

Der heutige Wissensstand in Fragen der Abstammungslehre.

1. Vorbemerkung.

Von

Kurt Ehrenberg

(Paläontolog. und Paläobiolog. Inst. d. Univ. Wien).

Nachdem die Abstammungslehre in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts ihren Siegeszug durch die Fachwelt und weit darüber hinaus angetreten hatte, war es um diese so grundlegende biologische Lehre verhältnismäßig ruhig geworden. Wohl wurden stammesgeschichtliche Fragen in Wort und Schrift häufig behandelt; dabei ging es jedoch nur um den Ausbau dieser Lehre im einzelnen, kaum aber um das Ganze, wenn man von den Versuchen gewisser kirchlicher Kreise absieht, die aus jenseits des biologischen Wissensbereiches gelegenen Gründen da und dort immer wieder, freilich ohne Erfolg, gegen sie anzukämpfen versuchten.

In den letzten Jahren ist das anders geworden. Einige Ergebnisse der in diesem Jahrhundert in raschen Aufstieg begriffenen Vererbungslehre und das vereinzelte Wiederaufleben einer idealistischen Morphologie waren erste Anzeichen und Wegbereiter solchen Wandels. Vor allem in der deutschen Fachwelt ist er dann, wohl nicht ohne Zusammenhang mit dem Aufbau und Ausbau einer neuen Weltanschauung, in voller Deutlichkeit in Erscheinung getreten. Es kam hier mehrfach zu Erörterungen der Abstammungslehre, wobei nicht nur von verschiedenen Fachleuten verschiedene Ansichten über den Ablauf stammesgeschichtlichen Geschehens geäußert wurden, sondern auch eine kritische Stellungnahme zu der Abstammungslehre als solcher erfolgte. So wurde gelegentlich die Meinung ausgesprochen, daß die Abstammungslehre nur beschränkte Geltung habe und vereinzelt wurde sogar ein Standpunkt eingenommen, der praktisch die mehr oder minder völlige Ablehnung derselben bedeutete.

Über den augenblicklichen Stand dieser noch im Flusse befindlichen Auseinandersetzung sollte eine Vortragsreihe Aufschluß geben, welche

im vergangenen Winter von der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien veranstaltet worden ist. Gleich der genannten Gesellschaft mit ihrer Sektion für Paläontologie und Abstammungslehre haben auch die *Palaeobiologica* seit ihrem Bestehen Fragen dieser Art eine Stätte zur Erörterung geboten. So sollen jene Vorträge in dieser Zeitschrift veröffentlicht werden als ein Beitrag zu einem Problem, das als ein Grundproblem des Lebens in seiner Bedeutung weit über den Bereich der biologischen Wissenschaften hinausreicht.

2. Botanik, Paläobotanik, Vererbungsforschung und Abstammungslehre.

Von

Fritz von Wettstein

(Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie).*

Wir Biologen sind heute wohl fast alle der Überzeugung, daß der große Gedanke DARWINS, die Deszendenztheorie, richtig ist — die Theorie, daß die heutigen Organismen von solchen abstammen, die vordem lebten und daß sich die Organismenwelt im Laufe der Erdgeschichte umentwickelt hat. Diese Theorie wird zunächst durch eine Reihe von Wahrscheinlichkeitsbeweisen gestützt, von denen jeder auf einem ungeheuren Material fußt. Sie sind zwar längst allgemein biologisches Gedankengut geworden, doch sei trotzdem das Wesentliche hier kurz zusammengefaßt.

Der Beweis der vergleichenden Eigenschaftsuntersuchung. Die vergleichende Analyse irgendwelcher Merkmale rein morphologischer und anatomischer oder physiologischer Art, der fertigen Ausbildung oder des Entwicklungsablaufes zeigt vielfach eine Reihenbildung vom einfachen zum komplizierten oder vom komplexen zum vereinfachten Typus. Die Mannigfaltigkeit der Eigenschaften ist keine ungeordnete, sondern läßt in Gruppen und Reihen das Ähnliche, weniger Ähnliche oder Unähnliche zusammenstellen. Wir betrachten die zunehmende Ähnlichkeit als Ausdruck zunehmender Verwandtschaft, die auf gemeinsamer Abstammung verschiedenen Grades beruht. Es gibt wohl kaum irgendeine Eigenschaftsbildung, die diese Gesetzmäßigkeiten nicht zeigt, gleichgültig, ob es sich um Ausbildungsreihen, Umbildungsreihen oder Rückbildungsreihen handelt. Besonders die letzteren sind häufig und eindrucksvoll. Dabei vergleichen wir zunächst die lebenden Formen.

* Vortrag, gehalten in der allg. Versammlung d. Zoolog.-Botan. Ges. in Wien am 9. November 1938.

Wir finden unter ihnen relativ einfachere und relativ abgeleitete. Wir betrachten die ersten als solche, deren ursprünglicher Charakter wenig verändert ist, die in entscheidenden Zügen noch das Gepräge von ursprünglichen Formen besitzen. Die abgeleiteten sind stärker verändert. Aber wirklich ursprüngliche Formen besitzen wir wohl kaum, alle tragen den Stempel der Entwicklung während der Erdgeschichte.

Die Ähnlichkeit kann Ausdruck der Verwandtschaft sein. Denn es ist wohl sicher, daß auch zwei nicht verwandte Formen durch spätere, konvergente Entwicklung in gleicher Richtung wieder ähnlich werden. Die Scheidung von homologer Ähnlichkeit, die auf Verwandtschaft beruht, und analoger Ähnlichkeit, die durch konvergente Entwicklung verursacht wird, die Vermeidung dieser Fehlerquelle ist eine der wichtigsten und schwierigsten Aufgaben der vergleichenden Eigenschaftsuntersuchung. Dabei ist zu erwarten, daß diese analogen Ähnlichkeiten sich eher an jüngeren Organausbildungen im Zusammenhang mit bestimmten analogen Lebensverhältnissen herausgebildet haben. Es erscheint daher das Bestreben, immer tiefer zu den wesentlichen Grundlagen der Organbildung, zu den charakteristischen Grundsubstanzen der Organismen vorzustoßen. Unter dieser Betrachtung wurden die serum-diagnostischen Methoden ausgearbeitet, die ein Erfassen und den Vergleich der spezifischen, charakteristischen Eiweißsubstanzen ermöglichen sollen. So wesentlich und wertvoll diese Untersuchungen sind, bleibt doch bei der Beurteilung ein Grundprinzip festzuhalten. Auch die gleichgültigste morphologische Eigenschaftsbildung ist stets der Ausdruck einer sie verursachenden Zusammensetzung der spezifischen Substanzen. Wenn daher Konvergenzen in Erscheinung treten, müssen auch diese im Gefüge der chemischen Grundstrukturen verankert sein. Es müssen auch bei diesen Konvergenzen vorhanden sein. Die serologischen Methoden erfassen wohl einen besonders wichtigen Teil der organbildenden Substanzen. Ob sie aber die Frage der Konvergenzen prinzipiell anders zu beantworten imstande sind, erscheint zweifelhaft.

Der Beweis der paläontologischen Untersuchung. Die vergleichende Eigenschaftsanalyse der lebenden Organismen hat es stets nur mit Formen zu tun, die alle den Stempel langer Entwicklung tragen. Die größere oder geringere Ähnlichkeit ist nur die Projektion früherer oder späterer Trennung in der Abstammungsreihe auf den Querschnitt durch die Formenwelt, wie ihn die heutige Lebewelt bietet. Wir haben nur relativ einfache und relativ abgeleitete Typen, nicht wirkliche Abstammungsreihen vor uns. Anders könnte es bei paläontologischem Material liegen. Hier waren wirkliche Ahnenreihen vorhanden. Ob sie zur Analyse kommen, hängt vom Prozentsatz des Erhaltenen ab. Der ist nun freilich so niedrig, daß die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung für eine Ahnenreihe aus mehreren Gliedern nur äußerst gering ist. Der Vorteil

der wirklichen Ahnenreihen, der zeitlichen Aufeinanderfolge wird daher durch die große Lückenhaftigkeit ausgeglichen, die bei pflanzlichen Fossilresten besonders groß ist. Für die Erkennung der großen Züge der Entwicklung, wobei Einzelheiten zurücktreten können, der Makroevolution, genügen die Reste immerhin. So finden wir bei Pflanzen für die ganz großen Umbildungsvorgänge von primitiven Farnpflanzen zu den Gymnospermen eine große Zahl interessantester fossiler Übergangstypen. Wir finden bei den Psilophyten die wesentlichen Schritte zur makrophyllen Beblätterung der heutigen Farne und zur microphyllen der Lycopodien, wir finden hier die ersten Schritte der Differenzierung von Stamm, Blatt und Wurzel. Wenn man aber die genauen Einzelheiten dieser Umbildung Schritt für Schritt verfolgen wollte, die Vorgänge der Mikroevolution, dann lassen uns die paläontologischen Befunde fast ausnahmslos im Stich und wir sind wieder auf Kombinationen von mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit angewiesen. Freilich einzelne Beispiele fast lückenloser Übergangsreihen sind dann um so aufschlußreicher, so die schönen Studien von BRINKMANN an der Ammonitengattung *Cosmoceras* und verwandten Formen. Die Wahrscheinlichkeit, daß zeitliche Aufeinanderfolgen von längerer Dauer zu verfolgen sind, steigt mit der jüngeren Vergangenheit, so für die Zeit seit dem Diluvium. Da tritt immer deutlicher in Erscheinung, daß oft durch lange Zeiten hindurch die Formen auch unverändert bleiben können. So sind an unseren Pflanzenformen seit dem Diluvium wohl kaum wesentliche Veränderungen eingetreten. Wir erkennen Wanderungen, Änderungen der Areale, aber die Gestaltung bleibt im wesentlichen dieselbe. Wir ahnen, was für große Zeiträume nötig waren, um wesentliche Änderungen der Typen selber zu erzielen.

Der Beweis der biogeographischen Verbreitung. Die jüngste Entwicklung der Organismenwelt läßt Wanderungen erkennen, Änderungen der Lebensräume, Verschiebungen, Vergrößerungen und Einschränkung. Auch diese Änderungen und damit der gegenwärtige Zustand der Verbreitung als Folge dieser Änderungen müssen der Ausdruck der Entwicklung sein. Geologische und klimatische Abänderungen der Standorte fördern oder vernichten oder zwingen die Formen zum Ausweichen, sie vergrößern, verkleinern oder verschieben das Areal. Geänderte Lebensbedingungen erreichen aber auch das Herauszüchten von Veränderungen der Organismenwelt im selben Areal. Der Grad der Verschiedenheit von Gebieten in ihrem Formbestand muß daher auch der Ausdruck der längeren oder kürzeren selbständigen Entwicklung auf einem Standort sein. Lange getrennte Gebiete müssen stark eigenartige Formenwelten besitzen (Endemismen). Lang selbständige Inseln zeigen erhöhten Inselendemismus, isolierte Hochgebirge werden besondere Hochgebirgsendemismen erkennen lassen. In einem großen Verbreitungs-

areal werden da und dort Änderungen an Individuen auftreten, welche die Anfangsformen verdrängen. Dadurch löst sich das Ausgangsareal in eine größere Zahl von Teilgebieten auf, von denen jedes eine andere Form beherbergt, die aber alle einander nahestehen (Vikarismus). Mit zunehmender Verschiedenheit werden sich die neuen Formen wieder gegenseitig durchdringen und die Verbreitungsgebiete überdecken. Die Verbreitung vieler mitteleuropäischer Arten bieten dafür schöne Beispiele. So sind die Erscheinungen der biogeographischen Verteilung, der Vikarismen und Endemismen der Ausdruck von Artbildungsvorgängen und damit wieder Wahrscheinlichkeitsbeweise der Deszendenztheorie.

Es sind Wahrscheinlichkeitsbeweise von hohem Rang. Und gerade die allgemeine Verbreitung aller dieser Erscheinungen in allen Gruppen der Tier- und Pflanzenwelt macht die Beweisführung so eindrucksvoll. Das gewaltige vergleichend-morphologisch, entwicklungsgeschichtlich, paläontologisch oder biogeographisch ermittelte Tatsachenmaterial in seiner prinzipiellen Gleichartigkeit und ungeheuren Vielförmigkeit im einzelnen findet im gesamten durch keine andere Vorstellung seine befriedigende Erklärung, wie sie die Deszendenztheorie DARWIN'S erreicht.

Aber wenn auch alle die behandelten Untersuchungen ein so eindrucksvolles Material gewinnen ließen, so fehlt doch allen diesen Methoden die Möglichkeit des direkten Beweises der Veränderung und damit der Abstammung und Entwicklung. Es fehlt die Möglichkeit zur Erfassung der Umbildungsvorgänge selbst und erst ihre Aufklärung verschafft uns die Gewißheit der unbedingten Richtigkeit der Theorie. Die Klarlegung dieser Umbildungsvorgänge an den Organismen kann nur auf experimentellem Weg erfolgen und darum hat zum endgültigen Beweis der Abstammungstheorie die experimentelle Evolutionsforschung das Wort.

Die experimentelle Evolutionsforschung geht von den Tatsachen aus, welche die experimentelle Vererbungsforschung für jede Art von Eigenschaftsbildung klargelegt hat. Jeder Organismus hat bestimmte Erbsubstanzen, den Idiotypus, dessen Weitergabe und Verteilung durch die Vererbungsgesetze geregelt sind. Die Erbsubstanzen sind zum Teil im Kern gelagert. Die von den Eltern erhaltenen Chromosomensätze mit ihrem Inhalt an Genen, die Genome, setzen hier den Genotypus zusammen. Im Cytoplasma ist das Plasmon, in den Plastiden das Plastidom. Alle drei bestimmen die Ausbildungsfähigkeit des Organismus unter den verschieden möglichen Entwicklungsbedingungen. Im Zusammenwirken der Teile des Idiotypus mit den Entwicklungsbedingungen entsteht die jeweils analysierbare Eigenschaft, der Phänotypus. Der Idiotypus ist das Stabile, durch die Vererbung Weitergegebene, der Phänotypus das äußerlich Veränderliche, je nach den Entwicklungsbedingungen Modifikable. Daraus ergibt sich die uns all-

gemein bekannte Tatsache, daß diese phänotypische Modifikabilität in allen ihren auch extremsten Abwandlungen nicht dauernde, vererbare Veränderung ist. Bei jeder neuen Generation ist die erbliche Ausgangssituation für alle phänotypischen Entfaltungsmöglichkeiten wieder hergestellt. Eine Vererbung irgendeiner phänotypischen Veränderung, einer Modifikation, ist niemals erwiesen worden und kann nach allem, was wir wissen, nicht in Betracht gezogen werden. Und wenn die vielfältigen Erscheinungen der Anpassung, der zweckmäßigen phänotypischen Modifikationen noch so sehr den Gedanken der Vererbung einer phänotypisch erworbenen Ausprägung nahelegten, so ist dies doch ein Irrweg gewesen.

Änderungen, die durch Vererbung erhalten bleiben und daher allein für die stammesgeschichtliche Umbildung der Organismen in Frage kommen, können nur in den Veränderungen des Idiotypus gesucht werden. Wir bezeichnen sie, gleichgültig welchen Teil des Idiotypus sie betreffen, als Mutationen. Sie sind die Grundlagen für die Umbildung der Formenwelt, für die Entstehung der Arten, Rassen und Sippen. Und aus dieser Formulierung ergeben sich für die weiteren Betrachtungen drei Fragen: 1. Was sind die Mutationen und wodurch werden sie ausgelöst (das Problem der Mutabilität)? 2. Welche Folgen hat die Mutabilität für die Evolution? 3. Genügen diese Mutationsvorgänge als Grundlage, auf der wir die Entstehung der natürlichen Formenwelt mit allen ihren charakteristischen Kennzeichen verstehen und erklären können?

Das Folgende sei ein Überblick, wie weit wir diese Fragen heute beantworten können.

1. Die Mutabilität: Jede Veränderung des Idiotypus bezeichnen wir als Mutation. Je nach dem Teile, der verändert ist, unterscheiden wir Mutationen im Kern, im Plasmon und Plastidom. Plastidomveränderungen sind im Experiment beobachtet, freilich über ihre Ursachen und den Verlauf wissen wir nichts. Plasmonveränderungen müssen sich ereignen, da es verschiedene Plasmone gibt. Doch ist uns alles Nähere hier noch unbekannt. Am eingehendsten untersucht sind die Mutationen im Zellkern. Wir wissen, daß die Gene an bestimmten Stellen in den Chromosomen gelagert sind. Eine Veränderung kann daher die Gene selbst als Genmutation treffen. Oder es sind Veränderungen am Einzelchromosom in Form von Stückausfall (Deletion), Stückumkehr (Inversion), Stückauswecheln (Translokation), Stückverdoppelung (Duplikation) oder Stückeinfügung (Insertion). Alles dies läßt sich als Chromosomenmutation zusammenfassen. Schließlich werden auch die ganzen Chromosomenbestände in ihrer Zusammensetzung verändert, durch Vermehrung oder Verminderung einzelner Chromosomen, Vielfältigung der ganzen Sätze. Wir bezeichnen die letzte Gruppe als Genommutationen oder als Erscheinung der Heteroploidie.

Alle diese Mutationen verursachen erblich veränderte Eigenschaften. Die äußere Erscheinung läßt oft nicht die genaue Einordnung der Mutation zu. Welcher Typ von Mutation im Einzelfall eingetreten ist, muß die genaue, meist cytogetische Untersuchung erweisen. Das Auftreten aller dieser Veränderungen des Genotypus ist aber heute in zahlreichen Fällen, besonders an Objekten wie *Antirrhinum*, *Zea Mays*, *Drosophila* u. a. nachgewiesen.

Was sind die Ursachen dieser Mutationen? Wir müssen uns hier auf den Kerninhalt beschränken, da nur für ihn eingehende Untersuchungen vorliegen. Es ist längst bekannt, daß die verschiedenen Formen genotypischer Mutationen durch alle möglichen Einwirkungen von außen zu erzielen sind. So werden vor allem durch Strahlungseinwirkungen, im weitem Wellenbereich von X-Strahlen bis zu ultraviolettem Licht Mutationen hervorgebracht. Je nach dem Ort der Strahlentreffer werden verschiedene Gen- oder Chromosomenmutationen ausgelöst, je nach Dosierung erscheinen verschiedene Raten der Mutabilität. Doch auch andere Einwirkungen, Temperaturveränderungen und vor allem Einflüsse des abgeänderten Stoffwechsels lassen Mutationen in erhöhter Zahl entstehen. Die Raten steigen bis über 10% und mehr, wie die folgende Tabelle (S. 160) an einzelnen Beispielen zeigt. Wieder andere Einflüsse erreichen die Veränderung des ganzen Chromosomensatzes und so das Auftreten von polyploiden Sippen verschiedenster Art.

Die Ursachen der Mutationen sind also mannigfaltig. Darunter finden sich zahlreiche, die am natürlichen Standort dauernd auf die Organismen einwirken, also auch für das Evolutionsproblem als Ursachen der erblichen Veränderungen eingesetzt werden können. Die Ursachen sind verschiedenster Art, das Mutationsergebnis oft zahlenmäßig überraschend hoch. Und wie ist der Erfolg für die Eigenschaftsbildung? So wie wir heute sicher wissen, daß für alle Eigenschaften, ob morphologisch oder physiologisch, ob äußere Formmerkmale oder Grundvorgänge der Zellteilung, ob Vorgänge des Stoffwechsels, Reizvorgänge oder geistige Eigenschaften beim Menschen, erbliche Anlagen vorhanden sind, so finden wir auch für alle diese Anlagen Mutationen. Sie treten in verschiedener Häufigkeit auf, sind verschieden im Grad der Veränderung, aber nicht beschränkt auf ein Eigenschaftsgebiet. Sie treten aber vor allem auf ohne Richtung und ohne Beziehung zur auslösenden Ursache. Röntgenstrahlen oder ein Temperatursprung, Stickstoffmangel oder ultraviolettes Licht können richtungslos die gleichen oder verschiedene Mutationen eintreten lassen. Durch die verschiedensten, auch am natürlichen Standort wirksamen Bedingungen werden die erblichen Veränderungen als Mutationen ausgelöst, aber — nach allem, was wir bisher wissen — richtungslos, ohne jede richtende Beziehung zwischen auslösender Ursache und veränderter Eigenschaft.

Die Erhöhung der Mutationsrate bei *Antirrhinum majus* nach Pollenbestrahlung mit Röntgenstrahlen (Saatschalenversuche) nach H. STUBBE 1938.

Dosis r	F_2 -Kulturen	Mutationen	Prozentsatz der als Folge der Bestrahlung (d. h. abzügl. der spontanen Mutationsrate) ausgelösten Mutationen
3000	7369	237	$1,38 \pm 0,136$
6000	3815	176	$2,78 \pm 0,266$

Die Erhöhung der Mutationsrate bei *Antirrhinum majus* nach Pollenbestrahlung mit kurzwelligem ultraviolettem Licht (Freilandversuche). Nach H. STUBBE und W. NOETHLING 1936.

Dosis		F_2 -Kulturen	Mutationen	Prozentsatz der als Folge der Bestrahlung (d. h. abzügl. der spontanen Mutationsrate) ausgelösten Mutationen
Wellenlänge in $m\mu$	erg/cm ²			
265	$1,46 \cdot 10^6$	253	12	$3,14 \pm 1,09$
265	$5,03 \cdot 10^6$	313	15	$3,18 \pm 0,99$
297	$1,78 \cdot 10^5$	167	10	$4,37 \pm 1,58$
297	$2,70 \cdot 10^5$	146	7	$3,19 \pm 1,45$
297	$1,78 \cdot 10^6$	211	11	$3,60 \pm 1,28$
297	$6,50 \cdot 10^6$	182	13	$3,53 \pm 1,69$
303	$8,80 \cdot 10^6$	147	10	$5,19 \pm 1,82$
313	$1,20 \cdot 10^7$	309	20	$4,87 \pm 1,22$
366	$0,70 \cdot 10^7$	147	3	$0,96 \pm 0,80$

Die Erhöhung der Mutationsrate bei *Antirrhinum majus* nach Kultur bei Nährstoffmangel (Saatschalenversuche) nach H. STUBBE und H. DÖRING.

Behandlung	F_2 -Kulturen	Mutationen	Prozent	D/m
Vollständig ernährt	2562	30	$1,170 \pm 0,21$	
Ohne Stickstoff	2023	48	$2,372 \pm 0,33$	3,08
Ohne Phosphor	2337	65	$2,781 \pm 0,34$	4,13
Ohne Schwefel . . .	1328	33	$2,484 \pm 0,42$	2,85
Gesamtmenge (Aqua dest.)	921	13	$1,411 \pm 0,38$	0,56

Die Erhöhung der Mutationsrate bei *Antirrhinum majus* nach Kultur bei Stickstoffmangel (Freilandversuche) nach STUBBE und DÖRING.

Behandlung	F_2 -Kulturen	Mutationen	Prozent	D/m
Vollständig ernährt	498	5	$1,004 \pm 0,44$	
Ohne Stickstoff	426	23	$5,399 \pm 1,09$	3,75

2. Mutabilität und Evolution. Durch die Mutabilität wird dauernd ein Material richtungslos verschiedener erblicher Varianten bereitgestellt. Durch Umkombination nach jedem Befruchtungsvorgang könnte dieses Material in jeder zufallsmöglichen Neukombination erscheinen und so müßte durch Mutabilität und Kombination eine lücken-

lose Mannigfaltigkeit nach jeder Richtung im Organismenbild der Erde vorhanden sein. Dem steht die tatsächliche Zusammensetzung des Artbildes, wie wir es kennen, in seiner Lückenhaftigkeit entgegen. Andere Vorgänge greifen ein, um aus dieser potentiell lückenlosen Variabilität das Bild der Gruppen- und Lückenbildung zu formen, wie wir es heute vor uns haben. Es sind Eliminationsprozesse, die im allgemeinen uns längst geläufig, im einzelnen gerade jetzt besondere Betrachtung und Erforschung verdienen.

Aus der potentiell zu erwartenden lückenlosen Mannigfaltigkeit werden einzelne Idiotypen oder größere und kleinere Idiotypengruppen eliminiert. Nach unserer derzeitigen Kenntnis erfolgt diese Elimination auf zwei grundsätzlich verschiedenen Wegen, durch Selektion und zufällige Ausschaltung. Wenn eine Mutation in einem Individuum erfolgt, muß sich ihr veränderter Träger im Konkurrenzkampf mit den anderen Typen und ihren nicht mutierten Genen auseinandersetzen. Der Erfolg der Selektion hängt von der Lebensfähigkeit der Mutante überhaupt und von der relativen Eignung im Konkurrenzkampf unter den bestimmten Selektionsbedingungen ab. Die Selektionsprozesse setzen ein bei der Konkurrenz der Gonenzellen, der Zygoten, Embryonen und wirken bis zu den letzten Entwicklungsstadien jedes individuellen Lebens. Sie variieren je nach dem Grade des Selektionswertes von günstig über gleichgütig zu ungünstig und entscheiden damit die Schnelligkeit, den Grad, mit denen sich der neue Typus mit dem mutierten Gen durchsetzt oder wieder verschwindet. Diese Selektionsprozesse sind ja in ihrer allgemeinen Bedeutung längst erkannt. Wie sie aber im einzelnen, wie schnell, wie durchschlagend, wie vernichtend sie wirken können, dafür ist wohl noch ein viel umfangreicheres experimentelles Material wünschenswert.

Die selektive Erfassung der Mutanten ist aber nur der eine Teil der Eliminationsprozesse. Der andere beruht auf der rein zufälligen Ausschaltung von Erbträgern bestimmter Art, dann, wenn die Populationsgröße sehr gering ist, die zufällige Ausschaltung also zur unwiderruflichen Entfernung einer Anlage deshalb führt, weil sie in zu geringer Anzahl vorhanden war. Diese Entfernung hat mit selektiver Ausmerzung nichts zu tun, kann aber ebensowohl günstige wie ungünstige, wie auch neutrale Eigenschaften treffen. Die experimentelle Analyse einer größeren Anzahl von Beispielen solcher Selektions- und zufälligen Ausschaltungsprozesse, vor allem an natürlichem Formenmaterial in ihren natürlichen Bedingungen erscheint uns heute dringend wünschenswert, nachdem in den letzten Jahren durch Biometriker wie R. FISHER, S. WRIGHT u. a. die nötigen mathematischen Grundlagen so wesentlich gefördert worden sind.

Die Kräfte der Elimination, die Selektions- oder zufälligen Ausschaltungsvorgänge, werden wirksam unter verschiedensten Bedingungen,

die den Grad ihres Erfolges beeinflussen. Es sind die Bedingungen der Elimination, die für die Gruppen- und Reihenbildung mit ihrer ganzen Vielförmigkeit differenzierender oder reduzierender Entwicklung ihre besondere Bedeutung besitzen. Zu diesen Bedingungen der Elimination gehört natürlich als erste der Grad der Selektionsfähigkeit einer bestimmten Eigenschaft unter bestimmten Lebensbedingungen, als zweite die Größe der Population, die entscheidet, ob Selektionsprozesse oder zufallmäßige Ausschaltungsprozesse überhaupt zur Geltung kommen können. Da beide in ihrer Größe je nach den Lebensbedingungen und auch nach dem sonstigen idiotypischen Verhalten des Trägers dauernd Schwankungen oder Änderungen unterliegen können, so müssen auch für die Populationen sich die Bedingungen der Elimination dauernd ändern. Ein Auf und Ab tritt ein, das man zweckmäßig als Populationswellen bezeichnen kann.

Andere wichtige Bedingungen der Elimination sind die Isolierungsvorgänge für eine Population, vielleicht die Isolierung einzelner weniger Individuen. Die Isolierung wird räumlich-geographisch oder physiologisch, außenbedingt oder genetisch erfolgen können. Die geographisch-außenbedingten Isolierungen sind als Bedingungen der Elimination so allgemein geläufig, daß ihre Nennung hier genügt. Doch auch auf die anderen physiologisch-genbedingten Isolierungen sei hier nachdrücklich hingewiesen. Eine Kreuzungssterilität im allgemeinen, Schwierigkeiten der Chromosomenpaarung und dadurch bedingte Sterilität sind wichtige Isolierungsmaßnahmen, die oft dort eine Erklärung geben können, wo alle Möglichkeiten der geographischen Isolierung versagen. Für die Populationsgröße ist es wesentlich, wieviel Individuen in freier Fortpflanzungsgemeinschaft stehen. Isolierungsmaßnahmen in einer Gesamtpopulation zu kleineren Fortpflanzungsgruppen sind besonders wichtig. Aber wie wirksam solche Isolierungen sind, mit welcher Größe der Fortpflanzungsgemeinschaften wir im Einzelfall zu rechnen haben, darüber fehlt uns meistens jede exakte Vorstellung.

Mutabilität und Kombination schaffen also das Variantenmaterial und damit die Voraussetzung für eine ungeheure, lückenlose Mannigfaltigkeit. Die Elimination, Selektion und zufällige Ausschaltung, verwandelt diese Lückenlosigkeit in Gruppen- und Reihenbildung mit allen Zügen der differenzierenden und reduzierenden Entwicklung. Die Elimination erfolgt unter verschiedenen Bedingungen der Elimination, von denen Selektionswert, Populationsgröße, räumliche und genetische Isolierung und Bildung kleiner Fortpflanzungsgemeinschaften die wesentlichen sind. Die Bedingungen sind in den Populationen Schwankungen unterworfen, die in den Populationswellen ihren Ausdruck finden.

Von dieser Betrachtung ausgehend finden wir auch eine Stellung-

nahme zum Begriff der Artkonstanz. Auch das Artenbild des Systematikers ist das Ergebnis der die lückenlose Mannigfaltigkeit aufbauenden und der die Lückenhaftigkeit bedingenden Prozesse. Auch dieses Artenbild muß daher den Stempel dieser verschiedenen Wirkungen tragen. Die Art wird je nach der relativ größeren oder geringeren Wirkung aller dieser Kräfte in den einzelnen Gruppen einen relativ verschiedenen Wert besitzen. Diese verschiedene Wertigkeit wird um so mehr hervortreten müssen, in je stärkerem Grade sich das mit systematischen Methoden erfaßte Verwandtschaftsbild mit den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen deckt. So bedauerlich dies für die ordnende Aufgabe der Systematik ist, so erscheinen mir doch aus diesem Grund ein Suchen und Festhalten eines konstanten Artbegriffes vergeblich zu sein. Je lebendiger die Systematik im Fortschreiten begriffen ist, je mehr sie sich der Erfassung der natürlichen Zusammenhänge nähert, desto stärker muß die Relativität des Artbegriffes hervortreten. Ein Festhalten an einem konstanten Artbegriff müßte für die Systematik wieder das stärkere Hervortreten der rein ordnenden Aufgabe und damit eine Rückkehr zum künstlichen System bedeuten. Es würde dies für die ordnende Aufgabe der Systematiker sicher Vorteile bedeuten, für eine die natürliche Entwicklung erforschende Systematik aber müßte es eine Erstarrung mit sich bringen.

3. Genügen Mutabilität und Elimination zur Erklärung der Entstehung der natürlichen Formenwelt? Die Gesamterscheinung der Mutabilität, die Kombination der Mutanten und die Eliminationsvorgänge müssen an und für sich eine immer neue Formenwelt entstehen lassen. Es fragt sich jetzt nur, ob wir auf dieser Grundlage auch alle die wesentlichen Erscheinungen in ihrem Zustandekommen erklären können, die wir heute an der Organismenwelt beobachten. Als besonders wesentliche Kennzeichen sind zu nennen: Die Reihenbildung, die charakteristische geographische Verbreitung und die Zweckmäßigkeit so vieler Eigenschaften. Die eben aufgeworfene Frage läßt sich daher nur in der Weise beantworten, daß an einer größeren Anzahl von Beispielen wildlebender Formen und Formengruppen mit diesen charakteristischen Kennzeichen auf experimentellem Weg untersucht wird, ob sie in ihrer Entstehung mit den bisher experimentell erfaßten Erklärungsmöglichkeiten zugänglich sind. Alle noch so einleuchtenden Denkmöglichkeiten nützen uns nichts, solange nicht die experimentelle Bestätigung einiger charakteristischer Fälle vorliegt. Wir wollen untersuchen, wie weit wir hier vorgedrungen sind.

Zunächst ergab das Kreuzungsexperiment an Wildarten verschiedenster Formenkreise, daß in vielen Fällen die gesamten Unterschiede zwischen zwei auch stark verschiedenen Arten nur auf einer großen Anzahl unterschiedlicher Gene beruhen. In anderen Fällen kommen Chromo-

somen- oder plasmatische, wieder in anderen Fällen noch Plastidenverschiedenheiten hinzu. Es sind also in diesen Fällen für alle Unterschiede tatsächlich die genetischen Elemente verantwortlich, die uns auch bei der Mutabilität beschäftigten. Die genisch bedingten Unterschiede sind manchmal monogen, durch ein einzelnes Gen bedingt, in den meisten Fällen sind sie stark polygen verursacht. Im ersteren Falle sind die Unterschiede oft sehr groß, im letzteren herrschen viele kleinere vor. Auch das sind Tatsachen, die wir von der Behandlung der Mutabilität kennen. Zahlreiche Erscheinungen der Chromosomenmutationen haben sich auch an Wildformen, insbesondere von *Drosophila* nachweisen lassen und heteroploide Artengruppen sind vor allem bei Pflanzen eine nun geläufige Tatsache. Bis hierher stimmen experimentelle Befunde und die Erfahrungen an Wildformen durchaus überein.

Betrachten wir nun die Reihenbildung. Zwei Wege sind nach genetischen Gesichtspunkten möglich. Wir kennen einen Typ von Reihenmutationen, bei multiplen Genreihen oder multiplen Allelen. Bei ihnen entsteht durch Mutation aus einem Ausgangs-gen eine Reihe von allelen Genen, die meist in bestimmter Reihenfolge eine Eigenschaftsbildung abändern. Auch bei Wildformen müßte an einer monogen bedingten Eigenschaft oder solchen polygen-bedingten, die durch ein in der Wirkung stark hervortretendes „Hauptgen“ gekennzeichnet sind, durch multiple Allelie eine Reihenbildung hervorgerufen werden. Der andere Weg ist die Ausrichtung einer Reihe durch Elimination und Selektion aus bunten Kombinationen richtungsloser Mutanten. Nur gering ist die Anzahl experimenteller Untersuchungen solcher Sippenreihen oder gar Artenreihen. Ein in Untersuchung befindlicher Fall bei *Epilobium alpinum*, wo eine Reihe verschiedener Höhenökotypen aus den Alpen vorliegt, könnte vielleicht für multiple Allelie sprechen, ebenso wie GOLDSCHMIDT bei *Lymantria* solche Reihen bei einigen Eigenschaften vermutet. Auch für die selektive Ausrichtung der Reihenbildung geben die Arbeiten an *Lymantria* einige Anhaltspunkte. Doch erscheinen eingehende Untersuchungen an verschiedenen anderen Formen hier dringend erwünscht.

Auch Untersuchungen größerer Gruppen von Vikaristen oder Endemismen stehen im allgemeinen noch aus. Interessante Ansätze, wie die Untersuchungen von MELCHERS an *Hutchinsia* zeigen, wie dringend solche Arbeiten sind. Doch können wir hier die Betrachtung im einzelnen übergehen, denn die geographische Differenzierung ist ja in so vielen Fällen mit bestimmter Anpassung an den speziellen Standort verbunden, so daß die charakteristische geographische Verbreitung in vielen Fällen eine Einzelfrage des allgemeinen Problems der zweckmäßigen, an die Bedingungen angepaßten, selektionsfähigen Eigenschaftsbildung ist.

Und damit sind wir zur Kernfrage gekommen, um die es geht, die Entstehung zweckmäßiger Organisation. Die genetische Analyse

einiger zweckmäßiger Eigenschaften hat auch hier ergeben, daß sie zum Teil monogen, meist kompliziert polygen bedingt sind. Für die monogen bedingten liegen die Verhältnisse einfacher. Es hängt vom Selektionswert und der Populationsgröße ab, ob eine auftretende Mutation überhaupt und mit welcher Schnelligkeit sie sich verbreiten wird. Mutationen mit positivem Selektionswert, also zweckmäßige Mutationen, sind bekannt und so bieten diese Vorgänge keine Schwierigkeiten mehr.

Anders liegt es bei den polygen-bedingten zweckmäßigen Eigenschaften. Hier liegen die großen Schwierigkeiten und hier hat die experimentelle Arbeit besonders einzusetzen. Meistens ist es ja so, daß die einzelne Genwirkung allein keinen Selektionswert, ja oft sogar negativen Selektionswert besitzt. Erst eine komplexe Kombination kann erfaßt und herausgezüchtet werden. Wie steht es in der Zwischenzeit mit dem Aufbau dieser Kombination? Können die einzelnen nicht selektionsfähigen genetischen Abänderungen inzwischen erhalten bleiben, bis eine neue selektionsfähige Kombination aufgebaut wird?

Drei Möglichkeiten liegen hier vor, die den Weg zur Lösung vorbereiten könnten. 1. Viele Anlagen haben eine polyphäne Wirkung, d. h. die Wirkung zeigt sich an der Ausbildung mehrerer Eigenschaften eines Organismus. An einem Organ kann dabei eine Eigenschaft durchaus zweckmäßig und selektionsfähig auftreten, während gleichzeitig dieselbe Genwirkung an einer anderen Eigenschaft durchaus unzweckmäßig erscheint. Ist der Selektionswert am ersten Organ groß, so kann auch die andere Wirkung mitselektioniert werden, bis sie in einer neuen Kombination mit anderen Mutationen zweckmäßig eingreift. 2. Die große Mehrzahl der Mutationen sind rezessiv. Sie werden sich daher in einer Population immer in einem bestimmten Prozentsatz erhalten und es können so eine größere Zahl von ihnen angesammelt werden. Auch die phänotypisch sichtbaren Kombinationen dieser Rezessiven werden immer wieder auftreten müssen, bis eine solche Kombination in einer neuen polygen-bedingten, zweckmäßigen Kombination einen positiven Selektionswert erlangt. Dabei kann auch eine zunächst ungünstige, oft nicht einmal lebensfähige Mutante günstiger werden, wenn vorher andere Mutationen eingetreten sind. Eine Mutation könnte so eine Reihe anderer nach sich ziehen. 3. Schließlich ist für polygen bedingte zweckmäßige Organe sicher auch der Weg gegeben, daß die einzelnen Stufen zunächst weder nützen noch schaden und daher auch erhalten bleiben. Erst eine Kombination mehrerer solcher neutraler Eigenschaften kann dann wieder eine neue zweckmäßige Organisation erscheinen lassen.

Für alle diese Ansätze liegen schon einige experimentelle Erfahrungen vor. Die Polyphänie der Gene ist eine gut bekannte Tatsache, die Anhäufung vieler rezessiver Gene ist aus neuesten *Drosophila*-Untersuchungen an Wildformen gefunden und auch für die dritte Betrachtung lassen sich

Beispiele aus der vergleichenden Merkmalsanalyse bringen. Freilich fehlt die wirkliche experimentelle Auflösung eines komplizierteren Falles dieser Art. Aber Ansätze können den Weg zeigen, der hier gegangen werden kann. Ein Beispiel aus eigener Erfahrung mag kurz angedeutet sein.

In vielen Tälern des Brennergebietes in Tirol ist die bekannte *Campanula glomerata* in zwei Formen zu finden, eine meist spätblühende subsp. *serotina* mit fast sitzenden Blütenköpfen und eine mehr oder weniger langstielige Normalform. Letztere findet sich überall häufig zwischen Gebüsch oder an steinigen Stellen, auf nicht regelmäßig gemähten Wiesen u. ä. Erstere trifft man vor allem auf Wiesen blühend nach der ersten Mahd. Ihre Organisation stellt eine zweckmäßige Anpassung an diese Standorte dar. Dieser von meinem Vater beobachtete und beschriebene Fall wird von mir seit Jahren genetisch untersucht. Trotzdem die Untersuchung noch nicht abgeschlossen ist, wird jetzt schon deutlich, daß zwei Gruppen von Genen hier im Spiele sind. Die eine sorgt für das Längenwachstum der Köpfchenstiele. Je nach Kombination erscheinen lange bis extrem kurze Stiele. Die andere Gruppe bedingt ein frühes oder spätes Blühen. Immer wieder werden in diesen Tälern alle Kombinationen beider Gruppen gebildet, aber auch immer wieder werden auf den mähbaren Wiesenstandorten alle ungünstigen Kombinationen ausgetilgt und nur die zweckmäßigen Genkombinationen selektioniert. Der Fall liegt relativ einfach, aber er zeigt vielleicht den Weg, wie auch Komplizierterem genetisch beizukommen ist.

Als Abschluß unserer Betrachtungen muß ein Gebiet der Evolutionsforschung behandelt werden, das den Botaniker vor allem interessiert, weil es wohl bei Pflanzen sehr wesentlich, für Tiere weniger in Betracht zu ziehen ist, die Heteroploidie als Grundlage der Artenbildung.

Wir kennen heute zahlreiche Methoden, um im Experiment polyploide Genommutanten herzustellen, durch Regeneration aus Wundkallus, durch Temperatureinflüsse, nach Zwillingskeimung und vor allem die in letzter Zeit von BLAKESLEE entwickelte Methode, durch Einwirkung von Colchicin.

Eine Statistik der bisher ermittelten Chromosomenzahlen der Pflanzen zeigt andererseits, daß wir es wohl bei vielen Pflanzen mit heteroploiden Formen zu tun haben. Reiht man die gefundenen Haploidzahlen mit der Häufigkeit, in der sie bei den verschiedenen Wildformen gefunden wurden, in einer Variantenreihe an, so finden wir von den niedersten bis zu den höchsten Zahlen nicht eine gleichmäßige Binomialverteilung wie man erwarten könnte. Neben Zahlen mit hohen Frequenzen finden sich solche mit geringer Häufigkeit, und zwar sind die Primzahlen immer viel seltener als die benachbarten, insbesondere die durch zwei teilbaren Zahlen.

Der Schluß ist gerechtfertigt, daß die Anzahl der polyploiden Arten ziemlich groß sein dürfte.

Auch auf experimentellem Wege ließ sich erweisen, daß unter den Wildformen polyploide Arten sind. So gelang MÜNTZING der Nachweis, daß *Galeopsis tetrahit* eine tetraploide Bastardform aus den diploiden Wildformen *G. speciosa* und *G. pubescens* ist. Nach einer Bastardierung dieser beiden Wildarten und nachfolgendem Tetraploidwerden dieses Bastards ergab sich die als Wildform bekannte dritte genannte Art auf synthetischem Wege. Auch an dem Laubmoos *Physcomitrium piriforme* gelang mir der Beweis, daß es sich um eine polyploide Wildform handelt. Aus der normal univalenten (haploid-diploiden) Pflanze läßt sich leicht durch Sporogonregeneration eine bivalente (diploid-tetraploide) Sippe züchten. Die Reduktionsteilungen der tetraploiden Sporogone verlaufen unregelmäßig und bilden alle möglichen heteroploiden Sporen, darunter auch solche mit nur dem halben haploiden Chromosomensatz (Hemiplonten). Es ließen sich bisher zwei verschiedene Hemiplonten nachweisen. Die beiden, durch Bastardierung kombiniert, bilden einen haploiden Sporophyten, der nun regeneriert zum normalen haploiden Gametophyten auswächst. Die univalente Wildform läßt sich also in zwei einfachere Formen zerlegen und wieder aus diesen zusammensetzen. Es ist wohl ein klarer Hinweis, daß das normale *Physcomitrium piriforme* eine polyploide Rasse darstellt.

Der nächste Schritt ist die genaue Untersuchung des Verhaltens der Polyploiden, ihres Selektionswertes unter den verschiedensten Bedingungen und ihre geographische Verbreitung. Wir wissen, daß oftmals von einer diploiden und tetraploiden Rasse eines Typus sehr verschiedene Areale eingenommen werden, wie dies z. B. MANTON an *Biscutella* so ausgezeichnet nachgewiesen hat. Aus solchen Befunden und einer vergleichenden Chromosomenstatistik bei Pflanzen verschiedener Breiten und Klimate hat dann TISCHLER die Hypothese aufgestellt, daß die Polyploiden vor allem für die Besiedlung von Extremklimaten geeignet sind. Mit einer Verallgemeinerung dieser Vorstellung wird man freilich vorsichtig sein müssen, da bei einer Art Formen mit der gleichen Polyploidstufe dieselben Verbreitungsverhältnisse zeigen können, wie bei anderen Arten Formen mit verschiedenen Chromosomensätzen. Ein Fall mag dies noch erläutern. *Arenaria serpyllifolia* ist eine weitverbreitete Art unserer Flora. In den Alpen findet sich in größerer Höhenlage die nahe verwandte *A. Marschlinii*. Erstere ist meist tetraploid, letztere diploid. Demnach wäre dieser Fall ein schönes Beispiel verschiedener Verbreitung der Polyploiden. Es finden sich aber unter vielen tetraploiden auch diploide Stämme von *A. serpyllifolia*. Das beweist, daß der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Arten doch nicht eine Frage der Polyploidie sein kann.

Auch sonst bietet die Erscheinung der Polyploidie als Grundlage der Artenbildung noch manche interessante Fragen. Im allgemeinen herrscht z. B. bei den experimentell hergestellten Polyploiden eine wesentlich erhöhte Zellgröße und vielfach eine mehr oder weniger große Sterilität. Bei einem anderen meiner Versuchsobjekte, dem Laubmoos *Bryum caespiticium*, war nun festzustellen, daß eine experimentell hergestellte polyploide Rasse zunächst auch das der Kern-Plasma-Relation entsprechende hohe Zellvolumen verbunden mit hoher Sterilität besaß. Im Laufe von mehreren Jahren aber sank diese Zellgröße unter Beibehaltung der Polyploidie zu fast der normalen Ausgangsgröße ab. Gleichzeitig damit nahm die Fertilität zu bis zur vollen Fruchtbarkeit. Es erscheinen hier interessante Regulationen, die, vorerst undurchsichtig, doch für die Artbildungsfragen durch Polyploidie von Bedeutung werden können.

Das Evolutionsproblem ist eines der ganz großen Probleme der Biologie. Die von der vergleichenden Morphologie, Entwicklungsgeschichte, von Biogeographie und Paläontologie so wahrscheinlich gemachte Theorie der Evolution stellt der experimentellen Forschung die Forderung, den Umbildungsvorgang selbst, den Vorgang der Artumwandlung klar zu legen. Die vergleichende Betrachtung hat schon lange Hypothesen über diesen Vorgang entwickelt. Die experimentelle Arbeit wird nicht ruhen, bis durch das Experiment Klarheit geschaffen ist, welche der verschiedenen hypothetisch möglichen Wege die richtigen sind. Die vergleichende Betrachtung zeigt immer neu die Größe der Aufgabe, die es zu lösen gilt; sie hat ein Recht darauf, sich nicht eher zufrieden zu geben, bis die grundlegenden Kennzeichen der Mannigfaltigkeit, wie sie mit den vergleichenden Methoden erfaßt sind, in ihrem Zustandekommen auch restlos geklärt sind. Aber die experimentelle Evolutionsforschung darf auch erwarten, daß alle von ihr aufgedeckten Wege geprüft und voll berücksichtigt werden und dann auch reine Hypothesen aufgegeben werden, wenn sie auf Grund der experimentellen Ergebnisse nicht mehr haltbar sind. Aus solcher Zusammenarbeit werden alle Teilgebiete nur gewinnen. Die experimentelle Evolutionsforschung kann es so vermeiden, in die Sackgasse unfruchtbarer Dogmatik zu geraten und vorzeitig mit unvollkommenen Lösungen sich zufrieden zu geben. Aber auch vergleichende Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik sollten eine verjüngende Befruchtung im Zusammenarbeiten mit einer jüngeren Wissenschaft nur begrüßen, damit gerade altbewährte, aber auch bejahrte Stämme wieder neu zu blühen und fruchten beginnen. Gegenseitiges Durchdringen mit Achtung und Verständnis für Fragestellungen und Methoden der anderen wird die Grundlage schaffen, auf denen die Lösung des Problems der Evolution in seiner ganzen Weite und Größe langsam erarbeitet werden kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Ehrenberg Kurt

Artikel/Article: [Der heutige Wissensstand in Fragen der Abstammungslehre. 153-168](#)