

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.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
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, einzusenden zu wollen.

Bd. XXXI.

1. April 1911.

N^o 7.

Inhalt: Gross, Über Vererbung und Artbildung (Schluss). — Rosenthal, Die Enzyme und ihre Wirkung (Schluss). — Polimanti, Über eine beim Phototropismus des *Lasius niger* L. beobachtete Eigentümlichkeit.

Über Vererbung und Artbildung.

Von Dr. J. Gros (Neapel).

(Schluss.)

Lang (1906) geht von dem Verhalten mendelnder Dihybride aus. Diese gleichen vollständig der einen elterlichen Varietät, wenn die Merkmale so verteilt sind, dass der eine Elter die beiden dominierenden, der andere die beiden rezessiven besitzt. Besitzt dagegen jede Varietät sowohl ein dominierendes als ein rezessives Merkmal, so gleichen die Hybride in dem einen Merkmal der einen, in dem anderen der anderen elterlichen Form. „Sie sind zwar keine Zwischenformen, aber Mischformen.“ Unter sich gleichen sich, wie ich ausdrücklich hervorhebe, die Hybride aber auch in diesem Falle. Bei Polyhybriden muss die Mischung der Merkmale, „wenn die Dominanzen auf beide Eltern verteilt sind“, um so komplizierter werden, je zahlreicher die Merkmalspaare sind. Lang meint nun, es könne sich z. B. im Falle zweier nahe verwandten Schmetterlingsarten um Polyhybride handeln, die schon allein in der Färbung und Zeichnung der Flügel sehr viele Paare von antagonistischen Merkmals-einheiten darbieten, von denen die dominanten auf beide Paare verteilt sind. Die Bastarde würden dann das Bild einer sehr feinen Mosaik von einzelnen Steinchen darbieten, welche in gesetzmäßiger Weise bald der einen, bald der anderen Mosaikvorlage entnommen wären. „Der Gesamteindruck wäre der einer Zwischen-

form, während er in Wirklichkeit eine sehr feine, sehr intrikate Mischform wäre.“ Lang macht ferner die Annahme, dass in vielen Merkmalspaaren die Antagonisten in labilem Gleichgewicht wären, so dass die leichteste Verschiedenheit in den Bedingungen der Umgebung den Ausschlag nach der einen oder der anderen Richtung geben würde und meint, so könnte man sogar die Multiplizität in der ersten Generation „bis zu einem gewissen Grade verstehen“. Danach gäbe es also in Wirklichkeit überhaupt keine intermediäre Vererbung, sondern nur die alternative.

Und alle Arten, mithin auch alle Individuen, wären dann komplizierte Polyhybride. Daraus allein folgt schon, dass einer derartigen Auffassung ein schwerer methodischer Fehler zugrunde liegt. Denn die Mendel'schen Fälle sind doch, was die Neomendelianer allerdings immer wieder vergessen, nur sehr seltene Ausnahmen, die, wie ihr Entdecker sofort richtig erkannte, einer besonderen Erklärung bedürfen, und es geht doch nicht an, sie einfach zur Regel zu erheben, wie es Lang in der zitierten Arbeit tut.

Neuerdings versucht Lang (1910 b) noch einmal an einem konkreten Beispiel zu erläutern, dass es eigentlich überhaupt keine wahre intermediäre Vererbung gäbe. Castle (1909) hat nämlich durch mehrere Generationen weitergeführter Kreuzung einer normal- und einer langohrigen Kaninchenrasse stets intermediäre Bastarde erhalten ohne jede Andeutung von Spaltungserscheinungen, und schließt daraus ganz konsequent, dass die Langohrigkeit nicht plötzlich, also durch Mutation, sondern ganz allmählich durch fortgesetzte Selektion entstanden ist. Lang nennt das in einem Referat (1910 a) über Castle's Arbeit den einzigen aus dem Tierreich bekannten Fall „intermediärer Vererbung von Varietätsbastarden mit Konstanz der Bastardform“. (Wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, soll Konstanz hier nur bedeuten: Ausbleiben Mendel'scher Spaltung.) Es ist merkwürdig, dass gerade Lang zu dieser Behauptung kommen konnte, dem doch das ganze reiche, ihr strikt widersprechende, Tatsachenmaterial bekannt ist, das sein von ihm so oft zitierter Züricher Kollege Standfuß in seinen Schmetterlingszuchten zusammengebracht hat. Doch das nur in Parenthese. Mehr interessiert uns hier Lang's Kritik der Castle'schen Arbeit. Da sie mir nicht zugänglich ist, kann ich ihren Inhalt nur nach Lang's ausführlichem Referat beurteilen. Tatsächlich liegt der Fall nach Lang's Referat so, dass die Kreuzung der beiden Kaninchenrassen stets eine intermediäre Nachkommenschaft ergibt, „welche um die mittlere Ohrenlänge der Eltern pendelt oder fluktuiert“. Für die erste Bastardgeneration gibt Lang die intermediäre Vererbung zu und meint, die Ohrenlänge der Kaninchen richte sich eben nach dem Zeotypus. Schon das stimmt eigentlich nicht, denn auch in diesem

Falle müsste die 1. Generation zwar intermediär, aber einheitlich sein. Denn soll ein Merkmalspaar mendeln, so darf es eben unter keinen Umständen pendeln. Aber sehen wir zunächst hiervon ab. Auch für die Heterozygoten der weiteren Generationen nimmt Lang „intermediäre“ Ausbildung an. Das widerspricht aber wieder den Regeln für den Zeotypus. Denn nach diesem muss wenigstens ein Teil der Heterozygoten der 2. und der folgenden Generationen das dominante Merkmal rein zur Schau tragen. Doch gestatten wir Lang zunächst auch noch diese Lizenz und fragen wir uns nur, wo stecken eigentlich in der durchweg variablen und intermediären Nachkommenschaft die Homozygoten? Um ihr Fehlen zu erklären, macht Lang die Annahme, dass die „Differenz in der Ohrlänge zwischen einem erblich konstanten Kurzohr und einer reinen Langohrrasse durch die kumulative Wirkung mehrerer oder gar vieler separater, gleichwertiger mendelnder Gene für Ohrenlänge hervorgerufen“ werde. Welches Tatsachenmaterial steht nun Lang für diese Hypothese zur Verfügung? „Bei der Kreuzung eines Kaninchenweibchens, dessen Ohrlänge 130 mm betrug, mit einem Langohr von 210 mm Ohrlänge zeigte unter 12 Jungen (3 Würfe) ein Exemplar im Alter von 30 Wochen eine Ohrenlänge von 200 mm, also eine exquisit patrokline Ohrenlänge.“ Es wird wohl nicht viel Zoologen geben, die hierin mit Lang einen „Anhaltspunkt“ für die Vermutung sehen wollen, „dass es sich nicht um konstant intermediäre, sondern alternative Vererbung mit mehreren Faktoren für die Ohrlänge handelt.“ „Dasselbe Weibchen (130 mm) gebar einem Halbblutmännchen von 153 mm Ohrenlänge unter 5 Jungen 2, von denen im Alter von 20 Wochen das eine eine Ohrenlänge von 170 mm, das andere eine solche von 175 mm zeigte, also eine Ohrenlänge, welche die des Elters mit den größeren Ohren beträchtlich übertrifft!“ Also einfach ein Rückschlag auf langohrige Vorfahren, der bei intermediärer Vererbung ebensogut vorkommen kann wie bei alternativer. Mit diesen „Anhaltspunkten“ Lang's lässt sich also nicht viel anfangen. Und die von der Theorie der Mendel'schen Regeln geforderten Homozygoten haben wir immer noch nicht. Ja wir werden leider wohl nie von der Auffindung eines solchen hören. Denn wenn die Differenz in der Ohrlänge zwischen den extremen Typen durch die verhältnismäßig bescheidene Zahl von 12 Genen bedingt wird, so würden wir nach Lang in der F_2 -Generation erst unter durchschnittlich etwa 17 Millionen Individuen wieder das Auftreten eines Homozygoten zu erwarten haben. Vom mendelistischen Standpunkt aus fehlt also jede Möglichkeit der Kontrolle für die Zulässigkeit von Lang's Hypothese. Von einer Schule aber, die sich mit Stolz die „exakte“ nennt, muss doch in erster Linie gefordert werden, dass sie nur mit kontrollierbarem Material arbeite.

Lang verallgemeinert seine Hypothese aber auch noch und stellt den Satz auf, die erbliche Variation bekomme mit zunehmender Zahl der Gene für eine Eigenschaft rapide den Aspekt einer kontinuierlichen fluktuierenden Vielförmigkeit mit Ausbildung auch der feinsten Übergänge, wobei die intermediären Formen immer häufiger und die extremen immer seltener werden, schließlich so selten, dass ihr Auftreten in einer numerisch beschränkten Population gar nicht mehr zu erwarten ist. Soweit es sich um die Entscheidung deszendenztheoretischer Fragen handelt, ist hiermit der Bankrott der „modernen exakten Erblichkeitslehre“ wohl definitiv erklärt.

Es lässt sich aber auch zeigen, dass selbst die Grundlagen einer derartigen Anschauungsweise tatsächlich unrichtig sind. Standfuß weist schon darauf hin, dass oft genug ein kleines, artunterscheidendes Merkmal, welches nach mendelistischer Auffassung durchaus als einheitlich zu denken ist, bei den verschiedenen Bastarden einer Brut in verschiedenem Grade vorhanden sein kann, nicht aber, wie es das Wesen der alternativen Vererbung fordert, bei dem einen fehlt und bei dem anderen voll ausgesprochen vorliegt. Was Standfuß hier als Schlussfolgerung aus seinen Erfahrungen mit Schmetterlingszuchten mitteilt, lässt sich durch analoge Erscheinungen auf anderen Gebieten in erwünschtester Weise stützen.

Besonders wertvoll sind hier die Untersuchungen Lang's. Vom mendelistischen Standpunkt aus unternommen, sind sie natürlich über jeden Verdacht eines günstigen Vorurteils für die Bedeutung der intermediären Vererbung erhaben. Sie zeigen aber, dass eine ganze Reihe einzelner Merkmale, wie Form und Farbe der Schalenmündung, Form des Liebespfeils sowie seiner Kreuzleisten etc. bei den Bastarden in variablen Zwischenformen auftreten.

Der Beweis dafür, dass nicht nur Konglomerate von Merkmalen, wie es die Arten ja zweifellos sind, sondern auch im Mendel'schen Sinne einheitliche Merkmale bei Kreuzung zu Zwischenformen verschmelzen können, lässt sich aber noch viel exakter führen. Es kommt nämlich vor, dass in echten Mendel'schen Fällen ein sicher einheitliches Merkmal, wie z. B. Albinismus, sich intermediär vererbt. Längst bekannt ist ja der sogen. Zeatypus, bei dem die 1. Hybridengeneration intermediär ist, während die 2. in bestimmten Zahlenverhältnissen spaltet. So ergibt z. B. die Kreuzung von weißblühenden *Mirabilis jalapa* mit rotblühenden in der 1. Generation rosafarbene Zwischenformen, die auch eine Hälfte der 2. Hybridengeneration ausmachen, während die andere zu gleichen Teilen weiße oder rote Blüten hat. Ähnlicher Fälle gibt es noch zahlreiche. Aber, auch abgesehen von dem eine gewisse Gesetzmäßigkeit auf-

weisenden Zeotypus, gibt es Beobachtungen, nach denen mehr gelegentlich die intermediäre Vererbung an Stelle der zu erwartenden alternativen auftritt. So berichtet z. B. Blaringhem (1910), dass bei der Zucht zweier mendelnden Weizenrassen *Hordium distichum nutans* und *H. d. erectum* von der 4. Generation an neben reinen Vertretern der beiden Formen auch intermediäre Hybride auftraten. Auf einige Fälle aus dem Tierreich, in denen sonst spaltende Merkmale sich gelegentlich vermischen, habe ich in meiner früheren Arbeit hingewiesen. Ihnen möchte ich hier noch Lang's Angaben über das Verhalten der Bänderung von *Helix hortensis* und *nemorialis* hinzufügen. Sie bildet im allgemeinen einen Schulfall für die Mendel'schen Regeln. Doch kommen Ausnahmen vor, indem Exemplare, die der Regel nach bänderlos sein sollten, Andeutungen von Bänderung, z. B. „blasse Tüpfelstreifen“ erkennen lassen, also intermediär sind.

Dabei handelt es sich in allen genannten und zahlreichen anderen Fällen um ganz sicheren Monohybridismus. Lang z. B. findet bei seinen zahlreichen Experimenten, dass die 5 Bänder der fünfzügigen Formen alle zusammen eine untrennbare Merkmalsgruppe, „eine Vererbungseinheit“ darstellen. Und er hat darin zweifellos recht, da andere Autoren, z. B. Hartwig (1888), zu genau demselben Resultat gekommen sind.

Ist somit erwiesen, dass die intermediäre Vererbung auch für einheitliche Merkmale gilt, so fällt damit der letzte mögliche Einwand gegen den Satz, dass auf allen Etappen der Artbildung allein die intermediäre Vererbung wirksam ist.

Damit ist aber gleichzeitig bewiesen, dass Arten nur durch kontinuierliche Variation entstehen. Denn alle Formen, welche die alternative Vererbung zeigen, sind, wie ich schon in meiner früheren Arbeit nachwies¹⁾, sprungweise entstanden. Aber auch dieser von allen kompetenten Forschern anerkannte Satz hat Widerspruch erfahren müssen. Fick (1906) meint, es sei klar, „dass sich nur diskontinuierliche Merkmale zu zahlenmäßiger Bastardbeobachtung eignen und deshalb alle untersuchten Mendelfälle eben solche Merkmale zeigen“. Damit sei aber noch nicht bewiesen, dass nicht doch auch andere Merkmale, die nur schwer voneinander zu unterscheiden sind, auch mendeln. Ferner erklärt Plate (1910) den obigen Satz für irrig, „denn wir kennen viele sehr geringfügige Abänderungen, welche in typischer Weise mendeln“. Von diesen

1) Tschermak (1906) macht darauf aufmerksam, dass sowohl er als Bateson das „Nichtmendeln kontinuierlich-variativer Merkmale, das Mendeln diskontinuierlich-mutativer Merkmale“ bereits vor mir konstatiert haben. Ich befand mich daher in einem Irrtum, als ich in meiner früheren Arbeit das Verdienst dieser Entdeckung mir zuschrieb, und möchte die Gelegenheit nicht vorbeigehen lassen, um dieses Versehen auch meinerseits zu korrigieren.

schr vielen Fällen führt Plate aber nur die von ihm untersuchten Mäuserassen an. Diese sollen sich in eine Reihe ganz allmählicher Übergänge vom reinen Weiß bis zum tiefen Schwarz anordnen lassen. Ich registriere diese Einwände nur der Vollständigkeit halber. Widerlegt sind sie bereits teils durch den oben geführten Nachweis des wirklichen Vorkommens intermediärer Vererbung, teils durch die diesbezüglichen Ausführungen in meiner früheren Arbeit (1906, p. 425).

Wir dürfen also als bewiesen annehmen, dass alternative Vererbung und diskontinuierliche Variation unbedingt zusammengehören. Auch Lang (1909) bestätigt das mit etwas anderen Worten: „Die Annahme der Autonomie, der Festigkeit der Erbeinheiten, führt notwendig zu der Annahme, dass neue Typen durch unvermitteltes Auftreten oder durch unvermitteltes Verschwinden von Genen, also stoßweise, entstanden sind und entstehen.“

An dieser Stelle kann ich es mir nicht versagen, eine Frage wenigstens zu streifen, die nicht unmittelbar zu meinem eigentlichen Thema gehört, deren Wichtigkeit aber wohl eine kleine Abschweifung gestatten dürfte. In den letzten Jahren hat man — fast möchte ich sagen natürlich — angefangen, auch die Vererbung des Geschlechts unter die Mendel'schen Fälle einzureihen. Auch das ist ein Missbrauch, der das Sündenregister der Neo-Mendelianer vergrößert. Denn wie eben dargetan, setzt diese Auffassung voraus, dass die Bisexualität „stoßweise“ entstanden ist. Wir wissen aber, dass das Gegenteil der Fall ist. Sowohl im Tier- als im Pflanzenreich sind Iso- und Anisogamie durch eine Reihe von Übergängen verbunden, letztere muss sich also ganz allmählich aus ersterer herausgestaltet haben.

Überhaupt zeigt sich auch in diesem Falle wieder, wie unexakt die Methode der modernen „exakten“ Vererbungsforschung ist. Es ist ja überhaupt noch gar nicht erwiesen, dass die Bestimmung des Geschlechts wirklich progam oder syngam erfolgt. Aber selbst zugegeben, dass es so sei, so ist der „exakte“ Nachweis, dass die Vererbung des Geschlechts den Mendel'schen Regeln folge, schlechterdings unmöglich. Denn es lassen sich die „Hybride“, also Männchen oder Weibchen nicht untereinander kreuzen, was zum Nachweis der Regel erforderlich wäre. Man hat sich nun so zu helfen gesucht, dass man die beiderlei Geschlechtstiere als Hybride und zwar teils als dominantmerkmale Heterozygote, teils als rezessivmerkmale Homozygote auffasst. Bei ihrer Paarung muss dann die Nachkommenschaft zur Hälfte Männchen, zur Hälfte Weibchen ergeben, was den natürlichen Verhältnissen wenigstens in vielen Fällen entsprechen würde. Und doch gibt es Tatsachen, die auch diesen recht gezwungenen Erklärungsversuch zuschanden machen.

Wilson (1909) hat bereits gezeigt, dass sich in jedem Fall unüberwindliche Schwierigkeiten ergeben, einerlei, ob man beide Geschlechter als heterozygot (Castle, 1909a) auffasst, oder die Männchen als dominantmerkmale Heterozygote, die Weibchen aber als rezessivmerkmale Homozygote (Correns, 1907), oder endlich das umgekehrte Verhältnis annimmt (Bateson, 1909). Es ist mir daher unverständlich, wie Lang (1909, p. 49) zu der Ansicht gelangen konnte, dass Wilson die Geltung der Mendel'schen Regeln für die Geschlechtsbestimmung anerkenne. Gerade das Gegenteil ist der Fall.

Aus der Klasse der Insekten, deren Geschlechtsverhältnisse ja sehr kompliziert, dafür aber auch besonders gut erforscht sind, lassen sich noch andere Tatsachen namhaft machen, auf die sich die Mendel'schen Regeln schlechterdings nicht anwenden lassen. Bei Aphiden und Phylloxeriden z. B. erzeugen die Weibchen bekanntlich durch Parthenogenese mehrere Generationen hindurch nur Weibchen, müssen also vom mendelistischen Standpunkte aus als homozygot aufgefasst werden. Sie können es aber nicht sein, da die letzte parthenogenetische Generation Nachkommen beiderlei Geschlechts liefert.

Nach dieser Abschweifung wieder zu unserem eigentlichen Thema zurückkehrend, muss ich noch den letzten Schlupfwinkel der Neo-Mendelianer etwas näher beleuchten. Schon in meiner früheren Arbeit deutete ich eine Möglichkeit an, wie man die von mir widerlegte Bedeutung der diskontinuierlichen Variabilität und somit der alternativen Vererbung gleichsam durch eine Hintertür wieder einzuschmuggeln versuchen könne, indem man annimmt, dass die Stammform einer mutierenden Art z. B. das rote Eichhörnchen oder die *Oenothera lamarckiana* ausstürbe und nur die Mutanten nachblieben. Man könnte dann schließen, dass jetzt eine neue Art da sei.

Dieser Versuch, dessen Hinfälligkeit ich schon damals nachwies, ist nun in der Tat von Plate (1910) gemacht worden; und zwar wählt er als Beispiel zur Illustrierung seiner Gedankengänge gerade die auch von mir erwähnte rote und schwarze Form von *Sciurus vulgaris*. Seine Deduktionen sind für jeden, der die einschlägigen Verhältnisse kennt, auf den ersten Blick hinfällig. Da sie aber einen Schulfall für die Methode vieler Vertreter der modernen „exakten“ Erblichkeitslehre darstellen, möchte ich mir doch die Mühe nehmen, sie im einzelnen zu widerlegen.

Nach Plate muss eine Mutante, wenn sie eine Verbesserung im Kampf ums Dasein bedeutet und zugleich epistatisch ist, d. h. bei Kreuzung mit der Stammform dominiert, diese über kurz oder lang verdrängen auch ohne Mitwirkung der geographischen, biologischen oder sexuellen Isolation. Plate wendet nun diesen Satz auf

die beiden Formen des gemeinen Eichhörnchens an und weist darauf hin, dass es Gebiete gibt, wo nur die schwarze Form, nach seiner Meinung also die Mutante vorkommt.

Plate übersieht dabei eine Reihe von Tatsachen, die ihm aus meiner mehrfach von ihm zitierten Arbeit bekannt sein konnten. Schon seine Annahme, dass die schwarze Form die epistatische sei, ist irrig. Liebe (1880), der diese Verhältnisse genau untersucht hat, fand in zahlreichen Eichhörnchennestern, wenn überhaupt schwarze Exemplare darin waren, stets schwarze und rote durcheinander. Zweimal beobachtete er eine säugende schwarze Mutter mit rein roten Jungen. Dagegen beschreibt Fischer (1873) einen rein schwarzen Wurf, der von einem schwarzen Vater und einer roten Mutter stammte. Da schon die Bastarde 1. Generation in die beiden elterlichen Formen aufspalten, handelt es sich also gar nicht um einen Mendel'schen Fall, sondern um eine de Vries'sche Mutation. Setzen wir aber an Stelle des schwarzen Eichhörnchens eine wirklich mendelnde epistatische Varietät, z. B. eine bänderlose *Helix*, so hilft uns auch das nichts. Denn gelingt es der Mutante durch starke Überlegenheit im Kampfe ums Dasein — Plate nimmt in seinem Beispiel an, dass von der Stammform nur $\frac{1}{3}$, von der abgeänderten dagegen $\frac{2}{3}$ aller geborenen Individuen zur Fortpflanzung gelangen — die Stammform wirklich zu verdrängen, so ist damit für den Mendelismus noch nichts gewonnen. Denn durch das Verschwinden der Stammform ist ja keineswegs eine neue Art entstanden. Vielmehr ist von 2 Varietäten einer Spezies nur eine übrig geblieben. Die Art ist zwar verändert worden, die Zahl der Arten hat aber nicht zugenommen. Gäbe es also nur die diskontinuierliche Variation, so gäbe es heute noch nicht mehr Spezies als zu Anbeginn. Man könnte mir einwenden, dass die Arten ja nicht immer bloß nach einer Richtung mutieren, sondern mitunter auch gleichzeitig nach mehreren, wofür *Oenothera lamarckiana* das bekannteste Beispiel ist. Aber auch dadurch wird bei Aussterben der Stammform die Zahl der Arten nicht vermehrt, sondern wieder nur die Zahl der vorhandenen Varietäten um eine vermindert. Die nachbleibenden aber gehören noch alle zu derselben Art. Denn, wie ich oben gezeigt habe, lässt Mutation die sexuelle Affinität der einzelnen Formen unalteriert. Die Mutanten bleiben untereinander und mit der Stammform unbegrenzt fruchtbar. Und zerfallen die einzelnen durch Mutation entstandenen Formen auf demselben Wege selbst in eine Anzahl neuer Formen, so treten auch diese nicht aus dem Rahmen der ursprünglichen Art heraus. Ohne Hinzukommen der kontinuierlichen Variation würden im Laufe der Zeit wohl zahllose neue Varietäten, oder eigentlich Aberrationen, entstehen, aber die Zahl der Arten würde dieselbe bleiben. So führen der Mendelismus und die Mutationstheorie, streng durch-

geführt, zuletzt unweigerlich zur Konstanz der Spezies. Und das ist eine Konsequenz, vor der doch selbst die passionier-
testen Neo-Mendelianer zurückschrecken dürften.

Hat also die mit so großem Eifer betriebene experimentelle Vererbungsforschung keinerlei Beweise dafür beibringen können, dass die diskontinuierliche Variation irgendeine Bedeutung für die Evolution hätte, so haben sie es uns wenigstens ermöglicht, tiefer in das Verständnis der Mutationen einzudringen. Es ist nämlich jetzt zum ersten Male gelungen, mendelnde Aberrationen experimentell zu erzeugen.

Tower (1906), der seit einer Reihe von Jahren die Variabilität in Färbung und Zeichnung von *Leptinotarsa decemlineata* studierte, und bei dieser Art eine Anzahl, im ganzen 9, mendelnder Rassen²⁾ auffand, hat mehrere von ihnen auch durch Einwirkung höherer Temperatur und bestimmter Feuchtigkeitsgrade der umgebenden Luft selbst erzeugen können. Damit scheint mir das Wesen der Mutationen, nicht nur der mendelnden und nicht nur von *Leptinotarsa decemlineata* erwiesen zu sein, als Folge von Reizwirkungen auf das Keimplasma, hervorgebracht durch abnorme Verhältnisse der Umgebung. Ob die auslösenden Reize sich auch bei anderen Tieren und Pflanzen im wesentlichen auf Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft beschränken, oder ob nicht auch zahlreiche andere Faktoren mit in Betracht kommen, das muss noch untersucht werden. Im Prinzip scheint mir durch Tower's Experimente die Frage aber gelöst zu sein, und seine Resultate stimmen in erfreulicher Weise mit in freier Natur gemachten Beobachtungen überein.

Abnorm warme Sommer z. B. haben in der Regel eine Anzahl von Aberrationen bei verschiedenen Tieren zur Folge, die wir, zum Teil wenigstens, als Mutationen betrachten können. Für den in Mitteleuropa auffallend heißen und regenarmen Sommer von 1904 zählt Simroth (1905) eine ganze Reihe von Melanismen auf bei Insekten (*Vanessa urticae*, *Apatura iris* und *ilia*, *Coenonympha pamphilus*, *Bombus terrestris*), Vögeln (*Passer domesticus*) und Säugertieren (*Mus agrarius*, *Cricetus frumentarius*, *Sciurus vulgaris*, *Sorex* sp.). Wenn daneben von *Turdus merula* auffallend viel Albinos auftraten, so ist das kein Widerspruch, da Tower gezeigt hat, dass die genannten Reize keine spezifische Reaktionen hervorrufen, ihre Wirkung also, namentlich soweit verschiedene Spezies in Betracht kommen, sich sehr wohl auch in direkt entgegengesetzter Weise äußern können. Nach Standfuß (1896) treten albinotische Schmetterlinge besonders häufig in nassen, kühlen Sommern auf, doch kann

2) Wie schon oben erwähnt, bezeichnet Tower die verschiedenen Formen als Spezies, was sie aber nicht sein können, da sie sich unbegrenzte Fruchtbarkeit mit der Stammform bewahrt haben.

auch Eintrocknen der Puppe ähnliche Verfärbungen hervorrufen. Und ähnlicher Beobachtungen ließen sich noch viele anführen. Uns genügt es, hier festzustellen, dass abnorme Jahre ein Zunehmen von Aberration bewirken.

Dass ganz dieselben abgeänderten Formen auch in normalen Jahren auftreten, braucht uns nicht zu wundern. Denn alljährlich können sich einige Tiere unter abnormen Verhältnissen entwickeln. Es kann z. B. eine Tagfalterpuppe an einer besonders exponierten Stelle aufgehängt sein, wo ihr eine bedeutend intensivere Sonnenbestrahlung zuteil wird als ihren Artgenossen. Die Puppe einer Spingide oder Noctuide kann unter einem flachen Steine zu liegen kommen, der geradezu wie im Ofen wirkt etc.

Alle derartige durch Medieneinflüsse bewirkten Mutationen sind natürlich für die Artbildung ebenso belanglos wie scheinbar „spontan“ auftretende diskontinuierliche Varianten. Und doch können sie uns wertvolle Fingerzeige dafür abgeben, in welcher Weise Klimaänderungen umgestaltend auf die Tier- und Pflanzenwelt einwirken.

Tower (1906) nennt am Schluss seines großen Werkes über die Variabilität von Färbung und Zeichnung bei *Leptinotarsa* die Mutationen „prophetische“ Variationen, die uns andeuten, wie vielleicht die neue Spezies aussehen wird, zu der sich eine Varietät allmählich durch kontinuierliche Abänderung entwickelt. Ähnliche Gedanken haben auch schon andere Forscher geäußert. Standfuß (1896) sagt z. B. mit Bezug auf gewisse experimentell erzeugte Aberrationen von Schmetterlingen, sie würden in freier Natur ebenfalls auftreten, wenn die zukünftig in der Natur auf die betreffenden Arten einwirkenden Faktoren den im Experiment angewendeten homolog sind. Und Simroth (1906) meint, die im Sommer 1904 so auffallend häufig gewordene schwarze Form des Hamsters könne, falls die Wärmeperiode anhalte, zur herrschenden werden; er hält es gleichwohl nicht für wahrscheinlich, dass die Form sich dauernd hält, „eben weil die Klimaänderung nicht gleichmäßig, sondern nur stoßweise erfolgt.“ Auch seine Auffassung steht der Tower's also nahe. Wenn Simroth jedoch meint, dass wir es im Falle des schwarzen Hamsters mit einer typischen Mutation zu tun haben, „die in kürzerer oder längerer Zeit zur Artbildung führen wird“, so können wir ihm hierin natürlich nicht beistimmen. Denn wie ich glaube, einwandsfrei nachgewiesen zu haben, führt Mutation nie zur Bildung von neuen Arten, sie kann uns höchstens zeigen, in welcher Richtung eine Art sich entwickeln kann und — die nötigen klimatischen Bedingungen vorausgesetzt — sich entwickeln muss. Aber auch so können sowohl in freier Natur auftretende, als auch experimentell erzeugte Mutationen von großem Wert für die Aufhellung der Geschichte einer Art sein. Standfuß hat dieses

Mittel schon mehrfach mit gutem Erfolge benutzt. Und es wäre wünschenswert, dass auch die Neo-Mendelianer sich seine Methode zu eigen machen wollten. Sie könnten dann ersprießlichere Resultate zeitigen als die Aufstellung neuer Erbformeln oder die Erzeugung noch nicht dagewesener Formen von Hahnenkämmen.

Die Temperaturexperimente haben uns aber auch schon Aufschluss darüber gebracht, wie neue gute Arten entstehen können unter der Einwirkung klimatischer Verhältnisse. Während Tower's Versuche mit *Leptinotarsa* mendelnde Mutanten ergaben, haben mehrere Lepidopterologen Formen erzeugt, die wir mit einigem Recht als zur kontinuierlichen Variation gehörig ansprechen dürfen. Bekanntlich hat Standfuß (1898) die Vererbung von durch Kälte erzielten Abänderungen von *Vanessa urticae* beobachtet, und dasselbe ist Fischer (1901) bei *Arctia caja* und Schröder (1903) bei *Abraxas grossulariata* gelungen. Leider sind die so erhaltenen erblich veränderten Formen nicht mit der Stammform rückgekreuzt worden, was ja für die Zwecke der drei genannten Forscher — Nachweis der Erbllichkeit experimentell erzeugter Abänderungen — nicht in Betracht kam. Wir haben daher keinen direkten Beweis dafür, in welche Kategorie erblicher Variationen die Fälle gehören. Doch können wir diese Frage mit einem hohen Grad von Sicherheit auch nach den vorliegenden, übereinstimmenden Angaben der Autoren entscheiden. Um mendelnde Mutanten kann es sich nicht gehandelt haben, weil der Grad der Abweichung von der Norm in allen Fällen beträchtlich schwankte, die Mendel'schen Regeln aber Einförmigkeit der 1. Bastardgeneration verlangen. Aber auch die Möglichkeit de Vries'scher Mutation ist auszuschließen; denn die untersuchten Formen züchteten nicht rein, sondern die große Mehrzahl ihrer Nachkommen schlug in die Stammform zurück, die andere aber, die das veränderte Kleid ihrer Eltern zeigten, ließen zum größeren Teil starke Hinneigung zu den normalen Großeltern erkennen, waren also intermediäre Typen zwischen den Stamm- und den abgeänderten Formen. Daraus dürfen wir wohl schließen, dass letztere bei Kreuzung mit der normalen Form intermediäre Bastarde gegeben hätten, also den für die kontinuierliche Variation geltenden Vererbungsgesetzen gefolgt wären. Damit aber ist gleichzeitig bewiesen, dass klimatischen Einflüsse nicht nur Mutationen, sondern auch Fluktuationen hervorrufen, somit also einen Faktor der Artbildung darstellen können.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse der Temperaturexperimente an Schmetterlingen mit gewissen Tatsachen aus der geographischen Verbreitung von Varietäten und Arten, so gelangen wir zur klaren Erkenntnis eines der Wege, den die Evolution genommen hat und können für bereits von Darwin, Weismann u. a. aufgestellte Theorien bündige Beweise erbringen.

Auch hier bin ich wieder in der Lage, Gedanken von Standfuß (1896, 1898, 1905) weiter auszuführen. Seinen Arbeiten entnehme ich daher auch einige der wichtigsten Beispiele. Färbung und Zeichnung mitteleuropäischer Stücke von *Vanessa urticae* lassen sich durch Einwirkung hoher Temperaturen stark nach der Richtung der auf Korsika und Sardinien fliegenden, von manchen Lepidopterologen als besondere Spezies betrachteten var. *ichnusa* verschieben. Kälteversuche dagegen ergaben eine auffallende Annäherung an die nordamerikanische *V. milberti*. Das Temperaturexperiment steht also in vollem Einklang mit der geographischen Verbreitung der Arten respektiv Lokalvarietäten. Die unter dem Einfluss höherer Wärme auf Puppen von *Vanessa urticae* entstandenen Abänderungen lassen aber auch eine gewisse Annäherung an die scheinbar recht fernstehende *V. io* erkennen. Und dementsprechend treten bei letzterer Art im Kälteversuch Charaktere auf, die eine gewisse Ähnlichkeit mit *V. urticae* bedingen. Ähnliche Beziehungen zwischen verwandten Arten hat Standfuß noch zahlreiche aufgedeckt.

Um aber dem Einwand zu begegnen, dass die von ihm gezogenen Schlussfolgerungen nur für Schmetterlinge Geltung haben könnten, will ich lieber noch einige Beispiele aus anderen Tiergruppen zur Illustrierung meiner Darlegungen heranziehen. Ich sprach oben von dem häufigen Auftreten schwarzer Hamster im Sommer von 1904. Simroth (1906) macht dazu folgende Bemerkungen. *Cricetus auratus* aus Syrien hat einen goldgelben, an der Unterseite in Weiß übergehenden Pelz. *C. nigricans*, der von Dagestan bis auf die Balkanhalbinsel reicht, ist dunkler und hat eine tiefschwarze Kehle. Bei dem mitteleuropäischen *C. frumentarius* dehnt sich der schwarze Kehlffleck über die ganze Bauchseite aus. Seine schwarze Mutante stellt also nur das Ende einer gesetzmäßigen Reihe dar. Und bei entsprechender Änderung des Klimas von Mitteleuropa könnte wohl schließlich eine neue Hamsterart mit einfarbig schwarzem Fell entstehen.

Sehr ähnlich liegt der Fall mit *Sciurus vulgaris*. Von diesem gibt es eine Reihe von Varietäten, die eine reiche Farbenskala darstellen, angefangen von *S. v. arcticus* aus Nordsibirien, die im Sommer rot, im Winter rein weiß ist, bis zu der das ganze Jahr hindurch schwarzen *S. v. italicus*. Nun treten bei der roten mitteleuropäischen Form *S. v. rufus* zuweilen, in manchen Gegenden sogar ziemlich häufig, schwarze Exemplare auf, die sich durch ihr ganzes Verhalten als Mutanten erweisen. Die Literatur über diese Fälle habe ich in meiner früheren Arbeit zusammengestellt. Während aber in Deutschland rote und schwarze Form scharf voneinander geschieden sind, treten weiter nach Süden Übergänge zu der schwarzen italienischen Form auf. Die in Alpen und Pyrenäen vorkommende

Varietät *S. v. alpinus* hat nach Trouessart (1906) einen kastanienbraunen Pelz, der im Winter nur wenig heller wird. Nach Süden geht sie ganz allmählich in *S. v. italicus* über. Hier zeigt sich sehr klar der Unterschied zwischen Mutation und Lokalrasse. Erstere tritt scharf aus dem Rahmen der Form heraus, letztere ist mit den benachbarten Varietäten durch Übergänge verknüpft. Hier bewährt sich auch besonders schön Tower's Wort von der prophetischen Bedeutung der Mutation. Würden die Bedingungen, die an einzelnen Plätzen von Mitteleuropa das sporadische Auftreten von schwarzen Eichhörnchen hervorrufen, allgemein und dauernd werden, so würde sich *S. v. rufus* hier wohl allgemein in *S. v. italicus* umwandeln.

Dass die Verhältnisse bei *Corvus corone* und *cornix* wahrscheinlich ähnlich liegen, habe ich schon in meiner früheren Arbeit erwähnt. Auch aus anderen Tierstämmen ließen sich Belege anführen, doch ist hier das Material meist noch nicht genügend kontrolliert. Ich will mich daher auf Simroth's (1885) Angaben über die Verbreitung der verschiedenen Farbvarietäten von *Limax maximus* beschränken. In Norwegen herrschen einfarbig schwarze Stücke von *L. m. cinerconiger* vor. In Deutschland findet sich neben weniger dunkle Exemplare derselben Varietät die hellere Form *cinereus*, bei der, zuweilen sehr deutlich, rötliche Töne der Grundfarbe beigemischt sind. Weiter nach Süden, schon in Ungarn, besonders aber in den Tälern am Südabhang der Alpen dehnt das Rot sich immer mehr aus; in Oberitalien endlich finden sich, oft als besondere Spezies beschrieben, Formen mit karminroter Grundfärbung. Lebhaft rot gefärbte Stücke treten aber an besonders warmen Wohnplätzen oder nach abnorm milden Wintern auch in Deutschland sporadisch, also wohl als Mutationen, auf. In einer späteren Arbeit (1908) teilt Simroth ferner Beobachtungen über das gelegentliche Auftreten weißer Stücke von *L. m. cinerconiger* mit und meint, sie könnten einen doppelten Ursprung haben. Einerseits finden sie sich einzeln unter lauter schwarzen Artgenossen und sind dann wohl als Folgeerscheinung abnormer Temperaturverhältnisse zu betrachten. Andererseits können sie das Ende einer Reihe darstellen, die durch allmähliche Abnahme der Pigmentierung immer hellere Tiere liefert.

In allen angeführten Fällen — und zweifellos wird sich ihre Zahl durch darauf gerichtete Untersuchungen in allen Klassen des Tierreiches stark vermehren lassen — finden wir immer denselben Gegensatz zwischen kontinuierlicher Variation, gekennzeichnet durch Existenz zahlreicher Übergänge zwischen den einzelnen Formen, und der unvermittelt auftretenden Mutation. Erstere allein führt, wie wir gesehen haben, zur Bildung von geographischen Varietäten, die sich zu Spezies weiter entwickeln. Die Mutation dagegen liefert höchstens „prophetische“ Formen, die uns mitunter wertvolle Finger-

zeige bieten können, über die Richtung, in der die Umformung einer Art vor sich geht.

Betrachten wir die chorologischen Tatsachen im Zusammenhang mit den Resultaten der Temperaturexperimente, so erhalten wir ein sehr klares Bild von der Bedeutung des Milieus für die Artbildung. Berücksichtigen müssen wir dabei noch einen Punkt, auf den wieder Standfuß (1896), soviel ich weiß, zuerst hingewiesen hat. *Papilio machaon*, der in seiner zweiten, sich im Juli entwickelnden Generation, in Zürich als Puppe von einer Durchschnittstemperatur von $18,4^{\circ}$ getroffen wird, kann in von Zürich stammenden Individuen durch konstante Einwirkung von $37-38^{\circ}$ auf das Puppenstadium direkt in eine Form verwandelt werden, wie sie im Juli bei Jerusalem fliegt. In dem dortigen Gebiet herrscht aber um die betreffende Jahreszeit eine Durchschnittstemperatur von $24,5^{\circ}$, und wenn die Puppen der 2. Generation von Zürich konstant mit derselben Temperatur behandelt werden, so zeigen die Falter aus diesen Puppen keinerlei bemerkbare Veränderungen. „Es würde also die Einwirkung von $24,5^{\circ}$ auf die Züricher Puppen einer außerordentlich hohen Zahl von Generationen gegenüber wiederholt werden müssen, um das Gewand des Jerusalemer Typus zu erreichen.“

Daraus geht zweierlei hervor. Extrem hohe Temperaturen können bei einmaliger Einwirkung denselben Effekt hervorrufen, den mittlere erst im Laufe vieler Generationen bewirken. Schon geringe Temperaturänderungen können Färbung und Zeichnung einer Art beeinflussen, wenn diese ihrer Einwirkung lange genug ausgesetzt ist. Was Standfuß für die Wirkungsweise der Temperatur nachgewiesen hat, gilt aber gewiss auch für andere Medium-einflüsse, wie Feuchtigkeitsgehalt der Luft etc.

Die Beeinflussung der Artbildung durch das Medium haben wir uns also folgendermaßen vorzustellen. Jede allmähliche Klimaänderung hat, wenn sie anhält, Abänderungen der Tierwelt im Gefolge; sie veranlasst die Bildung von neuen Varietäten und, wenn ihre Wirkung durch geographische oder sonstige Isolierung unterstützt wird, auch die von neuen Spezies. Schrofte, vorübergehende Klimaschwankungen bewirken dagegen nur Mutationen, die bald wieder von der Stammform verdrängt werden oder, wenn sie unter besonders günstigen Verhältnissen erhalten bleiben, doch nicht aus dem Rahmen der Spezies heraustreten, die Zahl der Arten also nicht erhöhen.

Einen ähnlichen Effekt wie die Änderung des Klimas im Wohngebiet einer Tierart muss natürlich die Auswanderung dieser in ein Gebiet von anderer klimatischer Beschaffenheit haben. Denn in beiden Fällen handelt es sich ja um analoge Milieünderungen. Und auch bei der Ausbreitung von Spezies über die Grenzen ihrer Heimat hinaus müssen wir wieder zwei Möglichkeiten in Betracht

ziehen. Geht die Auswanderung ganz allmählich in kleinen Etappen vor sich, so dass die Ankunft in einem Gebiet von merklich verschiedenen klimatischen Verhältnissen erst nach langen Zeiträumen erfolgt, so wird die Wanderung Veranlassung zur Bildung von neuen Lokalvarietäten und Arten werden, deren Wohngebiete die Etappen der Wanderstraße zum Teil noch erkennen lassen werden. Vollzieht sich die Wanderung aber schnell, wie das namentlich durch Vermittlung des Menschen geschieht, so muss die plötzlich eintretende Milieuänderung zur Mutation führen.

Für die Bildung neuer Varietäten und Spezies durch langsame Wanderung brauche ich wohl keine besonderen Beweise mehr anzuführen. Hier dürfte ein Zweifel wohl ausgeschlossen sein. Aber auch das Eintreten von „Mutationsperioden“ als Folge von schnellen Wanderungen lässt sich schon jetzt an einigen gut beglaubigten Beispielen demonstrieren. Bekanntlich ist *Oenothera lamarckiana*, das berühmte Objekt von De Vries' Untersuchungen vor nicht zu langer Zeit von Amerika nach Europa gebracht, also einem schroffen Klimawechsel unterworfen worden. Noch interessanter und überzeugender ist der Zusammenhang zwischen Mutation und schneller Ausbreitung der Art bei *Leptinotarsa*. Die Heimat der Stammform *L. undecimlineata* ist nach Tower (1906) das Chiapas-Plateau in Guatemala, wo auch ihre Nährpflanze *Solanum rostratum* zu Hause ist. Letztere ist mit den Spaniern nach Mexiko und Texas vordrungen und ihr ist der Käfer gefolgt, der sich in der Folge in verschiedenen Gebieten von Mexiko und der Vereinigten Staaten von Nordamerika angesiedelt und die große Zahl von Mutanten gebildet hat, die Tower uns beschreibt. Auch die starke Neigung der Haustiere und namentlich der Kulturpflanzen zur Mutation gehört hierher. Denn mit der Domestikation ist sehr oft ja auch ein Wechsel des Milieus verbunden.

Die Einwirkung des Klimas und der Lebensbedingungen überhaupt auf die Umbildung der Arten ist deshalb von besonders großer theoretischer Bedeutung, weil sie uns einerseits zeigt, wie neue Varietäten und Spezies entstehen können ohne Mithilfe der natürlichen Zuchtwahl, einfach durch Reaktion des Keimplasmas auf Temperatur- und ähnliche Reize, weil sie andererseits aber auch der Selektion stets ein reiches Material neuer Formen gewährleistet. Die unabhängig von der Zuchtwahl auftretenden neuen Merkmale unterliegen dieser natürlich sofort, sobald sie einen Vor- oder Nachteil im Kampfe ums Dasein bedeuten.

Ich glaube, dass sich hier auch Material für die Lösung des so heiß umstrittenen Problems der Mimikry gewinnen ließe. Wenn bei Gelegenheit von Temperaturexperimenten das Farbenkleid eines Schmetterlings stark dem einer anderen Spezies angeähnlicht wird, so ist das nach Standfuß (1906) durchaus kein einheitlicher Vor-

gang. Vielmehr erscheinen bei den aus den Puppen eines bestimmten Experiments schlüpfenden Faltern die Anklänge an die verwandte Varietät oder Art in sehr verschiedenen Graden und über alle 4 Flügel verstreut, indem bald hier, bald da ein Zeichnungselement verändert ist. Was hier nebeneinander an den Exemplaren eines Versuchs auftritt, werden wir uns in der Natur, außerdem auch noch zeitlich nacheinander vorzustellen haben, indem in einer Periode das eine, in einer anderen ein zweites neues Merkmal auftritt etc. Da klimatische Verhältnisse außerdem nicht nur die Färbung und Zeichnung der Flügel, sondern auch ihre Form stark beeinflussen, so werden auf diese Weise der Selektion alle Mittel dargeboten, um nach und nach aus lauter kleinen nützlichen Änderungen ihre komplizierten mimetischen Kunstwerke auszuführen.

Überhaupt erfordert, wie ich schon in meiner früheren Arbeit hervorhob, im allgemeinen meine Auffassung ja in höherem Maße die Mitwirkung der natürlichen Zuchtwahl, als es die Mutationstheorie und verwandte Hypothesen tun. Nun soll ja aber die Selektionstheorie in den letzten Jahren wieder einmal, und diesesmal definitiv, widerlegt sein durch die Arbeiten des Botanikers Johannsen (1903 u. 1909) über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ich werde mich also auch mit diesen beschäftigen müssen, obgleich sie nicht unmittelbar zu meinem Thema gehören.

Johannsen's Folgerungen, soweit sie uns hier interessieren, besagen, dass Selektion lediglich in Populationen oder Phänotypen wirksam ist und ihre Wirkung nur im Isolieren der in der Population vorhandenen reinen Linien oder Biotypen besteht. Innerhalb der reinen Linien ist die Selektion dagegen wirkungslos. Johannsen's an verschiedenen Bohnen und Gerstenrassen gewonnene Resultate sind von Hanel (1907) für die Tentakelzahl von *Hydra* und von Jennings (1908) für verschiedene Eigenschaften von *Paramacium* bestätigt worden. Beide Autoren stimmen auch darin mit Johannsen überein, dass es auch in Populationen für die Selektion eine Grenze gibt, an der sie wirkungslos wird, weil sie zuletzt immer zur Isolierung reiner Linien führt.

Johannsen hat nun aber selbst zugeben müssen, dass auch, allerdings nur selten, in reinen Biotypen neue erbliche Varianten auftreten. Diese müssen in dem enormen Material, mit dem die natürliche Selektion arbeitet, natürlich viel häufiger sein als in Garten- oder Laboratoriumskulturen. Damit ist aber eigentlich alles gewährleistet, was die Selektionstheorie braucht. Denn sobald in einem Biotypus neue erbliche Varianten auftreten, ist er zum Phänotypus, zur Population, geworden und damit der Wirkung der Selektion wieder zugänglich gemacht. Es ist mir unbegreiflich, wie das von Johannsen selbst und seinen Anhängern übersehen werden konnte.

Es lässt sich aber auch zeigen, dass Johannsen's Beweisführung überhaupt hinfällig ist, weil ihr eine grobe Verwechslung zugrunde liegt.

Wenn die Wirkung der Selektion nur im Isolieren reiner Linien besteht, so dürfte es in der freien Natur, wo die Selektion ja seit ungemessenen Zeiträumen wirksam ist, überhaupt nur reine Linien geben. In der Tat ist aber das Gegenteil der Fall: wir finden nur Populationen oder Phänotypen. Sind also etwa die Experimente von Johannsen, Hanel, Jennings samt und sonders fehlerhaft angestellt? Mit nichten, der von Johannsen gemachte Fehler liegt vielmehr in der Übertragung seiner Resultate auf die in freier Natur herrschenden Zustände.

Johannsen hat ganz einfach künstliche und natürliche Selektion gleichgesetzt und damit die ganze Verwirrung angestiftet. Die von ihm und seinen Nachfolgern gewählte Zuchtmethod der Reinkultur oder der individuellen Nachkommenbeurteilung muss allerdings unbedingt zur Isolierung reiner Linien führen und innerhalb dieser fast wirkungslos werden. Denn wenn ein bestimmter Typus durch viele Generationen rein gezüchtet wird, muss sein Keimplasma schließlich so einheitlich werden, dass neue Variationen nur noch äußerst selten auftreten.

Die natürliche Zuchtwahl befolgt nun aber eine prinzipiell andere Methode und erzielt daher auch ganz entgegengesetzte Resultate. Sie wählt aus der Population nicht etwa einzelne charakteristische Typen aus und züchtet diese in Reinkultur weiter, wie das Johannsen und seine Nachfolger taten, sondern sie merzt nur einige und zwar die unter den gegebenen Bedingungen nicht erhaltungsfähigen Biotypen aus, während sie alle anderen konserviert. Sie isoliert keine reinen Linien, sondern sie beschränkt sich darauf, einen Teil von ihnen zu vernichten. Die übrigbleibenden bilden noch immer Populationen und der natürlichen Zuchtwahl fehlt es so nie an Material. Durch ihr vom gärtnerischen Standpunkt, den Johannsen einnimmt, recht unvollkommene Methode wahrt sie sich so den ewigen Bestand ihres Machtbereiches.

In seltenen Fällen kann die natürliche Zuchtwahl sich allerdings der von Johannsen angewandten Methode nähern und dann auch eine annähernde Bestätigung seiner Aufstellungen bringen. Die Zahl der in einer natürlichen Population enthaltenen Biotypen kann natürlich sehr verschieden sein, je nach den Bedingungen, unter denen eine Art lebt. Werden diese sehr ungünstige, so werden nur wenige reine Linien ausdauern können, alle anderen, nicht so vollkommen angepassten, werden ausgemerzt werden. Man kann sich so sehr wohl ein Milieu vorstellen, das nur einem einzigen Biotyp die Lebensmöglichkeit schafft. Dann, aber auch nur in diesem extremen Falle, wird die natürliche Zuchtwahl ebenso arbeiten wie

die Methode der individuellen Nachkommenbeurteilung und dann auch ähnliche Wirkungen erzielen. Sie wird dann einen bestimmten Typ auswählen, der so lange unverändert bleiben muss, als die Lebensbedingungen, die zu seiner Bildung führten, dieselben bleiben. Ganz streng wird dieser Fall in der Natur wohl nie realisiert worden sein. Aber Annäherungen an ihn kommen in der Tat vor. In der angegebenen Weise müssen wir uns z. B. die Dauertypen entstanden denken, welche uns die Paläontologie kennen lehrt und die ihre Veränderlichkeit ganz eingebüßt zu haben scheinen. Solche bestanden vielleicht wirklich nur aus einem Biotyp. Sie bilden aber immer sehr seltene Vorkommnisse, denn die meisten von ihnen werden nur kurzlebig gewesen sein. Die Einbüßung der Variabilität muss ja bei jeder Änderung des Milieus zum Aussterben der Art führen. Wo, wie es die Regel ist, die Lebensbedingungen reichlichere und mannigfaltig sind, wird auch die Zahl der Biotypen in jeder Population eine große sein. Es ist daher auch ein alter Erfahrungssatz, dass jede Spezies in ihrem Verbreitungszentrum am variabelsten ist. Hier sind eben im Laufe der Zeit eine Menge unter den gegebenen Verhältnissen erhaltungsfähiger Biotypen entstanden. Gegen die Grenze ihres Wohngebietes pflegen die Arten einförmiger zu werden, weil hier die Lebensmöglichkeit nur noch für einen Teil der Biotypen gegeben ist, oder mit anderen Worten, weil ein Teil ein gewisses Areal nicht überschreiten kann ohne seine Erhaltungsfähigkeit zu verlieren. So bilden die ausgewanderten Linien auch ohne geographische Isolierung Populationen von neuer Zusammensetzung, die durch Auftreten neuer Biotypen sich immer weiter von der Stammform entfernen und allmählich zu neuen Arten werden können. Wir erhalten so wieder ein ganz ähnliches Bild vom Prozess der Artbildung, wie wir es oben aus dem vergleichenden Studium der Temperaturexperimente und der Lokalvarietäten gewonnen haben. Der Unterschied besteht nur darin, dass wir es dort mit Varietäten zu tun hatten, die durch klimatische Einflüsse hervorgerufen werden, während Johannsen's Biotypen spontan, d. h. aus uns noch unbekanntem Ursachen, entstehen sollen. Die Wirkung der Zuchtwahl ist aber in beiden Fällen dieselbe. Und Johannsen's Arbeiten, die eine Revolution in der deszendenztheoretischen Forschung herbeigeführt haben sollen, von denen manche Forscher eine neue Epoche der Biologie datieren wollen, erweisen sich einfach als sehr willkommene Bestätigungen der noch immer ebenso heiß als vergeblich bekämpften Selektionstheorie. Insofern sind sie auch für Fragen der Artbildung immerhin nicht ohne Bedeutung, und deshalb musste ich sie hier etwas ausführlicher behandeln.

Den Neo-Mendelianern aber ist Johannsen so sympathisch, weil er die Bedeutung der diskontinuierlichen Variation ebenso

überschätzt wie sie. Denn er erklärt ausdrücklich: „Mutation bleibt (neben der Neukombination von Genen bei Kreuzungen) als einzig sicher nachgewiesene Form der Neubildung von Biotypen übrig“ (1909, p. 464). Da aber nach Johannsen die Entstehung neuer Arten die Bildung neuer Biotypen zur Grundlage hat, ist die Mutation auch die einzige Quelle für die Artbildung. Johannsen geht also noch ein gut Stück über de Vries hinaus, der doch auch andere Faktoren wenigstens in bescheidenem Maße gelten ließ.

Aber seltsam genug — der apodiktischen Behauptung Johannsen's widerspricht aufs eklatanteste der ganze Gang seiner eigenen Untersuchungen. Sind die Biotypen wirklich, wie Johannsen annimmt, durch Mutation entstanden, so können sie bei Kreuzung untereinander natürlich keine intermediäre Nachkommenschaft ergeben; auch in einer Population können dann keine Mittelformen existieren, vielmehr muss jedes Individuum der Repräsentant einer reinen Linie sein. Johannsen's mühevollen „exakten“ Züchtungen wären dann also ganz unnütz gewesen. Aus jeder beliebigen Population hätte er ohne große Mühe die in ihr enthaltenen reinen Linien jederzeit einfach auslesen können.

Wir sehen denn auch, dass andere Forscher, die sich mit dem Studium von Populationen und reinen Linien beschäftigten, zu wesentlich anderen Resultaten gekommen sind als Johannsen. Zwar stimmt Hanel (1908) ihm in allen Stücken zu. Aber für die uns jetzt interessierende Frage lassen sich aus ihren Untersuchungen über die Erbllichkeit der Tentakelzahl bei *Hydra* schlechterdings keine Gesichtspunkte gewinnen. Ihre Arbeit kann daher füglich unberücksichtigt bleiben. Jennings (1910) dagegen gibt an, dass die von ihm aus Populationen von Paramaecien isolierten reinen Linien sich oft nur durch minimale Differenzen unterscheiden, und spricht sich daher auch mit Entschiedenheit gegen die Mutationstheorie aus. Ebenso findet Woltereck (1909) bei *Daphnia longispina* die verschiedenen isolierbaren Biotypen immer durch Übergänge verbunden und konnte ihr allmähliches Entstehen direkt beobachten, ja durch Milieuänderungen sogar selbst hervorrufen. Er verneint daher auch mit aller Bestimmtheit, dass der Mutation eine erhebliche Rolle bei der Artbildung zukomme. Und dabei ist nicht zu verkennen, dass Woltereck's Versuche viel „exakter“ sind als die von Johannsen. Denn da sein Material viel günstiger war, konnte er eine Gleichmäßigkeit der Milieubewegungen erzielen, die vollkommen genannt werden darf. Es kamen in seinen Kulturen also höchstens Differenzen in der Ernährung von Ei und Embryo im mütterlichen Körper in Betracht, während bei Kultur von Pflanzen auf Versuchsfeldern oder -beeten immer mit erheblichen Unterschieden in den Milieubedingungen der einzelnen Individuen gerechnet werden muss.

Resumieren wir zum Schluss den Gang unserer Untersuchung, so ergibt sich, dass die vor 5 Jahren von mir aufgestellten Sätze über Variation, Vererbung und Artbildung noch heute zu Recht bestehen. Und die moderne „exakte Erblchkeitslehre“, weit entfernt meine Schlüsse zu entkräften, liefert im Gegenteil nur neue Beweise für ihre Richtigkeit, sobald nur die Ergebnisse der Experimente vorurteilsfrei beurteilt und richtig gedeutet werden. Solange man es aber z. B. mit Hanel (1908) als die „erste Sorge“ betrachtet, alle neuen Befunde mit den Mendel'schen Regeln „in Einklang zu bringen“, ist eine vorurteilsfreie Forschung überhaupt unmöglich.

Ferner kann nicht oft genug wiederholt werden, dass in den biologischen Wissenschaften das Experiment der unausgesetzten Kontrolle bedarf durch die viel sicherer arbeitende vergleichende Methode. Hätten die Neo-Mendelianer das nicht vergessen, so hätten sie sich manche Irrtümer ersparen können. Und, als vor 2 Jahren Darwin's hundertster Geburtstag gefeiert wurde, hätte die Festfreude viel ungetrübter sein können. Jener halb süffisante, halb mitleidige Ton, mit dem in so manchen Gedächtnisreden und Festschriften das Werk des Meisters besprochen wurde, war ebenso unberechtigt wie überflüssig. Tatsächlich haben gerade die experimentellen Forschungen der letzten Jahre, die angeblich einen so gewaltigen Fortschritt über Darwin hinaus bedeuten, recht betrachtet, keine seiner Theorien erschüttern können, sondern nur einige, allerdings recht schätzenswerte Beweise für deren Richtigkeit geliefert. So hätte der Darwinismus zu seinem 50jährigen Jubiläum einen vollen, reinen Triumph feiern können, wenn nur der wahre Stand der Dinge nicht so furchtbar verkannt worden wäre. Solange allerdings die heute übliche, grenzenlose Überschätzung des Experiments anhält, besteht die Gefahr, auf die Pearson (1910) eindringlich hingewiesen hat, dass mit Darwin's Theorie auch seine Methode in Vergessenheit gerate. Diese aber besteht bekanntlich in stetigem Zusammenarbeiten von Experiment und vergleichender Beobachtung unter gegenseitiger Kontrolle der beiden Forschungsweisen.

Literaturverzeichnis.

1909. Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge.
 1910. Blaringhem, L., Les règles de Naudin et les lois de Mendel relatives à la disjonction des descendances hybrides. In: C. R. Acad. Paris. Tome 152.
 1909a. Castle, W. E., A Mendelian View of Heredity. In: Science (2), Vol. 29.
 1909b. — In Collaboration with H. E. Walter, R. C. Mullenix and S. Cobb. Studies of Inheritance in Rabbits. In: Contrib. Zoöl. Labor. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll. Nr. 199.
 1907. Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, nach Versuchen mit höheren Pflanzen. In: Arch. Rass.- u. Ges.-Biol., 4. Jahrg.
 1909. Davenport, C. B., Inheritance of Characteristics in Domestic Fowl. Washington.

1907. Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypthesen, Bastardregeln. In: *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.*, 16. Bd.
1901. Fischer, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. In: *Allg. Zeit. Entomol.*, 6. Bd.
1873. Fischer, J. v., Iltis (*Mustela putorius*) und Frett (*Mustela furo*). In: *Zool. Garten*, 14. Jahrg.
1906. Groß, J., Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. In: *Biol. Centralbl.*, 26. Bd.
1908. Hanel, E., Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*. *Jenaische Zeit. Naturw.*, 43. Bd.
1888. Hartwig, W., Zur Fortpflanzung einiger Landschnecken. In: *Zool. Garten*, 29. Jahrg.
1889. — Zur Fortpflanzung einiger Heliciden. *Ibid.*, 30. Jahrg.
1908. Jennings, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. 2. Heredity and Variation of Size and Form in *Paramecium*, with Studies of Growth, Environmental Action and Selection. In: *Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*, Vol. 47.
1910. — Experimental Evidence on the Effectiveness of Selection. In: *Amer. Natural.*, Vol. 44.
1903. Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena.
1909. — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Deutsche, wesentlich erweiterte Ausgabe in 25 Vorlesungen. Jena.
1904. Lang, A., Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. In: *Festschr. Ernst Haeckel*. Jena.
1906. — Über die Mendel'schen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. In: *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.*, 88. Jahresversammlung.
1908. — Über die Bastarde von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L., Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre. Mit Beiträgen von H. Bosshard, Paul Hesse und Elisabeth Kleiner. Jena.
1909. — Über Vererbungsversuche. In: *Verh. Deutschen Zool. Ges.*, 19. Jahresversammlung.
1910. — Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. In: *Zeit. Indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre*. 4. Bd.
1880. Liebe, Th., Die Färbung des gemeinen Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*). In: *Zool. Garten*, 21. Jahrg.
1901. Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden (1865 u. 1869), herausgeg. von Erich Tschermack, in: *Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften*. Leipzig.
1910. Pearson, K., Darwinism, Biometry and some Recent Biology, I. In: *Biometrika*, Vol. 7.
1908. Plate, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus, 3. Aufl. Leipzig.
1910. — Vererbungslehre und Deszendenztheorie. In: *Festschr. Richard Hertwig*, 2. Bd. Jena.
1883. Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erklärung. Leipzig 1883. Auch abgedruckt in: *Roux, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*, 2. Bd. Leipzig 1895.
1903. Schröder, Ch., Die Zeichnungsvariabilität von *Abraax grossulariata*, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenzlehre. In: *Allg. Zeit. Entomol.*, 8. Bd.
1885. Simroth, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. In: *Zeit. Wiss. Zool.*, 42. Bd.

1905. Simroth, H., Über einige Folgen des letzten Sommers für die Färbung von Tieren. In: Biol. Centralbl., 25. Bd.
1906. — Über den schwarzen Hamster, als typische Mutation. Ibid., 26. Bd.
1908. — Über den Einfluss der letzten Sonnenfleckenperiode auf die Tierwelt. In: Verh. Deutschen Zool. Ges., 18. Jahresversammlung.
1896. Standfuß, M., Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena.
1898. — Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. In: Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 36. Bd.
1906. — Die Resultate dreißigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. In: Verh. Schweiz. Naturf. Ges., 88. Jahresversammlung.
1907. — Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. In: Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 11. Bd.
1909. — Hybridationsexperimente. In: Proc. 7. Internat. Zool. Congr. Cambridge, Massachusetts.
1906. Tower, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus *Leptinotarsa*. In: Carnegie Publ., Nr. 48.
1910. — The Determination of Dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance, by Conditions Surrounding or Incident upon the Germ Cells at Fertilization. In: Biol. Bull., Vol. 18.
1906. Trouessart, E. L., Sur les sous-espèces de l'Écureuil d'Europe (*Sciurus vulgaris*). In: Bull. Mus. Hist. Natur. Paris, Tome 12.
1906. Tschermak, E., Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre. In: Biol. Centralbl., 26. Bd.
1903. Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Leipzig.
1892. Weismann, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena.
1909. Wilson, E. B., The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex. In: Science Progress.
1909. Woltereck, R., Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. In: Verh. Deutschen Zool. Ges., 19. Jahresversammlung.

Neapel, Februar 1911.

Die Enzyme und ihre Wirkung.

Von J. Rosenthal.

(Schluss).

Ob nur ungeordnete oder eine bestimmte geordnete Bewegung herbeigeführt wird, hängt sehr wesentlich von der Wellenlänge des absorbierten Lichts ab. Die Schwingungszahlen der für unser Auge sichtbaren Lichtstrahlen liegen etwa zwischen 400 und 800 Billionen in der Sekunde. Die chemischen Wirkungen dieser Strahlen sind je nach ihrer Wellenlänge verschieden. Die oben angeführte Zerlegung von Silbersalzen kommt hauptsächlich durch die kurzwelligen unter den sichtbaren Strahlen und die für unser Auge unsichtbaren Strahlen von noch geringerer Wellenlänge, die sogen. ultravioletten Strahlen, zustande. Die für das Pflanzenleben so wichtige Zerlegung des Kohlendioxyds in den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen vorzugsweise durch die viel langsameren Schwingungen, welche in unserm Auge die Empfindung des Rot bewirken. Aber mit den Ätherschwingungen, welche von leuchtenden Körpern ausgehen, ist das Bereich dieser Schwingungen durchaus nicht erschöpft. Wir

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Grofs [Groß] Julius

Artikel/Article: [Über Vererbung und Artbildung. 193-214](#)