Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX.

15. September 1910.

N^o 18.

Inhalt: Kranichfeld, Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen? — Nusbaum, Zur Beurteilung der Geschichte des Neolamarckismus. — Stieda, Über Hirnfurchen und Hirnwindungen (Schluss). — Eriksson, Über die Mykoplasmatheorie, ihre Geschichte und ihren Tagesstand. — Winterstein und Trier, Die Alkalöide. — Der achte internationale Physiologenkongress.

Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen?

Von Hermann Kranichfeld.

Für einzelne Mutanten, welche nicht durch besondere Verhältnisse wie geographische und ökologische Isolation geschützt sind, besteht bekanntlich auch dann, wenn sie zufällig die kritische Periode überstanden haben und zur Fortpflanzung gekommen sind¹⁾, ein fast unbesiegbares Hindernis ihrer Erhaltung in der freien Kreuzung mit der Stammart. Nach den Versuchen von Gärtner verschwindet bei dieser das neue Merkmal schon in der 3.—6. Generation vollständig.

Plate²⁾ glaubt nun einen Ausweg aus dieser Schwierigkeit in den Mendel'schen Kreuzungsgesetzen entdeckt zu haben. Er nimmt an, dass die Anlagen der progressiven Mutanten, die ja für die phylogenetische Entwicklung vor allem von Bedeutung sind, in der Regel dominieren. Lässt man dies gelten, dann ergibt sich tatsächlich auch bei fortgesetzter Kreuzung der Mutanten mit der Stammart eine steigende Anzahl von Nachkommen mit dem Habitus

1) Cfr. Biolog. Centralbl. Bd. XXV, S. 657.

2) Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl., 1908, S. 365 ff.

der Mutante. Nach Plate soll nun diese Zunahme genügen, um der Mutante allmählich das Übergewicht über die Stammart zu verschaffen und letztere schließlich ganz zu verdrängen; er erblickt gerade darin „die große deszendenztheoretische Bedeutung der echten Mendel'schee Regel“. Seine Schlussfolgerung beruht jedoch auf einer unvollständig durchgeführten und darum irreführenden Rechnung. Da der Fehler auch in der 3. Auflage seines Buches wiederkehrt, dürfte bei der Wichtigkeit, welche Plate selbst diesem Punkte für die Deszendenztheorie beimisst, eine Richtigstellung seiner Auffassung angezeigt sein.

Nimmt man an, dass jedes Paar 4 Nachkommen hat, bezeichnet man ferner die dominierende Anlage der Mutante mit D, die rezessive Anlage der Stammart mit R und die Nachkommenschaft der aufeinanderfolgenden Generationen mit F_1 , F_2 , F_3 . . ., so erhält man nach Plate bei fortgesetzter Kreuzung der Stammart mit der Mutante bzw. mit Kindern der Mutante folgende Nachkommenschaft: Aus der ersten Paarung ($R \times D$) gehen nach dem Mendel'schen Gesetz 4 Bastarde (Hybriden) hervor, in welchen die dominierende und die rezessive Anlage verbunden sind. Sie haben alle den Habitus der dominierenden Mutante. Brauchen wir für die Verbindung von dominierender und rezessiver Anlage im Kinde das Zeichen DR, so ist in der 1. Generation:

$$F_1 : 1 (D \times R) = 4 DR.$$

Bei dem Überwiegen der Stammform sollen sich nun die 4 Bastarde DR nicht unter sich, sondern wieder mit der Stammform paaren. Wir erhalten dann 4 Kreuzungen oder 4 ($DR \times R$), die für die 2. Generation 16 Nachkommen ergeben. Von diesen sind nach dem Mendel'schen Gesetz die eine Hälfte Bastarde mit den Anlagen DR, die andere Hälfte sind Kinder mit den Anlagen RR. Letztere repräsentieren die reine Stammform. Es ist daher in der 2. Generation:

$$F_2 : 4 (DR \times R) = 8 DR + 8 RR.$$

Setzen wir auch bei der 3. Generation mit Plate zunächst immer noch Rückkreuzungen der Bastarde mit Stammarttieren voraus, so erhalten wir 8 Kreuzungen der 8 Bastarde DR mit der Stammart R, also 8 ($DR \times R$) mit 32 Nachkommen, zur Hälfte wieder Bastarde DR, zur andern Hälfte reine Stammtiere RR. Es soll daher nach Plate sein:

$$F_3 : 8 (DR \times R) = 16 DR + 16 RR.$$

In der 4. Generation ergeben die 16 DR als Nachkommen 32 DR + 32 RR u. s. w. Plate hat so vollkommen recht, wenn er annimmt, dass die Bastarde mit den Anlagen DR und dem Habitus der Mutante beständig zunehmen. Es beträgt ihre Anzahl unter den gemachten Voraussetzungen tatsächlich in jeder folgenden Gene-

ration das $\frac{n}{2}$ fache³⁾ der vorhergehenden, wenn n die Zahl der Nachkommen aus jeder Paarung ist. Falsch ist dagegen der Plate'sche Schluss, dass für den Fall, dass die Entwicklung keine Störung durch katastrophale Elimination erfahre, die dominierende Mutante, „selbst wenn sie als extreme Singularvariation beginne, die größte Aussicht haben werde, allmählich die Stammform zu verdrängen.“ Das ist, wie er sagt, „die große deszendenztheoretische Bedeutung der echten Mendel'schen Regel, dass sie zeigt, wie eine aus wenigen Individuen bestehende Varietät (Singularvariation) die volkreiche Stammform (Pluralvariation) zu verdrängen vermag“⁴⁾ . . . „ohne dass der Kampf ums Dasein oder geographische bzw. biologische Isolation hierbei mitwirken.“

Der Fehler Plate's besteht, wie gesagt, darin, dass er die Rechnung nur unvollständig durchgeführt hat. Er zieht die Tatsache nicht in Betracht, dass nicht nur die Bastardformen mit dem Habitus der Mutante in jeder Generation an Zahl zunehmen, sondern dass sich auch die Nachkommenschaft RR, welche die Stammform repräsentiert, vermehrt, und zwar in einem außerordentlich viel schnellerem Tempo als die Bastarde DR. Es wird am einfachsten sein, dies zunächst an einem Schema zu zeigen. Behalten wir die Plate'schen Voraussetzungen und Bezeichnungen bei, so gehen aus dem Plate'schen Paare (D × R) in den aufeinanderfolgenden Generationen hervor:

Generationen	Gesamtzahl der Kinder	Darunter DR- und RR-Kinder
F ₁	= 4 =	4 DR
F ₂	= 16 =	$\overbrace{8 \text{ DR} + 8 \text{ RR}}$
F ₃	= 64 =	$\overbrace{16 \text{ DR} + 16 \text{ RR} + 32 \text{ RR}}$
F ₄	= 256 =	$\overbrace{32 \text{ DR} + 32 \text{ RR} + 64 \text{ RR} + 128 \text{ RR}}$

In der 3. Generation (F₃) stehen also nach dem Schema den 16 Bastarden DR mit dem Habitus der Mutante 48 RR-Kinder gegenüber; in der 4. Generation (F₄) den 32 DR-Kindern 224 RR-Kinder u. s. w.

Allgemein haben wir, wenn man mit m die Anzahl der Generationen, mit n die Anzahl der Kinder aus jeder einzelnen Paarung bezeichnet, in der m^{ten} Generation im ganzen n^m-Kinder. Von

3) Es ist jedenfalls nur ein Versehen, wenn Plate sagt, dass sie um $\frac{n}{2}$ zunimmt.

4) Bei Plate durch Druck hervorgehobener Leitsatz.

diesen sind, wenn wir nach dem Schema die einfache mathematische Reihe bilden, in der m^{ten} Generation DR- bzw. RR-Kinder:

$$F_m = \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1} \cdot n^m \text{ DR} + \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1} \cdot n^m \text{ RR} + \left(\frac{1}{2}\right)^{m-2} \cdot n^m \text{ RR} \\ + \left(\frac{1}{2}\right)^{m-3} \cdot n^m \text{ RR} + \dots + \frac{1}{2} n^m \text{ RR}$$

oder wenn man die Glieder der Reihe zusammenzieht:

$$F_m = \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1} \cdot n^m \text{ DR} + \left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1}\right] n^m \text{ RR}.$$

Wir haben nach dieser Formel in der 1. Generation, da $\left(\frac{1}{2}\right)^0 = 1$ ist: $F_1 = n \text{ DR}$; ferner:

$$F_2 = \frac{1}{2} n^2 \text{ DR} + \frac{1}{2} n^2 \text{ RR}$$

$$F_3 = \frac{1}{4} n^3 \text{ DR} + \frac{3}{4} n^3 \text{ RR}$$

$$F_4 = \frac{1}{8} n^4 \text{ DR} + \frac{7}{8} n^4 \text{ RR}$$

$$F_5 = \frac{1}{16} n^5 \text{ DR} + \frac{15}{16} n^5 \text{ RR} \text{ u. s. w.}$$

Setzen wir für n 4 ein, so erhalten wir die Werte des obigen Schemas.

Die Anzahl der RR-Kinder nähert sich daher mit wachsendem m immermehr dem Werte n^m , die Anzahl der Bastarde DR wird dagegen ein immer geringerer Bruchteil $\left[\left(\frac{1}{2}\right)^{m-1}\right]$ von n^m . So ist auch der Plate'sche Weg über die Mendel'schen Gesetze nicht gangbar. Auch eine dominierende Mutante ist bei der Kreuzung mit der Stammart rettungslos verloren. Obgleich die Anzahl der DR-Tiere absolut zunimmt, verschwindet sie schließlich vollständig im Verhältnis zur Zahl der RR-Tiere. Nach wenigen Generationen muss die Stammart die Mutante verdrängen. Die Spur der letzteren wird aber bei den Mendel'schen Kreuzungen um so vollständiger ausgegilt, als die neuen Anlagen in den RR-Kindern wahrscheinlich in den meisten Fällen nicht nur latent geworden, sondern total eliminiert sind.

Mehr Aussicht auf eine Lösung der in Rede stehenden Schwierigkeit dürften die von de Vries entdeckten Gesetze der Mutationen und der Mutationskreuzungen während der Mutationsperioden bieten. Nach diesen treten die Mutanten in den Mutationsperioden nicht vereinzelt und zufällig, sondern in einer größeren Anzahl und mit einer gewissen Regelmäßigkeit längere Zeit hindurch auf. Schon

dadurch wachsen bei den Mutanten die Aussichten auf Erhaltung. Nennen wir den Prozentsatz, in welchem die Mutanten während der Mutationsperiode jährlich in der Aussaat erscheinen, mit Hugo de Vries den Mutationskoeffizienten, so beträgt derselbe bei der Mutante *Oenothera gigas* etwa 0,01%, bei *Oenothera rubrinervis* 0,1% und bei der *Oenothera oblonga* 1%. Den Beweis, dass er event. sehr viel höher steigen kann, haben wir nach Hugo de Vries in *Plantago lanceolata ramosa* und in der White'schen Tomate. Bei ersterer betrug der Mutationskoeffizient 50%, bei letzterer sogar 100%, d. h. die halbe bzw. die ganze Ernte bestand aus Mutanten. Dazu kommt, dass sich die Mutanten der Mutationsperiode auch bei der Kreuzung mit der Mutterart wesentlich anders verhalten als die, welche außerhalb der Mutationsperiode auftreten. Die Nachkommen aus jener sind nämlich 1. schon in der ersten Generation dimorph; sie treten zum Teil einseitig in der Form der Mutterart, zum Teil einseitig in der Form der Mutante auf; 2. besitzen diese beiden Formen nicht den Charakter der Bastarde, sie sind vielmehr bei Selbstbefruchtung von Anfang an konstant. Das Zahlenverhältnis, in welchem bei der Kreuzung die Formen der Mutante bzw. der Mutterart erscheinen, ist verschieden je nach der gekreuzten Mutante. Bei *Oenothera lata* × *Oenothera Lamarckiana* waren von den Kindern 4—45% *Oenothera lata* (im Durchschnitt 21—24%); bei *Oenothera nanella* × *Oenothera Lamarckiana* waren 2—48% *Oenothera nanella* (im Durchschnitt 17—24%). Ein ähnlicher Prozentsatz ergab sich auch für andere Mutanten der *Oenothera Lamarckiana*. Doch stieg für *Oenothera rubrinervis* × *Oenothera Lamarckiana* die Erbzahl der Mutante auf 74% und bei *Oenothera gigas* × *Oenothera Lamarckiana* sogar auf 100%.

Verstehen wir unter Erbzahl einer Mutante das relative Vorkommen der Mutantenform unter den Nachkommen einer Kreuzung von Mutterart und Mutante, so muss, wenn sich ein hoher Mutationskoeffizient mit einer hohen Erbzahl verbindet, die Stammart von der Mutante gleichsam verschlungen werden, d. h. es muss die letztere, wenn sie sonst erhaltungsfähig ist, die Stammform in kürzester Zeit verdrängen.

Bei dieser Annahme werden dann auch eigentümliche Erscheinungen in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Typen, wie sie uns die Paläontologie zeigt, verständlich. Besonders in der relativ gut gekannten Geschichte der Ammonitenfamilie wiederholt sich bekanntlich außerordentlich häufig ein plötzlicher Wechsel der Sippen. In vielen Fällen kann man ihn auf die Einwanderung einer überlegenen neuen Art zurückführen. In anderen, wo der Umschlag in allen uns bekannten Gebieten in gleich unvermittelter Weise eintritt, reicht diese Hypothese allein zur Erklärung der Tatsache nicht aus. Es gilt das schon für die älteren Formen der Ammonoideen,

die Goniatiten. Bei ihnen treten z. B. mit einem Schlag ganz neue Gattungen an der Basis des Oberdevons und ebenso wieder in der oberen Etage desselben auf. Nur eine einzige Gattung *Brancoceras* steigt ferner unverändert aus dem Oberdevon ins Carbon hinauf. Sonst findet man im Carbon gleichzeitig in Indiania, Irland, Belgien und Nassau ganz neue Genera. Derselben Erscheinung begegnen wir dann, wie besonders Moisisovics nachgewiesen hat, bei den Ammoniten der Trias. Am meisten fällt sie im unteren Jura auf. Es stellen sich hier an der Basis plötzlich Ammoniten aus der Gattung *Psiloceras* ein unter Ausschluss aller anderen Formen. Diese verschwinden aber schon in der nächsten Zone vollständig. Die Gattung *Schlotheimia* (*A. angulatus*) gelangt zur Alleinherrschaft, um in der weiter nach oben folgenden Zone ebenso schnell und vollständig von den eigentümlichen Arietiten verdrängt zu werden. Der Wechsel ist so durchgreifend, dass nie eine dieser Formen aus einer Zone in die andere aufsteigt und erfolgt, was das Seltsamste ist, in allen uns bekannt gewordenen Gegenden in gleicher Weise. Es setzen z. B. die Zonen mit *Psiloceras*, *Schlotheimia* und den Arietiten gleich scharf ab im Jura Deutschlands, Frankreichs und Englands, auf Timor und Rotti in Hinterindien, in Japan, Mexiko, Peru, Chile, Argentinien — kurz überall, wo wir überhaupt den unteren Lias antreffen.

Es taucht da die Frage auf, wie es möglich war, dass die neue Art die alte überall so glatt aus dem Sattel heben konnte, trotz der verschiedenen Verhältnisse, unter denen sie letztere antraf. Die Sedimente, in denen wir die aufeinanderfolgenden Typen finden, sind in der einen Gegend kalkiger, in der anderen toniger oder sandiger Natur. Die verdrängte Sippe hat also zum Teil in der Küstennähe, zum Teil auf der Hochsee gelebt. Ebenso hat der Wechsel wahrscheinlich unter verschiedenen klimatischen Zonen stattgefunden. Wenn nur der Kampf ums Dasein im Spiel gewesen wäre, müsste man unter solchen Verhältnissen erwarten, dass sich die Überlegenheit der neuen Art an der einen Stelle schwächer als an der anderen geltend gemacht hätte und wir darum an einzelnen Orten auch ein Nebeneinander der alten und der neuen Form anträfen. Dass letzteres an den vielen oben angeführten Fundstätten niemals zu beobachten ist, ist jedenfalls sehr merkwürdig. Diese Schwierigkeit fällt aber hinweg, wenn wir voraussetzen dürfen, dass die für die Mutanten in der Mutationsperiode der *Oenothera Lamarckiana* geltenden Gesetze auch während der phylogenetischen Entwicklung eine Rolle spielten.

Dann mussten die alten Formen unter bestimmten Bedingungen ganz von selbst verschwinden und in der von uns beobachteten Weise der neuen Form Platz machen.

Man könnte nun freilich meinen, dass damit zugleich die An-

nahme einer nicht nur stoßweisen, sondern im eigentlichen Sinne sprunghaften Mutation geboten wäre. Das würde in der Tat der Fall sein, wenn die Stammart stets durch die Tochterart ersetzt würde. Aus den Mutationsgesetzen selbst folgt letzteres aber an sich noch nicht. Es lässt sich aus ihnen wohl die Möglichkeit konstruieren, wie sich eine Mutante durchzusetzen vermag. Es kann daher die Tochterart Successor sein; sie kann aber auch nur zum Totengräber der Mutterart werden. Sind die betreffenden Mutanten nicht erhaltungsfähig, wie es bei allen in de Vries'schen Versuchsgarten erscheinenden Mutanten der Fall war, so ist die einzige direkte Wirkung der Mutationsperiode, dass der Vermehrungskoeffizient der Stammart sinkt. Er nimmt ab um die Größe des Mutationskoeffizienten. Da bei Beutetieren und -Pflanzen mit der Verminderung der Individuenzahl aber umgekehrt der Vernichtungskoeffizient wächst — ich erinnere an die bekannte Erfahrung Darwin's, der niemals Getreidesamen auf Gartenbeeten gegen Vögel schützen und zur Reife bringen konnte — so kann schon ein geringes Zurückgehen des Vermehrungskoeffizienten zum Untergang der Stammart führen. Eine etwa vordringende neue Art, die bis dahin gegen die alte Art nicht aufkommen konnte, kann sich nun ausbreiten. Nicht weil sie die alte Art im Kampfe besiegt hätte, sondern weil diese dem Kampf mit den äußeren Verhältnissen nicht mehr gewachsen ist und darum das Feld räumt. Die eigentümlichen paläontologischen Erscheinungen nötigen uns allerdings noch die beiden Voraussetzungen zu machen, dass für die Art an jedem Ort, wo sie vorkommt, einmal eine Mutationsperiode eintritt und dass diese an einem bestimmten Ort durch die äußeren Umstände gleichzeitig für viele Arten ausgelöst wird. Dagegen braucht sie an verschiedenen Orten nicht gleichzeitig aufzutreten. Wenn wir auch überall im unteren Lias auf die *Schlotheimia* die Arieten folgen sehen, so haben wir doch keineswegs anzunehmen, dass etwa die Arietenschichten in Württemberg und auf Timor und Rotti synchron sind.

Zur Beurteilung und Geschichte des Neolamarckismus.

Von Prof. Dr. Joseph Nusbaum (Lemberg).

In einem größeren, soeben in polnischer Sprache erschienenen Werke unter dem Titel „Idea ewolucyi w biologii“¹⁾ (Die Evolutionsidee in der Biologie) habe ich mich bemüht, unter anderen den Begriff des sogen. Neolamarckismus näher zu definieren.

1) J. Nusbaum, „Idea ewolucyi w biologii“: Groß. 8°, 560 Seiten mit vielen Abbildungen und mit Porträts von: Linné, Lamarck, Geoffroy, St. Hilaire, Cuvier, Buffon, Darwin, Haeckel, Wrzeziński, Weismann, de Vries. Lemberg 1910. Verlag von H. Altenberg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Kranichfeld Hermann

Artikel/Article: [Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen?
593-599](#)