit der des benachbarten Typus transgredierend ist. Die Gesamtheit dieser Einzelkurven ergibt aber dann wieder eine scheinbar einheitliche Phänotypenkurve für die ganze F_2-Generation. Diese Kurve muß aber eine viel höhere Variationsbreite haben als die F_1-Kurve und bei genügend großen Zahlen bis zu den Extremen der Elternkurven reichen. Und das ist in der Tat im großen ganzen der Fall. Fig. 97, S. 258—59, gibt einen

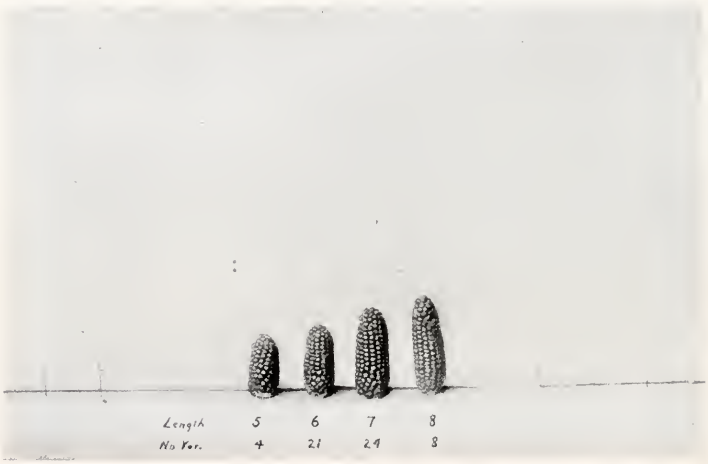
solchen Versuch von East wieder. Das betrachtete quantitative Merkmal ist die Länge des Maiskolbens. Seite 258, *a*, *b* finden sich die beiden Elterntypen mit langen und kurzen Kolben in ihren Variationsreihen dargestellt und unter jedem Typus steht seine Längenklasse und die Zahl der Varianten. Fig. *c*, S. 259 zeigt die intermediäre F_1-Generation und die viel stärker variable F_2, die hier auch nahezu die Elternextreme erreicht. Als Gegenstück dazu sei in Fig. 98, S. 260 ein ähnlicher Fall nur in seinen Variationskurven dargestellt, nämlich das Verhalten der Länge des Blumenblattes bei Kreuzung von gewöhnlichem Lein mit *Linum angustifolium* nach Tine Tammes. Auch hier zeigt ein Blick auf die Kurven das gleiche Verhalten der Variationsbreite bei einem Vergleich zwischen P, F_1 und F_2.

Im höchsten Maß bemerkenswert erscheint, daß diese Interpretation nun auch einen Fall klärt, der bisher die Hochburg der konstanten Bastardvererbung darstellte, den Fall des Mulatten. Bateson bezeichnet dieses Kreuzungsprodukt zwischen Neger und Weißen direkt als den einzigen sicheren Fall einer solchen Vererbung. Die genaue Untersuchung der Hautfarbe der Nachkommenschaft von Mulattenpaaren durch G. und C. Davenport, wobei die Farbanteile, aus denen sich der Hautton zusammensetzt, mittels des Farbkreisels exakt bestimmt wurden, zeigt aber, daß sie eine ganze Variationsreihe von hell zu dunkel in verschiedenem Gemisch bildeten. So hatten 7 Kinder eines solchen Paares folgendes Verhältnis von Schwarz zu Weiß in ihrer Hautfarbe, bestimmt nach der Skala des Farbenkreisels:

Schwarz	6	23	25	31	32	33	46
Weiß	60	25	25	24	17	33	7

Bei einem Neger ist das Verhältnis $\frac{75}{2}$, bei einem Weißen $\frac{8}{33}$. Da nun außerdem in der Nachkommenschaft von Mulatten ganz weiße wie fast ganz schwarze Individuen auftreten können, so kann es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, daß auch dieser Fall sich in genau der gleichen Weise wird erklären lassen, wie der der Kaninchenohrenlänge, wie das auch Davenports annehmen und Lang genau durchgeführt hat. Wenn es bei der Unmöglichkeit des Experiments wohl auch kaum möglich sein wird, aus noch so reichen Statistiken die Zahl der dabei mitspielenden

a



b

Fig. 97.
Vererbung der Kolbenlänge beim Mais. *a* und *b* Variationsreihen der beiden Eltern (P-Generation).

Faktoren festzustellen, so genügt doch schon die Übereinstimmung mit Nilsson-Ehles roten Weizenkörnern im Verhalten von F_2, um jene Erklärung als im höchsten Maß wahrscheinlich erscheinen zu lassen.

Wenn sich die Fälle der scheinbar konstanten intermediären Vererbung nun mittels des Nilsson-Ehleschen Prinzips als echte Mendel-

c

d

Fig. 97.
c Variationsreihe von F_1, *d* desgl. von F_2. Nach East.

fälle enthüllen sollten, was, wie gesagt, jetzt sehr wahrscheinlich erscheint — und dem Erklärungswert dieses Prinzips gegenüber muß in der Tat alles oben für die konstante Vererbung angeführte Material

zurücktreten — so bleibt wohl nur eine Möglichkeit übrig, eine nicht spaltende Vererbung einwandfrei nachzuweisen. Sie wäre bewiesen, wenn es gelänge, intermediäre oder alternative spaltende Bastarde experimentell zu zwingen, das Spalten aufzugeben und alternativ- bzw. intermediär-konstant zu bleiben. So sehr diese Möglichkeit vielen Mendelschen Anschauungen widerstreitet, so kann man sie doch nicht ohne weiteres von der Hand weisen. Aber gerade in diesem Punkt stehen wir erst am bescheidensten Anfang der Forschung. Es sind eigentlich

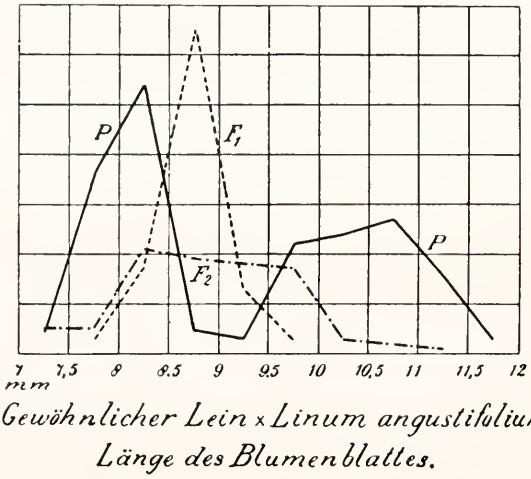


Fig. 98.

Variationspolygone der Blumenblattlänge in P, F_1, F_2 bei Kreuzung zweier Leinformen. Nach Tine Tammes.

nur Towers Studien zu nennen, von denen wir ja schon früher hörten. Denn ihm gelang es experimentell, konstante Bastarde bei Formen zu erzeugen, die sonst typisch mendelndes Verhalten zeigen, und zwar waren dies keine intermediären, sondern alternative Bastarde. So ergibt die Kreuzung zwischen einem ♀ von Leptinotarsa undecimlineata mit dem ♂ L. signaticollis unter bestimmten Bedingungen in F_1 intermediäre Bastarde, die in F_2 typisch im Verhältnis von 1 : 2 : 1 spalten. Wurden die gleichen Tiere bzw. identische bei größerer Wärme und Feuchtigkeit gepaart, so zeigte F_1 den rein mütterlichen

Typ, also Dominanz von undecimlineata. Dieser Typus spaltete aber nicht mehr, sondern blieb in den 6 gezüchteten Generationen konstant. Allerdings fehlt abgesehen von näheren Angaben auch hier noch der Nachweis, daß es sich nicht um induzierte Parthenogenese handelt.

Diese Versuche stehen ja erst im ersten Anfang, doch deuten sie vielleicht darauf hin, daß wirklich aus einer spaltenden eine konstante Vererbung hervorgehen kann. Das bedeutete aber mit anderen Worten, daß der heterozygote Zustand bei der Gametenbildung unter Umständen in einen homozygoten übergehen kann: der Bastard Aa, der bisher Gameten A und Gameten a bildete, produziert jetzt nur noch Gameten $Aa = B$. Wenn dies möglich sein sollte, und es liegt kein Grund vor, die Möglichkeit zu verneinen, so wirft es auch Licht auf mancherlei weitere Fragen. Wir werden darauf in der nächsten Vorlesung zurückkommen.

Dreizehnte Vorlesung.

Polymerie und verschiedene Potenz der Erbfaktoren. Natürliche Variation durch Bastardkombination. Neukonstruktion durch Faktoreninterferenz. Unfruchtbarkeit und Luxurieren der Bastarde. Bastardkonstruktion und gekoppelte Faktoren. Mendelismus und Tierzucht.

In Anbetracht der kurzen Spanne Zeit, die die mendelistische Erforschung des Vererbungsproblems im Gange ist, können wir auf ihre Resultate wohl mit Recht stolz sein. Andererseits wird sich aber niemand wundern, daß es noch eine ganze Reihe bisher ungelöster Fragen gibt, wie auch mancherlei Gedankengänge, auf deren weiteren Ausbau in der Zukunft man gespannt sein darf. Gerade die Theorie der Polymerie hatte uns bereits an einen solchen Punkt geführt, und an sie lassen sich nun leicht noch andere Punkte anschließen, in denen wir noch nicht völlig klar sehen. Diese im Verein mit einigen Ergänzungen zum Gesamtbild des Mendelismus sollen den Inhalt dieser Vorlesung bilden.

Die Untersuchungen über eine Reihe mendelnder Eigenschaften haben uns auch mit solchen bekannt gemacht, die, obwohl sie sich als Ganzes zu ihren Allelomorphen wie eine Einheitseigenschaft verhalten, doch in sich selbst nicht einheitlich sind. Das bekannteste Beispiel dafür ist die Scheckzeichnung der Nagetiere. Wir haben schon gehört, daß sie bei Mäusen auf einem dominanten oder rezessiven Scheckungsfaktor beruht, der gegen die Ganzfarbigkeit mendelt. Die Scheckung selbst kann nun aber graduell außerordentlich verschieden sein und schwanken zwischen nahezu ganzfarbigen Tieren mit kaum weiß durch alle Übergänge hindurch bis zu nahezu weißen mit kaum Farbe. Für die Ratten und ihren etwas eigenartigen Scheckungstypus mit dem

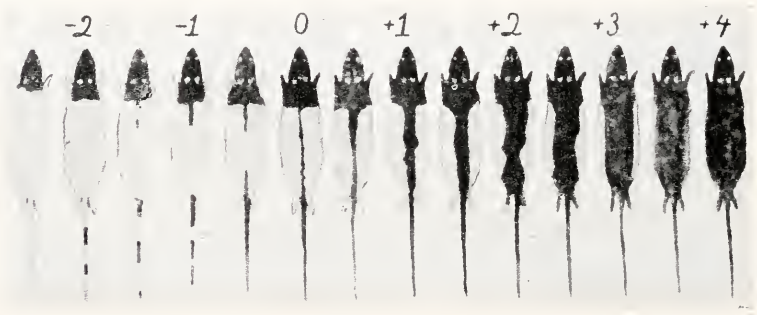


Fig. 99.
Schematische Darstellung der verschiedenartigen Scheckung bei Ratten. Nach Castle.

schwarzen Rückenstreifen (Fahne) ist dies schematisch in Fig. 99 wiedergegeben und einige Typen zeigt auch die Photographie Fig. 100. Analoge Fälle sind die durch eingestreute weiße Haare hervorgerufene Silberfarbe gewisser Kaninchen, bei denen dann das Maß der Silberung schwankt, die überzählige Zehe bei Meerschweinchen, die von einem bescheidenen Stummel an einer Extremität bis zu voller Ausbildung an allen variiert oder ein ganz ähnliches Verhalten überschüssiger Zehen bei Hühnern. Besonders Castle hat diesen Erscheinungen seine Aufmerksamkeit gewidmet. Er stellte dabei fest, daß diese Eigenschaften sich durch fortgesetzte Selektion der extremen Plus- oder Minusabweicher weit über das Maß der Ausgangstiere hinaus steigern lassen. Es ließe sich vielleicht für die Erklärung dieser Fälle die Erscheinung der Polymerie

Fig. 100.
Gescheckte Ratten mit verschieden starker Ausbildung des Rückenstreifens (Fahne).
Nach Mc. Curdy und Castle.

heranziehen, wie es Cuénot und Lang für die Scheckung der Mäuse andeutungsweise versucht haben. Es könnte ja eine Serie von Schekkungsfaktoren geben, von denen jeder schematisch gedacht, ein weißes Areal bestimmter Ausdehnung hervorruft, so daß das Maß der Scheckung von der Quantität der anwesenden Teilfaktoren abhängt. Die Selektionseffekte würden dann darauf beruhen, daß Individuen mit möglichst vielen oder wenigen Faktoren ausgewählt würden, bei deren Weiterbastardierung dann die Möglichkeit weiterer steigender oder fallender Kombinationen gegeben ist. Bis jetzt ist diese Erklärung, mangels überzeugenden Beweismaterials, aber noch nicht sehr befriedigend. Castle selbst bevorzugt eine andere Erklärung, die uns nicht nur für diesen Fall, sondern prinzipiell wichtig erscheint. Er stellt sich vor, daß ein und derselbe Erbcharakter verschiedene Potenz haben kann, verschiedene quantitative Wirksamkeit. Wenn zwei Erbfaktoren zueinander in epistatischem Verhältnis stehen (Castle bezieht den Gedankengang auf die Dominanz, die man aber wohl nicht so betrachten sollte), so besagt das, daß der eine quantitativ stärker ist als der andere. Durch Schwankungen in der Potenz kann aber das Verhältnis ausgeglichen, ja umgedreht werden. Die verschiedenen Grade von Scheckung könnten also auf verschiedene Potenz des Scheckungsfaktors zurückgeführt werden, und wenn eine Selektion mit Erfolg stattfindet, so besagt das eine Auswahl der hochpotenzierten Faktoren. Allerdings ist auch damit der Fall noch nicht völlig geklärt. Aber der Potenzbegriff selbst sollte nicht aus dem Auge gelassen werden, schon deshalb, weil er die starren Erbfaktoren in physiologisch-labile Begriffe überzuführen geeignet ist. Denn es ist dann auch vorstellbar, daß die Potenz eines Erbfaktors durch innere wie äußere Faktoren beeinflußbar ist. Das ist aber für die praktische Zucht von großer Bedeutung. Kein Züchter wird es sich nehmen lassen, daß eine bestimmte erbliche Eigenschaft, z. B. die Neigung zu Fettansatz durch sorgfältige Zuchtwahl hochgehalten und weiter gesteigert werden kann; nach Aufhören der Selektion tritt aber sehr schnell ein Rückschlag ein. Das könnte natürlich die Auswahl geeigneter polymerer Kombinationen bedeuten, aber auch die Auswahl von Individuen mit hochpotenten Erbfaktoren. An diesem Punkte sollten neue, sorgsam ausgedachte Experimente einsetzen.

Die Erscheinung der Polymerie und die verwandten Tatsachen haben nun schon mehrfach uns wieder von einer Variabilität sprechen lassen und das führt uns auf Dinge zurück, von denen wir früher bei Besprechung der fluktuierenden Variabilität schon gehandelt haben. Schon dort erfuhren wir, daß es durch bloße Inspektion einer Variationsreihe oder Kurve unmöglich ist, zu entscheiden, ob es sich um die Kurve einer nichterblichen Modifikation in einem Biotypus handelt oder um eine Phänotypenkurve, die sich in Wirklichkeit aus zahlreichen transgredierenden Biotypenkurven aufbaut. Hier haben wir nun gesehen, wie eine Variabilität, die äußerlich einer gewöhnlichen fluktuierenden gleicht, dadurch zustande kommen kann, daß eine Reihe von Erbfaktoren in verschiedener Weise kombiniert werden. So könnte man ja die unendliche Fülle der Farbvarietäten der Mäuse in eine aufsteigende Reihe von den hellsten durch alle Übergänge hindurch bis zu dunkelsten Tieren anordnen. Oder aber die Variationsreihe kam durch die Bastardkombination einer polymer repräsentierten Eigenschaft zustande: Die Variationsreihe des Maises in F_2, die oben abgebildet wurde, könnte doch gut eine gewöhnliche Modifikationsreihe sein. Das läßt uns nun von neuem alle Fälle ausgesprochener Variabilität, die in Abstammungsfragen eine Rolle spielen, mit kritischen Augen betrachten. Und da ist das überraschende Resultat, daß je tiefer wir in den Gegenstand eindringen, um so mehr es sich zeigt, daß vielgestaltige Tier- oder Pflanzenformen aus Natur oder Kultur nur auf die Bastardkombinationen einer oft recht geringen Zahl von Erbfaktoren zurückzuführen sind. Je größer der Polymorphismus, um so größer auch die Zahl der kombinierten Faktoren. Aus der Fülle der im Tier- und Pflanzenreich schon vorliegenden Beispiele nur eines: Wir haben uns bereits mit der Mendelschen Vererbung der Zeichnung der Gehäuse von Gartenschnecken beschäftigt. Diese Zeichnung ist nun ganz außerordentlich variabel, indem alle Übergänge von einfach gelben bis zu fünfbändrigen vorkommen, was mit den verschiedenen möglichen Bänderkombinationen allein 89 Variationen ergibt. Diese können sich dann noch mit mehreren verschiedenen Grundfarben der Schale kombinieren, die Bänder können als Tüpfelbänder erscheinen, kurz es gibt eine unendliche Mannigfaltigkeit. Eine solche Variationsreihe in Form eines Kreises, der mit einer ganz hellen Form beginnt und einer durch Verschmelzung

der Bänder ganz dunkeln aufhört, ist in nebenstehender Fig. 101 wiedergegeben. Lang hat es nun wahrscheinlich gemacht, daß diese ganze Variabilität auf der Bastardkombination einer Reihe von mendelnden Merkmalen beruht. Ein analoges Beispiel aus dem Tierreich ist in Fig. 102 abgebildet. Auch diese noch durch viele Zwischentypen zu ergänzende Variationsreihe kommt durch eine derartige Kombination von ganz wenigen Faktoren zustande (Goldschmidt).

Fig. 101.
Variationsreihe der Schalenzeichnung von Helix hortensis in Kreisform, die Übergänge zwischen weißer nnd schwarzer Schale zeigend. Die beigesetzten Zahlen stellen symbolische Bezeichnungen der einzelnen Typen dar. Nach Lang.

Diese Tatsachen sind natürlich in der verschiedensten Richtung beachtenswert. Wenn etwa Einzelexemplare einer solchen Reihe auf ihre Erblichkeit untersucht werden, so kann es sich zeigen, daß ihr Charakter rein vererbt wird. In einem anderen Falle ergibt es sich aber, daß sich in ihrer Nachkommenschaft wieder eine außerordentliche Variabilität findet. Man kann dann versucht sein zu sagen, daß ein und dieselbe Eigenschaft als erbliche Eigenschaft wie als nichterbliche Modifikation auftreten kann, und man könnte daraus weitgehende Schlüsse auf das

Fig. 102.
Zehn eine Reihe bildende Variationstypen der Gesamtart Lymantria monacha.

gegenseitige Verhältnis dieser Zustände ziehen. Ich selbst habe diesen Fehler in der ersten Auflage dieses Buches begangen. Im Lichte der obigen Erörterungen ist es aber klar, daß der Unterschied in den beiden Fällen der war, daß einmal Homozygote genommen wurden, die also nicht weiter spalteten, im anderen Falle mehr oder minder komplizierte Heterozygote, die weiterhin spalten mußten. Auch dies mahnt wieder zur Vorsicht bei Schlußfolgerungen aus Material, dessen genotypische Einheitlichkeit nicht völlig sichergestellt ist.

So erscheint nun all das biologische Material, das in Artbildungsfragen eine Rolle spielt, die „Variabilität" der Kulturtiere und Pflanzen, die Variabilität vielgestaltiger Naturformen unter einem ganz anderen Gesichtswinkel: dem der komplizierten Bastardkombination. Allerdings bringt diese nichts Neues hervor, sondern nur neue Zusammenstellungen, die nur unter Umständen den Eindruck von wirklich Neuem erwecken können; man denke an die quergebänderte Helix Langs. Aber es scheint, daß man jetzt sogar noch einen Schritt weiter gehen kann.

Erinnern wir uns an den Fall der Hühnerkämme. Rosenkamm × Erbsenkamm gab Walnußkamm, der ja auch homozygot rein gezüchtet werden konnte. Zwei durch Bastardierung zusammengebrachte positive Faktoren ergaben durch ihr Zusammenwirken eine Neukonstruktion. Stehen sich nun zwei Formen im System so fern, daß man ihre Differenz als Artdifferenz bezeichnen könnte, so werden sich bei Kreuzung viele Charaktere als einfache mendelnde Merkmalspaare verhalten und somit die Möglichkeit von unendlichen Neukombinationen ergeben. Andere Merkmale aber könnten derart sein, daß sie in beiden Formen durch einander entsprechende, aber nicht identische positive Faktoren bedingt sind, die, wenn sie bei Bastardierung zusammenkommen, miteinander interferieren und dadurch eine gänzlich neue Wirkung hervorrufen, eine Neukonstruktion durch Faktoreninterferenz. Nehmen wir ein Beispiel. Bei zahlreichen gezüchteten Tierformen kommt ein sogenanntes Seidenhaar vor, das gegen das normale Haar mendelt. Die nächstliegende und wohl auch verbreitetste Auffassung ist die, daß dieser Haartypus als Mutation plötzlich entstanden ist. Bei seinen Hasen-Kaninchenkreuzungen fand Gayot (1872) in der F_2-Generation solches Seidenhaar

auftreten und ein kürzlich beschriebener derartiger Bastard zeigte es ebenfalls (Rörig). Es waren da also wohl 2 (oder mehrere) interferierende Faktoren so zusammengetroffen, daß sie die Neukonstruktion be-

Fig. 103. Burchells Zebra nach Ewart.

dingten. Es ist dabei sehr gut möglich, daß diese neue Eigenschaft sich nachher nicht als durch mehrere Faktoren bedingt erweist, sondern durch nur einen, da es ja durchaus denkbar ist, daß in einem solchen

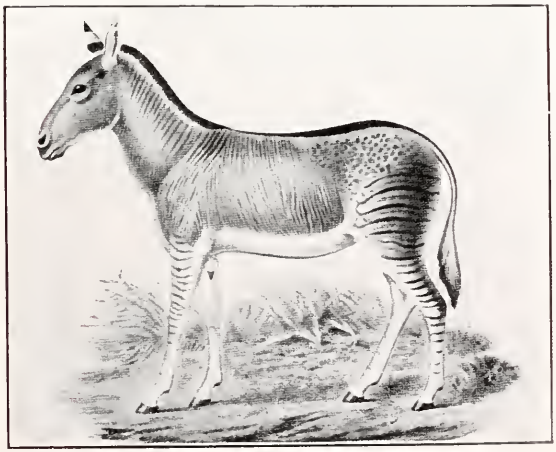


Fig. 104. Burchellzebra — Halbeselbastard nach Ewart.

gegenseitige Verhältnis dieser Zustände ziehen. Ich selbst habe diesen Fehler in der ersten Auflage dieses Buches begangen. Im Lichte der obigen Erörterungen ist es aber klar, daß der Unterschied in den beiden Fällen der war, daß einmal Homozygote genommen wurden, die also nicht weiter spalteten, im anderen Falle mehr oder minder komplizierte Heterozygote, die weiterhin spalten mußten. Auch dies mahnt wieder zur Vorsicht bei Schlußfolgerungen aus Material, dessen genotypische Einheitlichkeit nicht völlig sichergestellt ist.

So erscheint nun all das biologische Material, das in Artbildungsfragen eine Rolle spielt, die „Variabilität" der Kulturtiere und Pflanzen, die Variabilität vielgestaltiger Naturformen unter einem ganz anderen Gesichtswinkel: dem der komplizierten Bastardkombination. [illegible] dings bringt diese nichts Neues hervor, sondern nur neue [illegible] stellungen, die nur unter Umständen den Eindruck [illegible] Neuem erwecken können; man denke an die [illegible] Langs. Aber es scheint, daß man jetzt [illegible] gehen kann.

Erinnern wir uns an den F[illegible] R[illegible] Erbsenkamm gab Walnußka[illegible] [illegible]got werden konnte. Zwei dur[illegible] [illegible]eng[illegible] Faktoren ergaben durch [illegible] in[illegible] Stehen sich nun zwei Form[illegible] als Artdifferenz bezeichn[illegible] Charaktere als einfache [illegible] die Möglichkeit von une[illegible] Merkmale aber könnten [illegible] einander entsprechende, a[illegible] sind, die, wenn sie bei [illegible] interferieren und dadurch [illegible] Neukonstruktion dur[illegible] Beispiel. Bei zahlreichen [illegible] Seidenhaar vor, das gegen [illegible] und wohl auch verbreitet [illegible] als Mutation plötzlich ent[illegible] zungen fand Gayot (18[illegible]

auftreten und ein kürzlich beschriebener derartiger Bastard zeigte
ebenfalls (Rörig). Es waren da also wohl 2 (oder mehrere) inter
rende Faktoren so zusammengetroffen daß sie die Neukonstrukti

n
tig
der
ärden
arkeit
züchten
htbarkeit
steigender
achkommen
n Schmetter-
och weiter ent-
klung nicht mehr
ts des bekannten
edener Tierformen
beide Erscheinungen

auch bei Varietätskreu-
Erscheinung zugrunde
stardformen existenzfähig
homozygote Kombina-
not zuerst fand, nur in
gepaart, so müßten ja
$^1/_1$ nichtgelbe entstehen.
lben im Verhältnis von
Versuchen 1511 : 767).
g. Mit dem Gelbfaktor
llich ist. Ein ganz ana-
den. Die gelbblättrige
heterozygot in bezug auf
fortgepflanzt entstanden
$^2/_3$ homozygote grüne.
nd zwar, wie sich zeigte,

doppelte Größe gewöhnlicher Walnußbäume erreicht. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Annahme von East, daß die guten Kartoffelsorten auch luxurierenden Bastarden entstammen, da sie in vielen Charakteren sich als heterozygot erweisen, was, da sie ja nur ungeschlechtlich fortgepflanzt werden, von jeher der Fall sein muß. Aus dem Tierreich sei auf die außerordentliche Leistungsfähigkeit der Maultiere verwiesen oder auf einen von Kammerer gezüchteten Acerina-Perca-Bastard, der sich als viel schnellwüchsiger und zählebiger erwies als seine Eltern.

Ich selbst habe bei meinen Entenzuchten beobachtet, daß bei einer bestimmten Kreuzung (Wildente × Pekingente) die als solche nicht sehr kräftigen Bastarde eine ganz ungeheuer gesteigerte Fruchtbarkeit, fast die doppelte wie die besten Legerassen, besaßen. In jüngster Zeit hat nun Pearl, wie wir später erfahren werden, gezeigt, daß die mehr oder minder große Fruchtbarkeit von Hühnerrassen auf dem Zusammenwirken von zwei charakteristischen Erbfaktoren beruht. Der Gedanke liegt nahe, daß auch dieses Luxurieren nichts ist, als die Additionswirkung zweier derartiger interferierender Faktoren.

Und ganz ähnliches gilt wohl für den zweiten Punkt, die häufige Unfruchtbarkeit von Bastarden. Während meist Bastarde zwischen nahestehenden Rassen, Varietäten, Elementararten unbegrenzt fruchtbar sind, nimmt die Fruchtbarkeit mit der Entfernung im System rapid ab. Schon von Artbastarden gilt die Tatsache, daß sie in überwiegender Zahl unfruchtbar sind. Und zwar lassen sich dabei alle Übergänge von völliger Unfruchtbarkeit über geminderte Fruchtbarkeit zu normaler Fruchtbarkeit feststellen. Bei völlig unfruchtbaren Artbastarden zeigt sich allerdings bisweilen, daß nur die männlichen Tiere gänzlich unfruchtbar sind, die weiblichen aber regelmäßig oder nur gelegentlich befruchtungsfähige Eier bilden, aber auch das umgekehrte, so daß eine Anpaarung mit den Elternformen möglich ist. Über die Ursache der Unfruchtbarkeit ist so gut wie nichts bekannt. Man hat versucht, sie auf zelluläre Ursachen zurückzuführen, ohne daß dies trotz zahlreicher Einzelbefunde mit einiger Zuverlässigkeit gelungen wäre. Denn es zeigte sich, daß entweder überhaupt keine Geschlechtszellen gebildet werden oder daß sie sich ganz normal entwickeln und trotzdem im letzten Moment zugrunde gehen. Während man so die verschiedenen Stufen des Verhaltens der

Geschlechtselemente steriler Bastarde vor allem durch die Untersuchungen von Poll an Tieren und Tischler an Pflanzen sehr gut kennt, weiß man nichts Positives über die Ursachen des betreffenden Verhaltens. Für die Frage der Artbildung aus konstant züchtenden Bastarden ist dieser Punkt natürlich von besonderer Wichtigkeit; wie vorsichtig man da aber mit negativen Schlüssen sein muß, geht aus der Tatsache hervor, daß Wettstein bei sterilen Sempervivumbastarden fand, daß bei Erzeugung neuer Blüten plötzlich die Fruchtbarkeit wieder auf 50% anstieg, so daß er eine konstante Bastardrasse züchten konnte. Vielleicht ist die physiologische Ursache der Unfruchtbarkeit in den gleichen Faktoren zu suchen, die es bedingen, daß mit steigender Entfernung der Bastardeltern im System auch die Bastardnachkommen immer mehr lebensunfähig werden. Gattungsbastarde von Schmetterlingen sterben vielfach schon auf dem Raupenstadium, noch weiter entfernte Bastarde vermögen bereits die Embryonalentwicklung nicht mehr zu vollenden oder sogar nur zu beginnen. Angesichts des bekannten biochemischen Verhaltens der Körpersäfte verschiedener Tierformen (Präzipitation) dürften die letzten Ursachen für beide Erscheinungen wohl auf biochemischem Gebiet zu suchen sein.

Es ist übrigens von großem Interesse, daß es auch bei Varietätskreuzungen Dinge gibt, denen sichtlich die gleiche Erscheinung zugrunde liegt, mit dem Unterschied nur, daß die Bastardformen existenzfähig sind, merkwürdigerweise aber nicht bestimmte homozygote Kombinationen. So sind gewisse gelbe Mäuse, wie Cuénot zuerst fand, nur in heterozygotem Zustand lebensfähig. Werden sie gepaart, so müßten ja $^1/_4$ homozygot gelbe, $^2/_4$ heterozygotgelbe und $^1/_4$ nichtgelbe entstehen. Statt dessen gibt es aber immer gelbe zu nichtgelben im Verhältnis von 2 : 1 (in Cuénots, Castles und Durhams Versuchen 1511 : 767). Die homozygoten gelben sind also existenzunfähig. Mit dem Gelbfaktor muß etwas verbunden sein, was in zwei Dosen tödlich ist. Ein ganz analoges Beispiel hat Baur im Pflanzenreich gefunden. Die gelbblättrige (aurea)-Sippe von Antirrhinum majus ist stets heterozygot in bezug auf grün mit Dominanz von gelb. Mit ihresgleichen fortgepflanzt entstanden $^1/_3$ wieder heterozygote aurea-Formen und $^2/_3$ homozygote grüne. Homozygote gelbe werden aber nie gebildet, und zwar, wie sich zeigte,

bloß deshalb, weil sie nicht lebensfähig sind und schon als Keime absterben. Diese Versuche sind übrigens auch in anderer Richtung lehrreich, indem sie zeigen, daß auch den theoretisch möglichen Faktorenkombinationen unter Umständen eine physiologische Grenze gesteckt ist.

Kehren wir nach dieser kleinen Abschweifung wieder zur Unfruchtbarkeit der Bastarde zurück.

Vom nicht-physiologischen, rohmechanischen Standpunkt aus betrachtet dürfte aber auch dieser Fall sich auf dem Wege der interferierenden Bastardkonstruktion erklären lassen. Eine Reihe von neueren botanischen Untersuchungen z. B. von Baur für Bastarde der *Antirrhinum*spezies und von Rosen für die der *Erophila verna*-Kleinarten haben ergeben, daß wenn in F_1 die Fruchtbarkeit nur so vermindert war, daß gerade noch Nachkommenschaft erhalten werden konnte, ein Teil der F_2-Individuen wieder vollständig fruchtbar ist: das können nur die sein, bei denen bei der Neukombination die interferierenden Faktoren nicht mehr zusammenkamen.

Schließlich gehört in diesen Zusammenhang noch eine Erscheinung, die bisher noch nicht genügend geklärt ist. Erinnern wir uns an den Fall der Andalusierhühner. Dort entstanden aus der Kreuzung einer schwarzen mit einer schmutzigweißen Rasse die blauen F_1-Tiere, die immer wieder in 1 schwarzes : 2 blaue : 1 weißes spalteten. Blau war also der heterozygote Zustand. Man kann nun gewiß nicht sagen, daß dies ohne weiteres verständlich ist. Denn auf Grund der Presence-Absence-Theorie haben die Bastarde einen Schwarzfaktor in heterozygotem Zustand, also in einer Portion, was doch nicht blau ist. Es muß also wohl etwas wie eine interferierende Konstruktion im Spiel sein. Da die Spaltung in diesem Fall mit nur einem Eigenschaftspaar verläuft, so können die interferierenden Faktoren nicht selbständig sein, sondern müssen mit dem Schwarz-weiß-Allelomorphenpaar fest verkoppelt sein, so daß sie nur im Heterozygotenzustand zusammenkommen und eine Reaktion ergeben. Die richtige Formulierung des Falles müßte also folgendermaßen lauten: Die schwarze und die weiße Rasse haben beide Pigment, denn die letztere ist nicht rein weiß, jede besitzt den Pigmentfaktor P. Die weiße Rasse besitzt aber nur minimal wenig Pigment, ihr fehlt nur ein Entfaltungsfaktor, der die reiche Pigmentquantität

bedingt und bei der schwarzen vorhanden ist, sagen wir Q. Dagegen besitzt die weiße Rasse einen Mosaikfaktor, der das anwesende Pigment fein verteilt, M, weshalb sie ja auch schmutzigweiß ist. Der schwarzen fehlt aber dieser Faktor. Bei beiden Rassen sind aber diese Faktoren so aneinander gekoppelt, daß sie nur gemeinsam vererbt werden können, was durch eine Klammer ausgedrückt werden kann. Es heißen somit die Eltern:

schwarz: $(m\,P\,Q) = A$ weiß: $(MPq) = a$

und F_1 $(m\,P\,Q)\,(MPq) = A\,a$

Es trifft somit in F_1 der Mosaikfaktor mit dem Quantitätsfaktor zusammen und bedingt somit die feine Verteilung des reichlichen Pigments, die als blau bezeichnet wird. Die Spaltung kann aber nur monohybrid erfolgen, da alles in der Klammer so gekoppelt ist, als wenn es nur ein Faktor A bzw. a wäre.

Die Möglichkeit einer solchen Erklärung ist von Correns angeregt worden, der damit einen ganz analogen pflanzlichen Fall interpretiert. Er kreuzte eine sehr hell rosa, fast weiße Varietät des Leimkrauts *Silene Armeria* mit einer rosa blühenden und erhielt in F_1 stets schön purpurrot blühende, also eine Neukonstruktion. Nach dem, was wir früher über die purpurroten spanischen Wicken hörten, wäre nun anzunehmen, daß die eine Rasse, die weiße, einen kryptomeren Sättigungsfaktor hätte, der dann in F_1 in Wirksamkeit tritt und in F_2 wäre dann eine Spaltung nach dem Schema mit zwei Eigenschaften zu erwarten. Statt dessen trat aber wie bei den Andalusiern die Spaltung in 1 rosa : 2 purpurn : 1 weiß ein. Die Correnssche Erklärung ist denn auch die, die wir schon vorweg für die Andalusier benutzt haben, wobei nur an Stelle des Mosaikfaktors der Sättigungsfaktor S zu setzen wäre.

Diese Tatsachen und Überlegungen haben nun aus folgenden Gründen ihre Wichtigkeit. In den meisten Fällen, in denen eine solche spaltende heterozygote Konstruktion vorkommt, gibt es verwandte Rassen, die die gleiche Eigenschaft in nichtspaltender konstanter Form besitzen. Correns weist darauf hin, daß es auch eine konstant züchtende purpurrote *Silene Armeria* gibt. Es gibt Fälle von Kreuzungen dunkler und heller Bohnen, bei denen der Bastard gesprenkelt ist, aber es gibt auch reinzüchtende gesprenkelte Formen; wir haben gehört, daß bei Kreuzung

von schwarzen und weißen Hühnern F_1 gegittert sein kann (Mosaikvererbung), aber es gibt auch Formen, deren Gitterung auf einem einzigen konstanten Erbfaktor beruht. Es ist daher sehr gut denkbar, daß es vorkommt, daß solche gekoppelte Faktoren ihre feste Verbindung bei der Bastardierung oder auch vorher aufgeben. Ist das der Fall, dann kann natürlich eine nicht mehr spaltende Form durch Bastardierung kombiniert werden, also rein züchtende blaue Andalusier von der Formel $MMPPQQ$ anstatt $(m\,P\,Q)$ (MPq), reinzüchtendes purpurnes Leinkraut, gesprenkelte Bohnen und gesperberte Hühner. Der Endeffekt ist dann der gleiche wie bei der vorher besprochenen Konstruktion durch Interferenz, wenn auch der Weg ein anderer ist.

Damit verlassen wir nun aber bereits den Boden der Tatsachen. Fügen wir daher zum Schluß nur noch ein Wort über die praktische Seite der behandelten Probleme zu.

Es wird wohl heute keinen mit den Tatsachen genügend Vertrauten mehr geben, der die große wissenschaftliche Bedeutung des Mendelismus nicht erkennte. Aus einer richtigen Würdigung der hier vorgeführten Grundtatsachen geht aber auch ohne weiteres die außerordentliche praktische Bedeutung hervor. Die Pflanzenzüchtung hat denn auch schon diese Erkenntnis gezogen und verwertet sie, besonders bei den landwirtschaftlichen Nutzpflanzen, Getreide, Mais, Tabak, Baumwolle, bereits in ausgedehntem Maße. Merkwürdigerweise verhält sich aber die praktische Tierzucht bisher noch, besonders bei uns, völlig ablehnend. Es ist dies um so unbegreiflicher, als die ganze züchterische Literatur, richtig betrachtet, eine Sammlung von mendelistischen Tatsachen darstellt. Unglaublicherweise ziehen aber auch die fortschrittlichsten Züchter, von verschiedenen Ausnahmen abgesehen, die alten Züchterredensarten einer wirklichen Erkenntnis vor. So kann man in einem vielbenutzten, neuen Lehrbuch der Tierzucht Sätze lesen wie: „Neue Rassen werden in bezug auf Vererbungsfähigkeit als unsicher gelten müssen, wenn sie unter geschraubter Haltung, also bei Stallaufzucht und reichlicher Ernährung ohne Abhärtung entstanden sind, anderen wiederum wird man mehr Vertrauen entgegen bringen können, wenn sie sich bei Weidegang und naturgemäßer Jugendernährung herangebildet haben. Mit welcher Generation bei planmäßigen Kreuzungen die Konstanz eintritt, ist dem-

nach von den oben geschilderten Außenverhältnissen abhängig. Als reinblütig wird zwar schon die vierte oder fünfte Generation angesehen, immerhin kann es aber Tieren solcher Abkunft im einzelnen Falle noch an Konstanz mangeln." Also, wann homozygote Bastardkombinationen erhalten werden, hängt vom Weidegang ab! Die Schuld an solchen Vorstellungen dürfte wohl zweierlei tragen. Einmal das gänzliche Fehlen einer Trennung zwischen nichterblichen Modifikationen, also dem, was durch gute oder schlechte Haltung, passendes Klima, Boden, kurz die Außenwelt bedingt wird, und dem erblich festgelegten Verhalten: Ein Schwein mit Anlage zur Fettwüchsigkeit wird, wenn es hungert, auch nicht fett, unter richtigen Bedingungen aber sehr fett, eines ohne diese Erbanlage aber auch unter den besten Bedingungen nicht über ein gewisses Maß hinaus. Sodann trifft die Hauptschuld die Geheimnistuerei der erfolgreichen Züchter, das Vorherrschen undefinierbarer Redensarten an Stelle klarer Angaben und unklare Vorstellungen über die eigene Züchtertätigkeit. Wie schon gesagt, betrachtet man in irgendeinem einigermaßen geklärten Fall züchterische Erfolge, so zeigt sich stets, daß — natürlich abgesehen von geeigneter Haltung, also Erziehung von Plusabweichern — nichts anderes vorlag als eine mendelistische Faktorenkombination, die so geschah, daß zwei Formen bastardiert wurden und dann unter den zahllosen Faktorenkombinationen die geeigneten solange ausgewählt wurden, bis sie mehr oder minder homozygot waren. Diese einfachen Tatsachen werden nur hinter Ausdrücken wie Zuchtrichtung, Hochzucht, inzüchterische Behandlung und dergleichen verschleiert. Zeigen wir dies an einem Beispiel noch auf, der Geschichte der Schweinezucht, wie sie von einem so vortrefflichen Kenner wie Hösch geschildert wird. Man möchte da zunächst allerdings an einer Möglichkeit der wissenschaftlichen Erkenntnis verzweifeln, wenn man liest[1]: „Unsere Herden sind im großen und ganzen entweder bewußt veredelt oder aber planlos verzüchtet. Von einer Urwüchsigkeit, die hinter den Bergen bestehen blieb, kann abgesehen von Ausnahmefällen, keine Rede mehr sein. Da gibt es denn nur zwei Wege. Bei weitem am meisten bevorzugt ist heute derjenige Weg, welcher einer Zucht-

[1] Es ist von der Robustheit urwüchsiger Rassen die Rede und ihrem Gegensatz zu hochveredelten Zuchten.

richtung Raum verschafft, die mit dem Typ des erstrebten und meist verwendeten Nutztieres zusammenfällt. Auf diesem Wege schreiten die Zuchten der mittleren Formen, also des deutschen veredelten Landschweines, zum Teil auch diejenigen des deutschen Edelschweines vor. Ein anderer Weg, der sich dem Verfahren früherer Zeiten anschließt, betreibt getrennte Produktion von Frühreife und Jugendmastfähigkeit einerseits und von Robustheit andererseits. Aber mit dem Unterschied gegen früher, daß man die Pflege der letztgenannten Eigenschaften nicht dem Zufall überläßt, sondern dieselbe zielbewußt und geradezu hochzüchterisch in die Hand nimmt. Hier arbeiten die äußerlich so getrennt gehenden weißen und schwarzen Edelschweinzuchten in gegenseitiger Unterstützung mit den Zuchten der unveredelten Landschweine, zum geringen Teil auch mit denjenigen des veredelten Landschweins zusammen."

Betrachten wir nun aber einmal einzelne ausgewählte Angaben, aus denen klar hervorgeht, was Ausdrücke wie zielbewußt und hochzüchterisch bedeuten. Da heißt es vom Beginn der englischen Zuchterfolge: „Hiermit sind wir in jene Zeit eingetreten, wo englische Züchter die Augen des Kontinents auf ihre erstaunliche Züchtung neuer Haustierformen lenken. Bakewell, den Albrecht Thaer als den wunderbaren Künstler bezeichnete, welcher Tierformen praktisch schaffe, wie er dieselben sich im Ideal des Gedankens vorgebildet habe, hatte nach vorhergegangener Einmischung von neapolitanischem und chinesischem Blut durch fortgesetzte inzüchterische Behandlung das verbesserte Leicester-Schwein in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts entstehen lassen. Durch regelmäßige Bevorzugung der symmetrischen und feinknochigen, wenn auch kleineren Tiere vor den größeren und daher weniger leicht ernährbaren, war diese Zucht in Formen gebracht, die ganz besonders gegenüber den bisher in England und im kontinentalen Europa vertretenen großen, hochgestellten, gemeinen, großohrigen Hausschweinen auffallen mußten." Drücken wir dies etwas anders aus, so hat Bakewell das einheimische Schwein mit neapolitanischen und siamesischen gekreuzt, also einige komplizierte Bastardierungen ausgeführt, in deren Folge eine Spaltung mit allen möglichen Kombinationen der zahlreichen involvierten Erbfaktoren auftrat. Aus diesen suchte er die ihm geeignet erscheinenden aus, paarte sie untereinander und so immer fort, bis er

zu einem homozygoten Zustand der betreffenden Faktorenkombination in möglichst vielen der ihm wünschenswert erscheinenden Faktoren kam. Also er mendelte unbewußt!

Eine andere Stelle, bei Besprechung der Anpassung an bestimmte Marktbedürfnisse: „Einer derartigen Marktlage wurde man gerecht, indem man die früh verfettenden englischen Zuchten aus südostasiatischen und romanischem Blut zu Kreuzungen heranzog und naturgemäß auch die Haltungsart entsprechend einem solchen Ziele einrichtete.“ Also man kombinierte im unbewußten Mendelexperiment die Erbeigenschaft frühzeitige Fettwüchsigkeit mit der vorhandenen Erbmasse und richtete dann die äußeren Faktoren auf Erzielung von Plusabweichern bei der Neukombination ein. Oder bei Besprechung der Berkshire-Sau: „Die erste Kunde von der Erzüchtung dieser Zucht kommt aus dem Jahre 1813 durch eingehendere Ausführungen Manors. Man hatte das besonders große, grobe, starkknochige und starkborstige Landschwein der Grafschaft Berkshire, durch lang herabhängende Ohren besonders charakterisiert, mit chinesischen Schweinen, die in diesem Falle als Tongkingrasse bezeichnet waren, gekreuzt. Die Entwicklung der Berkshirezucht ist zunächst von Hermann von Nathusius und später von der Mehrzahl unserer Tierzuchtlehrer mit Fug und Recht als ein Lehrbeispiel für die Bedeutungslosigkeit eines Zuchtnamens hinsichtlich der Zuchteigenschaften benutzt worden, sobald es sich um lange Zeitabschnitte handelt. . . . Zunächst wurde den Berkshirezüchtern auf Grund der gemachten Erfahrungen anempfohlen, alle 6—7 Generationen aufs neue chinesische Hausschweine einzukreuzen. Dann aber hielten es, wie berichtet wird, ‚besonders erfolgreiche Züchter‘ für angezeigt, halbwilde Eber, zwecks Rettung der Konstitution zu verwenden. Eine mittlere, feinere Natur behielt aber schließlich die Oberhand. Nun kam in den dreißiger Jahren des vergangenen Jahrhunderts das neapolitanische Schwein in England zu großem Ansehen und für längere Dauer, das aus diesem hervorgegangene Essexschwein. Dessen Einfluß blieb, wie wir bereits hörten, ein ausschlaggebender auf die weitere Gestaltung der Berkshirezucht. Die gelbe Hautfärbung von schwarzen Flecken durchsetzt, ging in einheitliches Schwarz über, dem im weiteren Verlauf die weißen Zuchtmerkmale mit leidlicher Konstanz angezüchtet wurden.“

Also Faktorenkombination und wieder Faktorenkombination! Und schließlich noch: „Aber das eine muß bei all unseren Erwägungen Geltung behalten, nämlich, daß alle unsere neuzeitlichen Kulturzuchten ... aus Kreuzungen hervorgegangen sind, daß sie streng genommen der Blutreine entbehren und für absehbare Zeiten in einem gewissen Prozentsatz gegen die Vorschriften der Konstanz verstoßen werden.“ Also alle die Zuchtrassen sind durch Kombination mendelnder Faktoren nach Kreuzung wilder Rassen oder Arten erhalten, sind aber bei der Vielheit der in Betracht kommenden Faktoren noch nicht in homozygoten Kombinationen ausgewählt und spalten daher noch weiter!

Dies Beispiel genüge. Es erscheint daher wohl kaum verständlich, daß sich die Tierzucht nicht mit Begeisterung auf die Resultate der Mendelforschung wirft, die sie so einfach all das verstehen lehrt, was bisher unbewußt geschah; daß sie nicht ferner erkennt, daß eine genaue Kenntnis der bisher unbewußt kombinierten Faktoren und der Art ihrer Vererbung im Spezialfall das sichere Mittel in die Hand gibt, planmäßig nach unverrückbaren Gesetzen das zu erzielen, was bisher nur planlos tastend auf vielen Umwegen erreicht wird, nämlich mit den dem Menschen nutzbringenden Erbfaktoren der Haustiere mit im Voraus berechenbarem Erfolg genau so zu hantieren, wie es mit den Farben der Mäuse, dank der schon durchgeführten Analyse, geht. Erst dann, wenn eine entsprechende Analyse vorliegt, und ihre Resultate sachverständig verwendet werden, kann man, natürlich immer unter Beachtung der Gesetze der Tierhaltung, also der Erziehung von Plusmodifikationen, von einer rationellen Tierzucht reden.

Vierzehnte Vorlesung.

Das Problem der Geschlechtsbestimmung und der Versuch seiner mendelistischen Lösung. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung. Tatsachenmaterial des Verhaltens der sekundären Geschlechtscharaktere. Gynandromorphismus und neue Formulierung.

Bei unserer bisherigen Betrachtung der Haupttatsachen des Mendelismus haben wir absichtlich vermieden, irgendeine der mendelistischen Tatsachen zu diskutieren, die im Zusammenhang mit dem

Problem der Vererbung und Bestimmung des Geschlechts stehen, obwohl gerade hier eine Reihe der interessantesten Befunde der gesamten Vererbungswissenschaft vorliegen. Nunmehr sind wir aber darauf vorbereitet, uns im Zusammenhang vorzuführen, in welcher Weise der Mendelismus im Verein mit der Zellforschung das Geschlechtsproblem in einer bis vor kurzem noch kaum zu ahnenden Weise aufgehellt hat. Um das Problem ganz klar zu fassen, müssen wir da von vornherein zwei Dinge voneinander trennen, nämlich die Frage der Vererbung und die der Bestimmung des Geschlechts. Die erstere Frage lautet so: wie ist der Erbmechanismus beschaffen, der es bedingt, daß bei der einfachen und normalen zweigeschlechtigen Fortpflanzung männliche und weibliche Individuen immer wieder entstehen, also bei doch sonst einheitlicher Nachkommenschaft sie in bezug auf die Eigenschaft Geschlecht in zwei scharf getrennte Gruppen, sagen wir ruhig, spaltet? Die zweite Frage aber lautet: wenn dieser Grundmechanismus uns bekannt ist, ist es möglich, in ihn irgendwie verschiebend einzugreifen, und wie kommen die in der Natur bei besonderen Geschlechtsverhältnissen wie Generationswechsel u. dgl. sicher vorhandenen bestimmenden Einflüsse auf den Mechanismus zustande? Die erste Frage können wir aber auf Grund der bisher gewonnenen Erkenntnisse auch direkt so formulieren: ist es möglich, die Eigenschaft Geschlechtigkeit ebenso zu betrachten wie andere Erbeigenschaften, mithin auch für sie eine Vererbung nach Mendelschen Gesetzen nachzuweisen? Ihrer Beantwortung wollen wir uns nun zunächst widmen.

Schon Mendel selbst hatte vermutet, daß Männlichkeit und Weiblichkeit als selbständig spaltende Erbfaktoren zu betrachten seien. Nach der Wiederentdeckung seiner Gesetze waren es vor allem Correns, Castle, Bateson, die eine mendelistische Erklärung des Geschlechts versuchten. Castle nahm an, daß beide Geschlechter in bezug auf Geschlechtlichkeit heterozygot seien, also daß wenn F (femina) = weiblich ist, M (mas) = männlich, das weibliche Geschlecht laute $F(M)$, das männliche $(F)M$, wobei also in jedem Geschlecht sein Charakter dominiert. Es bildet nun jedes Geschlecht Gameten F und M. Es muß also, um beide Geschlechter in der Nachkommenschaft in gleichen Zahlen zu erhalten, angenommen werden, daß eine selektive Befruch-

tung eintritt, daß die Gameten, die Weiblichkeit tragen, nur von solchen befruchtet werden können, welche Männlichkeit enthalten und umgekehrt. Über die Dominanz muß aber dann der Zufall entscheiden, der wohl in gleicher Zahl von Fällen F und M dominieren läßt. Die Komplikation dieser Annahme liegt auf der Hand, der vor allem in der selektiven Befruchtung eine Schwierigkeit entgegensteht, die keinerlei Tatsachen zu ihrer Überwindung anführen könnte. Und so ist diese Hypothese wohl heute allgemein aufgegeben und an ihre Stelle eine ziemlich einfache Supposition getreten. Die wesentliche Erscheinung der Geschlechtsbildung ist ja die, daß im großen ganzen beide Geschlechter in gleicher Zahl aufzutreten pflegen. Nun kennen wir ja einen Mendelschen Fall, in dem typisch das Verhältnis 1 : 1 auftritt, das ist die Rückkreuzung eines Heterozygoten mit einem seiner Eltern. Nehmen wir also an, daß das eine Geschlecht, etwa das weibliche, heterozygot sei in bezug auf die Geschlechtlichkeit, das männliche homozygot, so ergibt sich bei jedem Fortpflanzungsakt ohne weiteres stets das Verhältnis 1 : 1. Das Weibchen hieße dann $F(M)$, das Männchen MM, ersteres bildet Gameten F und M, letzteres nur M, was bei der Befruchtung 1 $F(M)$: 1 MM ergibt. Weiblichkeit muß dann über Männlichkeit natürlich dominieren. Es käme aber auch das gleiche Resultat zustande, wenn umgekehrt das männliche Geschlecht heterozygot, das weibliche homozygot wäre, wie es zuerst von G. Smith und Correns postuliert wurde, während die erstere Annahme Bateson und Punnett zum Urheber hat. Wenn wir auch hier wieder die Ausdrucksweise der Presence-Absence-Theorie benutzen, so müssen wir bei weiblicher Heterozygotie schreiben Ff = ♀, ff = ♂, also das ♀ hat etwas in heterozygotem Zustand, was dem ♂ fehlt, umgekehrt bei männlicher Heterozygotie Mm = ♂, mm = ♀.

Die Annahme nun, daß auch das Geschlecht durch ein mendelndes Merkmalspaar bestimmt werde, stützt sich hauptsächlich auf 4 Gruppen von Tatsachen und ihre gemeinsame Betrachtung. Die erste Gruppe ist das biologische Verhalten der sekundären Geschlechtscharaktere, ihre experimentelle Beeinflussung und die Tatsachen, die über ihre Vererbung bekannt geworden sind. Diese Gruppe muß als die wichtigste gelten; denn die sekundären Geschlechtscharaktere werden normaler-

weise immer konform mit dem Geschlecht vererbt, so daß es wohl selbstverständlich ist, daß der Vererbungsmechanismus für beides der gleiche ist. Eine zweite Gruppe, die, wie später klar werden wird, innerlich mit der ersten identisch ist, stellt die Erfahrungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung dar, deren Wesen sowie ihre mendelistische Deutung wir gelegentlich kurz erwähnten; sodann sind jene bisher auf das Pflanzenreich beschränkten Versuche zu nennen, direkt mit der Eigenschaft Männlichkeit und Weiblichkeit im Bastardierungsexperiment zu arbeiten, und endlich kommt die Gruppe der zellulären Befunde hinzu, die in Verbindung mit den experimentell ermittelten Tatsachen nunmehr die Lösung des Problems der Geschlechtsvererbung gebracht haben.

Fig. 107.
Abraxas grossulariata (links) und seine Aberration lacticolor. Nach Doncaster und Raynor.

Um uns gleich von Anfang an darüber klar zu werden, in welcher Weise erschlossen werden kann, daß das mendelistische Heterozygotie-Homozygotie-Schema die Geschlechtsvererbung erklärt, wollen wir zunächst die typischen Beispiele der zweiten Gruppe, der geschlechtsbegrenzten Vererbung, vorausnehmen, deren vollständige Kenntnis die Voraussetzung für alle weiteren Erörterungen darstellt.

Als instruktivsten Fall wollen wir zunächst den von Doncaster und Raynor entdeckten des Stachelbeerspanners Abraxas grossulariata betrachten.

Von diesem Schmetterling gibt es eine selten auftretende helle Varietät lacticolor, die eine Art Albino darstellt und gewöhnlich nur im weiblichen Geschlecht gefunden wird (Fig. 107). Wurde also lacticolor ♀ mit grossulariata ♂ gekreuzt, so waren alle Nachkommen in F_1 grossulariata und zwar beider Geschlechter. Der Grossulariata-

faktor dominiert also über den Lacticolorfaktor. F_2 gab dann beide Formen im Verhältnis etwa 3 : 1, nämlich 18 grossulariata : 7 lacticolor. Während erstere aber beide Geschlechter enthielten, waren letztere bloß weiblich. Wurden aber die F_1 (heterozygoten) grossulariata-Männchen mit lacticolor-Weibchen rückgekreuzt, so gab es, wie zu erwarten, zur Hälfte grossulariata, zur Hälfte lacticolor, diese waren aber in gleicher Zahl aus beiden Geschlechtern zusammengesetzt, nämlich 63 Gross. ♂, 62 Gross. ♀, 65 Lactic. ♂, 70 Lactic. ♀. In dieser Kreuzung entstanden also zum erstenmal Lacticolor ♂. Wurden diese nun mit heterozygoten grossulariata ♀ von F_1 gepaart, so war die Nachkommenschaft natürlich zur Hälfte grossulariata, nämlich 145 Stück, und zur Hälfte lacticolor, nämlich 130 Stück. Erstere aber waren ausschließlich ♂, letztere ausschließlich ♀. Wurden aber dieselben lacticolor ♂ mit wilden, aus der Natur stammenden, also bei der Seltenheit von lacticolor sicher reinen grossulariata ♀ gepaart, so war das Resultat das gleiche. Alle grossulariata (nämlich 19) waren ♂, alle lacticolor (nämlich 52) waren ♀.

Betrachtet man nun diese letztere Kreuzung zuerst, so ergibt sich daraus zunächst, daß die grossulariata der Natur in bezug auf den lacticolor-Charakter heterozygot sein müssen, wobei der grossulariata-Faktor *G* über den lacticolor-Faktor *g* dominiert. Wie erklärt sich nun das Verhalten des Geschlechts? Bateson und Punnett zeigten, daß es ohne weiteres klar ist, wenn man annimmt, daß die Männlichkeit und Weiblichkeit mendelnde Eigenschaften sind und daß die Weibchen darin stets heterozygot, die Männchen homozygot sind, wobei Weiblichkeit dominiert. Wenn *F* (femina) Weiblichkeit bedeutet, *f* keine Weiblichkeit, also Männlichkeit, besitzen alle Weibchen *Ff*, alle Männchen *ff*. Wenn nun weiterhin angenommen wird, daß die beiden Dominanten sich abstoßen (falscher Allelomorphismus oder Faktorenabstoßung, die wir ja bereits kennen lernten), dann ist das Resultat aller obigen Kreuzungen erklärt. Der letzte Fall, die Kreuzung wilder grossulariata ♀ mit lacticolor ♂, ebenso wie der identische mit F_1 grossulariata ♀ erklärt sich z. B. folgendermaßen: Die grossulariata ♀ heißen *GgFf*, die lacticolor ♂ *ggff*. Erstere bilden nun bei Repulsion der Dominanten nur Gameten *Gf* und *gF*, letztere nur *gf*, die Nachkommen sind also

zur Hälfte *Gfgf* oder *gFgf*, also grossulariata ♂, lacticolor ♀. Oder kreuzen wir die, natürlich im Faktor *G* heterozygoten F_1 grossulariata ♀ und ♂, so heißt ersteres *GgFf*, letzteres *Ggff*. Die Gameten sind also bei ersterem *Gf* und *gF*, bei letzterem *Gf* und *gf*. Die Befruchtung ergibt somit in gleicher Zahl die Kombinationen

GfGf = Grossulariata ♂,
Gfgf = Grossulariata ♂,
gFGf = Grossulariata ♀,
gFgf = Lacticolor ♀.

Würde aber ein Lacticolor ♀ *ggFf* mit einem heterozygoten Grossulariata ♂ *Ggff* gepaart, so wären die Gameten *gF*, *gf* und *Gf*, *gf*. Es entständen also in gleicher Zahl:

gFGf = Grossulariata ♀,
gFgf = Lacticolor ♀,
gfGf = Grossulariata ♂,
gfgf = Lacticolor ♂.

Wir sehen also, wie die Annahme die wirklichen Resultate vortrefflich erklärt. In instruktiver Weise sind die ganzen Resultate nochmals in nebenstehender Fig. 108 wiedergegeben. Nun wollen wir noch einen zweiten Fall anschließen, der deshalb besonders interessant ist, weil er die gleiche Erscheinung, nur umgekehrt, illustriert, nämlich die geschlechtsbegrenzte Vererbung, die Morgan bei der Taufliege Drosophila fand. Hier trat in einer normalen rotäugigen Kultur ein weißäugiger männlicher Mutant auf. Mit seinen normalen Geschwistern gekreuzt ergab er rotäugige F_1. F_2 spaltete dann in 2459 rotäugige Weibchen, 1011 rotäugige Männchen, 782 weißäugige Männchen. Es fehlten also weißäugige Weibchen. Wir sehen also genau das gleiche wie bei der Abraxaskreuzung, nur daß ♂ und ♀ vertauscht sind. Wurde das weißäugige ♂ mit einem rotäugigen heterozygoten F_1 ♀ gepaart, so enthielt die Nachkommenschaft wie bei Abraxas alle vier Möglichkeiten, nämlich 129 rotäugige Weibchen, 132 rotäugige Männchen, 88 weißäugige Weibchen, 86 weißäugige Männchen. Wurde endlich ein aus der Natur stammendes rotes Männchen mit einem weißen Weibchen gepaart, so war die Nachkommenschaft halb weiße Männchen, halb rote Weibchen. Die roten Männchen der Natur erwiesen sich demnach für weiß heterozygot,

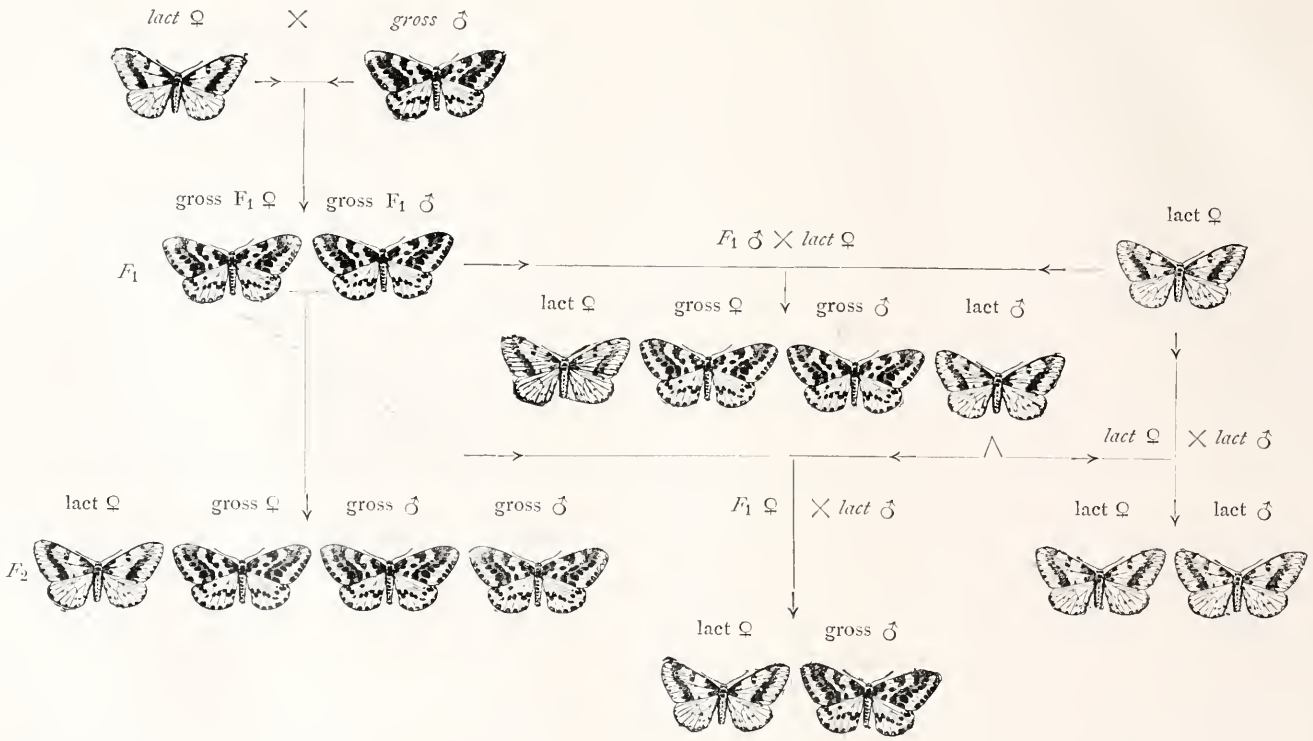


Fig. 108. Übersicht der von Doncaster mit Abraxas grossulariata (dunkler!) und deren var. lacticolor (heller!) ausgeführten Versuche. Nach Correns.

Linien verbinden die Eltern miteinander und mit den Nachkommen.

ebenso wie bei Abraxas die Weibchen. Also in der Tat genau der gleiche Fall, aber mit Umkehr der Geschlechter. Will man also den Fall mit den gleichen Voraussetzungen erklären, so muß man hier annehmen, daß das Weibchen sowohl in den Eigenschaften wie dem Geschlecht homozygot, das Männchen aber heterozygot ist. Es muß zwar dieses Resultat zunächst etwas in Erstaunen setzen, indem es doch verwunderlich erscheint, daß bei so nahe verwandten Formen die Geschlechtsbestimmung umgekehrt verlaufen soll. Immerhin haben wir schon mancherlei erfahren, was dafür spricht, daß beides in der Natur vorkommen kann, so daß dieser Punkt der Interpretation keine Schwierigkeiten bereitet.

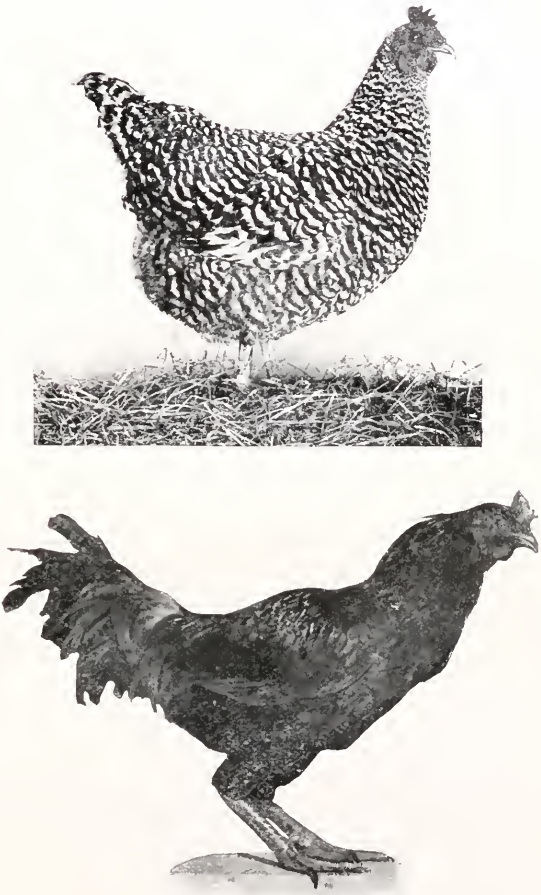


Fig. 109.
Gegitterte Plymouth Rock Henne und schwarzer Indian Game Hahn. Nach Pearl und Surface.

Wir sehen also jedenfalls die Tatsache, daß unter Umständen die Spaltung nach Kreuzung in Zusammenhang mit dem Geschlecht erfolgt, und daß eine Erklärung dafür unter der Annahme der mendelistischen Bestimmung des Geschlechts zu finden ist.

Bei der großen Wichtigkeit des Gegenstandes sei aber noch ein drittes

in gleichem Sinn zu interpretierendes Beispiel aus einer anderen Tiergruppe genannt, die geschlechtsbegrenzte Vererbung bei mehreren Hühnerrassen. Pearl nebst Surface, Goodale, Spillman, ebenso wie auch Bateson und Haagedoorn untersuchten derartige Fälle, von denen besonders die Vererbung des Gittermusters der Zeichnung hervorzuheben ist. Es handelt sich um die Kreuzung einer schwarzen Indian Game Rasse und eines gegitterten Plymouth Rock (Fig. 109). Wird das schwarze Weibchen mit dem gegitterten Männchen gepaart, so ist die Nachkommenschaft beider Geschlechter gegittert; in einem konkreten Fall waren es 70 gegitterte Männchen und 68 ebensolche Weibchen. Bei der umgekehrten Kreuzung gegittertes Weibchen × schwarzes Männchen sind die sämtlichen Männchen der Nachkommenschaft, in einem Versuch 95, gegittert,

Fig. 110.
F_1-Bastarde der Eltern von Fig. 109: schwarze Henne und gegitterter Hahn. Nach Pearl und Surface.

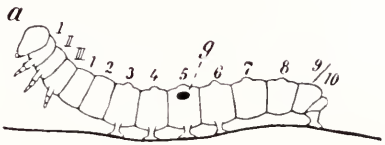
sämtliche Weibchen, nämlich 96, schwarz (Fig. 110). Es ist klar, daß die Erklärung genau die gleiche ist, wie bei Abraxas grossulariata: Die gegitterten Weibchen sind in dem Gitterungsfaktor wie im Geschlecht heterozygot, die Männchen homozygot, und zwischen beiden Dominanten besteht Repulsion. Genau das gleiche Resultat erhielt Haagedoorn wie Goodale bei Bankivahühnern gekreuzt mit braunroten Game Bantams, wobei sich erstere im weiblichen Geschlecht als heterozygot erwiesen.

Ziehen wir nun nochmals das Resultat, so sprechen die Resultate der genannten, wie aller noch zu besprechenden Versuche dafür, daß das Geschlecht in der Tat wie ein mendelnder Faktor vererbt wird; denn es erscheint nur so begreiflich, daß eine Außeneigenschaft, die mendelistisch vererbt wird, es in so striktem Konnex mit dem Geschlecht tut. Und die Vererbung des Geschlechts muß dann so vor sich gehen, daß stets ein Geschlecht — je nach der Tier- oder Pflanzengruppe das männliche oder weibliche — im Geschlechtsfaktor heterozygot ist und somit zweierlei Gameten bildet (heterogametisch), das andere aber homozygot und somit homogametisch ist. Diese Tatsache müssen wir nunmehr als grundlegend festhalten. Eine andere Frage ist nun allerdings, ob die gegebene Formulierung genügt, um das Gesamtproblem zu erklären. Da mag zunächst verwunderlich erscheinen, daß nur das eine Geschlecht einen positiven Geschlechtsfaktor besitzt, das andere nicht. Man könnte natürlich dann sagen, etwa bei Ff = ♀, ff = ♂, beide Geschlechter haben einen Geschlechtsfaktor, der für sich allein Männlichkeit erzeugt, die aber bei Anwesenheit von F in Weiblichkeit verwandelt wird. Jedenfalls bleibt aber auch bei dieser Ausdrucksweise eine Konsequenz bestehen, nämlich daß das homozygote Geschlecht in keiner Weise imstande ist, in das entgegengesetzte überzugehen. Und diese Folgerung ist es, die nicht dem Prinzip, wohl aber jener Formulierung Schwierigkeiten bereitet. Das ergibt sich vor allem bei der Betrachtung des Verhaltens der sekundären Geschlechtscharaktere. Die sie betreffenden Tatsachen werden uns denn auch zu einer besseren Formulierung führen.

Die Mehrzahl der Schlußfolgerungen über die Vererbung des Geschlechts sind immer aus dem Verhalten der sekundären Geschlechts-

charaktere gezogen worden, die ja als äußere Marke für die geschlechtliche Stimmung des ganzen Organismus gelten konnten. Wenn dabei oft recht widerspruchsvolle Resultate zum Vorschein kamen, so hat das wohl in erster Linie darin seinen Grund, daß es im Tierreich sichtlich zwei prinzipiell verschiedene Typen in bezug auf das Verhältnis der primären und sekundären Geschlechtscharaktere gibt. Bei dem einen Typus besteht eine vollständige wechselseitige Unabhängigkeit in bezug auf die Erscheinung der Charaktere. Es werden also die sekundären Geschlechtscharaktere normalerweise zwar konform mit dem Geschlecht vererbt, für ihr in Erscheinungtreten ist aber die Geschlechtsdrüse selbst vollständig irrelevant. Das klassische Objekt für diesen Typus sind die Schmetterlinge, wie aus den in ihren Resultaten völlig übereinstimmenden Versuchen von Oudemans, Kellogg, Meisenheimer, Kopec mit Sicherheit hervorgeht. Meisenheimer, der die von Oudemans mit Erfolg inaugurierten Versuche auf breiter Basis weiterführte, arbeitete mit dem Schwammspinner Lymantria dispar. Bei diesem Schmetterling, wie auch bei vielen anderen Insekten, sind die Geschlechtsdrüsen schon auf frühem Raupenstadium völlig differenziert, lange ehe die erst im Schmetterling auftretenden äußeren Geschlechtsdifferenzen sichtbar werden. Diese bestehen in diesem Fall darin, daß das große Weibchen weiße Flügel mit unscharfen dunkeln Binden besitzt, während das kleine Männchen braun gezeichnete Flügel aufweist. Wurden nun den Raupen die Geschlechtsdrüsen, deren Lage aus nebenstehender Figur III ersichtlich ist, zerstört, so übte dies auf das Kleid des daraus sich entwickelnden Falters gar keinen Einfluß aus: auch die Schmetterlinge aus kastrierten Raupen, die demnach keine Geschlechtsdrüsen besaßen, zeigten ihre typischen sekundären Geschlechtscharaktere. Nun wurde geprüft, ob vielleicht die Anwesenheit der entgegengesetzten Drüse einen Einfluß ausüben könne. Männliche Raupen wurden also ihres Hodens beraubt und dafür ihnen der Eierstock einer anderen Raupe eingesetzt, und ebenso umgekehrt. Die falschen Geschlechtsdrüsen entwickeln sich in diesem Fall ganz normal weiter. Die sekundären Geschlechtscharaktere blieben aber gänzlich unbeeinflußt; es kommen z. B. typisch männliche Falter mit all ihren Eigenheiten zum Vorschein, die dabei den

ganzen Leib voller reifer Eier haben. Es wäre nun noch die Möglichkeit vorhanden, daß die Zerstörung oder Transplantation der Geschlechtsdrüse auf einem zu späten Stadium vorgenommen wurde, so daß ihr Einfluß auf das Soma bereits abgeschlossen war. Hegner konnte diesem Einwand begegnen, indem er die Geschlechtsdrüse bereits in ihrer Embryonalanlage — die Insekten haben eine typische Keimbahn — zerstörte, ohne daß dadurch eine Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere eintrat. Meisenheimer erreichte die gleiche Wirkung auf anderem Weg. Er stellte das frühe embryonale Stadium für ein in Betracht kommendes Organ, die Flügel, gewissermaßen künstlich her, indem er ihre Anlagen, die Imaginalscheiben, zerstörte und sie so zur Neuentwicklung durch Regeneration zwang. Den gleichen Tiere war vorher eine Geschlechtsdrüse des entgegengesetzten Geschlechts nach Entfernung der eigenen implantiert worden. Der regenerierte Flügel erwies sich dann immer als der für das ursprüngliche Geschlecht zu erwartende. Diese Versuche zeigen also mit Sicherheit, daß die Geschlechtsdrüsen und bestimmte für das Geschlecht charakteristische somatische Eigenschaften voneinander völlig unabhängig sein können.



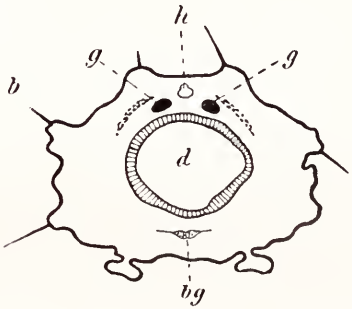


Fig. 111.
Raupe von Lymantria dispar, ganz und im Querschnitt (*b*), um die Lage der Geschlechtsdrüsen *g* zu zeigen. *d* Darm, *h* Herz, *bg* Bauchmark. Nach Meisenheimer.

Diesem Typus steht aber ein anderer gegenüber, bei dem umgekehrt eine beträchtliche Abhängigkeit zwischen Geschlecht und sekundären Geschlechtsmerkmalen besteht, indem die richtige Ausbildung dieser von der Anwesenheit der richtigen Geschlechtsdrüse abhängig ist. Wir werden später die betreffenden Tatsachen nochmals erörtern müssen, hier sei auch dafür nur ein Beispiel gegeben.

Die Krabben werden bekanntlich häufig von einem parasitischen Cirriped, der Sacculina, befallen. Giard stellte nun fest, daß durch die schädliche Einwirkung des Parasiten eine Kastration des Wirtes hervorgerufen werden kann. Die Wirkung solcher parasitärer Kastration äußert sich nun, wie Smith an reichem Material genau untersuchte, darin, daß bei weiblichen Individuen die sekundären Geschlechtscharaktere beeinträchtigt werden, bei männlichen aber ihre sekundären Charaktere verschwinden und dafür die weiblichen sich so ausbilden, daß es manchmal schwer ist, ein solches Männchen von einem echten Weibchen

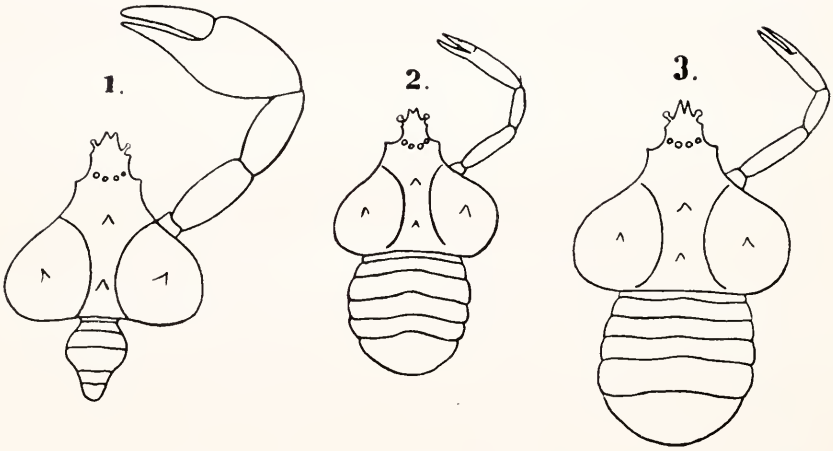


Fig. 112.
1 ♂ von Inachus, 3 ♀ desgl., 2 Parasitär kastriertes ♂. Nach Smith.

zu unterscheiden. Fig. 112 zeigt das Männchen von Inachus mit dem charakteristischen schmalen Abdomen und der großen Schere, *c* das Weibchen mit den entgegengesetzten Charakteren und *b* das vollständig dem Weibchen gleichende kastrierte Männchen.

Es geht also in diesem und ähnlichen Fällen von der Geschlechtsdrüse eine Wirkung auf die Außeneigenschaften aus, die für das Zustandekommen normaler sekundärer Geschlechtscharaktere nötig ist und deren Fehlen unter Umständen diese Charaktere in ihr Gegenteil verkehrt. Vergleichen wir die beiden geschilderten Typen miteinander, so muß dei Vererbungsgrundlage ja die gleiche sein, die es bedingt, daß im

Normalfalle jedes Geschlecht seine richtigen sekundären Charaktere erhält. Im ersteren Falle aber ist mit dem Ablauf des Vererbungsmechanismus, also mit der Befruchtung, auch das Gesamtresultat festgelegt. Im zweiten dagegen ist das Resultat noch labil und wird erst durch die Einwirkung der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüse in seine Richtung gelenkt.

Die Frage nun, zu deren Beantwortung wir das Verhalten der sekundären Geschlechtscharaktere studieren, lautete ja: Ist ein Geschlecht heterozygot und das andere homozygot und besagt das, daß ein Geschlecht die Charaktere des anderen mitenthält, das andere dagegen nicht? Es ist klar, daß eine Antwort besonders leicht aus jenen Tatsachen des 2. Typus abgeleitet werden kann. Denn wenn die sekundären Charaktere von der Anwesenheit der Geschlechtsdrüse abhängig sind, so ist damit die Methode gegeben, wie festgestellt werden kann, ob ein Geschlecht die Charaktere des anderen mit enthält oder nicht. Bei dem Typus der völligen gegenseitigen Unabhängigkeit ist es natürlich viel schwerer, einen derartigen Nachweis zu erbringen; falls er aber gelingt, muß er dann um so größere Beweiskraft beanspruchen.

Die Betrachtung des Verhaltens der sekundären Geschlechtscharaktere bei der Vererbung und in besonderen physiologischen Verhältnissen hatten schon Darwin zu dem Schluß geführt, daß jedes Geschlecht die Eigenschaften des anderen latent mit enthalten müsse. Der Hahn überträgt die Eigenschaft guten Eierlegens auf seine Nachkommenschaft, der Stier eine hohe Milchleistung. Tritt aber eine Fasanenhenne in eine Kreuzung, so führt sie den Schwanzschmuck des Männchens in diese ein. Eine alte Ente wird hahnenfedrig, sieht wie ein Erpel aus, ein kastrierter Erpel kann völlig das Kleid der Ente tragen. Gelegentlich kommen in der Natur Schwammspinnermännchen vor, die ein Gemisch von beiderlei Geschlechtscharakteren zeigen, gynandromorph sind, aber auch Weibchen kommen vor, für die das gleiche zutrifft. Ganz entsprechendes gilt auch für das Pflanzenreich: Correns zeigte, daß bei der Lichtnelke das ♀ die Pollenform des ♂ vererbt, das ♂ Samenkapselcharaktere des ♀. Das sieht nun allerdings aus, als ob das Hetero-Homozygotieschema nicht stimmen könne, daß vielmehr jedes Geschlecht mit dem anderen heterozygot ist. De Meijere hat denn auch

auf Grund von später zu besprechenden Versuchen über die Vererbung des Geschlechtspolymorphismus diesen Schluß gezogen und spricht von einer getrennten Vererbung der Geschlechter. Wäre derartiges der Fall, dann könnte man wohl kaum die strikte mendelistische Erklärung der Geschlechtsvererbung aufrecht erhalten. Ich habe aber nun zeigen können, daß man trotzdem das mendelistische Hetero-Homozygotieschema mit den Tatsachen der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere in Harmonie bringen kann, und eine befriedigende mendelistische Formulierung für den Vererbungsvorgang gefunden.

Wenn einerseits jedes Geschlecht die Charaktere des anderen mit enthält, aber normalerweise nicht zeigt, andererseits der typische Vererbungsvorgang sich so leicht erklären läßt, wenn ein Geschlecht hetero-, das andere homogametisch ist, so wird dem durch folgende Formulierung Rechnung getragen: Nennen wir den Erbfaktor, der den weiblichen sekundären Geschlechtscharakteren zugrunde liegt, G, und den für die männlichen Charaktere A, so müssen beide Geschlechter beiderlei Faktoren besitzen. Da aber ein Geschlecht heterozygot ist, so muß dort einer dieser Faktoren in heterozygotem Zustand enthalten sein. Da ferner normalerweise jedes Geschlecht nur seine Charaktere zeigt, so muß zwischen den Faktoren ein derartiges epistatisches Verhältnis bestehen, daß ein Faktor in der richtigen Weise den anderen unterdrückt, etwa in gleicher Weise wie das bei den verschiedenen Farbfaktoren der Mäuse der Fall war. Setzen wir den Fall, das weibliche Geschlecht sei das heterozygote, wie es bei den Schmetterlingen der Fall sein muß, so heißen die Formeln für die sekundären Geschlechtscharaktere $GGAa$ = ♀ und $GGAA$ = ♂. Das ♀ wäre also ebenso wie das ♂ in den weiblichen Charakteren homozygot, in den männlichen aber heterozygot, das Männchen aber auch in diesen homozygot. Wir müssen uns nun das epistatische Verhältnis so vorstellen, daß A über G epistatisch ist, dagegen zwei G ein A unterdrücken. Man könnte vergleichsweise annehmen, daß diesen Erbfaktoren in ihrer Potenz, ihrer Durchschlagskraft ein bestimmter meßbarer Wert zukommt. In der Tat kommt die mendelistische Forschung immer mehr dazu, eine solche Annahme zu machen, von der wir auch schon in der vorigen Vorlesung hörten und zwar bei allen möglichen Faktoren. Schon die Idee, daß eine Portion eines Erb-

faktors einen anderen Effekt hervorrufen kann als 2 oder gar 3 Portionen, arbeitet mit dieser Grundvorstellung. Auch ihr sind wir ja schon be-

Fig. 113.
Lymantria dispar. Oben das große Weibchen und kleine Männchen. Unten zwei Männchen, mit gynandromorphem Mosaikkleid.

gegnet und können hier zufügen, daß sie zuerst von Correns für die Maisxenien ausgesprochen wurde, wo die Möglichkeit besteht, einen Faktor in 1, 2 und 3 Portionen zu studieren. Nehmen wir nun etwa an, *A* hätte den Wert 60 und *G* = 40, so würde bei der männlichen Formel *AA GG AA* der Wert 120 zukommen und damit den männlichen Faktoren das Übergewicht über die weiblichen, nämlich *GG* = 80, verleihen; bei der weib-

Fig. 113a.
Gynandromorphes ♀ von Lymantria dispar.

lichen Formel *GGAa* bliebe der Wert 80 für *GG*, aber *Aa* hätte ja nur 60, so daß hier *A* unterdrückt werden kann.

Die Richtigkeit dieser Formulierung ließ sich nun durch die eigentümlichen Resultate der Kreuzung des Schwammspinners Lymantria dispar mit seiner japanischen Varietät japonica beweisen. Wir haben ja schon oben erfahren, daß diese Art einen besonders deutlichen sexuellen Dimorphismus zeigt (Fig. 113). Wird diese Kreuzung so ausgeführt, daß japonica ♀ × dispar ♂ gekreuzt wird, so sind die Bastarde normal. Bei der reziproken Kreuzung dispar ♀ × japonica ♂ sind jedoch alle ♀♀ gynandromorph[1] und nur die ♂ normal. Diese gynandromorphen Weibchen haben äußerlich teilweise bis ganz das Kleid des Männchen und auch in dem charakteristischen Kopulationsapparat zeigt sich ein männlicher Einschlag, so daß man eine vollständige Reihe von einem weiblichen bis zu einem fast männlichen Apparat finden kann. Innerlich aber sind es echte Weibchen, von denen man gelegentlich sogar Nachwuchs erzielen kann. Umstehende Fig. 113 und 113*a* zeigen solche Weibchen verglichen mit einem normalen Pärchen, und in Fig. 114 ist auch eine Serie derartiger Kopulationsapparate weiblicher Gynandromorphen wiedergegeben. Gewinnt man nun aus diesen Bastarden F_2, so tritt eine Spaltung in normale und gynandromorphe ♀ ein. Diese Tatsachen lassen sich nun auf Grund obiger Erbformel erklären, wenn man nur annimmt, daß bei den beiden gekreuzten Rassen die betreffenden Erbfaktoren verschiedene Potenz haben. Wir können einmal wie oben annehmen, daß bei L. dispar $A = 60$, $G = 40$ wäre; bei L. japonica aber könnte $A = 120$, $G = 80$ sein. Schreiben wir die hochpotenzierten Faktoren fett, so ist die Formel für dispar *GGAa* = ♀, *GGAA* = ♂, die für japonica aber ***GGAa*** = ♀, ***GGAA*** = ♂. Wird japonica ♀ mit dispar ♂ gekreuzt, so sind die F_1 ♀ = *GGAa*, die ♂ = *GGAA*. An dem epistatischen Wertverhältnis wird dadurch nichts geändert. Wird dagegen dispar ♀ × japonica ♂ gekreuzt, so heißen in F_1 die ♀ ***GGAa*** und die ♂ ***GGAA***. Jetzt entstehen ♀, bei denen *GG* nicht mehr über *A* überwiegen, denn *GG* = 120 und *Aa* auch = 120: und das sind eben die gynandromorphen ♀, die beiderlei Charaktere gemischt zeigen. Es muß

[1] Unter gewissen Bedingungen; das Resultat kann auch ein anderes sein, wie sich aus der Erklärung ergibt und meine neusten Ergebnisse beweisen.

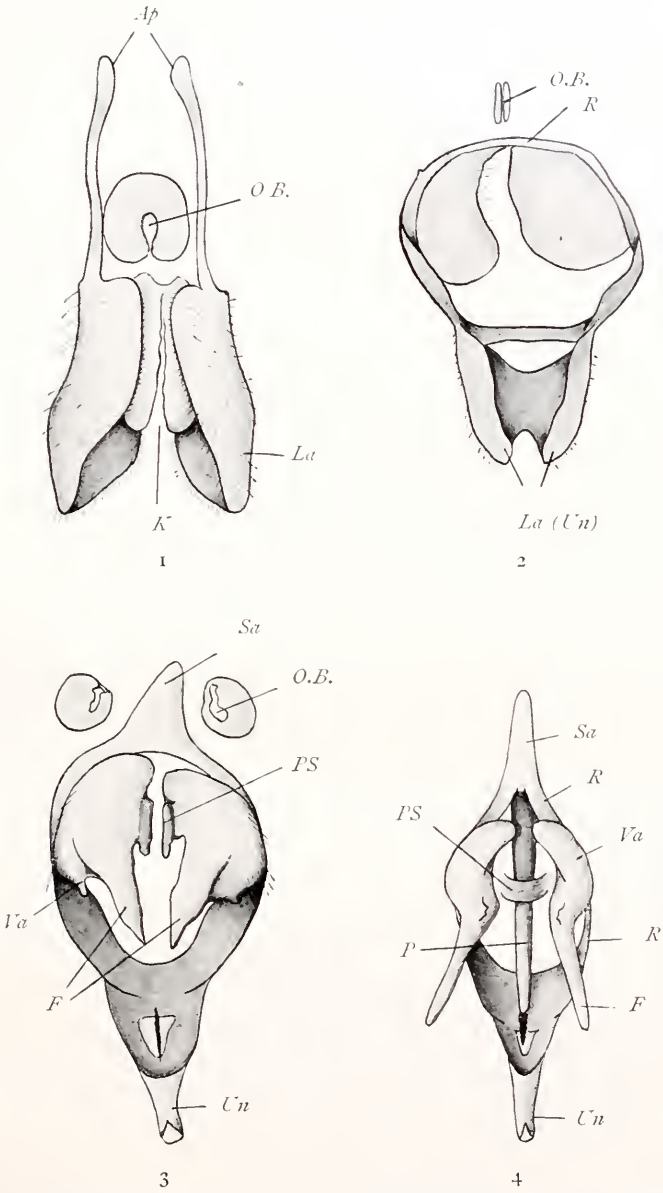


Fig. 114. Kopulationsapparate von Lymantria dispar 1 ♀, 4 ♂, 2 und 3 schwach und stark gynandromorphe ♀. Weibliche Teile: *Ap* Apophysen, La laminae, *O.B.* Ostium bursae. Männliche Teile: *P* Penis mit Penisscheide *PS*, *L* Ring, *Sa* Saccus, *Un* Uncus, *Va* Valven mit Fortsatz *F*. Nach Poppelbaum.

dann nur noch nachgewiesen werden, daß ein Grund zu der Annahme solcher Potenzdifferenzen zwischen den beiden Formen besteht. Der Nachweis konnte so geführt werden, daß es durch Inzucht möglich ist, die Potenz der Faktoren zu schwächen und dann entsprechend andere Ergebnisse zu erzielen. Ferner war mir es in der allerletzten Zeit möglich, auf dem Weg der theoretisch vorauszusagenden Faktorenkombination genau in dem berechneten Zahlenverhältnis die schon aus der Natur bekannten gynandromorphen ♂ (sogen. Farbenzwitter) von der Formel *GGAA* zu erziehen, wie sie in Fig. 113 abgebildet sind, bei denen also *GG* dem *AA* die Wage halten muß. Die benutzten Formeln bestehen also sichtlich zu Recht und zeigen, daß zwar in der Tat ein Geschlecht in bezug auf die sekundären Geschlechtscharaktere heterozygot ist, trotzdem aber jedes auch die Charaktere des anderen trägt.

Wir haben nun die sekundären Geschlechtscharaktere ja nur als Marke benutzen wollen, um daraus auf die Vererbung des Geschlechts selbst, das ja konkordant damit vererbt wird, schließen zu können. Ist jene Formel richtig, so folgt daraus, daß auch für die Geschlechtsvererbung die Formel analog lauten muß, d. h. für Männlichkeit wie für Weiblichkeit muß es besondere Bestimmungsfaktoren geben, von denen einer in einem Geschlecht heterozygot ist, und das ist derjenige, der über den anderen epistatisch ist. Es sei *F* der Faktor für Weiblichkeit, *M* der für Männlichkeit, so heißt bei weiblicher Heterozygotie (Abraxastypus) die Formel: *FFMm* = ♀, *FFMM* = ♂, bei männlicher Heterozygotie (Drosophilatypus) *MMFf* = ♂ und *MMFF* = ♀. Da die sekundären Geschlechtscharaktere konform mit dem Geschlecht vererbt werden, so muß die Erbformel für beide zusammen lauten (*FG*)(*FG*)(*MA*)(*ma*) = ♀, (*FG*)(*FG*)(*MA*)(*MA*) = ♂ im Falle des Abraxastypus. Es hat sich nun gezeigt, daß diese Formulierung nicht nur allen bisher besprochenen Tatsachen gerecht wird, sondern auch eine Reihe weiterer mit dem Geschlecht in Zusammenhang stehender Vererbungsmodi als einfache Konsequenz ableiten läßt[1]. Hier sind wir nun aber an einen Punkt ge-

[1] In jüngster Zeit ist mir auch hierfür der Beweis geglückt, indem sich für die Geschlechtsfaktoren das gleiche erzielen ließ, wie für die der sekundären Charaktere, nämlich unnormale Potenzkombinationen und damit Umwandlung von ♀ in Zwitter und Männchen.

langt, an dem wir den bisherigen Gang unserer Darstellung unterbrechen müssen, um einmal wieder zu den Tatsachen der Zellenlehre zurückzukehren. Es hat sich nämlich gezeigt, daß gerade für die Lösung des Problems der Geschlechtsvererbung die zytologischen Tatsachen von größter Bedeutung sind und speziell eine so genaue Parallele zu den Ergebnissen der Mendelforschung liefern, daß eine erfolgreiche Betrachtung des Geschlechtsproblems gleichmäßig mit beiden Forschungsrichtungen arbeiten muß. Dazu soll uns nun die folgende Vorlesung instand setzen.

Fünfzehnte Vorlesung.

Die zellulären Grundlagen der Bastardlehre. Mendelismus und Chromosomentheorie. Geschlechtschromosomen und Heterogametie.

Die Erfolge, die die Anwendung der Zellenlehre auf das Geschlechtsproblem erzielte, basieren begreiflicherweise auf den gesamten Grundvorstellungen über die zelluläre Grundlage der Vererbung, wie wir sie in der 1. Vorlesung schon kurz entwickelten, und deshalb müssen wir auch jetzt auf ihnen aufbauen, indem wir vor allem einmal die Beziehung zu den Ergebnissen der Mendelforschung herstellen.

Bei der Besprechung der Hauptergebnisse der Bastardlehre sahen wir, daß die Resultate einer jeden Kreuzung in erster Linie bedingt sind durch die ererbte Konstitution der Gameten oder Geschlechtszellen. Und da liegt es nahe, sich die Frage vorzulegen, ob es nicht möglich sein sollte, durch das Studium jener Zellen und das Verhalten ihrer Bestandteile etwas weiter in das Wesen der Vererbungserscheinungen einzudringen. Nun haben die außerordentlich eingehenden morphologischen wie experimentellen Studien der letzten Jahrzehnte uns gerade mit der Lebensgeschichte der Geschlechtszellen in so gründlicher Weise bekannt gemacht, daß man wohl sagen kann, daß, wenn überhaupt in dieser Richtung etwas zu erreichen ist, wenigstens der Weg schon sichtbar sein muß. Es hat sich nun in der Tat ergeben, daß man imstande ist, eine enge Beziehung zwischen den Erscheinungen der Geschlechtszellengeschichte und der experimentellen Erblichkeits-

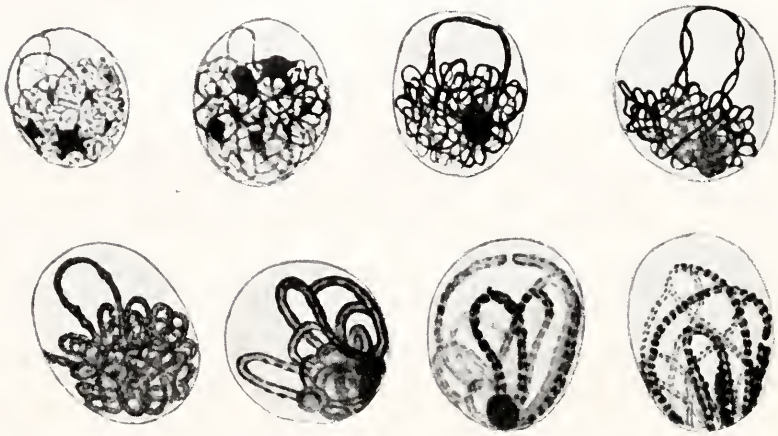
lehre zu statuieren. Ihr Wert für die weiteren Fortschritte der Erblichkeitslehre wird allerdings sehr verschieden eingeschätzt. Es ist bemerkenswert, daß gerade manche führenden Geister der Vererbungswissenschaft sich den Ergebnissen der Zellforschung gegenüber ablehnend verhalten. So zitiert Johannsen gelegentlich Galtons Satz: „Die Zellen und ihr Inhalt sind für die mikroskopierenden Biologen ungefähr dasselbe wie die Briefbündel enthaltenden Postsäcke für Neugierige am Fenster eines Postamts. Die Leute können schon gewisse Schlüsse über den Postdienst machen — aber was in den Briefen steht, können sie gar nicht wissen.“ Seine eigene Ansicht harmoniert recht wohl mit solchem extremen Skeptizismus: „Es will mir scheinen, daß die hohe Entwicklung, welche die Zytologie in der neuesten Zeit erreicht hat, für die eigentlichen Erblichkeitsstudien gar nicht fruchtbar gewesen ist, ... Wer weiß, wir erleben vielleicht, daß die berühmten Chromatingebilde sich als für Erblichkeit irrelevant zeigen, während nicht sichtbare chemische Konstellationen als Grundlage der in Frage kommenden Einzeleigenschaften angenommen werden.“ Man muß in der Tat zugeben, daß es bisher sich empfahl, in diesen Dingen nicht gar zu optimistisch zu sein; sicher hatte Tschermak im wesentlichen recht, wenn er meinte, daß es besser sei, wenn die zelluläre und biologische Erblichkeitsforschung zunächst rein auseinander gehalten werden. Ohne Zweifel ist die Gefahr von Zirkelschlüssen bei unvorsichtiger Vermengung der Ergebnisse der beiden Richtungen gegeben. Andererseits darf aber nicht verkannt werden, daß die Studien an den Geschlechtszellen zu so bemerkenswerten Resultaten geführt haben, daß die experimentell-biologische Arbeitsrichtung sie unmöglich vernachlässigen kann. Auch die Entwicklungsmechanik hatte sich von der Zellenlehre abgewandt, ja ein berühmter Führer jener Disziplin meinte einmal, die Zelle sei überhaupt kein selbständiges Objekt kausal-experimenteller Forschung. Und doch ist diese Wissenschaft jetzt an einem Punkte angelangt, an dem die zellulären Studien beginnen in das Zentrum der Fragestellung zu rücken. Wir glauben aber, daß die Zeit der vorsichtigen Zurückhaltung nunmehr überwunden ist. Denn es zeigt sich mit jedem Tage mehr, wie gerade in den verwickeltsten Fällen der Erblichkeitslehre sich die Zellforschung als Lichtspenderin erweist. Und das trifft gerade für die Be-

ziehungen zum Geschlechtsproblem zu, von denen wir ja hier ausgehen. Wir können jetzt schon sagen, daß gewisse ungewöhnlich verwickelte Vererbungsfälle im selben Augenblick einfach und durchsichtig werden, in dem sie auf die Zellenlehre bezogen werden. Wir werden das bald beweisen können; beginnen wir jetzt mit den Grundtatsachen.

Wir wissen aus der einleitenden Vorlesung, daß in dem Zellkern der Träger der Erblichkeit zu erblicken ist. Wir wissen weiterhin, daß mit aller Wahrscheinlichkeit innerhalb des Kerns die Chromosomen das materielle Substrat darstellen, an das die Erblichkeitserscheinungen geknüpft sind, gleichgültig ob wir sie uns als auf materielle Partikelchen lokalisiert vorstellen oder nicht. Sodann wissen wir, daß die Zahl dieser Chromosomen für jede Organismenart konstant ist, daß aber wahrscheinlich die einzelnen Chromosomen qualitativ verschieden sind. Endlich wissen wir, daß bei der normalen Befruchtung Ei und Samenzelle die gleiche Zahl und die gleichen Qualitäten von Chromosomen im Befruchtungskern zur Vereinigung bringen. Diese Zahl ist aber die Hälfte der Normalzahl, so daß letztere nach der Befruchtung wieder hergestellt ist. Es richtete sich nun die Aufmerksamkeit der Forscher vor allem auf die Frage, wie diese Zahlenhalbierung vollzogen wird, und die Forschungen über diesen Punkt sind es, von denen aus die Beziehungen zwischen zellulären Vorgängen und Bastardlehre sich feststellen ließen.

Eine jede befruchtungsbedürftige Geschlechtszelle, Ei oder Samenzelle tierischer oder pflanzlicher Natur (im Pflanzenreich sind vielfach die hier behandelten Prozesse durch den eigenartigen Generationswechsel nicht direkt mit der Geschlechtszellenbildung verknüpft, was aber keine prinzipielle Änderung bedingt) erfährt, bevor sie befruchtungsfähig wird, eine zweimalige Teilung. Diese Reifeteilungen sind es, die auf das engste mit der Halbierung der Chromosomenzahl zusammenhängen. Nun zeigte es sich aber, daß bereits im Beginn dieser Teilungen in der mitotischen Figur nur die Hälfte der der Art zukommenden Chromatinelemente sichtbar ist; die Elemente unterscheiden sich allerdings deutlich von gewöhnlichen Chromosomen durch den Aufbau aus mehreren Teilstücken; man nennt sie wegen einer besonders typisch auftretenden Einteilung Tetraden. Ihre Entstehung muß somit zuerst

klar sein, ehe ihre Verteilung bei den Reifeteilungen verstanden werden kann. Wurde nun das Verhalten des Kernchromatins der Geschlechtszellen soweit zurückverfolgt, bis man an den Punkt ankam, an dem sie soeben aus der letzten Teilung der Urgeschlechtszellen hervorgegangen waren, — es folgt also bis zur Reifeteilung keine weitere Teilung mehr,



A

B

Fig. 115.
A Acht aufeinanderfolgende Stadien der synaptischen Phänomene im Spermatozytenkern von Fasciola hepatica. Nach Schellenberg.

B Bukettstadium aus einer Spermatozyte von Pamphagus zur Demonstration der feineren Chromosomenstruktur. Nach Granata.

die Zwischenzeit in der Entwicklung wird vielmehr durch das Wachstumsstadium der Geschlechtszellen ausgefüllt — so fand man stets, daß im Kern eine Reihe absonderlicher Veränderungen des Chromatins vorgingen. Sie beginnen mit einer dichten Aufknäuelung des Chromatinfadens, die man Synapsis nennt; die nun folgenden Umwandlungen erscheinen besonders markant im Bukettstadium, in dem die einzelnen

Schleifen, in die sich nach der Synapsis der Faden auflöst, sich gegen einen Kernpol orientieren. Und als Schluß der synaptischen Phänomene, wie man auch die ganze Periode nennt, aus der sich einige Stadien in Fig. 115 reproduziert finden, erscheint dann zum erstenmal im Kern die halbe, reduzierte Zahl der Chromosomen in Tetradenform. Kein Zweifel, daß hier während der Synapsis die Halbierung der Chromosomenzahl zur Halbzahl von Tetraden stattfinden muß.

Über die Art, wie dies geschieht, gehen die Meinungen auseinander. Wenn wir uns der einfachsten Auffassung hier der leichteren Darstellbarkeit halber anschließen — wir haben ja in dieser Vorlesung darauf verzichtet, strittige Punkte zu erörtern, werden einer anderen Auffassung außerdem noch begegnen — so ereignet sich der Vorgang der Tetradenbildung, die Pseudoreduktion, in der Art, wie es nebenstehendes Schema,

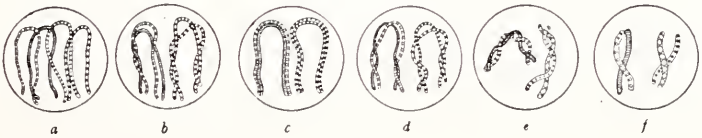


Fig. 116.
Schema der Bildung der Doppelchromosomen während der Synapsis. *a* die 4 Chromosomenformen, *b* die parallele Konjugation, die in *c* vollendet ist, *a—f* Verkürzung zu den 2 Doppelchromosomen (Tetraden). Nach Grégoire.

Fig. 116, wiedergibt. Es sind 4 verschiedene Chromosomenschleifen angenommen, die durch verschiedene Schraffierung unterschieden sind. Diese legen sich, wie *b* zeigt, paarweise parallel aneinander, konjugieren, so daß dann die im Bukettstadium vorhandenen — Fig. 115 — verdoppelten Chromosomenschleifen aus zwei eng miteinander verbundenen Einzelchromosomen bestehen, wie Fig. *c* zeigt. Die weiteren Umwandlungen *d—f* bestehen nur in charakteristischen Verkürzungen, die schließlich zu den verschiedenartig gestalteten Tetraden der Reifeteilung führen. Die Pseudoreduktion während der Synapsis besteht also darin, daß sich je zwei Chromosomen vereinigen; jede Tetrade, die in die Reifeteilung eintritt, setzt sich also, welches auch ihre Form sei, aus zwei ganzen vereinigten Chromosomen zusammen. Es sind also im Beginn der Reifeteilung noch alle Chromosomen in den Geschlechtszellen vorhan-

den, aber sie sind paarweise zur halben Zahl von Chromatinelementen, den Tetraden, vereinigt. Und jetzt sind wir vorbereitet zu erfahren, was in den Reifeteilungen geschieht: Das Wesen der Reifeteilungen besteht darin, daß in einer von beiden die paarweise miteinander vereinigten ganzen Chromosomen voneinander getrennt werden, so daß jetzt jede Tochterzelle nicht nur die halbe Zahl von Chromatinelementen, sondern auch die halbe Zahl der vorhandenen Chromosomen besitzt.

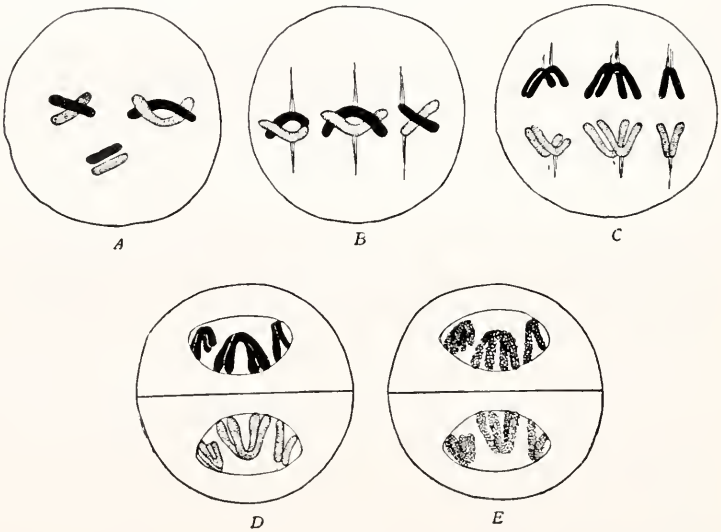


Fig. 117.
Schema des Verlaufes der Reduktionsteilung bei Annahme von drei Tetraden. Erklärung im Text. Nach Grégoire.

Fig. 117*A*—*E* und 118*A*—*C* geben den Verlauf der zwei Reifeteilungen in einem Schema wieder, das sich ebensogut auf tierische Samenzellen als auf pflanzliche Pollenkörner beziehen kann. Bei den Eizellen ist die Reifung im Prinzip ebenso und nur im Detail insofern verschieden, als von den 4 entstehenden Zellen 3 winzig klein und als sogenannte Richtungskörper nicht mehr befruchtungsfähig sind, wie aus der Fig. 2 der 1. Vorlesung zu erkennen ist. Es ist in nebenstehendem Schema angenommen, daß die Normalzahl der Chromosomen sechs beträgt. In der reifefähigen Geschlechtszelle finden sich somit 3 Chromatinelemente,

von denen jedes aus zwei Chromosomen, einem schwarzen und einem punktierten zusammengesetzt ist. Es ist hier nun angenommen, daß die erste der beiden Reifeteilungen diejenige ist, in der die ganzen Chromosomen voneinander entfernt werden, die Reduktionsteilung. In *B* sieht man die Chromatinelemente in der Äquatorialplatte der (nur angedeuteten) Teilungsfigur eingestellt. In *C* weichen aber zu jedem Teilungspol entweder schwarze oder punktierte Chromosomen auseinander. Daß hier nun ein jedes bereits wieder doppelt erscheint, ist eine unwesentliche Besonderheit: die Teilung der Chromosome für die zweite Reifeteilung wird so früh schon angedeutet; in vielen Fällen geschieht das sogar schon auf dem Stadium *A*. Die beiden aus der 1. Reifeteilung

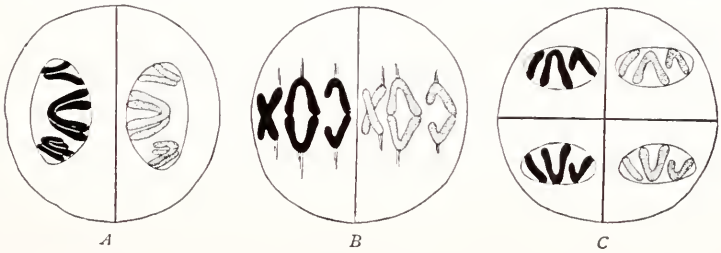


Fig. 118.
Schema des Verlaufes der Äquationsteilung, an Fig. 117 anschließend. *A* folgt auf 117 *E*, ist nur um 90° gedreht. Nach Grégoire.

hervorgegangenen Zellen haben somit jede (*D*) die Hälfte der (längsgespalten erscheinenden) Chromosomen, jede 3 von den 6 Chromosomen, die den Zellen sonst typisch zukämen. Fig. 118 *A*, *B*, *C* zeigt dann den Verlauf der 2. Reifeteilung. Sie geht wie eine gewöhnliche Zellteilung vor sich, bei der die einzelnen Chromosomen der Länge nach halbiert werden, was ja schon vorher in der Verdoppelung in Fig. 117 *C* angedeutet war. Diese sogenannte Äquationsteilung, deren Bedeutung übrigens bei dieser Darstellungsweise gänzlich unklar ist, hat für die weiteren Betrachtungen zunächst keine Bedeutung. Das gesamte Interesse konzentriert sich auf die Reduktionsteilung, bei der die ganzen Chromosomen auf zwei Zellen verteilt werden.

Im Schema ist es nun so dargestellt worden, daß die eine Zelle alle schwarzen, die andere alle punktierten Chromosomen erhielt. Und das

führt zu der Frage, ob es denn gleichgültig ist, in welcher Weise die Verteilung erfolgt. Die Antwort können wir bereits auf Grund dessen geben, was wir in der ersten Vorlesung erfuhren. Wie wir dort hörten, gelang Boveri der Beweis, daß die verschiedenen Chromosomen einer Zelle verschiedene Qualität haben. Wir wissen ferner, daß die Samenzelle mit ihrer Chromosomenhälfte die gleichen Eigenschaften zu übertragen imstande ist, wie die Eizelle mit der ihrigen. Denn bei der Bastardierung ist es meist gänzlich gleichgültig, welche von den Elternformen der Vater bzw. die Mutter ist. Aber auch jede reife Geschlechtszelle muß allein in ihrer Chromosomenhälfte sämtliche Eigenschaften vertreten besitzen. Denn aus einem Seeigelei entsteht bei künstlicher Parthenogenese der gleiche Seeigel wie aus dem befruchteten Ei, und ein kernloses Seeigeleifragment, das befruchtet wird, also nur den Samenkern enthält (sozusagen männliche Parthenogenese) gibt ebenfalls eine richtige Seeigellarve. Es muß also der reife Ei- wie Samenkern sämtliche Chromosomenarten, eine ganze „Chromosomengarnitur" (Heider) besitzen. Das befruchtete Ei muß somit jede Chromosomenart zweimal enthalten, nämlich einmal mütterlicher, einmal väterlicher Herkunft. Wenn sich also die Geschlechtszellen der kommenden Generation bilden, müssen sie ebenfalls zur Hälfte väterliche, zur Hälfte mütterliche Chromosomen enthalten, die ihnen im Laufe der Zellgenerationen vom Ei her durch die ganze Entwicklung hindurch — die Keimbahn! — überliefert wurden. In der Synapsis vereinigen sich aber die Chromosomen paarweise; in der Reduktionsteilung werden die Paare auf zwei Zellen verteilt; jede der Zellen besitzt wieder alle Chromosomenarten, die vor der Reifung doppelt vorhanden waren; von diesen stammte die Hälfte von dem Vater, die Hälfte von der Mutter: Folglich können die beiden Chromosomen, die sich in der Synapsis vereinigten, nur je ein väterliches und je ein mütterliches Chromosom der gleichen Qualität gewesen sein!

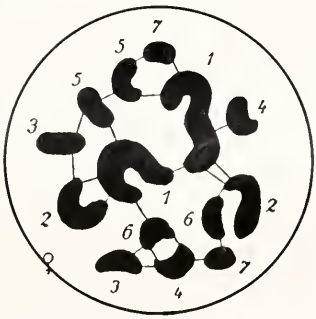


Fig. 119.
Die Chromosomengarnitur einer Ureizelle der Wanze Protenor belfragei mit 14 Chromosomen, die sich in 7 unter sich verschiedene Paare ordnen lassen. Nach Wilson.

Nun gibt es Objekte, bei denen die Verschiedenheit der Chromosomen

nicht nur in mühsamem Experiment erschlossen werden kann, wo sie vielmehr dem Auge sichtbar ist. Nebenstehende Fig. 119 gibt den Chromosomenbestand einer Wanze wieder, der deutlich die verschiedene Größe und Form der einzelnen Chromosomen zeigt. Und in solchen Fällen wurde nun des öfteren festgestellt, daß jede Größenart von Chromosomen zweimal vorhanden ist. In der Abbildung sind sie durch gleiche Nummern gekennzeichnet. Nach der Pseudoreduktion in der Synapsis sind aber, wie wir wissen, die Chromosomen paarweise zu Dop-

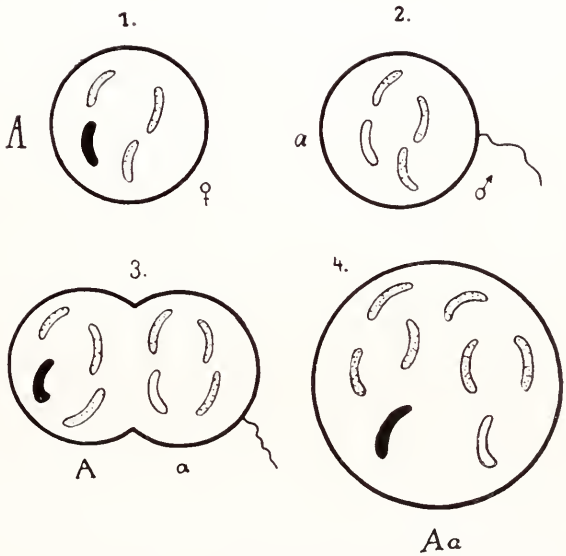


Fig. 120.
Schema des Verhaltens der Chromosomen bei der Bastardbefruchtung (in Anlehnung an Heider).

pelelementen vereinigt, die nun wieder alle jene Chromosomengrößen aufweisen. Es haben sich somit je zwei gleichwertige Chromosomen vereinigt. Nach dem vorhin Ausgeführten können dies aber nur je ein vom Vater und ein von der Mutter stammendes Element gewesen sein. Da nun in der Reduktionsteilung die Chromosomenpaare voneinander getrennt werden, so ist damit auch gesagt, daß diese Teilung väterliche und mütterliche Chromosomen trennt.

Und nun kehren wir zu unserem Ausgangspunkt zurück. Angenom-

men, die Chromosomen sind die Träger der erblichen Eigenschaften, und angenommen, ein Chromosom bedinge eine Einzeleigenschaft, dann können wir uns in folgender Weise ableiten, was mit den betreffenden Chromosomen bei einer Bastardierung geschieht. Setzen wir den Fall,

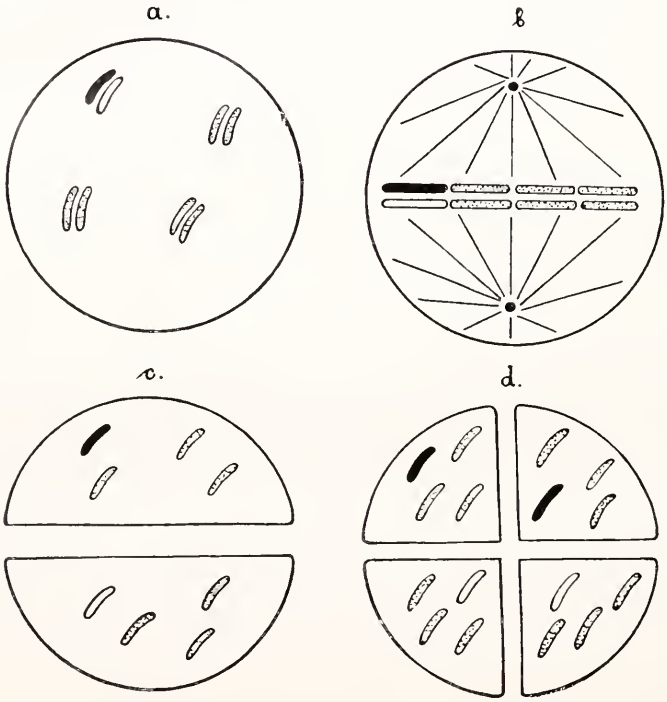


Fig. 121.
Das Verhalten der Chromosomen bei der Reifung der Geschlechtszellen des Bastards *Aa* von Fig. 120, schematisch dargestellt.

die Normalzahl beider Bastardeltern sei 8 Chromosomen, so haben ihre Geschlechtszellen als reduzierte Zahl 4. Nehmen wir nun an, von diesen vieren bedinge eines bei der Bastardmutter ein schwarzes Fell. Wir können dann die 3 Chromosomen der reifen Eizelle, die zu den anderen Eigenschaften des Tieres gehören, punktiert wiedergeben und das Schwarzfellchromosom schwarz. Der Bastardvater unterscheide sich von der Mutter durch ein weißes Fell und habe dementsprechend außer den drei punktierten ein weißes Chromosom. Die Geschlechtszellen der *P*-Generation sehen dann so aus, wie es Fig. 120 1, 2 zeigt. 3 gibt

deren Vereinigung bei der Befruchtung wieder und 4 zeigt den Chromosomenbestand des Bastards in F_1. Fig. 121 stellt nun dar, wie in diesem Bastard die Reifung der Geschlechtszellen verlaufen muß. In der Synapsis vereinigen sich die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise. Es kommen somit 3 punktierte Paare zusammen und natürlich auch das schwarze Fellfarbechromosom mit dem weißen Vertreter der entsprechenden Eigenschaft (*a*). So treten nun die Chromosomenpaare in die Reduktionsteilung ein (*b*) und werden

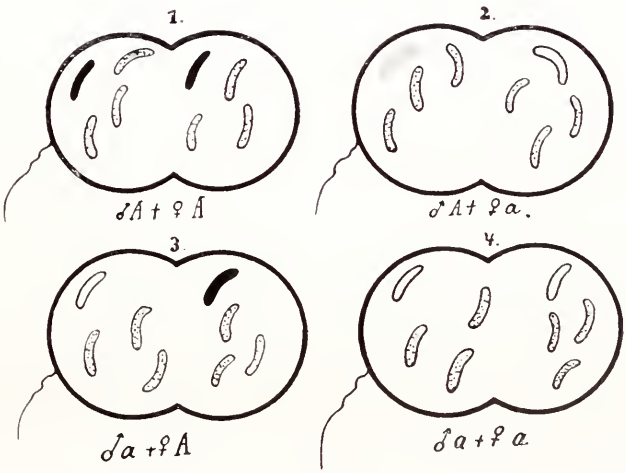


Fig. 122.
Schema der 4 Möglichkeiten der Befruchtung zwischen zwei Gameten des Bastards *Aa*, deren Bildung in zwei nach den Farbchromosomen verschiedenen Arten Fig. 121 zeigte.
NB. In 2 fehlt aus Versehen in der linken Zelle das schwarze Chromosom.

dort auseinandergeteilt, so daß jede Tochterzelle drei punktierte Chromosomen erhält, die eine aber dazu ein schwarzes, die andere ein weißes (*c*). Da aber die zweite Reifeteilung, die eine gewöhnliche Zellteilung darstellt, an dieser Verteilung nichts mehr ändert, so ist das Endresultat, daß zwei Sorten von Geschlechtszellen entstehen: eine, die in bezug auf die Fellfarbe nur das schwarze Chromosom, eine die nur das weiße enthält, d. h. mit anderen Worten, nichts anderes als in bezug auf jene Eigenschaften reine Gameten (*d*). Es werden also von beiden Geschlechtern in F_1 diese zwei Sorten von Gameten, und zwar in gleicher Zahl,

gebildet. Bei der Befruchtung zwischen zwei solchen Bastardindividuen können sich somit die Geschlechtszellen auf 4 Arten je nach Zufall zusammenfinden, wie es Fig. 122 zeigt. Entweder kommen zwei Gameten mit schwarzen Chromosomen zusammen, oder die Samenzelle hat das schwarze, die Eizelle das weiße Chromosom oder das Umgekehrte ist

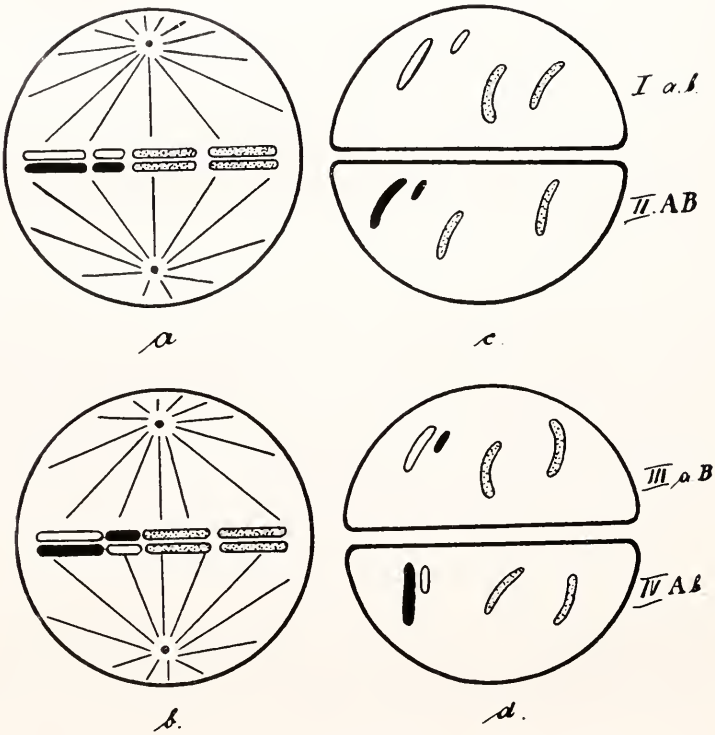


Fig. 123.
Die zwei möglichen Arten der Verteilung von 2 verschiedenen Chromosomenpaaren bei der Reifeteilung der Geschlechtszellen eines Dihybriden. Es können 4 Arten von Gameten I—IV gebildet werden.

der Fall, oder endlich beide kopulierende Gameten haben das weiße. Nennen wir das schwarze Chromosom aber A, das weiße a, so haben wir hier ganz klar das Mendelsche Spaltungsverhältnis für $F_2 : AA : Aa : aA : aa$.

Es ist klar, daß das, was jetzt für ein Chromosom ausgeführt wurde, ebensogut sich für mehrere ausführen läßt. Die folgenden Figuren 123, 124 stellen das gleiche für zwei Eigenschaftsträgerpaare dar, um zu zeigen,

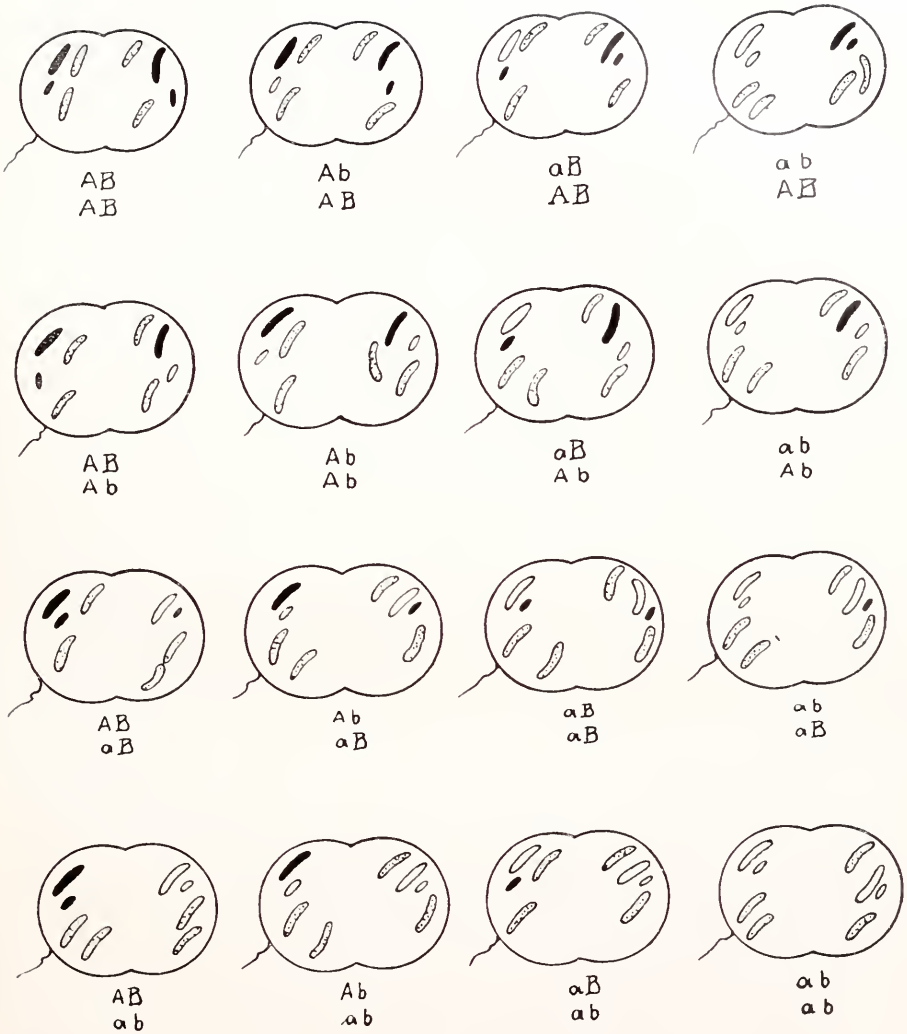


Fig. 124.

Die 16 Möglichkeiten, in denen sich die 4 Gametenarten des Dihybriden zur Erzeugung von F_2 kombinieren können. Die Buchstabensymbole ergeben das Kombinationsschema des Dihybridismus.

daß auch das völlig unabhängige Mendeln einer jeden Einzeleigenschaft in den Chromosomenverhältnissen eine gute Darstellung findet. Es sind wieder 4 Chromosomenpaare angenommen, von denen zwei in Betracht gezogen werden; ein großes und ein kleines schwarzes im einen Elter, ein großes und ein kleines weißes im anderen. Wenn diese sich in der Synapsis paarweise vereinigen, so können sie so in die erste Reifeteilung eingehen, wie es Fig. 123 *a* zeigt; es werden dann die Hälfte der Gameten nach der Teilung die beiden schwarzen, die andere Hälfte die beiden weißen bekommen (*c*). Da aber die Einstellung der Paare in der Äquatorialplatte der Reifeteilung doch wohl vom Zufall abhängt, so könnte sie auch so sein, wie Fig. 123 *b* zeigt; tritt hier die Teilung ein, so erhält jede Zelle ein schwarzes und ein weißes (*d*). Wir sehen somit, daß 4 Arten von Gameten gebildet werden können, die die 4 möglichen Kombinationen der zwei Chromosomenpaare darstellen. Heißen die schwarzen Chromosomen *A* und *B*, die weißen *a* und *b*, so werden die Gameten *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* gebildet, genau wie wir es für den mendelnden F_1-Bastard bei Dihybridismus forderten. Da in beiden Geschlechtern aber das gleiche der Fall ist, so können sich bei der Befruchtung $4 \times 4 = 16$ Kombinationen der Gameten ergeben, wie sie in Fig. 124 dargestellt sind. Also auch für den Dihybridismus und selbstverständlich auch für den Polyhybridismus läßt sich in gleicher Weise die Ableitung aus den Chromosomenverhältnissen gestalten.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese von Boveri und Sutton gegebene Herleitung der Mendelschen Zahlen aus dem Verhalten der Chromosomen im höchsten Maß bestechend ist und, falls sie der Kritik standzuhalten vermag, der Erklärung der Spaltungsregeln eine sichere Basis schafft. Das ist denn auch der Fall, wenn auch mit dem Angeführten noch nicht alle Schwierigkeiten überwunden sind. Es sind ja bereits jetzt eine Anzahl von Mendelfällen analysiert, bei denen mehr Allelomorphe bekannt sind als Chromosomen existieren, und dabei sind doch in solchen Fällen nur ein Teil der mendelnden Merkmale untersucht. Die Annahme, daß die Anlagen in großer Zahl innerhalb eines Chromosoms sich finden, läßt allerdings die reine Zahlenschwierigkeit beseitigen, aber dann versagt scheinbar die Erklärung, sobald mehrere selbständig mendelnde

Merkmalspaare betrachtet werden. Denn bei Lokalisierung in einem Chromosom müßten alle in einem solchen zusammengefaßten Merkmale korrelativ vererbt werden: es könnten unter allen Umständen in bezug auf diese Merkmale nur zwei Gametenarten gebildet werden. Der der zytologischen Betrachtung der Vererbungsgrundlagen skeptisch Gegenüberstehende könnte daraus den Schluß ziehen, daß man daran sieht, wie wenig auf diesem Wege weiterzukommen ist, und es muß zugegeben werden, daß dem der Zellforschung Fernerstehenden alle diese Betrachtungen leicht als phantastische Konstruktionen erscheinen können. Wir sehen in der Tat in der Erblichkeitslehre jetzt eine Richtung, die diesen Standpunkt einnimmt und ihn insofern auch mit einem gewissen Recht einnimmt, als solche Skepsis eine heilsame Reaktion gegenüber dem allzu großen Optimismus der verflossenen Zeit darstellt. Wer aber Gelegenheit hatte, die minutiösen Vorgänge in der Reifungsgeschichte der Geschlechtszellen näher zu studieren und dabei die ganz außerordentliche Einförmigkeit der subtilsten Erscheinungen durch die ganze belebte Organismenwelt hindurch zu bewundern, Erscheinungen, die so ganz ausschließlich auf diese Periode der Geschlechtszellen beschränkt sind, der muß, sofern er gewohnt ist, hinter den Dingen einen Sinn zu suchen, dazu kommen, Beziehungen zwischen den sichtbaren morphologischen Vorgängen und den experimentell ergründeten biologischen Erscheinungen anzunehmen. Es stehen daher derartige Gedankengänge auf keinem weniger wissenschaftlichen Niveau als z. B. Überlegungen über das Wesen der Dominanz.

Es lassen sich nun aber die gesamten Schwierigkeiten in der Tat einerseits überbrücken, anderseits werden wir bald sehen, daß die Konsequenz, daß in einem Chromosom lokalisierte Eigenschaften korrelativ vererbt werden müssen, auch den Tatsachen entspricht. Was nun zunächst die Möglichkeit einer größeren Zahl selbständig mendelnder Eigenschaften als Chromosomen betrifft, so läßt sie sich auf verschiedene Art erklären. Für manche Fälle hat es sich gezeigt, daß nach der Synapsis die paarweise konjugierten Chromosomen völlig untereinander verschmelzen. Wenn die in ihnen enthaltenen Erbanlagen linear hintereinander angeordnet sind, so werden sie, wenn sich dann die Chromosomen wieder trennen, wie es der Zufall will, auf beide verteilt werden. Und im

Durchschnitt hat dann jede Kombination die gleiche Chance. Der Effekt für viele Faktoren in einem Chromosom ist dann der gleiche wie für verschiedene Faktoren in verschiedenen Chromosomen.

Man kann die gleiche Möglichkeit auch noch auf andere Art beweisen und zeigen, daß sie auch unter etwas anderen Voraussetzungen gegeben ist. Wir haben bereits eingangs erwähnt, daß viele von den Tatsachen, an die sich die vorgetragenen Gedankengänge anknüpfen, auch in anderer Weise interpretiert werden können. Wir haben gesehen, daß nach der sogenannten Synapsis die Chromosomen im Kern eine Doppelnatur zeigen und haben diese so interpretiert, daß je ein väterliches und mütter-

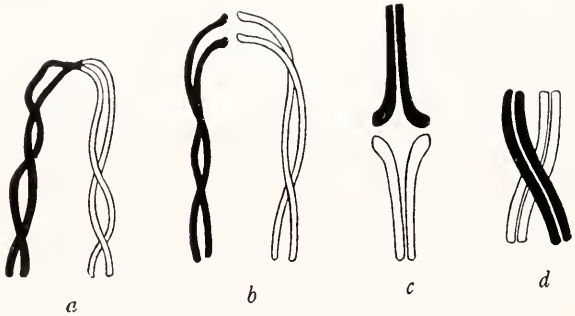


Fig. 125.
Schematische Vorstellung der paarweisen Vereinigung homologer Chromosomen (schwarz und weiß) mit den Enden unter gleichzeitigem Auftreten des Längsspaltes für die Äquationsteilung. *a* Der Zustand nach der Synapsis, *d* die für die Reifeteilungen fertige Tetrade nach Grégoire.

liches Chromosom sich parallel aneinander lagern, um dann in der Reduktionsteilung später getrennt zu werden. Es wird nun immer wahrscheinlicher, daß in vielen Fällen diese Doppelnatur der Fäden eine andere Bedeutung hat: daß sie nämlich eine Anordnung der Bestandteile eines Chromosoms in zwei Längshälften bedeutet, also die Ausbildung von längsgespaltenen Chromosomen, wie sie in jeder Teilung auftreten. Dieser Längsspalt, also die Selbständigkeit der Spalthälften, bleibt dann weiterhin bis zu den Reifeteilungen bestehen und ihm entsprechend wird dann in der Äquationsteilung, die wir ja als eine gewöhnliche Zellteilung bezeichneten und bisher nicht weiter berücksichtigten, die Verteilung der Spalthälften besorgt. Die Verteilung der ganzen, homologen väter-

lichen und mütterlichen Chromosomen in der Reduktionsteilung findet aber außerdem statt. Sie hatten sich nur in der Synapsis nicht paarweise parallel zusammengelegt, sondern waren mit ihren Enden zusammengetreten, wie es nebenstehendes Schema, Fig. 125, zeigt, das sich direkt mit Fig. 116 vergleichen läßt. Es ist nun in der Tat merkwürdig, daß überall wo eine Reduktionsteilung stattfindet, auch eine Äquationsteilung sich vollzieht, und daß die Vorbereitungen zu ihr in der Synapsis mit der gleichen Sorgfalt vollzogen werden, wie die für die Reduktionsteilungen. Die Reduktionsteilung nun wird durch die Notwendigkeit, die Chromosomenzahl auf die Hälfte zu reduzieren, erklärt, für die Äquationsteilung aber fehlt jede Erklärung aus zellulären Ursachen. Sie läßt sich aber sofort geben, wenn wir auch sie mit der Verteilung der Erbsubstanzen in Verbindung bringen.

Bei der Ausbildung der längsgespaltenen Fäden in der Synapsis legen sich zahlreiche feinste Partikelchen hintereinander und sie entsprechen sich in den beiden Spalthälften in weitgehendem Maße, wie deutlich Fig. 115 zeigt, eine Erscheinung, auf deren Bedeutung für die uns hier beschäftigenden Fragen am meisten durch Groß hingewiesen wurde. Nehmen wir nun einmal an, diese vielen Partikelchen wären die materiellen Grundlagen der Erbfaktoren, so bedeutet die Ausbildung der Spalthälften, daß jedes Partikelchen sich verdoppelt hat und sich für jedes Chromosom zwei identische Ketten von Erbfaktoren zusammenfinden. Benutzen wir nun wieder das obige Beispiel der Fellfarbe und machen die Annahme, in einem Chromosom seien u. a. alle Faktoren für Fellfarbe vereinigt und stellen uns nunmehr auf den Standpunkt der Presence-Absence-Theorie, der erfordert, daß ein Allelomorphenpaar aus einem vorhandenen Faktor und seinem Fehlen bestehe. Das Fellchromosom enthielte also bei beiden Tieren etwa die Faktoren ABC; das schwarze verfügt dann außerdem noch über den Schwarzfaktor N. Das väterliche und das mütterliche Chromosom, die in der Synapsis des Bastards mit ihren Enden zusammentreten, heißen also

$$\begin{matrix} N & \\ A & \\ B & \times \\ C & \end{matrix} \quad \begin{matrix} A \\ B \\ C \end{matrix}$$

Nun besteht die Chromosomenbildung aber doch darin, daß sich die vorher im Kern zerstreuten einzelnen Partikelchen aus unerklärten Ursachen zu ihrem typischen Chromosom zusammenfinden, und zwar wie die Zahlen- und Formkonstanz lehrt, immer wieder die gleichen bzw. analogen und gleichzeitig die ganze Serie zu dem synaptischen Spiremfaden, der später in die Chromosomen zerfällt. Hat die erwähnte Längsspaltung, also Verdoppelung der Körnchen-Erbfaktoren, stattgefunden, so sind jetzt viermal *ABC* vorhanden und zweimal *N*, die zu vier Halbchromosomen zusammentreten. Da selbstverständlich anzunehmen ist, daß die sämtlichen *ABC* identisch sind, so finden sie sich eben unter allen Umständen richtig vereinigt. Die beiden *N* können aber nur zu zwei *ABC*-Ketten, von den 4 vorhandenen, hinzutreten, die, wenn sie alle untereinander identisch sind, sie alle 4 in gleicher Weise anzuziehen vermögen. Es können daher die längsgespaltenen, und mit den Enden vereinigten Chromosomenpaare, die aus der Synapsis hervorgehen, die Tetraden, wie sie Fig. 125 *c* zeigt, — jetzt wird dieser Ausdruck verständlich — zweierlei Zusammensetzung haben, nämlich

N	*N*		*N*	
A	*A*		*A*	*A*
B	*B*		*B*	*B*
C	*C*		*C*	*C*
A	*A*	oder		*N*
B	*B*		*A*	*A*
C	*C*		*B*	*B*
			C	*C*

Da aber die Reduktionsteilung die ganzen Chromosomen, also in der horizontalen Linie, trennt, die Äquationsteilung die Spalthälften, also in der vertikalen Linie, so muß unter allen Umständen eine von beiden Teilungen, im ersteren Fall die Reduktionsteilung, im zweiten die Äquationsteilung, das Merkmalspaar verteilen. Die Äquationsteilung ist also für die Spaltung ebenso nötig, als die Reduktionsteilung, die nur außerdem noch die Herabsetzung der Chromosomenzahl bewirkt. Es ist klar, daß bei dieser Interpretation der Tatsachen die Schwierigkeit der Zahl der selbständig mendelnden Einheiten beseitigt ist. Denn ebenso wie der Faktor *N* kann sich jeder andere verhalten, und wie leicht zu

kombinieren ist, ergibt das gleichzeitige Vorhandensein mehrerer Merkmalspaare ebensoviel Gametenkombinationen als die Mendelschen Gesetze verlangen, da die Merkmale, auch wenn sie in großer Zahl sich in einem Chromosomen finden, stets durch die gemeinsame spaltende Wirkung der beiden Reifeteilungen getrennt werden. Da die Faktorenzahl, die man sich in dieser Weise in der Gesamtheit der Chromosomen vorhanden denken kann, eine ganz außerordentlich große ist, so lassen sich in der Tat auch bei dieser Interpretation der Reduktionsteilungen die Spaltungsgesetze in Anlehnung an die zytologischen Tatsachen auf die Chromosomenverhältnisse zurückführen.

Und nun können wir wieder zum Geschlechtsproblem zurückkehren, um zu sehen, in welcher Weise hier die Chromosomenlehre klärend einzugreifen imstande war.

Die Verbindung zwischen Zellenlehre und Geschlechtsbestimmung wird durch die bedeutungsvollen Entdeckungen über das akzessorische Chromosom oder *X*-Chromosom hergestellt. Die ersten entscheidenden Beobachtungen auf diesem Gebiet hatte Henking gemacht, ihre Bedeutung für unser Problem wurde aber erst von Mc Clung richtig erkannt. Aber auch seine Interpretation hat sich weiterhin als unrichtig erwiesen, und es ist das Verdienst von Miß Stevens und vor allen Dingen E. B. Wilson, die Tatsachen geklärt und in ihrer Bedeutung gewürdigt zu haben. Nach allem, was wir jetzt über die Chromosomen und ihre Geschichte gehört haben, ist es selbstverständlich, daß sie stets nur in gerader Zahl gefunden werden, denn die Halbierung der Zahl in der Reduktionsteilung, die paarweise Vereinigung in der Synapsis erfordert ja eine gerade Zahl. Die Tatsachen, die wir jetzt kennen lernen wollen, fußen aber alle auf dem zunächst höchst erstaunlichen Befund, daß in den Zellen mancher Insekten eine ungerade Zahl sich findet. Nach mancherlei Irrwegen der Forschungen kann es jetzt als feststehend gelten, daß da, wo dies der Fall ist, es meist das männliche Geschlecht ist, dem die ungerade Zahl zukommt, und zwar besitzt es immer dann ein Chromosom weniger als das weibliche, z. B. letzteres 22, ersteres 21 Elemente. Da wir schon wissen, daß im allgemeinen die Chromosomen als Elemente väterlicher und mütterlicher Herkunft paarweise zusammengehören, so muß bei dem Männchen einem Chromosom, dem *X*-Chro-

mosom, sein Partner fehlen, der aber beim Weibchen mit seiner geraden Zahl vorhanden ist, so daß dieses außer allen anderen Chromosomen

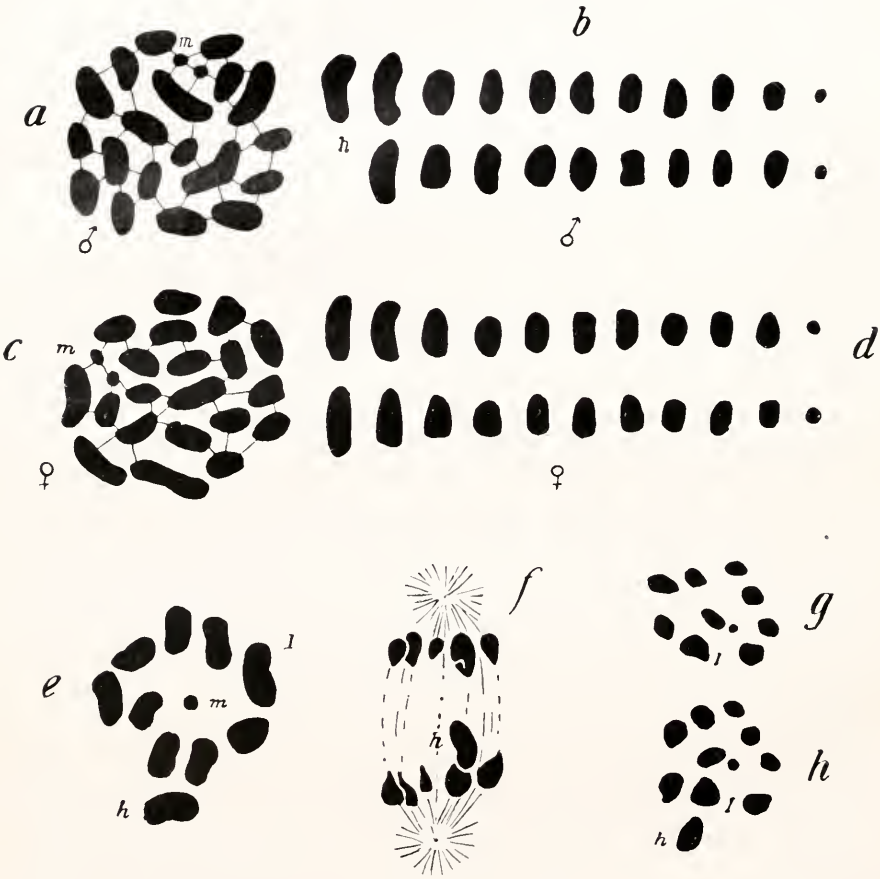


Fig. 126.

Chromosomenverhältnisse von Anasa tristis. *a* Die Chromosomengarnitur der Ursamenzellen. *b* Die gleichen Chromosomen paarweise geordnet. *c* Die Garnitur einer Ureizelle. *d* Die gleichen paarweise geordnet. *e* Metaphase der 1. Spermatozytenteilung. *f* Die 2. Reifeteilung. *g*, *h* Die beiden Tochtergruppen einer Teilungsfigur vom Pol gesehen. *h* besitzt allein das unpaare Chromosom *h*. Nach Wilson aus Häcker.

zwei *X*-Chromosomen besitzt. Fig. 126 *a* stellt die Chromosomen aus einer Teilungsfigur der Wanze Anasa tristis im männlichen Geschlecht

dar. In *b* sind sie einzeln herausgezeichnet, und da erkennt man deutlich 21 Chromosomen, von denen 20 paarweise zusammengehören, während das 21., das keinen Partner hat, das *X*-Chromosom darstellt. Fig. 126*c* zeigt nun die Chromosomen einer weiblichen Zelle, ebenfalls in *d* isoliert gezeichnet und man erkennt die 11 Paare, von denen die beiden links die *X*-Chromosomen sind.

Erinnern wir uns nun daran, was in den Reifeteilungen vor sich geht. Die eine von ihnen war eine Reduktionsteilung, d. h. die vorher in homologen Paaren miteinander vereinigten Chromosomen wurden als ganze Chromosomen auf die beiden Teilungspole verteilt, so daß nur die beiden Tochterzellen die Hälfte, die reduzierte Chromosomenzahl erhielten, in der aber jede Chromosomenform einmal vertreten war. Lassen wir nun bei einer solchen weiblichen Wanze die Reduktionsteilung vor sich gehen, so erhält jede Zelle, bzw. im weiblichen Geschlecht die Eizelle und der Richtungskörper, den gleichen Chromosomenbestand: alle reifen Eier besitzen ihre 11 Chromosomen von der typischen Art der Fig. 126 *d*. Wenn aber im männlichen Geschlecht in den Spermatozyten die Reifeteilungen stattfinden und sich die Chromosomen in der Synapsis paaren, dann besitzt das *X*-Element keinen Partner, es muß also ungepaart bleiben. In der Reduktionsteilung, die ganze Chromosomen auseinanderteilt, muß es daher als Ganzes zu einem Pol gezogen werden und das ist in der Tat der Fall. Fig. 126 *f* zeigt uns diese Teilung, und wie das *X*-Element (*h*) ungeteilt zu einem Pol wandert. Damit sind aber nach der Reduktionsteilung zwei verschiedene Arten von Samenzellen vorhanden: solche mit 10 Chromosomen (Fig. *g*) und solche mit 11, nämlich den gleichen 10 + dem *X*-Chromosom (Fig. *h*). Da nun aus jeder dieser Zellen sich ein Spermatozoon bildet, so entstehen in gleicher Zahl zwei verschiedene Spermatozoenarten, solche mit und solche ohne *X*-Chromosom. Nun ist es klar, was sich bei der Befruchtung ereignen muß: Entweder befruchtet ein Spermatozoon mit 10 Chromosomen das Ei, das immer 11 enthält, dann entsteht ein Organismus mit 21 Chromosomen. Oder eine Spermie mit 11 Chromosomen kommt zur Befruchtung, dann entsteht ein Wesen mit 22 Chromosomen. Da es aber feststeht, daß die Männchen in ihren Zellen 21, die Weibchen 22 Chromosomen besitzen, so folgt daraus mit zwingender Notwendigkeit, daß die Spermatozoen

mit X-Chromosom weibchenbestimmend, die ohne X-Chromosom männchenbestimmend sind.

An der Richtigkeit der Befunde, die bereits durch die ganze Lebensgeschichte solcher Formen hindurch verfolgt sind, kann nicht der geringste Zweifel bestehen. Sie stehen jetzt für sehr viele Arthropoden, für Würmer und für Wirbeltiere fest. Wie klar sich oft die männchen- und weibchenbestimmenden Spermatozoen unterscheiden lassen, geht z. B. aus nebenstehender Photographie der 4 aus den beiden Reifeteilungen entstandenen Spermien eines Nematoden hervor, von denen die beiden ♂-bestimmenden 5, die ♀-bestimmenden 6 (5 + X) Chromosomen zeigen (Fig. 127). Allerdings ist im einzelnen der Prozeß gewissen Variationen unterworfen, die, ohne am Prinzip etwas zu ändern, doch für die theoretische Wertung der Befunde von großer Bedeutung sind. Nebenstehende Fig. 128 illustriert schematisch die wichtigsten Typen. Die geschlechtsbestimmenden Chromosomen sind dabei schwarz gezeichnet und außer ihnen stets 4, also 2 Paar gewöhnliche weiße Chromosomen angenommen. Die senkrechten Reihen stellen das Verhalten bei 6 verschiedenen Typen, meist Wanzen, deren Gattung am Kopfe steht, dar. Die oberste Horizontalreihe enthält schematisch das Auseinanderrücken der Chromosomen bei der männlichen Reduktionsteilung, die zweite Reihe stellt das gleiche für die weibliche Reifeteilung dar. Die dritte Reihe gibt die männchenbildende Befruchtung, die letzte die weibchenbildende wieder. Der dritte Typus (Protenor, Pyrrhocoris) bedarf weiter keiner Erläuterung, da er genau das zeigt, was uns schon unser obiges Beispiel lehrte. Der vierte Typus (Syromastes, Phylloxera) gibt prinzipiell das gleiche, nur daß statt einem zwei X-Chromosomen sich finden. Bei allen anderen aber sehen wir, daß das X-Chromosom, entgegen dem bisher angeführten, doch einen Partner hat, das durch ein Kreuz ausgezeichnete Y-Chromosom. Im zweiten Fall (Lygaeus,

Fig. 127.
Die 4 aus den Reifeteilungen hervorgegangenen Spermatiden (am Cytophor befestigt) von Ancyracanthus. Nach Mulsow.

Euschistus) ist das Y-Chromosom ohne weiteres durch seine geringere Größe kenntlich, im fünften und sechsten dadurch, daß ihm als X-Partner zwei bzw. drei X-Chromosomen gegenüberstehen. In diesen Fällen besitzen also die zwei Klassen von Spermien, die X- und Y-Klasse, nicht ausschließlich verschiedene Chromosomenzahlen, sondern auch Chromosomenarten: die weibchenbestimmenden Spermatozoen haben nur X-Elemente, die männchenbestimmenden entweder kein solches, oder dafür ein Y-Element. Wir sehen also bei allen Varianten doch

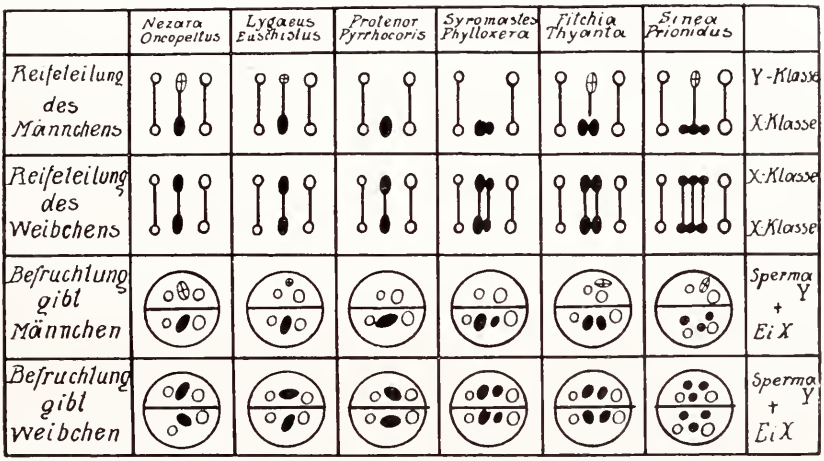


Fig. 128.
Schematische Darstellung der verschiedenen Typen geschlechtsbestimmender Chromosomen. Nach Wilson.

NB. Rechts unten soll es nicht heißen Sperma Y, sondern Sperma X.

immer ein grundsätzliches Resultat: das männliche Geschlecht ist heterogametisch, das weibliche homogametisch, ersteres bildet zwei Sorten, letzteres eine Sorte von Geschlechtszellen. Da sehen wir nun mit Erstaunen, daß wir ja hier genau das gleiche Resultat vor uns haben, wie wir es auch aus den mendelistischen Erörterungen gezogen haben: das Hetero-Homozygotieschema, und sind jetzt an dem Punkte angelangt, die Verbindung zwischen beiden Forschungswegen herzustellen.

Da stößt uns gleich eine Frage auf, deren Beantwortung von vornherein zeigen muß, ob diese Verbindung auf gutem Boden steht. Wir

haben bei Besprechung der geschlechtsbegrenzten Vererbung erfahren, daß bald das ♂ heterozygot ist (Drosophila-Typ), bald das ♀ (Abraxas-Typ). Hier sahen wir bisher nur eine männliche Heterogametie, wie sie entsprechend der Erwartung auch für Drosophila nachgewiesen ist. Der einzige Fall von weiblicher Heterogametie, der jetzt sicher feststeht, findet sich aber bei einem Schmetterling (Seiler), also auch diese Erwartung ist erfüllt.

Wie läßt sich nunmehr die chromosomale Heterogametie und die Mendelsche Heterozygotie vereinigen? Nehmen wir für die Geschlechtsvererbung die mendelistische Formel Mm = ♂, mm = ♀ an, so müßte also das X-Chromosom des ♂ der Träger des Faktors für Männlichkeit M sein. Nun haben wir aber gesehen, daß die Spermatozoen, die das X-Element besitzen, weibchenerzeugend sind, es müßte also das ♀ ebenfalls ein M haben, was in der Formel nicht der Fall ist. So geht es also nicht. Man ist deshalb auf einen anderen Ausweg verfallen: so wie das ♀ in diesem Fall zwei X-Chromosomen besitzt und das Männchen nur eines, so muß bei Übertragung auf die Mendelfaktoren das Weibchen zwei und das Männchen einen solchen Bestimmungsfaktor besitzen. Das kann aber dann nur der Weiblichkeitsfaktor F sein; das Weibchen hieße dann FF und das Männchen Ff. Die Konsequenz davon ist also die Annahme, daß das Männchen in seinem X-Chromosom einen Weiblichkeitsbestimmer führt. Trotzdem ist es aber ein Männchen, es muß also f, das ist das Fehlen des Weiblichkeitsfaktors, dominant sein über sein Vorhandensein und dadurch ein Männchen bedingen. Das ist aber einfach absurd.

Nicht viel erfreulicher ist ein weiterer Weg, der ebenfalls begangen wurde. Er sieht nun wieder von der Presence-Absence-Theorie ab. Das Weibchen wird hier als ein Bastard zwischen Männlichkeit und Weiblichkeit mit dominanter Weiblichkeit betrachtet und könnte somit W (M) geschrieben werden. Es müßte dann von seinen beiden X-Chromosomen eines M und eines W tragen. Das Männchen dagegen enthielte in seinem X-Chromosom nur den Männlichkeitsbestimmer M, dem ein Partner fehlt. Nun bildet das Weibchen zwei Arten von Gameten, nämlich solche mit M und solche mit W, ist also heterogametisch. Das Männchen aber bildet ebenfalls zwei Gametenarten, solche mit M (im X-Chro-

mosom) und solche mit Nichts. Bei freier Befruchtungsmöglichkeit müßten also vier Kombinationen entstehen können, darunter *MM* also ein Männchen mit zwei *X*-Chromosomen, und *W*, also ein Weibchen mit nur einem *X*-Element. Beides gibt es aber nicht. Es bleibt also nur die Möglichkeit der selektiven Befruchtung übrig, d. h. der Annahme, daß ein Ei mit *W* nur vom Spermatozoon mit *M* und ein Ei mit *M* nur vom Spermatozoon ohne *X*-Element befruchtet werden kann. Eine solche selektive Befruchtung ist aber sehr unwahrscheinlich, zum mindesten gänzlich unbewiesen und damit nicht annehmbar, sie hat denn auch nicht viele Anhänger gefunden.

Damit könnte es nun scheinen, als ob ein Zusammenstimmen der aus den Experimenten gewonnenen mendelistischen Anschauung mit den beobachteten Tatsachen der Chromosomenforschung nicht zu erzielen sei und in der Tat haben, jeder in seiner Weise, die Zytologen und die Mendelianer, oft einen solchen Schluß gezogen. So steht Wilson auf dem Standpunkte, daß wir zunächst nichts anderes sagen können, als daß zwei *X* ein Weibchen bedingen und ein *X* ein Männchen, wobei einfach die relative Quantität der Substanzen entscheidend sein kann, ohne daß wir ihnen mendelnde Erbfaktoren zuzuschreiben brauchen. Und ich selbst war zum Schluß gekommen, daß die Geschlechtsvererbung ein durch den *X*-Chromosomenmechanismus geordneter rein zellregulatorischer und zellphysiologischer Vorgang ist, der nur durch seinen selbstverständlich alternativen Charakter eine Mendelsche Rückkreuzung vortäuscht. Diese Ansicht läßt sich aber nicht aufrecht erhalten. Vielmehr kann man es jetzt als feststehend erachten, daß die Ergebnisse der Chromosomenforschung und des Mendelschen Experiments völlig in Harmonie sind und daß sie nur zweierlei verschiedene Anschauungs- und Ausdrucksweisen desselben Tatsachenkomplexes darstellen. Diese Anschauung basiert einmal auf den Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung und ihrer Interpretation mit Hilfe der Chromosomenlehre und sodann auf der Auffindung einer besseren mendelistischen Formel der Geschlechtsvererbung, die die oben ausgeführten Schwierigkeiten beseitigt. Wir haben diese Formulierung, die *FFMm*-Formel, bereits oben abgeleitet und werden nun durch die Tatsachen der Chromosomenlehre wieder zu ihr geführt.

Es erscheint dabei bemerkenswert, daß Morgan und Sturtevant von dieser Seite her zur gleichen Formulierung kamen, wie ich beim Studium der sekundären Geschlechtscharaktere. Diese Formel nun läßt mit einem Schlag die Schwierigkeiten verschwinden, die der chromosomalen Interpretation bei Benutzung der einfachen Hetero-Homozygotieformel

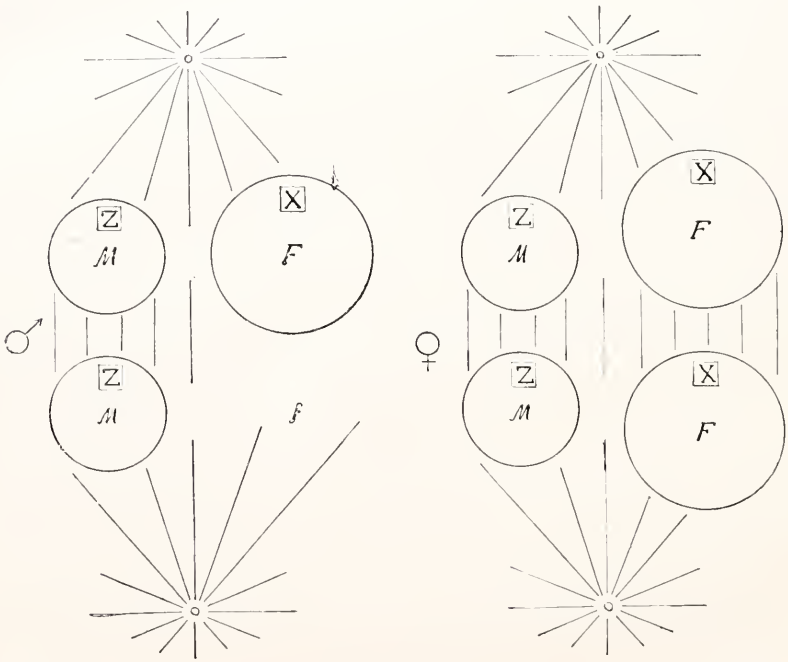


Fig. 129 *A*.
Schema der Reifeteilung in beiden Geschlechtern bei männlicher Heterogametie. Es sind angenommen 2 kleinere *Z*-Chromosomen in beiden Geschlechtern, die den Faktor *M* tragen, und ein großes *X*-Chromosom im ♂, zwei solche im ♀-Geschlecht, die den Faktor *F* enthalten.

entgegenstanden. Bei Annahme der männlichen Heterogametie enthielte dann das *X*-Chromosom den Weiblichkeitsbestimmer *F*, der in beiden Geschlechtern aber außerdem vorhandene Männlichkeitsbestimmer *M* müßte dann, wie Morgan und ich übereinstimmend ausführten, natürlich in einem anderen Chromosom enthalten sein, das wir das *Z*-Chromosom nennen können. An der Geschlechtsbestimmung nehmen

demnach zwei Chromosomenarten teil: ein gewöhnliches nicht näher zu unterscheidendes (Z) Chromosomenpaar und die X-Chromosomen, deren Verteilungsmechanismus wir schon kennen. Das obige Schema, Fig. 129A, zeigt, wie dieser Chromosomenbestand dann in der Reduktionsteilung

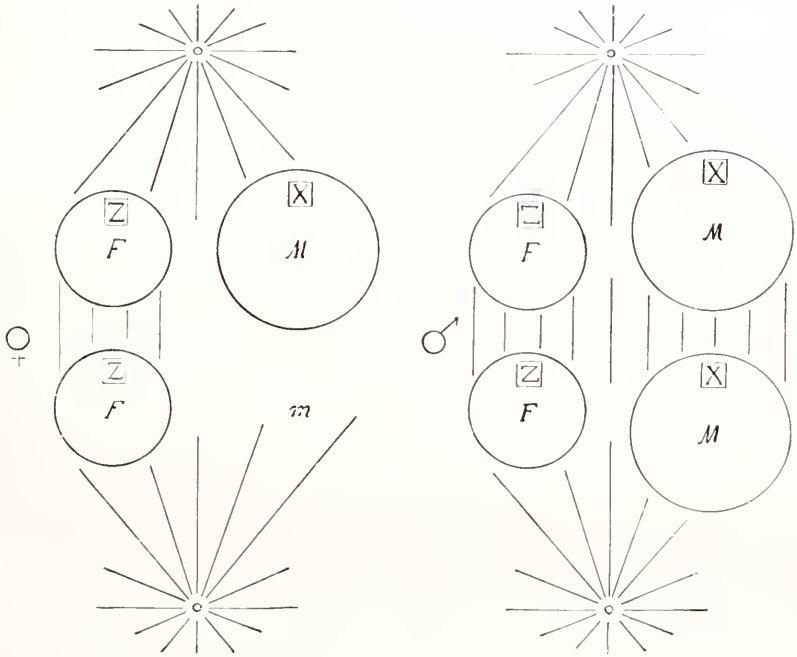


Fig. 129B.
Das gleiche Schema wie Fig. 129A nur unter der Annahme, daß umgekehrt das weibliche Geschlecht das heterogametische ist.

verteilt wird und Fig. 129B, wie es ist, wenn umgekehrt das ♀ Geschlecht das heterogametische ist. Die Schwierigkeiten sind damit überwunden. Und nunmehr können wir unseren alten Faden wieder aufnehmen und die Konsequenzen für das Problem der Geschlechtsvererbung weiter verfolgen.

Sechzehnte Vorlesung.

Geschlechtsbegrenzte Vererbung und Chromosomenlehre. Geschlechtspolymorphismus. Kompliziertere Fälle von geschlechtsbegrenzter Vererbung. Crossing-over.

Wir wissen nunmehr, daß durch die eigenartigen Verhältnisse der Geschlechtschromosomen ein unfehlbar arbeitender Mechanismus gegeben ist, der die Geschlechtsfaktoren in der typischen Weise auf die Gameten verteilen läßt. Aus dem bisher Vorgeführten geht nun hervor, daß diese Chromosomen nicht nur als Vehikel für die eigentlichen Geschlechtsfaktoren F und M dienen, sondern daß mindestens in ihnen auch die Faktoren für die sekundären Geschlechtscharaktere enthalten sein müssen. Diese sind nun ja nichts anderes als gewöhnliche Körpereigenschaften, die in strikter Verbindung mit dem Geschlecht vererbt werden; es ist also die Möglichkeit gegeben, daß die Repräsentanten gewöhnlicher Körpereigenschaften in dem Bereich der Geschlechtschromosomen sich finden. Wir werden nun später hören, wie neue Eigenschaften durch Mutation entstehen, d. h. durch Neuhinzukommen eines Faktors zur Erbmasse oder durch Ausfallen eines solchen aus der Erbmasse. Wenn diese Faktoren sich nun in den gewöhnlichen Chromosomen finden, so werden sie bei Kreuzung einfach mendelistisch vererbt. Wie aber, wenn die Mutation innerhalb des Bereichs der Geschlechtschromosomen auftritt? Es ist klar, daß dann nach Bastardierung sich bei der Bastardspaltung ganz bestimmte Relationen zwischen dem Verhalten dieser Eigenschaften und dem Geschlecht der Individuen ergeben müssen, und das heißt nichts anderes, als daß eine Form der geschlechtsbegrenzten Vererbung auftritt. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung erklärt sich also, wie von Castle, Spillman, Wilson, Gulick, Morgan und mir ausgeführt wurde, dadurch, daß der betreffende geschlechtsbegrenzt vererbte Faktor seinen Sitz im Geschlechtschromosom, dem X-Chromosom hat. Prüfen wir nun zunächst diese Schlußfolgerung einmal an Hand des Abraxasfalls, dessen rein mendelistische Erklärung wir oben gegeben haben.

Wir haben also bei weiblicher Heterogametie, wie oben auseinandergesetzt wurde, beim ♀ die beiden Z-Chromosomen als Träger des Faktors F und ein X-Chromosom als Träger von M, also das Schema von Fig. 129 B; im männlichen Geschlecht aber 2 Z- und 2 X-Chromosomen, alle mit F bzw. mit M. Es soll nun der Grossulariata-Faktor G seinen Sitz im X-Chromosom haben, muß also dann stets an M gebunden vererbt

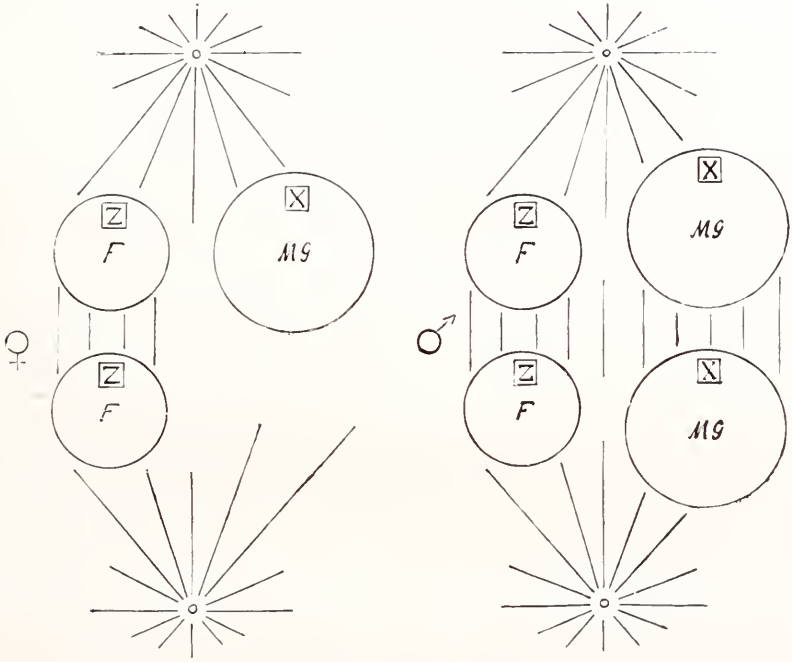


Fig. 130.
Schematische Darstellung der Reduktionsteilung bei A. grossulariata.

werden. Die Form lacticolor entsteht nun als Ausfallsmutante, indem der Faktor G aus dem X-Chromosom verschwindet (ob noch andere Faktoren darin sind, wird später zu erörtern sein). Wir sagen dann in Mendelscher Ausdrucksweise, daß g im Chromosom enthalten sei. Der Bestand der Geschlechtschromosomen eines Grossulariata-Pärchens ist also der oben in Fig. 130 dargestellte, was in Mendelscher Schreibweise die Formel ergäbe: ♀ = $FFMmGg$, ♂ = $FFMMGG$. Der eines lacti-

color-Pärchens aber müßte der Fig. 131 entsprechen, was wieder in Mendelscher Schreibweise die Formeln ♀ = *FFMmgg*, ♂ = *FFMMgg* ergäbe. Greifen wir nun aus den vielen Einzelkreuzungen nur 3 heraus, um zu zeigen, wie einfach die Übertragung auf die Chromosomen die Tatsachen klärt. In der Natur werden nur lacticolor-♀ gefunden, und mit grossulariata-♂ gekreuzt geben sie Bastarde von grossulariata-

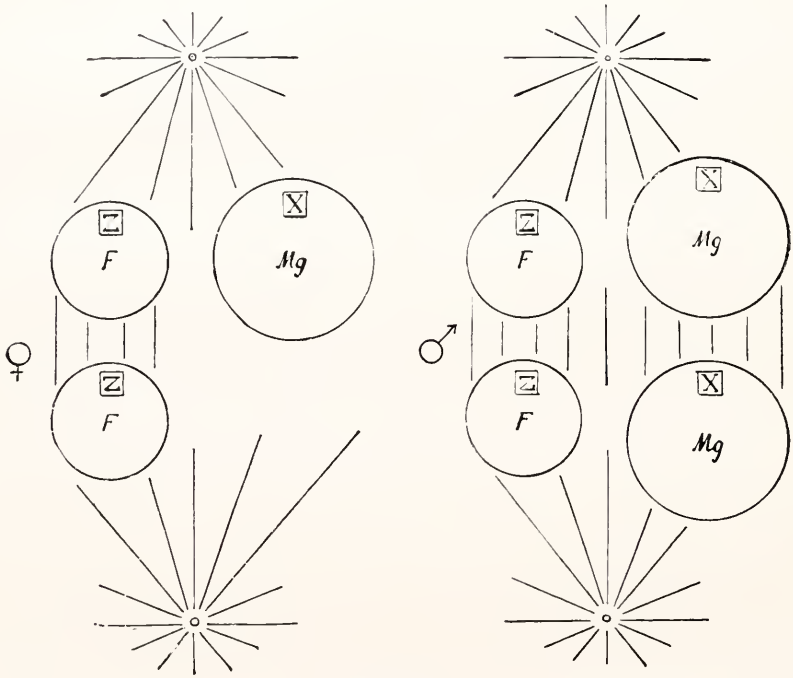


Fig. 131.
Geschlechtschromosomen in der Reduktionsteilung von var. lacticolor.

Aussehen, das also über lacticolor dominiert. Diese F_1-Tiere müssen dann den in der Fig. 132 dargestellten Chromosomenbestand haben, da das *X*-Chromosom des ♀ männchenbestimmend ist. Diese F_1-♀ bilden nun zweierlei Eier und die F_1-♂ ebenso zweierlei Spermatozoen, was in der Fig. 133 veranschaulicht wird. Wird ein solches F_1-♂ mit lacticolor ♀ zurückgekreuzt, so können sich diese beiden Arten von Spermatozoen mit den zwei Eiarten des ♀ (mit und ohne *X*-Chromosom) vereinigen,

und es entstehen die aus Fig. 134 ersichtlichen vier Kombinationen, also beiderlei Geschlechter beiderlei Art, was das Experiment ergab. Werden nun die so erhaltenen lacticolor ♂ mit grossulariata ♀ gekreuzt, so gibt es folgendes: Die Gameten des grossulariata ♀ und lacticolor ♂ sind in bezug auf die Geschlechtschromosomen so beschaffen, wie es Fig. 135 veranschaulicht. Die Befruchtung ergibt dann nur zwei Kombinationen

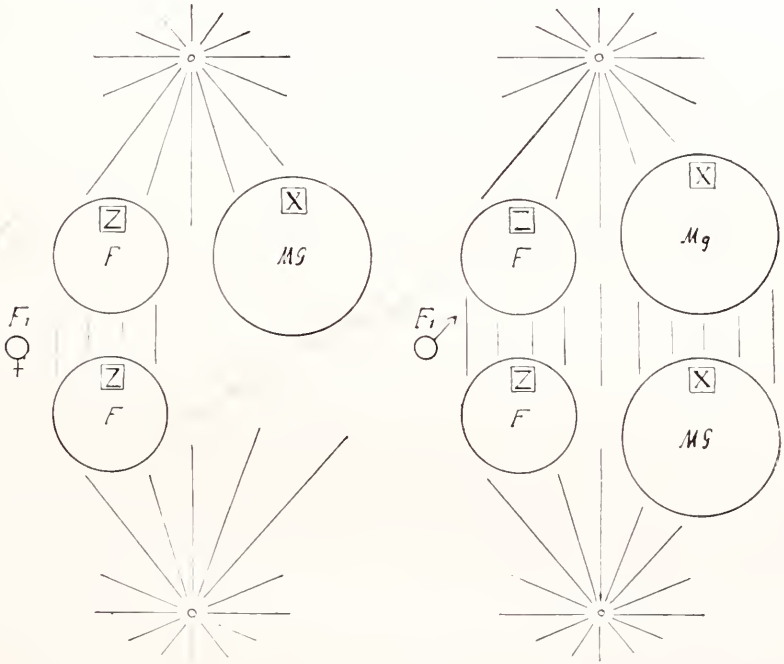


Fig. 132.
Geschlechtschromosomen in F_1 aus lact ♀ × gross ♂.

(Fig. 136). Das sind lacticolor ♀ und grossulariata ♂. Das ist die sogenannte crisscross-Vererbung. Wie ein Vergleich von Fig. 130 und 132 lehrt, ist aber die Chromosomen- und Faktorenkonstitution des F_1 ♀ und des Naturweibchens genau die gleiche, sie müssen also mit lacticolor ♂ genau das gleiche Resultat geben. Aus dem vorstehenden geht nun eines mit großer Klarheit hervor: Das bei der Mendelschen Ausdrucksweise benötigte System von Abstoßungen erweist sich bei sinngemäßer Anwendung der Chromosomenlehre als nichts als eine andere Ausdrucksweise für die

Tatsache, daß geschlechtsbegrenzte Vererbung in dieser Form dann eintreten muß, wenn bei der Kreuzung ein Merkmalspaar betrachtet wird, dessen Repräsentant, sein Erbfaktor, sein Gen im *X*-Chromosom lokalisiert ist. So wie es hier für Abraxas geschah, läßt sich die gleiche Betrachtungsweise auch ohne weiteres für alle anderen bisher bekannten Fälle durchführen, was wir uns natürlich ersparen können.

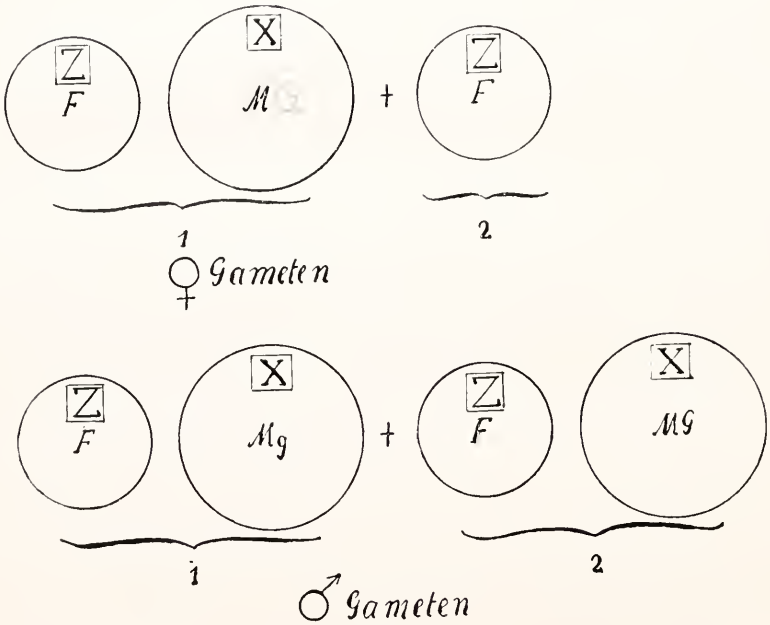


Fig. 133.
Gameten von F_1 aus lact ♀ × gross ♂.

NB. Im X-Chromosom des ♀ Gameten 1 fehlt aus Versehen der Faktor G.!

Nun mag vielleicht mancher sich sagen: erst erfuhren wir, daß die geschlechtsbegrenzte Vererbung durch eine Mendelsche Rückkreuzung kombiniert mit einer Faktorenabstoßung erklärt wird; jetzt erklären wir das gleiche ohne jene Annahme bloß aus dem Chromosomenmechanismus. Was ist da nun das richtige? Die Antwort ist für den, der die bisherigen Ausführungen klar erfaßt hat, eine sehr einfache: Die beiden Erklärungsweisen sind in Wirklichkeit identisch!

Die Geschlechtsvererbung muß ja auf einem alternativen Mechanismus beruhen, der es bedingt, daß stets ein Geschlecht zweierlei Gameten

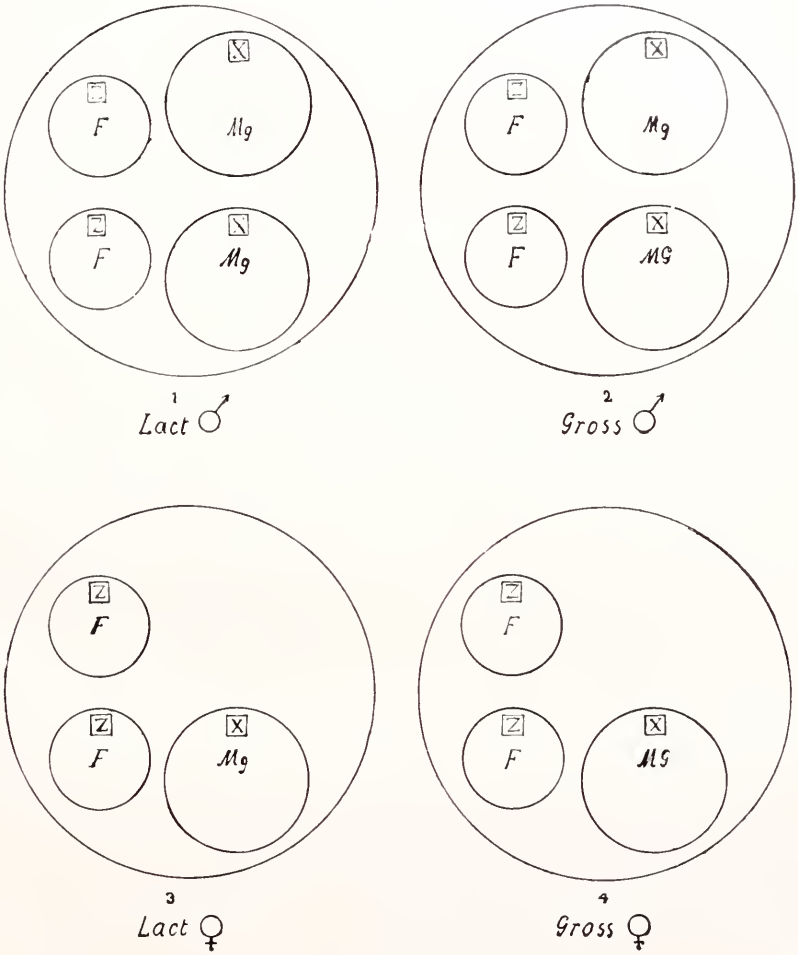


Fig. 134.
Die 4 Kombinationen von Geschlechtschromosomen nach Rückkreuzung von F_1 ♂ mit lact ♀.

bildet. Ein solcher ist uns in der eigenartigen Verteilungsweise der Geschlechtschromosomen sichtbar gegeben, und wir dürfen diese daher als die Vehikel betrachten, auf denen die maßgebenden Substanzen, die

Geschlechtsfaktoren, stets in geordneter Weise verteilt werden müssen. Kommt in den Bereich dieses Mechanismus irgendeine andere Erbqualität, so muß sie ihm folgen und wird in dieser oder jener Weise geschlechtsbegrenzt vererbt. Wollen wir solche Fälle dann in der Terminologie der Bastardlehre betrachten, so müssen in die gewöhnliche Behandlungsweise der mendelnden Erbfaktoren analog arbeitende Mecha-

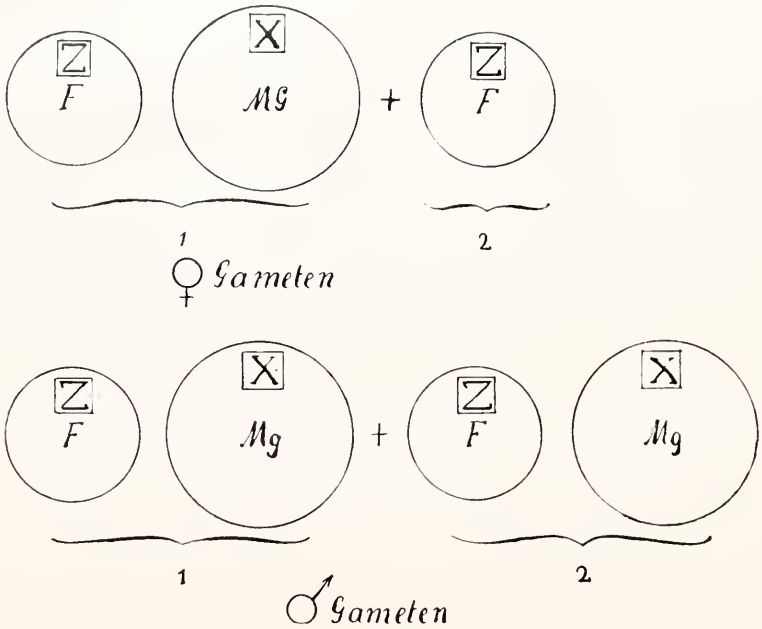


Fig. 135.
Geschlechtschromosomen der Gameten von gross ♀ und lact ♂.

nismen eingeführt werden, die sich als die Annahme der Faktorenabstoßung, Koppelung und geschlechtsbedingter Dominanz darbieten. Doch ist das ja nur eine Form, in jener symbolistischen Weise Mechanismen ausdrückbar zu machen, wie sie uns in der Chromosomenverteilung sichtbar entgegentreten. Die mendelistische Interpretation und die Chromosomentatsachen sind daher das gleiche Ding in zwei verschiedenen Sprachen gesprochen.

Ist dieser Schluß richtig, und darüber kann jetzt kaum mehr ein Zweifel herrschen, so lassen sich daraus auch alle Möglichkeiten ableiten,

wie Geschlecht und andere Erbeigenschaften miteinander in Beziehung treten können. Und es ist bemerkenswert, daß für die wichtigsten Möglichkeiten unabhängig von dieser Ableitung bereits Beispiele bekannt sind. Wenn wir zunächst beim einfachsten Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung vom Abraxas- oder Drosophila-Typus bleiben, so entstand er also durch den Ausfall eines Gens im Bereich des *X*-Chromosoms. Nach dem, was wir früher bei der Analyse der Mäuserassen gehört haben, ist nun für das Zustandekommen einer Eigenschaft nicht nur der Faktor nötig, mit dem wir die Eigenschaft symbolisieren, sondern auch alle

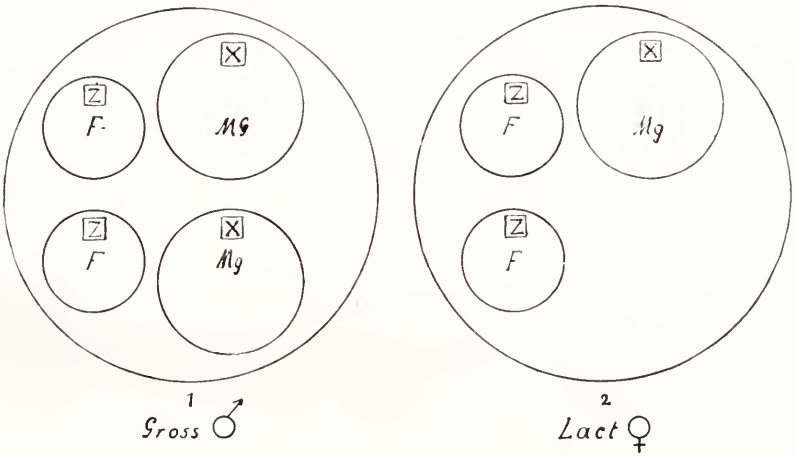


Fig. 136.
Resultat aus gross ♀ × lact ♂.

anderen mitnotwendigen müssen da sein: eine graue Maus entstand nicht, wenn *G* da war, sondern wenn *G* in Anwesenheit des Farbkomplementes *C* usw. da war. Beim Abraxas-Fall dürfte somit nicht *G* der grossulariata-Faktor sein, sondern, sagen wir *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F*, *G* ergäbe grossulariata und *ABCDEFg* wäre lacticolor. Alle diese Faktoren könnten aber im *X*-Chromosom liegen. Ist dem so, so könnte ja auch ein anderer Faktor ausfallen, und die dadurch entstehende Mutation müßte dann ebenfalls geschlechtsbegrenzt vererbt werden. Wenn daher bei einem solchen Objekt Mutationen in größerer Zahl zu erzielen sind, so ist zu erwarten, daß diese, wenigstens zum Teil, geschlechtsbegrenzt

sind, so daß bei einer Form eine ganze Reihe geschlechtsbegrenzt-vererbter Eigenschaften entstehen können. Diese Erwartung ist denn auch auf das schönste in den interessanten Untersuchungen von Morgan an der Taufliege Drosophila erfüllt worden. Den grundlegenden Versuch dieses Falles haben wir ja schon besprochen. In Morgans Kulturen sind seitdem eine ganze Anzahl von Ausfallsmutanten aufgetreten, die sich auf Körperfarbe, Augenfarbe, Flügelform beziehen und teilweise einfach mendeln, somit nicht im X-Chromosom lokalisiert sind, großenteils aber in der erwarteten Weise geschlechtsbegrenzt vererben. Auch die Erwartungen, die bei Kreuzungen dieser verschiedenen Mutanten unter sich eintreten, sind erfüllt. Wir brauchen sie im einzelnen nicht hier zu analysieren, da, nach dem, was wir nun wissen, die Ableitung ja leicht zu kombinieren ist.

Eine weitere Konsequenz ergibt sich, wenn wir uns an das erinnern, was wir über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere hörten. Bei weiblicher Heterogametie war ihre Formel $GGAa$ = ♀ $GGAA$ = ♂, wobei ja A sich im X-Chromosom fand. Nehmen wir einmal an, es handle sich um einen Schmetterling und ein sekundärer Geschlechtscharakter wäre der, daß das ♀ eine breite, das ♂ eine schmale dunkle Zeichnung auf gelbem Grund hätte, also ein gewöhnlicher Geschlechtsdimorphismus vorläge. Nun entstehen plötzlich durch Mutation ♀ mit weißem Flügelgrund, so daß nunmehr zwei Arten von ♀♀ und nur eine von ♂♂ existieren. Die ♀ mit weißem Grund können nun entweder durch eine gewöhnliche Mutation zustande gekommen sein; dann hätte das weiter kein Interesse, es läge bei Kreuzung mit der Stammart ein gewöhnlicher Mendelfall vor und man erhielt in F_1 oder F_2, je nachdem welche Farbe dominiert, die weiße Farbe in beiden Geschlechtern in Mendelschen Proportionen. Es könnte nun aber auch sein, daß die Mutation in einer Veränderung des Faktors G beruht, der ja beim ♀ den gelben Flügel mitbedingte, und sich nun in G^1 umgewandelt hat, was also einen weißen Flügel bedeutet. Wenn jetzt diese weißen ♀ mit gelben ♂ gekreuzt werden, so entstehen ♀ = GG^1Aa und ♂ = GG^1AA. Ist weiß dominant, so sind alle ♀ weiß, ist es rezessiv, so sind sie gelb, aber in F_2 müßten dann wieder weiße, nämlich G^1G^1Aa auftreten. Wie verhalten sich aber die ♂? Die Grundlage der Formulierung war ja die, daß im ♂

die beiden A über die beiden G epistatisch sind, somit immer nur die Eigenschaft A sichtbar werden kann. Es ist also gänzlich gleichgültig, ob das ♂ G oder G^1 enthält, beides kommt nie zur Geltung. Bei solchen Kreuzungen bleiben somit die ♂♂ immer gelb, obwohl sie auf ihre Nachkommenschaft auch das Weiß vererben können, genau so wie der Stier die Milchleistung vererbt, ohne selbst Milch zu geben. Wenn also ein geschlechtlicher Polymorphismus vorliegt, derart, daß zu einer Art ♂ zwei oder mehr Sorten ♀ gehören, so muß die Vererbung derart sein, daß die ♂ immer gleich bleiben, die Weibchenarten aber in einfachen Mendelschen Proportionen aus den Kreuzungen hervorgehen und die ♂ imstande sind, das Weibchenkleid, das sie selbst nicht zeigen, zu vererben. Und in der Tat verlaufen die bekannten Fälle der Vererbung des Geschlechtspolymorphismus genau so. Das fingierte Beispiel entspricht völlig dem Verhalten des in beiden Geschlechtern gelben Falters *Colias edusa*, zu dem es eine weiße ♀-Sorte, *helice*, gibt, wie ich an Hand der Untersuchungen von Gerould ableiten konnte. Es stimmt aber auch für die komplizierten Fälle des Geschlechtspolymorphismus. Der einzige genauer analysierte ist der des *Papilio memnon*, den de Meijere aufklärte. Bei dieser Form gehören zu einem ♂ mindestens 3 Weibchenformen, *Achates, Agenor, Laomedon* genannt (Fig. 137, 138). De Meijere zeigte nun, daß bei jeder Kreuzung die ♂ immer Memnon bleiben, daß sie aber das Kleid von 2 Weibchenarten mendelistisch vererben. Auch jedes ♀ kann außer seinem eigenen noch ein anderes ♀-Kleid in die Kreuzung einführen und die Resultate zeigen, daß bei der Spaltung Achates über Agenor und dieses über Laomedon dominiert, richtiger gesagt, epistatisch ist. Auch hier folgern ohne weiteres alle Resultate aus der gleichen Ableitung. Nehmen wir die im epistatischen Verhältnis höchste Form Achates als Ausgang (man kann natürlich ebensogut umgekehrt von Laomedon ausgehen), so wäre ein ♀ $GGAa$ ein Achates ♀ und $GGAA$ das zugehörige Memnon ♂. Durch Ausfallsmutation entstände das Agenorweibchen G^1G^1Aa und schließlich das Laomedon ♀ G^2G^2Aa. Bei Kreuzungen können dann alle denkbaren Kombinationen zwischen G, G^1, G^2 und Aa bzw. AA entstehen. Ein ♀ kann also z. B. heißen GG^2Aa und das heißt, daß es Achates-Aussehen hat, da ja G über G^2 epistatisch ist, aber den Laomedon-Charakter in die Kreuzung mitbringt. Alle ♂ aber müssen

memnon sein, da ja A immer über G epistatisch ist. Da aber ein ♂ z. B. $G_1 G_2 AA$ heißen kann, so kann es maximal zwei Weibchenkleider, in diesem Falle Agenor und Laomedon in die Kreuzung mitbringen. Die aus dieser Formulierung leicht abzuleitenden Erwartungen stimmen

Fig. 137. Oben Papilio memnon ♂, unten ♀ forma Laomedon. Nach de Meijere

denn auch auf das schönste mit den von de Meijere mitgeteilten Tatsachen. Es ist klar, daß nun auch weitere Komplikationen auszudenken sind, also Mutationen an A allein oder neben solchen an G. Solche Fälle sind aber noch nicht analysiert.

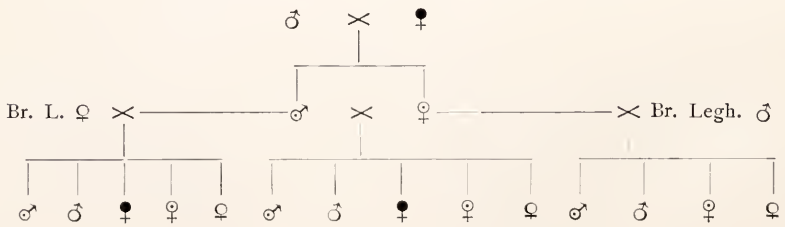
Eine weitere Konsequenz im Rahmen der hier behandelten Dinge ergibt sich aus einigen uns von früher her bekannten Tatsachen des Mendelismus. Wir wissen einmal, daß es auf die gleiche Eigenschaft bezügliche

Fig. 138.
Oben Papilion memnon ♀ forma Agenor, unten ♀ forma Achates. Nach de Meijere.

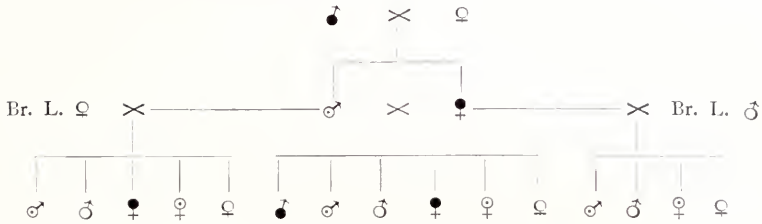
Erbfaktoren gibt, die sich gegenseitig in ihrer Wirkung beeinflussen. Man denke z. B. an den Sättigungsfaktor, dessen Anwesenheit alle Farben tiefer erscheinen ließ. Sodann wissen wir, daß ein und dieselbe Eigen-

schaft von zwei oder mehreren Faktoren bedingt sein kann, von denen jeder allein auch die Eigenschaft hervorruft, und daß sich diese Faktoren in ihrer Wirkung addieren können (Nilsson-Ehles-Prinzip). Es ist nun sehr gut möglich, daß derartige Faktorensysteme auch innerhalb des Geschlechtschromosomenkomplexes auftreten, und dann müssen sich merkwürdige Fälle von geschlechtsbegrenzter Vererbung ergeben, bei denen eine Eigenschaft durch zwei Faktoren bedingt wird, von denen einer normal, d. h. im *Z*-Chromosom, und einer geschlechtsbegrenzt, also im *X*-Chromosom vererbt wird. Es ist bemerkenswert, daß in neuerer Zeit in der Tat mehrere Vererbungssysteme aufgedeckt worden sind, die sich ungezwungen dieser unserer Ableitung eingliedern lassen. Als Typus sei die Vererbungsweise dargestellt, die Bateson und Punnett für die besondere Pigmentierungsart des Seidenhuhns eruierten, deren Hauptcharakter die starke Pigmentansammlung in den mesodermalen Membranen ist. Wurden diese Seidenhühner mit gewöhnlichen braunen Leghorns gekreuzt, so war F_1 verschieden je nach der Richtung der Kreuzung. Seidenhuhn ♀ × Leghorn ♂ gab schwach pigmentierte F_1; bei Leghorn ♀ × Seidenhuhn ♂ jedoch waren zwar die männlichen F_1-Tiere ebenso, die weiblichen jedoch stark pigmentiert. In F_2 traten alle Übergänge von pigmentierten zu nichtpigmentierten auf. Bei der Rückkreuzung mit braunen Leghorn war wieder das Resultat verschieden, je nachdem das F_1-Tier männlich oder weiblich war. Diese Resultate gehen besser als mit vielen Worten aus folgendem Schema der Autoren hervor, in dem zunächst den Zahlenverhältnissen nicht weiter Rechnung getragen ist und wobei ♀ ♂ unpigmentierte, ♀ ♂ schwachpigmentierte und ♀ ♂ tiefpigmentierte Tiere sind.

1. Braun Leghorn × Seidenhuhn.



2. Seidenhuhn × Braun Leghorn.



Die Geschlechtsbegrenzung zeigt sich also hier einmal in dem F_1-Resultat, sodann in dem Fehlen tiefpigmentierter ♂ in allen anderen Kreuzungen außer einer, wie das Schema zeigt. Die Erklärung von Bateson und Punnett ist nun die: Das Pigment hängt ab von einem Pigmentierungsfaktor *P* und einem Hemmungsfaktor *J* (inhibitor). Verschiedene Grade der Pigmentierung hängen ab von der Kombination dieser Faktoren: *PPii* ist vollpigmentiert, *PpIi* kaum pigmentiert, *ppII*, *ppii* unpigmentiert usw. Die Geschlechtsbestimmung verläuft nach dem Schema *Ff* = ♀, *ff* = ♂. Wenn *F* und *I* heterozygot vorliegen, stoßen sie sich ab, so daß sie nicht in die gleiche Gamete gelangen können. Es verläuft dann etwa die Kreuzung Leghorn ♀ × Seidenhuhn ♂ folgendermaßen:

Leghorn		Seidenhuhn
♀ *IippFf*	×	♂ *iiPPff*
Gameten:		Gameten:
Ipf, *ipF*	×	*iPf*, *iPf*
F_1		
♂ *IiPpff*		♀ *iiPpFf*
Gameten:		Gameten:
IPf, *Ipf*, *iPf*, *ipf*	×	*iPF*, *iPf*, *ipF*, *ipf*

F_2

I P f *i P F* ♀	*I P f* *i P f* ♂	*I P f* *i p F* ♀	*I P f* *i p f* ♂
I p f *i P F* ♀	*I p f* *i P f* ♂	*I p f* *i p F* ♀	*I p f* *i p f* ♂
i P f *i P F* ♀	*i P f* *i P f* ♂	*i P f* *i p F* ♀	*i P f* *i p f* ♂
i p f *i P F* ♀	*i p f* *i P f* ♂	*i p f* *i p F* ♀	*i p f* *i p f* ♂

Und ebenso lassen sich dann die anderen Resultate ableiten. Es ist klar, daß damit also ein Fall gegeben ist, der einesteils genau wie der Abraxasfall verläuft, anderenteils dadurch kompliziert wird, daß der geschlechtsbegrenzt vererbte Faktor *I* mit einem gewöhnlichen *P* zusammenarbeitet. Der Fall wird daher auch ohne weiteres klar, wenn wir annehmen, daß *I* im *X*-Chromosom und *P* im *Z*-Chromosom liegt, so daß die Geschlechtschromosomen in diesem Fall an bekannten Faktoren enthielten (wobei wir unsere früher benutzten Formeln $(FG)\ (FG)\ (MA)\ (ma) = ♀$, $(FG)\ (FG)\ (MA)\ (MA) = ♂$ wieder anwenden):

eines der ♀:

z	*x*
F *G* *P*	*M* *A* *I*
z	
F *G* *P*	

eines der ♂:

z	*x*
F *G* *P*	*M* *A* *I*
z	*x*
F *G* *P*	*M* *A* *I*

oder natürlich jede andere Kombination mit *P*, *p*, *I*, *i*.

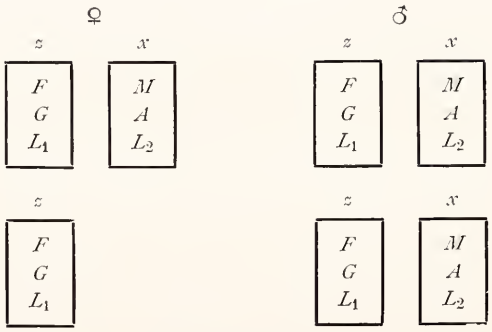
In genau der gleichen Weise dürfte sich auch nach den neuen Untersuchungen von Davenport und Arkell der viel diskutierte Fall der Hornvererbung bei Schafen erklären. Wood hatte festgestellt, was

übrigens schon Darwin bekannt war, daß bei Kreuzung gehörnter Dorset-Schafe mit einer ungehörnten Rasse in F_1 die ♂ gehörnt, die ♀ hornlos sind. In F_2 sind dann $^3/_4$ der ♂ wieder gehörnt, $^1/_4$ hornlos, dagegen $^3/_4$ der ♀ hornlos und $^1/_4$ gehörnt. Zur Erklärung mußte man annehmen, daß die Eigenschaft gehörnt immer beim ♂ dominant, beim ♀ rezessiv ist, also geschlechtsbedingter Dominanzwechsel eintritt. Die Wiederholung dieser Versuche durch die genannten Autoren gab das gleiche Resultat, führte aber bei Beachtung der verschiedenen Größentypen der Hörner zu einer anderen Interpretation. Auch hier wird ein in dem *X*-Chromosom gelegener Hemmungsfaktor angenommen, *I*, der bei den hornlosen Rassen vorhanden ist, den gehörnten aber fehlt. Da hier das ♂ heterogametisch ist (Drosophila-Typ), so kann dies infolgedessen nur ein *I* haben. Das Hornwachstum wird aber durch den Faktor *H* bedingt, den wir dann ruhig im *Z*-Chromosom lokalisieren können. Die Rassen heißen dann in ihrem Geschlechtschromosomenbestand

Gehörnt.				Hornlos.			
♂		♀		♂		♀	
z	*x*	*z*	*x*	*z*	*x*	*z*	*x*
M	*F*	*M*	*F*	*M*	*F*	*M*	*F*
A	*G*	*A*	*G*	*A*	*G*	*A*	*G*
H	*i*	*H*	*i*	*h*	*I*	*h*	*I*
z		*z*	*x*	*z*		*z*	*x*
M		*M*	*F*	*M*		*M*	*F*
A		*A*	*G*	*A*		*A*	*G*
H		*H*	*i*	*h*		*h*	*I*

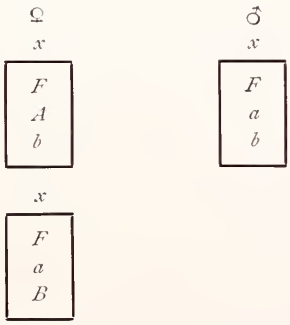
Zwischen diesen Faktoren wird dann ein ganz ähnliches Potenzverhältnis angenommen, wie wir es für die Faktoren der sekundären Geschlechtscharaktere bei den Lymantria-Kreuzungen taten, nämlich *I* kann *H* nicht ganz unterdrücken, *II* nicht *HH*, dagegen *II* wohl ein *H*. Damit läßt sich dann der ganze Fall leicht erklären. Vielleicht wird übrigens die Erklärung noch vereinfacht und wird auch den Fällen gerecht, in denen normalerweise nur das ♂ gehörnt ist, wenn wir ihn ebenso wie bei Papilio memnon interpretieren, also durch Mutation an *G* bei den nur weiblich hornlosen Rassen und an *G* und *A* bei den in beiden Geschlechtern hornlosen. Doch sei das hier nicht weiter ausgeführt.

Endlich gehört unseres Erachtens in diese Kategorie noch der merkwürdige Vererbungsmodus, den Pearl in mühsamen Versuchen für die Fruchtbarkeit der Hühner ausgearbeitet hat. Er benutzt auf Grund seiner statistischen Vorarbeiten als Maß für die Fruchtbarkeit die Winterproduktion an Eiern. Diese beträgt bei normaler Fruchtbarkeit 0 und wird durch Anwesenheit eines Steigerungsfaktors L_1 auf bis 30 erhöht. Ein zweiter Steigerungsfaktor L_2 hat den gleichen Effekt, mit L_1 zusammen steigert er die Fruchtbarkeit auf über 30. Dieses L_2 wird aber in gleicher Weise wie in den anderen Fällen geschlechtsbegrenzt vererbt, ist also beim ♀ stets heterozygot. Es liegt nahe, diesen Steigerungsfaktoren wieder ihren Platz im Z- und X-Chromosom zuzuweisen; die Geschlechtschromosomen heißen hier also bei maximaler Fruchtbarkeit:



Es ist bemerkenswert, daß alle bisher genannten Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung sich auf tierische Objekte bezogen. In der Tat gibt es bisher im Pflanzenreich erst einen von Baur entdeckten, aber noch nicht völlig analysierten Fall gleicher Art. Es ist nun nicht einzusehen, warum sich hier das Pflanzenreich anders verhalten sollte als das Tierreich. Zwar ist es bisher noch nicht gelungen, X-Chromosomen mit Sicherheit festzustellen. Aber es gibt bereits eine ganze Reihe von Anhaltepunkten dafür, daß die gleichen Verhältnisse vorliegen und daß absonderliche Erblichkeitsfälle, wie der der gefüllten Levkojen, sich als Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung erklären lassen, wie ich kürzlich nachzuweisen versuchte. Wir werden bald nochmals auf diesen Punkt zurückkommen.

Zum Schluß dieser Vorlesung müssen wir uns noch mit einer Konsequenz beschäftigen, die sich aus der Verbindung der Chromosomenlehre mit den Erblichkeitsstudien ergibt und so recht zeigt, wie gewisse Erscheinungen nur durch Übertragung auf die Chromosomenlehre verständlich werden. Morgan gebührt das Verdienst, in einer Reihe hochinteressanter Arbeiten die Tatsachen entdeckt und interpretiert zu haben. Wir wollen hier den umgekehrten Weg gehen und die Tatsachen als Konsequenz aus der Chromosomenlehre ableiten. Wenn in den betrachteten Fällen, z. B. oben bei den Drosophilakreuzungen bestimmte Eigenschaften nur mit einem bestimmten Geschlecht verbunden erscheinen konnten, so kam das daher, daß sie in einem *X*-Chromosom lagen. Stellen wir uns nun die Synapsis vor, in der die Chromosomen paarweise konjugieren, so hat beim ♀ (im Falle des Drosophilatypus) das *X*-Chromosom einen Partner, beim ♂ aber nicht. Wenn nun die Chromosomen eine Zeitlang sich fest vereinigen würden, was tatsächlich beobachtet ist, so könnte es leicht sein, daß beim Wiederauseinanderrücken die Teilchen nicht mehr völlig identisch sind, sondern einmal eines ausgetauscht würde. Es ist klar, welche Konsequenz das ergäbe: es würden Gametenkombinationen gelegentlich entstehen können, die eigentlich bei geschlechtsbegrenzter Vererbung nicht auftreten dürften, und zwar könnten sie nur von der weiblichen Seite her kommen, da das männliche *X*-Chromosom keinen Partner hat, mit dem es etwas austauschen könnte. Nehmen wir als fingiertes Beispiel folgende Konstitution der *X*-Chromosomen:



Dann könnte normalerweise das ♀ nur Gameten *FAb* und *FaB* bilden, somit aus der Kreuzung nur die ♀ Kombinationen *FFAabb* und *FFaaBb*

entstehen. Wenn nun ein Faktorenaustausch — crossing over nennt es Morgan — zwischen den beiden *X*-Chromosomen des ♀ gelegentlich stattfindet, so könnte also etwa *B* an die Stelle von *b* kommen und somit einige Gameten *FAB* und *Fab* gebildet werden, die bei der Befruchtung die nach dem Schema der geschlechtsbegrenzten Vererbung unerlaubten Kombinationen *FFAaBb* und *FFaabb* in einigen wenigen Individuen liefern würden. Wenn überhaupt ein solches crossing over vorkommt, dann sind bei großen Zahlen immer einige Individuen der unerlaubten Kombinationen zu erwarten. Und das ist das tatsächliche Resultat Morgans, aus dem er diese Erklärung ableitet. Bei einer Kreuzung weißäugiger, langgeflügelter Fliegen mit rotäugigen kurzgeflügelten (der geschlechtsbegrenzte Charakter) treten in F_2 einige wenige weißäugige-kurzgeflügelte Individuen auf, die nicht hätten auftreten dürfen. Morgan konnte nun sogar noch weiter gehen: Es zeigte sich, daß wenn gleichzeitig mehrere geschlechtsbegrenzte Charaktere betrachtet werden, manche mit Vorliebe miteinander verbunden bleiben, so daß man daraus vielleicht auf ihre benachbarte Lage im Chromosom schließen kann. Aus dem Maß des eintretenden crossing over hat Sturtevant direkt versucht, den relativen Abstand der Faktoren im Chromosom zu berechnen. Doch würde es zu weit führen, wollten wir in eine genaue Betrachtung dieser Einzelheiten eintreten.

Siebzehnte Vorlesung.

Die Geschlechtschromosomen bei Generationswechsel und Zwittrigkeit. Vererbung der Zwittrigkeit. Die Geschlechtsbestimmung: Vormendelistische Betrachtungsweise. Die pro-, syn- und metagame Bestimmung.

Mit der Erkenntnis des Chromosomen-Erbfaktorenmechanismus kann die normale Vererbung des Geschlechts bei zweigeschlechtigen Formen als geklärt betrachtet werden. Nun gibt es aber eine ganze Reihe von Vererbungsformen, die sich nicht an das einfache Schema halten; sie sind geeignet, uns zu dem Problem der Geschlechtsbestimmung

hinüberzuführen. Als besonders bemerkenswert seien die Fälle vorangestellt, in denen sich ein typischer Wechsel zwischen Generationen verschiedener Geschlechtigkeit vorfindet. Denn gerade hier hat sich der Erklärungswert der Geschlechtschromosomentatsachen besonders klar gezeigt.

Bei den Blattläusen entstehen aus parthenogenetisch erzeugten Eiern im Sommer nur Weibchen, im Herbst aber beide Geschlechter, zuvor manchmal auch Weibchen, die nur Männchen erzeugen und solche, die nur Weibchen erzeugen. Die befruchteten Eier aber ergeben stets nur Weibchen. Letztere Tatsache konnte nun für die Aphiden von v. Baehr, Morgan und Stevens in glänzende Übereinstimmung mit den zellulären Befunden gebracht werden. Wenn bei der Samenreife der Männchen, die eine ungerade Chromosomenzahl besitzen, die Reduktionsteilung erfolgt ist, also in einer prinzipiell der beschriebenen ähnlichen Weise die *X*- und *Y*-Zellen gebildet sind, entwickeln sich nur aus ersteren Spermatozoen, die *Y*-Zellen, die ein Chromosom weniger besitzen, degenerieren aber, so daß die Befruchtung ausschließlich durch *X*-Spermatozoen geschehen kann, die ja weibchenbestimmend sind. Die so entstandenen Weibchen haben also die gesamte Chromosomenzahl, ebenso wie die parthenogenetisch aus ihnen erzeugten weiteren Weibchen. Werden aber dann Eier gebildet, aus denen sich parthenogenetisch Männchen entwickeln, so entfernen sie bei der Bildung der Richtungskörper ein Chromosom mehr aus dem Ei, als in ihm zurückbleibt; durch diesen Mechanismus kommt also in den männchenerzeugenden Eiern die ungerade männliche Zahl zustande. Die zytologischen Befunde erklären somit in unserem Falle das biologische Verhalten.

Ähnlichen Verhältnissen von prinzipiell der gleichen Bedeutung begegnen wir beim Fortpflanzungszyklus des Nematoden *Angiostoma nigrovenosum*, wie ihn Schleip und Boveri zytologisch analysierten. Hier findet ein regelmäßiger Wechsel zwischen einer getrennt geschlechtlichen, freilebenden und einer zwittrigen, parasitischen Generation statt. Aus den befruchteten Eiern der getrennt geschlechtlichen Form entstehen also stets Zwitter und umgekehrt. Die Weibchen der getrennt geschlechtlichen Generation besitzen 12 Chromosomen, die in den Reifeteilungen auf 6 reduziert werden. Die Männchen haben deren 11, so daß Spermato-

zoen mit 6 und solche mit 5 Elementen gebildet werden. Die zwittrige Generation enthält aber stets 12 Chromosomen, die Spermien mit 5 Chromosomen sind also nicht zur Befruchtung gelangt. Die Zwitter haben also weibliche Chromosomenzahl und erscheinen auch in ihren äußeren Charakteren als Weibchen. Ihre Eier sind dann auch wieder nach der Reifung mit 6 Chromosomen ausgestattet. In den Ursamenzellen findet sich zwar auch die weibliche Zahl von 12 Chromosomen, aber eines davon zeigt bereits Besonderheiten, aus denen hervorgeht, daß es dem Untergang geweiht ist. Es macht zwar auch die Reifeteilung mit und kommt sodann in die Hälfte der Spermatiden, wird aber nicht in deren Kern einbezogen und geht zugrunde, so daß nun wieder zweierlei Spermien, solche mit 6 und solche mit 5 Chromosomen gebildet werden. Beide befruchten und erzeugen wieder ♀ und ♂.

In beiden Fällen ist es klar, daß die Geschlechtsvererbung wieder an den Chromosomenmechanismus gebunden ist, aber es begegnet uns auch etwas Neues, nämlich die Tatsache, daß ein richtendes Eingreifen in diesen Mechanismus möglich ist, so daß eine Geschlechtsbestimmung resultiert, die Erzeugung eines bestimmten Geschlechts. Das was hier eingriff, waren unbekannte innere Faktoren, die dem Chromosomenmechanismus übergeordnet sind. Und daraus geht bereits hervor, daß ein Teil des Problems der Geschlechtsbestimmung mit dem Versuch, diese inneren Faktoren zu beeinflussen und in die Hand zu bekommen identisch ist. Wir werden davon bald ausführlich zu sprechen haben. Aber auch vom Standpunkt der Geschlechtsvererbung aus haben diese Erscheinungen ein besonderes Interesse, da sie wieder den Schlüssel dazu in die Hand geben, besondere Resultate des mendelistischen Experiments einfach zu interpretieren.

Eine besondere Rolle spielen in dieser Frage nämlich die Kreuzungsversuche von Correns an der getrennt geschlechtlichen Bryonia dioica mit der monözischen Bryonia alba.

Correns ging von der Tatsache aus, daß monözische und diözische Pflanzen, also solche, die männliche und weibliche Blüten an einer Pflanze oder nur an getrennten Pflanzen erzeugen, diese Fähigkeit auf ihre Nachkommen vererben. So ist die *Dimorphoteca pluvialis* eine extrem monözische, eine trimonözische Pflanze, indem ihre Blüten-

köpfchen gleichzeitig männliche, weibliche und Zwitterblüten enthalten. Wie man nun aber auch diese drei Blütenarten sich untereinander befruchten läßt, stets entsteht wieder eine trimonözische Pflanze. Es müssen somit alle Geschlechtszellen einer monözischen Pflanze diesen Charakter besitzen, und dadurch eröffnet sich vielleicht die Möglichkeit, durch Kreuzung mit einer diözischen Pflanze, deren Geschlechtscharakter männlich oder weiblich ja bekannt ist, erstere analysieren zu können. Correns kreuzte deshalb die monözische Zaunrübe *Bryonia alba* mit der getrennt-geschlechtigen B. dioica. Wurde nun dioica ♀ × alba ♂ gekreuzt, so war die gesamte Nachkommenschaft weiblich, nämlich 587 Individuen (zu denen allerdings als Ausnahme 2 ♂ kamen). Die umgekehrte Kreuzung dioica ♂ × alba ♀ ergab aber zu genau gleichen Teilen männliche und weibliche Pflanzen, nämlich 38 : 38 Individuen. Die normale Befruchtung zwischen dioica ♀ und ♂ gibt natürlich wieder zu gleichen Teilen beides. Nun wissen wir schon, daß monözische Individuen sämtlich den Charakter Monözie, Zwittrigkeit, vererben. Das Resultat erfordert also, daß bei der diözischen Pflanze männliche und weibliche Individuen verschiedene geschlechtliche Tendenz haben. Es wird erklärt, wenn wir annehmen, daß die ♂ in bezug auf das Geschlecht heterozygot sind, mit männlicher Dominanz also *Mm*, die Weibchen dagegen homozygot *mm*. Erstere bilden also zweierlei Geschlechtszellen *M* und *m*, letztere nur eine Sorte *m*. Natürlich muß dann auch angenommen werden, daß aus der Monözie durch den Faktor *M* bzw. *m* sichtbare Männlichkeit oder Weiblichkeit wird. Es würde also etwa die Kreuzung dioica ♂ × alba ♀ folgendermaßen verlaufen, wenn wir die Monözie (Hermaphroditismus) mit ⚥ bezeichnen und uns der Geschlechtssymbole bedienen:

Dioica	♂ = ♂ ♀		alba ♀ = ⚥ ⚥
Gameten	♂ und ♀		⚥
F_1	♂ ⚥	und	♀ ⚥

Nun haben wir schon gehört, daß im Pflanzenreich Geschlechtschromosomen noch nicht bekannt sind. Da aber alle experimentellen Tatsachen mit den im Tierreich gewonnenen aufs schönste übereinstimmen, so ist wohl anzunehmen, daß prinzipiell die gleichen Verhältnisse vorliegen. Man könnte also z. B. den Fall der Hermaphroditen bei

Rhabdonema ganz gut auf die zwittrigen und monözischen Blütenpflanzen übertragen. Dann wäre also anzunehmen, daß in deren männlichen Organen ein X-Chromosom (oder auch nur die X-Substanz in einem Geschlechtschromosom, der Faktor F) funktionsunfähig wird und somit ♂ und ♀ bestimmende Pollen gebildet werden. Erstere aber befruchten nicht und so entstehen nur ♀ mit der Fähigkeit zum Zwittertum. (Was das heißt werden wir später hören.) Wie Hertwig und Demoll zeigten und ja nun leicht zu kombinieren ist, erklärt sich in der Tat damit mühelos der Bryoniafall. Und ich habe zeigen können, daß unter dieser Voraussetzung sich der verwickelteste aller bekannten Mendelfälle, die von Miß Saunders analysierte Vererbung der gefüllten Levkojen, ebenfalls leicht als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung im Rahmen dieses Chromosomenmechanismus zwittriger Blütenpflanzen erklärt.

In diesem Falle wie in dem des Rhabdonema begegnet uns nun wieder etwas, was zu einer anderen Seite der Frage hinführt, auf die wir in dieser Vorlesung hinaus wollen. Wir hatten in beiden Fällen gesehen, daß der Chromosomenmechanismus eigentlich ♀ erzeugt, trotzdem aber Zwitter entstehen; wir müssen also diesen Zwittern die weibliche Faktorenkonstitution zuschreiben. Erinnern wir uns nun an unser Faktorenschema, das bei männlicher Heterozygotie $FFMM$ = ♀ war, wobei F über M epistatisch ist. Wir hatten uns das so vorgestellt, daß F eine höhere quantitative Potenz hat, etwa $F : M = 6 : 4$. Wenn nun bei gleicher Konstitution ein Zwitter entsteht, so kann dies nur so sein, daß in diesem Falle die Potenz von F und M gegeneinander einigermaßen ausgeglichen ist, so daß es vielleicht von geringfügigen inneren Ursachen abhängt, welche überwiegt und damit eine ♂- oder ♀-Blüte an der gleichen Pflanze erzeugt wird. Oben haben wir gesehen, daß ein Eingriff in die Geschlechtsvererbung, eine Geschlechtsbestimmung, durch Beeinflussung der den Chromosomenmechanismus dirigierenden Faktoren möglich ist, hier sehen wir nun die Möglichkeit einer Geschlechtsbestimmung durch Verschiebung der relativen Potenz der Erbfaktoren vor Augen.

Ehe wir diese nicht ganz einfachen Dinge diskutieren, ist es vielleicht am Platze, kurz auf die ältere Behandlungsweise unseres Problems einzugehen, um sie dann unserem bisherigen Gedankengang einzugliedern.

Wir haben unserer bisherigen Betrachtung des Geschlechtsproblems die Gesichtspunkte zugrunde gelegt, die die jüngste Phase des Studiums dieser Frage beherrschen, die mendelistische Auffassung. Bei ihrer Diskussion haben wir zunächst eine Frage ganz außer acht gelassen, die Frage des Zeitpunkts der Geschlechtsbestimmung. Die vormendelistische Epoche hat aber gerade diesen Punkt in das Zentrum des Interesses gestellt. Sie suchte ja in der Hauptsache das Wesen der Geschlechtlichkeit so zu erforschen, daß sie sich bestrebte, im Experiment das normale Geschlechtsverhältnis zugunsten des einen oder anderen Geschlechts zu verschieben. Ein derartiger Eingriff kann natürlich nur dann Erfolg haben, wenn er zu einem Zeitpunkt einsetzt, an dem noch eine Reaktionsmöglichkeit vorhanden ist. Da bietet sich denn als natürliche Marke der Abgrenzung jenes Zeitpunktes der Moment der Befruchtung dar, so daß die drei Möglichkeiten der zeitlichen Bestimmung gegeben sind als Bestimmung vor der Befruchtung (progam), während der Befruchtung (syngam), nach der Befruchtung (metagam). Es ist klar, daß für die mendelistische Betrachtungsweise die Tatsachen, die zugunsten der drei Möglichkeiten sprechen, größtenteils gleichgültig sind. Denn wird das weibliche Geschlecht als heterozygot genommen, so ist die Bestimmung eine hauptsächlich progame, ist das Männchen heterozygot, so ist sie eine syngame. Eine progame Beeinflussung aber ist dann, wie wir oben hörten, eine Bewirkung der übergeordneten Faktoren, eine metagame aber eine Potenzverschiebung. Im großen ganzen ist also diese Frage für die mendelistische Betrachtungsweise ziemlich gleichgültig, soll aber doch kurz hier im Sinne der älteren Forschung behandelt werden.

Es liegt auf der Hand, daß die ältere Forschung sich vorwiegend für die metagame Bestimmung des Geschlechts interessierte, denn wenn überhaupt Hoffnung sein sollte, der Bestimmung Herr zu werden, so war das nächstliegende, eine Beeinflussung des sich entwickelnden Organismus zu versuchen. Es ist klar, daß ein solcher Versuch von vornherein mit sehr vielen Schwierigkeiten und Klippen zu kämpfen hat. Er muß selbstverständlich von der Betrachtung des normalen Geschlechtsverhältnisses ausgehen. Es spricht zwar zunächst manches dafür, daß dies für die einzelnen Organismen ein konstantes ist. So

gibt Darwin für Rennpferde bei 25560 Geburten 99,7 ♂ : 100 ♀ an; King findet bei der Kröte Bufo lentiginosus 93 ♂ : 100 ♀, Standfuss unter 32176 Individuen von 40 Schmetterlingsarten 106,93 ♂ (stets auf 100 ♀ berechnet), Montgomery bei dem Käfer Macrodactylus subspinosus unter 8796 Tieren 131,0 ♂ : 100 ♀, dagegen bei der Spinne Lactrodectes mactans unter 41 749 Individuen ein Verhältnis von 819 ♂ : 100 ♀. Aber selbst wenn solche Verhältnisse aus recht großen Zahlenreihen abgeleitet sind, müssen sie doch mit großer Vorsicht betrachtet werden, wenn es sich darum handelt, sie zur Grundlage experimenteller Studien zu machen. Welche Fehlerquellen sie in sich bergen können, zeigen am besten die Verhältnisse des Menschen, für den ja die ausgedehntesten Zählungen vorliegen. Im Durchschnitt Europas fallen auf 100 Mädchengeburten 105,3 Knabengeburten, eine Zahl, die mit großer Konstanz auftritt. Werden aber die totgeborenen Kinder betrachtet, so fallen auf 100 Mädchen 131,9 Knaben, und wenn gar die Frühgeburten in Betracht gezogen werden, ist das Verhältnis 160 : 100 (Lenhossék). Andererseits ist auch bei lebenden Kindern der Prozentsatz an Knaben bei Erstgebärenden relativ hoch, nämlich etwa 137 : 100. Natürlich liegen bei Tieren die Verhältnisse auch nicht anders. Vielfach läßt sich das Geschlecht erst in einem gewissen Entwicklungsstadium bestimmen, so daß kaum kontrolliert werden kann, ob nicht mehr oder weniger Eier, Embryonen, Larven eines Geschlechts zugrunde gegangen sind. Eine weitere Schwierigkeit kommt daher, daß an verschiedenen Lokalitäten das Verhältnis ein verschiedenes sein kann. Die Zahlen für den Menschen variieren bekanntlich nach Ländern und Rassen, für die Frösche fand Pflüger 87% ♀ in Utrecht, aber nur 50% in Königsberg, bei Artemia salina kommen in manchen Fundstellen gar keine oder nur wenige ♂ vor, in anderen mehr, wieder in anderen ebenso viele wie Weibchen. Die wenigen Beispiele genügen wohl, zu zeigen, welche Grundschwierigkeit allen Versuchen metagamer Geschlechtsverschiebung anhaftet: denn das was sie beweisen müssen, wenn das Resultat das Problem der Geschlechtsbestimmung selbst betreffen soll, ist ja, daß ein indifferenter Zustand nach einer oder der anderen Seite auszuschlagen bestimmt wird oder daß ein vorhandener Geschlechtszustand umgestimmt wird.

Unter diesen Umständen wird es nicht wunder nehmen, daß die älteren Versuche, eine metagame Bestimmung zu beweisen, als fehlgeschlagen oder mindestens noch nicht bewiesen betrachtet werden müssen. (Allerdings werden wir bald auch von positiver Potenzverschiebung hören.) So lohnt es sich denn auch gar nicht, in eine Einzelbetrachtung einzutreten. Vielfach erwiesen sich schon die Voraussetzungen der Versuche als gänzlich unhaltbar; wenn z. B. durch äußere Eingriffe an Raupen das Geschlecht von Schmetterlingen bestimmt werden sollte, während bereits im sich entwickelnden Schmetterlingsei doch das Geschlecht schon feststeht, wie wir früher bei Besprechung der Transplantationsversuche erfuhren. Cuénot hat sich der undankbaren Aufgabe unterzogen, einen großen Teil derartiger Angaben exakt nachzuprüfen, stets mit dem gleichen negativen Resultat.

Es kommt somit mehr die Möglichkeit der pro- und syngamen Bestimmung in Betracht. Letztere ist es vor allem, die uns in den letzten Vorlesungen ja dauernd als normaler Geschlechtsvererbungsmodus begegnete. Alles was mit den geschlechtsbestimmenden Spermatozoen zusammenhängt, alles was dafür angeführt werden kann, daß das Geschlecht durch die Befruchtung zwischen einer Heterozygote und einer Homozygote bestimmt wird, ist ja Material im Sinne der syngamen Entscheidung. Bei ihr handelt es sich dann im wesentlichen um den Einfluß der Samenzelle bei der Befruchtung: es muß Samenzellen mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz geben. Seitdem die Tatsachen über die zwei Spermienarten bekannt sind, die wir in der letzten Vorlesung kennen lernten, ist mit dem Begriff der Tendenz natürlich eine feste Vorstellung verknüpft. Er bedeutet entweder das Vorhandensein oder Fehlen eines Gens für Weiblichkeit oder das Vorhandensein oder Fehlen einer X-Substanz, die in bestimmter Quantität das männliche, in der doppelten das weibliche Geschlecht bedingt. In jedem Falle wäre ein unverrückbarer Zustand geschaffen und eine Verschiebung nur denkbar durch die relative Häufigkeit der zur Befruchtung kommenden beiden Spermienarten.

Damit kann also von einer syngamen Bestimmung, also Verschiebung, gar nicht die Rede sein. In der älteren Literatur konnte man sich da eine Wirkung durch die Tendenz der Geschlechtszellen vorstellen. Jetzt ist die

geschlechtsbestimmende Tendenz aber einfach ein unverrückbarer alternativer Zustand, während man früher mit so unfaßbaren Begriffen, wie kräftige und geschwächte, alte und junge Spermien operierte. Besonders der Begriff des Kräftezustandes spielt in der älteren Literatur eine beträchtliche Rolle und seine Bedeutung wurde meist auf dem Wege der Statistik zu erweisen gesucht. Natürlich standen dabei die menschlichen Verhältnisse im Vordergrunde, aber auch bei den Tierzüchtern herrscht der Glaube, an die verschiedene Wirksamkeit kräftiger und schwacher, alter und junger Hengste, Stiere, Widder vor. Bald betrachtete man das relative Alter der Eltern, bald ihre sozialen und Ernährungsverhältnisse. Wie so oft sind die Ergebnisse der Statistik in keiner Weise eindeutig, ganz abgesehen davon, daß ein derartiges biologisches Problem überhaupt nicht rein statistisch gelöst werden kann. Wo man aber versucht hat, einen bestimmten Punkt im Tierexperiment zu prüfen, wie es Cuénot und O. Schultze taten, ergaben sich stets negative Resultate. Was für den undefinierbaren Kräftezustand der Spermien gilt, trifft auch für die Möglichkeit zu, daß ihr Alter eine Bedeutung haben könne. Die bekannteste Illustration dieser Anschauung stellt ja das Geschlechtsverhältnis der Haustaube dar. Bei ihr lösen sich stets 2 Eier im Intervall einiger Stunden vom Eierstock los und werden oben im Ovidukt befruchtet; sie werden dann im Abstand von 1—2 Tagen abgelegt. Eine alte Überzeugung besagt nun, daß stets aus dem ersten Ei ein Männchen, dem zweiten ein Weibchen schlüpft. Da nun die Spermatozoen, die die beiden Eier befruchten, von der gleichen Begattung stammen, so ist das das zweite Ei befruchtende etwas länger im mütterlichen Körper, älter, und dadurch soll es weibchenbestimmend geworden sein. Wenn es nun auch tatsächlich oft vorkommt, daß die jungen Tauben in solcher Reihenfolge schlüpfen, so ist nach Cuénot jedoch auch das umgekehrte ebensowohl der Fall, als auch, daß ausschließlich 2 ♂ oder 2 ♀ schlüpfen. Hätte außerdem ein solcher Einfluß eine geschlechtsbestimmende Bedeutung, so könnte er von vornherein nicht für solche Tiere gelten, bei denen das Sperma im mütterlichen Körper lange leben kann, ohne daß dabei ein Einfluß auf das Geschlecht bemerkbar ist, wie das etwa beim Huhn, bei den Fledermäusen und in extremer Form mit jahrelanger Funktionsfähigkeit des von einer Be-

gattung stammenden Spermas bei Landschnecken und der Biene der Fall ist.

Was nun die dritte Möglichkeit, die der progamen Bestimmung betrifft, so würde sie besagen, daß bereits im unbefruchteten Ei das Geschlecht des zukünftigen Wesens bestimmt ist: es gäbe weibliche und männliche Eier, deren Charakter durch die Befruchtung nicht mehr geändert werden kann. Die mendelistische Erklärung erfordert diese Annahme natürlich in all den Fällen, in denen das weibliche Geschlecht als heterozygot betrachtet wird, da dann die Gameten zur Hälfte weiblich, zur Hälfte männlich determiniert sein müssen. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß es zahlreiche Fälle solcher Art gibt. Vor allem muß das natürlich dann der Fall sein, wenn auf parthenogenetische Weise beide Geschlechter erzeugt werden und in dieser Gruppe besonders wieder in jenen Fällen, in denen es verschiedene Individuen sind, die entweder nur weibliche oder nur männliche Eier legen, wie bei Phylloxera. Das gleiche trifft für solche Fälle zu, in denen, wie bei manchen Käfern und Schmetterlingen durch gelegentliche, ungewöhnliche Parthenogenese auch beide Geschlechter im normalen Verhältnis erzeugt werden. Die berühmtesten Fälle zur Demonstration der progamen Bestimmung sind aber die, bei denen bereits die Eier äußerlich das zukünftige Geschlecht erkennen lassen, indem die Männcheneier kleiner, die Weibcheneier größer sind. Das klassische Beispiel dafür ist der Wurm *Dinophilus* nach der Entdeckung von Korschelt, dessen Gelege mit ♂- und ♀-Eiern nebenstehend abgebildet ist (Fig. 139). Das gleiche steht, neben einigen nicht einwandfreien Fällen, fest für Rotatorien, Phylloxerinen, Spinnen.

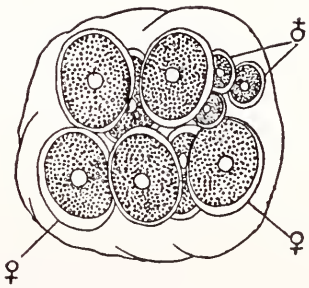


Fig. 139.
Cocon von Dinophilus mit ♀- und ♂-Eiern. Nach Korschelt.

Ebenfalls im gleichen Sinne wird meist die Tatsache der Gleichgeschlechtigkeit multipler Embryonen verwertet, die allerdings ebensosehr auch für die syngame Bestimmung spricht. Man versteht darunter die merkwürdige Erscheinung, daß aus einer Eizelle mehrere Individuen

entstehen können, indem frühe Furchungsstadien auseinander fallen und sich selbständig weiter entwickeln. Wenn wir von den sogenannten eineiigen Zwillingen des Menschen absehen, deren Entstehung ja nur erschlossen ist und deren ausschließliche Gleichgeschlechtigkeit nicht unbestritten ist, sind die beiden schönsten Fälle die des Gürteltiers *Tatusia* und der parasitischen Wespen (Chalcididen) *Ageniaspis, Litho-*

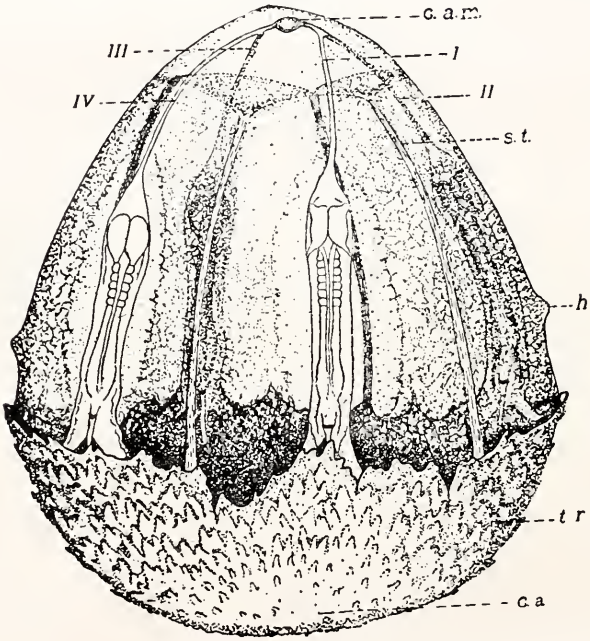


Fig. 140.
Junge Keimblase von Tatu novemcinctum mit 4 Embryonen (I—IV). Nach Newman und Patterson.

mastix und verwandter Formen. Bei jenen Gürteltieren entwickeln sich fast immer gleichzeitig 4 Embryonen [bei anderen Arten durch einen merkwürdigen Knospungsprozeß zahlreiche (Fernandez)], die in gemeinsame Embryonalhüllen eingeschlossen sind, was auf einen Ursprung aus den 4 Furchungszellen deutet. Fig. 140 zeigt eine Fruchtblase mit 4 jungen Keimscheiben im Kreis angeordnet und Fig. 141 eine aufgeschnittene Blase mit älteren Embryonen. Die 4 Jungen sind aber stets

des gleichen Geschlechts. Noch eklatanter ist aber der Fall jener Wespen. Sie legen ihre Eier in Schmetterlingseier hinein, in denen sie sich mit dem Schmetterling entwickeln, bis schließlich sich die fertigen Wespen aus der Raupe herausbeißen. Die Eier der Wespen zerfallen nun nach einigen Teilungen in ihre Zellen, die dann für sich die Furchung beginnen. Es entstehen so ganze Ketten von Embryonen aus einem Ei, die bei manchen

Fig. 141.
Aufgeschnittene Keimblase von Tatu novemcinctum mit den 4 Embryonen. Nach Newman und Patterson.

Arten bis 1000 Individuen enthalten können, die nun wieder alle eines Geschlechts sind. Fig. 142 *a* zeigt ein junges Entwicklungsstadium von Polygnotus minutus, in dem sich gerade die Furchungszellen auseinanderlegen, *b* ein älteres Ei mit vielen Furchungsstadien, *c* eine noch ältere Blase mit mehreren Embryonen. Fig. 143 gibt eine aus einem Ei entstandene Embryonenkette einer anderen Art, Encyrtus fuscicollis wieder.

Den Tatsachen der progamen Bestimmung gegenüber erhebt sich natürlich die Frage, ob man imstande ist, auf sie einen Einfluß aus-

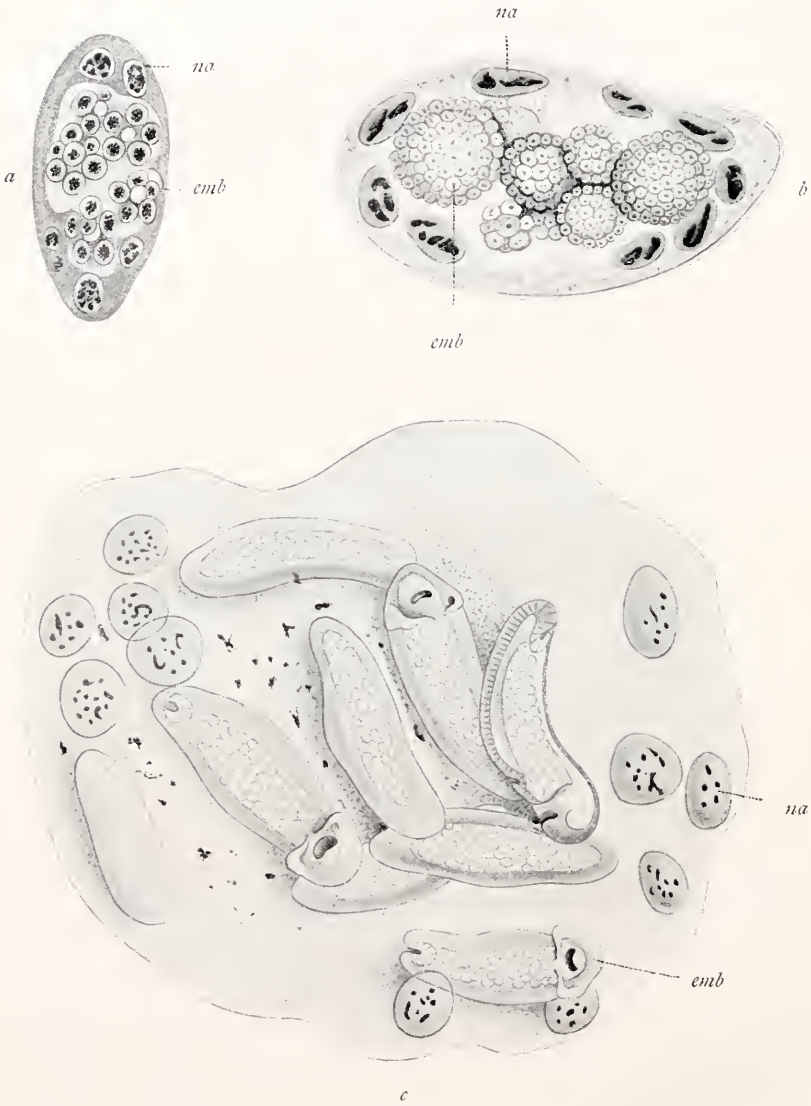


Fig. 142.
a, *b*, *c* 3 Stadien der Entwicklung von Polygnotus minutus, *na* Amnionkerne, *emb* Embryonen. Nach Marchal.

zuüben, also die Relation männlicher und weiblicher Eier zu verschieben.

Fig. 143.
Embryonenkette der Wespe Encyrtus. Nach Marchal.

Wir haben bereits festgestellt, daß das ja nichts anderes wäre, als eine Beeinflussung der übergeordneten Faktoren und somit können wir nun wieder unseren alten Faden aufnehmen und uns den beiden, aus dem Mechanismus der Geschlechtsvererbung abgeleiteten Möglichkeiten der Geschlechtsbestimmung zuwenden.

Achtzehnte Vorlesung.

Die Geschlechtsbestimmung durch Potenzverschiebung, syngam und metagam. Geschlechtsbestimmung und übergeordnete Faktoren. Die Generationszyklen. Progame Geschlechtsbestimmung. Generationswechsel und Sexualität.

Wir wollen also nunmehr die beiden Möglichkeiten diskutieren, bestimmend in das Geschlecht einzugreifen, nämlich einmal die Möglichkeit durch Bewirkung der übergeordneten Faktoren den Vererbungsmechanismus in eine bestimmte Richtung zu lenken, sodann die Möglichkeit, innerhalb einer gegebenen Geschlechtskonstitution durch Veränderung der relativen Potenz der beteiligten Erbfaktoren einen veränderten Effekt hervorzubringen. Wenden wir uns zunächst dem letzteren Punkte zu. Auch hier können wir, wie bei der Geschlechtsvererbungsformel, wieder von dem Verhalten der sekundären Geschlechtscharaktere ausgehen. Auch für sie hatten wir ja die Formel mit dem epistatischen Verhältnis der beteiligten Faktoren aufgestellt, die den normalen Zustand bedingte. Diese Formel aber hatten wir gerade daraus abgeleitet, daß es durch geeignete Bastardierungen möglich ist, das normale Verhältnis so zu ändern, daß in jedem Geschlecht die Charaktere des anderen zum Durchbruch kommen, Gynandromorphe entstehen. In dem geschilderten Falle der Lymantria dispar war diese verschobene relative Potenz zwischen den Faktoren *G* und *A* dadurch erreicht worden, daß durch Bastardierung in die Erbformel Faktoren von anderswertiger Potenz eingeführt wurden. Es war also nicht eine direkte Veränderung der Potenz erzielt worden; daß eine solche möglich ist, ohne daß die Methode bisher bekannt ist, kann keinem Zweifel unterliegen, da auch in der Natur, also ohne Bastardierung, gelegentlich solche Gynandromorphe vorkommen. Bei sehr vielen Tieren ist aber auch normalerweise die Potenz dieser Faktoren sichtlich eine labile und immer von bestimmten physiologischen Zuständen abhängig, nämlich von der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüse. Es ist eine bekannte Tatsache, daß vor allem bei den Wirbeltieren die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere von der Anwesenheit der richtigen Geschlechtsdrüse abhängig ist und vor allem Ancel und Bouin haben gezeigt, daß es ein bestimmter Teil

dieses Organs, die interstitielle Drüse, von Steinach Pubertätsdrüse genannt, ist, die den Ausschlag gibt. Ein Merinobock, bei dem, wie wir hörten, durch die Erbformel die Ausbildung von Hörnern bedingt wird, bleibt hornlos, wenn frühzeitig kastriert (Darwin, Castle). Ein kastriertes männliches Meerschweinchen, dem Ovarien implantiert sind, bildet weibliche Geschlechtscharaktere wie Zitzen und bestimmte Skelett-eigentümlichkeiten aus (Steinach), eine alte Henne oder Ente, deren Eierstock mit der inneren Sekretion aufhörte, wird hahnenfedrig, ein ebensolcher alter Erpel nimmt das Kleid der Ente an, die parasitär kastrierte männliche Krabbe Inachus erhält die weiblichen sekundären Geschlechtscharaktere (Smith) usw. Das besagt doch wohl nichts anderes, als daß in diesen Fällen — wenn wir von Entwicklungshemmungen absehen, wie das Nichtmutieren der Stimme des Kastraten, also rein physiologischen Dingen, die nichts mit dem Vererbungsprozeß zu tun haben, wenn sie auch in anderer Hinsicht sehr wichtig sind — die relative Potenz der Faktoren *G* und *A*, auf deren Epistase das normale Verhalten beruht, verändert, unter Umständen sogar vertauscht wird.

Übertragen wir nun diese Erklärung auf das Geschlecht selbst, so ist es denkbar, daß auch hier das normale Verhältnis von *F* und *M* verschoben werden kann, so daß (bei männlicher Heterozygotie) ein Tier von der Formel *FFMM* anstatt eines ♀ zu einem Zwitter oder gar zu einem ♂ wird, ebenso *MMFf* anstatt männlich zwittrig oder weiblich erscheint. (Es ist klar, daß diese „Verschiebung der Potenz" nur ein symbolischer Ausdruck für einen unbekannten physiologischen Prozeß darstellt, ebenso wie ja auch der „Erbfaktor" nicht ein Baustein sondern ein physiologischer Ablauf ist. Diese Selbstverständlichkeit braucht wohl nicht weiter ausgeführt zu werden.) Diese Möglichkeit kann nun jetzt bereits aus einer Reihe von Tatsachen und Experimenten mit Sicherheit erschlossen werden. Zunächst sind es eine Reihe biologischer Beobachtungen, die in diese Richtung weisen und die Grundlage für eine experimentelle Inangriffnahme des Problems geben. Vor allem gehört hierher der sogenannte akzidentelle Hermaphroditismus, wie er sich im Tier- und Pflanzenreich findet, also das gelegentliche Auftreten von Eiern im Hoden oder Samengewebe im Eierstock. Es gibt wohl keine Gruppe im Tierreich, in der das nicht gelegentlich vorkommt.

Nebenstehende Fig. 144 zeigt einen solchen Fall, Eibildung im Hoden des Flußkrebses und Fig. 145 das entgegengesetzte, nämlich Hodengewebe im Eierstock eines Seesterns. Ja es gibt Tierformen, bei denen ganz typischerweise ein Geschlecht nichtfunktionierende Geschlechtsdrüsenteile des anderen besitzt. So liegt bei der Pseudoneuroptere Perla marginata dem Hoden stets ein Büschel Eiröhren an (Schoenemund) und das sogenannte Biddersche Organ männlicher Kröten ist

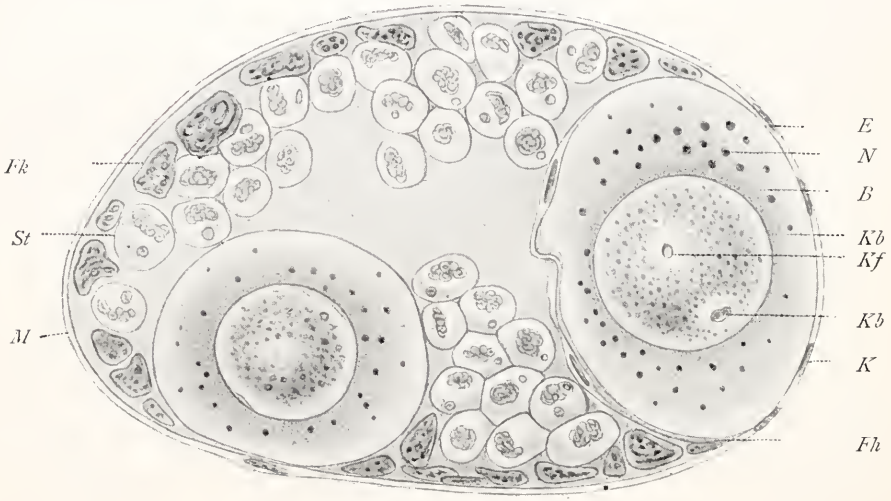


Fig. 144.
Hodenbläschen eines ♂ von Potamobius astacus mit Eiern. *B* Eiplasma, *E* Ei, *Fh* Follikelhaut, *Fk* Follikelkern, *K* Kern der Membran, *Kb* Keimbläschen, *Kf* Keimfleck, *M* Membran des Hodenbläschens, *N* Dotter, *St* Spermatogonien. Nach v. La Valette-St. George.

auch nichts als ein dem Hoden anhängendes Stück Eierstock. Es wäre natürlich sehr angenehm, wenn man in solche Erscheinungen der gelegentlich oder normalerweise labilen Potenz eine Gesetzmäßigkeit bringen könnte, etwa derart, daß es stets das homo- oder das heterozygote Geschlecht ist, das dazu neigt. Das ist aber nicht der Fall: wenn bei Blatta im Hoden Eier auftraten, ist es sicher das heterozygote Geschlecht, wenn beim Seestern im Ovar Spermien gebildet wurden, ist es wohl das homozygote Geschlecht. Dem entsprechen denn auch die

Verhältnisse aus dem Pflanzenreich. Wir werden noch auf die Tatsache zurückzukommen haben, daß bei den Moosen mit der Sporenbildung die Reduktionsteilung erfolgt, die also hier von der Geschlechtszellen-

Fig. 145.
Schnitt durch den Eierstock eines Seesterns mit eingesprengtem Hodengewebe. Nach Buchner.

bildung getrennt ist. Mit dieser Teilung vollzieht sich aber die Trennung der Geschlechter, denn je eine der Tochterzellen liefert eine männliche, je eine eine weibliche Geschlechtspflanze. Obwohl deren Geschlecht

nun fixiert ist, gibt es nach Strasburger doch viele Fälle, in denen solche Geschlechtspflänzchen die Geschlechtsorgane des anderen Geschlechts ausnahmsweise produzieren. Im Prinzip ist das natürlich das gleiche, wie die soeben zitierten Fälle des akzidentellen Hermaphroditismus, des Vorkommens von Eiern im Hoden und umgekehrt. Aus dem Pflanzenreich sind auch mancherlei weitere entsprechende Fälle bekannt; so fand Strasburger, daß alternde weibliche Individuen von Mercurialis annua vereinzelte männliche Blüten erzeugen können und umgekehrt männliche Individuen weibliche. In Staubfäden können sich in abnormen Fällen weibliche Organe bilden (Nemec), in Samenanlagen Pollen (Göbel).

Endlich gibt es sogar einen Fall, in dem sichtlich die Labilität der Potenz und damit zusammenhängende vorübergehende Zwittrigkeit zu dem normalen Entwicklungsgeschehen einer Tierform gehört.

Pflüger, R. Hertwig und seine Schüler Schmitt, Kuschakewitsch und Witschi haben uns mit der absonderlichen Geschlechtsentwicklung der Frösche bekannt gemacht. Es zeigte sich dabei das eigenartige hochbedeutsame Resultat, daß in jungen Stadien, manchmal aber auch bei längst metamorphosierten Tieren es sich verfolgen läßt, wie weibliche Geschlechtsdrüsen in ihrer Entwicklung stillstehen, die Eier degenerieren und sich an ihrer Stelle Hodengewebe ausbildet. Fig. 146 zeigt einen Schnitt durch eine solche intermediäre Keimdrüse, in der außen noch eine Eischicht erhalten ist. Die Potenz ist also in frühen Stadien eine labile und erst in einem bestimmten Zeitpunkt kommt aus unbekannten Ursachen das normale Epistaseverhältnis zustande. Wird die Entscheidung schon sehr früh getroffen, dann entwickelt sich sogleich ein typischer Hoden, wird sie erst später getroffen, dann entwickelt sich zuerst eine intermediäre Drüse, deren Entwicklung sich in der Tat nach Kuschakewitsch von der eines typischen Ovars unterscheidet, und die Umstimmung zum Hoden, der Übergang vom labilen Gleichgewicht zur männlichen Epistase ist zu beobachten. Wir werden auf diesen wichtigen Fall zurückkommen müssen.

In all diesen Fällen war nun allerdings die Ursache unbekannt und es lag noch kein zwingender Grund vor, eine Potenzverschiebung als Ursache anzunehmen. In viel höherem Maße ist das dort der Fall, wo

wir tatsächlich etwas über die Ursachen der geschlechtlichen Umstimmung wissen. Noch sind es wenige Daten, die hier vorliegen, aber sie erscheinen doch schon sehr bemerkenswert. Wir sind schon mehrfach dem Smithschen Beispiel der parasitär kastrierten Krabbe Inachus begegnet, die, wenn es ein ♂ war, die sekundären Geschlechtscharaktere des ♀ annahm. In diesem Falle ging nun die Umstimmung so weit,

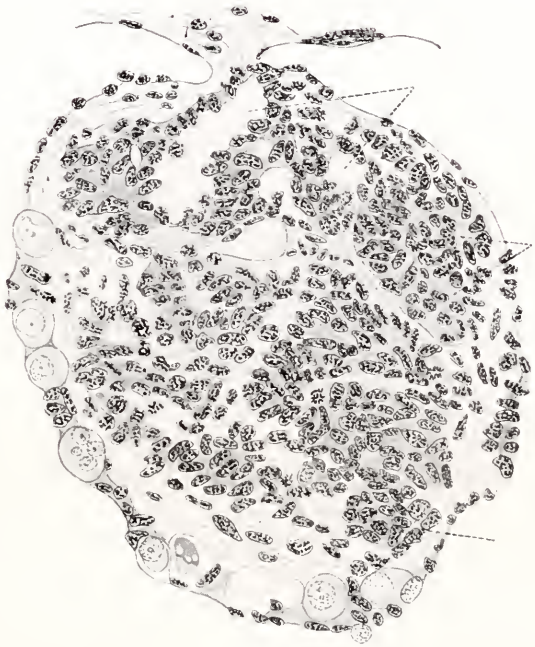


Fig. 146.
Embryonale Keimdrüse von Rana esculenta während der Umwandlung zum Hoden. Nach Kuschakewitsch.

daß auch an Stelle des Hodens sich ein Ovar entwickelte, woraus ja auf männliche Heterozygotie geschlossen wurde. Hier war es also die unbekannte chemische Einwirkung von seiten des Parasiten, die den Potenzumschlag bedingte. Ein ganz analoges Beispiel aus dem Pflanzenreich ist durch Strasburger bekannt geworden. Der Brandpilz Ustilago, der die Lichtnelke Melandrium affiziert, veranlaßt bei den weiblichen Exemplaren die Entwicklung von Staubgefäßen. Gerade dieser Fall ist

deshalb besonders beachtenswert, weil wie wir früher hörten, Coerrns für die gleiche Pflanze zeigen konnte, daß beide Geschlechter die Anlage des anderen vererben. Wenn also bei Inachus die Sacculina nur das Männchen weiblich machen kann und bei Melandrium der Brandpilz nur das Weibchen männlich, so besagt das nicht, daß gerade dieses Geschlecht nur heterozygot sei und deshalb das andere nur zum Vorschein kommen könne, während in dem Geschlecht, in dem kein solcher Effekt eintritt, er überhaupt nicht möglich sei. In beiden Fällen ist es eben so, daß der betreffende Parasit nur den adäquaten Reiz liefert, der die genügende Potenzverschiebung in einem Geschlecht leistet, im anderen aber entweder nicht genügend oder nicht adäquat ist. Correns drückt dies treffend so aus: „Ja ich glaube, man wird nicht einmal annehmen dürfen, beim Inachus-Männchen und beim Melandrium-Weibchen sei das Verhältnis des männlichen und weiblichen Anlagenkomplexes labiler als beim entgegengesetzten Geschlecht, so wenig, wie wir annehmen dürften, von zwei verschiedenen Schlössern sei das eine seiner Konstruktion nach leichter zu öffnen als das andere, wenn wir nur zu einem den passenden Schlüssel haben.“

Als besonders bemerkenswert aber im Sinne der Potenzverschiebung erscheint schließlich die folgende Tatsache. Wir haben schon mehrfach meine Versuche mit Lymantria dispar erwähnt, bei denen Gynandromorphismus durch Kombination von Geschlechtsfaktoren, deren Potenz nicht in der richtigen Relation stand, erzielt wurde. Es schien, als ob die Geschlechtsdrüse selbst davon unberührt bliebe, also für die Faktoren *F* und *M* andere Verhältnisse gelten als für *G* und *A*; für die ♀, die zuerst gynandromorph werden, trifft das zunächst auch zu, dagegen hat jetzt mein Schüler Poppelbaum gefunden, daß in den Hoden von männlichen Gynandromorphen Mengen von Eiern gebildet werden. Und hier ist sicher das ♂ das homozygote Geschlecht, bei dem nun für die primären Charaktere die adäquate Potenzverschiebung leichter eintrat als beim ♀, während umgekehrt die sekundären Charaktere leichter beim ♀ männlich wurden. Aber auch beim ♀ kann die gleiche Verschiebung eintreten, wie wir in jüngster Zeit fanden: Werden in die weibliche Formel durch Bastardierung Männlichkeitsfaktoren von besonderer Stärke eingeführt, so gelingt es schließlich die Weib-

chen in Zwitter und endlich sogar in ♂ zu verwandeln. Also eine höchst beweisende Bestätigung der Gesamtanschauung!

In allen diesen Fällen also lag eine Umstimmung des Geschlechts vor, eine wirkliche metagame Geschlechtsbestimmung, die sich als eine Verschiebung in der relativen Potenz der Geschlechtsfaktoren deuten ließ. Man könnte nun noch verlangen, daß auch wirkliche Beweise durch Züchtung dafür erbracht wurden, daß in all diesen Fällen die betreffenden abändernden Individuen wirklich ihre ursprüngliche Erbformel des Geschlechts beibehalten haben und daß nur eine individuelle Modifikation der Potenz die entgegengesetzten Charaktere hervorrief. Viel liegt da bis jetzt noch nicht vor, aber die wenigen Daten sind bereits höchst beweisend. Treten an dem weiblichen Bingelkraut gelegentlich männliche Blüten auf und werden die weiblichen mit diesen bestäubt, so sind die Nachkommen alle weiblich, treten umgekehrt an der männlichen Pflanze weibliche Blüten auf, so entstehen bei Selbstbestäubung nur Männchen (Strasburger, Bitter, Correns)!

Gibt es nun auch Experimente, die in gleicher Richtung zu verwerten sind? Soweit es sich um experimentelle metagame Geschlechtsbestimmung durch Umstimmung der Potenz handelt, liegt bis jetzt noch sehr wenig vor. (Meine eigenen gerade zitierten Befunde bedeuten ja eine syngame Bestimmung, da die veränderten Potenzverhältnisse ja durch Faktorenkombination bei der Bastardbefruchtung erzielt wurden.) R. Hertwig hatte schon lange mitgeteilt, daß ihm bei Fröschen eine Geschlechtsverschiebung durch Temperatureinwirkung gelungen ist. Da die Tragweite der Resultate oft angezweifelt wurde, sind sie jetzt von seinem Schüler Witschi mit allen Kautelen wiederholt worden. Auch Witschi fand, daß es je nach der Herkunft verschiedene Rassen gibt, die auf die gleichen Bedingungen verschieden reagieren. Die einen lieferten bei 21° kultiviert das normale Geschlechtsverhältnis, wobei frühzeitig sich die beiden Geschlechter in definitiver Weise anlegten. Erst der sehr starke Reiz einer Kultur bei 27° ließ noch nach der Metamorphose einige ♀ sich in der schon geschilderten Art in ♂ umwandeln. Bei einer anderen Rasse — andere Reaktionsnorm! — kam ein normales Geschlechtsverhältnis zustande, wenn erst kalt, dann warm kultiviert wurde, aber die ♂ kamen durch Umwandlung aus einem

ursprünglich (vor der Metamorphose) neutralen Zustand zustande. Wurde diese Rasse aber bei 20° kultiviert, so war das Resultat ausschließlich ♀. Endlich konnten bei einer Rasse, die sich ebenso verhielt, durch Hitze (27°) ausschließlich ♂ erzielt werden, die durch immer weiter fortschreitende Umwandlung von ♀ im Laufe der Kultur zustande kamen.

Wir verstehen dies Resultat nun so. Es gibt Rassen, bei denen die relative Potenz der Faktoren *F* und *M* stark verschieden ist. Diese entwickeln sich gleich zu beiden Geschlechtern und eine Umstimmung ist nur in geringem Maße durch starke Reize möglich. Bei anderen Rassen ist dagegen die Potenz ziemlich labil und erst im Laufe der Entwicklung treten die Faktoren in Kraft, die das normale relative Verhältnis herstellen. Die Tiere von der Konstitution *FFMm* (bei weiblicher Heterogametie) sind ♀, die *FFMM* aber erscheinen wegen der zunächst nicht ausgesprochenen Epistase von *M* zunächst auch weiblich bzw. indifferent. Bei Entwicklung unter den für die Rasse typischen Verhältnissen, tritt dann im Laufe der Entwicklung die Stärkung von *M* und damit die Umstimmung zu ♂ bei allen *FFMM*-Tieren ein. Man könnte das, ohne daß der Vergleich gar zu wörtlich genommen werden soll, mit dem Verhalten mancher sekundärer Geschlechtscharaktere vergleichen, die zunächst in beiden Geschlechtern identisch sind und dann erst unter dem Einfluß der Pubertät oder Brunst sich differenzieren. Kommt eine solche Rasse nun unter Bedingungen des Experiments, so kann eine bestimmte Temperatur entweder das Eintreten jener potenzregulierenden Einflüsse aufheben und dann erscheinen lauter ♀, von denen aber 50% doch *FFMM* hießen, werden umgekehrt jene Einflüsse sehr gestärkt, so kann die Potenzumstimmung soweit gehen, daß *M* relativ so hochwertig wird, daß auch die richtigen ♀ mit *FFMm* sich in ♂ umwandeln. Ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung könnte natürlich nur durch Nachzucht erhalten werden. Es erscheint immerhin bemerkenswert, daß auch aus dem Pflanzenreich vergleichbare Dinge vorliegen. Die Prothallien von vielen Farnen, Schachtelhalmen und auch Moosen (richtiger ausgedrückt die Gametophyten) sind hermaphrodit, d. h. sie können sowohl Antheridien wie Archegonien ausbilden. Durch bestimmte Ernährungsverhältnisse läßt

sich aber das eine oder andere Geschlecht völlig unterdrücken (Prantl, Klebs, Noll u. a.). Bei manchen Lebermoosen geht die Geschlechtstrennung mit der Sporenbildung vor sich: Die Gametophyten sind männlich oder weiblich. Durch eine Art von Regeneration unter Umgehung der Sporen können der Faktorenbeschaffenheit nach hermaphrodite Gametophyten erzeugt werden (Marchal), die dann zwittrig sind, aber auch rein männliche oder weibliche Organe produzieren können. All dieses scheint uns in der Tat Beweise für metagame Geschlechtsumwandlung durch Potenzverschiebung zu liefern.

Endlich sind in gleicher Richtung noch wichtige Zuchtversuche zu verwerten, die es sich nicht zur Aufgabe machen, die relative Potenz der Geschlechtsfaktoren nachträglich zu ändern, sondern die untersuchen, in welcher Weise die Erscheinungen der Geschlechtsvererbung verlaufen, wenn Formen miteinander gekreuzt werden, denen sichtlich eine verschiedene Potenz der Faktoren als Erbeigenschaft zukommt, also für die primären Geschlechtscharaktere im Prinzip das gleiche, was wir oben für die sekundären bei Lymantria dispar beschrieben. Sowie es zweifellos innerhalb einer Tier- oder Pflanzenrasse erbliche Linien gibt, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß ihre Erbfaktoren in einer bestimmten Eigenschaft konstante Potenzdifferenzen zeigen, so könnte das gleiche ja auch für die Potenz der Geschlechtsfaktoren eintreffen. Und das scheint in der Tat der Fall zu sein, wenigstens können wir am besten so die Versuche von Correns und R. Hertwig begreifen. Unsere eigenen neuen Befunde an Lymantria dispar, die auch hierher gehören, wurden schon in anderem Zusammenhang referiert.

R. Hertwig ging bei seinen Froschkulturen von früheren Befunden aus, die ihn mit der merkwürdigen Erscheinung der geschlechtlichen Indifferenz bekannt gemacht hatten. Während in manchen Zuchten das Geschlecht schon auf frühen Larvenstadien sehr deutlich ausgeprägt ist, ist es in anderen bei schon lange metamorphosierten Tieren noch nicht deutlich zu erkennen. Die ganze Gonade findet sich makroskopisch wie mikroskopisch im Zustand einer gewissen Indifferenz, die bald mehr nach der männlichen, bald mehr nach der weiblichen Seite hinneigt. Es hatte sich nun gezeigt, daß Frösche von gewissen Lokalitäten besonders zur Bildung der indifferenten Formen neigten. Hertwig ging nun

von folgender Überlegung aus: Wenn das Sperma verschiedene aber typische geschlechtliche Tendenz hat, typisch bei jedem einzelnen Individuum, so muß die geschlechtbedingende Einwirkung sich stets in gleicher Richtung bewegen, wenn man Weibchen verschiedener Tendenz mit dem gleichen Sperma befruchtet. Es zeigt sich nun, daß bestimmte Männchen in starkem Maße das Auftreten von indifferenten Formen fördern, wenn sie mit verschiedenartigen Weibchen gepaart werden, die von Lokalitäten stammen, die normale Geschlechtsentwicklung zeigen. Wird dasselbe Sperma aber zu Eiern gegeben, die zur Bildung der Indifferenten neigen, so erscheint ein Überschuß an Weibchen. Es verläuft also eine Reihe der Steigerung von ♂ über Indifferente mit mehr ♂-Habitus, Indifferente, und Indifferente mit ♀-Habitus zu Weibchen.

So war in einem Fall durch das Männchen das normale Verhältnis der Geschlechter von 1 : 1 auf

1 ♀ : 34 ♀-Indifferente : 87 Indifferente : 43 ♂-Indifferente : 70 ♂

verschoben worden. Das gleiche ♂ erzeugte mit einem ♀ mit Neigung zu Indifferenten, das bei Befruchtung mit dem zugehörigen ♂ ergab

9 ♀ : 18 ♀-Indifferente : 134 Indifferente : 12 ♂-Indifferente : 7 ♂

ausschließlich 99 weibliche Tiere.

Das botanische Analogon zu diesen Versuchen bilden Correns' Zuchten von Plantago lanceolata. Hier gibt es einmal rein weiblich blühende Pflanzen, dann zwittrige und dazwischen alle Übergänge. Es wurde nun einmal die gleiche weibliche Pflanze mit verschiedenen Pollen bestäubt, sodann umgekehrt mehrere Eipflanzen mit dem gleichen Pollen. Es zeigte sich nun, daß die Zusammensetzung der Nachkommenschaft sowohl von der Eipflanze wie von der Pollenpflanze abhing. Der Prozentsatz der Zwitter ist bei gleichem Bestäuber für die verschiedenen Eipflanzen typisch verschieden und umgekehrt. Je intensiver dabei die geschlechtliche Tendenz einer Eipflanze ist, um so geringer die Wirkung des Pollens. Das dem vorher zitierten Hertwigschen ganz analoge Resultat geht aus der folgenden Tabelle für einen Fall hervor: I, II, III sind drei verschiedene Eipflanzen, die mit den zweierlei Pollen *a* und *b* bestäubt folgende Prozentzahlen an Weibchen, Zwischenstufen und Zwittern liefern:

		Pollen. a			Pollen. b		
		Zwitter	Zwischenstufe	Weibchen	Zwitter	Zwischenstufe	Weibchen
Eier	I	2,8	7,6	89,9	0	3	97
	II	7,7	18,4	73,8	1,7	17,2	81
	III	23,6	57,9	18,5	1,5	39,7	58,8

Im Prinzip müssen wohl beide Fälle die gleiche Grundlage haben. Im Hertwigschen Falle geht die Verschiebung von den Zwischenstufen zu den Männchen, im Corrensschen zu den Weibchen. Sie kann in beiden Fällen nur dadurch bedingt sein, daß die gekreuzten Individuen Rassen mit verschiedenartiger durchschnittlicher Potenz der Faktoren *F* und *M* angehörten. Je nachdem stark verschiedene oder gegeneinander ausgeglichene Faktoren bei der Befruchtung — im ersteren Falle innerhalb der Männchenformel, in letzterem innerhalb der Weibchenformel — zusammenkamen, entstanden mehr oder weniger zahlreiche Zwischenformen. Doch damit wollen wir diesen Punkt verlassen; es kann ja wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine Geschlechtsverschiebung durch Bewirkung der relativen Potenz der Faktoren möglich ist und es handelt sich nur noch darum, den adäquaten Reiz experimentell in die Hand zu bekommen.

Wir kommen nunmehr zu dem zweiten Punkt, zur Frage ob und wie weit es möglich ist, eine Geschlechtsbestimmung durch Einwirkung auf die „übergeordneten Faktoren" zu erzielen, also den normalen Mechanismus der Geschlechtsvererbung in bestimmte Bahnen zu lenken. Oder konkreter ausgedrückt, bei weiblicher Heterogame die Reifeteilungen des Eies so zu beeinflussen, daß nur Eier mit bzw. ohne *X*-Chromosom gebildet werden, bei männlicher so, daß eine bestimmte Sorte von Spermien nicht zur Befruchtung kommt, bei Parthenogenese so, daß durch Zugrundegehen eines *X*-Chromosoms die weibliche Faktorenkonstitution in die männliche umgewandelt wird. Der gegebene Weg, hier weiter zu kommen, ist natürlich der, zunächst darüber Klarheit zu erhalten, unter welchen Bedingungen, äußeren wie inneren, in der Natur der Mechanismus in Gang gesetzt wird, und die Objekte können daher nur solche sein, bei denen irgendein besonderer Geschlechtsbestimmungsmechanismus vorliegt.

Im Tierreich wie im Pflanzenreich bieten sich da zunächst die Fälle dar, in denen sich eine Beziehung zwischen Geschlechtsbestimmung und parthenogenetischer oder zweigeschlechtiger Fortpflanzung einerseits, reduzierter oder nicht reduzierter (haploider und diploider) Chromosomenzahl andererseits zeigt. Als Typus aus dem Tierreich kann der Fall der Honigbiene gelten. Wie bekanntlich Dzierzon zuerst lehrte und auch durch die genaue zytologische Untersuchung durchaus bestätigt wurde, entwickeln sich aus parthenogenetischen Eiern mit der haploiden Chromosomenzahl stets ♂, aus befruchteten diploiden stets ♀. Da bei der Samenentwicklung die Hälfte der Spermien zugrunde geht, kann man sich vorstellen, daß dies die männchenbestimmenden sind. Warum aber ohne Befruchtung dann stets ♂ entstehen, bleibt durchaus unverständlich. In anderen Fällen ist ein solcher Modus noch mit einem Wechsel zwischen Parthenogenese und Zweigeschlechtigkeit verknüpft. Bei der Gallwespe Neuroterus verhält es sich nach Doncaster folgendermaßen: Befruchtete Eier überwintern und aus ihnen schlüpfen Wespen aus, die sich parthenogenetisch vermehren, und zwar legen manche Weibchen nur Eier, aus denen sich wieder Weibchen entwickeln, andere nur solche, aus denen Männchen entstehen. Das befruchtete Ei ist dann das gleiche, von dem wir ausgingen. Nun enthalten die Weibchen des Frühjahrs, die aus befruchteten Eiern hervorgehen, natürlich die diploide Chromosomenzahl 20 in ihren Zellen, die parthenogenetisch erzeugten Sommerweibchen ebenfalls, die Männchen dagegen nur die haploide Zahl 10. Es findet also bei der Reifung der parthenogenetischen Eier bei solchen, die Weibchen liefern, eine Reduktion nicht statt, wohl aber bei solchen, die Männchen liefern. Man kann also annehmen, daß die Weibcheneier nur weibliche Determinanten besitzen, die Männcheneier aber beiderlei, von denen dann bei der Reifeteilung die weiblichen entfernt werden. Diese Verschiedenheit der beiden Eiarten muß nun natürlich in einer Verschiedenheit der beiderlei Mütter begründet sein. Diese entstehen aber aus befruchteten Eiern des gleichen Weibchens, also muß dieses mit zweierlei Spermatozoen befruchtet sein. Wenn diese auch nicht direkt klar nachgewiesen wurden, so kann ihre Existenz doch aus einem Punkt erschlossen werden. Es ist eine überaus merkwürdige Tatsache, daß bei der männlichen Biene, wo aus befruch-

teten Eiern nur Weibchen entstehen, ebenso wie bei den Aphiden, nur die eine von den Zellen, die bei einer Reifeteilung entstehen, erhalten bleibt, die andere zugrunde geht. Bei anderen Hymenopteren und so auch bei Neuroterus werden aber zwei funktionsfähige Spermien gebildet. Man kann also annehmen, daß die einen, wenn sie zur Befruchtung kommen, thelytoke (also weibchenproduzierende) Weibchen bestimmen, die anderen arrhenotoke, männcheneierlegende Weibchen.

Doncaster erklärt den Fall nun durch die Annahme, daß die Männchen einen Männchenbestimmer enthalten, der also etwa dem X-Chromosom entspricht und mit ♂ bezeichnet sei, und ihn erhält die Hälfte der Spermatozoen, die also auch ♂ heißen, die andere Hälfte nicht, was mit ⊙ ausgedrückt sei. Die Sommerweibchen, die befruchtungsfähige Eier legen, sollen alle den Weiblichkeitsfaktor ♀ enthalten. Aus der Befruchtung entstehen dann parthenogenetische Weibchen, die teils ♀ ♂, teils ♀ ⊙ heißen. Die Eier ersterer erleiden dann eine Reifeteilung, wobei der Weibchenfaktor entfernt wird, und es entstehen ♂, die letzteren machen keine Reifeteilung durch und produzieren so Weibchen. In deren befruchtungsbedürftigen Eiern bleiben aber dann bei der Reifeteilung nur die Faktoren ♀ zurück, womit wir wieder am Ausgangspunkt angelangt sind.

Wir brauchen diese Erklärung nicht weiter zu diskutieren; sicher ist eines klar, daß wir in diesen und anderen ähnlich liegenden Fällen über das Wesen der geschlechtsbestimmenden übergeordneten Faktoren nichts wissen und daher auch an Versuche, sie zu beherrschen, zunächst noch nicht denken können. Noch größere Schwierigkeiten bereiten dem Verständnis die analogen Daten aus dem Pflanzenreich, obwohl dort die Objekte dem Experiment viel leichter zugängig sind. Bekanntlich findet sich bei den Pflanzen ein Generationswechsel zwischen diploider und haploider Generation. Der diploide Sporophyt erzeugt ungeschlechtlich durch Sporen den haploiden Gametophyten, der die Geschlechtszellen bildet. Die Reduktion findet bei der Sporenbildung statt durch zwei Teilungen, die da, wo Sporen wirklich ausgebildet werden, zur Sporentetrade führen. Nun gibt es Fälle bei diözischen Moosen, wo mit der Reduktionsteilung über das Geschlecht entschieden ist, also 2 Zellen der Sporentetrade weibliche, 2 männliche Gametophyten liefern (Stras-

burger, E. und E. Marchal). Experimentell lassen sich hier auch diploide Gametophyten ziehen und diese sind zwittrig, können aber auch männlich oder weiblich sein. Letzteres ist ja nicht so unverständlich, da uns ja schon öfters Fälle begegnet sind, wo bei zwittriger Faktorenkonstitution, das eine oder andere Geschlecht durch Potenzverschiebung hervorgerufen werden kann. Nun sind aber bei anderen Pflanzen, z. B. Farnen, die haploiden Individuen unter Umständen auch zwittrig, bei anderen steht das Geschlecht der aus den Sporen keimenden Gametophyten schon vor den Reifeteilungen fest (Makro- und Mikrosporen) und damit ist die Fülle der Möglichkeiten noch nicht erschöpft. Man kann also wohl ahnen, daß hier etwas im Grund ähnliches wie bei den genannten Fällen aus dem Tierreich vorliegen mag, von einem Verständnis sind wir aber noch weit entfernt.

Nun gibt es aber noch im Tierreich Objekte, die durch ihre äußeren Charaktere dem Experiment besonders günstige Verhältnisse darbieten, und die denn auch bedeutungsvolle Ergebnisse in bezug auf unsere Frage gezeitigt haben, Ergebnisse, die in der Tat einiges Licht auf das Eingreifen der übergeordneten Faktoren in den Geschlechtsbestimmungsmechanismus werfen und bis zu einem gewissen Grade sie auch in die Hand des Experimentators gebracht haben.

Das Vorhandensein übergeordneter Faktoren wurde ja oben aus den Verhältnissen solcher Formen abgeleitet, die auf parthenogenetischem Wege beide Geschlechter erzeugen können und dies, wie z.B. bei Phylloxera feststeht, durch eine Regulation der Verteilung der Geschlechtschromosomen bei der Reifeteilung erzielen. Daraus folgt von selbst, daß man hoffen muß, durch das Studium der Geschlechtsverhältnisse derartiger zyklischer Formen noch einen Schritt weiter kommen zu können. So erhalten die Versuche, die Ursachen der Generationszyklen aufzuklären, eine ganz besondere Bedeutung für das gesamte Geschlechtsproblem; ihrer Betrachtung wollen wir uns darum, an diesem Punkte angelangt, zuwenden.

Im Tierreich sind es vor allem drei Gruppen von Formen, deren Generationszyklus experimentell erforscht wurde, die Rotatorien, Daphniden und Aphiden. Im Prinzip verläuft bei allen der Zyklus in gleicher Weise, wenn wir von Detailverschiedenheiten absehen, nämlich

so, daß parthenogenetische Weibchen ein Zeitlang immer wieder ihresgleichen erzeugen, bis mit einem Male auf gleichem Wege Männchen und Weibchen gebildet werden. Aus deren Befruchtung nehmen wieder parthenogenetische Weibchen ihren Ursprung, die den Zyklus von neuem beginnen. Die parthenogenetisch erzeugten, meist zarten Eier werden Sommereier genannt, die mit besonderen Schutzvorrichtungen ausgestatteten und hartschaligen befruchteten Eier sind die Dauer- oder Wintereier. Im großen ganzen haben die Experimente an diesen Organismen jetzt zu übereinstimmenden Resultaten geführt, so daß wir hier nur für eine Gruppe eine genauere Darstellung geben wollen und uns für die beiden anderen kurz fassen können. Wir wählen dazu die Daphniden, für die das meiste Material vorliegt und die ja auch die dem Experiment günstigsten Objekte darstellen.

A. Weismann war der erste, der die große Bedeutung des Gegenstandes klar erkannte und durch genaues biologisches Studium der Generationszyklen der Daphnien wie durch Versuche, sie experimentell zu beeinflussen, die Grundlagen für unsere gesamten Kenntnisse des Gegenstandes legte. Er fand zunächst, daß die Generationszyklen der einzelnen Formen ziemlich verschieden sind. Bei manchen Arten findet nur einmal im Jahre typisch die Bildung der Dauereier statt, sie sind monozyklisch; andere zeigen einige bis viele aufeinanderfolgende Perioden geschlechtlicher und parthenogenetischer Vermehrung, sie sind polyzyklisch. Wieder andere, die azyklischen Arten, scheinen die Fähigkeit, Geschlechtsformen zu bilden, ganz verloren zu haben, sie vermehren sich dauernd parthenogenetisch. Die Bildung der befruchtungsbedürftigen Wintereier und der Männchen ist ein identischer Vorgang, das Eintreten des Zustandes der Sexualität; denn erstere sind nicht etwa Sommereier, die durch die Befruchtung zu Wintereiern werden, sondern sind auf besondere Weise gebildete Eier, die befruchtungsbedürftig sind und ohne Befruchtung zugrunde gehen. Nur jene Veränderungen, welche die definitive Ausbildung des Wintereies mit allen seinen Schutzvorrichtungen bedingen, sind von der Befruchtung abhängig.

Weismann fand nun als Regel, die die weiteren faunistischen Studien auch bestätigten, daß die monozyklischen Arten sich in großen

Seen finden mit ihren wenig bedeutenden Schwankungen der Lebensverhältnisse, deren wichtigste nur das Zufrieren im Winter darstellt. In kleinen Becken aber, die ebenso leicht im Sommer austrocknen wie im Winter zufrieren, leben die polyzyklischen Arten, bei denen somit nahezu immer Dauereier zur Verfügung stehen, die schlechte Perioden überleben können. Gemäß der Gesamtrichtung seiner Anschauungen zog somit Weismann den Schluß, daß der Generationszyklus eine Anpassungserscheinung an die äußeren Lebensbedingungen sei, die durch die natürliche Zuchtwahl erblich fixiert ist. Die ganze Erscheinung ist somit nur phylogenetisch zu verstehen und muß von den Faktoren der Außenwelt, die früher die Selektion bewirkt haben, jetzt unabhängig sein. Einige Experimente, die er ausführte, ließen ihn dann auch ebensowenig wie die Beobachtungen in der Natur irgendeinen derartigen Einfluß erkennen.

Den Anstoß zur Neubetrachtung des Problems gaben vor allem R. Hertwigs Untersuchungen über die geschlechtsbestimmenden Ursachen. Sie hatten ihn auf den Gedanken geführt, daß das Wesen der Geschlechtlichkeit in zellulären Vorgängen zu sehen sei, nämlich Massenbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma. Da diese, wie sicher feststeht, durch äußere Faktoren, vor allem die Temperatur, beeinflußbar sind, so gehen seine und seiner Schüler Studien vor allem darauf aus, durch experimentelle Verschiebung jenes Faktors die Geschlechtlichkeit zu beeinflussen. In der Tat glaubte Issakowitsch, durch Temperatureinflüsse, nämlich Kälte, die Sexualität herbeigeführt zu haben. Es sind also in der Hauptsache äußere Faktoren, die das Auftreten der Geschlechtstiere bewirken. Dem wurde vor allem von Weismanns Schülern Keilhack, Strohl, Kuttner widersprochen, ohne daß sie eine weitere Klärung der Frage bringen konnten. Erst in der jüngsten Zeit scheint sich die Streitfrage im wesentlichen entschieden zu haben und zwar durch die Bemühungen von Woltereck und seinem Schüler v. Scharffenberg einerseits, McClendon und Papanikolau andererseits.

Wir haben bereits bei Besprechung der Wirkung äußerer Faktoren auf die Variabilität Wolterecks Studien über den Einfluß der Assimilationstätigkeit auf die Kopfhöhe der Daphnien besprochen. An

sie schließen sich die Untersuchungen über unser Problem direkt an, indem sie die Sexualität, also die Neigung, Geschlechtstiere — Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Eiern und Männchen — zu bilden, in gleicher Weise als variable Eigenschaft betrachten, wie jene Helmgröße, deren Ausfall durch das Zusammenwirken einer unanalysierbaren inneren Potenz mit den Außenfaktoren bedingt wird. Wenn sich auch im Detail die verschiedenen Arten und Rassen verschieden verhalten, so ist im wesentlichen folgende Gesetzmäßigkeit festzustellen: Die Sexualität, also die innere Neigung Geschlechtstiere zu bilden, ist in der ersten parthenogenetischen Generation sozusagen gleich Null. Infolgedessen können auch äußere Faktoren keinerlei Wirkung ausüben. Mit allen weiteren parthenogenetischen Generationen steigt aber die Sexualität. Der äußere Faktor, der die Sexualität fördert, ist schlechte Ernährung (indirekt auch wohl Kälte), während umgekehrt sehr reichliche Ernährung die Sexualität unterdrückt. Je höher nun in den weiteren parthenogenetischen Generationen die innere Neigung zur Sexualität steigt, um so kräftiger muß man die entgegengesetzte Einwirkung der Außenfaktoren dosieren, um die Parthenogenese noch zu erhalten, bis schließlich die Sexualität obligatorisch wird und nichts mehr sie aufhält. Die Bildung der Geschlechtstiere beruht also auf zwei Faktoren, die sich gegenseitig die Wage halten, der inneren Geschlechtspotenz und der Einwirkung äußerer Faktoren.

Zu diesen Befunden Wolterecks ist durch Scharffenberg und Papanikolau eine wichtige Ergänzung hinzugekommen. Ein jedes parthenogenetische Weibchen erzeugt ja nicht nur einen Wurf von Jungen, sondern deren viele. Es zeigt sich nun, daß die Tendenz zur Sexualität mit jedem einzelnen Wurf steigt. Ein später Wurf der ersten parthenogenetischen Generation hat bereits eine starke sexuelle Tendenz, so daß sogar in normalen Verhältnissen hier bereits Geschlechtstiere auftreten können. Mit der Zahl der Generationen tritt diese Steigerung der Tendenz in immer früheren Würfen auf, so daß diese Tendenz zur Sexualität also proportional ist der Zahl der parthenogenetischen Generationen wie der Zahl der Geburten. Die folgende Tabelle über das Verhalten einer Normalkultur von Simocephalus illustriert dies. Die vertikalen Reihen beziehen sich auf die Zahl der Geburten eines Weib-

chens, die horizontalen geben die parthenogenetischen Generationen wieder, der Ausgangspunkt ist ein Dauerei. ○ bedeutet parthenogenetische Weibchen, ⊙ sind Männchen, ◑ sind Weibchen mit be-

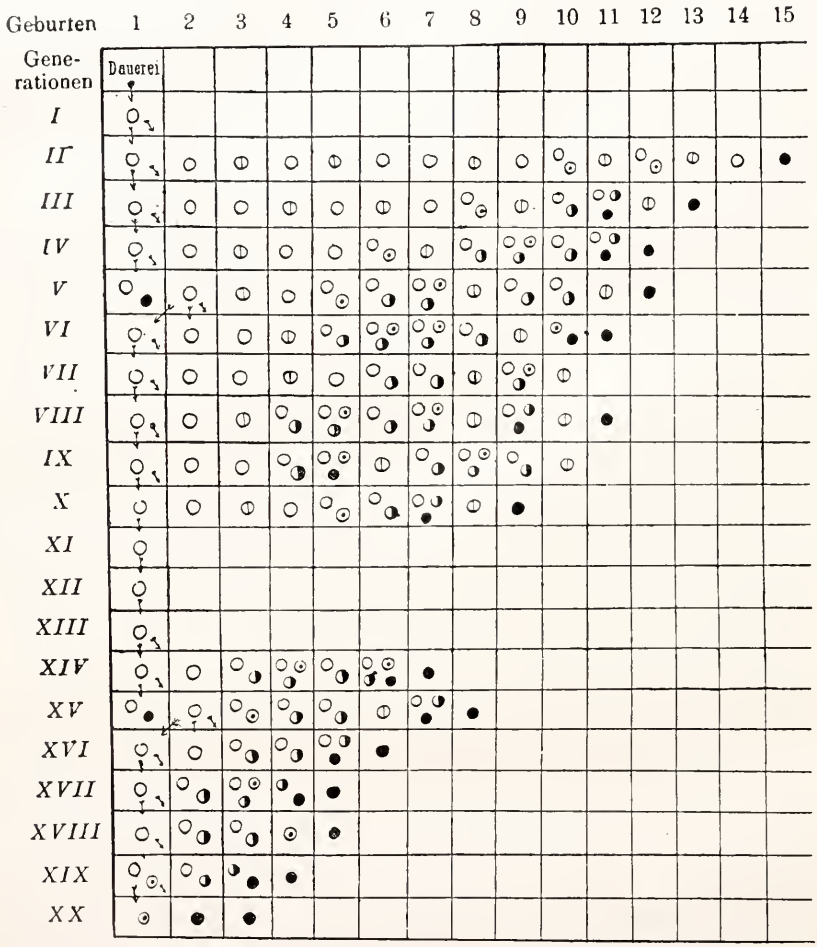


Fig. 147. Darstellung des Zyklus einer Daphnie. Nach Papanikolau.

fruchtungsbedürftigen Eiern (Ephippialweibchen), ⦶ sind nicht weiter auf ihre Geschlechtlichkeit geprüft, ● bedeutet degenerierte Tiere, die stets den Schluß der Bruten und Zyklen bilden. Das Gesagte geht aus dieser Tabelle ohne weiteres hervor (Fig. 147).

Natürlich folgt aus diesen Befunden, daß die Möglichkeit, auf die Fortpflanzungsweise einen Einfluß in der Richtung des Anhaltens der Parthenogenesis auszuüben, der Zahl der Würfe wie Generationen umgekehrt proportional ist. Tiere der ersten Würfe der ersten Generation können durch hohe Temperatur oder noch besser durch reiche Ernährung in unbegrenzter parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten werden. Woltereck züchtet eine solche Kultur jetzt schon seit Jahren parthenogenetisch. In mittleren Generationen und Bruten fällt „der Kampf" zwischen der inneren Tendenz und der äußeren Bewirkung bald zugunsten der Sexualität, bald zugunsten der Parthenogenese aus, und in den letzten Generationen wie Bruten ist es nicht oder nur in geringem Maße möglich, die Sexualität aufzuhalten. Zu diesem Hauptbild kommen dann noch eine Anzahl Einzelzüge hinzu, wie etwa, daß eine Einwirkung der Außenfaktoren auch eintreten kann, die sich erst an der Enkelgeneration äußert (Wolterecks Präinduktion), Züge, die aber wohl nichts prinzipiell verändern.

Wenn wir versuchen, diese Tatsachen für unser Problem zu verwerten, so ist zunächst ein Punkt aus der Diskussion auszuschalten: Das verschiedene Verhalten der azyklischen, monozyklischen, dizyklischen Formen. Woltereck sagt ganz richtig, daß dies eben die verschiedene ererbte Reaktionsnorm ist, die auf dem Vorhandensein spezifischer Gene beruht und daß sich darin die Eigenschaft Sexualität nicht anders verhält als eine andere somatische Eigenschaft. Für unsere Frage ist aber die folgende Tatsache entscheidend: der Mechanismus, der es bedingt, daß parthenogenetische ♀, befruchtungsbedürftige ♀ oder ♂ erzeugt werden, ist durch innere physiologische wie durch äußere Faktoren beeinflußbar. Man kann dies einmal so deuten, daß hier eine geschlechtliche Tendenz von der Einwirkung getroffen wird, etwa der Art, daß es einer Verschiebung der Potenz von Erbfaktoren gleichkäme, und das ist wohl im wesentlichen trotz ganz andersartiger Ausdrucksweise Wolterecks Auffassung. Oder aber wir sind überzeugt, daß der Geschlechtsvererbungsmechanismus auch hier in typischer Weise an einen Chromosomenmechanismus gebunden ist, und dann liegt hier die experimentelle Beeinflussung der übergeordneten Faktoren vor, die den Mechanismus in bestimmter Weise laufen

lassen. Welcher Art diese Faktoren sind, geht daraus allerdings nicht hervor. Dem modernen Geist der Forschung entspricht es wohl am meisten, an Vorgänge chemisch-physiologischer Natur zu denken, deren Verknüpfung mit der Änderung morphologischer Prozesse so schön in Weinlands Entdeckung sichtbar ist, daß der Zeitpunkt der Insektenmetamorphose zusammenfällt mit einem Übergang von einem Ammoniak- zu einem Harnsäurestoffwechsel. Andeutungen in dieser Richtung sind vielleicht aus einem Befund Papanikolaus zu entnehmen, daß nämlich die Eier der Moina annähernd parallel der steigenden Tendenz zur Sexualität einen Wechsel in der Färbung der Dotterkügelchen durchmachen. Auch ist zu bemerken, daß nach Woltereck Infektion der Daphnien mit Mikrosporidien, also eine parasitäre Beeinflussung des Stoffwechsels, in bestimmter Art auf die Sexualität wirkt und daß nach Papanikolaus Befunden mit der Veränderung der Sexualität auch ein physiologischer Charakter der Körperzellen, die Kernplasmarelation sich ändert. Doch sind wir damit zunächst an der Grenze der Tatsachenforschung angelangt.

Wir sagten bereits früher, daß sich im großen ganzen die Ergebnisse, die über den Generationswechsel der Aphiden und Rädertiere erzielt wurden, in gleicher Richtung bewegen; wir können ihre Besprechung daher kurz fassen. Bei den Rotatorien ist das klassische Versuchsobjekt Hydatina senta, deren Lebenszyklus auch aus einem Wechsel parthenogenetischer und befruchtungsbedürftiger Individuen besteht. Erstere legen Sommereier, letztere hartschalige Dauereier. Der Unterschied gegenüber den Daphniden besteht im wesentlichen darin, daß die befruchtungsbedürftigen Weibchen die gleichen Tiere sind, die die Männchen produzieren. Ein und dasselbe Weibchen bildet entweder nur Weibcheneier oder »Sexualeier«. Die letzteren sind aber eine Sorte von Eiern, die nach den übereinstimmenden Resultaten von Maupas, Lauterborn, Whitney, Shull, unbefruchtet nur Männchen liefern, wenn das Weibchen rechtzeitig befruchtet ist, aber Wintereier ergeben, aus denen dann wieder nur Weibchen schlüpfen. Die beiden Arten von Weibchen, die man Weibchengebärer und Männchengebärer nennt, sind also die parthenogenetischen und die sexuellen Tiere, welch letztere je nach der Nichtbefruchtung oder Befruchtung Männchen

oder weibliche Dauereier liefern. Wie bei der Biene geben also befruchtete Eier (von den befruchtungsfähigen ♀ erzeugt) nur Weibchen, unbefruchtete bei den rein parthenogenetischen Müttern (den befruchtungsunfähigen Weibchengebärern) ebenfalls nur Weibchen, bei den sexuellen Müttern (auch Männchengebärer genannt) nur Männchen. Die Frage nach der Ursache des Übergangs von der parthenogenetischen zur zweigeschlechtigen Fortpflanzung ist also hier identisch mit der Frage nach dem Auftreten der Männchengebärer.

Auch hier stehen sich zwei Anschauungen gegenüber: die, daß ausschließlich innere Ursachen, ein ererbter Zyklus maßgebend seien (Lauterborn, Whitney), und die, daß Einwirkung äußerer Bedingungen eine beliebige Verschiebung hervorruft (Maupas, Nußbaum). Während Maupas die Temperatur verantwortlich macht, läßt Nußbaum hingegen nur die Nahrungsmenge gelten. Jedenfalls sind beide überzeugt, und Maupas vor allem gibt zahlreiche Versuche dafür an, daß man durch die Wirkung von Außenfaktoren ein und dasselbe Weibchen veranlassen kann, bald Eier zu legen, aus denen sich parthenogenetische ♀, ausschließlich oder fast ausschließlich, entwickeln, bald aber Eier, die sexuelle ♀ liefern. Im Prinzip zum gleichen Schluß kommt auch der letzte Untersucher Shull, nur daß er Nahrung und Temperatur ausschließlich als indirekte Faktoren gelten läßt, als direkte dagegen unbekannte im Wasser gelöste Substanzen annimmt, die gemeinsam mit inneren Faktoren wirken, sie paralysierend oder mehr oder weniger beeinflussend. Alles in allem hat es also den Anschein, als ob auch hier bei den Rotatorien unbekannte innere Faktoren im Wettstreit mit äußeren die Zyklen bedingen. Mehr anhangsweise sei wenigstens kurz erwähnt, daß von seiten Punnetts der Versuch gemacht wurde, die Grundlagen einer mendelistischen Interpretation des Zyklus zu finden, indem er glaubte, bestimmte „Geschlechtslinien" von Weibchen isolieren zu können, die ausschließlich eine bestimmte Art von Eiern produzieren, parthenogenetisch-weibliche, geschlechtlich-männliche und gemischte Linien. Kein anderer Beobachter konnte aber solches bestätigen; Shull konnte sogar Tiere von verschiedenen Fundorten (reine Linien) von typisch verschiedener Sexualität, gemessen nach der Zahl der Männchengebärer durch äußere Faktoren zur Produktion jeder anderen

Zahl bringen; es wird auch dadurch unwahrscheinlich, daß bei den Aphiden, deren Zyklus doch wohl im Prinzip ähnlich bedingt sein muß, das gleiche Weibchen die sämtlichen Eiarten produzieren kann. Die Sachlage ist also wohl so, wie auch die neuen Studien von Whitney zeigen, daß es einmal Rassen verschiedener Reaktionsnorm gibt, wie auch bei Daphniden, daß aber innerhalb einer Rasse die Sexualität, d. h. also die übergeordneten Faktoren durch Außenbedingungen beeinflußt und in diese oder jene Richtung gelenkt werden können. Trotz mancher Differenzen im einzelnen, die wir nicht näher betrachten wollen, scheint also doch das gleiche wie bei den Daphnien vorzuliegen.

Was schließlich den Generationswechsel der Aphiden betrifft, so ist er wohl der komplizierteste von allen, vor allem auch dadurch, daß er einer Unzahl von speziellen Modifikationen unterworfen ist. Das prinzipielle Problem ist aber das gleiche wie bei Daphnien und Rotatorien. Es besteht ein Wechsel zwischen parthenogenetischen und geschlechtlichen Generationen und zwar können, wenn die Sexualitätsperiode beginnt, entweder ein und dieselben Weibchen parthenogenetisch Geschlechtsweibchen und Männchen erzeugen, oder aber es gibt getrennte Männchengebärer und Weibchengebärer; das befruchtete Ei ist wieder das Winterei. Diese einfachen Grundzüge des Zyklus werden nur dadurch kompliziert, daß die parthenogenetischen Generationen in verschiedenen typischen Formen auftreten, daß sie verschiedene Lebensweise führen, daß parthenogenetische und Geschlechtstiere auf verschiedenen Futterpflanzen leben, Dinge, die biologisch und vor allem morphogenetisch von der größten Bedeutung sind. Trotz zahlreicher wichtiger Studien konnten aber bei den Aphiden die Ursachen des Übergangs von parthenogenetischer zu geschlechtlicher Fortpflanzung noch nicht so klargestellt werden, wie bei den Daphniden. Es steht aber einmal fest, daß für die Zyklen ebenso wie dort einmal ein unbekannter innerer Faktor in Betracht kommt. Sodann steht fest, daß äußere Ursachen den Zyklus zu beeinflussen vermögen und zwar ist es wieder Temperatur und Nahrung. Durch hohe Temperatur können manche Blattläuse in dauernder Parthenogenese erhalten werden; es scheint, daß Formen, die bei typischem Wechsel nicht auf die Futterpflanze der Geschlechtsgeneration übergehen, letztere auch nicht bilden, ferner

scheint es, daß zur Zeit der Sexualitätsperiode, also in späteren parthenogenetischen Generationen, ebenso wie bei den Daphnien der Kampf zwischen inneren und äußeren Faktoren sich leichter zugunsten der ersteren entscheidet. Die jüngsten Untersuchungen von Klodnitski lassen sogar die inneren Ursachen noch mehr in den Vordergrund treten. Bei vorsichtiger Wertung der vorliegenden Befunde scheint es somit, daß die Ursachen, die den Übergang von der parthenogenetischen zur zweigeschlechtigen Fortpflanzung bedingen, im wesentlichen die gleichen sein werden wie bei den Daphniden.

Wir haben bisher öfters von den äußeren Faktoren gesprochen, ohne uns auf weitere Erörterungen über ihr Wesen einzulassen. Gerade die Art dieser Faktoren hat aber bei der Diskussion des Geschlechtsproblems immer eine große Rolle gespielt. Die einen Autoren suchen stets die letzten Ursachen in Temperaturdifferenzen, wie Maupas für Rotatorien, Hertwig für alle von ihm studierten Objekte, andere Autoren glauben hingegen als wesentlichen Faktor die Ernährung, die Assimilationsenergie sehen zu müssen, auf die dann erst indirekt die Temperatur einwirken kann, wie Woltereck für die Daphniden, Nußbaum für alle von ihm studierten Objekte; wieder andere endlich sehen die eigentliche Ursache in chemischen Veränderungen des Mediums, hervorgerufen durch Anhäufung von Exkretprodukten der Tiere oder Zerfallsstoffe der Nahrung, wie es Langhans für die Daphnien und Shull für die Rotatorien will. Es ist wohl nicht nötig, in diese Diskussion einzutreten; es handelt sich ja in allen Fällen darum, daß im Organismus etwas vorhanden ist, das auf Reize von seiten der Außenfaktoren reagiert. Diese Reaktionsfähigkeit hat eine ganz bestimmte Wirkung, nämlich zur Sexualität hin. Erinnern wir uns nun an die früher besprochenen Tatsachen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Färbungsvariabilität der Schmetterlinge. Auch da sehen wir eine bestimmt gerichtete Variationsmöglichkeit, z. B. vom Albinismus zum Melanismus; bei Anwendung äußerer Faktoren zeigte sich aber, daß von einer gewissen Intensität an jede Art von Reiz die gleiche Reaktion auslöste, die Reaktion war orthogenetisch, bestimmt gerichtet, nicht spezifisch nach der Reizart abgestuft. Es ist sehr wohl möglich, daß hier genau das gleiche vorliegt: die verschiedensten Arten von Reizen können genau den gleichen

Effekt haben, der sich in einer Beeinflussung der übergeordneten Faktoren in der Richtung Parthenogenese — Sexualität bewegt, vorausgesetzt, daß sie die für jede Art von Bewirkung wohl quantitativ verschiedene Reizschwelle überschreiten.

Die Möglichkeit eines richtenden Eingriffs in den Geschlechtsvererbungsmechanismus ist also in diesen Fällen zweifellos gegeben, wenn sein Erfolg auch mehr oder minder von einem ererbten Zustande des Objekts, seiner Reaktionsnorm, abhängig ist. Wenn nun der Erfolg wirklich erzielt wurde, so ist daraus zu schließen, daß es im Prinzip auch im gewöhnlichen Falle der Geschlechtsvererbung möglich sein muß richtend in den Ablauf des Prozesses einzugreifen. Vor allem dann, wenn das Weibchen heterozygot ist, so daß durch eine Beeinflussung der Eier die Reifeteilung so gerichtet werden könnte, daß die Eier nur ein Geschlecht zu liefern vermöchten, also etwa nur das männliche, falls stets das *X*-Chromosom in den Richtungskörper gelangte.

Bis jetzt liegen da aber nur zwei erfolgreiche Versuchsreihen vor, die beide von R. Hertwig und seinen Schülern stammen. v. Malsen suchte durch Einwirkung von Außenfaktoren die Produktion der Weibchen- und Männcheneier von Dinophilus zu beeinflussen. Als solche dienten, wie bei allen derartigen Versuchen, Temperatur- und Nahrungsdifferenzen, also Faktoren, die den Stoffwechsel herabsetzen oder befördern. Es zeigte sich in der Tat, daß die Zahl der beiden Eiarten in einem Gelege beträchtlich von solchen Faktoren abhängt. Während in der als Normalkultur betrachteten Zucht bei etwa 19° das Verhältnis der Männcheneier zu den Weibcheneiern 1 : 2,4 betrug, stieg es bei 13° auf 1 : 3,5 und sank bei 26° auf 1 : 1,7. Hunger wirkte aber bei normaler Temperatur genau wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung. Wie weit allerdings diese Resultate in unserem Sinne beweisend sind, läßt sich im Augenblick nicht mit Sicherheit sagen, um so mehr als auch die morphologischen Grundlagen des Falles neuerdings durch Shearer eine so eigenartige Darstellung erfahren haben, daß eine erneute Klärung nötig erscheint.

Die zweite Versuchsreihe arbeitet nicht mit Temperatur oder Ernährung, sondern mit einer Verschiebung eines inneren Gleichgewichtszustandes der Eier, die sich in ihrer wesentlichen Grundlage nur schwer

fassen läßt. Schon Thury hatte die Vermutung ausgesprochen, daß der Reifezustand des Eies geschlechtsbestimmend wirken könne und Pflüger suchte in Experimenten am Froschei den Beweis dafür zu erbringen. Den Zustand der Überreife erzielte er dadurch, daß er brünstige Weibchen trennte und sie so zwang, ihre Eier über die Normalzeit im Uterus zu halten. Wurden solche überreife Eier aber befruchtet, so ergaben sie einen höheren Prozentsatz an Männchen. Ganz entsprechende Untersuchungen führte nun R. Hertwig, von bestimmten theoretischen Überlegungen über die zellulären Grundlagen der Geschlechtsbestimmung ausgehend, in systematischer Weise aus. Dabei gelang es ihm in der Tat, regelmäßig bei Befruchtung überreifer Eier einen besonders hohen Prozentsatz an Männchen zu erzielen. In zwei Versuchen, in denen zwischen der ersten normalen Befruchtung und der letzten Befruchtung künstlich zurückgehaltener Eier 54 bzw. 64 Stunden lagen, war das Geschlechtsverhältnis der aus ersteren Eiern gezogenen Tiere 89 ♀ : 99 ♂, das aber aus der Befruchtung der überreifen Eier 24 ♀ : 177 ♂. Noch eklatanter ist das Resultat, das Kuschakewitsch bei Wiederholung des gleichen Versuchs erhielt. In einem Experiment war das Ergebnis der Normalkultur 53 ♀ : 58 ♂; die Eier des gleichen Weibchens, die 89 Stunden künstlich zurückgehalten waren, lieferten 299 ♂ und gar kein Weibchen (neben einem bilateralen Hermaphroditen). Das Ergebnis ist auch dadurch besonders einwandfrei, daß bei den beiden Kulturen die Sterblichkeit nur 6 bzw. 4% betragen hatte. Aus jüngster Zeit stammt ein neuer Versuch R. Hertwigs, der bei der ersten, normalen Befruchtung 185 ♀ : 164 ♂ ergab, während die letzte Befruchtung der überreifen Eier nach 94 Stunden ausschließlich 271 ♂ lieferte. Hertwig faßt nun in der Tat auch diesen Erfolg so auf, daß die Überreife einen richtenden Einfluß auf die Reifeteilungen ausübt, wie wir das eingangs postulierten.

Ein dritter Versuch, der von Russo stammt, wäre besonders bedeutungsvoll, wenn er sich bestätigte, da hier direkt die möglichen physiologisch chemischen Grundlagen der progamen Verschiebung im Ei betroffen würden. Er will durch Verabreichung von Lecithin an Kaninchen eine besonders reiche Ansammlung von deutoplasmatischem Material im Ei und darauffolgenden Überschuß an Weibchengeburten

erzielt haben. Von verschiedenen Seiten ausgeführte Nachprüfungen konnten aber nicht das gleiche Resultat zeitigen. Theoretisch ist der Erfolg auch deshalb unwahrscheinlich, weil bei den Säugetieren das weibliche Geschlecht das homogametische ist.

Mehr anhangsweise seien schließlich noch ein paar Worte über eine Frage zugefügt, die zwar nicht mit der Geschlechtsvererbung zusammenhängt, aber doch für das Problem der Sexualität als solche bedeutungsvoll ist, der Frage der Beziehung von ungeschlechtlicher zu geschlechtlicher Fortpflanzung; denn hier, sollte man annehmen, muß sich das Wesen der Sexualität am klarsten erkennen lassen. Vor allem aber muß hier die letzte Wurzel der Gesamtfrage am ehesten berührt werden, die zelluläre Grundlage, da ja eines der Objekte, die einen derartigen echten Generationswechsel zeigen, die Einzelligen sind. Die Infusorien unter ihnen und der Süßwasserpolyp Hydra sind denn auch auf tierischem Gebiet die Hauptobjekte aller Versuche, in den Gegenstand einzudringen, während im Pflanzenreich in erster Linie die Algen zu nennen sind. Hydra vermehrt sich bekanntlich durch Knospen, die, wenn genügend groß, sich ablösen und ihrerseits neue Individuen durch Knospung bilden, so daß bei guter Ernährung leicht aus einem Ausgangstier in kurzer Zeit tausende von Individuen erhalten werden können. Von Zeit zu Zeit tritt aber eine Geschlechtsperiode ein, indem die Tiere Hoden oder Eier oder beides zur Ausbildung bringen. Der Übergang von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur geschlechtlichen muß nun äußere oder innere Ursachen haben. Sämtliche darüber angestellten Untersuchungen, vor allem die von Nußbaum einerseits, R. Hertwig und seinen Schülern Krapfenbauer, Frischholz, Koch andererseits, führen zum Resultat, daß äußere Faktoren die Geschlechtsbildung hervorrufen, nämlich nach Nußbaum die Ernährung, nach Hertwig die Temperatur. Im Experiment gelingt es durch längere Einwirkung von hoher oder niederer Temperatur (es verhalten sich darin die beiden wichtigsten Spezies verschieden) jederzeit die Bildung von Geschlechtstieren auszulösen, ebenso durch die entgegengesetzte Bewirkung dauernde ungeschlechtliche Vermehrung zu erhalten. Die betreffenden Tiere aber sind entweder monözisch oder diözisch, so daß stets nur die eine Art von Gonaden auftritt oder die andere, oder beide zugleich; ein und dasselbe Tier

kann bei der monözischen Form in mehreren Geschlechtsperioden hintereinander die gleichen Gonaden ausbilden. Es geht daraus hervor, daß die Lösung des Problems nicht die Frage der zweigeschlechtlichen Differenzierung betrifft, wie die bisher besprochenen Tatsachen. Es liegt vielmehr ein neues Problem vor, die Frage, was die Bildung von Geschlechtszellen verursacht, und welches die Beziehungen zwischen Wachstum (das ist ja das Wesen der ungeschlechtlichen Vermehrung) und Geschlecht sind. Das bedeutungsvolle Problem liegt aber mehr außerhalb des eigentlichen Rahmens der Vererbungswissenschaft, es gehört der Zellphysiologie an. Und das gilt im gleichen Maße ebenso von den Untersuchungen an Algen, bei welchen die für die Fortpflanzungsprozesse als Reiz wirkenden Außenfaktoren von Klebs so eingehend analysiert wurden, wie auch von den Untersuchungen über die Geschlechtsperioden der Infusorien, die ebenfalls vor allem von R. Hertwig und seiner Schule ausgeführt wurden. Auch hier dreht sich die Diskussion in der Hauptsache um die Wirkung der inneren Faktoren zellphysiologischer Natur oder der Außenfaktoren wie Nahrung, Temperatur, Exkretstoffe. Es steht fest, daß die ungeschlechtliche Vermehrung der Infusorien durch Teilung nach einiger Zeit unter normalen Bedingungen zu einem Absinken der Teilungsfähigkeit führt, einer Depression (Calkins), die nach Hertwig durch Veränderung der Kernplasmarelation bedingt ist, und die dann zum Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung, der Konjugation führt. Es kann diese Depression aber auch durch einen inneren Autoregulationsvorgang, ferner durch Einführung von Reizmitteln, und endlich durch äußerst wechselnde Kulturbedingungen überwunden werden. Auf solche Weise erhielt Woodruff Paramaecien mehr als 3400 Generationen lang über fast 4 Jahre hinweg in dauernder ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Es ist klar, daß solche Studien für die Erkenntnis des Wesens der Geschlechtlichkeit überhaupt von größter Bedeutung sind, besonders wenn sie wie hier das Problem direkt an seiner zellphysiologischen Wurzel anfassen. Da aber auch die Zweigeschlechtigkeit schon hier auf der niedersten Stufe des Organismenreichs auftritt, wird vielleicht auch einmal das Geschlechtsbestimmungsproblem von da aus seine Lösung erfahren. Doch dazu liegen bisher nur die ersten Ansätze vor.

Damit können wir die Betrachtung des Problems der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung abschließen. Wenn auch noch vieles zu erforschen ist, so steht doch wohl jetzt eines fest, daß die vereinigten Erfolge des zytologischen wie des experimentellen Studiums die großen Richtlinien zu seiner Lösung festgestellt und die so verwickelte und so viel diskutierte Frage nunmehr zu der hoffnungsvollsten der ganzen Vererbungslehre gemacht haben.

Neunzehnte Vorlesung.

Pfropfbastarde und Chimären.

Am Schluß unserer gedrängten Übersicht über die Hauptergebnisse der modernen Bastardlehre angelangt, bleibt uns noch ein Problem zur Besprechung übrig, das in der Neuzeit besonders lebhaft diskutiert wurde: die Frage nach der Möglichkeit, auf vegetativem Wege Bastarde zu erzeugen. Im Tier- wie im Pflanzenreich gelingt es ja bekanntlich, Teile verschiedenartiger Individuen miteinander zu einer Einheit zu verbinden, indem sie mit künstlich gesetzten Wundflächen aufeinander geheilt werden. Im Tierreich nennt man das Verfahren meist Transplantation, besonders wenn nur kleine Gewebs- oder Organteile des einen Individuums dem anderen einverleibt werden, im Pflanzenreich ist diese vegetative Vereinigung als Okulierung und Pfropfung allgemein bekannt. Die Frage ist nun die, ob bei einer derartigen Vereinigung von Individuen verschiedener Art oder Rasse die Gewebe dauernd getrennt nebeneinander bestehen bleiben, ob sie sich zu einem Bastardgewebe vereinigen können oder ob vielleicht durch eine der Befruchtung vergleichbare vegetative Zellverschmelzung der Ausgangspunkt für eine Bastardentwicklung gegeben werden kann. Für das Tierreich können wir uns in bezug auf diese Frage sehr kurz fassen: bis jetzt ist nichts bekannt geworden, was auch nur entfernt auf eine der beiden letzteren Möglichkeiten hindeuten könnte. Bei Vereinigung artfremder Tierstücke können wohl Doppelwesen entstehen, in denen aber stets die beiderlei Bestandteile deutlich getrennt bleiben. Nebenstehende Figg. 148

und 149 zeigen solche Doppelwesen verschiedener Froscharten, in denen sich aber die Bestandteile, im Beispiel durch die Pigmentierung der Haut, deutlich abgrenzen lassen. Es ist allerdings noch nicht gelungen, solche Tiere zur Geschlechtsreife heranzuziehen; auch auf dem Wege der Regeneration, der für das Pflanzenreich, wie wir gleich sehen werden,

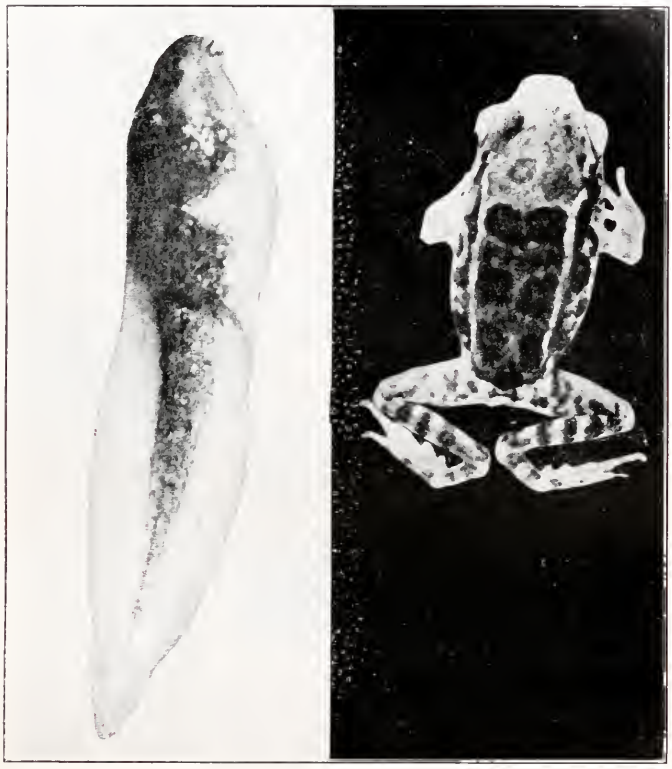


Fig. 148.
Künstlicher Doppelfrosch aus vorn Rana pipiens, hinten R. palustris. Links als Kaulquappe, rechts als Frosch. Nach Harrison.

so bedeutungsvolle Ergebnisse zeitigte, konnte nichts erzielt werden. Wurde einer der erwähnten sehr jungen Doppellarven in der Art wie es umstehende Fig. 150 zeigt, ein Stück des Muttertieres und des Pfropfstücks gleichzeitig abgeschnitten, so regenerierte von der Wundfläche her ein neuer Schwanz. An dem Regenerat aber beteiligten sich in gleicher

Weise die beiderlei Gewebe, ohne sich dabei irgendwie zu einer Einheit, einem Bastardgewebe zu vereinigen.

Wenn es überhaupt nun möglich sein sollte, auf vegetativem Wege Bastarde zu erzeugen, so ist es zweifellos weit eher im Pflanzenreich als im Tierreich zu erwarten. Denn wir werden in einer der nächsten Vorlesungen hören, daß bei den Pflanzen der für das Tierreich so charakteristische Gegensatz zwischen Soma und Geschlechtszellen nicht besteht, so daß man von vornherein die Möglichkeit nicht bestreiten kann, daß zwei vegetative Gewebezellen sich so miteinander vereinigen, daß ein dem Befruchtungsprozeß entsprechendes Resultat zustande käme. Wenn dieser Nachweis allerdings gelänge, so wäre er in seinen weiteren Folgerungen für die ganze Befruchtungs- und Bastardierungslehre von elementarer Bedeutung. Die Idee nun, daß es vegetativ, also durch Pfropfung erzeugte Bastarde, Pfropfbastarde, geben könne, ist oft diskutiert worden und sie hat ihren Ausgang stets von drei gleich berühmten Fällen genommen, die ihre Erklärung am besten auf solchem Wege finden sollten. Der erste ist der Fall des Goldregens Cytisus Adami. Er entstand im Jahre 1825 in Adams Garten in der Nähe von Paris und zwar im Anschluß an eine Pfropfung von Cytisus purpureus auf Cytisus laburnum. Seine von Adam mitgeteilte Entstehungsgeschichte, die ihn auf die gleiche Stufe wie alle anderen sogenannten Pfropfbastarde stellt, wurde vielfach angezweifelt.

Fig. 149.
Zusammengesetzte Embryonen; vorne Rana sylvatica, hinten R. palustris, in verschiedenen Altersstadien. Nach Harrison.

Jetzt ist aber nach allem was wir wissen, kein Grund mehr vorhanden daran zu zweifeln, obwohl der Ursprungsbaum verloren gegangen ist. Er konnte aber seitdem weder neugebildet noch auch auf dem Wege echter Bastardierung erhalten werden. Er stellt in seinen Charakteren eine Mischung zwischen den beiden Stammpflanzen dar. Häufig aber erfolgt ein Rückschlag auf eine der beiden Formen, so daß ein und derselbe Baum Blütentrauben des gelben, des purpurnen Goldregens und der Mischform tragen kann.

Der zweite vielbesprochene Fall ist der des Crataegomespilus von Bronvaux, von dessen erster Entstehung ebenfalls nichts Näheres bekannt ist. „In dem Dardarschen Garten zu Bronvaux bei Metz steht ein etwa 100jähriger Mispelbaum, dessen Krone auf einen Weißdorn-

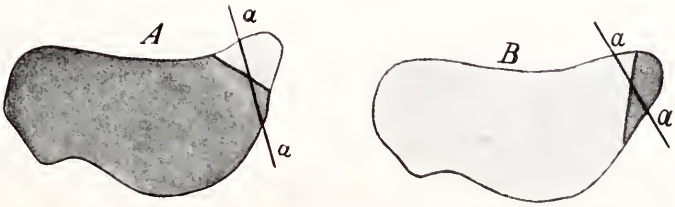


Fig. 150.
A Larve von Rana sylvatica mit aufgepfropftem Schwanz von R. palustris. *B* Larve von R. palustris mit Schwanz von R. sylvatica. *a—a* ist die Schnittlinie. Nach Morgan aus Korschelt.

stamm veredelt worden ist. Unmittelbar unter dem Pfröpfling, aus der Verbindungsstelle von Edelreis und Unterlage, brachen nun dicht nebeneinander zwei Ästchen hervor, die, wiewohl untereinander sehr verschieden, doch beide Zwischenformen der zwei vereinigten Gattungen Crataegus und Mespilus (bzw. der Arten Mespilus germanica und Mespilus monogyna) repräsentierten. Der eine Zweig kommt in seinem Habitus mehr auf die Mispel heraus, der andere gleicht mehr dem Weißdorn" (Noll). Gegenüber von diesen beiden Zweigen wuchs dann noch ein dritter, der sich zunächst kaum von einem gewöhnlichen Weißdorn unterschied, später aber ganz dem einen Bastardzweig ähnlich wurde. Es handelt sich also um bastardartige Formen verschiedener Mischung. An einem der Zweige bildete sich dann einmal ein Mispeltrieb, dann ein Trieb, der zur Hälfte reine Mispel, zur Hälfte reiner Weißdorn war. Also

auch hier die völligen Rückschläge. Dieser Baum existiert noch, seine Entstehungsgeschichte ist somit um vieles klarer als beim vorigen Fall.

Der dritte merkwürdige und zugleich am längsten bekannte Fall, der eine Entstehung auf dem Wege der vegetativen Bastardierung möglich erscheinen läßt, ist der Fall der Bizzarria. Es sind das Pflanzen, die in sehr verschiedener Weise die Charaktere mehrerer Citrusarten vereinigen, also Pomeranze, Zitrone, Zedrate, Limette. In ihren Blättern zeigen sie teils reine Pomeranzen-, Apfelsinen- oder Zedratencharaktere, teils ein Gemisch von ihnen. Das gleiche gilt für die Blüten und in der absonderlichsten Weise für die Früchte. Neben reinen Pomeranzen oder Zedraten trägt der gleiche Baum Früchte, die aus beiden zusammengesetzt sind. Einzelne sind Pomeranzen in Gestalt von Zitronen, andere haben die Rinde ersterer, das Fruchtfleisch letzterer. Andere zeigen 4 gleichmäßige über Kreuz verteilte Portionen, von denen ein Paar orangefarbig ist und der Pomeranze angehört, ein Paar gelb ist und eine Zitrone (bzw. Zedrate) darstellt. Eine solche Frucht gleicht dann vom Scheitel gesehen „einem bunten Kinderball" (Strasburger), wie Fig. 151 auch zeigt. Es soll aber auch solche Bizzarrien geben, die aus drei, vier und fünf Arten zusammengesetzt sind. Wie an solchen Bäumen reine Früchte und Blüten einer Art entstehen können, so bilden sich auch etwa Zedratenknospen in der Achsel eines Orangeblattes und umgekehrt.

Fig. 151.
Bizzarria mit abwechselnd Zitronen- und Orangencharakter aus Engler.

Die Geschichte dieser absonderlichen Pflanzen ist nun nach Penzig und Strasburger die folgende. Sie entstanden zuerst nachweisbar in Florenz im Jahre 1644, obwohl sie vielleicht vorher auch schon anderwärts entstanden waren; ein Gärtner behauptete sie durch Vereinigung mehrerer Knospen erzielt zu haben. Es stellte sich aber dann heraus,

daß sie ganz selbständig entstanden waren und zwar auf einer Pflanze, die zunächst als Unterlage für Veredelung gedient hatte, deren Edel-

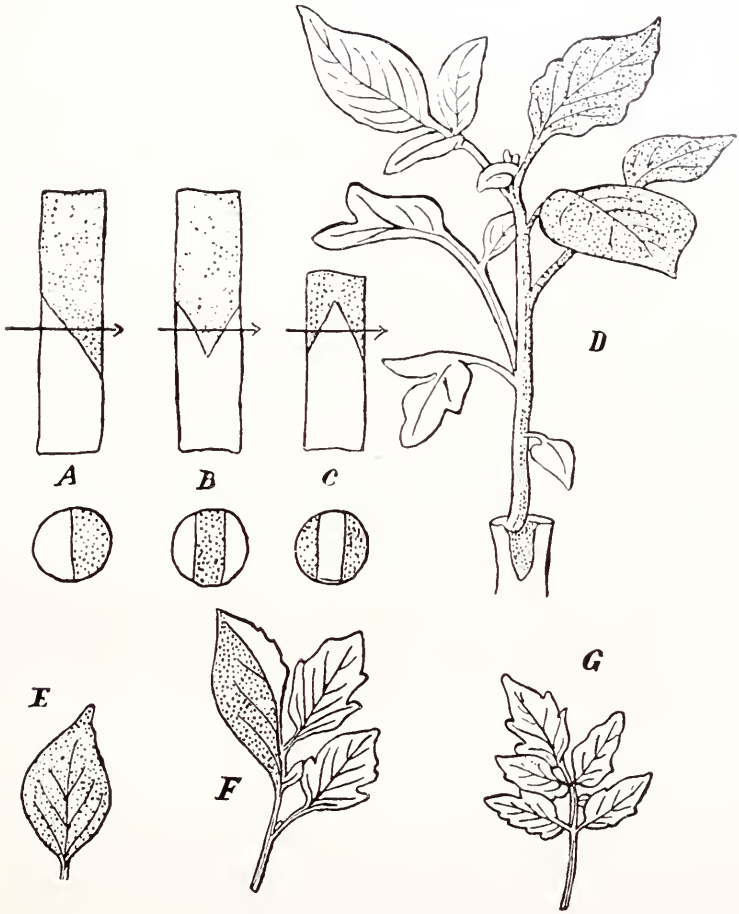


Fig. 152.

A, *B*, *C* Schematische Darstellung verschiedener Arten von Pfropfung mit den zugehörigen Querschnitten der Pfropfungsstellen in der Richtung der Pfeile; punktiert das Reis, unpunktiert die Unterlage, *A* Kopulation, *B* Keilpfropfung, *C* Sattelpfropfung, *D* Chimäre; unten der Tomatenmuttersproß mit dem eingesetzten Nachtschattenkeil (Nachtschattengewebe punktiert). *E* Blatt des Nachtschattens (Solanum nigrum), *G* Blatt der Tomate (S. lycopersicum), *F* Chimärenblatt. Nach Winkler aus Lang.

reis dann aber abgestorben war, worauf die Bizzarria hervorwuchs. Das deutet also auf eine pfropfhybride Entstehung hin. Von vielen Seiten

wurde aber dieser Annahme widersprochen und ein Ursprung als echter Bastard angenommen. Jetzt läßt sich, wie wir bald sehen werden, die wahrscheinliche Erklärung in ganz anderer Weise geben.

Die Frage der Entstehung derartiger Pfropfbastarde trat nun in ein neues Stadium, als Winkler das Problem experimentell in Angriff nahm und in der Tomate Solanum lycopersicum und dem Nachtschatten Solanum nigrum Objekte fand, die bessere Antwort zu geben geeignet erschienen. Er pfropfte mittels Keilschnitt einen Tomatenkeimling einen Nachtschattensproß ein (Fig. 152) und schnitt dann, wenn das Reis der Unterlage aufgewachsen war, mitten durch das gemischte Gewebe durch, so daß im Querschnitt nun die Gewebsteile beider Arten frei lagen, und rief dann aus dieser Wunde Adventivsprosse hervor, die später abgeschnitten, bewurzelt und allein weitergezüchtet wurden. Neben reinen Tomaten- und reinen Nachtschattentrieben erhielt er dabei auch solche, die Gewebe von beiden Arten enthielten, aber normal gemeinsam wuchsen und dann Blätter bildeten, die zur Hälfte Tomatenblätter, zur anderen Hälfte Nachtschattenblätter waren. Ein solches Doppelwesen wurde Chimäre genannt, und sie erschienen mehrfach in verschiedenem Ausbildungsgrad (Fig. 152). Nach vielen Versuchen trat nun aber auch ein Sproß auf, der völlig einheitlich erschien und in seinen Charakteren, besonders der Blattform, deutlich die Mitte zwischen Tomate und Nachtschatten hielt: in diesem Sproß, der als Solanum tubingense weitervermehrt wurde, glaubte Winkler den ersten experimentell erzeugten Pfropfbastard erzielt zu haben. Sein Typus geht aus Fig. 153, im Vergleich mit den Stammpflanzen, Figg. 154, 155, hervor. In weiteren Versuchen traten aber dann auch andere derartige Formen auf. So entstand einmal eine Chimäre, die zur Hälfte Nachtschatten war, zur Hälfte ein neuer Pfropfbastard, S. proteus, der mehr der Tomate ähnelte. Ein anderer, S. Darwinianum, entstand nur als ein Blatt mit seinem Stengelanteil und konnte aus seiner Achselknospe vermehrt werden. Und in ähnlicher Weise wurden noch weitere Zwischenformen gebildet, die sich bald mehr dem Nachtschatten, bald mehr der Tomate näherten, wie S. koelreuterianum und gaertnerianum.

Damit schien die Existenz der Pfropfbastarde experimentell erwiesen

zu sein. Sollte der Beweis aber jeder Kritik standhalten, mußte das weitere Verhalten dieser Formen natürlich den Anforderungen entsprechen, die man nach dem Stand unserer Kenntnisse an einen Bastard stellen muß. Und da ergaben sich bald Schwierigkeiten. Zunächst treten an den Pfropfbastarden vegetative Rückschläge auf, das heißt, es bildeten sich auf vegetativem Wege Sprossen, die ganz nach dem einen der Eltern zurückschlugen. Einen Beweis gegen die Bastardnatur stellen sie allerdings noch nicht dar, da auch sonst an pflanzlichen Bastarden gelegentlich solche vegetativen Rückschläge oder vegetativen Spaltungen vorkommen. Das Hauptinteresse richtet sich nun aber auf die Nachkommenschaft der Pfropfbastarde. Wenn sie solche sind, so stellen sie natürlich die F_1-Generation dar; F_2 muß also entweder konstant weiter züchten, was bei Artbastarden ja denkbar ist, oder eine Spaltung zeigen. Winkler fand aber, daß F_2 ausschließlich aus Pflanzen der einen Stammart bestand, und zwar aus der, der der betreffende Bastard näher stand. F_2 von S. tubingense gab also ausschließlich Nachtschattennachkommenschaft, die in allen weiteren gezüchteten Generationen rein blieb, und das entsprechende traf auch für die anderen Pfropfhybride zu.

Fig. 153.
Solanum tubingense nach Winkler.

Fig. 154.
Solanum nigrum nach Winkler.

Nun wäre es natürlich wünschenswert, den Vergleich mit Bastarden anzustellen, die auf dem Wege normaler Kreuzbefruchtung gewonnen sind. Dies erwies sich aber als unmöglich, da sich die beiden verwandten Arten ebensowenig bastardieren ließen, wie die Arten, denen der früher besprochene Cytisus Adami entstammte. Natürlich muß auch diese Tatsache stutzig machen. Und nun bleibt nur noch eine entscheidende Kontrolle übrig, die Untersuchung der Zellverhältnisse. Wir haben in der einleitenden Vorlesung erfahren, daß eine jede Tier- und Pflanzenart eine konstante Chromosomenzahl besitzt, die vor der Befruchtung auf die Hälfte reduziert wird. Werden nun Organismen mit verschiedener Chromosomenzahl bastardiert, so vereinigen sich die beiden verschiedenen Halbzahlen und diese Bastardzahl bleibt konstant im Hybriden erhalten. Kreuzt sich zum Beispiel eine Ascarisvarietät mit der Normalzahl von 4 Chromosomen (bivalens) mit einer solchen mit nur 2 Chromosomen (univalens), so findet man in den Bastardzellen 3 Chromosomen (Boveri). (Andersartige Verhältnisse bei Artbastarden, die Federley neuerdings aufdeckte, brauchen hier nicht weiter berücksichtigt zu werden.) Nun haben Tomate und Nachtschatten in der Tat sehr verschiedene Chromosomenzahlen, nämlich erstere 24, letztere 72. Im Bastard sind somit 48 zu erwarten; da es aber nicht unwahrscheinlich ist, daß bei einem vegetativ erzeugten Bastard

Fig. 155. Solanum lycopersicum nach Winkler.

die für die Geschlechtszellen typische Halbierung der Chromosomenzahl, die Reduktion, nicht stattfindet, so könnte dort auch eine einfache Addition vorliegen, es müßten also 96 Chromosomen gefunden werden. An und für sich ist eine vegetative Kern- und Zellverschmelzung ja nicht unwahrscheinlich, da sie in beiden Organismenreichen sowohl beobachtet wie experimentell erzielt ist. Die von Winkler durchgeführte Untersuchung ergab aber, daß die Keimzellen der Pfropfbastarde entweder die Nachtschattenzahl oder die Tomatenzahl enthielten. Und zwar war es, wie nach den Resultaten von F_2 zu erwarten ist, die Zahl der Elternpflanze, der der sog. Bastard näher stand und die er auch rein reproduzierte. (Eine gleich zu nennende Ausnahme ist vorhanden.) Und nun bleibt nur noch eine Möglichkeit, die Bastardnatur der Pflanzen zu erweisen. Es konnten auf unerklärliche Weise vielleicht die Geschlechtszellen nur die eine Chromosomenart erhalten; dann müßte man aber in den gewöhnlichen vegetativen Zellen der Pflanzen die Bastardzahlen finden. Aber auch das war nicht der Fall. Und damit war durch Winklers hervorragende Untersuchungen selbst die Pfropfbastardnatur seiner Pflanzen widerlegt worden.

Was sind nun aber dann diese merkwürdigen Gebilde? Baur, der gleichzeitig mit Winkler über den gleichen Gegenstand experimentierte, vermochte die wahrscheinliche Lösung zu geben. Sie ergibt sich aus seinen interessanten Befunden über Periklinalchimären. Wir haben oben bereits Winklers Chimären kennen gelernt, die die enge Verwachsung von Tomaten- und Nachtschattenteilen zu einer Einheit darstellten. Hier waren aber die beiden heterogenen Anteile nebeneinander angeordnet. Unter Periklinalchimäre versteht aber Baur das Durcheinanderwachsen zweier verschiedener Arten in der Form, daß das Gewebe der einen Art das der anderen vollständig einhüllt, also gewissermaßen das eine der Hand, das andere dem Handschuh zu vergleichen ist. Oder mit anderen Worten, bei einer Periklinalchimäre steckt ein Blatt, ein Stengel, ein Vegetationspunkt einer Pflanze in der Haut der anderen, wie es das Schema Fig. 156 illustriert. Die Periklinalchimären sind aber nichts als eine Abart der gewöhnlichen Chimären, die die beiden Bestandteile nebeneinander zeigen. Wenn an

dem Vegetationspunkt einer künstlich erzeugten Chimäre die beiderlei Gewebe zusammenstoßen und sich an dieser Stelle ein Blatt bildet, dann kommt ein solches Nebeneinander, eine Sektorialchimäre, zustande. Die Periklinalchimären konnte nun Baur in folgender Weise herstellen. Er benutzte die allbekannten Pelargoniumarten, die in grünen und weißblättrigen Formen vorkommen. Letztere können sich aber nicht allein ernähren und gedeihen daher nur, wenn man sie auf einer grünblättrigen Pflanze wachsen läßt. Und aus solchen Doppelpflanzen vermochte Baur ähnliche Chimären mit grünweißen Blättern zu erzielen, wie sie Winkler bei Solanum erhalten hatte, also Sektorialchimären mit den verschiedenen Anteilen grüner und weißer Blätter. Wenn nun an dem Vegetationspunkt solcher Chimären grüne und weiße Gewebspartien aneinanderstoßen, kann es wohl vorkommen, daß das weiße Gewebe sich außen ein wenig über das grüne hinüberschiebt, so daß an einer solchen Stelle unter einer weißen Außenlage eine grüne Innenlage sich findet, wie es Fig. 157 darstellt. Wächst nun hier ein Blatt aus, so ist eine Periklinalchimäre entstanden mit außen weißen Zellagen und innen grünen Schichten.

Fig. 156.
Schematischer Durchschnitt durch den Vegetationspunkt einer Periklinalchimäre aus einer schwarzen und einer weißen Art. Nach Baur.

Ein solches Blatt sieht dann aus, wie es Fig. 158 (links) zeigt, grün mit weißem Rand. Würde man einen Querschnitt hindurch legen, so erhielte man im Groben das Bild von Fig. 159*a*, die im Vergleich mit dem normalen Blatt *b* die äußere weiße Hülle zeigt, und das genaue mikroskopische Bild von Fig. 160*a* zeigt dann die farblose äußere Pallisadenparenchymschicht unter der Epidermis, die beim gewöhnlichen Blatt (*b*) natürlich grün ist. Solche Periklinalchimären wurden mit nur der Epidermis der weißen Pflanze, mit 2, 3

und mehr äußeren Zellschichten wie in noch komplizierterer Form erzeugt.

Wie verhalten sich solche Periklinalchimären nun zu Winklers Pfropfbastarden? Die Beziehung ergab sich Baur vor allem aus dem Verhalten der Nachkommenschaft dieser Pflanzen. Es ist eine Tatsache, daß die Geschlechtszellen der Blütenpflanzen aus der ersten unter der Hautschicht liegenden Zellage des Vegetationskegels ihren Ursprung nehmen. Ist diese Schicht bei einer solchen Periklinalchimäre der weißen Pflanze angehörig, so kann von ihr aus also auch nur Samen weißer Beschaffenheit gebildet werden, umgekehrt, wenn diese Schicht grün ist, nur grüner Samen, und das war auch in der Tat der Fall. Nun haben wir schon die von Winkler festgestellte Tatsache erfahren, daß die Nachkommen seiner Pfropfbastarde stets nur dem einen Elter entsprechen, dem auch der Habitus des Bastards mehr glich. Wenn die vermeintlichen Pfropfbastarde aber Periklinalchimären sind, dann ist dieses Verhalten nicht nur auf das einfachste erklärt, sondern muß sogar postuliert werden. Der Nachweis, daß diese Annahme richtig ist, kann nun nach dem was wir früher hörten, auf einfache Weise geführt werden: da die Chromosomenzahlen der beiden Stammarten so sehr verschieden sind, so muß ja leicht festzustellen sein, ob in den äußeren Zellschichten die eine, in den inneren die andere Zahl sich findet. Und das ist denn in der Tat, wie Winkler feststellte, der Fall: Der vermeintliche Pfropfbastard Solanum tubingense ist wirklich eine Periklinalchimäre mit einer Tomatenzellschicht außen, die das innere Nachtschattengewebe umschließt.

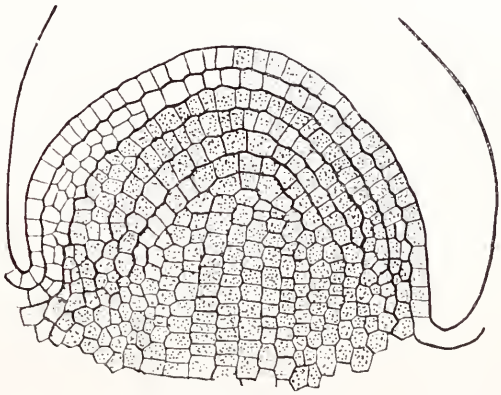


Fig. 157.
Schematischer Durchschnitt durch den Vegetationskegel einer weißgrünen Chimäre, die oben links geeignet ist, den Ausgangspunkt für eine Periklinalchimäre zu liefern. Nach Baur.

Aber auch für den Crataegomespilus wie den Cytisus Adami konnte Baur das gleiche feststellen, nachdem schon früher ihre anatomische Untersuchung die Zusammensetzung aus den getrennten Geweben der beiden Mutterpflanzen erwiesen hatte. Ersterer ergab bei der Fortpflanzung reine Crataegussämlinge, es ist also zu erwarten, daß die supepidermale Zellschicht dem Weißdorn angehört. In der Tat zeigte sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß die Epidermis eine typische Mispelhaut, das innere aber Weißdorngewebe ist. Und mit dem Cytisus Adami ist es nicht anders: er ist ein Laburnum vulgare mit der

Fig. 158.
Links Periklinalchimärenblatt von Pelargonium mit weißem Rand, rechts ein solches, das zeigt, wie die Haut der einen Pflanze für das übrige Blattgewebe der anderen zu eng ist. Nach Baur.

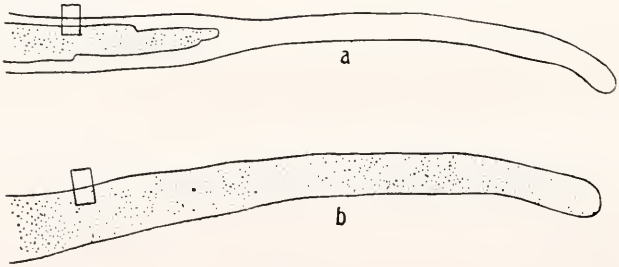


Fig. 159.
Schematischer Querschnitt durch den Blattrand, *a* einer grün-weißen Periklinalchimäre, *b* eines normalen grünen Blattes nach Baur.

Haut eines Cytisus purpureus, wie schon Macfarlane ahnte und Buder bewies. Der Bizzarrien braucht wohl nun gar keine Erwähnung mehr getan zu werden, sie erweisen sich ohne weiteres als einfache Sektorial-

chimären. Noch fehlt diesen Folgerungen ein Schlußstein: die künstliche Erzeugung dieser Chimären auf einem durch solche Interpretation vorgezeichneten Weg. So wenig ihre erste Entstehung bekannt ist, so wenig ist das bisher gelungen. Doch sprechen nunmehr alle Tatsachen so sehr für Baurs Lösung des Problems, daß man wohl sagen darf, daß es nur eine Frage der Zeit ist, daß auch jener letzte Stein zugefügt wird.

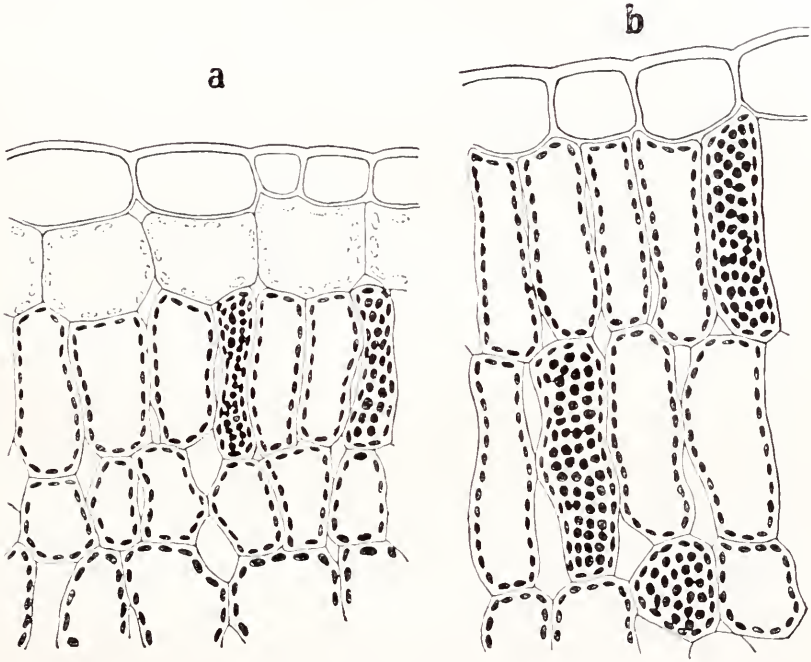


Fig. 160.
Die in Fig. 159 eingerahmten Stellen stärker vergrößert. Nach Baur.

Ist damit die Frage der Pfropfbastarde definitiv als erledigt zu betrachten? Es wäre sicher voreilig, einen solchen Schluß zu ziehen, wenn er auch sehr viele Wahrscheinlichkeiten für sich hat. Winkler selbst verfügt auch noch über einen Fall, der durch die Deutung als Periklinalchimäre nicht betroffen wird, sein Solanum Darwinianum. Denn hier fand er eine Chromosomenzahl, die eine Kombination der Zahlen von Tomate und Nachtschatten darstellt, nämlich 48. Es

bleibt somit abzuwarten, wie sich diese letzte Möglichkeit der Existenz eines Pfropfbastards aufklärt. Soviel aber kann man jetzt schon sagen, daß die Anschauung, daß durch die Erzeugung der vegetativen Bastarde die ganzen Fundamente der Befruchtungs- und Vererbungslehre erschüttert werden, zunächst noch nicht als begründet zu betrachten ist. Dagegen wird diesen Periklinalchimären, wie überhaupt den Chimären, weiterhin eine ganz außerordentliche Bedeutung für die Lösung entwicklungsmechanischer, morphogenetischer und physiologischer Fragen zukommen.

Zwanzigste Vorlesung.

Die Sports im Pflanzen- und Tierreich. Die Mutationstheorie von de Vries. Kritik und Aussichten.

Die letzten Vorlesungen haben uns, wenn wir sie in ihrer Gesamtheit betrachten, mit einer sehr wichtigen Erkenntnis vertraut gemacht. Durch die Bastardanalyse konnte gezeigt werden, daß die verschiedenartigsten morphologischen wie physiologischen Eigenschaften der Organismen in Form von festen Einheiten in der Erbmasse repräsentiert sind, die wir, ohne damit über ihr eigentliches Wesen etwas aussagen zu wollen, als Erbfaktoren bezeichneten. Diese erschienen als die letzten und unteilbaren Einheiten, die „units", aus deren verschiedenartiger Kombinationsmöglichkeit sich die Verschiedenheit der Tier- und Pflanzenrassen erklärte. So konnte man dazu kommen, die Organismen als den Ausdruck der Wirkung eines Mosaiks von Erbfaktoren zu betrachten, von einer Faktorentheorie zu sprechen. Erinnern wir uns nun einmal an die Schlußfolgerungen, die wir in den ersten Vorlesungen aus den Tatsachen der Variabilität und der Lehre von den reinen Linien zogen. Auch da waren wir auf die Erkenntnis gestoßen, daß das Wesentliche an einem Organismus die Zusammensetzung seiner Erbmasse, die ererbte Reaktionsnorm oder, wie wir noch sagten, seine genotypische Konstitution, sei und daß das letzte, wodurch zwei Organismen als wirklich different unterschieden werden können, das Vorhandensein oder Fehlen eines Gens in der Erbmasse ist. Es ist klar,

daß diese beiden auf so verschiedenen Wegen gewonnenen Ergebnisse im Grund genau das gleiche besagen. Es ist nun eine Erkenntnis, an der heute wohl niemand mehr rütteln wird, daß die Arten nicht unveränderlich sind, daß es eine Entwicklung gibt. Besteht aber der geringste erbliche Unterschied zwischen zwei Organismenformen in dem Plus oder Minus einer Erbeinheit, eines Erbfaktors, so ist die Grundfrage des Problems der Artbildung die: Wie entstehen neue Erbeinheiten in der Erbmasse, oder, allgemeiner gefaßt, wie kann sich der Schatz an Erbeinheiten innerhalb der Erbmasse verändern? Die Darwinsche Antwort, daß sie durch Zuchtwahl allmählich herausgebildet werden — wenn dies, wie meist angenommen wird, wirklich Darwins Anschauung war — hatten wir, als mit den Experimentaltatsachen unvereinbar, aufgeben müssen. Entstehen solche Veränderungen nicht allmählich, so müssen sie plötzlich erscheinen und zwar aus Ursachen, die nichts mit der Selektion zu tun haben: Die Veränderung kann nur so vor sich gehen, daß plötzlich und ohne Übergang neue Erbeinheiten in der Erbmasse auftreten oder alte aus ihr verschwinden. Und diese Annahme ist es, die sich in der Neuzeit unter dem Namen der Mutationstheorie die biologischen Wissenschaften erobert hat. Es ist klar, daß es sich hierbei um Dinge von größter Tragweite handelt, deren genaue Erforschung den wichtigsten Grundstein der Abstammungslehre liefern sollte. Noch ist aber diese Lehre nicht über das kritische Stadium hinaus und wir stehen gerade jetzt in einer Zeit, in der hier alles gärt. Wir wollen deshalb zunächst das grundlegende Tatsachenmaterial kennen lernen, ohne eine Kritik an seinem Wert zu üben, und erst dann zu sehen, ob es einer Kritik auch wirklich standhalten kann.

Das Beobachtungsmaterial, von dem die Mutationstheorie ausgeht, ist zum Teil durchaus nicht neu. Es besteht aus den Beobachtungen der Tier- und Pflanzenzüchter, welche zeigen, daß gelegentlich in als rein betrachteten Zuchten einzelne Individuen abweichender Beschaffenheit auftreten; und diese Abweichung, der neue Charakter, ist von Anfang an erblich. Unter dem Namen Sports oder Sprungvariationen ist diese Erscheinung bekannt. Es ist klar, daß Darwin, der ja nicht nur selbst züchtete, sondern in großem Maßstabe auch die Erfahrungen der Züchter sammelte und verwertete, nicht an diesen Tatsachen vor-

über ging. Im Gegenteil hat er einen beträchtlichen Teil der verbürgten Fälle zusammengetragen und analysiert. Das Hauptinteresse konzentriert sich nun aber auf die Frage, welche Bedeutung er den Sprungvariationen, von ihm single variations genannt, für die Artbildung zuerkannte. Und da ist es von höchstem Interesse, daß diese Wertschätzung ursprünglich gar keine geringe war. In den ersten Entwürfen zur Abstammung der Arten, die 15 und 17 Jahre vor deren Erscheinen geschrieben sind und die vor kurzem wieder entdeckt wurden, finden sich dafür sehr bemerkenswerte Belege. So heißt es an einer Stelle: „Es ist bekannt, daß solche Sports in einigen Fällen die Stammeltern unserer domestizierten Rassen geworden sind; und wahrscheinlich sind ebensolche auch die Stammeltern vieler anderer Rassen geworden, besonders solcher, die in gewissem Sinne als erbliche Monstra bezeichnet werden können; z. B. wo ein überzähliges Glied vorhanden ist oder alle Extremitäten verbogen sind (wie beim Anconschaf) oder wo ein Teil fehlt, wie bei den kurzsteißigen Hühnern und schwanzlosen Hunden oder Katzen." . . . „und bei vielen unserer domestizierten Rassen wissen wir, daß der Mensch durch allmähliche Zuchtwahl und geschicktes Ausnützen plötzlicher Sports alte Rassen beträchtlich verändert und neue hervorgebracht hat." Vor allem aber bei Besprechung der Schwierigkeit, die die langsame Entstehung mancher Organe durch Zuchtwahl bietet, bekanntlich der Haupteinwurf, den später seine Gegner der Zuchtwahllehre machten, und den die Mutationstheorie ja glücklich überwindet: „Wie im Zustand der Domestikation Bauveränderungen ohne jede fortgesetzte Zuchtwahl auftreten, die der Mensch für sehr nützlich hält oder ihnen Kuriositätswert zuerkennt . . ., so mögen vielleicht in der Natur manche kleine Veränderungen, die gewissen Zwecken gut angepaßt sind, als ein von den Fortpflanzungsorganen ausgehendes Geschehen[1] entstehen und von Anfang an in vollem Umfang weiter vererbt werden ohne lang andauernde Zuchtwahl kleiner Abweichungen in der Richtung dieser Eigenschaft." Wieder an einer anderen Stelle nimmt er die Sports für die Bildung neuer Tierformen auf isolierten Inseln in Anspruch, kurzum er erkennt ihnen

[1] Wir würden jetzt sagen, als genotypische Veränderung innerhalb der Erbmasse oder als Mutation.

einen nicht unbeträchtlichen Wert für die Artbildung zu. 15 Jahre später ist er allerdings von solcher Anschauung zurückgekommen und läßt die sprunghafte Variation nicht mehr als für die Artbildung in Betracht kommend gelten. Und so kommt es, daß in der nachdarwinschen Zeit sich nur vereinzelte Stimmen erhoben, sie zur Grundlage des Artbildungsproblems zu erheben. Auf zoologischer Seite ist es vor allem Bateson, der seine Opposition gegen die allmähliche Umwandlung der Arten in Darwinschem Sinne schon im Titel seines Buches „Materialien zum Studium der Variation, speziell im Hinblick auf die Diskontinuität bei der Entstehung der Arten" zum Ausdruck bringt. Er stellte eine Unmenge von Tatsachen hauptsächlich aus dem Gebiete der von ihm sogenannten meristischen Variation zusammen. Darunter versteht er vor allem die Zahlenvariation von in Mehrzahl vorhandenen Organen, zum Beispiel beim Menschen Sechsfingrigkeit gegenüber Fünffingrigkeit. Diese Variabilität ist nun in allen Fällen diskontinuierlich, nicht durch Übergänge mit dem Ausgangspunkt verbunden und diese Variationen erscheinen trotzdem ebenso vollständig und normal. Daraus muß aber geschlossen werden, daß die Diskontinuität der Arten auch hervorgeht aus der Diskontinuität der Variation. Allerdings finden die eigentlichen Sports der Züchter bei Bateson weniger Beachtung.

Unter den Botanikern darf Korschinsky das Recht beanspruchen, die meisten Erfahrungstatsachen gesammelt zu haben, die sich auf sprungweise Entstehung von Pflanzenformen beziehen, die er Heterogenesis nannte. Er stellte fest, daß sie nicht gar zu selten auftritt und alle möglichen Pflanzenteile betreffen kann. Auch kann sie in den verschiedensten Richtungen eintreten und ebensogut einen Fortschritt wie einen Rückschritt bedeuten, wie indifferent sein. Alle diese heterogenetischen Abweichungen, d. h. Mutationen, sind erblich konstant, wiewohl sie gewöhnlich nur in einem einzigen Exemplar entstehen. Die Ursache ihrer Entstehung muß aber in irgendeiner Veränderung der Geschlechtsprodukte der Mutterpflanze beruhen. Auf Grund all seines Materials an Beobachtungstatsachen kommt Korschinsky zum Schluß, daß alle neuen pflanzlichen Kulturvarietäten (natürlich abgesehen von Bastarden), deren Entstehung wirklich beobachtet ist,

auf dem Wege plötzlicher Abweichung entstanden sind. Und er bezweifelt nicht, daß auch in der Natur die Arten ebenso durch Sprünge sich entwickelt haben, zieht auch eigens die Sports auf zoologischem Gebiet zum Beweis an.

Aber auch diese Sammlungen von Tatsachenmaterial hätten wohl nicht leicht der Mutationslehre einen berechtigten oder gar bevorzugten Platz neben der Darwinschen Lehre der allmählichen Artumwandlung gesichert. Ihren Erfolg verdankte sie erst der planmäßigen experimentellen Erforschung, die de Vries den Erscheinungen der Mutation angedeihen ließ. Sein an Beobachtungen und Experimenten zur Frage der Variabilität, Selektion, Mutation, Bastardierung überreiches Werk bildet zweifellos die Grundlage der modernen Artbildungslehre. Ehe wir aber daran gehen, seine Versuche zu besprechen und die daran anschließenden Probleme und ihre bisher vorliegende experimentelle Bearbeitung zu studieren, wollen wir uns einige der vor und nach Darwin bekannt gewordenen Sports aus dem Tier- wie Pflanzenreich betrachten, um zu sehen, nach welchen Seiten derartige Sprünge erfolgen und wie weit sie vom Normalen wegführen können, und beginnen im Anschluß an Korschinsky mit einigen Fällen aus dem Pflanzenreich. Wir zitieren dabei zunächst kritiklos und werden erst später in eine kritische Würdigung der vorgeführten Angaben eintreten.

Eine gewisse Berühmtheit hat die Entstehung der Form Chelidonium laciniatum, bei dem die Blätter tief fiederteilig sind (Fig. 161), aus dem gewöhnlichen Schöllkraut Chelidonium majus erlangt. Sie erschien plötzlich unter den gewöhnlichen Pflanzen im Jahre 1590 im Garten des Apotheker Sprenger in Heidelberg. Er sandte ihre Samen an alle bekannten Botaniker seiner Zeit, wie Caspar Bauhin, die alle daraus die laciniatum-Form erzogen, die sich immer als konstant und samenbeständig erwies. Sie breitete sich, ohne je etwa wildwachsend gefunden worden zu sein, im Laufe von 150 Jahren in den botanischen Gärten aus und verwilderte auch von hier aus. Sie verhält sich auch jetzt noch völlig wie eine gute Art. „Und doch ist das erste Exemplar derselben aus dem Samen einer anderen Art ausgewachsen und die neue Art entstand aus einer anderen mit einem Schlage, mit konstanten Merkmalen und fester Vererbungskraft; sie entstand voll-

kommen ausgebildet und abgeschlossen wie Pallas Athene in voller Rüstung aus dem Haupte Zeus hervorgegangen ist."

Diesem Fall des Schöllkrautes läßt sich am besten das Verhalten mancher Farne wie Scolopendrium vulgare zur Seite stellen. Hier finden sich eine ganz außerordentliche Zahl von Variationen der Blattspreite vor (Fig. 162), welche innerhalb der Art Hunderte von Formen unterscheiden lassen, die besonders aus England bekannt sind. Eine

A *B*

Fig. 161.
Chelidonium majus (*A*) und seine Mutation Ch. laciniatum (*B*). Nach de Vries.

jede vererbt aber diese Eigenschaften. Wenn, was häufig vorkommt, ein und dasselbe Blatt aus ungleich geformten Teilen besteht, vererbt jeder Teil durch die an ihm gebildeten Sporen seine Eigentümlichkeit. (Aus den ungeschlechtlich erzeugten Sporen gehen die Farne ja erst wieder durch Vermittlung einer Geschlechtsgeneration hervor, so daß auch mittels der Sporen indirekt eine reine geschlechtliche Vermehrung statthat.) Die einzelnen Blattvariationen stellen also ebensoviele sprungweise entstandene Elementararten dar.

Bemerkenswert ist auch der Fall der italienischen Pappel, deren erstes Entstehen auf dem Wege einer Sprungvariation von der Schwarzpappel aus höchst wahrscheinlich, wenn auch nicht erwiesen ist. Sie wird von jeher in Italien kultiviert und wurde von da aus überall hin

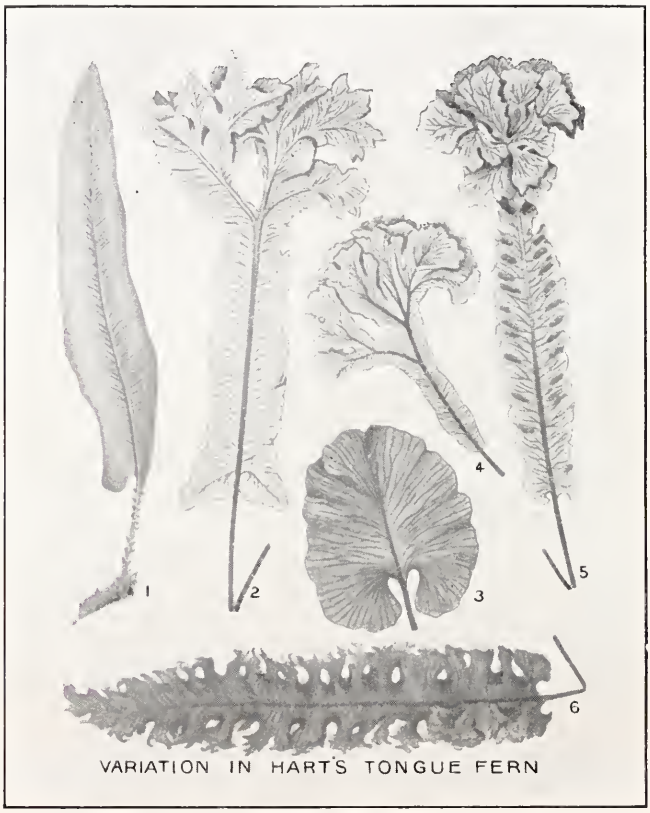


Fig. 162.
Blattmutationen des Farns Scolopendrium vulgare. 1 die typische Form. Nach Lowe aus Thomson.

geführt. Es ist aber bisher nicht gelungen, irgendwo ihre Heimat zu entdecken, und da sie ausschließlich im männlichen Geschlecht vorkommt und auf ungeschlechtlichem Wege weiter vermehrt wird, so muß man annehmen, daß sie einmal als Mutation in einem einzigen männlichen Exemplar entstand. Es ist ja überhaupt besonders häufig

der Fall, daß die Sprungvarietäten in nur einem Exemplar auftreten (single variations!).

Am besten bekannt sind natürlich die Fälle, in denen es sich um Kulturpflanzen handelt; ist es doch wahrscheinlich, daß die unendliche Fülle der Gartenvarietäten, abgesehen von der Bastardierung, ausschließlich so entstanden sind. Nicht immer liegen aber zuverlässige Angaben über das erste Auftreten einer Varietät vor. Da aber, wo es bekannt ist, zeigt sich, daß alle Teile der Pflanze in den verschiedensten Richtungen an der Mutation teilnehmen können. So kann die Veränderung sich z. B. auf den ganzen Wuchs und Habitus beziehen. Es gab in der Mitte des vorigen Jahrhunderts die gewöhnliche Zypresse, die ja pyramidenförmigen Wuchs hat, einer Varietät den Ursprung, der var. cereiformis, deren Stamm nur von kleinen, nach oben gerichteten Zweigen bedeckt ist, so daß der Baum den Habitus einer sich nach oben verjüngenden Säule erhält, deren Durchmesser bei einem Exemplar von 12 m Höhe nur 60 cm beträgt. Aus ihren Samen entstand nur die gleiche Form. In anderen Fällen bezieht sich die Veränderung auf die Bätter; für ihre Gestaltsveränderung haben wir schon ein Beispiel angeführt, ein anderes beziehe sich auf die Blattfarbe. Besonders die sogenannten Blutbäume, wie die Blutbuche, gehören hierher. Wenn auch für diese gerade der Ort ihres unvermittelten Auftretens bekannt ist, so wurde der betreffende einzelne Baum doch nur als anwesend festgestellt, nicht aber in seiner Entstehung beobachtet. Für die entsprechende Form der Berberize, Berberis vulgaris var. atropurpurea ist aber auch dieses der Fall; sie entstand im Anfang des vorigen Jahrhunderts in Versailles unter den Sämlingen der gewöhnlichen Berberize und gab seitdem reine blutblättrige Nachkommenschaft.

Am meisten Beachtung haben natürlich die Sprungvariationen in Form und Farbe der Blüten gefunden, und es gibt unter den Gartenvarietäten eine beträchtliche Zahl, deren Herkunft bekannt ist. Um nur einen der vielen Fälle der gefüllten Blumen zu erwähnen, so beobachtete Lambotte in Paris im Jahre 1853 die Entstehung gefüllter Petunien. Unter einer gewöhnlichen Aussaat fand er ein Exemplar mit besonders großen Blüten, deren Staubfäden zur Hälfte in Kron-

blätter verwandelt waren und die sich auch durch andere Färbung auszeichneten. Durch Benutzung ihres Pollens zur Weiterzucht konnte er dann eine gefüllte Rasse isolieren. Übrigens spielte auch in de Vries bald zu besprechenden Versuchen die Erzeugung eines gefüllten Chrysanthemum segetum eine Rolle. Endlich noch ein Beispiel über eine Mutation am Samen. Godron fand 1860 unter einer Stechapfelaussaat gleicher Herkunft ein Exemplar mit einer stachellosen Samenkapsel und bei Weiterzucht erhielt sich das Merkmal in 13 kontrollierten Generationen konstant. Diese Beispiele mögen genügen, den Satz Korschinskys zu illustrieren, daß es den Gärtnern so selbstverständlich ist, daß ihre Varietäten auf diesem Wege der Mutation entstehen, daß sie es gar nicht weiter erwähnenswert halten. Es stimmt damit ja auch überein, daß die neuesten Formen am ehesten in großen Züchtereien gefunden werden, die mit großen Massen arbeiten. Und um mit den pflanzlichen Sports abzuschließen, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß, seitdem man im Gefolge von de Vries' Mutationstheorie besonders darauf achtet, zahlreiche weitere Beobachtungen bekannt wurden; so berichtet de Vries selbst über die Mutationen, die bei dem berühmten kalifornischen Züchter Burbank entstanden, und die Svalöfer Botaniker beobachteten Mutationen in ihren Getreidelinien ebenso wie Johannsen bei seinen reinen Linien der Bohnen.

Werfen wir nun auch einen Blick auf einige solche Sports im Tierreich, die als Beobachtungstatsachen festgestellt wurden. Wir werden da allerdings von vornherein nicht erwarten dürfen, allzuviel Material vorzufinden; denn Beobachtungen an nicht domestizierten Tieren sind natürlich noch viel schwieriger und unzuverlässiger als bei wilden Pflanzen. Die domestizierten Tiere sind aber an Zahl der Arten den domestizierten Pflanzen beträchtlich unterlegen, sind es doch weniger als hundert, während allein ein einziger großer Pflanzenzüchter wie Luther Burbank 2500 Arten kultivierte, gar nicht zu reden von der gar nicht in Vergleich zu setzenden Individuenzahl. Mit der Anwendung indirekter Schlüsse muß man aber im Tierreich noch vorsichtiger sein wie im Pflanzenreich, da z. B. das Erscheinen einer vorher unbekannten Form von einem gewissen Zeitpunkt ab nur bei wirklich in Massen unter-

suchten Formen ihr vorheriges Nichtvorhandensein sicher erscheinen läßt. Natürlich dürfen wir auch hier nur dann von einer Mutation reden, wenn ihre Erblichkeit festgestellt ist. Sicher wäre manche Mutation mehr z. B. aus dem so fleißig studierten Reich der Insekten bekannt, wenn nicht der Züchter hier meist auch Sammler wäre, der eine unvermutet auftretende „Aberration" sofort, ehe sie sich fortgepflanzt hat, in seine Sammlung steckt, damit das kostbare Exemplar sich nicht bei der Kopula verletzt. So ist ein interessanter mehrfach beobachteter Fall das Fehlen der „Augen" bei Schmetterlingen mit charakteristischen Augenflecken wie dem Tagpfauenauge, deren künstliche Erzeugung im Temperaturexperiment wir schon kennen lernten. So lange aber die Erblichkeit nicht festgestellt ist, kann es ebensogut auch eine extreme Variation oder ein embryonaler Defekt sein. Dasselbe gilt von der merkwürdigen Aberration ab. Daubi des mittleren Weinschwärmers Chaerocampa elpenor, die Herr Schmidt in Fürth im Jahre 1908 aus einer normalen Zucht in 2 Exemplaren erhielt, und solcher Fälle ließen sich genügend aufzählen. Aber gerade aus dem Reich der Schmetterlinge können wir auch eine Form nennen, die zuverlässig in neuerer Zeit in freier Natur als Mutation entstanden ist, zuverlässig, obwohl ihr erstes Auftreten unbekannt ist, da sie noch jetzt im Zuchtexperiment sich neu bildet. Von Norden her vordringend breitet sich in Deutschland die schwarze Aberration der Nonne aus, die früher gänzlich unbekannt war. Wenn auch ihr erstes Auftreten sich nicht genau feststellen läßt, so erweist sie sich trotzdem dadurch mit Sicherheit als Mutation, daß sie auch in Zuchten mit rein weißen Faltern öfters in einzelnen Exemplaren auftritt und zwar gelegentlich in recht charakteristischer Weise, worüber aber hier nicht näher berichtet werden kann. Dasselbe gilt von der schwarzen Varietät doubledayaria des Birkenspanners Amphidasys betularius, den Standfuss ebenfalls als Mutanten entstehen sah, von der Cymatophora or albingensis, deren Auftreten in Hamburg genau registriert werden konnte, wie noch von anderen Melanismen. Auch albinistische Mutanten sind in den verschiedensten Teilen des Tierreichs, bei Insekten, Vögeln, Säugetieren, nicht selten.

Von in neuerer Zeit aus freier Natur festgestellten Mutanten seien

nur noch die Mutationen des schon so oft erwähnten Koloradokäfers aufgeführt, weil sie uns später noch des näheren beschäftigen werden, da auch ihre Erzeugung im Experiment geglückt ist. So zeigt nebenstehende Fig. 163 in *d* die Form Leptinotarsa decemlineata, und in *f* und *e* die aus ihr entstehenden Mutanten defectopunctata und tortuosa, besonders letztere charakteristisch durch die Verschmelzung

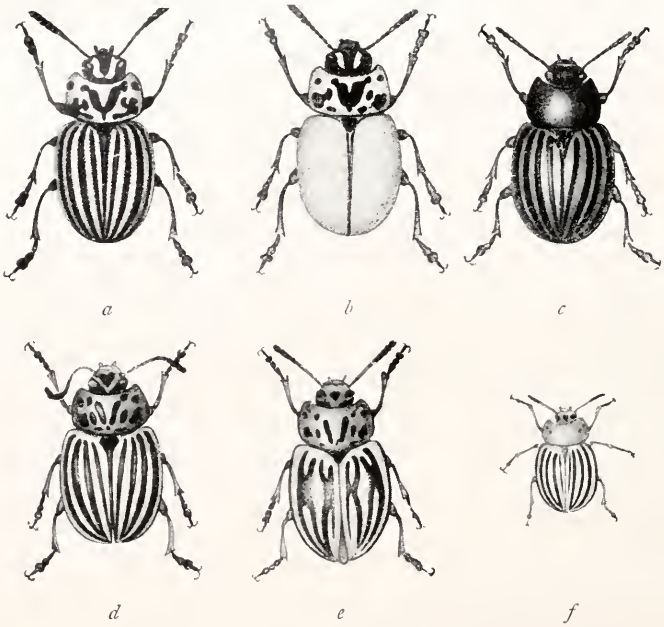


Fig. 163.
Mutationen beim Koloradokäfer. *a* L. undecimlineata, *b* ihr Mutant angustovittata, *c* der Mutant melanothorax von L. multitaeniata, *d* L. decemlineata mit ihren Mutanten *e* tortuosa und *f* defectopunctata nach Tower.

der Längsstreifung auf den Flügeldecken. *a* aber zeigt die Art L. undecimlineata mit ihrem gänzlich abweichenden Mutant angustovittata (*b*). Es braucht wohl nicht besonders bemerkt zu werden, daß all diese Mutationen völlig erblich konstant sind.

Die altbekannten Fälle beziehen sich im Tierreich aber auch ähnlich wie im Pflanzenreich auf die Kulturformen, von denen mancherlei Sports im Lauf der Zeit registriert sind; eine ganze Reihe von ihnen hat ja bereits Darwin aufgezählt und ihnen dadurch eine gewisse Berühmtheit ge-

sichert. Einer der bekanntesten ist das Ancon- oder Otterschaf. Im Anfang des vorigen Jahrhunderts fiel in Nordamerika in einer kleinen Schafherde, bestehend aus einem Bock und einem Dutzend Lämmern unter lauter normalen Tieren ein männliches Lamm, das durch seinen langen Rücken und seine krummen Beine an einen Dachshund erinnerte. Da die dort gezüchteten Schafe gern ihre Hürden übersprangen, brachte der Farmer Seth Wright diesen Bock zur Fortpflanzung in der Hoffnung, daraus eine Rasse zu ziehen, der jener Fehler nicht anhaftete.

Fig. 164. Huf des Einhuferschweins von hinten. Nach v. Dabrowa.

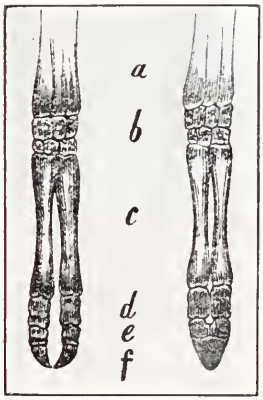


Fig. 165. Fußskelett des gewöhnlichen (links) und Einhuferschweins. Nach v. Dabrowa.

In der Tat waren die Nachkommen, die der Anconbock mit einem gewöhnlichen Schaf erzeugte, entweder reine Anconschafe oder solche der Ausgangsrasse, so daß eine reine Anconrasse erhalten werden konnte, die sich auch so lange praktisch bewährte, bis ihre Zucht durch Einführung der sanftmütigen Merinos überflüssig wurde.

Als ein sehr charakteristischer, zu verschiedenen Zeiten aufgetretener Sport, seien sodann die einhufigen Schweine genannt, deren Existenz nach Darwin schon seit Aristoteles bekannt ist, und die seiner Ansicht nach öfters entstanden sind. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß die beiden Zehen distal verwachsen sind, wie Fig. 164

im ganzen, Fig. 165 im Skelett, verglichen mit dem normalen Fuß, zeigt, so daß eins der grundlegenden systematischen Merkmale der ganzen Ordnung, die Paarhufigkeit, wenn auch nicht aufgehoben (dazu müßte eine Zehe ausfallen), so doch verschleiert ist. Eine Zeitlang wurden solche Einhufersauen lebhaft gezüchtet, als vor Einführung der Eisenbahnen große Herden weit weggetrieben wurden und sich dabei die Einhufer als bessere Wanderer erwiesen. Sie sollen außerdem auch nicht unter der Klauenseuche leiden. Später gingen die Zuchten wieder ein. Gelegentlich tritt aber der gleiche Sport wieder auf — wie dies auch von anderen Sprungvariationen des Tier- und Pflanzenreichs bekannt ist — und einen solchen fand im Jahre 1888 der Züchter v. Dunin-Kozicky auf. Er ließ die Sau von einem Yorkshire-Eber bespringen und erhielt zu je einer Hälfte Nachkommenschaft genau nach den Eltern. Die Einhufer vererbten ihren Charakter aber rein weiter.

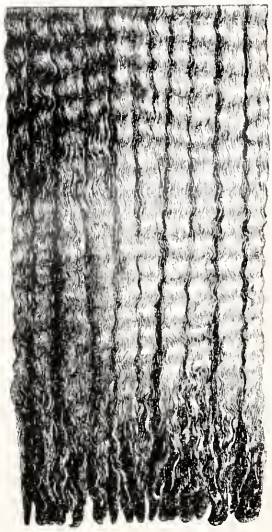


Fig. 166.
Mauchampwolle nach Settegast.

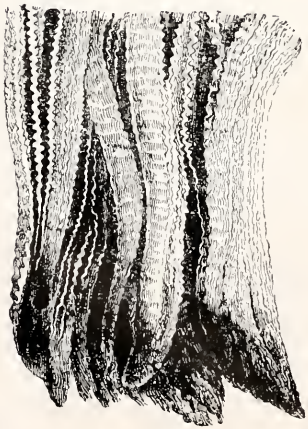


Fig. 167.
Merinowolle nach Settegast.

Noch bekannter ist vielleicht der Fall der Mauchampschafe. Der Züchter Graux auf dem Gut Mauchamp fand im Jahre 1828 in einer Merinoherde ein Bocklamm, das sich von allen anderen Tieren unterschied. Während die gewöhnliche Merinowolle, wie nebenstehende Figur 167 zeigt, ganz fein gekräuselt oder eingekerbt ist, war die Wolle dieses Schafes sehr lang, sanft wellig und von charakteristischem Seidenglanz (Fig. 166). Bei Paarung mit einem gewöhnlichen Merinoschaf vererbte sich

diese Eigentümlichkeit und blieb bei Reinzucht seitdem völlig konstant, so daß eine besondere Rasse, die Mauchampschafe, erhalten wurde, die lange weiter kultiviert wurden und auch durch Bastar-

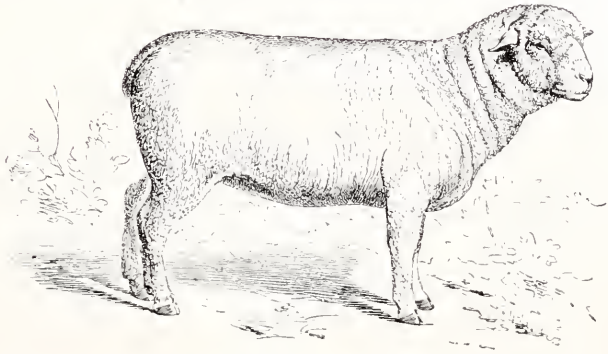


Fig. 168. Merinoschaf. Nach Settegast.

dierung Verbesserungen erfuhren. Fig. 168 und 169 zeigen die beiden Rassen. Gerade dieser berühmte Fall ist aber geeignet, zu zeigen, wie vorsichtig man bei Verwendung von Angaben aus der Tierzüchtung

Fig. 169. Mauchampschaf. Nach Settegast.

sein muß. Es scheint nämlich jetzt erwiesen zu sein, daß dem Erscheinen des Mauchampschafs eine Bastardierung vorausging. (Draeger, Nathusius.) Die scheinbare Mutation wäre somit eine Faktoren-

kombination oder auch Faktoreninterferenz nach Bastardierung! Wie viele der Sports aus Tier- und Pflanzenzucht mögen auf gleichem Niveau stehen! Hornlosigkeit und Vierhörnigkeit bei Rindern und Ziegen sind solche Sports und noch so manche andere.

Um auch noch einen Fall aus einer ganz anderen Tiergruppe zu erwähnen, sei auf den schwarzschulterigen Pfau hingewiesen, der durch Darwins Mitteilungen berühmt wurde. Diese Vögel unterscheiden sich von dem gemeinen Pfau in der Färbung ihrer Schwungfedern zweiter Reihe, Schulterdeckfedern, Flügeldeckfedern und Schenkel. Darwin kennt 6 Fälle, in denen sie sich plötzlich in Herden gewöhnlicher Pfauen zeigten und sich dann als erblich konstant erwiesen und bemerkt dazu: „Bessere Zeugnisse für das erste Auftreten einer neuen Varietät lassen sich kaum beibringen". Und zum Schluß nun noch einen Fall der Neuzeit, der sich im Gegensatz zu den bisherigen morphologischen Befunden auch auf einen physiologischen Charakter bezieht: Arenander berichtete vor kurzem das Auftreten einer Kuh, die nur ein Minimum an magerer Milch lieferte, in einem schwedischen Schlag, der sich durch reichliche, fette Milch auszeichnet. Diese physiologische Eigentümlichkeit, die ihr Entdecker selbst als Mutation betrachtet, erwies sich aber als völlig erblich.

In der Neuzeit hat man vielfach auch den Begriff der Mutation auf niedere einzellige Organismen, besonders Bakterien und Pilze, angewandt. Da es sich hier um „experimentell erzeugte" Mutationen handelt, so werden wir später nochmals auf sie zurückzukommen haben. Hier sei nur bemerkt, daß man zunächst diesen Dingen mit Vorsicht gegenüber treten muß, da es sich bei der Vererbung der betreffenden Veränderungen ja nur um ungeschlechtliche Fortpflanzung handelt.

Wir wollen diesen Abschnitt aber nicht beschließen ohne wenigstens mit einem Wort auf die berühmten Knospenvariationen im Pflanzenreich hingewiesen zu haben. Die Erscheinung, besser als Knospenmutation oder vegetative Mutation (Johannsen) bezeichnet, ist ja bekanntlich bereits von Darwin ausführlich in ihrer Bedeutung gewürdigt worden. Sie besteht darin, daß unvermittelt an einem vegetativen Pflanzenteil eine weitgehende Abänderung eintritt, die sich nun gleich als erblich erweist. Das bekannte Beispiel Darwins ist

das plötzliche Auftreten von Nektarinen an Pfirsichbäumen, aus deren Kernen sich nur wieder Nektarinen entwickeln. Wenn man von den Fällen absieht, in denen solche Erscheinungen auf vorhergegangener Bastardierung beruhen und in das Gebiet dessen gehören, was wir früher als Mosaikbastarde kennen lernten, handelt es sich in den zahllosen verbürgten Fällen wohl meist um Sports, die eben nur vegetativer Natur sind. Im Tierreich ist, auch bei koloniebildenden, knospenden Tieren nichts Entsprechendes mit Sicherheit bekannt, vielleicht auch unmöglich, da, wie wir später sehen werden, sich ein prinzipieller Unterschied zwischen Tier- und Pflanzenreich in bezug auf das Verhältnis von Körper- und Geschlechtszellen findet.

Diese Beispiele mehr oder minder sicherer Mutationen mögen genügen. Überblickt man sie insgesamt und sieht von den zweifelhaften Fällen ab, so ist die Ausbeute keine allzu große. Weitaus am häufigsten sind Fälle, die man in das Gebiet der pathologischen Bildungen rechnen muß: Dackelbeinigkeit, Kurzsteißigkeit, Polydactylie, Riesen- oder Zwergwuchs und so vieles andere, was Darwin später bestimmte, geradezu das Pathologische als das Charakteristikum der Sports zu betrachten. Das, was aber nicht als pathologisch betrachtet werden kann, bewegt sich doch auffallenderweise besonders gern in einigen wenigen bestimmten Bahnen: Albinismus und Melanismus bei Tieren, zerschlissene Blätter, Blutfarbe, gefüllte Blüten bei Pflanzen, alles Dinge, denen man nicht gut eine Bedeutung für die Artbildung zuerkennen kann. So wären diese Erscheinungen wohl auch weiterhin gering geschätzt worden, wenn nicht de Vries in seiner Mutationstheorie dem ganzen Problem eine neue Wendung gegeben hätte.

Der ausgezeichnete holländische Botaniker Hugo de Vries fand auf der Suche nach Arten, die sich zur experimentellen Erforschung der Artumwandlung geeignet erwiesen, auf einem verlassenen Kartoffelacker in der Nähe von Hilversum eine Menge Individuen der Nachtkerze Oenothera Lamarckiana, einer aus Amerika eingeführten Pflanze, die hier aus benachbarten Anlagen verwildert war. Es fiel ihm nun auf, daß die Pflanzen eine besonders starke fluktuierende Variabilität, ferner eine große Neigung zu gewissen Abnormitäten, wie Bänderung, zeigten. Im nächsten Jahre 1887 fand er nun

unter den gewöhnlichen Formen zwei kleine Gruppen von Individuen, wahrscheinlich aus dem Samen einer Mutterpflanze hervorgegangen, die sich als selbständige elementare Arten erwiesen. Die eine war besonders kurzgrifflig und wurde brevistylis genannt, die andere hatte glattere Blätter, schmalere Blumenblätter und anderen Habitus als die Stammart und wurde laevifolia genannt. Da die Formen bis dahin unbekannt waren, so regte sich der Verdacht, daß sie durch Mutation neu entstanden sein könnten und sie wurden ebenso wie Aussaaten von der Stammpflanze in Kultur genommen.

Fig. 170.
Oenothera lamarckiana. Nach de Vries.

Eine erste Kultur ging von 9 lamarckiana-Pflanzen aus. Aus ihnen entstanden in den folgenden Generationen neben einer überwiegenden Anzahl von lamarckiana eine große Zahl von Mutationen, die mehr oder minder weit von der Mutterpflanze abwichen. Nicht alle konnten weiter verfolgt werden, die aber, die weiter gezogen wurden, erwiesen sich sofort als samenbeständig, d. h. sie gaben gleichgestaltete Nachkommenschaft. Sie wurden dabei stets mit künstlicher Bestäubung unter Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln vermehrt. Nebenstehende Figg. 170—173 zeigen die Stammpflanze mit einigen ihrer Mutanten.

Da entstand die O. gigas, ausgezeichnet durch besonders schönen

Wuchs, große Blüten, kurze dicke Früchte, große Samen, in einem einzigen konstant züchtenden Exemplar. Ferner die O. rubrinervis, charakterisiert durch rote Blattnerven und breite rote Streifen auf Kelch und Früchten sowie eine sehr geringe Ausbildung des Bastes, und ebenfalls völlig konstant. Die gleichfalls neu entstandene Elementarart O. oblonga erwies sich nicht minder konstant, gab aber außerdem selbst später anderen Mutanten den Ursprung. Besonders bemerkenswert ist die Zwerg-Oenothera, O. nanella, die sich von der Stammart im wesentlichen nur durch ihren Zwergwuchs unterscheidet, deren Nachkommenschaft aber diesen Charakter rein erbt. Eine andere Form, O. lata, trat stets nur in weiblichen Exemplaren auf, so daß sie nur mittels einer Kreuzung weiter fortgepflanzt werden konnte. Es ist dies deshalb bemerkenswert, weil es auch im Tierreich Analogien der rein eingeschlechtigen Mutation gibt. Und so traten noch viele andere Formen auf, die im einzelnen nicht aufgezählt seien. Nebenstehende Fig. 173 (S. 419) gibt einen ausgezeichneten Begriff der Mutabilität, indem sie eine Serie von 11 Mutanten der Oenothera lamarckiana als junge Topfpflanzen zeigt, wie sie Mac Dougal in Amerika züchtete. Rechts oben ist die Stammpflanze, in den beiden unteren Reihen links sind außerdem Vertreter der Spezies O. biennis abgebildet.

Fig. 171.
Mutanten von Oenothera lamarckiana, *A O.* rubrinervis, *B* u. *C* die zwerghafte O. nanella. Nach de Vries.

In sämtlichen anderen Stämmen, die in Kultur genommen wurden, war der Verlauf ein ähnlicher, es traten bald mehr, bald weniger Mutanten auf, und zwar sowohl solche, die auch schon in der obengenannten Serie aufgetreten waren, wie neue. Die Art des Auftretens ohne jede Vermittlung, die völlige Konstanz bei weiterer Kultur nach Selbstbestäubung war immer die gleiche, so daß de Vries schließlich über das Wesen der Mutation und ihre Bedeutung für die Bildung neuer Arten zu folgenden Vorstellungen kam: Neue elementare Arten entstehen in der Natur plötzlich und ohne Übergänge. Es ist hierfür, wie für alles Weitere anzunehmen, daß die Verhältnisse in der Natur sich von denen im Versuch nicht unterscheiden, da der Versuch ja nichts anderes darstellt als die Kultur unter Kontrolle. Auch am natürlichen Standort wurden ja ebenfalls die Mutanten angetroffen. Sind neue elementare Arten durch Mutation entstanden, so sind sie meist vom ersten Augenblick an konstant. Nur eine Ausnahme wurde gefunden, die Oenothera scintillans, die in ihrer Nachkommenschaft nur zum Teil scintillans hat, ein Fall, der uns später noch beschäftigen wird. Die neu auftretenden Arten müssen, wie das schon der Paläontologe Scott verlangt hatte, im allgemeinen in einer größeren

Fig. 172.
Die Mutante Oenothera gigas. Nach de Vries.

Zahl von Individuen bzw. innerhalb einer gewissen Periode auftreten, damit es möglich ist, daß sie auf die Dauer neben der Stammart be-

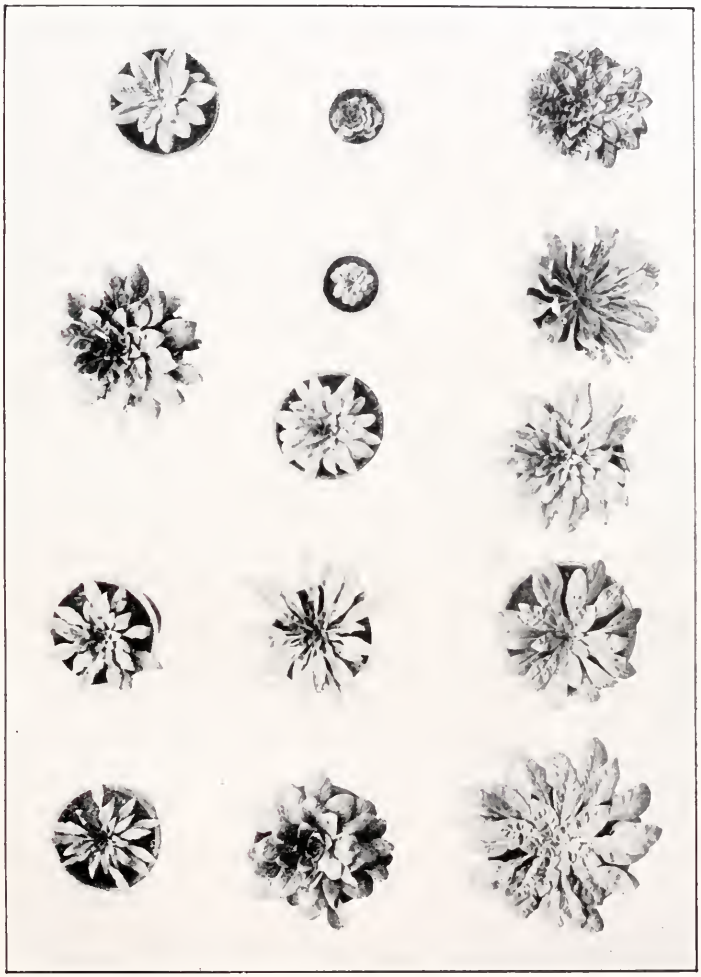


Fig. 173.
Junge Topfpflanzen von Oenothera-Mutanten. Rechts oben die Stammpflanze O. lamarckiana. In der zweituntersten Reihe links die Art O. biennis mit einem Mutanten darunter. Alle übrigen sind Rosetten von Lamarckianamutanten. Nach Mac Dougal, Vail und Shull.

stehen können. Auf die tatsächlichen Zahlenverhältnisse ihres Auftretens werden wir gleich zu sprechen kommen. Die an den Mutanten

neu auftretenden Eigenschaften zeigen zu der individuellen Variabilität keine auffällige Beziehung, sie liegen außerhalb ihres Rahmens. Ferner umfassen sie alle Organe und können in jeder beliebigen Richtung liegen. So werden die Pflanzen stärker oder schwächer, die Blätter breiter oder schmaler, die Blumen größer und dunkler gelb oder kleiner und blasser, die Früchte länger oder kürzer, die Oberhaut unebener oder glatter und so fort. Diese vielen Eigenschaften sind dabei vom Standpunkt der Zuchtwahl aus keineswegs alle nützlich, vielmehr zum Teil gleichgültig oder unvorteilhaft. Einige Formen, wie die nur weiblich entstandene lata, sind ja sogar allein gar nicht lebensfähig. Die Zuchtwahl ist also imstande, sofort die ungünstigen Mutanten wieder auszumerzen. Die Art, wie die Mutation bei der Oenothera explosionsartig auftritt, während bei allen anderen darauf untersuchten Arten nichts derartiges zu finden war, spricht dafür, daß es besondere Mutationsperioden gibt, die mit Perioden der Unveränderlichkeit abwechseln. In diesen sammelt sich die Fähigkeit zum Mutieren gewissermaßen auf, eine Prämutationsperiode geht der Mutationsperiode vorauf. Mit dieser Annahme läßt sich vielleicht für die Entstehung der Arten eine viel kürzere Zeit berechnen, als es die Theorie der allmählichen Veränderung nötig hatte.

Für die Begründung dieser Anschauungen ist natürlich ein Punkt von besonderer Wichtigkeit, nämlich die Zahl der Mutanten, die im mindesten so groß sein muß, daß sie Aussicht auf Erhaltenbleiben haben. Aus den Erfahrungen der künstlichen Zucht wissen wir, daß dazu im günstigsten Fall nicht viel nötig ist. Haben wir doch eine ganze Anzahl von Haustieren und Kulturpflanzen kennen gelernt, die durch die Zuchtwahl des Menschen aus einem einzigen Sport gezüchtet worden sind. Hier mußte allerdings die Zuchtwahl eine so intensive und geschickte sein, daß es schwer ist, sich vorzustellen, wie sie in der Natur in gleicher Weise sollte wirken können. Delboeuf hat ein Gesetz aufgestellt, nach dem Mutanten, die in einer bestimmten Anzahl von Individuen auftreten und deren Bildung sich in mehreren Generationen hintereinander wiederholt, sich dauernd gegenüber der Stammart vermehren müssen. Es läßt sich aus der Prozentzahl des Mutierens berechnen, nach wieviel Generationen die Zahl der Individuen der neuen Form die der alten erreicht hat. Die Vorausbedingung ist nur

die Möglichkeit der freien und normalen Vermehrung und ein neutrales Verhalten gegenüber dem Kampf ums Dasein. Das Gesetz berücksichtigt allerdings eines nicht, nämlich, daß sich in den meisten Fällen die neuen Mutanten mit der Stammform kreuzen werden und dabei werden bestimmte Zahlenverhältnisse auftreten müssen, die sich ohne weiteres aus den Spaltungsgesetzen ergeben. Aber es läßt sich berechnen, daß auch unter diesen Umständen die Mutation mindestens erhalten bleiben wird.

Die eine Bedingung dieses Gesetzes, das regelmäßige Auftreten von Mutanten in aufeinanderfolgenden Generationen trifft nun für die Versuche von de Vries zu, es zeigt sich ebenso auch in den sogleich zu besprechenden Beobachtungen von Tower am Koloradokäfer, und auch für die schwarze Mutation der Nonne läßt sich ihr regelmäßiges Auftreten in den Zuchten zeigen. Daß aber auch die andere Bedingung eines einigermaßen regelmäßigen Prozentsatzes von Mutanten zutrifft, geht aus allen vorliegenden Daten hervor. Betrachten wir uns untenstehenden Stammbaum, den de Vries für die Entstehung von Mutanten unter Angabe der Individuenzahl für die oben erwähnten Nachkommen der 9 in Kultur genommenen Individuen von Oenothera Lamarckiana gibt, so sehen wir, wie in jeder Generation eine, wenn auch wechselnde Prozentzahl von neuen Formen gebildet wird.

Generation	Arten							
	gigas	albida	oblonga	rubri-nervis	**Lamar-ckiana**	nanella	lata	scin-tillans
VIII 1899		5	1	0	**1700**	21	1	
VII 1898			9	0	**3000**	11		
VI 1897		11	29	3	**1800**	9	5	1
V 1896		25	135	20	**8000**	49	142	6
IV 1895	1	15	176	8	**14000**	60	73	1
III 1890/91				1	**10000**	3	3	
II 1888/89					**15000**	5	5	
I 1886/87					9			

Es mutierten also von 50 000 Individuen etwa 800, d. h. 1,5% im Durchschnitt. Die entsprechenden Zahlenangaben von Tower für die oben erwähnten Mutationen der Koloradokäfer, wie sie in der freien Natur aufgefunden wurden, sind:

Lokalität	Generation	Arten						
		decem-lineata	melani-cum	tortuosa	minutum	pallida	imma-culo-thorax	albida
Massachusetts 1895	I	25050	1	.	.	.	.	.
	II	21399	1	.	.	.	.	.
Long Island 1899 .	I	14598	1	.	.	1	.	.
	II	13500	.	.	.	.	.	.
Maryland 1900 . . .	II	11710	82				.	.
Pennsylvania 1900 .	II	9460	.	.	.	.	.	.
Ohio 1901	I	16002	.	.	.	.	.	.
	II	14183	.	.	17			.
Illinois 1902/03 . .	I	51425	.	.	1	2	.	.
	II	29408	.	.	.	.	.	.
Texas 1904	II	1088	.	12				

Das Gesamtresultat ist also das Vorhandensein von nur sehr wenigen Sports in der freien Natur, viel weniger als in de Vries Kulturen. Es fanden sich unter 207 891 Individuen 118 Sports, d. h. nur 1 auf 1761. Würde die eine Zählung von Maryland 1900 mit der ungewöhnlich hohen Zahl von 82 Sports fortgelassen, so käme sogar nur 1 auf 5447. Diese Zahlen dürften als Mutationsprozente sicher auch den normalen Verhältnissen, wie sie in der Natur auch bei anderen Arten verwirklicht sind, entsprechen.

Tower suchte nun aber auch festzustellen, welche Aussichten diese Sports auf ein Erhaltenbleiben in der Natur haben und führte zu dem Zweck die folgenden interessanten Experimente aus. Von der Mutation pallida wurden 10 Männchen und 12 Weibchen mit 15 Pärchen der Stammform decemlineata zusammengebracht. Bei der Kopulation traten alle Kombinationen auf, aber 7mal soviel Kopulae zwischen gleichartigen Tieren als Kreuzungen. Die folgende Generation ergab dann 131 ♂, 11 ♀ decemlineata, 133 ♂, 162 ♀ pallida. Nach der

Überwinterung waren davon noch vorhanden 10 ♂, 18 ♀ von decemlineata und 9 ♂, 10 ♀ pallida. Deren Nachkommenschaft ergab dann wieder 80 ♂, 106 ♀ decemlineata und 190 ♂, 210 ♀ pallida. In der folgenden Generation war das Verhältnis schon 211 ♂, 209 ♀ decemlineata und 509 ♂, 540 ♀ pallida. Die Mutation hatte also tüchtig gegenüber der Stammform zugenommen. Der folgende Winter war nun ein besonders ungünstiger und gefährlicher und ihn überstanden nur 6 ♂, 10 ♀ von decemlineata und 14 ♂, 15 ♀ von pallida, aus deren Vermehrung 314 ♂, 301 ♀ decemlineata und 819 ♂, 761 ♀ der Mutation pallida hervorgingen. Die Mutation hatte also auch unter ungünstigen Umständen der Stammart gegenüber glänzend bestanden. Theoretisch ist es also sehr gut möglich, daß eine solche Mutation als erfolgreiche Art bestehen bleibt. Tatsächlich aber hat sich doch die Mutation pallida nirgends in der Natur Geltung verschaffen können. Das kommt wohl daher, daß sie in nur einem Exemplar auf 5000 auftritt. Da sich die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung mit der Stammart in obigem Versuch wie 1 : 7 ergab, so ist die Wahrscheinlichkeit ihres Erhaltenbleibens keine sehr große. Sie würde nur steigen, wenn einmal aus besonderen Gründen ungewöhnlich viele Mutanten entständen.

Es gibt aber anderseits aus der Natur eine ganze Anzahl von Beispielen dafür, daß eine Mutante, die regelmäßig gebildet wird, sich nicht nur erhält, sondern sogar die Stammart allmählich verdrängt: die melanistischen Formen der Nonne und des Birkenspanners sind die bekannten Beispiele dafür.

Die de Vriessche Mutationstheorie scheint also auf gutem Boden zu stehen und die Erklärung für viele Rätsel zu bringen. Leider müssen wir aber sagen, scheint! Denn die rasch fortschreitende Forschung hat bereits begonnen, wieder an den Grundlagen dieser Lehre zu rütteln und heute können wir schon sagen, daß wahrscheinlich das Hauptmaterial, auf das sie sich stützt, in anderer Weise zu deuten ist. Und so ist es jetzt unsere Aufgabe, auf die optimistische Darstellung die Kritik folgen zu lassen.

Schon bald nach Bekanntwerden von de Vries' Ergebnissen haben einige Forscher Zweifel an der Richtigkeit der Interpretation geäußert. Die Kenntnis der Mendelschen Spaltungsgesetze zeigte, daß aus Ba-

starden ja neue Bastardkombinationen in wenigen Exemplaren abspalten können, die dann wie ganz neue Formen erscheinen können; Bateson, Lotsy u. a. haben deshalb auch die Oenothera lamarckiana für einen Bastard erklärt, der in bestimmter Weise neue Kombinationen, die scheinbaren Mutanten abspaltet. Sieht man den Fall der Oenothera von diesem Gesichtspunkt aus an, so bemerkt man leicht, daß das Verhalten der Oenothera und ihrer Mutanten vieles darbietet, was zu solchen Zweifeln berechtigt. Zunächst ist es, ganz im Gegensatz zu anderen Oenotheraarten, noch nicht gelungen, die Herkunft der O. lamarckiana festzustellen. Sie dürfte wohl aus Amerika nach Europa gekommen sein; trotz aller Bemühungen ist es aber noch nicht geglückt, ihren natürlichen Standort aufzufinden. An sich besagt das natürlich nicht viel, aber im Zusammenhang mit den weiteren Tatsachen ist es doch bemerkenswert. Und da ist wohl der Hauptpunkt das Verhalten der Mutanten bei der Bastardierung. Aus allem, was wir in den bisherigen Vorlesungen gehört haben, muß eine Mutation in dem Hinzukommen oder Ausfallen eines Erbfaktors bestehen. Die Mutante mit der Stammform gekreuzt muß somit eine einfache Mendelsche Spaltung ergeben und tut es auch in den experimentell sicher gestellten Fällen, wie wir sehen werden. Ganz anders verhalten sich aber die de Vriesschen Oenotheramutanten. Es wäre eine besondere Vorlesung nötig, um all die Besonderheiten zu schildern, die sich bei den Oenotherakreuzungen ergeben haben. Da gibt es allerdings Mutanten, wie die Form brevistylis, die mit der Stammform gekreuzt, mendeln. Wieder andere aber ergeben in F_1 eine Spaltung in die beiden Elternformen und die Spaltungsprodukte sollen dann in F_2 usw. konstant bleiben. Die Spaltung selbst erfolgt aber in ganz unregelmäßigen Prozentsätzen. Nun treten aber in den weiteren Generationen unter den scheinbar reinen Formen wieder in gewissen Prozentsätzen die anderen Elternformen und gerade nur die auf. Aber auch diese Resultate scheinen nicht konstant zu sein, da andere Autoren bei den gleichen Kreuzungen wieder andere Resultate erzielten. Bei Kreuzung zwischen Mutationen untereinander tritt in F_2 die Stammform wieder auf, daneben kommen aber auch Formen vor, die die Eigenschaften beider Mutanten vereinigen und von de Vries als Doppelmutanten bezeichnet werden.

Die gleichen Doppelmutanten können aber auch gelegentlich aus der reinen Stammform, wie aus reinen Mutanten hervorgehen, ebenso mehrere Doppelmutanten aus einer Mutationskreuzung und es können sogar Formen auftreten, die die Eigenschaften vieler Mutanten in sich vereinigen. Endlich soll es sogar konstant intermediäre Bastarde geben. Diese kleine Auswahl aus den Resultaten von de Vries, Gates, Heribert-Nilsson, Honing, Schouten, Stomps u. a. gibt wohl über die Wertung des Mutationsphänomens zu denken!

Zu diesen für die Beurteilung des Ganzen entscheidenden Punkten kommt nun noch die Betrachtung der ganzen Mutationserscheinung als solcher, die Beschränkung auf die Oenotheraarten, die Vielheit der Mutanten und ihr immer wieder typisches Auftreten, das Abgeben der gleichen und spezifischen Mutanten von seiten der Mutanten selbst. Nimmt man all dies zusammen, so gewinnt die Annahme von Bateson-Lotsy von der Bastardnatur der Oenothera, wenigstens in allgemeinster Fassung, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Wie die Verhältnisse dabei im einzelnen liegen, ist allerdings eine weitere Frage. Man hat da verschiedene Wege einzuschlagen versucht. Davis, der der Meinung ist, daß die O. lamarckiana einen spaltenden Artbastard darstellt, hat versucht, sie synthetisch durch Bastardierung von O. grandiflora × biennis herzustellen und erhielt auch bereits lamarckiana-ähnliche Formen, wenn auch von einem entscheidenden Erfolg wohl noch nicht gesprochen werden kann. Am nächsten dürfte der Lösung des Problems wohl Heribert-Nilsson gekommen sein, der auf anderem Weg vorging. Er geht von den Tatsachen der Variabilität aus und von dem Verhalten quantitativer Merkmale bei der Bastardierung, das wir früher (S. 255—260) ja genau kennen gelernt haben. Er stellt zunächst fest, daß die meisten Merkmale, die die Mutanten von der Stammart unterscheiden, quantitativer Natur sind und bei jener nur extreme Zustände einer Variationsreihe darstellen. Betrachtet man nun die gleichen Eigenschaften innerhalb der Stammart, so kann man auch hier schon erblich verschiedenartige Linien isolieren. Da nun die Oenothera eine allogame, durch Insekten bestäubte Pflanze ist, so tritt eine dauernde Neu- und Umkombination dieser selbständigen quantitativen Faktoren ein. Es wird nun nach dem, was wir bereits früher kennen

lernten, relativ selten vorkommen, daß die Kombinationen mit zahlreichen gleichsinnigen Faktoren vorkommen. Nehmen wir etwa an, sehr lange Früchte entständen durch das Zusammenwirken von 5 Längefaktoren ABCDE, so werden in solchen immer wieder sich wechselseitig befruchtenden Populationen stets alle möglichen Kombinationen vorhanden sein wie *ABcde, AbcDe* usw., die ganze Kombination *ABCDE* wird aber sehr selten sein. Erscheint sie aber plötzlich, so scheint eine Mutation vorzuliegen. Daß diese dann einigermaßen rein züchtet, ist erklärlich, da bei solchen Kombinationsreihen quantitativer Faktoren die extremsten Glieder immer die am meisten homozygoten sind (s. die früheren Erörterungen über Nilsson-Ehles Prinzip). Es wäre somit die Oenothera in keiner Weise von irgendeiner anderen stark polymorphen Art unterschieden und die Mutationserscheinung in eine Rekombination einer Reihe vorzugsweise quantitativ wirkender mendelnder Faktoren aufgelöst. Auch die merkwürdigen Resultate der Mutationskreuzungen lassen sich unter diesem Gesichtspunkt recht gut verstehen, so daß es scheint, als ob hier wirklich die Lösung gegeben sei. Alle Schwierigkeiten sind damit allerdings noch nicht aus dem Weg geräumt.

Und zwar ist es da vor allem der Fall der Oenothera gigas, der als nicht geklärt betrachtet werden muß. Wenn auch die Brücke zwischen dieser Riesenform und der Stammart durch viele Übergänge gegeben ist und auch die konstant-intermediäre Vererbung der Bastarde mit der Stammform von Heribert-Nilsson erklärt ist, so ist doch noch eine sehr wesentliche Tatsache ungeklärt: gigas unterscheidet sich nämlich nach der Entdeckung von Gates von der Stammart durch den Besitz der doppelten Chromosomenzahl, nämlich 28 statt 14. Außerdem gibt es auch eine Mutante semigigas mit 21 Chromosomen (Stomps, Lutz). Wie diese Besonderheit auch zustande gekommen sein mag, sicher ist, daß keine Mendelsche Rekombination sie erklären kann, so daß wenigstens dieser Charakter als Mutation bestehen bleibt. Man müßte gerade annehmen, daß das zufällige Zusammentreffen all der quantitativen Faktoren, die zusammen den Charakter der Mutante gigas hervorrufen sollen, eine physiologische Konstellation schafft, die die Chromosomenverdoppelung als Folgeerscheinung zeitigt. Man

könnte als Beweis dafür anführen, daß nach Geerts in F_2 aus gigas × lamarckiana wieder die Normalzahl von Chromosomen (14) erscheint, ohne daß sich der intermediäre Charakter des Bastards ändert. Hier, wie noch in so vielem anderm, was die merkwürdige Pflanzenart betrifft, ist also das letzte Wort noch nicht gesprochen.

Kann man nun sagen, daß damit die Mutationstheorie ihre Bedeutung verloren hat? Mit nichten! Denn wenn auch der gesamte Fall der Oenothera ausscheidet, so bleibt die Erscheinung der Mutation, abgesehen von den übrigen Tatsachen, doch eine notwendige Folgerung aus der Faktorentheorie: eine neue Erbfaktorenkonstitution kann nur durch Additions- oder Subtraktionsmutation entstehen. (Progressive und Verlustmutanten.) Aber nichts ist schwieriger als ihr Auftreten einwandfrei nachzuweisen. Wir haben ja schon früher die Sports der Züchter als Beispiele für Mutation kennen gelernt, aber auch bereits gesehen, welche Vorsicht ihnen gegenüber geboten ist. Wenn nicht die ganz reine Aszendenz der betreffenden Tier- oder Pflanzenformen in mehreren Generationen bekannt ist, ist die Möglichkeit einer Bastardkombination nicht von der Hand zu weisen. Wie eine solche als etwas ganz Neues und Überraschendes erscheinen kann, illustriert zur Genüge die früher besprochene quergestreifte Helix, die Lang züchtete. Einen in dieser Beziehung recht beweisenden Versuch scheint uns Tower angestellt zu haben.

Er brachte u. a. eine gleiche Anzahl von Koloradokäfern der 3 Spezies decemlineata, oblongata und multitaeniata auf eine isolierte Insel in Mexiko, an welcher Lokalität die sonst in diesem Gebiet heimischen oblongata fehlten. Dort überließ er sie sich selbst und der Kreuzung. In der ersten Generation konnte er dann 5 Typen (*A*—*E*) feststellen, nämlich die drei Ausgangsformen *A*—*C* und Mittelformen zwischen decemlineata einerseits und andererseits oblongata (*D*), bzw. multitaeniata (*E*). Die Mittelformen zwischen decemlineata und oblongata (*D*) überwogen stark, wie folgende Zahlen zeigen:

A	*B*	*C*	*D*	*E*
327	371	142	1439	246

Schon in der 4. Generation zeigten sich nun vorzugsweise Formen, die aus den beiden Arten von Mittelformen *D* + *E* kombiniert waren,

und in der 5. Bastardgeneration waren diese Formen $D + E$ ausschließlich in der Zahl von 1877 Tieren vorhanden. Diese wurden dann nach Chicago genommen und weiter untersucht und pflanzten sich nun völlig rein fort. Aber in ihrer Nachkommenschaft traten immer 2 bis 3% Formen auf, welche sich ebenso wie Mutanten weit vom Mittel der Population entfernten und auch in bezug auf Erblichkeit verhielten. Tower findet aber, daß sie nichts Neues darstellen, sondern eine Abspaltung von bei der Bastardierung eingeführten Charakteren.

Aber auch wenn es sich um ganz neuartige Charaktere handelt, muß nicht unbedingt eine Mutation vorliegen. Man denke an all das, was wir früher über das Auftreten von Neuheiten nach Bastardierung hörten. Wenn man also etwa sagt, daß ein so absonderlicher Charakter wie das Seidenhaar von Ziegen, Katzen, Meerschweinchen, Kaninchen, Hunden nur durch Mutation entstanden sein kann, so ist dem nach den Erfahrungen am Mauchampschaf, an den Hasenkaninchen entgegenzuhalten, daß er auch als Neukonstruktion durch Interferenz von Faktoren nach Bastardierung entstanden sein kann. Es ist da eben doch sehr bemerkenswert, daß bei genauerer Kenntnis der Tatsachen recht viele sogenannte Mutationen in diese Kategorie fallen. Das Mauchampschaf wurde mehrfach erwähnt, die berühmten Zuchterfolge Luther Burbanks und der Svalöfer Getreidezüchter, die für die Mutationslehre in Anspruch genommen wurden, haben so ihre Erklärung gefunden.

Beschränkt man sich so auf die Mutanten, die unter wirklicher Kontrolle auftraten, so ist deren Zahl allerdings immer noch eine recht große und wächst täglich. Aber sie haben alle eine merkwürdige Gemeinsamkeit: sie sind immer oder fast immer Verlustmutanten, ein Erbfaktor ist aus der Erbmasse ausgefallen. Solche Fälle sind bei all den Tieren und Pflanzen beobachtet worden, die die Hauptobjekte der Erblichkeitsforschung bilden. Der typische Charakter dieser Fälle ist uns ja bereits von dem Studium des Mendelismus her geläufig. Man erinnere sich an die Farbrassen der Mäuse, die durch Ausfallen einzelner Erbfaktoren entstanden; fiel G aus, so wurde aus einer grauen eine schwarze Maus, fiel C aus, ein Albino, oder man denke an die Mutationen in Augenfarbe, Flügelgröße, die in Morgans Drosophilakulturen auf-

traten und bei unseren Erörterungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung eine Rolle spielten. Als Einzelfall mag vielleicht dargestellt werden, wie in Hagedoorns Mäusezuchten eine solche Mutation zur Beobachtung kam. Er fand in einer Kultur von wildfarbigen und weißen Mäusen plötzlich schwarze. Durch Rückkreuzung mit den noch lebenden Eltern und Vorfahren konnte er nun ihre Entstehung aufklären. Schwarz entsteht, wie wir wissen, wenn der Wildfaktor *G* wegfällt. Wenn *GN* . . . . wildfarbig ist, ist *gN* . . . . schwarz. Es zeigte sich nun, daß eine Maus in F_2 teilweise Gameten bildete von der Beschaffenheit *gN* . . . . Da diese mit normalen grauen *GN* . . . . befruchtet wurden, so entstanden heterozygote Mutanten *GgNN* . . . ., die natürlich auch wildfarbig waren, somit ihr Wesen nicht erkennen ließen. Erst als ein solches heterozygotes Weibchen mit einem heterozygoten Männchen zusammenkam, mußten schwarze entstehen, denn $GgNN \times GgNN = GGNN + 2\,GgNN + ggNN$. In ganz analoger Weise verlaufen die anderen durch Baur, Correns, Nilsson-Ehle, Morgan u. a. beschriebenen Mutationen, die, wie aus der Betrachtung des Beispiels hervorgeht, oft lange unsichtbar bleiben können, bis sie einmal hervortreten. Dabei erweisen sie sich zunächst, wie auch in diesem Fall, als heterozygot.

Wir sagten schon, daß diese Mutanten fast immer Verlustmutanten sind; ja manche Forscher, wie Baur und Hagedoorn, leugnen überhaupt die Existenz von progressiven Mutanten. Tatsächlich kann leicht eine Gewinnmutation vorgetäuscht werden, während eine Verlustmutation vorliegt, nämlich wenn ein Hemmungsfaktor ausfällt. Ja in einem solchen Fall kann es sich sogar um den scheinbaren Gewinn einer ganzen Reihe von Eigenschaften handeln. Ein sehr schönes Beispiel dieser Art verdanken wir Nilsson-Ehle. Die Kulturhafersorten sind durch das Fehlen einer ganzen Reihe von Merkmalen ausgezeichnet, die der wilde Hafer besitzt. Jedes dieser Merkmale beruht auf der Anwesenheit mendelnder Faktoren. In Kulturrassen traten nun plötzlich Individuen vom Wildhafercharakter auf, die sich somit in allen den betreffenden Merkmalen weit vom Ausgangsmaterial entfernten. Mit der Ausgangsrasse gekreuzt, zeigten nun diese Mutanten eine einfache Mendelspaltung, unterschieden sich also nur in einem

Erbfaktor. Die Erklärung ist nun die, daß die Kulturrassen einen Hemmungsfaktor besitzen, der die Manifestation all der Wildhafercharaktere unterdrückt. Die Mutation bestand im Ausfall dieses Hemmungsfaktors, wodurch sofort alle jene Charaktere gleichzeitig manifest wurden.

Betrachten wir nun all diese Resultate, so müssen wir sagen, daß das Ergebnis gerade kein sehr tröstliches ist. Denn wir wissen somit von dem Auftreten neuer artbildender Eigenschaften eigentlich gar nichts. Und das ist wohl die fühlbarste Lücke, die die Vererbungswissenschaft bisher gelassen hat. Wer sie für unüberbrückbar hält, der kann schließlich mit Lotsy die Ansicht vertreten, daß die gesamte Mannigfaltigkeit der Tier- und Pflanzenwelt auf Bastardkombination beruht. Wäre das richtig, so hätte wohl das letzte Stündlein der Abstammungslehre geschlagen. Noch ist das aber nicht der Fall, denn wenn wir auch noch nicht wissen, wie neue Eigenschaften entstehen, so ist auch noch keine der Möglichkeiten widerlegt, die da gegeben sind. Und eine von ihnen, die wir bisher ganz außer acht ließen, die alte Darwinsche Anschauung, bietet sich uns nun, an diesem Punkt angelangt, zur Diskussion dar.

Einundzwanzigste Vorlesung.

Mutation und Modifikation. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Die Telegonie.

Wenn wir uns an das erinnern, was die ersten Vorlesungen gelehrt hatten, so tritt uns als eine wichtige Grundtatsache vor Augen, daß strenge zwischen den nicht erblichen Variationen oder Modifikationen, auch Somationen genannt, und den erblichen Variationen oder Mutationen zu scheiden ist. In der Literatur über die Abstammungslehre spielen nun gerade die Modifikationen, die wir als geographische, klimatische, Lebenslage-Standortsvariationen kennen lernten, eine wesentliche Rolle. Wir haben aber nun erfahren, daß die Modifikationen

nicht erblich sind und daher durch ihre Auswahl auch nichts Neues geschaffen werden kann. Fallen sie also nun vollständig für die Frage der Artbildung aus und sind die Mutationen ganz andersartige Dinge, die mit jenen gar nichts zu tun haben?

Da ist es zunächst von Interesse zu sehen, wie Darwin sich zu diesem Problem stellte. Darwin war sich, besonders in jungen Jahren, völlig im klaren über die Bedeutung der Mutationen, der Sports für die Artbildung. Aber auch in bezug auf die Variation machte er, wenigstens in jungen Jahren, nicht den Fehler, der ihm so oft vorgeworfen wird. Wenn ihm auch noch die exakte Kenntnis der fluktuierenden Variabilität im Quetelet-Galtonschen Sinn fehlte, und wenn er vielleicht auch später die nicht erblichen Glieder der Variabilität zu wenig berücksichtigte, so war er sich doch ursprünglich darüber völlig im klaren, daß nicht alle Varianten erblich sind und daß für die Artbildung nur erbliche Varianten in Betracht kommen können. Sein Essay vom Jahre 1842, also 17 Jahre vor dem Erscheinen des Hauptwerks geschrieben, beginnt mit den Worten: „Ein einzelner Organismus, der unter neue Bedingungen gerät, variiert manchmal in geringem Maße und in ganz unbedeutenden Dingen wie Wuchs, Fettheit, manchmal Farbe, Gesundheit, Gewohnheiten bei Tieren und wahrscheinlich auch Disposition. Auch die Art der Lebensweise bringt gewisse Teile zur Entwicklung. Die meisten dieser geringen Variationen neigen dazu, erblich zu werden.“ Der Vorwurf, den man der Selektionslehre so oft macht, daß sie die Entstehung neuer Formen erklären wolle, trifft sie daher, wie Plate schon öfters hervorhob, gar nicht, da sie sich nur auf schon entstandene erbliche Varianten bezieht.

Darwin unterschied also zwischen erblichen und nicht erblichen Variationen, Modifikationen und Mutationen, aber er hielt sie nicht für prinzipiell verschieden, er glaubte, daß jene in diese übergehen können. Ob dies möglich ist, ist nun in der Tat eine grundlegende Frage und so müssen wir nun einmal das Verhältnis der beiden Erscheinungen näher beleuchten. Zu dem Behuf müssen wir zunächst für die Mutationen einige Fragen beantworten, die wir in bezug auf die Modifikationen schon ausführlich besprochen haben, vor allem die Frage nach der Ursache der Mutation.

In der oben S. 422 aufgeführten Tabelle von Towers Material muß es auffallen, daß im Jahr 1900 in Maryland so ungewöhnlich viele Mutationen auftraten, und auch in dem Stammbaum der Oenothera nach de Vries tritt das besonders hohe Mutationsprozent in den Jahren 1895 und 1896 hervor. Und das deutet darauf hin, daß die Ursache der Mutation vielleicht in äußeren Bedingungen zu sehen ist. Mit aller Klarheit geht es aus den Beziehungen hervor, die sich zwischen Lebenslagevariation und Mutation bei den Koloradokäfern gezeigt haben. Wir haben schon oben die charakteristische Lebenslagevariation, wie sie sich unter dem Einfluß des Wechsels der äußeren Bedingungen zeigt, näher kennen gelernt. Es zeigte sich nun, daß in den Jahren, in denen die Bedingungen derartige sind, daß eine recht extreme Lebenslagevariation eintritt, auch die Zahl der Mutanten beträchtlich ansteigt. So erschien in einem Jahre, das derartige Wirkung auf die Lebenslagevariation erkennen ließ, in Guadeloupe die Mutation melanothorax 10 mal häufiger als gewöhnlich, in Puebla sogar 30 mal häufiger; in anderen Fällen konnte festgestellt werden, daß ein Jahr mit besonders reichlichen Niederschlägen sich auch durch besonders zahlreiche Mutationen auszeichnete. Ganz ähnliche Beobachtungen liegen aber auch für viele andere Objekte vor; Simroth hat eine ganze Reihe von Tierformen verschiedenster Gruppen zusammengestellt, die bei uns in dem extrem heißen und trockenen Sommer 1904 mutierten; so fand ferner Graf Arnim Schlagenthin, daß in reinen Weizenlinien neue Mutanten nach Frostschaden auftraten. Doch kann ein sicherer Schluß erst gezogen werden, wenn das Experiment die gleichen Resultate ergibt. Die Fragestellung dazu lautet: Ist es möglich, durch Einwirkung äußerer Faktoren künstlich Mutationen zu erzeugen? Die Frage muß bereits bejaht werden, wenn auch dieses Studium erst in den Anfangsstadien liegt.

Es hat seinen Ausgangspunkt genommen von den Erfahrungen und Experimenten der Schmetterlingszüchter, welche ausgeführt wurden, noch ehe die Mutationslehre weitere Geltung besaß und zunächst teils systematische Aufklärung, teils Lösung von Abstammungsfragen bezweckten. Wir meinen die so berühmt gewordenen Temperaturexperimente an Schmetterlingen, denen wir ja bereits oben unsere Aufmerk-

samkeit zugewandt haben. Dorfmeister war der erste, der um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Puppen mit hohen und niedrigen Temperaturen zu behandeln versuchte, um damit die Frage zu lösen, ob die verschiedenen geographischen Varietäten der Falter durch klimatische Differenzen bewirkt seien. Weismann, Edwards, v. Reichenau, Merrifield vertieften die Studien weiter, die aber erst durch Standfuss und E. Fischer ihre Bedeutung für die Mutationstheorie erhielten. Die Hauptresultate bestanden ja, wie schon ausführlicher besprochen, darin, daß junge Puppen von mitteleuropäischen Faltern, die mit niederen Temperaturen von etwa 6° behandelt wurden, Schmetterlinge ergaben, die den nördlichen Varietäten entsprachen, während solche, die einer Wärme von etwa 36° exponiert wurden, Falter südlicher Rasse ergaben. Das analoge Resultat, die künstliche Erzielung der Standortsvarietäten des Koloradokäfers, haben wir ja auch schon oben besprochen. Es traten bei diesen Versuchen aber auch neue Typen auf, nämlich stärker aufgehellte und stark verdunkelte Individuen. Und gewisse dabei gemachte Beobachtungen führten dazu, mit Frost von —4 bis —20° und mit Hitze von +40 bis +46° zu arbeiten, wobei sich zeigte, daß beide in gleichem Sinn verändernd einwirkten, und die so geschaffenen Hitze- bzw. Frostaberrationen glichen gewissen selten in der Natur auftretenden Aberrationen, von denen es höchstwahrscheinlich, zum Teil, wie schon erwähnt, sicher ist, daß sie Sports, Mutationen darstellen. Es war also möglicherweise gelungen, hier künstlich Mutationen zu erzeugen; der Beweis dafür kann aber nur aus ihrem erblichen Verhalten geliefert werden. Nachdem schon Standfuss eine Andeutung davon erhalten hatte, ist es Fischer gelungen, ihn zum erstenmal einigermaßen sicher zu stellen. Er erzeugte durch Frostwirkung Aberrationen von Arctia caja, die sich durch starke Verdunkelung infolge von Verschmelzung der Fleckenzeichnung auszeichneten. Ein solches Pärchen, von dem das Männchen viel stärker abgeändert war als das Weibchen (Fig. 174, 1 u. 2), wurde zur Fortpflanzung gebracht. Es entwickelten sich aus den Eiern 173 Puppen und als diese schlüpften, kamen unter den Faltern, die zuletzt ausschlüpften, 17 Individuen zum Vorschein, die ebenso wie die Eltern verändert waren; 6 von diesen sind in Fig. 174, 3—8

wiedergegeben. Die Männchen erwiesen sich stärker verändert als die Weibchen. Wenn auch dieses Resultat noch keineswegs allen An-

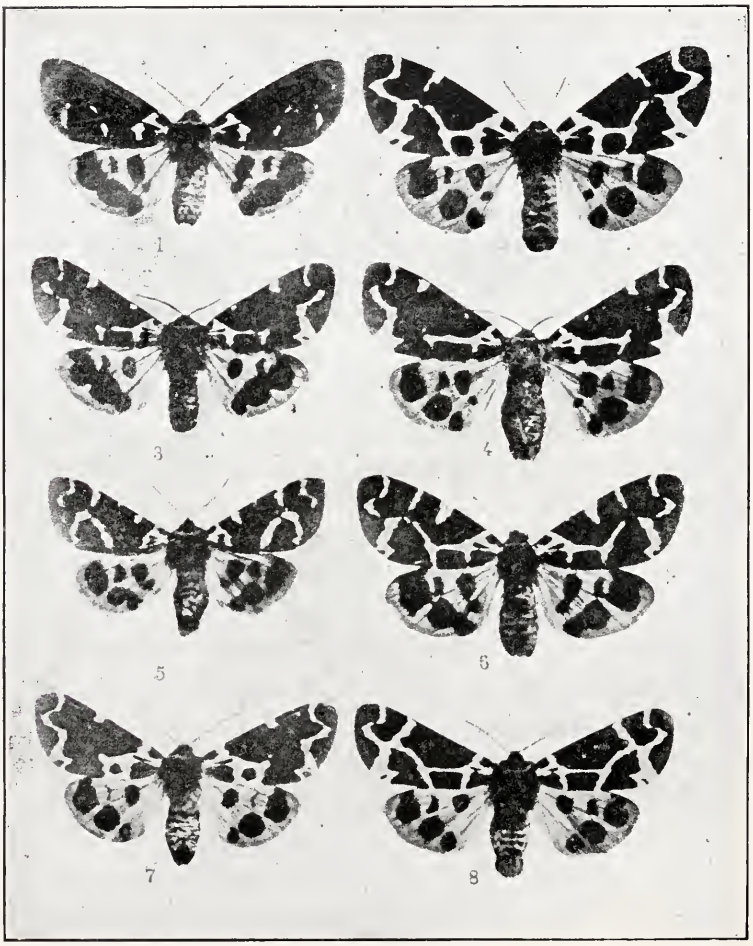


Fig. 174.
Künstlich erzeugte Temperaturaberrationen von Arctia caja (1 u. 2) und 6 ihrer Nachkommen. Nach Fischer.

forderungen gerecht wird und seine exakte Interpretation durchaus nicht so einfach ist, so bedeutet es doch einen sehr wichtigen ersten Schritt.

Hier schließen sich nun die schon so oft erwähnten Studien Towers an, die auch in diesem Punkte wirkliche Klarheit brachten. Sie gingen von den erwähnten Beobachtungen über gelegentlich besonders reiches Auftreten von Mutanten in der Natur aus, ebenso wie von gelegentlichen Beobachtungen im Verlaufe anderer später zu besprechender Versuche, bei denen mit veränderten äußeren Bedingungen gearbeitet wurde, wobei die Zahl der Mutanten beträchtlich zunahm. Schon Dorfmeister hatte bei den Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen erkannt, daß die Wirkung eintritt, wenn man nur die eben gebildeten Puppen dem Temperaturreiz aussetzt, daß also eine besonders empfängliche, eine sensible Periode besteht. Eine ebensolche vermochte nun auch Tower festzustellen. Wenn die Käfer vor der Überwinterung oder aus der Puppe ausschlüpfen, sind ihre Geschlechtsprodukte noch nicht entwickelt, sie machen ihre Entwicklung erst in den folgenden Tagen durch, und zwar entwickelt sich zuerst ein Satz Eier, der abgelegt wird, und dann ebenso weitere. Und diese Zeit des Heranwachsens der Eier hat sich als die sensible Periode für die Erzeugung von Mutationen erwiesen. Wurden während dieser Zeit die Käfer extremen äußeren Bedingungen wie Hitze, Trockenheit, niederer Luftdruck ausgesetzt, so erzeugten sie Mutationen in ungewöhnlicher Zahl. So wurden, um ein Beispiel zu nennen, 4 Pärchen von L. decemlineata so behandelt, während sich der erste Eiersatz ausbildete und nachher die Jungen unter ganz normalen Bedingungen aufgezogen. Aus diesen Eiern kamen 96 Käfer zur Entwicklung, von denen 82 die Mutation pallida, 2 die Mutation immaculothorax darstellten, während nur 14 gewöhnliche decemlineata schlüpften. Wurden aber die folgenden Eiersätze unter normalen Bedingungen gebildet, so lieferten sie keine Mutationen. Zahlreiche Experimente auch mit anderen Arten gaben das gleiche Resultat, und es braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß sich die Mutanten als völlig erblich erwiesen. Aus allen diesen Versuchen sei nur noch einer erwähnt, weil da als Mutation nicht eine Färbungsvarietät, sondern ein neuer physiologischer Charakter erschien. Bei einem der Versuche kamen aus einem der auf Mutation beeinflußten Eiersätze auch 20 decemlineata zum Vorschein, die sichtlich unverändert waren. Auch

ihre Nachkommen erschienen völlig unverändert. Aber als die Parallelkulturen zu überwintern begannen, blieben diese an der Oberfläche, und es zeigte sich schließlich, daß sie, anstatt der normalen zwei, im ganzen 5 Generationen bildeten, bevor sie überwinterten. Und diese Eigentümlichkeit behielten sie auch im nächsten Jahr bei, es war eine Rasse mit der erblichen Eigenschaft gebildet worden, in einem Zyklus 5 Generationen hervorzubringen, eine Fähigkeit, die in der Natur keinem Glied der Gattung zukommt. Es sei, gewissermaßen in Parenthese, hinzugefügt, daß Wettstsein im Pflanzenreich einen ganz analogen Fall fand, die Entstehung einer einjährigen Mutation aus dem perennierenden Ranunculus alpestris. Allerdings wurde dieser Fall nicht im Experiment erzeugt, sondern in freier Natur aufgefunden.

An diesen Resultaten erscheint nun bemerkenswert, daß die künstliche Erzeugung von Mutanten die Einwirkung der betreffenden Faktoren während einer bestimmten sensibeln Periode erfordert, in diesem Fall der Zeit der Reifung der Geschlechtsprodukte. Es ist ja auch nicht weiter merkwürdig, daß deren Empfänglichkeitszustand maßgebend ist, da ja neue erbliche Eigenschaften sich innerhalb der Erbmasse der Geschlechtszellen finden und bilden müssen. Auf die theoretische Tragweite dieser Dinge werden wir denn auch in den nächsten Vorlesungen näher einzugehen haben. Hier wollen wir nur noch kurz Fälle erwähnen, die sich auf die Erzeugung von Mutationen durch ungewöhnliche, in der Natur wohl kaum verwirklichte Reize beziehen. Der eine von ihnen erscheint doppelt interessant dadurch, daß er sich auf die de Vriessche Mutationspflanze Oenothera bezieht. Mc Dougal mit seinen Mitarbeitern Shull und Vail prüfte die Befunde von de Vries nach und konnte sie in allen wichtigen Punkten bestätigen und vor allem auch durch genaue variationsstatistische Betrachtung erweitern. Bei dieser Gelegenheit führte er dann auch Versuche zur experimentellen Erzeugung von Mutanten und zwar durch direkte Beeinflussung der Fortpflanzungsorgane aus. Es wurden verschiedene Salzlösungen, wie Zinksulfat, Kalziumnitrat, Kupfersulfat, Zucker in die Ovarien gespritzt oder diese mit Radium bestrahlt. In manchen Fällen traten dann Mutationen in relativ hoher Zahl oder auch im normalen Zahlenverhältnis auf. In gleicher Weise gelang es bei einer der Oenothera

verwandten patagonischen Nachtkerze Raimannia odorata charakteristische Mutanten zu erzeugen, die ebenfalls sich bei der Fortpflanzung in mehreren Generationen als konstant erwiesen. Ebenso vermochte Gager Oenotheramutanten durch Radiumbestrahlung zu erzeugen, und, auf dem Gebiete des Tierreichs, Morgan auf gleichem Wege Mutanten der Taufliege Drosophila, ausgezeichnet durch helle statt rote Augen und kurze statt lange Flügel. Allerdings hat es auch nicht an Kritik dieser Versuche gefehlt, da es gar nicht feststeht, ob die betreffenden „Mutanten" nicht auch ohne den Reiz entstanden wären. Dazu kommen natürlich noch alle Bedenken, die gegen die Oenotheramutanten überhaupt sprechen. Hier ist also noch mancherlei zu klären. Immerhin kann man jetzt schon sagen, daß ebenso wie für die Modifikation auch für die Mutation äußere Einwirkungen als Ursache anzunehmen sind. Es scheinen aber auch innerer eine Rolle zu spielen, unter denen neben unbekannten vielleicht die Wirkung der Inzucht zu nennen wäre, wie aus Morgans Drosophila-Versuchen hervorgeht und wofür ich auch neues Material erhalten habe.

Erbliche Mutation und nicht erbliche Modifikation dürfte also wohl durch die gleichen Ursachen bedingt werden. Wie steht es nun mit der Quantität der Entfernung der Mutation von der Stammart? Man neigt leicht dazu, mit dem Begriff der Mutation die Vorstellung eines großen Sprungs zu verbinden und mit dem der Modifikation die einer minimalen Veränderung. Das ist nun nicht richtig.

De Vries hatte ja ursprünglich an sehr beträchtliche Differenzen gedacht, die vor allem jenseits des Rahmens der normalen Variabilität liegen sollten und nicht in deren Richtung, richtungslos aufträten. Für diesen oder jenen Fall der Sports, besonders solche mehr abnormer Richtung, also die typischen Verlustmutanten, wie sie besonders im Tierreich vorkommen, so Hornlosigkeit der Haustiere, überzählige Zehen bei Hühnern, mag das auch zutreffen. Ob es aber die Regel ist, muß mehr als fraglich erscheinen. Es hat sich vor allem gezeigt, daß die Mutationen quantitativ sehr verschieden sein können. Neben den großen, weit von der Stammform abführenden Sprüngen stehen Mutanten, deren Identität nur das geübteste Auge oder die mathematisch-quantitative Betrachtung feststellen kann, wie etwa bei Johannsens

Mutationen in den reinen Bohnenlinien. Und in allen solchen Fällen scheint es, daß sie sogar typisch in der Richtung der normalen Fluktuation liegt. Also die Quantität des Sprunges ist für den Begriff der Mutation gleichgültig, ebenso wie das quantitative Moment auch für den der Modifikation gleichgültig ist: der einzige wesentliche Charakter ist die Erblichkeit. Auch die geringste erbliche Veränderung ist eine Mutation, eine noch so große nicht erbliche Veränderung ist eine Modifikation oder Fluktuation.

Und nun kehren wir zu unserem Ausgangspunkt zurück: besteht die von Darwin als selbstverständlich angenommene Möglichkeit, daß eine nicht erbliche Variation erblich wird, daß auf dem Weg über eine Modifikation eine Mutation entsteht? In der üblichen Bezeichnung aber lautet diese Frage auch: ist eine Vererbung individuell erworbener Eigenschaften denkbar? Betrachten wir diese heißumstrittene Frage zuerst einmal mehr allgemein; denn in der Neuzeit sind einige namhafte Biologen zur Anschauung gelangt, daß es gar nicht mehr lohnt, diese Frage ernsthaft zu erörtern, da durch die Entdeckungen, mit denen wir uns bisher befaßt haben, die logische Unmöglichkeit jener Annahme erwiesen sei. Sehen wir also zunächst zu, ob das wirklich der Fall ist.

Die historische Rolle, die unserm Problem zukommt, ist ja allbekannt. Es ist das unsterbliche Verdienst Lamarcks, die grundlegende Bedeutung dieser Frage für die Abstammungslehre zuerst erkannt zu haben. Indem er sie bejahte, suchte er die Grundlage für die Veränderlichkeit der Tierformen zu legen, um auf ihr aufbauend die Tatsachen der Anpassung an die Umgebung zu erklären. Dieser aus dem Bedürfnis nach Vollkommenheit abgeleitete Erklärungsversuch hat ja bekanntlich in der Neuzeit seine Auferstehung gefeiert und vor allem durch Pauly eine philosophische Durcharbeitung erfahren. Da er sich aber zunächst noch nicht mit der exakten Methode des Experiments behandeln läßt, so braucht er uns auch hier nicht weiter zu beschäftigen. Wohl ist das aber der Fall mit dem ersten Teil von Lamarcks Lehre, mit der Vererbung erworbener Eigenschaften.

In Lamarcks Konzeption spielen eine besondere Rolle die inneren, physiologischen Faktoren, die die Organisation der Tiere verändern,

vor allem die Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch. Ein stark in Anspruch genommenes Organ nimmt zu, ein unbenutztes bildet sich zurück. Vererben sich solche Veränderungen, so ist eine allmähliche Steigerung in dieser oder jener Richtung denkbar. Das klassische Beispiel dafür ist die Rückbildung der Augen von im Dunkeln lebenden Tieren. Da es keinem Zweifel unterliegt, daß sie ebenso wie ihre nächsten Verwandten einst gut ausgebildete Augen besaßen, so ist es der Nichtgebrauch, der die Organe atrophieren ließ, und indem diese erworbene Variation erblich wurde, entstanden schließlich von Geburt an und erblich augenlose Tiere. Die Nach-Lamarcksche Entwicklungslehre, die ja vor allem an den Namen Darwins geknüpft ist, hat nun bekanntlich dadurch vor allem ihren durchschlagenden Erfolg errungen, daß sie in dem Zuchtwahlprinzip eine bessere Erklärung der Anpassungserscheinungen geben konnte, als es Lamarck vermochte. Die Grundlagen aber jenes Versuchs, die Erblichkeit der milieubedingten Variationen, hat sie zunächst unverändert übernommen. So schreibt Darwin in der schon mehrfach erwähnten frühen Fassung seiner Lehre aus dem Jahre 1844: „Unter gewissen Bedingungen werden organische Wesen selbst während ihres individuellen Lebens von ihrer gewohnten Form, Größe, oder anderen Charakteren weg etwas verändert: und viele dieser so erworbenen Besonderheiten werden auf ihre Nachkommenschaft vererbt. So werden bei den Tieren Größe und Kraft des Körpers, Mästung, Reifezeit, Charaktere des Körpers, der Bewegungen, des Verstandes und Temperaments verändert oder während des individuellen Lebens erworben und dann vererbt. Man hat allen Grund zu glauben, daß, wenn lange Übung gewisse Muskeln stark entwickelt oder Nichtgebrauch sie geschwächt hat, dies auch vererbt wird.“

Erst in der Neuzeit wurden ernste Zweifel an der Möglichkeit der Vererbung der erworbenen Eigenschaften wach, und jetzt sehen wir die Biologen in zwei Lager gespalten, zwischen denen eine Verständigung zunächst noch nicht möglich erscheint. Diese Veränderung ging von theoretischen Auffassungen aus, die als extremer Darwinismus bezeichnet werden können. Weismann war es, der in den achtziger Jahren den Versuch unternahm, die Abstammungslehre auf eine extrem ausgebaute Zuchtwahllehre zu basieren, und die im Anschluß daran

von ihm ausgearbeitete Vererbungstheorie führte ihn dazu, die Vererbung erworbener Eigenschaften als unmöglich abzulehnen. Wenn wir auch in diesen Vorlesungen uns bemühen wollen, die Theorien weit hinter den Tatsachen zurücktreten zu lassen, so ist es in diesem Fall nicht anders möglich, als die Schilderung der Tatsachen von den theoretischen Voraussetzungen ausgehen zu lassen. Haben sie doch den eigentlichen Anstoß zur experimentellen Erforschung des Problems gegeben, und wird doch die Tragweite der positiven Resultate vielfach nur im Zusammenhang mit ihrem theoretischen Ausgangspunkt verständlich.

Es ist uns nun schon öfters die Vorstellung begegnet, daß sich in den Geschlechtszellen, die ja die ganze Erbmasse des Organismus enthalten, Vertreter aller jener unzähligen Eigenschaften finden müssen, aus denen ein Lebewesen besteht. Es ist dabei zunächst gleichgültig, in welcher Weise wir uns diese Erbeinheiten, die Gene oder Determinanten, vorstellen wollen, ferner ob wir jeder Eigenschaft eine Determinante zuordnen oder im Anschluß an Rhumbler uns mit einer geringeren Zahl von Genen begnügen, als Eigenschaften vorhanden sind. Weismann stellt sich nun vor, daß die Ausbildung der Zellen des Körpers zu bestimmten Organen oder Funktionen im Lauf der Entwicklung so zustande kommt, daß die Determinanten der Erbmasse auseinander geteilt werden, und so schließlich eine jede in die bestimmte Zelle gelangt, deren Wesen sie determinieren soll. Nun haben aber alle die Geschlechtszellen der kommenden Generation die Fähigkeit, den gleichen Organismus wieder hervorzubringen, sie müssen also in ihrer Erbmasse, oder, in Weismanns Ausdrucksweise, ihrem Keimplasma, auch das gesamte Determinantenmaterial besitzen. Die Bildung von so beschaffenen Geschlechtszellen ist demnach nur denkbar, bevor die Aufteilung der Determinanten auf die Körperzellen vor sich geht. Die einfachste Weise, sie sich vorzustellen, wäre demnach die, daß die befruchtete Eizelle sich zunächst in zwei gleiche Zellen teilt. Von diesen behielte die eine ihr ganzes Determinantenmaterial und übertrüge es als Ganzes auf die aus ihr entstehenden Tochterzellen. Aus diesen, die somit die ganze Erbmasse enthalten, entständen dann ausschließlich die Geschlechtszellen. Die andere Zelle aber hält

in ihren weiteren Teilungen die Determinanten nicht beisammen, sie verteilen sich auf die Tochterzellen und bestimmen so deren Entwicklungsrichtung. Aus ihren Derivaten geht somit der ganze übrige Körper, das Soma, hervor. Es besteht somit ein prinzipieller Gegensatz zwischen Soma und Keimplasma. Das letztere hat eine Kontinuität von Generation zu Generation, ist dem Körper gegenüber sozusagen unsterblich. Ist das aber der Fall, so können neue Eigenschaften oder Veränderungen nur in dem Determinantenkomplex des Keimplasma entstehen. Was am Soma sich ereignet, berührt das kontinuierliche und von Anfang an reservierte Keimplasma nicht. Mit anderen Worten ausgedrückt heißt das aber, somatische Veränderungen, oder, wie man gewöhnlich sagt, erworbene Eigenschaften sind nicht erblich. So sieht in kurzen Zügen das berühmte Ideengebäude aus, von dem aus unser Problem seine Neuorientierung erfuhr.

Es ist also ersichtlich, daß sich Weismanns gesamte Schlußfolgerungen auf der Determinantenlehre aufbauen. Man könnte ihre Berechtigung also prüfen, indem man jene Lehre einer kritischen Betrachtung unterzieht, wie es seine zahlreichen Gegner auch getan haben. Wir wollen diesen Weg aber nicht einschlagen, da unser Problem, die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften, ein solches ist, das unabhängig von theoretischen Voraussetzungen behandelt werden kann und muß. Sagt doch auch Weismann selbst darüber: „Fürs erste aber müssen wir die Tatsachen zu Rate ziehen und uns von ihnen allein leiten lassen. Beweisen sie, oder machen sie auch nur wahrscheinlich, daß eine solche Vererbung existiert, so muß dieselbe auch möglich sein und unsere Aufgabe ist nicht mehr sie zu leugnen, sondern ihre Möglichkeit verstehen zu lernen.“ Aber ein wesentlicher Punkt aus Weismanns Theorien muß einer gesonderten Betrachtung unterzogen werden, weil er in wirklich enger Beziehung zu vielen Beobachtungstatsachen steht und weil die kritische Würdigung der Tragweite der später anzuführenden Experimente vielfach auf ihn zurückgreifen muß: die Lehre von der Kontinuität des Keimplasma.

Wie wir gesehen haben, erfordert sie eine scharfe Trennung des Soma von dem in den Geschlechtszellen — vielleicht ihren Chromosomen, wie wir in der ersten Vorlesung sahen — gegebenen Keimplasma.

Dies soll eine substantielle Kontinuität von Generation zu Generation besitzen, stellt also gewissermaßen die gerade Linie dar, die die Generationen einer Art von Lebewesen miteinander verbindet, an der das Soma als vergänglicher Seitenzweig sitzt. Wäre diese Idee eine einfache theoretische Fiktion, so könnten wir sie ruhig zunächst auf sich beruhen lassen; das ist aber nicht der Fall, es gibt vielmehr eine Reihe von Tatsachen, die ihr für manche Fälle Realität verleihen. Solche Tatsachen müssen nun derart beschaffen sein, daß sich die Geschlechtszellen eines Individuums in seiner Entwicklung als wohl abgegrenzte Einheiten rückwärts verfolgen lassen bis zum befruchteten Ei, eine kontinuierliche Reihe, die man als Keimbahn bezeichnet. Und es gibt in der Tat nicht wenige Vertreter verschiedenartiger Tiergruppen, bei denen das der Fall ist. Vielleicht der typischste Fall ist der von Boveri entdeckte der Keimbahn von Ascaris megalocephala. Er ist dadurch so besonders klar, daß bei diesem Spulwurm eine charakteristische zelluläre Differenz zwischen den Geschlechtszellen und Körperzellen besteht. Während erstere in ihren Kernen 4 bzw. bei einer anderen Varietät 2 große schleifenförmige Chromosomen enthalten, besitzen letztere zahlreiche kleine, stäbchenförmige. Das befruchtete Ei enthält 4 Chromosomenschleifen; teilt es sich dann in zwei Furchungszellen, so bleiben sie in einer erhalten, in der anderen aber zerfallen sie in viele kleine Körner, wobei die Schleifenenden zugrunde gehen (Fig. 175). Die erstere Zelle gibt dann bei ihrer weiteren Teilung eine Tochterzelle mit Schleifenchromosomen und eine solche, bei der der Zerfall mit der Zerstörung der Schleifenenden, die Diminution, stattfindet und so geht es immer weiter, wie es das Vierzellenstadium in Fig. 175*D* zeigt. Die Zelle aber mit den 4 Schleifenchromosomen erweist sich als die Keimbahnzelle, nur aus ihr gehen später die Geschlechtszellen hervor, alle anderen aber, die die Diminution erfahren haben, geben das Soma mit all seinen Elementen. Hier ist also während der ganzen Entwicklung eine wirklich nachweisbare Trennung von Soma und Keimplasma mit Kontinuität des letzteren gegeben.

Wenn auch außerhalb der kleinen Gruppe der Nematoden eine so klare Charakterisierung einer Keimbahn durch Differenzen der Zellkerne nicht wieder bekannt geworden ist, so hat sich doch in vielen

Fällen eine echte Keimbahn durch genaues Verfolgen der Entwicklung von Zelle zu Zelle erweisen lassen, so bei Würmern, Krebsen, Insekten. Ja es scheint sich sogar immer mehr herauszustellen, daß in solchen Fällen die Keimbahn auch von Anfang an durch die Anwesenheit besonderer Substanzen morphologisch charakterisiert ist. Die betreffenden Zellen der Keimbahn enthalten, diesmal nicht im Kern, sondern

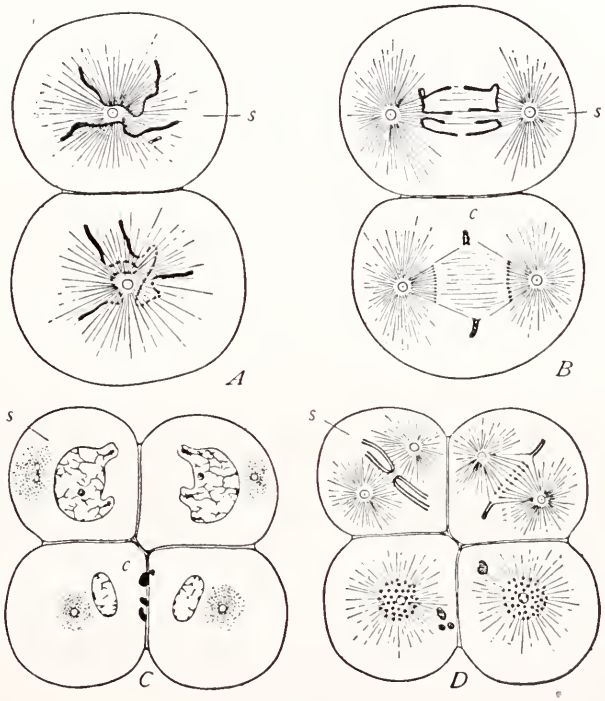


Fig. 175.
Zwei- und Vierteilung des Ascariseies. Die Zellen *s*, in denen die Chromosomen nicht zerfallen, bezeichnen die Keimbahn. Nach Boveri aus Wilson.

im Protoplasma, Bestandteile, die nur ihnen zukommen und deren Herkunft unter Umständen eine sehr absonderliche sein kann, wie es von Buchner für Pfeilwürmer, von Weismann, Amma u. a. für Krebse, von Ritter, Kahle, Silvestri u. a. für Insekten gezeigt werden konnte. Bemerken wir schließlich noch, daß eine solche prinzipielle Differenz von Soma und Keimplasma sogar schon innerhalb

der einfachen Protozoenzelle durchgehends vorhanden zu sein scheint (Schaudinn, Goldschmidt), so erscheint die Weismannsche Annahme einer Kontinuität des Keimplasma in der Tat höchst verführerisch. Die logische Konsequenz dieser Anschauung ist aber, daß neue Erbeigenschaften nur aus inneren Veränderungen des Keimplasmas heraus entstehen können und daß, mag am Soma vorgehen was da will, der Determinantenschatz des Keimplasmas davon nicht betroffen wird.

Im Prinzip ist es eigentlich der gleiche Weg, auf dem nun die neuere Erblichkeitslehre zum selben Schluß kommt; hier ist es Johannsens Genotypenlehre, die den Ausgangspunkt bildet. Wir erinnern uns an die Unterscheidung von Genotypus und Phänotypus. Das äußere Aussehen des Organismus, sein Phänotypus, gibt keine Auskunft über seine genotypische Beschaffenheit, über die Zusammensetzung seiner Erbmasse aus bestimmten Genen. Das was vererbt wird, ist eine Reaktionsnorm, die Fähigkeit unter bestimmten äußeren Bedingungen bestimmte Gestaltung anzunehmen, z. B. auf dem Land ganze, im Wasser zerschlissene Blätter zu bilden. Eine durch äußere Einflüsse bewirkte Veränderung trifft daher die genotypische Beschaffenheit nicht, so wenig, wie es einen Menschen berührt, wenn er einen anderen Überrock anzieht. Eine Veränderung der Reaktionsnorm kann also nur aus dieser selbst heraus erfolgen und das ist eben eine Mutation. Die Richtigkeit dieser Anschauung wurde vor allem durch den Nachweis der Wirkungslosigkeit der Auswahl von Plus- oder Minusabweichern in reinen Linien erwiesen. Sie stützt sich aber auch auf die Ergebnisse der Bastardierungsversuche, die ja so klar die Bedeutungslosigkeit des Phänotypus für die Erblichkeit zeigen: aus Heterozygoten spalten, auch wenn sie noch so lange als Heterozygoten bestanden, doch immer wieder die reinen Dominanten und Rezessiven heraus, die Keimzellen vererben eben das, was sie von den Eltern mitbekommen haben, nach seinem Gesetz, unabhängig von der Beschaffenheit des Somas, in dem sie liegen.

Folgt nun daraus wirklich die logische Unmöglichkeit einer Veränderung der genotypischen Beschaffenheit als Folge einer somatischen Veränderung? Was den Fall der Bastardierungsgesetze zunächst an-

geht, so scheint uns, daß er gar nichts mit dieser Frage zu tun hat. Wenn es das Wesen des heterozygoten Zustandes ist, daß die Erbfaktoren sich so in der Erbmasse vorfinden, daß sie bei der Gametenbildung wieder getrennt werden, so ist da eben ein durch die Bastardierung bedingter Mechanismus gegeben, der mit der gleichen Präzision arbeitet wie der gewöhnliche Erbmechanismus. Der erscheinende Phänotypus ist also die Konsequenz jenes Verhaltens der Gene, ohne daß dabei eine äußere Komponente eine Rolle spielt. Erst wenn diese hinzukäme, könnte man dann aus dem weiteren Verhalten etwas schließen. Was aber die Unwirksamkeit der Selektion in reinen Linien betrifft, so besagt dies doch nur, daß im gegebenen Fall der modifizierende Reiz eine Reaktion innerhalb der ererbten Reaktionsnorm am Organismus hervorgerufen hat, deren Eintreten nicht auf die Beschaffenheit der Gene zurückwirkt. Es folgt aber daraus nicht, daß bei genügender Intensität des modifizierenden Reizes und adäquatem Zustand der Erbmasse, eine am Soma ausgelöste Modifikation nicht auf die Gene sie verändernd rückwirken kann. Die Möglichkeit des Hervorrufens einer Mutation durch Rückwirkung eines modifizierten Soma auf die Beschaffenheit der Gene, und das ist die Vererbung erworbener Eigenschaften oder somatische Induktion, kann also nicht als widerlegt gelten.

Man könnte nun sagen, daß eigentlich die Frage schon durch die Tatsache entschieden ist, daß der gleiche äußere Reiz eine Eigenschaft als Modifikation wie als Mutation hervorrufen kann. Die Anhänger der Anschauung von der Unmöglichkeit somatischer Induktion sagen in diesem Fall aber, daß die Mutation durch direkte Bewirkung des Keimplasmas bedingt sei, daß der Reiz ohne Vermittlung das Soma traf. Wenn aber die gleiche Veränderung durch das veränderte Keimplasma vererbt wird, auch wie sie am Soma auftritt, etwa wie in dem früher beschriebenen Fall des Melanismus der Arctia caja, so sprechen sie von einer Parallelinduktion, nehmen also an, daß der Reiz einesteils das Soma es verändernd traf, andernteils aber das Keimplasma direkt traf, das dann in paralleler Weise verändert wird.

Man hat versucht, eine solche Anschauung auch auf Tatsachen zu stützen, nämlich auf die schon früher besprochenen Experimente

von Fischer und Tower. Wir hatten gesehen, daß es vor allem Tower gelungen war, durch Einwirkung veränderter äußerer Bedingungen beim Koloradokäfer Mutationen oder extreme Variationen zu erzeugen. Das interessante Resultat, das er bei diesen Experimenten erzielte, war nun das, daß die Mutationen nur auftraten, wenn die Einwirkung zu einer bestimmten Zeit stattfand. Wenn die Koloradokäfer aus der Erde kommen, beginnen ihre Geschlechtszellen heranzuwachsen und wenn die Eier abgesetzt werden, reift ein neuer Satz wieder heran. Diese Periode des Heranreifens erwies sich nun als die einzige, in der Mutationen erzeugt werden können, die sensible Periode; es ist ja auch für die Temperaturaberrationen der Schmetterlinge schon von lange her bekannt, daß sie am besten in einer bestimmten Zeit des Puppenlebens hervorgerufen werden, und in Fischers Erblichkeitsexperimenten waren sie ja auch in dieser sensiblen Periode erzeugt. Wurden also Käfer während der Reifung des ersten Eisatzes den Bedingungen des Experiments ausgesetzt, so bestand ihre Nachkommenschaft vorwiegend aus Mutanten, wurde dann der zweite Satz normal gebildet, so gab er auch normale Nachkommenschaft. In beiden Fällen hatte das Tier selbst aber keine sichtbare Veränderung erlitten. Nun haben wir aber früher gesehen, daß durch Lebenslageveränderungen, die auf das heranwachsende Tier selbst wirken, an diesem Variationen erzeugt werden, die aber, wie auch die natürlichen Lebenslagevariationen, nicht erblich sind. (Tower vergleicht sie mit einem Regenmantel, den man bei schlechtem Wetter anzieht, der aber doch keine Veränderungen an seinem Träger hervorbringt.) Und daraus wird dann der Schluß gezogen, daß es in diesem Versuch gelungen ist, die Einwirkung auf Soma und Geschlechtszellen zu trennen, indem in ersterem Fall zwar die Geschlechtszellen aber nicht das Soma direkt beeinflußt wurden, in letzterem Fall keines von beiden.

Aus diesen Versuchen geht nun in der Tat hervor, daß eine Veränderung der Erbmasse nur in einem bestimmten Zustand der Keimzellen, ihrer sensiblen Periode, möglich ist. Es geht ferner daraus hervor, daß diese Periode mit einer Zeit zusammenfallen kann, in der sich eine somatische Veränderung aus physiologischen Gründen nicht mehr erzielen läßt; ausgefärbte Tiere werden eben nicht mehr umgefärbt.

In andern Fällen aber, wie bei Fischers Versuchen, wird auch das Soma noch sichtbar getroffen, da die Ausfärbung erst nach der sensibeln Periode erfolgt. Kann man also wirklich aus solchen Versuchen schließen, daß das Keimplasma ohne Vermittlung des Soma betroffen wurde? Mir scheint, nicht. Und so stehen wir auf dem Standpunkt, daß die Möglichkeit somatischer Induktion nicht auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse einfach verneint werden kann, sondern daß sie genau wie irgendeine andere Frage nur auf Grund experimenteller Daten zu lösen ist. Lernen wir daher einiges von dem Material kennen, was hier im Vordergrund des Interesses steht.

Da es gilt, die Frage zu lösen, ob eine Übertragung somatischer Veränderungen auf die Keimzellen möglich ist, so hat es ein gewisses Interesse, zunächst die Vorfrage zu beleuchten, ob und in welcher Weise die Übertragung bekannter Stoffe aus dem Körper in die Geschlechtszellen möglich ist. Daß dieser Weg in der Tat gangbar ist, läßt sich auf verschiedene Art beweisen. In der elementarsten Form geschieht es durch Übertragung körperfremder Substanzen wie gewisser Farbstoffe durch das Soma über die Keimzellen zur Nachkommenschaft. So wurde der Fettfarbstoff Sudan, den Sitowsky an Pelzmotten, Riddle an Hühner und Schildkröten verfütterte, in den Eiern abgelagert und auch auf die Nachkommenschaft übertragen. Und der damit als möglich erwiesene Weg wird dann auch unter Umständen von vom Körper selbst auf unnormale Reize hin gelieferten Substanzen eingeschlagen. Das beweisen vor allem die Erfahrungen der erblichen Immunität. Bekanntlich hat der Organismus die Fähigkeit, der Vergiftung durch die Produkte von Krankheitserregern vielfach dadurch zu begegnen, daß er spezifische Schutzstoffe bildet, die ihm eine Immunität gegen die gleiche Schädigung verleihen. Es ist nun bekannt, daß diese experimentell erzeugte Immunität noch auf die Nachkommen übertragen werden kann. So lange die Übertragung allerdings nur beim Säugetier von Mutter auf Kind bekannt war, konnte sie als durch das Blut bei der embryonalen Ernährung im Uterus übertragen gedacht werden. Wenn es aber gelungen ist zu zeigen, (was übrigens wieder bestritten wird), daß auch vom Vater die erworbene Immunität

übertragen werden kann, so ist der Beweis als erbracht anzusehen, daß die Immunstoffe vom Soma auf die Geschlechtszellen übergehen.

Damit ist aber gesagt, daß der chemische Leitungsweg, der vom Soma zu den Geschlechtszellen führt, im Prinzip genau der gleiche ist wie der, der von einer Körperzelle zur anderen führt. Für die einfache Übertragung einer Eigenschaft von einer zur anderen Zelle gibt es aber Beispiele, die sich nicht nur auf die Zellen im Gewebsverband beziehen, sondern auch auf frei sich teilende Zellen bei ungeschlechtlicher Vermehrung, Beispiele, die somit unserem Problem um einen Schritt näher stehen. Während Untersuchungen dieser Art an Infusorien (Jennings) bisher noch keine klaren Resultate zeitigten, hat man an Mikroorganismen mancherlei interessante Befunde erzielen können. Goebel vermochte den blutroten Micrococcus prodigiosus, auf dessen Wachsen bekanntlich die Erscheinung der blutenden Hostie beruht, durch Kultur auf alkalischem Agar weiß umzuzüchten. Wuchs er lange genug so und kam dann wieder auf Kartoffel zurück, so blieb er noch eine Zeitlang weiß. Neuere Studien über den gleichen Gegenstand haben gezeigt (Wolf), daß man durch Chemikalienwirkung auch bei ganz reinem Ausgangsmaterial (reine Linien) derartige Veränderungen erzielen kann, die teils nach Aufhören der Kulturbedingungen wieder zurückschlagen, teils auch erhalten bleiben. Es gibt bereits eine umfangreiche Literatur über den Gegenstand, die zeigt, daß solche Veränderungen bald mit dem Individuum erlöschen, bald über mehr oder weniger „Generationen“ erhalten bleiben, um dann zu erlöschen, bald auch dauernd bestehen bleiben: also alle Stufen von der Modifikation über die Nachwirkung bis zur sogenannten Mutation. In diesem wie in anderen Fällen, etwa Hansens Erzeugung der Oberhefe durch „Mutation“, ist also erwiesen, daß eine künstliche Veränderung in einer Zelle so weitgehend sein kann, daß sie bei der Zellteilung dauernd auf die Derivate übertragen wird. Wir haben also erstens die Möglichkeit einer stofflichen Übertragung im Raum, von einer Zelle zur anderen, zweitens eine solche in der Zeit, von einer Zelle zu ihren Derivaten. Letztere kann eine vorübergehende sein, oder eine dauernde, erbliche. Welcher Art sie ist, muß ja wohl von dem Wesen

der im Experiment erzeugten Substanzen abhängen. Somit muß auch eine Übertragung von somatischen Abänderungen auf die Nachkommen möglich sein, vorausgesetzt, daß die betreffenden abgeänderten Substanzen zu den Geschlechtszellen geleitet werden, was sich als prinzipiell möglich erwies, und vorausgesetzt, daß sie derart sind, daß sie in der „Erbmasse" die entsprechenden nicht abgeänderten dauernd ersetzen, was sich eben auch als möglich zeigte. Es ist nunmehr nur fraglich, ob der so als gangbar erwiesene Weg der stofflichen Übertragung nicht etwas von dem Vorgang der Vererbung neuer somatischer Eigenschaften gänzlich Verschiedenes darstellt? Die Frage darf aber nur an der Hand der Tatsachen beantwortet werden, nicht auf Grund theoretischer Vorstellungen über die Erbeinheiten und dergleichen.

Wir werden ihrer Lösung schon näher kommen, wenn wir zusehen, ob nicht auch normalerweise im Organismus enthaltene Fähigkeiten oder Eigenschaften in gewissermaßen leitender Verbindung mit den Geschlechtszellen stehen. Soll eine derartige Verbindung bewiesen werden, so gibt es dafür wohl nur einen Weg: Die Geschlechtszellen eines Organismus müssen durch andere ersetzt werden, die sicher noch nicht unter dem supponierten Einfluß der betreffenden somatischen Eigenschaften gestanden haben, um dann zu sehen, ob in ihnen eine auf die Nachkommenschaft übertragbare Veränderung in der Richtung der betreffenden Eigenschaften vor sich geht. Solche Versuche, die vielbesprochenen Gonadentransplantationen, sind denn auch schon oft angestellt worden, aber nie mit einwandfreiem positivem Erfolg. Als Typus des Verfahrens können die Experimente dienen, die Guthrie an Hühnern ausführte. Es gelang ihm, die Eierstöcke junger Hühner in andere zu transplantieren, wo sie so gut einwuchsen, daß sie später normal abgelegte Eier lieferten. Er benutzte nun eine weiße Hühnerrasse, die in den Kontrollzuchten nur rein weiße Nachkommenschaft lieferte, und eine ebensolche schwarze und vertauschte die Eierstöcke schwarzer und weißer Hennen. Es wurden dann die schwarzen Hennen mit weißem Ovar ebenso wie die weißen Hennen mit schwarzem Ovar von weißen wie von schwarzen Hähnen befruchtet. Dabei zeigte sich in zwei Versuchen, wie er glaubte, daß die Farbe der Tragamme auf

die Nachkommenschaft einen Einfluß ausübte. Wurde ein schwarzes Huhn, dem ein weißes Ovar implantiert war, von einem weißen Hahn begattet, so ergab die Nachkommenschaft, wie Fig. 176 obere Reihe zeigt, 9 weiße und 11 weiß und schwarze Küken. Wurde umgekehrt ein weißes Huhn mit schwarzem Ovar von einem schwarzen Hahn begattet, so ergab die Nachkommenschaft (Fig. 176 unten)

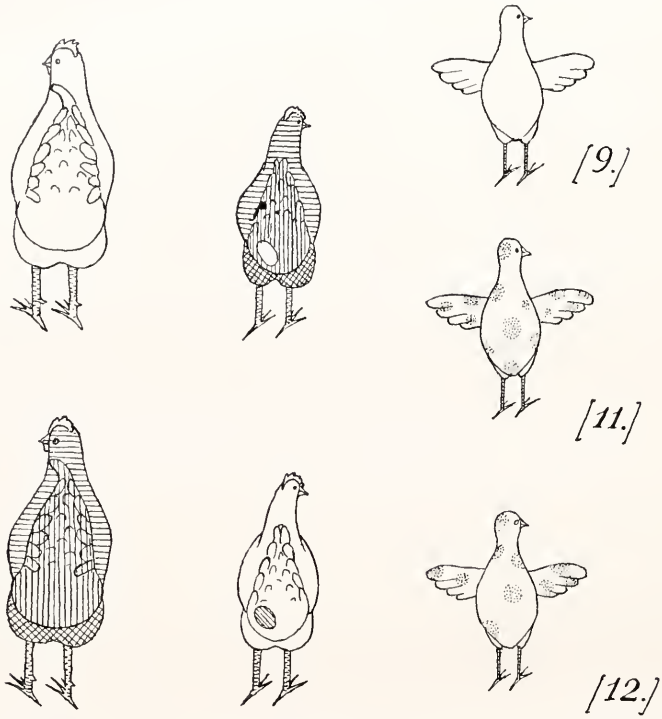


Fig. 176.
Schematische Darstellung von Guthries Transplantationen der Hühnerovarien. Nach Guthrie aus Godlewski.

12 schwarz und weiße Küken. Es soll also die Farbe der Mutter auf die fremden Eier einen derartigen Einfluß geübt haben, daß sie die Fähigkeit sie zu zeigen auf die Nachkommenschaft vererbten. Schon a priori erscheint nun dieses Resultat höchst unwahrscheinlich, wenn wir uns an die mendelistischen Tatsachen über die Farbvererbung erinnern. Und in der Tat hat auch kein anderer Untersucher, der die

zahlreichen Fehlerquellen zu vermeiden suchte, ein positives Resultat erhalten (Davenport für Hühner, Castle für Kaninchen). Nach unseren obigen allgemeinen Erörterungen ist ein Erfolg aber auch nur zu erwarten, wenn so vorgegangen wird, daß an einem Tier durch äußere Bewirkung eine ungewohnte somatische Veränderung hervorgerufen wird, und dann diesem Tier die Geschlechtsdrüse eines Normaltieres eingesetzt wird. Solche Versuche liegen bisher nur von seiten Kammerers vor, der ihre Resultate für positive hält. Allen kritischen Einwänden gegenüber scheinen sie uns aber noch nicht bestehen zu können.

Unsere Vorfrage ist somit dahin zu beantworten, daß in der Tat eine Stoffleitung zwischen Soma und Geschlechtszellen besteht. Von der Überlieferung einer neuen Substanz, bis zum Entstehen eines neuen Erbfaktors ist allerdings noch ein weiter Weg, und es fragt sich nur, wie es mit den Tatsachen steht, die einen solchen Vorgang, eine somatische Induktion, beweisen sollen.

Die Beantwortung der Frage muß uns zur Betrachtung einer Auswahl aus all dem Material führen, das man als Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften vorgebracht hat. Es lassen sich wohl die wesentlichen Erwerbungen, die der Organismus im individuellen Leben machen kann, bei den nicht scharf voneinander abzugrenzenden Gruppen der Veränderung durch Gebrauch und Nichtgebrauch, der Instinktvariationen, und der allgemeinen Beeinflussung durch die Lebenslage unterbringen. Dazu kämen noch die mehr unnatürlichen Experimentaleinwirkungen wie künstliche Krankheitserregung und Verstümmelung. Wir dürfen letztere beiden Punkte aber wohl beiseite lassen, weil das Material, das sich mit ihnen befaßt, teils in der Fragestellung, teils in den Resultaten zu unklar ist, andererseits aber auch für die engeren Erblichkeits- und Artbildungsprobleme nicht allzu wesentlich erscheint.

Sicherlich ist die Gruppe der Neuerwerbungen durch Gebrauch und Nichtgebrauch, also das Gebiet, das dem engeren Lamarckismus zugrunde liegt, diejenige, in der man für unser Problem die bedeutungsvollsten Resultate erwarten sollte, auch fordern müßte. Gerade hier haben aber bisher die experimentellen Studien, wenigstens wenn man einen einigermaßen kritischen Maßstab anlegt, noch ziemlich versagt.

Indirekte Anhaltepunkte gibt es ja dafür in Fülle, auch Experimente, bei denen aber eine Voraussetzung immer im Gebiet des Phylogenetischen, also der Unsicherheit, liegt. Sehr interessant sind ja zweifellos Tatsachen von der Art der folgenden. Schon Darwin wies darauf hin, und Semon hat es neuerdings wieder untersucht, daß bei menschlichen Embryonen die Fußsohlenhaut schon viel dicker angelegt wird, als die des übrigen Körpers. Da die Verdickung und Verhornung dieser Stelle als eine Erwerbung durch die Benutzung beim aufrechten Gang betrachtet werden muß, wäre also eine durch Gebrauch erworbene Abänderung erblich geworden. Ein ganz ähnlich liegender Fall ist der der Karpalschwiele beim Warzenschwein Phacochoerus. Dieses sucht abweichend von allen seinen Verwandten seine Nahrung, indem es auf den Handgelenken liegend rutscht, mit den Hinterbeinen nachstemmt und so im Boden wühlt. Dementsprechend ist auch das Karpalgelenk mit einer hornigen Schwiele versehen, einer Stelle, an der auch die Haare fehlen. Leche fand nun, daß schon beim Embryo diese Stelle deutlich kenntlich ist und mit verdickter Haut, der die Haaranlagen fehlen, angelegt wird; und da man annehmen muß, daß die Schwiele durch den Reiz beim Rutschen einst entstand, so wäre eine einst erworbene Eigenschaft erblich geworden. Das gleiche kann man erschließen, wenn Kükenthal berichtet, daß die Zähne der Halicore schon vor der Geburt ihre Kauflächen anlegen; denn solche Kauflächen entstehen durch Abkauen von Höckerzähnen, und die Zähne der Halicore werden ebenfalls als Höckerzähne angelegt, bilden aber durch Resorption der Höcker schon embryonal jene Flächen aus. Und um auch eine entsprechende aber entgegengesetzt gerichtete Reaktion zu nennen, so ist bekannt, daß die Saatkrähe eine nackte, von Federn entblößte Schnabelbasis hat, und man kann sich vorstellen, daß dies durch das Abstoßen beim Wühlen in der Erde bewirkt wird. Junge Nestvögel haben nun zwar die betreffenden Federn, sie fallen aber auch ab, wenn der Vogel in der Gefangenschaft gar keine Gelegenheit zum Graben hat.

Und nun auch noch ein dem Pflanzenreich entnommenes Beispiel, das der gleichen Gruppe zugesellt werden muß. Viele Pflanzen, wie die Mimosen, Akazien, zeichnen sich durch die Fähigkeit aus, in 12 stün-

digem Rhythmus Schlafbewegungen auszuführen, z. B. durch Zusammenfalten ihrer Blätter. Man könnte annehmen, daß diese Bewegungen direkt durch den Lichtreiz ausgelöst werden. Semon zeigte aber, daß das nicht allein zutrifft. Werden junge Keimpflanzen von allem Anfang an in einem unnatürlichen Beleuchtungsrhythmus gehalten, etwa alle 6 Stunden von Hell zu Dunkel wechselnd, oder nur alle 24 Stunden, so zeigen sie ihre Bewegungen zwar auch in dem neuen Rhythmus, daneben erscheint aber auch der altererbte 12stündige. Läßt man nun den künstlichen Rhythmus aufhören und hält die Pflanzen in andauernder Dunkelheit oder andauerndem Licht, so geht der 12stündige Rhythmus immer noch weiter, er ist also wirklich erblich fixiert. Man muß aber annehmen, daß er einmal in früheren Zeiten von den Pflanzen erworben wurde und mit der Zeit sich erblich fixierte. Der Weg, auf dem das denkbar wäre, wird durch die Nachwirkung von Reizen gezeigt; so können etwa bei Pflanzen durch intermittierende geotropische Reizungen auf dem Klinostaten abwechselnde Wachstumsperioden erzeugt werden, die auch nach Aufhören des Reizes noch eine Zeitlang anhalten.

Damit seien aber genügend Beispiele für diese Art der Argumentation gegeben. Daß sie unseren jetzigen kritischen Ansprüchen, die verlangen, daß sämtliche Faktoren eines Experiments bekannt sind, jedenfalls in der Gegenwart liegen, nicht in phylogenetisch zurückliegenden Perioden, nicht genügen können, liegt auf der Hand. Denn niemand wird es widerlegen können, daß alle jene Eigenschaften, die vom Organismus einst erworben werden „mußten", nicht auch als plötzliche und zufällige Sprünge direkt vom Keimplasma aus entstanden sein können. Und da die Versuche, die angestellt wurden, um besonders auch die Vererbung von Veränderungen durch Nichtgebrauch, etwa bei Sehorganen, zu beweisen, in ihren Resultaten noch derart sind, daß sie einer kritischen Prüfung nicht standhalten können, so muß gerade dieses wichtige Kapitel, die Vererbung von Wirkungen des Gebrauchs und Nichtgebrauchs, als für die Lösung des Problems nicht entscheidend ausgeschaltet werden.

Viel besser dagegen sieht es aus, wenn wir die Instinktvariationen ins Auge fassen, die neu erworben und dann vererbt wurden. Gerade

auf diesem Gebiete besitzen wir aus neuerer Zeit eine Anzahl experimenteller Studien, die höchst bemerkenswert sind, wenn auch ihre Beweiskraft nicht voll genügend erscheint. Da müssen zunächst die Versuche von Schröder an Insekten erwähnt werden. Der kleine Weidenblattkäfer Phratora vitellinae L. lebt auf glattblättrigen Weiden und der Schwarzpappel, deren Blattunterseite von den Larven skelettiert wird. Solche Larven wurden nun auf einen Strauch einer Weidenart mit filzhaarigen Blättern, der rings nur von andersartigen Gewächsen umgeben war, gesetzt. Sie schoben dann die Filzhaare mit dem Kopf vor sich her und benagten in gewohnter Weise das Blattgewebe, manchmal auch, indem sie minenartige Gänge an der Blattunterlage gruben. Als dann die Käfer ausschlüpften, wurde dicht an die filzhaarige eine glattblättrige Pflanze gerückt. Es wurden dann an erstere Pflanze 127, an letztere 219 Eigelege angeheftet. Letztere wurden dann wieder auf die filzblättrige Pflanze übertragen, wo sich die nächste Generation entwickelte, bei der das Experiment wiederholt wurde; sein Ergebnis war 104 Gelege auf den filzhaarigen, 83 auf den glatten Blättern. Im kommenden Jahr war dann das Verhältnis 48 : 11 zugunsten der filzhaarigen Pflanze. In der nächsten Generation wurden nur 15 Gelege, aber ausschließlich an der filzhaarigen Pflanze abgelegt. Wenn man aus diesem Versuch auch noch nicht einen Beweis dafür ablesen kann, daß eine künstliche Instinktveränderung erblich geworden war — es fehlt ja vor allem der Kontrollversuch, der zeigen müßte, daß normal gehaltene Tiere nicht auf die angerückte filzblättrige Pflanze übergehen — so deutet er doch in die Richtung, in der solche Versuche sich bewegen müssen. Und das gleiche gilt für den folgenden Versuch des gleichen Autors. Es fiel ihm vor seinem Hause an einer Dotterweide die große Zahl der zu einer kegelförmigen Tasche umgewandelten Blattenden auf, die von der Raupe der Motte Gracilaria stigmatella F. herrührten. Sie werden so hergestellt, daß die Raupe eine Anzahl Fäden quer zur Richtung der Mittelrippe an der Blattunterseite in 3—4 cm Entfernung von der Blattspitze spinnt. Dann werden quer dazu Fäden gezogen, die immer mehr angespannt werden, so daß sich die Blattspitze immer mehr gegen die Blattunterseite schlägt. Dann wird diese durch weitere Fäden eingerollt und die Öffnungen

an beiden Enden verschlossen. Durch Abschneiden sämtlicher Blattspitzen wurde den Raupen nun die Möglichkeit genommen, ihre typischen Wohnungen zu bauen. Es wurden dann von 91 Wohnungen 84 in Form ein- oder doppelseitiger Rollungen des Blattrandes gebaut. Die nächste Generation befand sich in der gleichen Situation und bildete auf gleiche Weise 43 Wohnungen. Die folgende kam nun wieder auf normale Blätter und da waren von 19 Wohnungen wieder 15 vom ursprünglichen Typus, 4 aber waren durch Blattrandrollung hergestellt. Auch diesen an sich interessanten Versuch kann man nur als einen Fingerzeig, nicht als einen Beweis für vererbte Instinktveränderung betrachten, da ja auch normalerweise Individuen vorkommen, die in anderer Weise bauen, die Zahlen der Schlußgeneration zu niedrig sind und weitere Generationen nicht vorliegen.

Auf wesentlich breiterer Basis sind dagegen Versuche an Amphibien ausgeführt, deren Betrachtung wir uns jetzt zuwenden. Sie schließen alle mehr oder minder eng an Experimente an, die Marie von Chauvin in den 70er und 80er Jahren des letzten Jahrhunderts ausführte. Speziell in bezug auf Instinktvariation ist der folgende Versuch viel besprochen worden. Bekanntlich stellt der mexikanische Axolotl eine neotenische Larve des Molchs Amblystoma tigrinum dar, d. h. also ein Tier, das im Larvenzustand geschlechtsreif werden kann, indem es dauernd im Wasser bleibt, die Kiemenatmung und andere Anpassungen an das Wasserleben beibehält, die Metamorphose, die es typischerweise beim Übergang zum Landleben und zur Lungenatmung durchmacht, ganz aufgibt. Durch geeignete Zwangsmittel können nun solche Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien noch zur Metamorphose gezwungen werden. Es wurden nun in einem der Versuche solche künstlich metamorphosierte Amblystomen zur Geschlechtsreife herangezogen und ihre Nachkommenschaft unter solchen Bedingungen gehalten, daß normale Axolotl dabei niemals zur Metamorphose schreiten würden. Nach einem Jahr trat nun bei diesen Tieren eine Reduktion der Kiemen, also der Beginn der Metamorphose, ein, und als 20 Tieren die Möglichkeit ans Land zu gehen gegeben war, metamorphosierten sie sofort, ein Tier sogar in der kurzen Zeit von 10 Tagen, was sonst nie beobachtet worden war. Es scheint also die Neigung zur Metamor-

phose nach künstlicher Induktion erblich geworden zu sein. Daraus allerdings einen Beweis für die Vererbung einer Instinktvariation abzuleiten, geht wohl zu weit. Denn abgesehen davon, daß nur eine Generation vorliegt, ist ja das Metamorphosieren der ursprüngliche Instinkt, der nicht verloren gegangen ist, sondern nur durch die abnorme Lebenslage gehemmt wird, so daß sein Wiedererwecken nicht gut als Instinktveränderung bezeichnet werden kann. Viel eher könnte man aus der von Kammerer erwähnten Tatsache, daß die nun schon so lange aus stets neotenischen Formen gezüchteten Axolotl des Handels kaum mehr mit Gewalt zur Metamorphose zu bringen seien, einen derartigen Schluß ziehen. Ob diese Tatsache aber richtig ist, kann angesichts der Schwierigkeiten, die der Versuch überhaupt bietet und die Frl. von Chauvin nur durch große Erfahrung, Ausdauer und individuell verteilte Sorgfalt überwand, zunächst nicht ohne weiteres angenommen werden. Und schließlich bleibt, solange nicht erwiesen ist, daß jener Versuch immer oder doch oft gelingt, der schwerwiegende Einwand bestehen, daß unter dem vorher nicht analysierten Material sich eine Rasse (Linie) fand, die sich durch größere Neigung zur Metamorphose auszeichnete.

Ganz ähnliche, wenn auch im Wesen entgegengesetzte Versuche werden nun von Kammerer für die Geburtshelferkröte Alytes obstetricans berichtet. Dort kommen in der Natur neotenische Larven nicht vor. Im Experiment konnte nun durch Einwirkung von Dunkelheit, Kälte, Luftreichtum oder vorzeitiges Herausschneiden der Larve aus den Eiern ein starkes Hinausschieben der Metamorphose erzielt werden, in einem Fall sogar durch kombinierte Einwirkung dieser Bedingungen ein Tier gezüchtet werden, das in larvalem Zustand schließlich geschlechtsreif wurde. Durch künstliche Befruchtung seiner Eier mit dem Samen eines normalen Männchens wurde eine Nachkommenschaft erzielt, die zurzeit der Veröffentlichung des Versuchs schon $1\frac{1}{2}$ Jahr alt war ohne zu metamorphosieren. Auch dieser Versuch wird bis jetzt allerdings nicht allen Anforderungen gerecht, da es nicht erwiesen ist, daß das eine ganz neotenische Individuum als Folge des Experiments auftrat und nicht einen Sport darstellt. Kommen doch solche auch sonst in ganz normalen Kulturen vor; so konnte R. Hertwig vier

derartige riesengroße Larven aus einer gewöhnlichen Froschkultur erhalten.

Und ein entsprechendes Beispiel auf botanischem Gebiet ist wie schon erwähnt durch Wettstein bekannt geworden. Er fand in der Natur zweifellos durch Mutation entstandene Exemplare von Ranunculus alpestris, die anstatt zu perennieren einjährig waren, was sonst hier wie bei anderen Alpenpflanzen nicht vorkommt; und diese Neotenie erwies sich als voll erblich.

Auf wesentlich sichererem Boden stehen dagegen Versuche, die Kammerer wieder an der Geburtshelferkröte ausführte und die sich auf die Veränderung eines normalen Fortpflanzungsinstinktes beziehen. Unsere heimischen Amphibien legen ja bekanntlich ihre Eier ins Wasser ab, wo sie sich zu kiementragenden Larven entwickeln. Die Geburtshelferkröte macht nun von dieser Regel eine Ausnahme, indem sie sich am Land begattet und auch dort ihre Eier abgibt, die sich dann das Männchen, das sie dem Weibchen aus der Kloake ziehen hilft — die Geburtshilfe — um die Hinterschenkel wickelt, wo sie durch ihre eintrocknende Gallerte kleben bleiben. Das Männchen schleppt sie dann mit sich herum, bis die Larven reif zum Ausschlüpfen sind, was im Wasser geschieht, in das sich das Männchen um diese Zeit begibt. Die frischgeschlüpften Larven haben dann schon keine äußeren Kiemen mehr, wie sie die jungen Larven anderer Amphibien besitzen. Es wurden nun Geburtshelferkröten in erhöhter Temperatur gehalten und dadurch veranlaßt sich mehr im Wasser aufzuhalten, wo sie sich begatteten und Eier ablegten. Dort quillt aber deren Gallerte auf, so daß das Männchen nicht imstande ist, sie sich anzuheften und die gewohnte Brutpflege zu üben. Im Laufe einiger Brutperioden sind die Tiere an diese Fortpflanzungsart gewöhnt und die Eier entwickeln sich im Wasser in einer Weise, die sich mehr der der übrigen Amphibien nähert, vor allem werden kleinere Eier abgelegt, die schwarz statt gelb sind. Die Tiere aus diesen Wassereiern nun zeigten auch in normalen Bedingungen nicht den Instinkt zur Brutpflege, sondern legten von selbst ihre Eier ins Wasser ab, und das gleiche geschah in 2 weiteren Generationen. Ja, in der dritten, also Urenkelgeneration, waren die neuen Fortpflanzungsinstinkte so stark, daß die Männchen sogar von selbst

im Wasser die Begattung ausübten. Merkwürdigerweise entwickelten sich bei ihnen dann die bei anderen Lurchen zum Festhalten des Weibchens dienenden Daumenschwielen, die ihnen sonst fehlen. Die künstlich den Tieren aufgezwungene Instinktabänderung hatte sich also als erblich erwiesen. Daß in diesem Fall das neue Merkmal auch wirklich in den Bestand der Erbmasse eingegangen ist, geht daraus hervor, daß bei Kreuzung von Tieren ohne Brutpflegeinstinkt mit solchen, die ihn besitzen, die Eigenschaft sich nach den Mendelschen Gesetzen vererben soll. Man hat gegen die Beweiskraft dieses Versuchs eingewandt, daß die ererbte Reaktionsnorm der Alytes nicht die Geburtshilfe ist, sondern die Fähigkeit unter bestimmten Bedingungen die Geburtshilfe auszuüben, unter anderen nicht. Wenn aber die damit zusammenhängenden Modifikationen sich in der nächsten Generation steigern bzw. wenn die verändernden Bedingungen weggelassen werden, noch nachwirken, so zeige das nur, daß es Modifikationen gäbe, die erst in der nächsten Generation voll zur Wirkung kommen. Das Prinzip dieser Argumentation scheint uns eine unheimliche Verwandtschaft mit der Vorstellung der alten Embryologen zu haben, daß die ganze Menschheit ineinandergeschachtelt im Ei der Eva lag.

Wir haben oben als dritte Gruppe, die für die Vererbung von Neuerwerbungen des Organismus in Betracht kommt, die Beeinflussung der Organisation bezeichnet, die durch eine Veränderung der Lebenslage hervorgerufen wird. In letzter Linie gehören allerdings ja auch die vorher besprochenen Gebiete der Veränderung durch Gebrauch und Nichtgebrauch, wie der Instinktabänderung hierher. Im Fall der Geburtshelferkröte z. B. war der neue Instinkt ja eine Folge der veränderten Lebensbedingungen, daher mit ihm auch eine ganze Reihe von Lebenslagevariationen verbunden waren. Sie führen uns am einfachsten zu einer Besprechung dieses Punktes über. Die Lebenslage, in der die Alyteslarven aufgezogen werden, übt auf ihre Gesamtorganisation einen sehr stark umgestaltenden Einfluß aus, wie uns das schon früher auch für die Axolotl bekannt wurde. So legen die Kröten, die künstlich veranlaßt wurden, ins Wasser zu legen, mehr Eier, die kleiner sind und dunkler gefärbt. Während ferner im normalen Zustand Larven ausschlüpfen, die bereits innere Kiemen haben, schlüpfen jetzt Larven

auf frühem Zustand mit einem äußeren Kiemenbüschel aus, wie es auch bei anderen Amphibien der Fall ist. Die nach der Metamorphose erwachsenen Tiere besitzen aber eine viel bedeutendere Körpergröße. War nun in den folgenden Generationen der Instinkt, ins Wasser zu legen, wie eben berichtet, erblich geworden, so wurden noch kleinere und noch dunklere Eier abgelegt. Aber auch die Lebenslagevariationen hatten sich so gesteigert, daß an Stelle der normalerweise nur vorhandenen einen Kieme sich an allen drei Kiemenbogen Kiemenbüschel zeigten. Die künstlich hervorgerufene Lebenslagevariation war also in mehreren Generationen gesteigert worden, also vielleicht auch in ihrer Grundlage erblich fixiert. Natürlich ist es in einem solchen Fall sehr schwer zu sagen, was erblich ist, da bei Aufhören der betreffenden Lebenslage, also in diesem Fall Entwicklung auf dem Land, dieser Faktor wieder die ihm zugeordnete Lebenslagevariation hervorruft, also entgegengesetzt wirkt. Zunächst kann man daher nur sagen, daß in der Tat hier eine Reiznachwirkung vorliegt.

Zunächst wollen wir noch einige Beispiele kennen lernen, die die Erblichkeit von Lebenslagevariationen betreffen. Auch hier haben in der Diskussion, besonders der Neolamarckisten, eine ganze Anzahl von Fällen eine Rolle gespielt, die jenen oben erwähnten zur Seite zu stellen sind, bei denen der Erwerb der Eigenschaft, in diesem Fall der Lebenslagevariation, nur als phylogenetische Tatsache gelten kann. Um nur ein Beispiel zu nennen, so sei auf die bekannten Angaben von Cieslar über das Wachstum von alpinen Fichten und Lärchen hingewiesen. In den Alpen wachsen diese Bäume langsam und bilden dementsprechend dünne Jahresringe. Wurden ihre Samen in der Ebene ausgesät, so behielten sie trotzdem die gleiche Eigentümlichkeit; sie ist also erblich, obwohl sie einmal in den Alpen als Lebenslagevariation erworben sein muß. Allerdings besagen die Versuche von Nägeli an alpinen Hieraciumarten gerade das Gegenteil, indem sie in der Ebene sofort die Charaktere der nichtalpinen Formen annahmen, wie wir es früher schon ebenso für die Standortsvarianten von Towers Koloradokäfern gehört haben. Es dürfte allerdings gerade in dieser Richtung ein Gebiet für aussichtsreiche Versuche, besonders im Pflanzenreich liegen. Denn dafür, daß doch vielleicht erbliche Veränderungen so in

gar nicht zu langen Zeiträumen erzielt werden können, spricht mancherlei. So berichtet Bordage, daß auf der Insel Réunion die seit etwa 150 Jahren eingeführten Pfirsichbäume ihre Blätter nicht mehr richtig abwerfen und daß sie dieses „Anpassungsmerkmal" auch beibehalten, wenn sie in kälteren Regionen angepflanzt werden. Es ist zu hoffen, daß die Versuche, die jetzt in Amerika in größtem Maßstabe in besonderen Gebirgs-, Wüsten-, Meerlaboratorien über solche Fragen angestellt werden (Mc Dougal), die erwünschte Klärung bringen werden.

Für die exakte experimentelle Beantwortung der Frage der Erblichkeit von künstlich erzeugten Lebenslagevariationen kommen natürlich alle jene Veränderungen ebenso in Betracht, die im Rahmen der normalen Variationskurve liegen, wie solche, die weit von ihr abliegen. Denn wir haben früher bereits gehört, daß die ersteren gewöhnlich nicht erblich sind, aber auch die letzteren, die extremen oder diskontinuierlichen Variationen nicht erblich zu sein brauchen, wie die Langschen Helixbefunde zeigten und wie es auf botanischem Gebiet besonders von Klebs gezeigt wurde. Nach den Erfahrungen der Mutationslehre ist es allerdings nicht unwahrscheinlich, daß Variationen eine größere Aussicht haben, erblich zu werden, wenn sie weit von der normalen Variationsbreite abliegen, und so erscheinen solche Versuche am ehesten aussichtsvoll, die künstlich Lebenslagevariationen erzeugen, welche normalerweise nicht verwirklicht sind. Man muß sich aber dabei, wie Klebs mit Recht hervorhebt, davor hüten, derartige Charaktere ohne weiteres als neue zu bezeichnen, d. h. als durch die Anwesenheit besonderer Erbeinheiten bedingte. Das braucht durchaus nicht der Fall zu sein: sie sind oder können vielmehr Glieder der Variationsreihe sein, die in Potenz vorhanden sind und nur deshalb gewöhnlich nicht auftreten, weil der adäquate Reiz fehlt. Jene früher erwähnten Charaktere des Landtieres, die Frl. von Chauvin ihren Axolotln aufzwang, und die sie rückläufig wieder in die Charaktere des Wassertieres verwandelte, illustrieren gut diese Potenz für ungewohnte, diskontinuierliche Variationen, die in der Erbmasse eben auch als Anlage vorhanden sind und nur durch Lebenslagewirkung realisiert werden können, wenn die Form über die Anlagen verfügt. Oder anders ausgedrückt: Unter den Erbeinheiten einer Form sind auch solche, die es

bedingen, daß eine bestimmte extreme Variation, etwa die Göbelschen Wasserblätter bei Landpflanzen, auf adäquaten Reiz hin auftreten kann: kurz, es wird, wie schon so oft gesagt, die Reaktionsnorm vererbt. Es ist nun die Frage, ob es entweder durch einen besonders starken Reiz oder auch die Summation von Reizen gelingt, eine solche Variante hervorzurufen, die erblich wird, d. h. aus der Reaktionsnorm *A* die Norm *B* zu machen. In dem mehrfach benutzten Beispiel wäre dann der Effekt der, daß auch auf dem Lande die Wasserblätter bestehen bleiben. Daß die meisten Versuche, die eine Erblichkeit von Lebenslagevariationen beweisen wollen, sich daher derartiger extremer, diskontinuierlicher Variationen bedienen, ist begreiflich. Wir haben aber früher gesehen, daß man diskontinuierliche Variationen, sobald sie erblich sind, als Mutationen bezeichnet, und so bemerken wir jetzt, ebenso wie früher schon, daß die Frage nach der Vererbung von Lebenslagevariationen zum Teil identisch ist mit der Frage nach der Erzeugung der Mutationen oder richtiger der Überführung nicht erblicher diskontinuierlicher Variationen, Modifikationen oder Fluktuationen in erbliche Mutationen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß für gewöhnlich solche Versuche, besonders im Pflanzenreich, erfolglos sind. Daraus zu schließen, daß sie erfolglos sein müssen, wäre aber voreilig.

Betrachten wir nun als Typus solcher Experimente die Versuche, die Kammerer über Farbvariationen beim Salamander ausführte und die auch von in der Natur vorkommenden nicht erblichen, kontinuierlichen Variationen oder Modifikationen ausgehen, sie aber dann künstlich über das natürliche Maß hinaus steigern, um sie dabei erblich werden zu lassen.

Beim schwarz und gelb gefleckten Feuersalamander läßt sich die Färbung durch die äußere Umgebung beeinflussen. Es ist das nicht etwa ein physiologischer Farbwechsel, wie er bei so vielen Tieren fast momentan eintritt, sondern eine ganz langsam im Lauf von Jahren erfolgende Veränderung des Zeichnungsmusters, indem entweder die gelben Hautteile auf Kosten der schwarzen oder umgekehrt sich vergrößern. Werden also die Salamander auf gelbem Grund erzogen (auch Temperatur und Feuchtigkeit spielen eine Rolle) so werden sie schließlich durch Zusammenfließen der Flecken sehr viel gelber als ihre normalen

Geschwister, auf schwarzem Grund aber sehr viel schwärzer (Fig. 177, *a—d*, 178 *a—c*). Wird dann die Nachkommenschaft solcher veränderter Tiere wieder in gleicher Weise beeinflußt, so wird die Wirkung noch

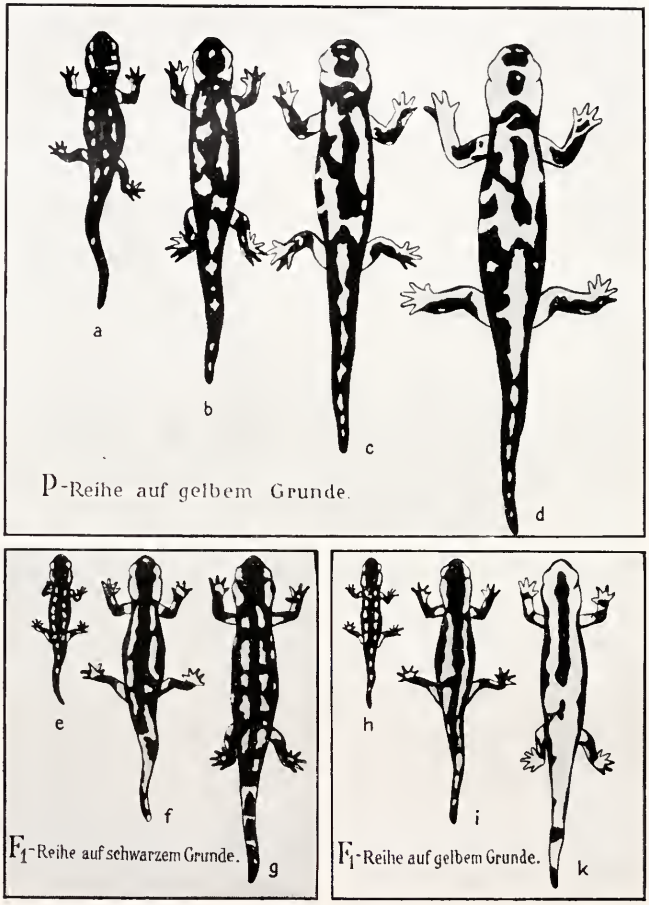


Fig. 177.
Oben experimentell gelb gemachte Feuersalamander. Unten deren Nachkommen bei Zucht auf schwarzem und auf gelbem Grunde. Nach Kammerer.

stärker, man erhält schließlich fast ganz gelbe oder schwarze Tiere (Fig. 177 *h*, *i*, *k*, 178 *e*, *f*). Wächst die Nachkommenschaft wieder unter normalen Bedingungen auf, so ist sie immer noch viel gelber oder

Fig. 178.
Feuersalamander: *a* forma typica, *d* forma taeniata, beide aus der Natur. *b* künstlich gelb und *c* künstlich schwarz gemachte forma typica. *e* Nachkommen von *b*, in gleichen Bedingungen erzogen, ebenso *f* (noch jung) von *c*. Alle außer *d* nach Kammerer.

schwärzer als die Kontrolltiere (Fig. 177 *e*, *f*, *g*). Merkwürdigerweise zeigen die Nachkommen künstlich veränderter Tiere nun eine ganz

symmetrische Zeichnung mit zwei Längsstreifen am Rücken (Fig. 177 *e-k*, 178 *e*). Genau die gleiche Form der Zeichnung ist aber bei der var. taeniata aus der Natur bekannt (Fig. 178 *d*), wo sie sich rein vererbt. Damit ist nun die Möglichkeit einer sehr exakten Untersuchung der Erblichkeitsfrage gegeben. Kammerer fand, daß bei Kreuzung der beiden Naturrassen die Fleckung (= f. typica, Fig. 178 *a*) über die Streifung (= f. taeniata, Fig. 178 *d*) dominiert und in F_2 Spaltung 3 : 1 eintritt. Ist die künstlich induzierte Streifung erblich geworden, so muß sie sich also bei Kreuzung mit f. typica ebenfalls wie ein Mendelsches Rezessiv verhalten, bei Kreuzung aber mit f. taeniata muß es so sein, als ob taeniata rein gezüchtet würden. Das ist aber beides nicht der Fall. In ersterem Fall soll eine Art Mittelform entstehen, die in F_2 nicht spaltet und allmählich zur f. typica zurückkehrt, im zweiten Fall entstehen in F_1 nur f. typica, wie es zu erwarten ist, wenn die Streifung der veränderten Tiere nur eine nicht erbliche Modifikation ist. (Fleckung dominiert ja über Streifung.) Es war also in dem Versuch zwar der Phänotypus der f. taeniata erreicht worden, der Genotypus war hingegen der der typica. (Kammerer selbst zieht unbegreiflicherweise den entgegengesetzten Schluß.) Die Versuche haben aber auch in bezug auf unser Problem ein positives Resultat: Denn es war einmal eine Nachwirkung der Induktion auf 2 Generationen erwiesen und dann gezeigt, daß als Folge der Induktion in der nächsten Generation eine diskontinuierliche Eigenschaft, die in der Natur durch einen mendelnden Faktor bedingt wird, nämlich die Streifung, als Modifikation auftrat. Das ist allerdings keine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft, es kann aber der Anfang dazu sein; was nötig wäre, um sie zu vollenden, um die Modifikation Streifung in die Mutation Streifung überzuführen, wissen wir nicht.

Schon in diesem Fall mußte die experimentell erzeugte Lebenslagevariation, wenigstens die Streifung der Nachkommenschaft, als eine diskontinuierliche Variation bezeichnet werden. Das bietet nun einen Übergang von den gewöhnlichen kontinuierlichen Variationen zu den in der Variationskurve nicht verwirklichten, nur unter der Wirkung besonderer Reize auftretenden diskontinuierlichen Variationen, in deren Natur es an und für sich noch nicht liegt, erblich zu sein, wie etwa das

Beispiel der linksgewundenen Helix zeigte, wenn auch, wie schon mehrfach erwähnt wurde, es wohl wahrscheinlich ist, daß sie leichter dazu neigen mögen, erblich zu werden. Aus den Versuchen, die mit derartigen unnormalen Lebenslagevarianten ausgeführt wurden, hat sich denn auch schon manches bemerkenswerte Resultat ergeben.

Um zunächst wieder einmal einen Fall aus dem Gebiet der Botanik zu erwähnen, so sei an jene interessanten Untersuchungen von Klebs erinnert, die sich mit der Erzeugung ungewöhnlicher Variation befaßten und die wir bei Betrachtung der Variabilität schon genau kennen lernten. Es hatte sich dabei ergeben, daß durch besondere Einwirkung äußerer Bedingungen Varianten erzielt werden konnten, die sonst nicht verwirklicht sind, und so muß sich daran weiterhin die Frage anschließen, ob derartige künstliche diskontinuierliche Varianten, also neu erworbene Eigenschaften, erblich sind. Bei den jetzt zu besprechenden Studien an Sempervivumarten wurde nun als extremer Lebenslagefaktor zur Erzeugung ungewohnter Varianten ein anderer Reiz benutzt. Es wurden nämlich die normalen Blütenstände abgeschnitten, nachdem festgestellt war, daß sie in ihren Eigenschaften eine normale Variationsreihe zeigen, und dann die neu entstehenden (regenerierten) Blüten untersucht. Dabei zeigte es sich, daß diese jetzt eine Unmenge von sonst nicht vorkommenden Varianten zeigten, wie Verschiebungen in der Zahl der Blütenorgane oder Blumenblattform der Staubfäden (Petalodie). Alles in allem traten bei 85,8% der Blüten derartige Anomalien auf, während normalerweise sich nur 22% abweichender Blüten finden, deren Abweichungen außerdem viel geringer sind. Aus jenen veränderten Blüten wurden nun Nachkommen gezogen und diese jahrelang, bis sie zum Blühen kamen, in den normalen Bedingungen gehalten, die für diese Pflanzenart typisch und günstig sind. Von den 3 veränderten Mutterpflanzen, deren Samen benutzt wurden, ergaben nun 2 wieder normale Nachkommen, wenn sich auch schon einige Variationen bei ihnen zeigten, die sonst nicht angetroffen werden. Von den Nachkommen der 3. Pflanze waren 7 zwar typisch gebaut, wiesen aber wieder wesentlich mehr Anomalien, d. h. extreme Varianten auf, als es sonst der Fall ist. Die übrigen vier Exemplare erwiesen sich aber als stark verändert und zwar in der gleichen Art wie

die Mutterpflanze, also Erhöhung der Variationsbreite, Verschiebung des Mittelwertes (für die Zahl der Blütenorgane) nach der Minusseite, reiches Auftreten von petaloiden Staubblättern, kurz dem Vorhandensein aller der der Mutterpflanze induzierten Anomalien, die hier bei den Tochterpflanzen in 64—100% der Blüten sich fanden. Es spricht also alles dafür, daß bei jenen 4 Pflanzen die Abänderung des Blütenbaues erblich geworden war. Wenn wir früher schon gegebene Begriffsbestimmungen auf diese Versuche anwenden, so ist das Resultat dies, daß die Pflanze als Erbanlage auch die Reaktionsnorm besitzt, auf bestimmte Reize, etwa den Wundreiz hin mit der Erzeugung anormaler Vegetationsorgane, diskontinuierlicher Varianten zu reagieren, etwa so wie Schmetterlinge bei extremen Temperaturen stets mit Melanismus reagieren. Erhalten jene Varianten sich aber in der Nachkommenschaft, so besagt das, daß in der Erbmasse eine derartige Veränderung vorgegangen ist, daß das, was vorher nur eine ungewöhnliche Reaktion war, jetzt im Gefolge somatischer Veränderungen, die die Reaktion hervorriefen, zum Typus wurde, also die Reaktionsnorm *A* in die Norm *B* übergeführt war. Mit der Bezeichnung „vegetative Mutation" für die ursprünglichen Veränderungen der Blüten würde nichts weiter gewonnen sein. Allerdings liegt auch hier erst eine Generation vor; es fehlt auch nicht an anderen Einwänden gegen die Tragweite der Versuche, die sich vor allem auf das Ausgangsmaterial beziehen, welches als Bastard gilt. Aber gerade dies erscheint hier deshalb besonders gut analysiert, weil es ja zuerst normal geblüht hatte und dann erst nach Entfernung jener Blüten die veränderten erzeugt hatte. Das Ergebnis der Versuche steht aber auch in Übereinstimmung mit anderen bald zu erwähnenden botanischen Experimenten, nicht minder auch mit Tierversuchen, von denen wir jetzt die wichtigsten schildern wollen.

Am meisten bekannt geworden sind die Versuche, die Kammerer an unseren heimischen Salamanderarten ausführte, die sich auf Variationen der gesamten Fortpflanzungsart beziehen. Es kommen bei uns bekanntlich zwei Salamanderarten vor, der gelbgefleckte Feuersalamander, Salamandra maculosa, und der schwarze Alpensalamander, Salamandra atra. Ersterer bewohnt das Tiefland, vor allem das Mittel-

gebirge, bis etwa 1000 m Höhe, letzterer das Hochgebirge. Entsprechend dieser Verschiedenheit der Lebenslage ist die Art der Fortpflanzung auch eine verschiedene. Beim Feuersalamander entwickeln sich gleichzeitig 14—72 Larven im Uterus und werden dann mit gut entwickelten äußeren Kiemen und einem Ruderschwanz ausgestattet ins Wasser abgesetzt, wo sie dann nach einer Zeit, indem sie ans Land gehen, zum Salamander metamorphosieren. Der Alpensalamander dagegen bringt typisch nur ein paar Junge zur Welt. Zwar gehen auch viele Eier in den Uterus über, sie zerfallen aber dort und bilden einen Nahrungsbrei für die einzige Larve, die in jedem Uterus zur Entwicklung gelangt. Sie macht nun ihre ganze Metamorphose schon im Mutterleib durch, bildet dementsprechend auch keine zur Wasseratmung tauglichen Kiemen aus, sondern merkwürdig gestaltete riesige Kiemen, die ein embryonales Ernährungsorgan darstellen. Die Jungen werden dann schließlich als schon voll entwickelte kleine Salamander geboren. Es ist klar, daß diese Differenzen durch die Lebenslage bedingt sein müssen, da ja dem Alpensalamander im kurzen Sommer für die Entwicklung seiner Brut nur zu kalte Gewässer zur Verfügung ständen. Diese Fortpflanzungserscheinungen sind nun bei jeder der beiden Arten in der Natur der Lebenslagevariation unterworfen. Feuersalamander, die in hohen, kalten Regionen leben, produzieren weniger Larven und setzen sie auf einer viel späteren Entwicklungsstufe als normalerweise ab. Alpensalamander aus den tiefen Regionen ihres Verbreitungsgebietes bilden mehr, bis zu vier Larven, die auf einem früheren Entwicklungszustand geboren werden. Kammerer suchte nun durch Anwendung extremer äußerer Bedingungen diese Lebenslagevariation bis zu ihrem möglichen Maximum zu verschieben. Es gelang ihm in der Tat, durch Wasserentziehung und Kälte die Feuersalamander so weit zu bekommen, daß sie, zunächst gezwungen, nach einiger Zeit aber auch freiwillig, die Fortpflanzungsgewohnheiten der Alpensalamander annahmen. Sie bildeten schließlich nur zwei Larven aus, die übrigen Eier zerfielen zu einem Nahrungsbrei und die Larven wurden als Vollsalamander am Land geboren. Umgekehrt konnten auch die Alpensalamander die Fortpflanzungsgewohnheiten des Feuersalamanders annehmen. Schon Frl. von Chauvin hatte gezeigt, daß aus dem

Uterus herausgeschnittene Larven dieser Form an das Wasserleben gewöhnt werden können und daß sie dort ihre embryonalen Kiemen zu Wasserkiemen umwandeln und einen Ruderschwanz bilden, wie nebenstehende Fig. 179 erkennen läßt, die in F. 4 eine frisch dem Uterus entnommene Larve mit den schleierartig feinen Kiemen zeigt, in 1 und 2 eine kürzer bzw. länger ans Wasserleben angepaßte Larve. Ähnlich konnte Kammerer durch Einwirkung von Wärme und Dar-

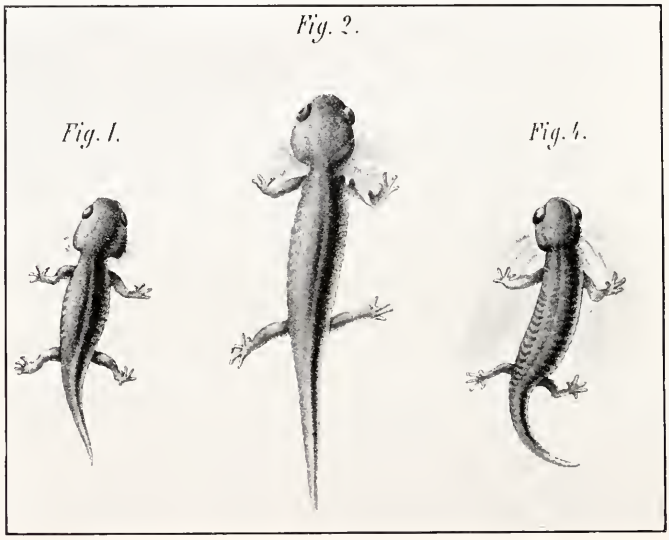


Fig. 179.
Larven von Salamandra atra. Fig. 4 normale Larve mit zarten Uteruskiemenbüscheln, Fig. 1 Reduktion der Kiemen, Fig. 2 ihre Umbildung bei experimentell erzwungener Anpassung an das Wasserleben. Nach M. von Chauvin.

reichung von Wasser die Tiere daran gewöhnen, ihre Larven freiwillig auf frühem Entwicklungszustand ins Wasser abzusetzen, wobei sich auch eine größere Zahl von Embryonen, bis zu 9, im Uterus entwickeln. Das Interesse richtet sich nun auf die Nachkommenschaft dieser künstlich erzeugten extremen Varianten. Es zeigte sich dabei bei der einzigen bis jetzt vorliegenden Generation insofern eine Vererbung, als die Alpensalamander freiwillig Wasserlarven gebaren, die Feuersalamander aber weiter als normal vorgeschrittene Larven, einer sogar

auf dem Lande Vollmolche. Wenn auch diese Ergebnisse eine Vererbung der extremen Lebenslagevariation noch nicht beweisen, so zeigen sie doch die eine Generation wenigstens währende Nachwirkung des modifizierenden Reizes, den gleichen Erfolg, den wir nun schon mehrfach antrafen.

Diesen wie den meisten bisher berichteten Versuchen haftet nun noch eine prinzipielle Schwäche an, die, daß das Material nur schwer variationsstatistisch betrachtet werden kann und daher auch positive Ergebnisse sich nicht leicht auf eine wirklich exakte Basis stellen lassen. Versuche aber mit quantitativ bestimmbaren Merkmalen sind im Tierreich noch wenig ausgeführt. Aus neuerer Zeit stammen die Experimente von Przibram und Sumner an Ratten und Mäusen, von denen letztere erst mit genauen Zahlenangaben publiziert sind. Beide Autoren hielten ihre Versuchstiere in niedrigen und hohen Temperaturen und stellten dabei, in Einklang mit den Erfahrungen aus freier Natur, fest, daß in höheren Temperaturen (bei Sumners Mäusen 26°, bei Przibrams Ratten 30—35°) die Ohren, Schwänze, Füße eine größere Länge annahmen als in tiefen Temperaturen. Hand in Hand damit geht eine Verminderung der Behaarung und bei den Ratten ein exzessives Hervortreten der äußeren Genitalien. Bei den in normalen Bedingungen gehaltenen Nachkommen der Wärme- wie der Kältetiere waren diese Differenzen noch vorhanden, schwächten sich aber im Lauf des Heranwachsens ab. Trotzdem sie nicht sehr groß waren, so können sie doch kein Zufallsresultat sein, da Sumner berechnete, daß dagegen die Wahrscheinlichkeit von 1 : 20 000 spricht. Allerdings trat, wie Przibram fand, das Wiederauftreten der induzierten Variation in der Nachkommenschaft nur ein, wenn die Befruchtung noch unter den veränderten Bedingungen stattgefunden hatte. Das Resultat ist also auch noch nicht klar und eindeutig.

Noch manches Material gleicher Art wäre anzuführen; doch da es uns nichts prinzipiell Neues lehrt, so möge dies genügen. Und welches ist nun das Resultat? Stellen wir uns auf den strengen Standpunkt der Faktorentheorie, so beweisen alle diese Versuche nichts. Entweder lag nur eine Modifikation vor, die erst in einer weiteren Generation voll zum Ausdruck kam, eine Präinduktion, wie wir früher mit

Woltereck sagten. War aber wirkliche Erblichkeit im Sinne der modernen Genetik erzielt, so handelte es sich um eine direkte Beeinflussung der Keimzellen bzw. eine Parallelinduktion. Wir glauben aber, daß diese Auswege nicht genügen, um allen Tatsachen gerecht zu werden. Wir haben schon oben gesehen, daß mit der Parallelinduktion und der direkten Bewirkung der Keimzellen nicht viel gewonnen ist. Wir wissen nun sicher, daß ein und dieselbe Außeneigenschaft als Modifikation hervor-

Fig. 180.
Lord Mortons Quaggahengst. Nach Ewart.

gerufen werden kann und als erbliche Form in der Natur sich finden kann. Wir wissen, daß eine solche Modifikation bei Andauer des Reizes sich in weiteren Generationen bis zur Grenze des physiologisch Möglichen verstärken kann, also eine Summation eintritt. Wir wissen, daß auch bei Aufhören des modifizierenden Reizes in der nächsten Generation noch eine Nachwirkung bemerklich sein kann. Es können also auch die Keimzellen „modifiziert" werden. Soll es da wirklich ein Ding der Unmöglichkeit sein, daß schließlich auf diesem Weg eine Veränderung in den Keimzellen zustande kommt, die dann als Addition

eines einheitlichen Gens erscheint? Das Leugnen solcher Möglichkeit scheint uns der Ausdruck unbiologischen, schematischen Denkens zu sein. Ein exakter Beweis für die Wirklichkeit des Vorgangs, gegen den es keinen Einwand mehr gäbe, liegt allerdings noch nicht vor. Wir sind aber überzeugt, daß zukünftige Experimente einmal auch den einwandfreien Beweis erbringen werden, daß die Mutation, also eine genotypische Veränderung, ebensowohl plötzlich auf einen starken Reiz hin erfolgen kann, wie allmählich als Endresultat einer modifizierenden Außenwirkung auf dem Weg über Reiznachwirkung und Summation. Heute gilt diese Anschauung als ketzerisch; warten wir,

Fig. 181.
Lord Mortons Quaggabastard. Nach Ewart.

ob ihr nicht die Zukunft ebenso gehören wird, wir ihr die Vergangenheit gehörte.

Wir können diese ebenso interessanten wie weiterer Aufklärung bedürftigen Probleme nicht verlassen, ohne noch einige kurze Worte einem Aberglauben gewidmet zu haben, der, so unbiologisch seine Grundgedanken sind, doch immer wieder auftaucht und besonders in der praktischen Tierzucht seinen Spuk treibt, der Annahme der sogenannten Telegonie. Keiminfektion oder Telegonie bedeutet, daß, wenn mehrere Väter nacheinander das gleiche Weibchen befruchten, die Nachkommen aus der späteren Befruchtung Charaktere des früheren Vaters zeigen sollen. Hundezüchter lassen oft, weil sie an diese Möglichkeit glauben, Rassehunde niemals von einem Köter decken, der ihnen die ganze spätere

Nachkommenschaft mit einem Rassehund verderben soll. Die Aufmerksamkeit wurde auf diese Erscheinung erst durch den berühmt gewordenen Fall der Stute des Lord Morton gelenkt, den sogar Darwin als beweiskräftig ansah. Eine kastanienbraune Stute, die mit einem Quaggahengst, der in Fig. 180 abgebildet ist, bastardiert worden war, gebar später, als sie von einem Araberhengst befruchtet wurde, drei braune gestreifte Füllen, von denen eines mehr Zebrastreifen besaß als der Quaggabastard und von Anfang an eine kurze, steife und aufrechte Mähne besitzen sollte. Ewart, der auch umstehend wiedergegebene Bilder des Quaggabastards (Fig. 181) wie des gestreiften

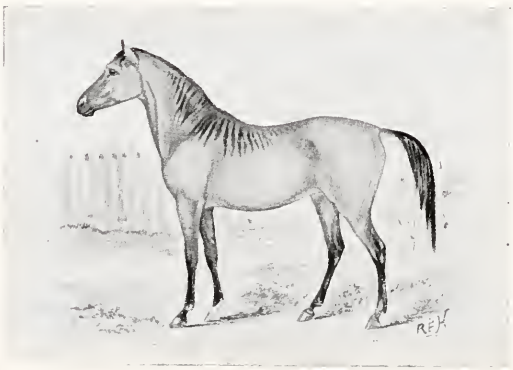


Fig. 182.
Lord Mortons gestreiftes Füllen. Nach Ewart.

Füllens (Fig. 182) beibrachte, hat nun einmal die genaue Herkunft dieser Pferde eruiert und dabei festgestellt, daß die Mutterstute ein Halbblut zwischen einem Araber und einem indischen Pony war, welch letzteres eine Streifung von der Art, wie sie die Füllen zeigten, besitzt ferner aber auch festgestellt, daß die Angabe der aufrechten Mähne, die von einem Reitknecht stammte, durch zeitgenössische Abbildungen des Füllen widerlegt wird. Sodann hat aber Ewart an mehreren Haussäugetieren und Vögeln, besonders auch am Pferd nach Kreuzung mit Zebra durch zahlreiche Experimente festgestellt, daß die Telegonie ins Reich der Fabel gehört; und de Parana, der in Brasilien die gleichen Versuche in riesigem Maßstabe nach Zebra- wie nach Eselkreuzung

ausführte, kam zu dem gleichen Resultat. Die Telegonie, die für den mit der Befruchtungs- und Vererbungslehre Vertrauten ohnedies ein Unding darstellt, kann also ruhig als überwundener Irrtum verschwinden, der nur noch Kuriositätsinteresse hat.

Zweiundzwanzigste Vorlesung.

Anwendung der Vererbungsgesetze auf den Menschen.

Wir hatten bereits an verschiedenen Stellen früherer Vorlesungen Gelegenheit zu sehen, wie die wissenschaftlichen Erkenntnisse der Vererbungslehre auf das engste mit den praktischen Bedürfnissen des Menschen zusammenhängen, wie sie besonders der Tier- und Pflanzenzüchtung neuen Inhalt zu geben geeignet sind. Nun wollen wir zum Schluß uns noch kurz vor Augen führen, in welcher Weise sich die Vererbungslehre auch auf den uns am meisten interessierenden Organismus, den Menschen, anwenden läßt. Es kann ja von vornherein keinem Zweifel unterliegen, daß Gesetze, die für das ganze Tier- wie Pflanzenreich gültig sind, auch vor dem Menschen nicht halt machen werden. Ebenso klar ist es aber auch, daß die Anwendung auf einen Organismus, der dem Zuchtexperiment nicht zugängig ist, praktisch manche Schwierigkeiten bietet; denn es muß das Experiment vollständig durch statistische Aufnahmen, durch Stammbaumstudien ersetzt werden. Es ist nun nicht etwa zu erwarten, daß dabei für die Vererbungswissenschaft besonders wertvolle Erkenntnisse zutage treten werden. Da aber bei den Erbeigenschaften des Menschen gerade solche sehr reich vertreten sind, die sozial und kulturell von größter Wichtigkeit sind, Talente und psychische Fehler, kraftvolle Anlagen und Krankheiten, so bildet die Kenntnis und Erforschung der Einzelheiten menschlicher Vererbung die Grundlage für alle Bestrebungen, die sich die Verbesserung der Menschheit zum Ziel setzt.

Betrachtet man eine menschliche Population, so erkennt man leicht, daß kaum ein Individuum dem anderen gleicht, mit Ausnahme identischer Zwillinge. Trotzdem findet man im einzelnen eine Unmenge

äußerer und innerer Eigenschaften, die für sich betrachtet sich bei vielen Menschen in gleicher Art finden. Man könnte aus der Population Gruppen von Menschen isolieren, die blonde, schwarze, rote Haare haben, die sehr groß oder sehr klein sind, die lange oder kurze Schädelform besitzen, die geistig normal oder defekt sind, die taubstumm, epileptisch, schwachsinnig sind usw. Von einer außerordentlich großen Zahl derartiger Eigenschaften weiß aber auch ein jeder, daß sie erblich sind: das hat er von seiner Mutter, seinem Großvater, ist ja eine alltägliche Redewendung. Wird man sich nun über diese Tatsache in Zusammenhang mit dem, was wir in diesen Vorlesungen hörten, klar, so folgt daraus, daß wir es in der menschlichen Population mit einem überaus komplizierten Bastardgemisch zu tun haben. Man könnte es mit einer sehr polymorphen Art vergleichen, die in eine Unmenge kleinster Varietäten und Elementararten zerfallen ist, die sich nun immer wieder durcheinander kreuzen, so daß die Individuen aus allen möglichen Faktorenkombinationen zusammengesetzt sind. Bei der großen Zahl von Einzeleigenschaften, um die es sich handelt, ist es dabei kaum möglich, daß einmal zwei völlig homozygote Individuen zur Fortpflanzung kommen. Es stellt somit jede Fortpflanzung eine Bastardierung dar. Nimmt man nun dazu noch, daß vielleicht die verschiedenen Menschenrassen differente Arten darstellen und daß überall solche Rassen durcheinandergekreuzt sind, so bekommt man einen Begriff von dem Bastardgemenge, das die Menschheit darstellt.

Will man dies Gemenge nun vom Standpunkt der Erblichkeitsforschung aus analysieren, so muß auch hier zuerst festgestellt werden, was eine Modifikation, eine nichterbliche Lebenslagevariation ist, und was auf dem Vorhandensein eines Erbfaktors beruht. Praktisch ist das vielleicht der wichtigste Punkt, über den nicht genug Erfahrung gesammelt werden kann. Denn eine Modifikation erlischt ja mit ihrem Träger bzw. mit Aufhören der bedingenden Lebenslagefaktoren. Schädliche Modifikationen brauchen daher nicht mit Stumpf und Stiel ausgemerzt zu werden, sondern sind durch Beseitigung der Bedingungen, also meistens auf sozialem Weg, zu bekämpfen. Nützliche Modifikationen aber können umgekehrt auch nicht einfach durch Heiratsauswahl erhalten werden, sondern sind immer wieder neu zu erwerben. Um-

gekehrt können Eigenschaften, die auf dem Vorhandensein eines Erbfaktors beruhen, durch keine Lebenslage zum Verschwinden oder zum Vorschein gebracht werden (wohlverstanden genotypisch, phänotypisch können sie vielleicht unterdrückt werden). Ihre Beseitigung oder ihre Erhaltung ist daher eine reine Frage der Faktorenkombination. Die Wissenschaft, die sich die Verbesserung der Menschheit auf rassenhygienischem Weg zum Ziel setzt, die Eugenik, muß daher auf der allergenausten Kenntnis dieser Verhältnisse basieren und hat so die Erforschung dieser Punkte zur nächsten Aufgabe.

Ist nun eine Eigenschaft als Erbeigenschaft bekannt, so erhebt sich die Frage: wie wird sie vererbt? Und da können wir jetzt schon sagen, daß alle bisher schon näher analysierten menschlichen Eigenschaften sich, wie zu erwarten, den Mendelschen Gesetzen einordnen lassen. Betrachten wir daher die wichtigsten Typen, deren Auftreten bereits bekannt ist. Nach dem vorher über die Zusammensetzung der menschlichen Population Gesagten ist folgendes dabei zu erwarten. Es ist im höchsten Maß unwahrscheinlich, daß zwei Eltern sich in einer zu betrachtenden Erbeigenschaft verhalten wie *AA* zu *aa*, also der eine im Besitz, der andere im Fehlen einer Eigenschaft homozygot ist. Die größte Wahrscheinlichkeit ist vielmehr dafür vorhanden, daß jemand eine Eigenschaft nur von einem seiner Eltern überkommt, also in ihr heterozygot *Aa* ist. Heiratet er wieder jemand, dem die Eigenschaft fehlt, so gibt es also eine Kreuzung $Aa \times aa$, also eine Mendelsche Rückkreuzung und es ist daher zu erwarten, daß die Hälfte der Nachkommenschaft wieder *Aa* ist, die andere Hälfte *aa*. Nächst diesem Fall wird auch öfters der Fall vorkommen, daß beide Eltern *Aa* sind, und zwar ist es klar, daß das am häufigsten bei Verwandtenehen zu erwarten ist. Dann muß natürlich das Resultat in der Nachkommenschaft eine einfache Mendelspaltung $AA : Aa : aA : aa$ sein.

Solcher einfacher Mendelfälle sind nun bereits eine ganze Reihe beim Menschen studiert und zwar sowohl normale wie pathologische Eigenschaften. Das Verhalten bei der Vererbung richtet sich natürlich nun danach, ob die betreffende Eigenschaft dominant oder rezessiv ist, also nach der Presence-Absence-Theorie auf dem Vorhandensein oder Fehlen eines Faktors beruht. Betrachten wir zuerst den Fall

einer dominanten Eigenschaft. Untenstehende Fig. 183 zeigt schematisch an einem Stammbaum, welche Vererbungsmöglichkeiten da vorliegen. Jede Horizontalreihe eines solchen Stammbaums bedeutet eine Generation. Die Individuen, die die betrachtete Eigenschaft zeigen, sind schwarz angegeben, die, denen sie fehlt, weiß. Geschwister sind durch die horizontalen Striche oberhalb verbunden, Ehegatten unterhalb des Zeichens. Den Ausgangspunkt des Stammbaums bilden ein rein dominanter Vater (*DD*) und eine rein rezessive Mutter (*RR*). Sämtliche 7 Kinder sind heterozygot (*DR*), zeigen also das dominante Merkmal, sind also krank, wenn es sich um eine Krankheitsanlage handelt. Links

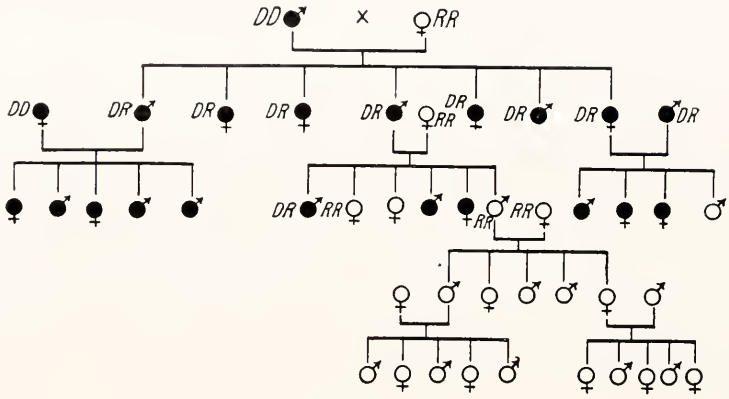


Fig. 183.
Schematischer Stammbaum zur Vererbung einer dominanten Krankheit. Nach Plate.

heiratet dann ein Sohn (*DR*) wieder eine dominante Frau (*DD*). Deren Kinder müssen also alle wieder das dominante Merkmal zeigen. In der Mitte heiratet ein Sohn (*DR*) eine rezessive Frau (*RR*), es müssen also die Hälfte ihrer Nachkommenschaft (*DR*) dominantmerkmalig, die Hälfte rezessiv (*RR*) sein. War das dominante Merkmal eine Krankheit, so ist die Hälfte krank, die andere Hälfte gesund. Die Gesunden (*RR*) mit Gesunden (*RR*) vermählt, können nur gesunde Nachkommenschaft erzeugen (die 4. und 5. Generation des Stammbaums). Endlich heiratet rechts eine Tochter (*DR*) einen ebenfalls heterozygoten Mann (*DR*). Dann muß eine Mendelspaltung 3 : 1 eintreten, ein Viertel der Kinder ist rezessiv, also gesund.

Nach diesem Schema vererben sich nun eine ganze Anzahl dominanter Eigenschaften. Dunklere Pigmentierung von Haar und Augen dominiert über hellere, krauses Haar über straffes, eine Menge von Mißbildungen wie Spaltfuß und Hypospadie über den normalen Zustand, ebenso eine Menge von Krankheitsanlagen, wie Nachtblindheit, Diabetes, Keratoma über den normalen Zustand. Das bekannteste Beispiel

Fig. 184.
Links brachydaktyle, rechts normale Hand. Nach Drinkwater.

einer Körpereigenschaft ist der Habsburger Familientypus mit der bekannten Unterlippe und dem vorspringenden Kinn, der sich seit dem 14. Jahrhundert als dominante Eigenschaft durchverfolgen läßt. Von Mißbildungen sei die Brachydaktylie erwähnt, die durch Verschmelzung zweier Fingerglieder zustande kommt (Fig. 184). Die von Drinkwater beigebrachten Stammbäume, von denen einer in

Fig. 185 reproduziert ist, zeigt das typische Verhalten einer dominanten Eigenschaft: Die abnormen Individuen vererben die Mißbildung auf die Hälfte ihrer Kinder (insgesamt 22 abnorm : 26 gesund), die normalen haben nur normale Nachkommen. Noch bekannter ist ein Stammbaum über die Nachtblindheit, der bereits 10 Generationen mit über 2000 Gliedern umfaßt. Auch hier treffen die genannten Erwartungen zu. Mehr der Kuriosität halber sei auch die gelegentlich bei Negern auftretende Scheckung erwähnt, die sich der Scheckung der Tiere gut vergleichen läßt, da sie auf einem dominanten Scheckungsfaktor be-

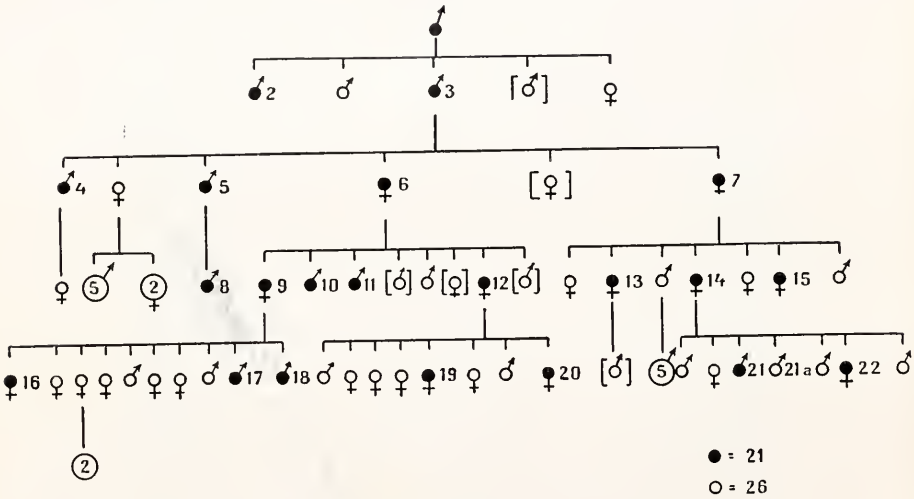


Fig. 185.
Stammbaum über Vererbung der Brachydaktylie. Nach Drinkwater.

ruht (Pearson, Kingston und Castle). Auf nebenstehend wiedergegebenem alten Kupferstich ist dieser Vergleich bereits in origineller Weise gezogen (Fig. 186).

Betrachten wir nun eine rezessive Eigenschaft, die also durch das Fehlen eines Faktors bedingt ist. Werden die Individuen, die die Eigenschaft oder Krankheit manifest zeigen, die somit den Erbfaktor nicht besitzen, also reine Rezessive *RR* sind, wieder schwarz angegeben, so ergibt sich für den Vererbungstypus im Schema der folgende Stammbaum (Fig. 187). Der kranke Mann *RR* heiratet die gesunde Frau *DD*.

Alle Kinder sind heterozygot *DR*, erscheinen also gesund, obwohl sie den rezessiven Krankheitskeim tragen. Ein solcher Sohn *DR* (rechts) heiratet eine gesunde Frau *DD*, und deren Kinder sind somit zur Hälfte *DR*, zur anderen Hälfte *DD*, also alle scheinbar gesund. In Wirklichkeit führt aber die Hälfte den Krankheitskeim in der Erb-

Fig. 186.
Scheckung beim Menschen. Alter Stich mit der Aufschrift: »The spotted negro boy. George Alexander Opattan, the spotted boy died on the 3. Febr. 1813 aged 6 years, was buried at Great Marlow in Buckingham . . . .« »Painted from life by Dan. Orme and engraved under his Direction by his late pupil P. R. Cooper.

masse mit (*DR*). Aus deren Heiraten mit Gesunden können dann zahllose Generationen scheinbar ganz Gesunder hervorgehen, bis einmal ein *DR* Individuum auf ein anderes *DR* Individuum trifft. Am ehesten wird dies natürlich bei Verwandtenheiraten der Fall sein, wie das Schema in der 3. Generation in der Mitte zeigt, wo ein Mann *DR* seine Kusine *DR* heiratet. Nun ist die Vorbedingung für die Mendel-

spaltung *DD* : *DR* : *RD* : *RR* gegeben. Von den Kindern wird also $^1/_4$ *RR*, d. h. krank: Die scheinbar aus der Familie ausgelöschte Krankheit erscheint wieder. Des weiteren ist noch die Möglichkeit gegeben, daß ein krankes Individuum *RR* ein heterozygot-gesundes (*DR*) heiratet, wie der Stammbaum in der 1. Tochtergeneration links zeigt. Dann ist die Hälfte der Nachkommenschaft *DR*, also heterozygot gesund, die andere aber *RR*, also krank. Heiratet endlich ein krankes Individuum *RR* ein anderes krankes (Enkelgeneration links), so ist die ganze Nachkommenschaft krank. Es ist klar, daß dieser rezessive Typus praktisch besonders wichtig ist, weil er zeigt, wie scheinbar

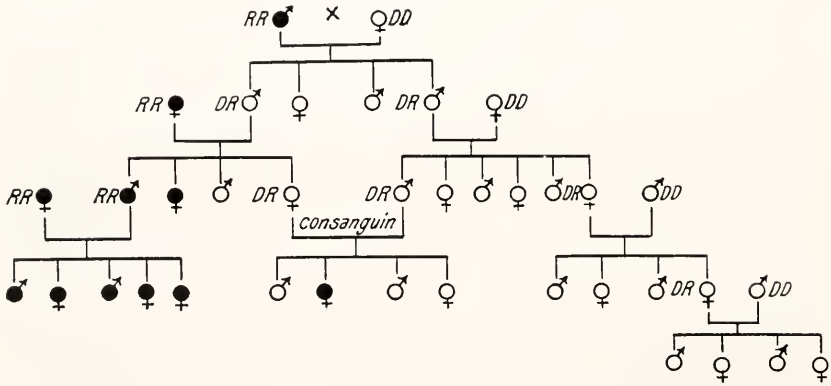


Fig. 187.
Schematischer Stammbaum zur Vererbung einer rezessiven Krankheit. Nach Plate.

erloschene Krankheiten doch immer wieder auftreten können. Eine Ausschaltung der Krankheit ist eben auf die Dauer nur möglich, wenn nie ein krankes Individuum zur Fortpflanzung kommt. Allerdings werden auch so die *DR* Individuen aus früheren Generationen — die Sünden der Väter — nicht beseitigt und bilden eine dauernde Gefahr.

Als Typus einer rezessiven Eigenschaft kann beim Menschen ebenso wie bei Tieren und Pflanzen der Albinismus gelten, also das Ausfallen des Farbkomplements, so daß die Haare farblos, die Augen rot erscheinen (Kakerlaken). Wenn solche in einer Familie plötzlich auftreten, müssen beide Eltern *DR* gewesen sein und die Zahl der Albinos $^1/_4$ der gesamten Kinderzahl betragen, was tatsächlich zutrifft.

Zwei albinotische Eltern aber können nur Albinos erzeugen. Viel größeres Interesse beanspruchen aber die rezessiven Krankheitsanlagen, zu deren wirklicher Bekämpfung durch die Erkenntnis der Gesetzmäßigkeit die erste Handhabe gegeben ist. Zu diesen scheint die Taubstummheit zu gehören, wie auch die Epilepsie und Schwachsinn. Die praktischen Folgerungen sind bereits oben an Hand des Schemas abgeleitet.

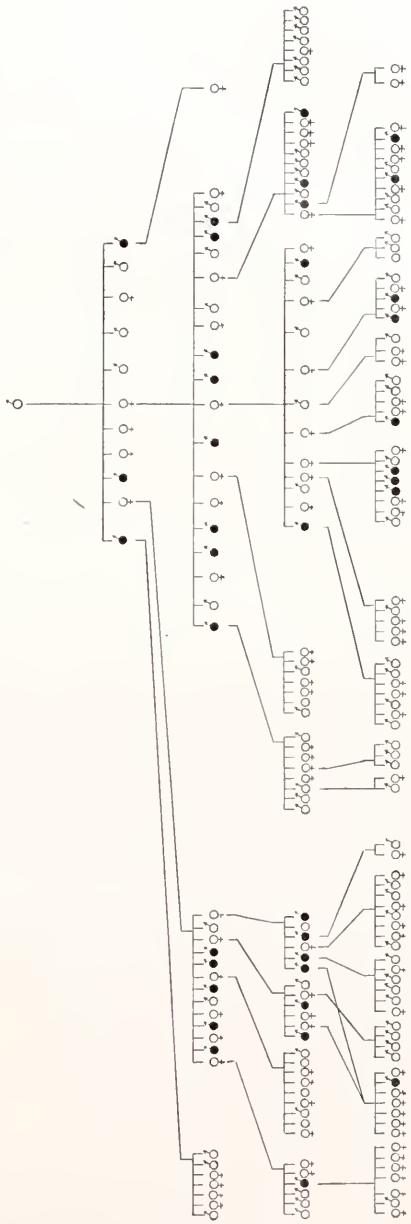


Fig. 188. Stammbaum der Bluterfamilie Mampel. Nach Lossen aus Hinter-Rüdin.

Wir haben in früheren Vorlesungen ausführlich das so sehr interessante Kapitel der geschlechtsbegrenzten Vererbung behandelt. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß sich gerade dafür besonders typische Fälle beim Menschen finden. Das Wesen jenes Vererbungsmodus war es, daß der betreffende Erbfaktor in charakteristischer Weise mit den geschlechtsbestimmenden Faktoren gekoppelt war. Das gleiche ist nun bei den betreffenden menschlichen Eigenschaften der Fall, und dabei kommt folgender merkwürdige Vererbungsmodus zustande: Die Erkrankung kann nur im männlichen Geschlecht sichtbar werden und überspringt in der Ver-

erbung eine Generation. Heiratet ein kranker Mann eine gesunde Frau, so sind alle Kinder gesund. Auch die Nachkommen der Söhne bleiben gesund. Dagegen sind die Hälfte der Söhne der scheinbar gesunden Töchter wieder krank. Die nur bei Männern manifeste Krankheit wird also nur durch scheinbar gesunde Frauen übertragen. Die bekanntesten Krankheiten, die auf diese „gynephore" Art vererbt werden, sind die Bluterkrankheit und die Farbenblindheit. Für erstere ist umstehend (Fig. 188) der berühmte Stammbaum der Bluterfamilie Mampel wiedergegeben. Man erkennt daran leicht, wie genau sich die Krankheit an das Vererbungsschema hält.

Die mendelistische Erklärung dieser Fälle ist nun nicht ganz leicht. Meist wird angenommen, daß dabei ein geschlechtsbedingter Dominanzwechsel im Spiel ist, also derselbe Faktor im männlichen Geschlecht dominant, im weiblichen rezessiv ist. Wir haben nun früher schon ausführlich erörtert, wie sich gerade im Fall der geschlechtsbegrenzten Vererbung die Übertragung der Tatsachen auf die Chromosomenlehre als Lichtspenderin erweist. Und das trifft auch für diese merkwürdige Art geschlechtsbegrenzter Vererbung zu, wie leicht aus der Betrachtung nebenstehenden Schemas nach Wilson hervorgeht (Fig. 189). Die chromosomale Erklärung der Geschlechtsbestimmung fußte ja auf der Tatsache, daß ein Geschlecht homogametisch, das andere heterogametisch ist. Beim Menschen ist, nach allem was wir wissen, das männliche Geschlecht das heterogametische, wenn auch in den Einzelheiten die Ansichten noch unglaublich weit auseinandergehen. Es hätte somit das weibliche Geschlecht zwei X-Chromosomen, das männliche aber nur eines. Die weitere Annahme war die, daß der geschlechtsbegrenzt vererbte Faktor innerhalb des X-Chromosoms lokalisiert ist. Wir können also das den Krankheitsfaktor tragende X-Chromosom in Kürze das kranke X-Chromosom nennen und zeichnen es im Schema schwarz eingerahmt. Der Krankheitsfaktor aber ist rezessiv. Heiratet nun eine gesunde Frau einen kranken Mann, so liegen die Geschlechtschromosomenverhältnisse vor, wie es die 1. Reihe des Schemas angibt. Da das X-Chromosom des Mannes keinen Partner hat, so muß natürlich ein Mann mit einem kranken X-Chromosom auch immer manifest krank sein. Die zweite Reihe zeigt nun die Gameten, die diese Eltern

bilden und die dritte die beiden Kombinationsmöglichkeiten bei den Kindern. Man sieht sofort, daß alle Söhne gesund sein müssen und auch die Krankheit nicht übertragen können, da sie ja kein krankes X-Chromosom besitzen. Auch die Töchter sind gesund, da Gesundheit über Krankheit dominiert. Aber sie besitzen ein krankes X-Chromosom,

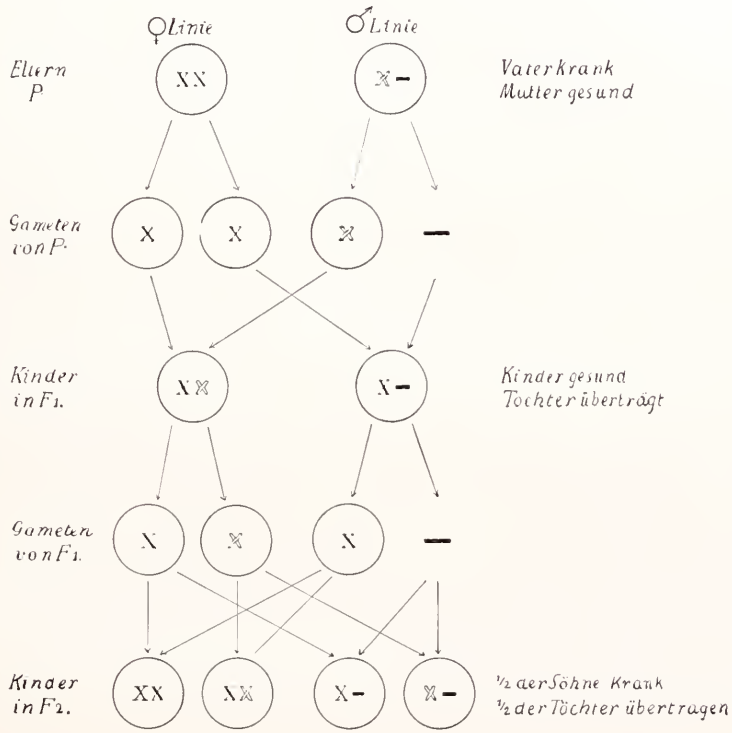


Fig. 189.
Schema des Verhaltens der Geschlechtschromosomen bei der Vererbung der Bluterkrankheit. Nach Wilson.

durch das sie zu Trägern der Krankheit werden. Heiratet eine solche heterozygot-gesunde Frau einen gesunden Mann, so können sich nun die 4 Gametensorten vereinigen, die in der 4. Reihe dargestellt sind und das ergibt im ganzen die 4 Kombinationen der 5. Reihe. Ein Blick zeigt, daß alle Töchter gesund sind, daß aber die Hälfte von ihnen

wieder in gleicher Weise die Krankheit weiter vererben können. Von den Söhnen ist aber die Hälfte gesund, die Hälfte krank. So klärt sich auch dieser merkwürdige Vererbungstypus in einfacher Weise auf.

Wir haben nun beim Studium des Mendelismus eine Fülle von Komplikationen kennen gelernt, die alle ihre mehr oder minder befriedigende Erklärung fanden. Es ist natürlich zu erwarten, daß auch beim Menschen die betreffenden Erscheinungen sich finden werden. War aber ihre Analyse schon im Vererbungsexperiment schwierig, wieviel mehr muß sie es bei einem nur statistisch zugänglichen Material sein. Und so läßt sich bis jetzt auch nicht viel mehr Sicheres angeben, als diese hier aufgeführten Elementarfälle. Es steht zwar auch schon fest, daß solche komplizierten epistatischen Systeme, wie wir sie für die Färbung der Nagetiere kennen lernten, vorliegen, und der Anfang zu ihrer Analyse ist bereits für die Eigenschaften Haarfarbe und Augenfarbe gemacht. Es steht ferner fest, daß es polymere Eigenschaften gibt, die sich also nach dem Prinzip von Nilsson-Ehle verhalten. Eine solche, die Hautfarbe bei Kreuzung von Negern und Weißen, ist bereits analysiert und wurde von uns früher schon besprochen. Aber für diese, wie für andere Punkte muß noch viel Material gesammelt werden, ehe die Gesetzmäßigkeiten klar demonstriert werden können. Das ist aber begreiflicherweise nicht leicht. Abgesehen von den technischen Schwierigkeiten der Stammbaumforschung, sind auch gerade die Eigenschaften, die praktisch am wichtigsten sind, oft sehr schwer zu fassen. So ist es oft kaum möglich zu unterscheiden, ob eine Krankheit gleicher Erscheinung vererbt oder individuell erworben ist. Besonders embryonale Defekte sind da eine gefährliche Fehlerquelle. Dann kann das gleiche Krankheitsbild durch ganz verschiedenartige Erbfaktoren bedingt sein, die wir dann zunächst nicht trennen können, umgekehrt kann ein Erbfaktor sein Vorhandensein in sehr verschiedenem Effekt dartun. Es kann aber auch das Manifestwerden einer Krankheitsanlage an die Lebenslage oder das Alter geknüpft sein, es kann ein und derselbe Krankheitstyp nach verschiedenen Modis vererbt werden, ebenso wie etwa die äußerlich gleiche Färbung bei Tieren in verschiedenen Fällen dominant, rezessiv, intermediär, geschlechtsbegrenzt vererbt werden kann. (Für die Farbenblindheit kennt man z. B. schon mehrere Vererbungs-

typen.) All dies sind unendliche Schwierigkeiten, die nur langsam Schritt für Schritt überwunden werden können. Voraussetzung dazu ist, daß die ärztliche Wissenschaft, die in dieser Richtung arbeitet, die Rassenhygiene, mit der Beherrschung des ärztlichen Wissens auch die völlige Vertrautheit mit den Tatsachen der Erblichkeitsforschung verbindet. Die unendlich mühevolle und zunächst sicher keine schnellen und blendenden Resultate versprechende Einzelforschung wird dann einmal auch Großes zum Wohl der Menschheit beisteuern können.

Literaturverzeichnis.

Das folgende Literaturverzeichnis erhebt keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit. Es enthält aber wohl alle wichtigeren Arbeiten, wie solche, von denen aus die weitere Literatur gefunden werden kann. Die mit * bezeichneten Werke enthalten zusammenfassende Darstellungen, ausführliche Literaturverzeichnisse oder beides. Es ist in drei Teile gegliedert: 1. Zeitschriftenverzeichnis, 2. Literatur bis 1912, 3. Literatur 1912—1914.

I. Zeitschriften.

Die wichtigsten genetischen Arbeiten wurden in den folgenden Zeitschriften veröffentlicht, von denen die mit * bezeichneten außerdem (oder ausschließlich) ausführliche Referate bringen.

Deutsch.

*Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux.

Archiv für mikroskopische Anatomie. Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre). Herausgegeben von O. Hertwig und W. Waldeyer.

*Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie. Herausgegeben von A. Ploetz.

*Archiv für Zellforschung. Herausgegeben von R. Goldschmidt.

Biologisches Centralblatt. Herausgegeben von J. Rosenthal.

*Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Herausgegeben von E. Baur.

Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. Herausgegeben v. C. Fruwirth.

Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. Herausgegeben von J. W. Spengel.

*Zentralblatt für Zoologie, allgemeine und experimentelle Biologie. Herausgegeben von A. Schuberg und H. Poll.

Englisch.

Annals of Botany.

Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole, Mass. Managing Editor: F. R. Lillie.

Botanical Gazette.

Journal of Genetics. Edited by W. Bateson and R. C. Punnett.

Journal of Morphology. Edited by J. S. Kingsley.

Proceedings of the Royal Society London.

Science.

*The American Naturalist.
The Journal of Experimental Zoology. Edited by W. E. Castle, E. G. Conklin, C. B. Davenport, H. Jayne, H. S. Jennings, F. R. Lillie, J. Loeb, T. H. Morgan, G. H. Parker, E. B. Wilson and R. G. Harrison.
The Mendel Journal.
The Quarterly Journal of Microscopical Science. Ed. Ray Lankester u. Minchin.

Französisch.

Archives de Zoologie expérimentale et générale. Ed. Pruvot et Racovitza.
*Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique. Fondé par A. Giard. Ed. Caullery.

II. Literatur bis 1912.

*Ackermann, A., Tierbastarde, Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen. Abhandlungen und Berichte des Vereines für Naturkunde in Kassel. I. Wirbellose. **40.** 1896/1897. II. Wirbeltiere. **43.** 1897/1898.

Adler, H., Über den Generationswechsel der Eichengallen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. **35.** 1881.

Allen, J. A., The influence of physical conditions in the genesis of species. The Radical Review 1877.

Allen, G. M., The heredity of coat colour in mice. Proc. Americ. Acad. Arts. Sci. **40.** 1904.

Amma, K., Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellf. **6.** 1911.

Arenander, E. O., Eine Mutation bei der Fjellrasse (Kularasse). Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht. **3.** 1908.

Artom, C., Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell' Artemia salina Lin. di Cagliari. Biol. Centralbl. **26.** 1906.

Babák, E., Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

*Bachmetjew, P., Experimentelle Entomologische Studien. 2. Bd. Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. Sophia 1907.

von Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Arch. f. Zellf. **3.** 1909.

Balbiani, M., Le Phylloxera du Chêne et le Phylloxera de la Vigne, études d'entomologie agricole. 1884. Mém. de l'Acad. des Sci. **27.** 1884.

Balbiani, G., Mémoire sur la génération des Aphides. Ann. Sci. Nat. **11. 14. 15.** 1869—1872.

Ballowitz, E., Über hyperdaktyle Familien und die Vererbung der Vielfingerigkeit des Menschen. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. **1.** 1904.

Baltzer, F., Die Chromosomen von Stronglylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf. **2.** 1909.

Baltzer, F., Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwickelung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf. **5.** 1910.

Barfurth, D., Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. I. Der Einfluß der Mutter. Arch. f. Entwm. **26.** 1908.

—, Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. 2. Mitteilung: Der Einfluß des Vaters. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Barrington, A. L., and K. Pearson, On inheritance of Coatcolour in the Greyhound. Biometrika. **3.** 1904.

—, On the inheritance of Coatcolour in cattle. Part I. Shorthorn crosses and Pure Shorthorns. Biometrika. **4.** 1905/1906.

*Bateson, W., Materials for the Study of Variation. London 1894.

*—, The progress of genetics. Progress. Rei Botan. **1.** 1907.

*—, Mendel's Principles of Heredity. Cambridge University Press, März 1909; 2nd Impression August 1909.

— und Mitarbeiter. Reports to the Evolution Committee of the R. Soc. **1—5.** 1902—1909.

Bateson, W., and R P. Gregory, On the inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. **66.** 1905.

Baur, E., Unters. über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **25.** 1907. S. auch Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. **1.** 1908.

*—, Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beihefte zur Med. Klinik. **4.** 1908.

—, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der Varietates albomarginatae hort. von Pelargonium zonale. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungsl. **50.** 1909.

—, Pfropfbastarde. Biolog. Centralbl. **30.** 1910.

—, Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. d. D. B. G. **27.** 1910.

—, Untersuchung über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei Melandrium, Antirrhinum u. Aquilegia. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **4.** 1910.

—, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum majus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.

*Bayer, Heinr., Befruchtung und Geschlechtsbildung. Straßburg 1904.

Beard, J., The determination of Sex in animal development. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. **16.** 1902.

Beauchamp, Paul de, Sur l'existence et les conditions de la parthénogénèse chez Dinophilus. C. R. Acad. Sc. 1910.

Beebe, C. W., Geographic variations in Birds, with Special Reference to the Effects of Humidity. Zoologica. New York Zool. Soc. **1.** 1907.

Behring, F., Übertragung der Immunität gegen Diphtherie. Zeitschr. f. Hygiene. **4.** 1889.

Bejerinck, M. W., Über die Entstehung von Knospen- und Knospenvarianten bei Cytisus Adami. Bot. Ztg. 1901.

—, Beobachtung über die Entstehung von Cytisus purpureus aus Cytisus Adami. Ber. d. D. B. G. **26.** 1908.

Biffen, R. H., Mendel's laws of Inheritance and Wheat breeding. Journ. Agric. Sci. **1.** Cambridge 1905.

—, The Hybridisation of Barleys. Ibid. **2.** 1907.

Blakeslee, A. F., Zygospore Germinations in the Mucorineae. Ann. Mycol. **4.** 1906.

—, Differentiation of Sex in Thallus, Gametophyte and Sporophyte. Bot. Gaz. **42.** 1906.

—, The biological Significance and Control of Sex. Science. N. S. **25.** 1907.

Blaringhem, L., Mutation et Traumatismes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique. Paris 1907.

—, Production d'une variété nouvelle d'épinards, Spinacia oleracea var. polygama. C. R. Acad. sc. Paris. **147.** 1908.

—, Sur une forme nouvelle de Nigelle, Nigella damascaena polycephala, obtenue après une mutilation. C. R. Ac. Sci. Paris. **150.** 1910.

— et P. Viguier, Une nouvelle espèce des Bourses à Pasteur, Capsella Viguieri Blar., née par mutation. C. R. Ac. Sci. Paris. **150.** 1910.

Blochmann, N. F., Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von Chermes abietis L. Biol. Centralbl. **9.** 1889.

—, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. **15.** 1889.

Bonhote, J. L., Hybrid Ducks bred and exhibited. Report 3d Int. conference on Genetics. 1906.

—, Some Notes on the Hybridising of Ducks. Proceedings of 4th Int. Ornithological congress. 1905.

—, On Hybrid Ducks. Proceed. Zool. Soc. London 1909.

Bonizzi, P., Intorno all' ibridismo del Colombo domestico colla tortora domestica. Communicaz. Atti della Società Veneto-Trentina di scienze naturali. 1875.

Bordage, E., Recherches expérimentales sur les mutations évolutives de certains Crustacés de la famille des Atyidés. C. R. Ac. Sci. Paris. **157.** 1908.

—, Mutation et régénération hypotypique chez certains Atyidés. Bull. scient. de la France et de la Belgique. **43.** 1909.

—, A propos de l'hérédité des caractères acquis. Bull. scient. de la France et de la Belgique. **44.** 1909.

Boring, A. M., A small chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. **4.** 1909.

Born, G., Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Arch. **32.** 1883.

—, Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikrosk. Anatomie. **27.** 1886.

—, Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresbericht d. Schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur (Mediz. Sektion). Breslau 1894.

—, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwm. **4.** 1897.

Bos Ritzema, Zur Frage der Vererbung von Traumatismen. Biol. Centralbl. **11.** 1891.

Bouin, P., et P. Ancel, Recherches sur la structure et la signification de la glande interstitielle dans le testicule normal et ectopique du cheval. Arch. Zool. expér. S. 4. T. 2. 1904.

Boveri, Th., Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entwm. **2.** 1896.

—, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1889.

—, Die Entwicklung von Ascaris megalocephala usw. Festschr. f. Kupffer. 1899.

—, Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. f. Entwm. **16.** 1903.

*—, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

—, Noch ein Wort über Seeigelbastarde. Arch. f. Entwm. **16.** 1904.

—, Zellenstudien. **5.** Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.

—, Zellenstudien. **6.** Jena 1907.

—, Über die Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz. Phys. Med. Ges. Würzburg. Dez. 1908.

—, Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. Arch. f. Zellf. **4.** 1909.

—, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. Phys. med. Ges. Würzburg 1911.

Bresca, G., Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entwm. d. Org. **29.** 1910.

Brocadello (Mme), Il sesso nelle uova. Bull. mensile di Bachicoltura. Padova 1896.

Brockmeier, H., Über Bastarde von Helix nemoralis und Helix hortensis. Tagebl. 61. Vers. deutscher Naturforscher. Köln. **48.** 1889.

*Brooks, W. K., The Law of heredity. Baltimore 1883.

*—, The Foundation of Zoology. New York and London 1899.

Brown-Séquard, Nouvelles Recherches sur l'épilepsie. Arch. de Physiologie Norm. et Pathol. 1869.

—, Faits nouveaux établissant l'extrême fréquence de la transmission par l'hérédité d'états organiques morbides produits accidentellement chez les descendents. Compt. Rend. Paris 1882.

Buchner, P., Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellf. **3.** 1909.

—, Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten usw. Festschr. f. R. Hertwig. **1.** 1910.

Buder, J., Studien an Laburnum Adami. Ber. d. D. B. G. **28.** 1910.

*—, Pfropfbastarde und Chimären. Zeitschr. f. allgem. Physiologie. **11.** 1910.

Bugnion, E., Récherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis. Recueil Zool. Suisse. **5.** 1892.

—, La Polyembryonie et le déterminisme sexuel. Societas entomologica. Zürich 1906.

*—, Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bull. soc. Vaud. Sc. nat. **66.** 1910.

Bumpus, H. C., The Variations and Mutations of the Introduced Sparrow. Biol. Lect. Woods Holl. 1897.

—, The Variations and Mutations of the Introduced Littorina. Zool. Bull. **1.** 1898.

—, The elimination of the unfit illustrated by the introduced sparrow. Biological Lectures Marine Biological Lab. Woods. Holl. 1896/1897. Boston 1898.

*Buttel-Reepen, v., Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1904.

Buzaringues, Girou de, Observations sur les rapports de la Mère et du Père avec les produits, relativement au sexe et à la ressemblance. Annales des Sciences naturelles. 1825.

Castle, W. E., The heredity of Sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 1903.

—, The Laws of Heredity of Galton and Mendel and some laws governing race-improvement by selection. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. **39.** 1903.

—, Heredity of Coat Characters in Guinea Pigs and Rabbits. Carnegie Institution Publications. Nr. 23. 1905.

—, The Origin of a polydactylous race of Guinea-Pigs. Carnegie Institution Publications. **49.** 1906.

—, Color varieties of the Rabbit and of other Rodents; their origin and Inheritance. Science. N. S. **26.** 1907.

—, The Production and Fixation of New Breeds. Proc. Amer. Breeders Association. **3.** 1907.

Castle, W. E., On a case of Reversion induced by cross-breeding and its Fixation. Science. N. S. **25.** 1907.

—, A Mendelian view of sex heredity. Science. N. S. **29.** 1909.

—, The effect of selection upon Mendelian characters manifested in one sex only. Jour. Exp. Zool. **8.** 1910.

—, in collab. with Walter, Mullenix and Cobb, Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie Institution Publications. Washington, **114.** 1909.

Castle, F. W., A. H. Carpenter, S. O. Clark, Mast and W. M. Barrows, The effects of Inbreeding, Cross-Breeding and Selection upon the Fertility and Variability of Drosophila. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. **41.** 1906.

Castle, W. E. and A. Forbes, Heredity of Hair-Length in Guineapigs and its Bearing on the Theory of Pure gametes. Carnegie Institution Publications, **49.** 1906.

Chauvin, Marie v., Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Zeitschr. f. wiss. Zool. **25.** Suppl. 1875.

—, Über die Verwandlung des mexikanischen Axolotl in das Amblystoma. Das. **27.** 1876.

—, Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Das. 1884.

—, Über das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Das. **29.** 1877.

Child, C. M., Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. I., II. Biol. Bull. **12.** 1907.

—, Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. III., IV., V. Biol. Bull. **13.** 1907.

Cholodkowsky, N., Neue Versuche über künstliche Variationen von Vanessa urticae. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. **1.** 1905.

Cieslar, A., Die Erblichkeit des Zuwachsvermögens bei Waldbäumen. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen. 1895.

*Cohn, L., Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts. Die bisherigen Forschungen einschließlich der Schenkschen Theorie kritisch beleuchtet. Würzburg 1898.

Conklin, E. G., Organ-Forming Substances in the Eggs of Ascidians. Biol. Bull. **8.** 1905.

*Cope, E. D., The primary Factors of Organic Evolution. Chicago 1896.

Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1899.

—, G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900.

—, Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26a.** 1908.

—, Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. **14.** 1908.

—, Über Levkojenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln. Bot. Centralbl. **84.** 1900.

Correns, C., Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibl. Bot. Original-Abh. a. d. Gesamtgebiete d. Bot. **53.** 1901.

—, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1901.

—, Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Bot. Ztg. 1902.

—, Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1902.

—, Neue Untersuchung auf dem Gebiet der Bastardierungslehre. Bot. Ztg. 1903.

—, Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1903.

—, Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ibid. 1903.

—, Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiözie. Ibid. 1904.

—, Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger. Ibid. 1904.

—, Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. 2. Mitteilung über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **23.** 1905.

—, Weitere Untersuchungen über die Gynodiözie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **23.** 1905.

—, Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli. Abh. d. K. S. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl. **29.** 3. Leipzig 1905.

—, Ein Vererbungsversuch mit Dimorphatheca pluvialis. Das Keimen der beiderlei Früchte der D. pluvialis. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1906.

—, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. Wiss. Bot. **44.** 1907.

*—, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Leipzig 1907.

—, Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **24.** 1906.

—, Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26a.** 1908.

—, Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. Wiss. Bot. **45.** 1908.

—, Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera und Lunaria annua. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.

—, Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28.** 1910.

Coutagne, G., Recherches expérim. sur l'Hérédité chez les vers à soie. Thèse. Fac. Sc. Paris 1902.

Crampton, H. E. jun., Experimental and Statistical Studies upon Lepidoptera. I. Variation and Elimination in Philosamia cynthia. Biometrika. **3.** 1904.

*Cuénot, L., L'influence du milieu sur les Animaux, in der Encyclopédie scientifique des Aide-Mémoire. Masson. Paris 1888.

*—, Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Scient. France et de la Belgique. **32.** 1899.

—, La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. exp. et gen. Notes et Revue. 1*re* note. (3) **10.** 1912. 2*me* note. (4) **1.** 1903. 3*me* note. (4) **2.** 1904. 4*me* note. (4) **3.** 1905. 5*me* note. (4) **6.** 1906.

—, La distribution des sexes dans les pontes de pigeons. C. R. Acad. sc. **131.** 1900.

—, Y a-t-il une relation entre le sexe et la taille des œufs chez les Lépidoptères? Arch. de Zool. exp. 1904.

—, La prétendue relation entre la taille des œufs et le sexe chez le ver à soie. C. R. Soc. Biol. **1.** 1905.

—, Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? Bull. Scient. de la France et de la Belgique. **43.** 1909.

Cunningham, J. T., The heredity of secondary sexual characters in relation to hormones, a theory of the heredity of somatogenic characters. Arch. f. Entwm. **26.** 1908.

Darbishire, A. D., Note on the Results of Crossing Japanese Waltzing Mice with European Albino Races. Biometrika. **2** u. **3.** 1902.

—, On the supposed Antagonism of Mendelian to Biometric Theories of Heredity. Manchester Mem. **49.** 1905.

—, On the Difference between Physiological and Statistical Laws of Heredity. Ibid. **1.**

—, On the Result of Crossing Round with Wrinkled Peas, with especial Reference to their Starch Grains. Proc. Roy. Soc. **80.** B. 1908.

—, An Experimental Estimation of the Theory of Ancestral Contributions in Heredity. Proc. Roy. Soc. Lond. **81.** 1909.

Darling, Ch. A., Sex in dioecious plants. Bull. Torr. Bot. Club. **36.** 1909.

Darwin, Ch., Entstehung der Arten. 1859. Deutsch von Carus. 1876.

—, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. 1878.

—, Two Essays written in 1842 and 1844. Herausgeg. 1909 von Francis Darwin als »Foundations of the Origin of Species«. Deutsche Übersetzung: Die Fundamente zu Charles Darwins Entstehung der Arten. Leipzig 1910.

—, Werke. Deutsch von Carus.

*Davenport, C. B., Statistical Methods with Special Reference to Biological Variation. New York and London 1899.

—, Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Inst., **52.** 1907.

Davenport, C. B, Determination of Dominance in Mendelian Inheritance. Proc. Amer. Phil. Soc. **47.** 1908.

—, Inheritance in Canaries. Carnegie Institution Publication. Washington, **95.** 1908.

—, Inheritance of characteristics in domestic Fowl. Ibid. **121.** 1909.

—, The imperfection of dominance and some of its consequences. Amer. Naturalist. **44.** 1910.

—, Dr. Galloways "Canary breeding". Biometrika. **7.** 1910.

—, Variability of Land-snails (Cerion) etc. New York Acad. Sc. Sect. Biol. 1910.

Davenport, C. and J. Blankinship, A Precise Criterion of Species. Science. **7.** 1898.

Davenport, C. B. and G. C. Davenport, Heredity of Eye-Colour in Man. Sci., N. S. **26.** 1907.

—, Heredity of Skin pigment in Man. Amer. Naturalist. **44.** 1910.

*Delage, Yves, L'Hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. Paris 1903.

—, Les vrais facteurs de la parthénogenèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. Arch. de Zool. expér. **4.** 1908.

—, Le sexe chez les oursins issus de parthénogenèse expérimentale. C. R. Paris **148.** 1909.

Delbœuf, J., Les Mathématiques et le Transformisme. Une Loi Mathématique applicable à la Théorie du Transformisme. Revue Scientifique. **6.** 1877.

Delcourt, A., Sur l'apparition brusque et l'hérédité d'une variation chez Drosophila confusa. C. R. Société Biologie. Paris. **66.** 1909.

—, Recherches sur la variabilité du genre Notonecta. Contribution à l'étude de la notion d'espèce. Bull. scient. de la France et de la Belgique. **43.** 1909.

*Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Dickel, F., Der gegenwärtige Standpunkt meiner Entwicklungstheorie der Honigbiene. Nat. Wochenschr. **16.** 1901.

—, Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Pflügers Arch. **95.** 1903.

—, Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Zool. Anz. **34.** 1909.

Dixey, F. A., Mr. Merrifields Experiments in Temperature-Variation as Bearing on the Theory of Heredity. Trans. Entomol. Soc. London 1894.

Doncaster, L., On the early development of unfertilized eggs in the sawfly, Nematus ribesii. Proc. Cambridge Phil. Soc. 1904.

—, On the Inheritance of Tortoise shell and Related Colours in Cats. Proc. Cambridge Phil. Soc. **13.** 1904.

—, On the Inheritance of Coat Colour in Rats. Proc. Cambridge Phil. Soc. **13.** 1905.

Doncaster, L., On the Maturation of the unfertilized egg, and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (Saw-flies). Quart. Journ. Micros. Sci. **49.** 1906.

*—, Recent work on the determination of sex. Science Progress 1909.

—, Gametogenesis of te Gall-Fly Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Proc. Roy. Soc. London B. **82.** 1910.

Doncaster, L. and G. H. Raynor, Breeding Experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London 1906.

—, Sex Inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor. Rep. Evol. Ctee. **4.** 1908.

Dorfmeister, G., Über Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark. 1863/1864.

—, Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda. 1864.

—, Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mitteil. d. Naturwissensch. Vereines f. Steiermark. 1879. Graz 1880.

Driesch, H., Über Seeigelbastarde. Arch. f. Entwm. **16.** 1903.

Drinkwater, H., An account of a Brachydactylous Family. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **28.** 1908.

Düsing, C., Die Faktoren, welche die Sexualität entscheiden. Inaug.-Diss. Jena 1883.

*—, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **17.** 1884.

—, Die experimentelle Prüfung der Theorie von der Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **19.** 1886.

—, Das Geschlechtsverhältnis der Geburten in Preußen. Berlin 1890.

*Duncker, G., Die Methode der Variations-Statistik. Arch. f. Entwm. **8.** 1899.

—, Symmetrie und Assymmetrie bei bilateralen Tieren. Arch. f. Entwm. **17.** 1904.

—, Syngnathiden-Studien. I. Variation und Modifikation bei Siphonostoma typhle L. Mitt. aus d. Naturhist. Mus. Hamburg. **25.** 1908.

Dungern, E. v., Die Ursachen der Spezifität bei der Befruchtung. Zentralbl. f. Phys. **13.** 1901.

—, Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Zeitschr. f. allgem. Phys. **1.** 1902.

Durham, F. M., A preliminary Account of the Inheritance of coatcolour in Mice. Reports to the Evolution committee of the Royal Society. **4.** 1908.

—, Note on Melanins. Jour. Physiol. **35.** 1907.

—, and Dorothea C. E. Marryat, Note on the Inheritance of Sex in Canaries. Reports to the Evolution Committee. **4.** 1908.

Dzierzon, J., Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienenzeitung. **1.** 1845.
—, Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ibid. **2.** 1846.
—, Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes. Brieg 1848.
East, E. M., The Transmission of variations in the Potato in asexual reproduction. (Contrib. from the Laboratory of Genetics Bussey Institution of Harvard University, Nr. 3.) 1909/10.
Edwards, C. L., The sex-determining chromosomes in Ascaris. Science. N. S. **31.** 1910.
Ehrlich, P., Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten. **12.** 1892.
—, Experimentelle Untersuchungen über Immunität. Deutsch. Mediz. Wochenschr. **17.** 1891.
—, Chemotherapeutische Trypanosomenstudien. Berl. Klin. Wochenschr. 1907. S. auch Münchner Mediz. Wochenschr. 1909.
*Eimer, Th., Die Entstehung der Arten. I. Teil. Jena 1888.
*—, II. Teil: Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig 1897.
—, Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.
*Emery, C., La determinazione del sesso dal punto di vista biologico. Attualità scientifiche. Bologna 1904.
—, Considerazioni intorno alla regola del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api. Rendic. R. Acad. Bologna 1910.
Engelmann, Th. W., Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillatorien. Nach Versuchen von Herrn N. Gaidukov. Arch. f. Anat. und Physiol. 1903.
Engler, A., Rutaceae. Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. **3.**
Enriques, P., Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. 2. Abt. Wiederkonjugante und Hemisexe bei Chilodon. Arch. f. Protistenkunde. **12.** 1908.
Ewart, J. C., The Penycuik Experiments. A. & C. Black. London 1899.
—, Guide to the Zebra Hybrids, on exhibition . . . together with a description of Zebras, Hybrids, Telegony. 1900.
Farabee, W. C., Inheritance of Digital Malformations in Man. Papers of Peabody Mus. of Amer. Arch. and Ethn. Harvard Univ. **3.** 1905.
*Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. **16.** 1907.
Field, W., A Contribution to the Study of Individual Variation in the Wings of Lepidoptera. Proc. Amer. Acad. Arts and Science. **33.** 1898.
Fischel, A., Über Bastardierungsversuche bei Echinodermen. Arch. f. Entwm. **22.** 1906.
Fischer, E., Transmutation der Schmetterlinge infolge der Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. 1895.

Fischer, E., Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa. 1896.

—, Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie. Illustr. Wochenschr. f. Entomologie. 1898.

—, Lepidopterologische Experimentalforschungen. Illustr. Zeitschr. f. Entomologie. 1900.

—, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomologie. 1901.

—, Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. **4.** 1907.

*Focke, W. O., Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881.

Frings, C., Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1897. Societas entomologica. **13.** 1898.

—, Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1898. Ibid. **14.** 1899.

—, Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1899. **15.** 1900.

—, Temperaturversuche im Jahre 1900. Ibid. **16.** 1901.

—, Bericht über Temperaturexperimente im Jahre 1901. Ibid. **17.** 1902.

—, Temperaturversuche im Jahre 1902. Ibid. **18.** 1903.

—, Bericht über meine Temperaturversuche in den Jahren 1903 bis 1904. Ibid. **19.** 1905.

—, Bericht über Temperaturexperimente in den Jahren 1905 bis 1907. Ibid. **23.** 1908.

Frischholz, E., Zur Biologie von Hydra. Biol. Zentralbl. **29.** 1909.

*Fruwirth, C., Allgem. Züchtungslehre der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 1909.

—, Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 1909.

—, Die Entwicklung der Auslesevorgänge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Progressus rei botanicae. **3.** 2. Jena 1909.

Gager, S. H. und S. P., Sudan III deposited in the egg and transmitted to the Chick. Science. **28.** 1908.

Gaidukov, N., Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarineen. Abh. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1902.

Galloway, A. R., Canary Breeding. A Partial Analysis of Records from 1891 till 1909. Biometrica. **7.** 1909.

—, Canary Breeding. A rejoinder to C. W. Davenport. Biometrica. **7.** 1910.

Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. Stuttgart 1849.

Galton, F., Hereditary Genius: an Inquiry into its Laws and Consequences. Macmillan, London 1869.

—, Pedigree Moth-Breeding, as a mean of verifying Certain Important Constants in the General Theory of Heredity. Trans. Entomol. Soc. London 1887.

Galton, F., Natural Inheritance. London, Macmillan, 1889.
—, The Average Contribution of each Several Ancestor to the Total Heritage of the Offspring. Proc. Roy. Soc. London. **61.** 1897.
—, A Diagram of Heredity. Nature. **57.** 1898.
Gates, R. R., Pollen Development in Hybrids of Oenothera lata and O. Lamarckiana and its relation to Mutation. Bot. Gaz. 1907.
—, Hybridization and germ-cells of Oenothera mutants. Ibid. 1907.
—, Chromosomes of Oenothera. Science, N. S. **27.**
—, A Litter of Hybrid Dogs. Science. **29.** 1909.
—, The behaviour of chromosomes in Oenothera lata and O. gigas. Bot. Gaz. **48.** 1909.
—, The material basis of Mendelian phenomena. Amer. Naturalist. **44.** 1910.
*Geddes, P. and J. A. Thomson, The Evolution of Sex. Revised ed. Walter Scott, London. 1st ed. 1889, 2nd ed. 1901.
Ghigi, A., Sulla dissociazione dei caratteri specifici negli ibridi complessi di alcuni ucelli. Rendic. Accad. Lincei. **17.** 1908.
Giard, A., Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus Bernhardus et chez la Gebia stellata. C. R. **104.** 1887.
—, Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton etc. C. R. Paris. **118.** 1894.
—, Comment la castration agit-elle sur les Charactères sexuels secondaires? Compt. Rend. Soc. Biol. **56.** 1904.
Giglio-Tos, E., Della partenogenesi e della spermatogenesi nell' ape. Anat. Anz. **26.** 1905.
Godlewski, E. jun., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwm. **20.** 1906.
*—, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft 9 der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik von Roux. 1909.
Godron, D. A., De l'hybridité dans les végétaux. Nancy 1844.
Goebel, K., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885.
—, Organographie der Pflanzen. Jena 1898. 2. Aufl. im Ersch.
—, Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Festrede. Verlag der Akademie München. 1898.
*—, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
—, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. **30.** 1910.
Goldschmidt, R., Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. **5.** 1904.
—, Das Problem der Geschlechtsbestimmung. Die Umschau. 1910.
—, Akzessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf. **6.** 1910.
Goodale, H. G., Sex and its relation to the barring Factor in Poultry. Science (N. S.). **29.** 1909.

*Gregoire, V., Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité Mendélienne. Ann. Soc. Roy. Zool. et Malacol. Belgique. **42.** 1907.

*—, Les cinèses de maturation dans les deux règnes, l'unité essentielle du processus méiotique. La cellule. **26.** 1910.

Griesheim, Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei Rana fusca. Arch. f. d. ges. Phys. **26.** 1881.

Guaita, G. von, Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. **10. 11.** 1898. 1900.

Gulick, A., Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden. Arch. f. Zellf. **6.** 1911.

Guthrie, C. C., Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of exp. Zool. **5.** 1908.

Guyer, M. F., Spermatogenesis of normal and hybrid Pigeons. Chicago 1900.

—, Atavism in Guinea-chicken Hybrids. Journ. of exp. Zool. **7.** 1909.

Haacke, W., Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

Haecker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. **37.** 1902.

—, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschrift für Weismann. Zool. Jahrb. Suppl. **7.** 1904.

—, Über Mendelsche Vererbung bei Axolotln. Zool. Anz. **31.** 1907.

*—, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Spengels Erg. u. Fortschr. d. Zool. 1907.

—, Über Axolotlkreuzungen. II. Mitt. (zur Kenntnis des partiellen Albinismus). Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.

—, Die Radiolarien in der Variations- und Artbildungslehre. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.

—, Vererbungs- und variationstheoretische Einzelfragen. II. Über die Temperaturaberrationen der Schmetterlinge und deren Erblichkeit. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **4.** 1910.

Hagedoorn, A. L., On the Purely Motherly Character of the Hybrids Produced from the Eggs of Strongylocentrotus. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

—, Mendelian Inheritance of Sex. Arch. f. Entwm. **28.** 1909.

Hanel, Elise, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **43.** 1907.

Hansen, Chr., Neue Untersuchungen über die Sporenbildung bei Saccharomyceten. Zentralbl. f. Bakt. **5.** 1899.

—, Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. II. Mitt. Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. II. Abt. **18.** 1907.

*Harrison, R. G., Embryonic Transplantation and development of the nervous system. Anat. Record. **2.** 1908.

Hase, A., Über die deutschen Süßwasserpolypen usw. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **6.** 1909.

Hatschek, B., Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig, Engelmann, 1905.

Heape, W., Preliminary note on the transplantation and growth of the mammalian ova within an uterine foster mother. Proc. Roy. Soc. London. **48.** 1890. 1891.

—, The artificial insemination of Mammals and subsequent possible fertilization of their ova. Proc. Roy. Soc. London. **61.** 1897.

Hefferan, M., Variation in the teeth of Nereis. Biol. Bull. **2.** 1900.

Hegner, R. W., Effects of removing the germcell-determinants etc. Biol. Bull. **16.** 1908.

*Heider, K., Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Versamml. d. Naturforscher u. Ärzte. Jena 1906.

Heilbronn, A., Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora. **101.** 1910.

Heincke, F., Naturgeschichte des Herings. Abh. d. Deutsch. Seefischereivereins. 1897—98.

Henking, H., Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Zeitschr. f. wiss. Zool. **50.** 1891.

—, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten I., II., III. Zeitschr. f. wiss. Zool. **49. 51. 54.** 1890—92.

*Henneberg, Wodurch wird das Geschlechtsverhältnis beim Menschen und den höheren Tieren beeinflußt? Erg. d. Anat. u. Entw. **7.** 1897.

*Hensen, Physiologie der Zeugung. Hermanns Handb. **6.** 1881.

*Herbst, C., Formative Reize. Leipzig 1901.

—, Vererbungsstudien. I—III. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

—, Vererbungsstudien. IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung). **22.** 1906.

—, Vererbungsstudien. V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Ähnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. Arch. f. Entwm. **24.** 1907.

—, Vererbungsstudien. VI. Die zytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. I. Mitt. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Hering, E., Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. 1870.

*Hertwig, O., Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. 1909.

*—, Allgemeine Biologie. 3. umgearb. u. erweiterte Aufl. Jena 1909.

Hertwig, O. u. R., Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. 1885.

Hertwig, R., Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für Gegenbaur. 1896.

—, Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1900.

Hertwig, R., Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ibid. 1902. 1903.
—, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. 1903.
—, Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Zentralbl. **26.** 1906.
—, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1905.
—, Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1907.
*Himmelbaur, W., Der gegenwärtige Stand der Pfropfhybridenfrage. Mitt. d. Naturw. Ver. Univ. Wien. **8.** 1910.
Houssay, Fr., Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores. Arch. de zool. expér. et gen. Ser. 4. **6.** 1907.
Hurst, C. C., Notes on some experiments in Hybridisation and Cross-Breeding. Journ. R. Hort. Soc. **24.** 1900.
—, Experiments in the Heredity of Peas. Ibid. **28.** 1904.
—, Experiments with Poultry. Rep. Evol. Committee Roy. Soc. 1905.
—, On the Inheritance of Coat-Colour in Horses. Proc. Roy. Soc. 1906.
—, On the Inheritance of Eye-Colour in Man. Proc. Roy. Soc. 1908.
Janczewski, E. de, Monographie des Grosseillers Ribes L., Génève. Mémoires couronnés du prix de Candolle par la Société de Physique et d'Hist. natur. de Génève. 1907.
Jennings, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. J. exp. Z. V. **1.** 1908.
—, desgl. II. Proceedings of the American Philosophical Society. **47.** 1908.
—, Heredity and Variation in the simplest Organism. Americ. Naturalist. **43.** 1909.
—, What Conditions induce conjugation in Paramaecium. Journ. Exp. Zool. **9.** 1910.
—, Experimental evidence on the effectiveness of selection. Americ. Naturalist. **44.** 1910.
— und Hargitt, G. T., Characteristics of the diverse races of Paramaecium. Journ. of Morph. V. **21.** 1911.
*Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena 1907.
Joest, E., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwm. **5.** 1897.
Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903.
—, Über Knospenmutation bei Phaseolus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1908.
*—, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909.

Jordan, D. S. and V. L. Kellogg, The scientific aspects of Luther Burbanks work. San Francisco 1909.

*Jordan, H. S., Recent literature touching the question of sex determination. Amer. Naturalist. **44.** 1910.

Issakowitsch, A., Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

—, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. Mikrosk., Anatomie u. Entwicklungsgesch. **69.**

—, Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biol. Zentralbl. **28.**

Iwanoff, E. J., Untersuchungen über die Ursache der Unfruchtbarkeit von Zebroiden (Hybriden von Pferden und Zebra). Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

—, De la fécondation artificielle chez les mammifères. Arch. Sc. Biol. **12.** 1907.

—, Zur Frage der Fruchtbarkeit der Hybriden des Hauspferds. Biol. Zentralbl. **31.** 1911.

Kahle, W., Die Pädogenese der Cecidomyiden. Zoologica, **55.** 1908.

Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entwm. **17.** 1904.

—, Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea). Arch. f. Entwm. **22.** 1906.

—, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. und II. Mitt.: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. Arch. f. Entwm. **25.** 1907.

—, Bastardierung von Flußbarsch (Perca fluviatilis L.) und Kaulbarsch (Acerina cernua L.). Arch. f. Entwm. **23.** 1907.

—, Experimentell erzielte Übereinstimmungen zwischen Tier- und Bodenfarbe. Verh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien. **58.** 1908.

—, Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen bei Amphibien. Vortrag. 81. Versamml. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Salzburg 1909.

—, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitt.: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Arch. f. Entwm. **28.** 1909.

—, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Mitt.: Induktion von weiblichem Dimorphismus bei Lacerta muralis, von männlichem Dimorphismus bei Lacerta fiumana. Arch. f. Entwm. 1910.

—, Die Wirkung äußerer Lebensbedingungen auf die organische Variation im Lichte der experimentellen Morphologie. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

*—, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung. 12. Flugschrift d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde 1910.

Kammerer, P., Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. d. Naturf. Ver. Brünn. **49.** 1910.

Kapterew, P., Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. Biol. Zentralbl. 1910.

Keilhack, Zur Biologie des Polyphemus pediculus. Zool. Anz. **30.**

Kellogg, V. L., Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. of exp. Zool. **1.** 1904.

—, Inheritance in Silkworms, I. Leland-Standford Junior University Publications. University Series. **1.** 1908.

Kennel, J., Über eine stummelschwänzige Hauskatze und ihre Nachkommenschaft. Zool. Jahrb., Abt. Syst. **15.** 1901.

De Kerhervé, De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies (Daphnia magna). Mém. soc. zool. Fr. **5. 8.** 1892—95.

*Kerner, A. v., Das Pflanzenleben. Wien u. Leipzig 1891.

King, Helen Dean, Temperature as a factor in the determination of sex in amphibians. Biol. Bull. **18.** 1910.

Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

—, Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl. **24.** 1904.

—, Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle. **25.** 1906.

—, Studien über Variationen. Arch. f. Entwm. **24.** 1907.

—, Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. 1909.

Knox, Alice A., Induction, development and heritability of fasciation. Carnegie Institution of Washington. **98.** 1908.

Koch, W., Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von Hydra fusca. Biol. Zentralbl. **31.** 1911.

Kölreuter, J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. 1761.

Kopeć, St., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Acad. Sc. Cracovie Cl. Sc. Math. et Natur. 1908.

Korschelt, E., Die Gattung Dinophilus und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus. Zool. Jahrb. **2.** 1887.

*—, Regeneration und Transplantation. 1907.

—, Beeinflussung der Komponenten bei Transplantation. Mediz. Naturw. Arch. **1.** 1908.

*Korschinsky, Heterogenesis und Evolution. Flora. **89.** 1901.

Krapfenbauer, E., Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra. Inaug.-Dissertation. München 1908.

Krätzschmar, H., Über den Polymorphismus von Anuraea aculeata. Intern. Revue Hydrobiol. **1.** 1908.

Kühn, J., Fruchtbarkeit der Bastarde von Schakal und Haushund. Biol. Zentralbl. **7.** 1888.

Kühn, C., Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Arch. f. Zellf. **1.** 1908.

Kükenthal, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien. Jena 1897.

Künkel, K., Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken (Helix pomatia). Zool. Anz. **26.** 1903.

Kupelwieser, H., Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Kuschakewitsch, S., Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschrift f. R. Hertwig. **2.** 1910.

Kuttner, Olga, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. **2.** 1909.

Kysela, Beitrag zur Kenntnis der Deilephila-Hybriden. Mitt. d. Entomol. Ver. Polyxena, Wien. **2.** 1908.

Lamarck, J. B. A. de, Philosophie Zoologique. 1809.

Lang, A., Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. **41.** 1896.

—, Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschrift f. Haeckel. Jena 1904.

—, Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Vortrag. 3. tbs. Verh. d. Schweiz. Naturforsch. Ges. Luzern 1906.

—, Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. (Mit Beiträgen von Boßhard, Hesse und Kleiner). Festschrift d. Universität Jena. 1908.

*—, Über Vererbungsversuche. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. auf d. 19. Jahresvers. zu Frankfurt 1909.

—, Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **4.** 1910.

—, Über alternative Vererbung bei Hunden. Ibid. **3.** 1910.

Langhans, V. H., Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909.

Lauterborn, Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Zentralbl. **18.** 1898.

—, Der Formenkreis von Anuraea cochlearis I u. II. Verh. d. Naturhist. mediz. Ver. Heidelberg. N. F. **6—7.** 1901. 1902—04.

Lehmann, E., Über Zwischenrassen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **2.** 1909.

Leche, W., Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Zentralbl. **22.** 1902.

*Lenhossek, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

Lewis, Th. and Denis Embleton, Split-Hand and Split-Foot Deformities their Types, Origin and Transmission. Biometrica. **6.** 1908.

Lidfors, D., Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus. II. Arkiv för Botanik. 1907.

Linden, Gfn. M. v., Versuche über den Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Illustr. Zeitschr. f. Entomologie. **4.** 1899.

—, Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Zentralbl. **24.** 1904.

*Lock, R. H., Recent progress in the study of Variation, Heredity and Evolution. London, Murray, 1906; 2. Aufl. 1909.

—, Studies in Plant breeding in the tropics. Ann. R. Bot. Garden Peradenyia. 1904—06.

Loeb, J., Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Arch. **199.** 1903.

—, Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). Arch. f. Entwm. **26.** 1908.

—, Redman, W. King, A. Moore, Über Dominanzerscheinungen bei den hybriden Pluteen des Seeigels. Arch. f. Entwm. **29.** 1910.

Loisel, G., Les phénomènes de sécrétion dans les glandes génitales. Journ. de l'anatomie. 1904/05.

—, Le problème du déterminisme sexuel et la procréation des sexes. Revues des idées. 1904/05.

—, Etudes expérimentales de l'influence du père dans l'hérédité chez le lapin. Compt. Rend. Soc. de Biol. **68.** 1910.

*Lotsy, J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena 1906.

Ludwig, F., Variationsstatistische Probleme und Materialien. Biometrica. 1901.

Lutz, F. E., The variation and correlation of the taxonomic characters of Gryllus. Carnegie Institution Publications. Washington. **101.** 1908.

McClendon, J. F., On the effect of external conditions on the reproduction of Daphnia. Amer. Nat. **44.** 1910.

Mac Clung, C. E., The accessory Chromosome Sex-Determinant? Biol. Bull. **3.** 1902.

Mac Cracken, J., A Study of the Inheritance of Dichromatism in Lina lapponica. Journ. of exp. Zool. **2.** 1905.

Mac Cracken, J., Inheritance of Dichromatism in Lina and Gastroidea. Journ. of exp. Zool. **3.** 1906.

—, Occurrence of a Sport in Melasoma (Lina) scripta and its Behavior in Heredity. Journ. of exp. Zool. **4.** 1907.

—, Heredity of the Race-Characters Univoltinism and Bivoltinism in the Silkworm (Bombyx mori). A case of Non-Mendelian Inheritance. Journ. of exp. Zool. **7.** 1909.

Mac Curdy, H. and W. E. Castle, Selection and Cross-breeding in Relation to the Inheritance of Coat-pigments and Coat-patterns in Rats and Guinea-pigs. Carnegie Institution Publications. Washington, Mai 1907.

Mac Dougal, D. T., Mutants and Hybrids of the Oenotheras. Carnegie Institution Publications. Washington 1905.

—, Mutations, Variations and Relationships of Oenothera. Carnegie Institution Publications. Washington **81.** 1907.

Macfarlane, M., A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents and its bearing on biological problems. Trans. of the R. Soc. of Edinbourgh. **37.** 1895.

Mac Leod, J., Over de veranderlijkheid van het aantal randbloemen en het aantal schijfbloemen bij de Korenbloem (Centaurea cyanus) en over correlatieverschijnselen. Bot. Jaarboek. **12.** 1907.

Marchal, E., Les Cécidomyes des céréales et leurs parasites. Ann. Soc. Entom. de France. **66.** 1897.

—, Recherches sur la Biologie et le Développement des Hymenoptères parasites. Arch. Zool. Exp. et Gen. 1904.

Marchal, E. and E., Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Ac. R. Belgique. Classe Sciences. 1907.

Maupas, M., Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. C. R. Ac. Sc. Paris. **111.** 1890.

—, Sur la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. C. R. Ac. Sc. Paris. **111.** 1890.

—, Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. R. Ac. Sc. Paris. **113.** 1891.

—, Modes et formes de reproduction des nematodes. Arch. Zool. Exp. et Gen. 1900.

Meijere, J. C. H. de, Über Jacobsons Züchtungsversuche betreffend den Polymorphismus von Papilio memnon L. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.

—, Über getrennte Vererbung der Geschlechter. (Vorl. Mitt.) Biol. Zentralbl. **30.** 1910.

Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena 1909.

Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker der exakt. Wissensch. Leipzig 1901.

Merrifield, F., Temperature experiments on Lepidoptera. Proc. Entom. Soc. London 1889.

—, Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages. Trans. Ent. Soc. London 1890.

—, The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of Pieris napi, Vanessa atalanta, Chrysophanus phloeas and Ephyra punctaria. Trans. Ent. Soc. London 1893.

—, Experiments in Temperature-Variation on Lepidoptera, and their bearing on theories of Heredity. Proc. Ent. Soc. London 1894.

Meves, Fr., Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. **70.** 1907.

Millardet, A., Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux. 1894.

Moenkhaus, W. J., The development of Hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial Reference to the Behavior of the maternal and paternal Chromatin. Amer. Journ. of Anatomy. **3.** 1904.

Montgomery, Th. jun., Organic variation as a criterion of development. Journ. Morph. **12.** 1896.

—, Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of Germ Cells. Biol. Bull. **6.** 1904.

—, Chromosomes in the spermatogenesis of Hemiptera and Heteroptera Trans. Amer. Phil. Soc. N. S. **21.** 1906.

—, The sex ratio and cocooning habits of an Araneid. Journ. exp. Zool. **5.** 1908.

Mordwilko, A., Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten. Biol. Zentralbl. **29.** 1909.

*Morgan, L., Habit and Instinct. London 1896 (Instinct und Gewohnheit. Leipzig und Berlin 1909).

Morgan, Th. H., Regeneration of tissue composed of parts of two species. Biol. Bull. **1.** 1899.

—, Further Experiments of the regeneration of tissue of parts of two species. Biol. Bull. **2.** 1900.

—, An alternative interpretation of the origin of Gynandromorphous Insects. Science. **21.** 1905.

—, Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids "Pure"? Biol. Zentralbl. **26.** 1906.

—, The Male and Female Eggs of Phylloxerans of the Hickories. Biol. Bull. **10.** 1906.

—, The cause of Gynandromorphism in Insects. Amer. Nat. **41.** 1907.

*—, Experimental Zoology. New York, The Macmillan Company, 1907. Deutsch von Rhumbler. 1909.

—, Breeding experiments with rats. The Amer. Nat. **43.** 1909.

Morgan, Th. H., Recent experiments on the Inheritance of Coat-Colors in Mice. Amer. Nat. **43.** 1909.

—, Breeding experiments with Rats. Amer. Nat. **43.** 1909.

—, A Biological and Cytological Study of Sex Determination in Phylloxerans and Aphids. J. of Exp. Zool. **7.** 1909.

—, Sex limited inheritance in Drosophila. Science, N. S. **32.** 1910.

*—, Chromosomes and Heredity. Amer. Nat. **44.** 1910.

—, Cross and Self-Fertilization in Ciona intestinalis. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

*Morgenroth, J., Die Vererbungsfrage in der Immunitätslehre. In Kolle-Wassermanns: Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. Jena 1904.

Mudge, G. P., A pedigree of human hybrids. Segregation of European skin colour in a quadroon fraternity. Mendel Journ. **1.** 1909.

—, On some features in the Hereditary Transmission of the Selfblack and the "Irish" Coat Characters in Rats. Paper I. Proc. Roy. Soc. London 1908.

—, On some features in the Hereditary Transmission of the Albino Character and the Black Piebald Coat in Rats. Proc. Roy. Soc. London 1908.

Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.

*Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

Nettleship, E., On heredity in the various forms of Cataract. Rep. Roy. Lond. Ophth. Hosp. **16.** 1905.

—, A history of congenital stationary night-blindness in nine consecutive generations. Ophth. Soc. Trans. **27.** 1907.

Newcomb, A statistical inquiry into the probability of causes of sex in human offspring. Carnegie Institution Publications. Washington **11.** 1904.

Newman, H. H., The process of Heredity as exhibited by the Development of Fundulus Hybrids. Journ. exp. Zool. 1908.

—, Further studies in the process of heredity in fundulus hybrids. I. The influence of spermatozoon on the rate and character of early cleavage. Journ. Exp. Zool. **8.** 1910.

— and J. T. Patterson, The development of the nine-banded armadillo etc. Journ. Morphol. **21.** 1910.

Nilsson-Ehle, H., On lifstyper och individuell variation. Botan. Notiser 1907.

—, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Act. Univers. Lund 1909.

Noll, F., Die Propfbastarde von Bronvaux. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1905.

—, Neue Beobachtungen an Laburnum Adami Poit. Ebenda. 1907.

Noorduyn, C. L. W., Die Erblichkeit der Farben bei Kanarienvögeln. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiol. 1908.

Nußbaum, M., Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. Mikr. Anat. 1880.

—, Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. Mikr. Anat. **53.** 1899.

—, Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. Mikr. Anat. **49.** 1899.

—, Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Verh. Nat. Ver. Bonn, Med. Sekt. 1893.

—, Die Vererbung erworbener Eigenschaften. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilk. zu Bonn. 1903.

—, Mutationserscheinungen bei Tieren. Bonn 1906.

—, Über Geschlechtsbildung bei Polypen. Arch. f. d. ges. Physiologie. 1909.

Obersteiner, H., Zur Frage der hereditären Übertragbarkeit akquirierter pathologischer Zustände. Neurol. Zentralbl. 1900.

Odhner, T., Zur Anatomie der Didymozoen. Zool. Stud. till. Prof. Tullberg. Upsala 1907.

Osborn, H. F., Are acquired Characters inherited? Amer. Nat. 1891.

Ostenfeld, C. H., Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **22.** 1904.

—, Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk. **27.** 1906.

—, Further studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.

Ostwald, Wolfg., Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Arch. f. Entwm. **18.** 1904.

Oudemans, J. Th., Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. **12.** 1899.

Pantel, J. et R. de Sinéty, Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes. C. R. de l'Acad. de Sc. 1908.

Papanicolau, G., Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Zentralbl. **30.** 1910.

Pauly, A., Darwinismus und Lamarckismus. 1905.

Payne, F., Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. Biol. Bull. **16.** 1909.

—, Forty-nine Generations in the Dark. Biol. Bull. **18.** 1910.

Pearl, R., Variation in Chilomonas under Favourable and Unfavourable Conditions. Biometrica. **5.** 1906—07.

—, Biometrical studies on man. I. Variation and correlation in brain-weight. Biometrica. **4.** 1906.

—, A biometrical study of Conjugation in Paramecium. Ibid. **5.** 1907.

— and F. J. Dunbar, Some Results on a Study of Variation in Paramecium. Ann. Rep. Michigan Acad. Sc. **7.** 1905.

Pearl, R. and F. M. Surface, A Biometrical Study of Egg Production in the Domestic Fowl. I. Variation in Annual Egg Production. M. S. Department of Agriculture, Bureau of Animal Industry. 1909.

Pearl, R. and F. M. Surface, Is there a cumulative effect of Selection? Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **2.** 1909.

— —, Studies on Hybrid Poultry. Maine Agricult. Exp. Station. Pap fr. the Biol. Labor. **21.** 1910.

— —, On the Inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

Pearl, R., assisted by O. M. Pepper and F. J. Hagle, Variation and differentiation in Ceratophyllum. Carnegie Institution Publications, Washington. **58.** 1907.

Pearson, K., The Chances of Death and other Studies in Evolution. London 1897.

--, Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity. Proc. Roy. Soc. London. **62.** 1898.

*—, The Grammar of Science. 1900.

—, The Law of Ancestral Heredity. Appendix II: On Inheritance (Grandparent and Offspring) in Thoroughbred Racehorses, by Norman Blanchard. Appendix III: by Alice Lee. Biometrica. **2.** 1902—03.

—, On the Ancestral Gametic Correlations of a Mendelian Population mating at random. Proc. Roy. Soc. London. **81.** 1909.

—, Darwinism, biometry and some recent biology. I. Biometrica. **7.** 1910.

—, A. Lee and A. Wright, A cooperative study of Queens, drones, and workers in Vespa vulgaris. Biometrica. **5.** 1907.

Perez, J., Mémoires sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon. Ann. Sc. Nat. Zool. **7.** 1878.

—, Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du Genre Andrena. Act. Linn. Soc. Bordeaux. **3.** 1880.

Pergande, Th., The Life-History of Two Species of Plant Lice inhabiting both the Witch Hazel and the Birch. U. S. Dept. Agricult. 1901.

—, North American Phylloxerinae affecting Hickories (Carya) and Other Trees. Proc. Davenport Soc. Davenport, Jova. **9.** 1904.

Peter, K., Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Petrunkewitsch, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. **14.** 1901.

—, Gedanken über Vererbung. Speyer und Kaerner 1904.

Pfeffer, W., Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. Math.-Phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1907.

—, Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1908.

Pflüger, E., Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. d. ges. Phys. **29.** 1882.

Pflüger, E., Die Bastardzeugung bei den Batrachiern; Versuche der Befruchtung überreifer Eier; zur Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Arch. f. d. ges. Phys. **29.** 1882.

— und W. Smith, Untersuchungen über Bastardierung der anuren Batrachier und die Prinzipien der Zeugung. Arch. f. d. ges. Phys. **32.** 1883.

Pictet, A., Influence de l'alimentation sur la formation du sexe chez les Lépidoptères. Arch. d. Sc. phys. T. Mém. de la Soc. de Phys. 1905.

—, Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la Variation des Papillons. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. de Genève. **35.** 1905.

Plate, L., Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerionlandschnecken der Bahamainseln. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **4.** 1907.

*—, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 1908.

—, Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus musculus. Zool. Anz. **35.** 1910.

*—, Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschrift f. R. Hertwig. Jena 1910.

Platner, G., Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Zentralbl. **8.** 1888.

Poll, H. (und W. Tiefensee), Mischlingsstudien (II): Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin 1907.

—, desgl. III: System und Kreuzung. Ibid. 1908.

—, desgl. IV: Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verh. d. Ant. Ges. 1910.

—, Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin 1909.

Popoff, M., Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festband f. R. Hertwig. Suppl. **1.** 1907.

Pott, C., Der Formalismus in der landwirtschaftlichen Tierzucht. Stuttgart 1899.

Potts, F. A., The Modification of the Sexual Characters of the Hermit Crab caused by the Parasite Peltogaster. Q. J. Micr. Sci. L. 1906.

*Poulton, E. B., The Colours of Animals. 1890.

*Pringsheim, H., Die Variabilität niederer Organismen. Eine Deszendenztheoretische Studie. 1910.

Prout, L. B. and A. Bacot, On the cross-breeding of two Races of the Moth Acidalia virgularia. Proc. Roy. Soc. London. **81.** 1909.

*Przibram, H., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere. Leipzig u. Wien 1904.

—, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Leipzig 1908.

*Przibram, H., Vererbungsversuche über asymmetrische Augenfarbe bei Angorakatzen. Arch. f. Entwm. **25.** 1908.

—, Versuche an Hitzeratten. Verh. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, Versamml. Salzburg 1909.

—, Übertragungen erworbener Eigenschaften bei Säugetieren und Versuche mit Hitzeratten. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, 81. Versamml. zu Salzburg 1910.

*—, Experimental-Zoologie. 3. Phylogenese inklusive Heredität. Leipzig u. Wien 1910.

*Punnett, R. C., Mendelism. Macmillan and Bowes, Cambridge 1905.

—, Sex-determination in Hydatina with some remarks on Parthenogenesis. Proc. Roy. Soc. 1906.

—, On the Alleged influence of Lecithin upon the determination of sex in rabbits. Proc. Cambr. Philos. Soc. **25.** 1909.

*—, Mendelismus. Ins Deutsche übertragen von W. von Proskowetz. Brünn 1910.

—, "Mimicry" in Ceylon butterflies, with a suggestion as to the nature of polymorphism. 1910.

Quetelet, Anthropométrie. Paris 1871.

Rabes, O., Über Transplantationsversuche an Lumbriciden. Biol. Zentralblatt. **21.** 1901.

Rauber, A., Der Überschuß an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung. Année biol. 1899.

Reichenau, W. v., Die Züchtung des Nesselfalters (Vanessa urticae L.); ein Beweis für den direkten Einfluß des Klimas. 1882.

Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen etc. Biol. Zentralbl. **22.** 1902.

Rhumbler, L., Vererbung und chemische Grundlage der Zellmechanik. Verh. Intern. Zool. Kongr. Boston 1907.

*Riddle, O., Our knowledge of melanin color formation and its bearings on the Mendelian description of Heredity. Biol. Bull. **16.** 1909.

*—, Studies with Sudan III. in metabolism and inheritance. Journ. exp. Zool. **8.** 1910.

Rignano, E., Sur la transmissibilité des caractères acquis. Paris 1906. Deutsche Übersetzung Leipzig 1907.

Ritter, R., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darms bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zool. **50.** 1890.

Roepke, M., Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfußschen Lepidopteren-Bastarden. Jenaische Zeitschr. **44.** 1908/09.

Rörig, A., Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entwm. **8.** 1899.

Romanes, G., Darwin and after Darwin. 1895.

Rosen, F., Über Bastarde zwischen elementaren Spezies der Erophila verna. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28.** 1910.

Rosenberg, O., Das Verhalten der Chromosomen in einer Hybridenpflanze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **21.** 1903.

—, Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ibid. **22.** 1904.

—, Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidsskrift. **28.** 1907.

—, Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kongl. Svenska Vet. Ak. Handl. **43.** 1909.

Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. 1895.

Russo, A., Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes. Jena 1909.

Samter, M. und R. Heymons, Variationen bei Artemia salina Leach und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Anhang 1902.

Sarasin, P. u. F., Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899.

Scharfenberg, U. v., Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Intern. Rev. f. Hydrobiol. u. Hydrogr. **3.** Biol. Suppl. 2. 1910.

*Schaudinn, F., Die Befruchtung der Protozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1905.

Schenk, L., Lehrbuch der Geschlechtsbestimmung. Halle 1900.

Schepelmann, E., Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, insbesondere über die funktionelle Anpassung an die Nahrung. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

—, Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, insbesondere über die funktionelle Anpassung an die Nahrung. II. Teil. Arch. f. Entwm. **23.** 1907.

Schleip, W., Über die Chromatinverhältnisse bei Angiostomum nigrovenosum. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg. **19.** 1911.

Schmankewitsch, W. J., Über das Verhältnis der Artemia salina zur A. mühlhausenii und dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. wiss. Zool. **25.** 1875.

—, Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Ibid. **26.** 1877.

Schröder, Chr., Experimentelle Untersuchungen zur Vererbung von Charakteren im Larvenzustande. I. Tephroclystia vulgata. Allg. Zeitschr. f. Entomol. **6.** 1901.

—, Die Variabilität der Adalia bipunctata. Allg. Zeitschr. f. Entomol. **6.** 1901.

—, desgl. **7.** 1902.

—, Über experimentell erzielte Instinktvariationen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1903.

—, Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata. Allg. Zeitschr. f. Entomol. **8.** 1903.

Schübeler, F. C., Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiana 1873.

*Schultze, O., Zur Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. **63.** 1903.

Scott, W. B., On Variations and Mutations. Amer. Journ. of Sci. **43.** 1894.

Seeliger, O., Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entwm. 1895.

—, Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Arch. f. Entwm. **3.** 1896.

Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 1904. (3. Aufl. 1909, 4. in Vorber.)

—, Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

—, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie. Arch. f. Rassen- u. Geschlechtsbiol. 3. Aufl. 1909.

—, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Zentralbl. 1908.

—, Der Reizbegriff. Biol. Zentralbl. 1910.

*—, Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. naturwiss. Forsch. **2.** 1910.

*Semper, K., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. 2. Heft der internationalen wissenschaftlichen Bibliothek. Leipzig 1880.

*Settegast, H., Die Tierzucht. Breslau 1888.

Shull, G. H., Elementary Species and Hybrids of Bursa. Science, N. S. **25.** 1907.

—, A new Mendelian Ratio and several types of latency. Amer. Nat. **42.** 1908.

—, The presence and absence hypothesis. Amer. Nat. **43.** 1909.

—, A pure-line method in corn breeding. Rpt. Amer. Breeders Assn. **9.** 1909.

—, Bursa bursa-pastoris and Bursa heegerii: Biotypes and Hybrids. 1909.

—, Inheritance of sex in Lychnis. Bot. Gazette **49.** 1910.

Siebold, v., Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig, Engelmann, 1856.

Silvestri, F., Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parasiti I. Ann. R. Scuola Sup. Agr. Portici 6; 1906. **2.** 1908.

Simroth, H., Über einige Folgen des letzten Sommers für die Färbung von Tieren. Biol. Zentralbl. **25.**

Sitowski, L., Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1905.

Smith, G., Rhizocephala, in Flora und Fauna des Golfes von Neapel. **29.** Monographie 1906.

—, Studies in the experimental analysis of sex (1—2). Quart. Journ. of Microsc. Science. **54.** 1910.

Sommer, M., Die Brown-Séquardsche Meerschweinchen-Epilepsie und ihre erbliche Übertragung auf die Nachkommen. Zieglers Beiträge z. path. Anatomie u. allg. Pathol. 1900.

*Sommer, R., Familienforschung und Vererbungslehre. 1907.
Spemann, H., Zum Problem der Korrelation in der tierischen Entwicklung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1907.
Spillmann, W. J., Mendel's Law in Relation to Animal Breeding. Amer. Breeder's Association. Proceedings **1.** 1905.
—, Inheritance of Coat color in Swine. Science, N. S. **24.** 1906.
—, Color Inheritance in Mammals. Science, N. S. **25.** 1907.
—, Barring in Barred Plymouth Rocks; Poultry. **5.** 1909.
—, Mendelian phenomena without de Vriesian theory. Amer. Nat. **44.** 1910.
—, A Theory of Mendelian phenomena. Amer. Breeder's Magaz. **1.** 1910.
Standfuß, M., Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomol. Zeitschr. 1895.
*—, Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler. 1896.
—, Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die ges. Naturwissenschaft. **36.** 1898.
—, Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente. Insektenbörse. 1902.
—, Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. Mitt. d. Schweiz. Entomol. Ges. 1907.
—, Einige Ergebnisse aus Zuchtexperimenten mit Lepidopteren-Mutationen (Aglia tau). Études de Lepidopterologie comparée, de Charles Oberthür. 1909.
—, Die alternative und diskontinuierliche Vererbung von Aglia tau und deren Mutationen. Deutsch. entom. Nationalbibliothek. **1.** 1910.
—, Chaerocampa elpenor ab, daubi und Mitteilungen über Mutationen an Aglia tau. Iris. **24.** 1910.
Staples-Browne, R., Note on the heredity in Pigeons. Proc. Zool. Soc. London. **2.** 1905.
—, On the Inheritance of Colour in Domestic Pigeons, with special reference to reversion. Proc. Zool. Soc. London. 1908.
Steinach, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Arch. f. d. ges. Phys. **56.** 1894.
—, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Zentralbl. f. Physiol. **24.** 1910.
Steinbrück, H., Über die Bastardbildung bei Strongylocentrotus lividus (♂) und Sphaerechinus granularis (♀). Arch. f. Entwm. 1902.
Steuer, Ad., Der gegenwärtige Stand der Frage über die Variationen bei Artemia salina Leach. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1903.
*—, Planktonkunde. Leipzig 1910.

Stevens, N. M., Study of the Germ-cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. Journ. Exp. Zool. 1905.

—, Studies in Spermatogenesis with especial reference to the accessory chromosome. Carnegie Institution Publications. Washington 1905.

—, do. Part II, with reference to sex Determination. Ibid. 1906.

—, An unpaired chromosome in the Aphids. Journ. Exp. Zool. **6.** 1909.

Stolc, A., Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanischen Eingriff oder das Milieu erworbenen Eigenschaften vererben. Arch. f. Entwm. **15.** 1903.

Strasburger, Ed., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884.

—, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Botan. 1907.

*—, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908.

*—, Histologische Beiträge. Heft 7: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. 1909.

—, Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. **1.** 1909.

*—, Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. **48.** 1910. (Dort auch Zitate der früheren Arbeiten des Verf.).

—, Chromosomenzahl. Flora. **100.** 1910.

Strohl, Die Biologie des Polyphemus pediculus und die Generationszyklen der Cladoceren. Zool. Anz. **32.** 1907.

—, Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation. Intern. Revue d. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **1.** 1908.

Struthers, On Variation in the Number of Fingers and Toes. Edinburgh New Phil. Journ. 1863.

Sumner, F. B., Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of Exp. Zool. **7.** 1909.

—, The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications. Amer. Nat. **44.** 1910.

—, An experimental Study of Somatic modifications and their Reappearance in the offspring. Arch. f. Entwm. **30.** 1910. B.

Sutton, W. S., On the Morphology of the Chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. **4.** 1902.

Tandler, J. und S. Grosz, Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

Tennent, D. H., The Dominance of Maternal or of Paternal Characters in Echinoderm Hybrids. Arch. f. Entwm. **29.** 1910.

*Thomson, A., Heredity. London 1908.

Tischler, G., Über Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. **15.** 1903.

—, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellf. **1.** 1908.

Tischler, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Arch. f. Zellf. **5.** 1910.

Tower, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution Publications. Washington, **48.** 1906.

—, The Determination of dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance, by Conditions surrounding or incident upon the Germ-cells at fertilization. Biol. Bull. **18.** 1910.

Toyama, Studies on the Hybridology of insects: I. On some silkworm crosses, with special reference to Mendel's laws of heredity. Bull. of the college of agriculture. Tokyo University. **7.** 1906.

—, Mendel's laws of heredity as applied to the Silkworm Crosses. Biol. Zentralbl. **26.** 1906.

—, A sport of the Silkworm and its Hereditary Behaviour. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.

Tschermak, E., Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zeitschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchsw. in Österreich, **3.** 1900.

—, Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Ibid. **4.** 1901.

—, Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **19.** 1901.

—, Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903.

—, Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. Landwirtsch. Versuchsw. in Österreich. 1904.

*—, Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **5.** 1908.

—, Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie vom Ahnenerbe. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **2.** 1905.

—, Kreuzungszüchtung des Getreides und die Frage nach den Ursachen der Mutation. Monatshefte f. Landw. 1908.

*—, Der moderne Stand der Kreuzungszüchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Vortrag, gehalten in der Ökonomischen Gesellschaft im Königr. Sachsen zu Dresden. 1909.

—, W., Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung der Kanarieneier. Biol. Zentralbl. **30.** 1910.

*Tutt, J. W., A natural History of the British Lepidoptera. A Textbook for Students and collectors. London, Berlin 1902 u. 1906.

Tyzzer, E. E., A Study of Inheritance in Mice with Reference to their Susceptibility to transplantable Tumors. Journ. of Medic. Research. **21.** 1910.

Vernon, H. N., The effects of the environment on the development of Echinoderm Larvae. Phil. Trans. Roy. Soc. London. **186.** 1895.

—, The Relation between the Hybrid and the Parent Forms of Echinoid Larvae. Proc. Roy. Soc. **63.** 1898.

Vernon, H. H., The Relation between the Hybrid and the Parent Forms of Echinoid Larvae. Phil. Trans. Roy. Soc. B. **190.** 1898.
—, Cross Fertilisation among Echinoids. Arch. f. Entwm. **9.** 1900.
*—, Variation in Animals and Plants. 1907.
Viré, A., Sur quelques expériences effectués au laboratoire du Museum d'Histoire naturelle. **138.** 1904.
Vöchting, H., Die Transplantation am Pflanzenkörper. 1892.
Voris, J. H., Material for the study of the variation of Pimapheles notatus etc. Proc. Indiana Ac. Sc. 1899.
Vries, H. de, Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889.
—, Über halbe Galtonkurven als Zeichen diskontinuierlicher Variation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **12.** 1894.
—, Eine zweigipflige Variationskurve. Arch. f. Entwm. **2.** 1895.
—, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **18.** 1900.
—, Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag. 1901.
*—, Die Mutationstheorie. 2 Bde. 1901—03.
*—, Species and Varieties, their Origin by Mutation. 1905.
*—, Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtschaftlicher Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selektionstheorie. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **3.** 1906.
—, On Twin Hybrids. Bot. Gaz. **94.** 1907.
—, Über die Zwillingsbastarde von Oenothera nanella. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1908.
—, Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1908.
*—, Pflanzenzüchtung. Übers. v. A. Steffen. Berlin 1908.
—, On triple Hybrids. Bot. Gaz. 1909.
—, Über doppeltreciproke Bastarde von Oenothera biennis L. und O. muricata L. Biol. Centralbl. **31.** 1911.
Waldow von Wahl, H., Fruchtbare Maultiere. Jahrb. f. wiss. u. prakt. Tierzucht (R. Müller). 1907.
Weinberg, W., Über Vererbungsgesetze beim Menschen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.
—, Die Anlage zur Mehrlingsgeburt beim Menschen und ihre Vererbung. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **6.** 1909.
Weismann, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876. 1877. 1878. 1879. Separat Leipzig 1876—79.
—, Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. In: Studien zur Deszendenztheorie. Leipzig 1875.
—, Über die letzten Ursachen der Transmutation. In: Studien zur Deszendenztheorie. Leipzig 1876.
—, Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften. 1888. (Aufs. üb. Vererb. 1892 A.)
—, Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen. (Aufs. üb. Vererb. 1892 A.)

Weismann, A., Das Keimplasma. Jena 1892.
—, Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. 1895.
*—, Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902.
—, Richard Semons »Mneme« und die »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **3.** 1906.
—, Die Selektionstheorie. Eine Untersuchung. 1909.
—, u. C. Ishikawa, Über die Parakopulation im Daphnidenei. Zool. Jahrb. f. Anat. **4.** 1889.
Weldon, W. F. R., On certain Correlated Variations in Carcinus maenas. Proc. Roy. Soc. London. 1894.
—, 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. Proc. Roy. Soc. London. **62.** 1895.)
—, Address to the Zoological Section of the British Association for the Advancement of Science. 1898.
Wesenberg-Lund, Plankton Investigations of the Danish Lakes. General Part: The Baltic Freshwater Plankton, its Origin and Variations. 1908.
Westphal, C., Über künstliche Erzeugung von Epilepsie bei Meerschweinchen. Berl. klin. Wochenschr. 1871.
*Wettstein, R. von, Über direkte Anpassung. Vortrag, gehalten in der Kaiserl. Akademie der Wiss. zu Wien. 1902.
—, Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. 1903.
—, Die Erblichkeit der Merkmale von Knospenmutationen. Ascherson-Festschrift. 1904.
—, Über zwei bemerkenswerte Mutationen bei europäischen Alpenpflanzen. Zeitschr. f. indukt. Abst.-u. Vererbungsl. **1.** 1908.
Wheeler, W. M., The origin of female and workers from the eggs of parthenogenetic workers. Science. **18.** 1903.
Wheldale, M., Inheritance of Flower Colour in Antirrhinum majus. Proc. Roy. Soc. 1907.
—, The colours and Pigments of Flowers with special Reference to Genetics. Proc. Roy. Soc. **81.**
—, Die Vererbung der Blütenfarbe bei Antirrhinum majus. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.
—, Plant oxydases and the chemical interrelationship of colour varieties. Prog. rei bot. **3.** 1910.
Whitney, D., Determination of Sex in Hydatina senta. Journ. Exp. Zolo. **4.** 1907.
—, Observations on the maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of Hydatina senta. Journ. Exp. Zool. **6.** 1909.
Wichura, M., Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden. 1865.

Wilckens, M., Untersuchungen über das Geschlechtsverhältnis und die Ursachen der Geschlechtsbildung bei Haustieren. Landw. Jahrb. **15.** 1886.

Wille, N., Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

*Wilson, E. B., The Cell in Development and Inheritance. New York and London 1900.

—, Studies on Chromosomes. I. The Behaviour of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool. **2.** 1905.

—, Studies on Chromosomes. II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera. Ibid. **2.** 1905.

—, Studies on Chromosomes. III. The sexual differences of the Chromosome-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. **3.** 1906.

—, Note on the Chromosome-groups of Metapodius and Banasa. Biol. Bull. **12.** 1907.

—, Recent researches on the determination and inheritance of sex. Science, N. S. **29.** 1909.

—, Secondary Chromosome-couplings and the sexual relations in Abraxas. Science, N. N. **29.** 1909.

*—, The Chromosomes in Relation to the determination of sex. Science Progr. **16.** 1910.

—, Studies on Chromosomes. Journ. Exp. Zool. **9.** 1910.

Wilson, J., Mendelian Characters among Short-horn Cattle. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. **11.** 1908.

—, The Inheritance of Coat-Colour in Horses. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S. **11.** 1910.

Winkler, H., Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1908.

—, Weitere Untersuchungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. 1909.

—, Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahl ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot. 1910.

—, Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28.** 1910.

Wolf, F., Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen vom Bacillus prodigiosus und anderen Schizophyten. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **2.** 1909.

Woltereck, R., Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.

—, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909.

Wood, T. B., Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agricultural Science. 1906.

Woodruff, L. L., Two thousand generations of Paramecium. Arch. f. Protistenk. **21.** 1911.

Yule, G. U., Mendel's Laws and their probable relations to intra-racial Heredity. New Phytologist. 1902.

Yung, E., Les facteurs déterminant le sexe. Revue de morale sociale. 1900.

Zederbauer, E., Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. **1.** 1907.

—, Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften bei Capsella bursa pastoris. Österr. Bot. Zeitschr. 1908.

Ziegler, E., Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden und wie entstehen erbliche Krankheiten und Mißbildungen? Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. Phys. 1886.

*Ziegler, H. H., Die Vererbungslehre in der Biologie. 1905.

—, Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz. **333.** 1908.

*—, Die Streitfrage der Vererbungslehre (Larmarckismus oder Weismannismus) Naturwiss. Wochenschr., N. F. **9.** 1910.

III. Literatur 1911/1912—1913.

Adametz, L., Die Variationstypen der Karakulschafe. Beginn d. Bildung von Schlägen beim bocharischen Fettschwanzschafe. Mitteilungen d. landw. Lehrkanzeln d. Hochschule f. Bod. Kultur in Wien. I. 1912.

Agar, W. E., Transmission of Environmental Effects from Parent to Offspring in Simocephalus vetulus. Philos. Transactions Royal Soc. London. Series B. Vol. **203.** 1913.

Alexander, W. B., Further Experiments in the Cross-breeding of two races of the Moth Acidalia virgularia. Proc. Royal Society. **85.** Nr. 576. 1912.

Arkell, T. R. and C. B. Davenport, Horns in sheep as a typical sex-limited character. Science N. S. **35.** March 1912.

— —, The nature of the inheritance of horns in sheep. Science N. S, **35.** 1912.

Arkell, T. R., Some Data on the Inheritance of horns in sheep. New. Hampshire Agricult. Exp. Station. **160.** 1912.

Bateson, W. and R. C. Punnett, On gametic series involving reduplication of certain terms. Verhandl. Naturforsch. Vereins Brünn. **49.** 1911.

— —, The inheritance of the peculiar pigmentation of the Silky Fowl. Journal of Genetics. **1.** 1911.

— —, On the Inter-relations of Genetic Factors. Proceedings of the Royal Society. **84.** B. 1911.

*Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. 3. Imp. Cambridge 1913.

Baur, E., Ein Fall von Faktorenkoppelung bei Antirrhinum majus. Verhandl. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.

Baur, E., Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. II. Faktorenkoppelung. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **6.** 1912.

—, Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei Melandrium album. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

*—, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

Biffen, R. H., Studies in the inheritance of disease resistance. II. Journ. Agr. Sc. **6.** 1912.

*Blaringhem, L., Les transformations brusques des êtres vivants. Paris, Flammarion. 1911.

—, Cultures expérimentales des anomalies héréditaires du Mais de Pensylvanie (Zea Mays Pensylvanica Bonap.). Bull. Soc. bot. de France. **58.** 1911.

—, Nouvelles recherches sur la production expérimentale d'anomalies héréditaires chez le Mais. Réponse à M. Griffon. Bull. Soc. bot. de France. **18.** 1911.

Bond, C. J., On Heterochromia Iridis in Man and Animals from the Genetic point of view. Journal of Genetics. **2.** 1911.

Boulenger, E. G., A contribution to the Study of the Variations of the Spotted Salamander (Salamandra maculosa). Proc. Zool. Soc. **2.** 1911.

Brainerd, E., Violet hybrids between species of the palmata group. Bull. Toronto Bot. Club. **39.** 1912.

Buder, J., Studien an Laburnum Adami. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **5.** 1911.

Bulloch, W. and P. Fildes, Haemophilia. Treasury of Human Inheritance. 1911.

*Castle, W. E., Heredity. (Full title "Heredity in relation to evolution in animal breeding".) D. Appleton & Co., New York and London. 1911.

—, The origin of a pink-eyed guinea-pig with colored coat. Science N. S. **35.** March 1912.

—, On the origin of an albino race of deer-mouse. Science N. S. **35.** March 1912.

—, On the inheritance of the tricolor coat in guinea-pigs and its relation to Galton's law of ancestral heredity. Am. Nat. **46.** 1912.

—, Are horns in sheep a sex limited character? Science, N. S. **35.** 1912.

— —, The inconstancy of unit-characters. The Am. Nat. **46.** 1912.

*—, J. M. Coulter, C. B. Davenport, E. M. East, W. L. Tower, Heredity and Eugenics. The Univ. of Chicago Press, Chicago 1912.

Collins, G. N., Gametic coupling as a cause of correlations. The Am. Nat. **46.** 1912.

Congdon, E., The surroundings of the germ plasm. III. The internal temperature of warm-blooded animals (Mus decumanus, M. musculus, Myoxus glis) in artificial climates. Arch. Entw.-Mech. **33.** 1912.

*Correns, C., Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin, Gebr. Bornträger. 1912.
—, Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. med. naturw. Ges. 84. Versamml. d. Naturf. u. Ärzte. Münster 1912.
*—, und R. Goldschmidt, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1913.
*Cuénot, L., La genèse des espèces animales. Paris, Alcan 1911.
—, L'herédité chez les souris. Verhandl. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.
—, Les déterminants de la couleur chez les souris. Arch. de Zool. exp. et générale. **8.** 1911.
—, et L. Mercier, Études sur le Cancer des Souris. Propriétés humorales differentes chez les Souris réfractaires de diverses lignées. C. R. Acad. des Sciences. Paris. **154.** 1912.
*Darbishire, A. D., Breeding and the Mendelian Discovery. London, Cassel & Co. **1.** 1911.
Davenport, C. B., The transplantation of ovaries in chickens. Journ. of Morphology. **22.** 1911.
—, Sex-limited inheritance in poultry. Journ. of Exp. Zool. **13.** 1912.
—, The trait book. Eugenics Record Office, Bulletin Nr. 6. 1912.
Davenport and Others, The study of human heredity. Bull. 2. Eugenics Record Office, Cold Sping Harbor, N. Y., U. S. A. 1911.
Davenport, C. B., H. H. Laughlin, D. F. Weeks, E. R. Johnstone, and H. H. Goddard, The study of human heredity; method of collecting, charting, and analyzing data. Eugenics Rec. Office Bull. Nr. 2, Cold Spring Harbor, L. I., N. Y.; Rpt. Am. Breed. Assoc. **7.** 1911.
Davis, B. M., Cytological studies on Oenothera. III. A comparison of the reduction divisions of Oe. Lamarckiana and Oe. gigas. Annals of Botany. **25.** 1911.
—, Was Lamarck's evening primrose (Oenothera Lamarckiana Seringe) a form of Oenothera grandiflora Solander? Bull. Torr. Bot. Club. **39.** 1912.
—, Genetical studies on Oenothera II and III. Am. Nat. **45. 46.** 1911, 1912.
Delcourt, A. et E. Guyénot, Génétique et milieu. — Nécessité de la détermination des conditions. — Sa possibilité chez les Drosophiles. — Technique. Bulletin scientifique France et Belgique. **45.** 1911.
Demoll, R., Die Spermatogenese von Helix pomatia L. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. Suppl. **15.** 1912.
—, Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Oogenese von Helix pomatia. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. **33.** 1912.
Digby, L., The Cytology of Primula Kewensis and of other related Primula hybrids. Annals of Botany. **26.** 1912.

Dobell, C., Some Recent Work on mutation in Micro-organisms. Journal of Genetics. **2.** 1912. 1913.

Doncaster, L., Gametogenensis of the Gallfly Neuroterus lenticularis. Proc. Roy. Soc. **83.** Nr. 566. 1911.

—, The Chromosomes in Oogenesis and Spermatogenesis of Pieris brassicae. Proc. Cambridge Philosoph. Soc. **16.** (**6.**) 1912.

—, and J. Gray, Cytological observations on Cross-fertilized Echinoderm Eggs. Proc. Cambridge Philosoph. Soc. **16.** (**5.**) 1912.

Doncaster, C., The Chromosomes in the Oogenesis and Spermatogenesis of Pieris brassicae, and in the Oogenesis of Abraxas grossulariata. Journal of Genetics. **2.** 1912.

Drinkwater, H., Account of a family showing minor brachydactyly. Journ. Genetics. **2.** (**1.**) 1912.

East, E. M. and H. K. Hayes, Inheritance in maize. Conn. Agr. Exp. Sta. **167** and Contrib. from the Lab. of Genetics, Bussey Inst., Harvard Univ. **9.** 1911.

East, E. M., The genotype hypothesis and hybridization. The Am. Nat. **45.** 1911.

Federley, H., Vererbungsstudien an der Lepidopterengattung Pygaera. Arch. f. Rass. u. Ges. Biol. **8.** 1911.

—, Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **9.** 1913.

Festschrift zum Andenken an Gregor Mendel. Verlag des Naturforschenden Vereins in Brünn. 1911.

Frolowa, S., Idiochromosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforsch. **9.** 1912.

Fruwirth, C., Spontane vegetative Bastardspaltung. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol. **9.** 1912.

Gates, R. R., Mutation in Oenothera. American Naturalist. **45.** 1911.

—, Parallel mutation in Oenothera biennis. Nature. 1912.

—, Pollenformation in Oenothera gigas. Ann. Bot. **25.** 1911.

—, Somatic mitoses in Oenothera. Ann. Bot. **25.** 1911.

—, Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biol. Centralbl. **33.** 1913.

Gerould, J. H., The inheritance of polymorphism and sex in Colias philodice. The Amer. Nat. **45.** 1911.

Godlewski, E., Studien über die Entwicklungserregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas von verschiedenen Tierklassen. Arch. Entwm. **33.** 1911.

Goldschmidt, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **7.** 1912.

Goldschmidt, R., Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreciproken Bastarde von de Vries. Arch. f. Zellf. **9.** 1912.
—, Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtspolymorphismus. Zeitschrift f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.
—, Der Vererbungsmodus der gefüllten Levkojenrassen als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung? Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **10.** 1913.
Goodale, H. D., Studies on hybrid ducks. Journ. of Exp. Zool. **10.** 1911.
—, Sex-limited inheritance and sexual dimorphism in poultry. Science, N. S. **33.** 1911.
—, Castration in relation to the secondary sexual charakters of Brown Leghorns. The Am. Nat. **47.** 1913.
—, and T. H. Morgan, Heredity of tricolor in Guinea-pigs. Am. Nat. **47.** 1913.
Goodspeed, T. H., Quantitative studies of inheritance in Nicotiana hybrids. University of Calif. Publications in Bot. **5.** 1912.
—, Quantitative studies of inheritance in Nicotiana hybrids. II. Ebenda, 1913.
Gregory, R. P., On Gametic Coupling and Repulsion in Primula sinensis. Proc. Royal Society London. **84.** Nr. 568. 1911.
—, Experiments with Primula sinensis. Journ. of Genetics. **1.** 1911.
Gross, J., Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool. Physiol. **32.** 1912.
—, Über intermediäre und alternative Vererbung. Biol. Centralbl. **32.** 1912.
Grosvenor, G. H. and G. Smith, The life cycle of Moina rectirostris. Quart. Journ. Micr. Science. **58.** 1913.
Gruber, K., Studien an Scapholeberis mucronata. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **9.** 1913.
Gruber, M. und E. Rüdin, Fortpflanzung, Vererbung, Rassenhygiene. 2. Aufl. München, Lehmann. 1911.
Gutherz, S., Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomen-Forschung nebst Bemerkungen zum Problem der Geschlechtsdifferenzierung. Sitzungsber. Gesellsch. Naturf. Freunde, Berlin 1911.
Guthrie, C. C., Transplantation of ovaries. Science, N. S. **34.** 1911.
Guyer, M. F., Modifications in the testes of hybrids from the guinea and the common fowl. Journ. of Morph. XXIII. 1912.
—, Nucleus and cytoplasm in heredity. Am. Nat. **45.** 1911.
*Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig, Vieweg u. Sohn. 2. Aufl. 1912.
—, Der Familientypus der Habsburger. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **6.** 1911.
Hagedoorn, A., The genetic factors in the development of the house-mouse, which influence the coat colour, with notes on such genetic factors in the development of other rodents. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **6.** 1912.

Harms, W., Beeinflussung der Daumenballen des Kastraten durch Transplantation auf normaler Rana fusca (Rös.). Zool. Anz. **39.** 1912.

—, Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Versuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwm. **34.** 1912.

Harris, J. A., The biometric proof of the pure line theory. Amer. Naturalist. **45.** 1911.

—, A first study of the influence of the starvation of the ascendants upon the characteristics of the descendants. The Am. Nat. **46.** 1912.

Hatai, Sh., The mendelian ratio and blended inheritance. The Amer. Nat. **45.** 1911.

Haye, H. K., Correlation and inheritance in Nicotiana Tabacum. Agric. Exp. Stat. Connecticut. 1912.

Herbst, C., Vererbungsstudien. VII. Die zytolog. Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 2. Mitt. Arch. f. Entwm. **34.** 1912.

Heribert-Nilsson, N., Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

*Herlant, M., Sur quelques acquisitions nouvelles dans l'étude de la fécondation de l'œuf. I. Les expériences de fécondation hétérogène et le problème de l'hérédité. Revue de l'Université de Bruxelles. 1912.

Hertwig, G., Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Eine experimentell-zytologische Untersuchung. Arch. f. mikrosk. Anatomie. **79.** Abt. II. 1912.

Hertwig, O., Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Arch. f. mikr. Anatomie. **77.** 1911.

—, Veränderungen der idioplasmatischen Beschaffenheit der Samenfäden durch physikalische und durch chemische Eingriffe. Sitzungsber. Akad. Berlin 1912.

Hertwig, P., Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Arch. f. mikr. Anatomie. **81.** 1913.

*Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralbl. **32.** 1912.

Himmelbaur, W., Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von Ribes pallidum O. u. D. Jahrb. Hamb. Wiss. Aust. **29.** 1911.

*Hooker, D., Hermaphroditismus bei Fröschen. Arch. f. mikr. Anat. **29.** 1912.

Hurst, C. C., Mendelian characters in plants, animals and man. Verhandl. Naturforsch. Vereins Brünn. **49.** 1911.

Jennings, H. S., Assortitative mating, variability and inheritance of size, in the conjugation of Paramaecium. Journ. of Exp. Zool. **11.** 1911.

—, The effect of conjugation in Paramaecium. Journ. of Exp. Zool. **14.** 1913.

Jennings, H. S. and K. S. Lashley, Biparental inheritance and the question of sexuality in Paramaecium. Journ. of Exp. Zool. **14.** 1913.

Johannsen, W., Erblichkeitsforschung. Fortschritt d. naturw. Forsch. **3.** 1911.

—, Om nogle Mutationer i rene Linier. Biol. Arbejder tilegn. Eug. Warming. Kobenhavn, Hagerup. 1911.

—, The genotype conception of Heredity. The Amer. Nat. **45.** 1911.

Jordan, H. E., A comparative microscopic study of the melanin content of pigmented skins with special reference to the question of color inheritance among mulattos. The Amer. Nat. **45.** 1911.

Kajanus, B., Polyphyllie und Fasziation bei Trifolium pratense. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **7.** 1912.

Kammerer, P., Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.

—, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschr. naturwiss. Forsch. **5.** 1912.

—, Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguinus Laur. Arch. f. Entwm. **33.** 1912.

—, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. IV. Das Farbkleid des Feuersalamanders in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Arch. f. Entwm. **36.** 1913.

Kapteyn, J. C., Definition of the correlation coefficient. Monthl. Notes Roy. Astronom. Soc. **72.** 1912.

Keeble, F., Gigantism in Primula sinensis. Journ. of Genetics. **2.** 1912.

—, and E. F. Armstrong, The Rôle of Oxydases in the Formation of the Anthocyan Pigments of Plants. Journ. of Genetics. **2.** 1912.

King, H. D., Studies on sex-determination in amphibians. IV. Biol. Bull. **20.** 1911.

—, Studies on sex-determination in Amphibians. V. The effect of changing the water content of the egg, at or before the time of fertilization, on the sex-ratio of Bufo lentiginosus. Journ. exp. Zool. **12.** 1912.

Klatt, B., Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1912.

Kopeč, St., Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwm. **33.** 1911.

*Kronacher, C., Grundzüge der Züchtungsbiologie. Berlin, Paul Parey, 1912.

Kupelwieser, H., Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma. Arch. f. Zellf. **8.** 1912.

Lang, A., Vererbungswissenschaftliche Miszellen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

—, Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **5.** 1911.

Laughlin, H., The inheritance of color in short-horn cattle. The Amer. Nat. **45.** 1911. 1912.

Libon, G., Ansichten über das Vorkommen, die Abstammung und Entstehung des schwanzlosen Haushuhnes. Inaug.-Diss. Bern. **1.** 1911.

Loeb, J., and F. W. Bancroft, Some experiments in the production of mutants in Drosophila. Science, N. S. **33.** 1911.

—, Heredity in heterogeneous hybrids. Journ. of Morph. **23.** 1912.

Lock, R. H., Recent Progress in the Study of Variation Heredity and Evolution. 3. ed. New York 1912.

Lotsy, I. P., Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

—, Hybrides entre espèces d'«Antirrhinum». Comptes rendus et rapports. IV. Conf. internat. de Génétique. 1911.

Lundborg, H., Über die Erblichkeitsverhältnisse der konstitutionellen (hereditären) Taubstummheit und einige Worte über die Bedeutung der Erblichkeitsforschung f. d. Krankheitslehre. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **9.** 1912.

—, Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232-köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden. Jena 1912.

Lutz, F. E., Experiments with Drosophila ampelophila, concerning evolution. Carnegie Institution of Washington. **143.** 1911.

Macbride, E. W., Studies in Heredity. I. The Effects of Crossing the Sea-urchins Echinus esculentus and Echinocardium cordatum. Proc. Roy. Soc. **84.** 1911.

Mac Dougal, D. T., Alterations in heredity induced by ovarial treatments. Botan. Gazette. **51.** 1911.

Maciesza, A. und Wrzosek, A., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der durch Ischiadicusverletzung hervorgerufenen Brown-Séquardschen Meerschweinchenepilepsie. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.

Magnan, A., Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux. Thèse, Paris. 1911.

Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. 2. Beitrag. Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. (Festschrift z. 60. Geburtstag von Prof. J. W. Spengel, Gießen. Bd. III.) Jena 1912,

Meijere, de J., Über getrennte Vererbung der Geschlechter. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **8.** 1911.

Meves, F., Weitere Beobachtungen über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz. **40.** 1912.

Moore, A. R., On mendelian dominance. Arch. f. Entwm. **34.** 1912.

Morgan, T. H., The origin of five mutations in eye color in Drosophila and their modes of inheritance. Science, N. S. **33.** 1911.

—, The origin of nine wing mutations in Drosophila. Science. N. S. **33.** 1911.

—, An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in Drosophila. Journ. Exp. Zool. **11.** 1911.

—, The masking of a Mendelian result by the influence of the environment. Proc. Soc. f. experim. Biology and Medicine. **9.** 1912.

—, The explanation of a new sex ratio in Drosophila: Complete linkage in the second chromosome of the male of Drosophila. Science. N. S. **36.** 1912.

—, and C. J. Lynch, The linkage of two factors in Drosophila that are not sex-linked. Biol. Bull. **23.** 1912.

—, Heredity of body color in Drosophila. Journ. of Exp. Zool. **13.** 1912.

—, Further experiments with mutation in eye-color of Drosophila: The loss of the orange factor. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. Philadelphia. **15.** 1912.

—, The elimination of the sex chromosomes from the maleproducing eggs of Phylloxerans. Journ. of Exp. Zool. **12.** 1912.

—, and E. Cattell, Additional Data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Journ. Exp. Zool. **14.** 1913.

—, A modification of the sex ratio, and of other ratios, in Drosophila through linkage. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **7.** 1912.

—, and H. D. Goodale, Sex-linked inheritance in poultry. Ann. New York Academy of Sciences. **22.** 1912.

—, The application of the conception of pure lines to sex-limited inheritance and to sexual dimorphism. The Amer. Nat. **45.** 1911.

—, Factors and unit characters in Mendelian heredity. The Amer. Nat. **47.** 1913.

—, and E. Cattell, Data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Journ. exp. Zool. **13.** 1912.

Müller, R., Bakterienmutationen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

Mulsow, K., Der Chromosomenzyklus bei Ancyracanthus cystidicola Rud. Arch. f. Zellf. **9.** 1912.

Nachtsheim, H., Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica). Arch. f. Zellf. **11.** 1913.

Nathusius, S. von, Die Entstehung des Mauchampsschafes. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

Nilsson-Ehle, H., Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer. Verhandl. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.

—, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II. Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Afd. 2. **7.** 1911.

Nilsson-Ehle, H., Über die Winterweizenarbeiten in Svalöf in den Jahren 1900—1912. Beiträge zur Pflanzenzucht. III. 1913.

—, Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **5.** 1911.

—, Zur Kenntnis der Erblichkeitsverhältnisse der Eigenschaft Winterfestigkeit beim Weizen. Zeitschr. für Pflanzenzüchtung. **1.** 1912.

—, Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **9.** 1913.

Oswald, F., The sudden origin of new types. Science Progress. **5.** 1911.

Payne, I., Drosophila ampelophila Loew bred in the dark for sixty-nine generations. Biological Bulletin. **21.** 1911.

Pearl, R., Inheritance of fecundity in the domestic fowl. Americ. Naturalist. **45.** 1911.

—, Biometric ideas and methods in biology. Scientia. **10.** 1911.

—, The mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. Journ. of Exp. Zool. **13.** 1912.

—, and I. Bartlett, The mendelian inheritance of certain chemical characters in Maize. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **6.** 1911.

—, Data on the relative conspicuousness of barred and self-colored fowls. The Amer. Nat. **45.** 1911.

*—, Some recent studies on Variation and Correlation in agricultural plants. The Amer. Nat. **45.** 1911.

Pearson, Nettleship u. Usher, Monograph on Albinism in man. London, Duton 1911.

*Plate, L., Vererbungslehre. Leipzig 1913.

Poll, H., Mischlingsstudien. VII. Mischlinge von Phasianus und Gallus. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. **38.** 1912.

Prenant, A., La substance héréditaire et la base cellulaire de l'hérédité. Journal de l'Anat. et de la physiol. Paris. **47.** 1911.

Przibram, H., Die Umwelt des Keimplasmas. I. Das Arbeitsprogramm. Arch. f. Entwm. **33.** 1912.

*Punnett, R. C., Mendelism (3rd edition, enlarged). 1911.

—, Inheritance of coat-colour in Rabbits. Journ. of Genetics. **2.** 1912.

Quatrième Conférence Internationale de Génétique. Paris 1911. Comptes rendus et Rapports. Paris 1913.

Redeke, H. C., Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis von den Rassen der wichtigsten Nutzfische. Rapp. Proc. Conseil intern. Exploration de la mer. **14.** 1912.

Riddle, O., The permeability of the ovarian egg-membranes of the fowl. Science. N. S. **34.** Dec. 1911.

—, A case of yolk formation not connected with the production of ova. Biol. Bull. **22.** 1912.

Rörig, G., Über einen Hasen-Kaninchenbastard aus freier Wildbahn. Jahrb. Inst. Jagdkunde. **1.** 1912.

Rosen, F., Die Entwicklung der elementaren Arten bei Erophila verna. Beitr. zur Biol. d. Pfl. **10.** 1911.

Roux, W., Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verhandl. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.

Saunders, E. R., Studies in the Inheritance of Doubleness in Flowers. Journal of Genetics. **1.** 1911.

—, Further experiments on the inheritance of Doubleness and other characters in Stocks. Journal of Genetics. **1.** 1911.

Schiemann, E., Mutationen bei Aspergillus niger. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

*Schleip, W., Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. Fortschr. Zool. **3.** 1912.

—, Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf. **7.** 1911.

Schreiner, A., Kurze Bemerkungen zur Frage von der Bedeutung des Kerns und des Zelleibes als Erblichkeitsträger. Biol. Centralbl. **32.** 1912.

Šećerov, S., Die Umwelt des Keimplasmas. II. Der Lichtgenuß im Salamandra-Körper. Arch. f. Entwm. **33.** 1912.

Seiler, J., Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Zool. Anz. **41.** 1913.

Semon, R., Die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung. Verhandl. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.

*—, Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften". Leipzig, Engelmann, 1912.

Shearer, C., The Problem of Sex-determination in Dinophilus gyrociliatus. Quart. Journ. Micr. Science. **57.** 1912.

—, W. de Morgan, H. M. Fuchs, Preliminary Notice on the Experimental Hybridization of Echinoids. Journ. mar. Biol. Assoc. **2.** 1911.

Shull, G. H., Reversible sex mutants in Lychnis dioica. The Botanic. Gaz. **52.** 1911.

—, The genotypes of maize. The Amer. Nat. **45.** 1911.

—, "Genotypes", "Biotypes", "Pure Lines" and "Clones". Science. N. S. **35.** 1912.

—, Reversible sex-mutants in Lychnis dioica. Bot. Gaz. **52.** 1911.

—, The primary color-factors of Lychnis and color inhibitors of Papaver rhoeas. Bot. Gaz. **54.** 1912.

Shull, A. F., Studies of the life cycle of Hydatina senta. II. The rôle of temperature, of the chemical composition of the medium, and of internal factors upon the ratio of parthenogenetic to sexual forms. Journ. exp. Zool. **10.** 1911.

Shull, A. F., Studies in the life cycle of Hydatina senta. III. Internal factors influencing the proportion of male-producers. Journ. Exp. Zool. **12.** 1912.

Simpson, Q. J. and W. E. Castle, A family of spotted negroes. The Amer. Nat. **47.** 1913.

Smith, G., Studies in the Experimental Analysis of Sex. V. On the effects of Testis-extract Injections upon Fowls. Quart. Journ. Micr. Science. **56.** 1911.

—, Studies in the Experimental Analysis of Sex. VI. On the Cause of the fluctuation in growth of the Fowl's Comb. Quart. Journ. Microscop. Science. **57.** 1911.

Spillman, W. J., A theory of Mendelian phenomena. Am. Breed. Assoc. **6.** 1910.

Steche, O., Die sekundären Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **8.** 1912.

—, Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Haemolymphe von Insektenlarven. Verh. deutsch. Zool. Ges. 22. Vers. Halle 1912.

Steinach, E., Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Arch. ges. Physiol. **144.** 1912.

Stevens, N. E., Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz. **53.** 1912.

Stevens, N. M., Heterochromosomes in the Guinea-pig. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Holl, Mass. **21.** 1911.

Stomps, T. J., Die Entstehung von Oenothera gigas de Vries. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **30.** 1912.

—, Mutation bei Oenothera biennis L. Biol. Centralbl. **32.** 1912.

Sturtevant, A. H., An experiment dealing with sex-linkage in fowls. Journ. Exp. Zool. **12.** 1912.

—, A critical examination of recent studies on colour-inheritance in Horses. Journ. Genetics. **2.** 1912.

—, The linear arrangement of six sex-linked factors in Drosophila, as shown by their mode of association. Journ. Exp. Zool. **14.** 1913.

Tennent, D. H., The behavior of the chromosomes in cross-fertilized Echinoid eggs. Journ. of Morph. **23.** 1912.

— The correlation between chromosomes and particular characters in hybrid echinoid larvae. The Amer. Nat. **46.** 1912.

Thienemann, A., Die Silberfelchen des Laachersees. Die Ausbildung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von 40 Jahren. Zool. Jahrb. **32.** 1912.

Toyama, K., On certain characteristics of the Silk-worm which are apparently non Mendelian. Biol. Centralbl. **32.** 1912.

—, On the varying dominance of certain white breeds of the silk-worm. Bombyx mori, L. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **7.** 1912.

Toyama, K., Maternal inheritance and Mendelism. Journ. of Genetics. **2.** 1913.

Trow, A. H., On the Inheritance of certain characters in the common groundsel — Senecio vulgaris Linn. — and its segregates. Journ. of Genetics. **2.** 1912.

Tschermak, A. v., Über Veränderungen der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Arch. f. d. ges. Physiologie. **148.** 1912.

Tschermak, E. v., Über die Vererbung der Blütezeit bei Erbsen. Verh. Naturf. Vereins Brünn. **49.** 1911.

—, Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. Zeitschr. für indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **7.** 1912.

Vejdovsky, F., Zum Problem der Vererbungsträger. Abh. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag 1912.

Vogler, P., Das Ludwigsche „Gipfelgesetz" und seine Tragweite. Flora. **104.** 1912.

de Vries, H. and H. H. Bartlett, The evening primrose of Dixie Landing, Alabama. Science. N. S. **36.** 1912.

de Vries, H., Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Berlin, Borntträger. 1912.

Walther, A., Studien über Vererbung bei Pferden. I. Die Vererbung des schwarzen Pigmentes. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **6.** 1912.

—, Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. Hannover, M. u. H. Schaper, 1912.

—, Die Vererbung unpigmentierter Haare (Schimmelung) und Hautstellen („Abzeichen") bei Rind und Pferd als Beispiele transgressiv fluktuierender Faktoren. Gießen 1913.

Weinberg, W., Weitere Beiträge zur Theorie der Vererbung. 4. Über Methode und Fehlerquellen der Untersuchung auf Mendelsche Zahlen beim Menschen. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **9.** 1912.

*Weismann, A., Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl. Jena 1913.

Wheldale, M., The chemical differentiation of species. Biochemical Journal. **5.** 1911.

—, On the formation of Anthocyanin. Journal of Genetics. **1.** Nr. 2. 1911.

Whitney, D. D., The effects of alcohol not inherited in Hydatina senta. Amer. Nat. **46.** 1912.

—, "Strains" in Hydatina senta. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. **22.** 1912.

Wilson, E. B., Studies on chromosomes. VII. A review of the chromosomes of Nezara; with some more general considerations. Journ. of Morphology. **22.** 1911.

Wilson, E. B., Some aspects of cytology in relation to the study of genetics. Amer. Nat. **46.** 1912.

*—, The sex chromosomes. Arch. f. mikr. Anat. **77.** 1911.

v. Winiwarter, H., Etudes sur la spermatogénèse humaine. Arch. de Biol. **27.** 1912.

Winkler, H., Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten. Jena, G. Fischer. **1.** 1912.

Woltereck, R., Über Veränderungen der Sexualität bei Daphniden. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. **4.** 1911.

—, Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften": Transmutation und Präinduktion bei Daphnia. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1911.

Zarnik, B., Über den Chromosomenzyklus bei Pteropoden. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1911.

Register.

Abraxas grossulariata 43, 283, 289.
Abraxas-Typ 322.
Acerina-Perca-Bastarde 272.
Achatinellen 52.
Aegilopsbastarde 145, 247.
Aegilops ovata 246.
Aegilops triticoides 246.
Aequationsteilung 305.
Ageniaspis 354.
Aglia tau 166, 195, 202.
Akazien 452.
Albinismus 53, 73, 480.
Albino 212.
Albinos, verschiedenartige 208.
Allelomorphe 162.
Allelomorphismus, falscher 223.
Allen 53, 54.
Alpensalamander 466.
Alytes obstetricans s. Geburtshelferkröte.
Amblystoma tigrinum s. auch Axolotl 455, 456.
Amma 443.
Amphidasys betularius 409.
Amphimixis 67, 77.
Amphioxus 59.
Ancel und Bouin 358.
Anconschaf 402, 411.
Andalusierhühner 171, 218, 274, 276.
Angiostoma nigrovenosum, Fortpflanzungzyklus des 345.
Anpassungen, funktionelle 45, 47.
Antirrhinum majus 231, 237, 273.
— — Formenmannigfaltigkeit des 233.
Antirrhinumspezies 274.
Anuraea cochlearis 75.
Aphiden 372.
Aphiden, Generationswechsel der 378, 380.
Aquilegia 228.
Araschnia levana 39.
— prorsa 39.
Arctia caja, Aberrationen von 433.
Aristoteles 411.
Artbastarde 236, 238, 294.
— konstante 245.
Artbastardierungen 270.
Artkreuzungen an Enten 248.
Ascaris megalocephala, Keimbahn von 442.
Atavismen 146, 270.
Axolotl 46, 455, 456, 460.
Axolotlkreuzungen 234.

Babak 45.
Baehr v. 345.
Bakterien 414.
Baltzer 179.
Bankivahuhn 146.
Bastarde, intermediäre 169.
— mendelnde zwischen Arten 237.
— vegetative 386.
— -Befruchtung kernloser Eifragmente 177.
— -Forschung 143.
— — ältere 143.
— -Generation erste 144.
Bastardierung, Auftreten von Neuheiten bei 199.
— Neukombination bei der 207.
Bastardierungs-Lehre 143.
Bateson 4, 48, 111, 112, 113, 147, 161, 162, 164, 165, 169, 173, 186, 193, 199, 202, 203, 209, 212, 213, 216, 222, 224, 226, 227, 234, 257, 281, 282, 288, 403, 424.

Bateson-Lotsy 425.
Bateson und Punnett 284, 338, 339.
Bauhin 404.
Baur 48, 206, 226, 228, 231, 233, 237, 247, 273, 274, 342, 395, 396, 397, 398, 399, 429.
Beebe 42.
Befruchtung 5, 10, 177.
Berberis vulgaris var. atropurpurea 407.
Biddersches Organ männlicher Kröten 360.
Biene 370.
Biffen 193.
Binometrische Schule 111.
Biotypus 120, 127, 129, 139.
Birkenspanner 423.
Biston hirtarius 43, 239.
Bitter 365.
Bizzarria 390, 398.
Blankinship 97.
Blatta 360.
Blattläuse 345.
Blutbäume 407.
Bluterkrankheit 482.
Blutwechsel 460.
Bohnen 122.
— -Kreuzungen 216.
Bonhote 248.
Bordage 460.
Boveri 17, 177, 179, 306, 312, 345, 394, 442.
Brachydaktylie 477.
Bravaissche Formel 82.
Bredahuhn 203.
Bryonia 346, 347.
Buder 398.
Bumpus 63, 70.
Burbank 163, 246, 271, 408, 428.

Calkins 385.
Cardium edule 48.
Castle 68, 230, 231, 250, 256, 262, 264, 273, 281, 326, 359, 451, 478.
Cerion 52.
Chaerocampa elpenor 409.
Chauvin, Marie von 46, 455, 456, 460, 467.
Chelidonium laciniatum 404.
Chimären 392, 395.
Chromosomen 7, 9, 10, 179, 227, 301.
— geschlechtsbestimmende 320.
— qualitative Verschiedenheit 14.
— und Mendelspaltung 308.
— väterliche und mütterliche 10.
— Verschiedenheit der 306.
— Zahl der 10, 12.
Chrysanthemum segetum 93.
Cieslar 459.
Colias edusa 335.
Correns 114, 147, 165, 169, 194, 199, 228, 237, 275, 281, 282, 293, 295, 346, 347, 364, 365, 367, 368, 369, 429.
Coutagne 164, 186.
Crataegus 389.
crossing over 344.
Cuénot 199, 206, 207, 208, 230, 264, 273, 351, 352.
Cunningham 86.
Cyklomorphose 50, 67, 75.
Cymatophora or albingensis 409.
Cytisus Adami 388, 398.

Dachshund 110.
Daphniden 55, 133, 373.
Daphnien 73, 138.
— Generationszyklen der 373.
— Helmhöhe der 49, 70.
— Kopfhöhen der 55, 374.
Darbishire 112, 113, 165, 181, 230.
Darwin 1, 2, 3, 19, 33, 48, 67, 73, 78, 79, 80, 110, 115, 116, 119, 142, 143, 144, 145, 147, 161, 167, 172, 200, 202, 293, 341, 350, 359, 401, 403, 410, 411, 414, 415, 430, 431, 438, 439, 452, 472.
Darwinismus 3.
— extremer 439.
Darwin, Taubenkreuzungen 146.
Davenport 33, 52, 97, 111, 165, 168, 174.
Davenport, G. u. C. 257.
Davenport und Arkell 340.
Davis 425.
Deilephila-Artbastard 243.
Delboeufs Gesetz 420.
Delcourt und Guyénot 60.
Demoll 348.

Depression bei Infusorien 385.
Determinanten 5, 119, 440.
Diabetes 477.
Dihybridismus 186.
Dimorphismus, fester 98.
— Geschlechts- 98.
— sexueller 44, 295.
— zweier Rassen 97.
Dimorphoteca pluvialis 346.
Dinophilus 353, 382.
Dipsacus sylvestris 99, 100.
Disposition zu variieren 68, 69, 70.
Divergenz 78.
Dominanz 161.
— Gesetzmäßigkeit 162.
— unreine 165.
— Unvollkommenheit der, 164.
Dominanzwechsel 167.
— bei reziproken Kreuzungen 241.
— unregelmäßiger 168.
Doncaster 180, 283, 370, 371.
Dorfmeister 39, 433, 435.
Dorkinghuhn 145.
Doppellarven von Amphibien 387.
Doppelmutanten 424.
Draeger 413.
Drinkwater 477.
Drosophila 60, 68, 285, 322, 334, 343, 428, 437.
Duncker 29, 33, 63, 83.
Dunin-Kozicky von 412.
Durchschlagskraft 144.
Durham, Miß 164, 206, 208, 214, 230, 273.
Dzierzon 370.

East 131, 237, 256, 257, 272.
Echinus 69, 178.
Edwards 433.
Ehrlich 141.
Eigenschaft, die von mehreren Erbeinheiten bedingt wird 219.
Einhuferschwein 145.
Elementarrassen 137, 139.
Elternmittel 103.
Emerson 226.
Enriques 78.
Entwicklungsmechanik 3, 83.
Epistasis 204.
Erbeinheiten 5.
Erbformeln 228.
Erblichkeitszahl 122.
Erblichkeitsziffer 106.
Erbsen 122, 181, 223.
Erbsenkamm 202.
Ernährungseinwirkung auf Tiere 42.
Erophila verna-Kleinarten 274.
Ewart 243, 245, 271, 472.

Faktoren-Abstoßung 222.
— -Austausch 344.
— klimatische 54.
— Koppelung 222.
Farbenblindheit 482.
Farne 372.
Fasanenkreuzungen 247.
Fasziation 100.
Federley 394.
Felchen 137.
Felstaube 146.
Fernandez 354.
Fettschwanzschaf 240.
Fettsteißschaf 240.
Feuchtigkeitswirkung auf Tiere 42.
Feuersalamander 466.
— -Fortpflanzungsgewohnheiten 467.
Fibonaccireihe 72.
Fichten, alpine 459.
Fischer 433, 446, 447.
Focke 143.
Formenkette, geographische 52.
Fortpflanzung der Algen 385.
— Beziehung von ungeschlechtlicher zu geschlechtlicher 384.
— ungeschlechtliche 133, 414.
Frequenzkurve 26.
Frischholz 384.
Frosch 383.
— -Geschlechtsentwicklung 362.
Fruchtbarkeit 141.
— der Hühner 272.
— Vererbung der 138.
Fruwirth 131.
Fuß-Sohlenhaut menschlicher Embryonen 452.

Gärtner 143.
Gager 437.

Gallus bankiva 212.
Galton 35, 37, 79, 82, 85, 102, 103, 104, 105, 107, 110, 111, 113, 114, 116, 118, 120, 124, 127, 128, 141, 300.
Galtons Gesetz des Ahnenerbes 108.
— — vom Rückschlag und Ahnenerbe 102.
Galtonsche Gesetze 122.
Galton, Zufallapparat 36.
Gameten, Reinheit der 234.
Gametophyten 367.
Gartenschnecke s. Helix.
Gartenvarietäten 407.
Gates 167, 425, 426.
Gattungsbastarde 273.
Gaußsches Fehlergesetz 37.
Gayot 247, 268.
Gebrauch und Nichtgebrauch, Wirkung von 439.
Geburtshelferkröte 456, 457, 458.
Geerts 426.
Gefüllte Blumen 407.
Gene 5, 119.
Genetik 4.
Genotypus 120, 127, 129.
Genotypenlehre 444.
Germinalselektion 73.
Gerould 335.
Gerste 122.
— Schartigkeit der 122.
Geschlecht mendelistische Erklärung des 281.
— Vererbung und Bestimmung 281.
Geschlechtsbestimmung durch Einwirkung auf übergeordnete Faktoren 369.
— — Eingriffe in den Chromosomen-Mechanismus 346.
— — Verschiebung der relativen Potenz der Erbfaktoren 348.
— experimentell metagame 365.
— metagame 349, 351, 365.
— Probleme der 344.
— progame 353.
— pro- und syngame 351.
— und Temperatur, Nahrung, Exkretion 381.
— Zeitpunkt 349.
Geschlechtscharaktere, primäre 367.
Geschlechtscharaktere, sekundäre, s. auch Sexualcharaktere 44, 282, 289, 293, 324, 358.
— Vererbung der sekundären 294.
Geschlechtschromosomen 326, 340.
Geschlechtsdimorphismus 97.
Geschlechtsdrüsenteile, nicht funktionierende 360.
Geschlechtslinien 379.
Geschlechtspolymorphismus 294, 335, 336.
Geschlechtsumwandlung, metagame durch Potenzverschiebung 367.
Geschlechtsvererbung 227, 331.
Geschlechtsverhältnis, normales 349.
Geschlechtsverhältnis zyklischer Formen 372.
Geschlechtszellen 5, 6.
Giard 97, 168, 292.
Gleichgeschlechtigkeit multipler Embryonen 353.
Godin 144.
Godlewski 179.
Godron 246, 408.
Göbel 45, 80, 362, 461.
Goldregen 388.
Goldschmidt 266, 444.
Gonadentransplantationen 449.
Goodale 288, 289.
Gracilaria stigmatella 454.
Graux 412.
Gregory 226.
Guaita 230.
Guignard 194.
Gulick 52, 326.
Guthrie 449.
Gynandromorphe 296, 358.
Gynandromorphismus 364.

Haase 133.
Haacke 230.
Habsburger Familientypus 477.
Häcker 72, 234.
Hagedoorn 206, 208, 230, 288, 289, 429.
Hafer 219.
— -Svalöfer, reine Linie von, 131.
Halicore 452.
Hanel 133.
Hansen 448.

Harris 82.
Hasen-Kaninchenkreuzungen 247, 268, 428.
Haustierzucht 270.
Hautfarbe von Mulatten 257.
Hays 130.
Hefferan 24.
Heincke 87, 137, 138, 139.
Helix 163, 265, 427, 460.
— Artbastarde 238.
— hortensis, Langs Kreuzung von Varietäten der 183.
— linksgewunden 465.
— nemoralis 52.
Helmpotenz 70.
Helweg 84.
Henking 317.
Herbst 180.
Heribert-Nilsson 425, 426.
Hering 137, 138, 139.
— Naturgeschichte des 87.
Hermaphroditismus, akzidenteller 362.
Hertwig, O. und R. 177.
Hertwig, R. 348, 362, 365, 367, 369, 374, 381, 382, 383, 384, 385, 456.
heterozygot 159.
Hieraciumarten 245.
— alpine 459.
Himbeeren-Brombeerenbastarde 246.
Hipponoe 180.
Hoesch 277.
Hofer 137.
Homoeotypus 129.
Homogamie 78.
homozygot 159.
Honing 425.
Houssay 45.
Hühner 141, 168, 212, 451.
— Fruchtbarkeit der 342.
Hühnerkämme 202, 223, 234, 268.
Hühnerrassen, geschlechtsbegrenzte Vererbung bei 288.
— kurzsteißige 163, 402.
Huhn, polnisches 79.
Hunde, schwanzlose 402.
Hybridatavismus 199.
Hybridmutationen 270.
Hydatina, senta 378.
Hydra 133, 384.
Hypospadie 477.

Janczewski 246.
Idiosynkrasie 163.
— individuelle 167.
Jennings 60, 63, 82, 94, 134, 448.
Immunität, erbliche 447.
Inachus 359, 364.
Indifferenz, geschlechtliche 367.
Infusorien 67, 133, 384, 448.
— Geschlechtsperioden der, 385.
Instinktvariationen 453.
— Vererbung 456.
Inzucht 68.
Johannisbeerenbastarde 246.
Johannsen 31, 48, 49, 77, 82, 84, 93, 107, 111, 112, 119, 120, 122, 124, 128, 130, 131, 139, 149, 300, 408, 414, 437, 444.
Isolationsindex 97.
Issakowitsch 374.
Ivanoff 240.

Kahle 443.
Kakerlaken 480.
Kammerer 272, 456, 457, 461, 464, 466, 467, 468.
Kanarienvögel 42.
Kaninchen 231, 451.
— lang- und kurzohrige 169.
Kaninchen, Lecithinfütterung 383.
— Silberfarbe 262.
Kapteyn 82.
Kartoffel 272.
Kastrat s. auch Eunuch 359.
Kastration, parasitäre 292.
Katzen mit blauen Augen 79.
— schwanzlose 402.
Keilhack 374.
Keimbahn 442.
Keimesvariationen 67.
Keimplasma 34, 67, 440.
Kellogg 163, 167, 168, 186, 290.
Keratoma 477.
Kerner von Marilaun 245.
King 350.
Kingston 478.
Kirschlorbeer 20.

Klassenvarianten 25.
Klebs 63, 72, 74, 101, 367, 385, 460.
Klodnitsky 381.
Klone 133.
Knight 143.
Knospenvariationen 414.
Koch 384.
Koloradokäfer 21, 25, 50, 53, 55, 57, 72, 78, 80, 91, 137, 138, 139, 175, 421, 422, 427, 435, 446, 459.
— Mutationen des 410.
Kölreuter 143.
Kollektivsymmetrie 83.
Korrelation 79, 80, 223.
— graphischer Ausdruck für 106.
Korrelationskoeffizient 82.
Korschelt 353.
Korschinsky 403, 404.
Krabbe, parasitär kastrierte 363.
Krabben s. auch Inachus 292, 350.
Krapfenbauer 384.
Kryptomerie 199.
Kükenthal 452.
Kulturhafer 429.
Kupelwieser 179.
Kurve, doppelgipflige 101.
— vielgipflige 72.
— zweigipflige 92, 93, 95.
Kuschakewitsch 362.
Kuttner 374.

Lamarck 438.
Lambotte 407.
Lang 115, 127, 128, 139, 168, 191, 238, 239, 254, 256, 257, 264, 266, 268, 427, 460.
Langhans 381.
Lasiocampa quercus 43, 44.
Latenz 199.
— durch Epistase 213.
Lathyrus 107, 216.
— odoratus 103, 213, 222, 224.
Lauterborn 75, 378, 379.
Lebenslage 48, 117.
— stoßweise Verschiedenheit der 72.
Lebenslagevariation 51, 68, 137.
— in der Entwicklung 59.
— Erblichkeit 459.
Leche 452.
Le Couteur 129.
Lenhossek 350.
Leporiden s. auch Hasenkaninchen 247.
Leptinotarsa s. auch Koloradokäfer 26, 68, 260.
Levkojen, gefüllte 342, 348.
Leydig 52.
Lichtnelke 293.
Limnophila 48.
— heterophylla 46.
Linum angustifolium 257.
Lithomastix 354.
Littorina littorea 63.
Lock 114, 185.
Löwenmaul s. Antirrhinum majus 231.
Lokalrassen 137.
Lotsy 45, 424, 430.
Ludwig 33, 71.
Lutz 426.
Lymantria dispar 43, 44, 169, 290, 358, 364, 367.
— monacha s. Nonne.

Männcheneier und Weibcheneier 353.
Marey 45.
Mc Clendon 374.
Mc Clung 317.
Mc Dougal 417, 436, 460.
Macfarlane 398.
Mc Leod 72.
Mäuse 213, 223, 469.
Mäuse-Farbrassen 428.
— gelbe 273.
Mäuserassen, Analyse der Farben der 228.
— Kreuzungen der 205, 207.
Mais 257.
— Kreuzungen des 194.
v. Malsen 382.
Manxkatzen 167.
Marchal 367.
— E. u. E. 372.
Matschie 137.
Mauchampschaf 412, 428.
Maulesel 242.
Maultier 242, 272.
Maupas 378, 379, 381.

Medicago intermedia 245.
Meerschweinchen 231.
— kastriertes 359.
Meijere, de 293, 335, 336.
Meisenheimer 290, 291.
Melandryum 363, 364.
Melaninpigmente, weiße 164.
Melanismus 53, 73.
Mendel 3, 111, 114, 143, 146, 164, 181, 199, 223, 245, 281, 423, 426, 458, 475.
Mendelfälle beim Mensch 475.
Mendels Erbsenversuche 147.
Mendelscher Monohybridenfall 183.
Mendelspaltung bei fluktuierend-variablen Eigenschaften 256.
Mendelismus und Tierzucht 276.
Mensch 68, 70, 78, 83, 104.
— Anwendung der Vererbungsgesetze 473.
— sechsfingerig 403.
Mercurialis annua 362.
Merinoschaf 411, 412.
Merrifield 433.
Mespilus 389.
Micrococcus prodigiosus 448.
Mimosen 452.
Mirabilis Jalapa 169.
Mittelfehler 32.
Mittelwert 29.
Modifikabilität 34.
Modifikation und Mutation 438.
Montgomery 63, 350.
Moose 371.
— Sporenbildung 361.
Morgan 227, 230, 236, 285, 324, 326, 334, 343, 344, 345, 428, 429, 437.
Mosaikbastarde 171.
Mutanten, albinistische 409.
— Entfernung von der Stammform 437.
— Erzeugung von, durch Beeinflussung der Fortpflanzungsorgane 436.
Mutation 404.
Mutationen 3, 426, 431, 448.
— in Getreidelinien 408.
Mutationsperiode 420.
Mutationstheorie 401.

Nachtblindheit 477, 478.
Nachtschatten 392.
Nägeli 147, 459.
Nathusius, von 43, 413.
Naudin 143, 145.
Nawaschin 194.
Nektarinen 415.
Nemec 362.
Neolamarckisten 459.
Nereis limbata 24, 31.
Neukonstruktion durch Faktoreninterferenz 268.
Neuroterus 370, 371.
Nilsson, N. Hj. 130.
Nilsson-Ehle 219, 221, 252, 256, 258, 426, 429, 484.
Nilsson-Ehles Prinzip 338.
Noll 367, 389.
Nonne 22, 30, 71, 95, 98, 409, 423.
Nußbaum 379, 381, 384.

Oberhefe 448.
Oenothera 70, 436.
— Lamarckiana 415, 421, 424.
— Mutationen 416.
— rubrinervis 55, 223.
— Variabilität der Fruchtlänge von 117.
Oenotheraarten, de Vries' Kreuzungen von 424.
— gigas 426.
— scintillans 418.
— -Chromosomen 426.
Ohrenlänge beim Kaninchen 250.
Okulierung 386.
Ostenfeld 245.
Ostwald 55.
Oudemans 290.

Papanikolau 76, 374, 375, 378.
Papilio hospiton 41.
— machaon 40.
— memnon 99, 335.
Pappel, italienische 406.
Parallelinduktion 445, 470.
Paramaecium 19, 60, 78, 94, 134, 138.
Parana, de 472.
Parthenogenese 49, 179.
— gelegentliche 353.

Parthenogenese, künstliche 180.
Pearl 67, 111, 114, 138, 141, 272, 288, 342.
Pearl und Dunbar 68.
Pearl und Surface 171.
Pearson 29, 33, 68, 70, 78, 97, 107, 108, 110, 111, 113, 115, 116, 478.
Pearson und Lee 68.
Pearson und Whiteley 83.
Pelargoniumarten 396.
Penzig 390.
Periklinalchimäre 395, 397.
Periode, sensible 435.
Perla marginata 361.
Peter 59, 61, 69, 73.
Pfau, schwarzschulteriger 414.
Pferd-Zebrakreuzung 243.
Pflanzenzüchtung 276.
Pflüger 350, 362, 383.
Pfropfung 386.
Pfropfbastarde 388.
Phacochoerus, Karpalschwiele bei 452.
Phaenotypus 120, 127, 129.
Phratora vitellina 454.
Phylloxera 372.
Pictet 43.
Pilze 414.
Pimapheles 26.
— notatus 24.
Place variation 50.
Plantago lanceolata 368.
Plate 52, 198, 208, 230.
Poll 273.
Polygordius 59.
Polymerie 256, 262.
Poppelbaum 364.
Population 19, 102, 120, 127, 129
— menschliche 473.
Portunion 97.
Potenz 174.
— von Erbfaktoren 264.
Präinduktion 74, 377, 469.
Prantl 367.
Presence- und Absence-Theorie 162, 173, 198.
Primula sinensis 42, 185.
Primula stellata 185.
— officinalis 72.
Prothallien 366.
Przibram 86, 87, 114, 469.
Pubertätsdrüse 359.
Punnett 148, 185, 202, 209, 213, 224, 226, 227, 282, 284, 338, 379.

Quaggabastard 472.
Quetelet 22, 23, 25.
— -Galton 431.
Queteletsches Gesetz 24, 34.

Radiolarien 72.
Rädertiere, Generationswechsel der 378.
Raimannia odorata 437.
Ranunculus alpestris 436, 457.
Rassen, horn- oder schwanzlose 144.
— neue, durch Bastardierung 191.
Rassenfrage 87.
Rassenhygiene 111.
Rassen, horn- und schwanzlose 144.
Rassen in einem Individuengemenge 92.
Ratte 209, 231, 469.
— -Mausbastarde 240.
Ratten, Scheckungstypus bei 210.
Raunkiaer 245.
Raynor 283.
Reaktionsnorm 47, 60, 71, 72, 73, 119, 129, 377.
Reduktion bei Sporenbildung 371.
Reduktionsteilung 12, 305.
Reduplication series 227.
Reichenau, von 433.
Reifeteilungen 301.
Reifezustand des Eies 383.
Reine Linien 49, 123, 408.
Reiznachwirkung 459.
Reversion 199, 215.
Rhododendron intermedium 245.
Rhumbler 440.
Riddle 447.
Ritter 443.
Rörig 269.
Romanes 78.
Rosen 274.
Rosenkamm 202.
Rotatorien 372.
Rubus 223.
Rückschlag 106, 199, 215.
Russo 383.

Saatkrähe 452.
Sacculina 97, 292, 364.
Saisondimorphismus 39.
Salamander 466.
— Farbvariationen beim 461.
Salvia horminum 209.
Sarasin 52.
Saunders, Miß 209, 213, 216, 224, 348.
Scardafella inca 42.
Schafe, Hornvererbung bei 340.
v. Scharffenberg 374, 375.
Schaudinn 444.
Scheckung der Nagetiere 257.
Scheckungsfaktor 164.
Schepelmann 45.
Schlafbewegungen von Pflanzen 432.
Schlagenthin, Graf Arnim 432.
Schleip 345.
Schmetterlinge Futterversuche 43
— Temperaturexperimente an 39.
Schmitt 362.
Schnecke, quergebänderte 192.
Schnecken 168.
Schoenemund 361.
Schouten 425.
Schröder 454.
Schultze O. 352.
Schwammspinner, Kreuzung des 295.
Schweine, einhufige 411.
Schweinerassen 237.
Schweinezucht, Geschichte der 277.
Schweinezüchter 43.
Scolopendrium vulgare 405.
Scott 418.
Sedum 63, 74, 101.
Seeliger 179.
Seeigel 5, 59, 62, 73.
— -Bastarde 176.
Seeigeleier, kernlose 59.
Seenadel 91.
Seidenhaar 428.
Seidenhuhn 144.
— Pigmentierungsart des 338.
Seidenspinner 186.
— Kokonfarbe 163.
Seiler 322.
Sektorialchimäre 396.
Selektion in einer reinen Linie 126.
Selektion und Lebenslage 117.
Selektionsversuch an Krabben 86.
Semon 452, 453.
Sempervivum 63, 465.
— -Bastarde 273.
Settegast 240.
Shearer 382.
Shireff 130.
Shull 133, 199, 216, 218, 378, 379, 381, 436.
Silene Almeria 228.
— Armeria 275.
Silvestri 443.
Simroth 432.
Sitowsky 447.
Smith 282, 359, 363.
Solanum Darwinianum 399.
— lycopersicum 392.
— nigrum 392.
— tubingense 392, 397.
Soma- und Keimplasma, Gegensatz zwischen 443.
Spaltfuß 477.
Spaltungsgesetz 181.
Sphaerechinus s. Seeigel 69, 178.
Spermatozoen, Männchen- und weibchenbestimmende 320.
Spillman 288, 326.
Sport 402, 410, 420, 437.
Sports 144.
— im Tierreich 408.
Sprungvariationen 401.
Standardabweichung 30.
Standfuss 39, 144, 166, 195, 409, 433.
Standorts-Variabiltät 53.
— -Varietäten 137, 430.
Stechapfel 408.
Steinach 359.
Steinrück 179.
Stevens 317, 345.
Stomps 425, 426.
Strasburger 362, 363, 365, 371, 372, 390.
Strohl 374.
Strongylocentrotus s. Seeigel 69.
Sturtevant 324, 344.
Summation 470.
Sumner 469.
Surface 288.

Sutton 312.
Svalöfer, Züchtungsmethoden 130.
Symmetrie, bilaterale 83.
Synapsis 303.

Tagpfauenauge 409.
Tammes 257.
Taschenkrebs, Rassen des 96.
Tatusia 354.
Taube 79.
Tedin 130.
Telegonie 471.
Temperaturexperimente an Schmetterlingen 39, 432.
Tennent 180.
Tetraden 303.
Thompson 85.
Thomson 114.
Thury 383.
Tischler 273.
Tomate 392.
Tower 25, 50, 53, 54, 57, 68, 69, 72, 78, 139, 170, 175, 260, 410, 421, 422, 427, 432, 435, 446, 459.
Toxopneustes 180.
Toyama 164, 168, 186.
Treppenkurve 26.
Trihybridismus 209.
Tschermak 147, 199, 213, 216, 300.

Unfruchtbarkeit von Bastarden 272.
Ustilago 363.

Vail 436.
Vanessa io 40.
— urticae 40.
Variabilität 19, 60, 74.
— der Kulturtiere und -Pflanzen 268.
— durch Veränderungen der chemischen Grundlage der Eigenschaftsbestimmer 74.
— — Wechsel der Bedingungen gesteigert 60.
— eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie 56.
— fluktuierende 20, 431.
— — Ursache der 48.
— geographische oder Standorts- 51.
Variabilität, kollektive 49, 50.
Variabilität, Konjugation und 68.
— nahe verwandter Formen, verschiedene 69.
— Rolle der inneren Faktoren des Organismus für die fluktuierende 67.
— Ursachen der 33, 55, 67.
— variabler und konstanter Organe 63.
Varianten, diskrete 25.
— räumliche Verteilung der 71.
Variation, bestimmt gerichtete 72.
— der geographischen, klimatischen und Lebenslage 77.
— diskontinuierliche 22.
— Qualität der 71.
— Richtung der 71.
Variationen, als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten 78.
Variationskurve 26.
— halbe 33.
— hochgipflige 33.
— schiefe 33.
— tiefgipflige 33.
— unsymmetrische 33.
— Verschiebung der 38, 55.
— zwei- und mehrgipflige 33.
Variationskurven, symmetrische 33.
Variationsreihe durch Bastard-Kombination 265.
— Veränderung unter dem Einfluß äußerer Bedingungen 22, 48.
Variationsstatistik 30, 33, 79.
Vereinigung artfremder Tierstücke 386.
Vererbung erworbener Eigenschaften 438.
— geschlechtsbegrenzte 283, 326.
— geschlechtsbegrenzte bei Menschen 481.
Vererbungsrichtung, Verschiebung der 179.
Vererbungstypus, intermediärer 236.
Verlustmutanten 429, 437.
Vernon 59, 68, 70, 97, 179.
Vilmorin 123.
De Vries 3, 20, 55, 56, 70, 73, 93, 100, 117, 129, 139, 147, 223, 245, 246, 271, 404, 408, 415, 418, 421, 422, 423, 424, 425, 432, 436, 437.

Walnußbastarde 271.
Walnußkamm 202, 213.
Wassertiere, Einfluß des Salzgehaltes auf 48.
Weinberg 114.
Weinland 378.
Weismann 4, 5, 33, 67, 73, 119, 373, 374, 433, 439, 440, 441, 443, 444.
Weizen 221.
Weizenlinien 432.
Weizenkreuzungen 193.
Weldon 33, 70, 85, 86, 97.
Wesenberg-Lund 75, 137.
Wespen, parasitische 354.
Wespen-Variabilität 68.
Wettstein 273, 436, 457.
Wheldale 231.
Whitney 378, 379, 380.
Wichura 143.
Wilson 317, 323, 326, 482.
Winkler 392, 393, 395, 396, 397, 399.
Witschi 362, 365.
Wolf 448.
Wood 340.
Woodruff 385.
Woltereck 47, 56, 70, 72, 73, 74, 134, 138, 374, 375. 377, 378, 381, 470.
Wunderblume, gelb- und grünblättrige 165.

X-Chromosom, Ausfall eines Gens, im Bereich des 333.
Xenie 194.

Yule 33, 114.

Zeatypus 169, 185.
Zellenlehre und Geschlechtsbestimmung 317.
Zellkern, der Träger der Erblichkeit 301.
Zellteilung 6.
Ziege 43.
Zuchtwahl 85, 115.
Zuchtwahllehre 19, 73.
Zuckerrübe 84, 123.
Zugvögel, größere Variabilität der 63.
Zwangsdrehung 100.
Zwittrigkeit, vorübergehende 362.
Zypresse 407.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.