download unter www.biologiezentrum.at

Gregor Mendel zum Gedächtnis[1]).

Von A. Tschermak-Prag.

I. Gregor Mendels Leben und Werk.

Ein seltener Fall von Nachruhm, ein einzigartiger Fall posthumer Fruchtbarkeit ist es, der heute Naturforscher und Ärzte zu dieser Gedenkfeier vereinigt. Sechzehn Jahre nach seinem am 6. Juni 1884 erfolgten Tode ward Mann und Werk völlig gleichzeitig und unabhängig voneinander durch drei Botaniker: C. Correns, E. Tschermak, H. de Vries wiederentdeckt. Eine ganze neue Forschungsrichtung, Mendelismus genannt, entstand wie der Phönix aus der Asche — von weitestgehender Bedeutung und Fruchtbarkeit für die theoretische wie praktische Vererbungslehre, Züchtung und Eugenik. Wir dürfen Gregor Mendel geradezu den Hauptbegründer der neueren Vererbungslehre überhaupt, besonders ihrer exakt mathematisch-kombinatorischen Fassung nennen.

Gregor Mendel war zweifellos eine ungemein interessante Persönlichkeit, von der das napoleonische Wort gilt: voilà un homme! Als Sproß einer erbgesessenen sudetendeutschen Familie, als Sohn eines Landwirtes in Heinzendorf bei Odrau im Kuhländchen, damals Österreichisch-Schlesien, geboren am 22. Juli 1828, war er frühzeitig gärtnerisch interessiert und beschäftigt — von einer geistig hochstehenden Mutter (geborene Schwirtlich) geistig gefördert und zum geistlichen Berufe angeregt. Nach Gymnasialstudien in Leipnik, Troppau und Olmütz trat Johann Mendel 1843 in das Brünner Augustinerstift, wobei er den Namen Gregor annahm. Nach Universitätsstudien in Wien (1851—1853) begann in Mendels Leben die Lehr- und Forschungsepoche (1853—1871), während welcher er zugleich als Professor an der Brünner Realschule wirkte (1853—1868). Durch seine spätere Stellung als Abt seit 1868 erwuchs ihm sodann die schwere Aufgabe, sein Kloster gegen die geradezu ruinösen und kulturwidrigen, das Brünner Stift besonders herausgreifenden Steuerverfügungen der damaligen Regierung und deren schikanöse Durchführung zu verteidigen. Die Jahre 1872—1884 bilden die Epoche seines Kampfes gegen die Bürokratie, welche erst der

[1]) Zwei Vorträge gehalten anläßlich der 100. Wiederkehr von Gregor Mendels Geburtstag im Lotos am 21. November und 1. Dezember 1922.

doi:10.5165/lotos.71.1923.1 www.biologiezentrum.at

tote Cid besiegte — mit der Zurückziehung der Steuerausnahmegesetze 1886. Doch auch Positives hat der von Drohungen und Besitzbeschlagnahme Verfolgte in dieser Zeit geschaffen, den ersten Schritt zur organisierten Selbsthilfe — die Gründung der mährischen Hypothekenbank, zu deren erstem Präsidenten Mendel gewählt wurde.

Ewigkeitswert hat Gregor Mendels wissenschaftliche Arbeit, die er im idyllischen Garten und in der stillen Zelle des Altbrünner Klosters geleistet. Mit klarer Absicht schuf er durch planmäßige, künstliche Verbindung verschieden gearteter Elternformen die experimentellen Grundlagen für eine moderne Lehre von der Entstehung neuer Formen und für eine exakte Vererbungskunde. Er trat dadurch sowohl der hyperspekulativen Richtung des Darwinismus, welcher die wesentlich sprunghafte Verschiedenheit der organischen Formen verkannte, entgegen wie dem Lamarckismus, welcher die für das Individuum unleugbar hohe Bedeutung äußerer Einflüsse unberechtigt auf die Stammesgeschichte ausdehnte. Überaus feinsinnig und glücklich war es, daß Mendel gerade selbstbefruchtende Pflanzen, bei denen stammlich „reine Linien" sofort gegeben sind, wählte, das Prinzip der Individualzucht auch bei der Verfolgung der weiteren Nachkommenschaft streng befolgte und auch bei Tieren sofort auf die Bienen griff mit ihren Befruchtungs- und Nichtbefruchtungsnachkommen, mit der diplontischen Königin und Arbeiterin und der haplontischen Drohne. Seine überaus exakt ausgeführten und zweifellos sorgfältigst gebuchten Bastardierungsversuche — leider sind alle Aufschreibungen Mendels verlorengegangen — hatten einen sehr großen Umfang, wie wir dies speziell aus seinen mit dem genialen Münchner Botaniker Carl von Nägeli, der aber doch Mendels Genie und Werk nicht erfaßte, gewechselten Briefen erschließen können. Nur die Beobachtungen an Erbsen, Bohnen und Habichtskräutern haben literarischen Niederschlag gefunden, und zwar in zwei Vorträgen oder Abhandlungen von klassischer Prägnanz und Kürze in den Sitzungsberichten des Brünner naturwissenschaftlichen Vereins (1866 und 1869), die leider nur geringe Verbreitung hatten. Doch damit war das Tätigkeitsbereich des trotz Kränklichkeit Unermüdlichen nicht erschöpft: seit 1862 liefen meteorologische Beobachtungen und Grundwassermessungen sowie Sonnenfleckenstudien; noch 1870 veröffentlichte Mendel eine Zyklonstudie.

Die weitgehende Bedeutung der gefundenen Vererbungsgesetze hat Gregor Mendel sehr wohl erfaßt. Bis auf ihn war die Bastardkreuzung nur ein Beweismittel für die Geschlechtlichkeit der Pflanzen gewesen — man denke an Kölreuters „Mauleselnelke" Dem bereits reichen Gelegenheitsmaterial an Hybriden fehlte die experimentelle Exaktheit und die planmäßige Weiterverfolgung. Zwar hatte bereits Naudin (1865) das Aufspalten der Bastardnachkommen gegenüber der von Godron

(1864) zu sehr betonten äußerlichen Mischung der Elterncharaktere bemerkt, doch erscheint auch bei Charles Darwin, der sich überhaupt schwer in fremde Gedankenwelten hineinzufinden vermochte, die Bastardierung mehr weniger als eine Quelle angeblich richtungsloser Variation ohne Regularität.

Eine biologische Gesetzmäßigkeit der Bastardierung und — durch dieses sinnfällige Mittel gesehen — der Vererbung überhaupt hat erst Gregor Mendel klar erkannt und sicher erwiesen. Aber nur die leitenden Gesichtspunkte seiner Gedankenwelt seien hier herausgehoben. Zunächst liegt dieser — wenn auch nicht ausgesprochen — die Voraussetzung zugrunde, daß die Vererbung, d. h. die Übereinstimmung innerhalb der Deszendentenreihe, nicht auf einer Verursachung der kindlichen Eigenschaften durch die elterlichen, nicht auf einer Übertragung, Abbildung oder Prägung beruhe, sondern daß sie eine bloß zeitlich aufeinanderfolgende Äußerung stammeselterlicher Anlagen bedeute. Gerade an Bastarden wird ja die Scheidung von Personalwert oder „Phänotypus" und von Erbwert oder „Genotypus" unmittelbar sinnfällig; zeigen doch die Hybriddeszendenten z. T. wenigstens ein ganz anderes Aussehen als die Eltern. Dadurch mußte die Unabhängigkeit der Veranlagung der Geschlechtszellen von der äußeren Erscheinung der Eltern förmlich zu einer unbewußten Voraussetzung werden!

Als ersten Grundsatz proklamierte Mendel die Zusammensetzung der Gesamtanlage des Organismus aus einzelnen Erbeinheiten und deren gegenseitige Unabhängigkeit, Trennbarkeit und Neukombinierbarkeit. Er bezog die Vererbung nicht auf den Gesamteindruck oder Habitus, sondern auf Einzelmerkmale, die er durch die möglichst breite Deszendentenreihe in ihrer numerischen Vertretung verfolgte. Den heute als „Faktoren" oder „Gene" bezeichneten Erbeinheiten schrieb er volle Selbständigkeit zu, da die tatsächlich erhaltenen Kombinationszahlen der Zufallsregel entsprachen. Nach Mendels Vorstellung sind eben die Erbeinheiten frei kombinierbar und umgruppierbar und bedeutet eine Mischung elterlicher Eigenschaften nur einen äußeren phänotypischen Schein, welcher die wesentliche Selbständigkeit und Trennbarkeit der Faktoren nicht aufhebt. Nur der Körper des Bastardes — und ähnlich jedes durch Befruchtung erzeugten Organismus — besitzt Doppelschichtigkeit oder Doppelnatur seiner einzelnen somatischen oder vegetativen Zellen. Bei der Bildung der Fortpflanzungszellen hingegen resultieren schließlich nur rein einschichtige Produkte, reine Geschlechtszellen von Einfachnatur: es erfolgt dabei sowohl im weiblichen wie im männlichen Körper gewissermaßen eine Spaltung der stammelterlichen Anlagenmosaik. Aus dem bereits erwähnten tatsächlichen Zutreffen der Zufallsregel in seinen Versuchen an Erbsen, Bohnen, Levkojen u. a. schloß Mendel darauf, daß bei der Bildung der Fortpflanzungszellen oder Gameten, welche sich bei der Zeugung

digitized by Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org

paarweise zu Zygoten vereinigen, alle möglichen Faktorenkombinationen in ursprünglich gleicher Zahl produziert werden — beispielsweise aus den Stammeltern Ab × aB der Bastard AaBb und von diesem die vier Gametenarten AB : Ab aB ab = 1 1 1 1.

Der zweite Grundsatz von Mendels Lehre sei dahin formuliert, daß die korrespondierenden, paarweise gegenübergestellten Einzelanlagen — beispielsweise Blütenfärbung oder Pigmentbesitz und Farblosigkeit oder Pigmentmangel —, welche bildlich gesprochen konkurrieren, an den doppeltveranlagten Bastarden oder Bastardnachkommen ein charakteristisches gegenseitiges Verhalten, eine charakteristische Wertigkeit erkennen lassen. Als häufigen Grenzfall beobachtete Mendel selbst ein gleichmäßiges, reinliches Vorwiegen der einen „dominierenden" oder überwertigen, eine Verhüllung der anderen, „rezessiven" oder unterwertigen Veranlagung. In diesem als Erbsentypus bezeichneten Falle gleicht die erste Hybridengeneration (F_1 = Filii primi ordinis) bezüglich des verfolgten Merkmales äußerlich vollkommen der einen Elternform; in F_2 ist teilweises Wiederauftreten des rezessiven Merkmales bzw Spaltung im Verhältnisse 3 1 zu beobachten, doch sind die dominantmerkmaligen Deszendenten — im Gegensatze zu den völlig konstantbleibenden rezessivmerkmaligen — ungleich im Erbwerte, ein Drittel konstant, zwei Drittel Spalter. In dem anderen als „Mais- oder Wunderblumentypus" (erst von Correns aufgestellt) bezeichneten Falle besteht Gleichwertigkeit der beiden stammelterlichen Veranlagungen, so daß F_1 Zwischenstellung zeigt und F_2 in eine Halbzahl von rein elterngleichen, konstantbleibenden Individuen und in eine andere Halbzahl von Zwischenformen gespalten erscheint, also im Verhältnisse 1 2 1, wobei die Zwischenformen eine kontinuierliche Stufenreihe darstellen können, von welcher jedoch kein Glied als solches konstant wird; auch kommt all diesen Zwischengliedern gleicher Erbwert zu (wieder mit der Spaltungsrelation 1 2 : 1).

Faßt man nur einen einmerkmaligen Unterschied ins Auge, so erscheint das sog. Mendeln oder gesetzmäßige Aufspalten bloß als geordneter Rückschlag mit ständig wachsender Zahl zugleich elterngleicher und konstanter Nachkommen. Bei mehrfachem Unterschied tritt die produktive Seite hervor, indem gesetzmäßig neue, ganz oder teilweise konstante Kombinationen der stammelterlichen Erbeinheiten — neben den gerade von den Elternformen selbst repräsentierten Spezialkombinationen — auftreten. Sehr wohl können dabei in einem bestimmten Kreuzungsfalle die einen Unterschiede dem Erbsentypus, die anderen dem Maistypus folgen. Schon die von Mendel gewonnene Erkenntnis, daß auch bei vielfältigem Unterschied und scheinbarer Vermischung der stammelterlichen Charaktere die reinen Elternmerkmale, ja die reinen stammelterlichen Kombinationsformen in gesetzmäßiger Weise wiederkehren, bedeutete einen eminenten Fortschritt gegenüber der älteren Annahme einer allgemein und ständig nach-

dauerden „Verunreinigung“ als Folge von Bastardierung. (Es sei hier darauf verzichtet, Einzelbeispiele vorzuführen, vielmehr seien nur die leitenden Gedanken wiedergegeben.) So wurde in Mendels Händen die Vererbungslehre zur angewandten Kombinationslehre, welche dem Züchter die planmäßige Erzeugung gewünschter Verbindungen bestimmter, wertvoller Eigenschaften gestattet. Nach Ausarbeitung der erforderlichen Wertigkeitstabellen ist derselbe sozusagen imstande, auf der gewonnenen Merkmalsklaviatur frei gewählte Akkorde zu realisieren. Mendel selbst war sich der praktischen Tragweite seiner Lehre für die Tier- und Pflanzenzüchtung, besonders für die Gärtnerei, sehr wohl bewußt. Ebenso erschloß er bereits eine maßgebende Bedeutung der spontanen Bastardierung für die Bildung neuer organischer Formen, für die Entstehung der „Arten“ oder besser konstanter Neukombinationen.

So steht Mendels Werk in klassischer Einfachheit und Geschlossenheit wie aus einem Gusse vor uns. Gewiß lag schon in Mendels eigenem Beobachtungsmaterial, speziell an Bohnen- wie an Habichtskräutern, manche Komplikation eingeschlossen, und in noch weit höherem Maße hat die Weiterarbeit der Mendelisten den Bau kompliziert — wie ja im Gegensatze zum landläufigen Sprichwort durchaus nicht die Einfachheit das Zeichen biologischer Wahrheit bildet! Über diese Fortentwicklung in staunenswerter Fruchtbarkeit und den gegenwärtigen Stand des Mendelismus sei an anderer Stelle gehandelt. Unverändert aber bleibt für unser bewunderndes Gedenken das Bild des einzigartigen Mannes, dem wir heute in Dankbarkeit huldigen — mit Grillparzer sprechend: „Glücklich der Mensch, der fremde Größe fühlt und sie durch Liebe macht zu seiner eignen“

II. Der gegenwärtige Stand des Mendelismus.

I.

Nicht ohne Verbitterung, aber doch im festen Glauben an die Unsterblichkeit seines Lebenswerkes hatte Gregor Mendel das klassische Wort gesprochen: Meine Zeit wird erst kommen! Erst 16 Jahre nach dem Tode des 62 jährigen begann das von ihm ausgestreute Samenkorn zu keimen, doch hat es seit 1900 den heute weitverzweigten, stolzen Baum des Mendelismus hervorsprießen lassen.

Bereits unabhängig von dieser Entwicklung hatte die Voraussetzung von Mendels Lehre, die Parallelitätsidee der Vererbung, der Gedanke einer Unabhängigkeit der Veranlagung der Geschlechtszellen von der äußeren Erscheinung der Eltern mehr und mehr an Boden gewonnen. Doch lieferte erst das Mendeln den überzeugendsten Beweis für die Auffassung der Deszendentenreihe als einer zeitlich verschiedenen und genealogisch zu-

download unter www.biologiezentrum.at

sammenhängenden, doch wesentlich parallelen Manifestation des spezifischen Stammplasmas (Goette, Weismann, A. Tschermak) — nicht als Kausalserie, in welcher das eine Glied das andere erst verursacht oder durch Selbstabbildung prägt. Bedeutet doch die Mendelsche Spaltung eine Inkongruenz von individuellem Gepräge, Personalwert oder Phänotypus und wirklicher Veranlagung oder Genotypus. Trotz dieser klaren Konsequenz hat sich der Mendelismus gegenüber dem immer wiederholten Versuche, neuerlich eine „somatische Induktion" als Normalform der Vererbung aufzustellen (Semon, Kammerer), noch nicht völlig ausgewirkt. Es fehlt vielfach noch an der klaren Einsicht, daß im Sinne Mendels die Vererbung nichts anderes darstellt als ein Parallelentwicklungs- und Neukombinationsphänomen ohne spezifischen Einfluß der Elternorganismen als solcher.

Als obersten Grundsatz der Mendelschen Lehre haben wir bezeichnet die analytische Auflösung des Gesamthabitus der Elternformen in Einzelmerkmale und deren Zurückführung auf Einheiten (Faktoren, Gene) von selbständiger Vererbungsweise, vollständiger Trennbarkeit, freier Umgruppierbarkeit und Kombinierbarkeit. Dadurch erscheint einerseits die konsequente, praktische Scheidung von äußerlich phänotypischer und innerlich genotypischer Vererbungsweise (E. Tschermak) angebahnt, andererseits die Vererbung als angewandte Kombinatorik gekennzeichnet. Auch der methodische Grundsatz mendelistischer Forschung: Anstellung systematischer Kreuzungsversuche an möglichst reinen Ausgangsformen von einheitlicher Veranlagung (Homozygoten), womöglich an Selbstbefruchtern, und strenge Individualzucht (Mendel-Vilmorinsches oder Svalöfer Pedigreeverfahren) wurde bereits erwähnt.

Neben dem Spaltungs- und Kombinationsprinzip hatte Mendel eine charakteristische Wertigkeit im gegenseitigen Verhalten der korrespondierenden oder „konkurrierenden" Einzelanlagen bzw. ihrer phänotypischen Äußerungen an den doppeltveranlagten, heterozygotischen Bastarden und Bastardnachkommen erschlossen und in die sog. Dominanzregel — neben der Kombinations- und Spaltungsregel — gekleidet. Es wurde bereits angedeutet, daß mit dem sog. Erbsentypus nur der häufige Grenzfall einer reinlichen und gleichmäßigen Äußerung der einen dominanten Veranlagung und einer vollständigen Verhüllung der anderen (rezessiven) Veranlagung erfaßt ist, und daß der als Maistypus (Correns) bezeichnete Mittelfall von mehr oder weniger vollkommener Gleichwertigkeit beider Veranlagungen nicht geringer zu bewerten ist. Er gilt vielfach gerade für physiologische Merkmale, wobei nicht selten in F_1 eine kontinuierliche Stufenreihe oder mehrere Scheintypen (einfache Pleiotypie) resultieren, jedoch ohne Verschiedenheit im Erbwerte der einzelnen Glieder und ohne Konstantwerden von Intermediären.

II.

Der erste neuartige Ausbau von Mendels Lehre — von der sehr wichtigen und wertvollen Materialvermehrung und bloßen Bestätigung, auch der Anwendung auf den Menschen, abgesehen — erfolgte bezüglich der Lehre vom gegenseitigen Verhalten der einzelnen nicht-korrespondierenden, nebeneinander, nicht gegeneinander stehenden Erbeinheiten. Speziell aus dem Auftreten neuer Blüten- oder Haarfarben nach Bastardierung geeigneter Formen — wie Reinviolett (ABC) F_1 aus Rosa (AbC) × Weiß (aBc) bzw. Reinviolett : Aschviolett : Rosa : Aschrosa : Weiß = 27 : 9 : 9 : 3 : 16 bei der Levkoje; rote F_1 (AB) aus Rosa (Aa) × Weiß (aB) bzw. in F_2 Rot : Rosa Weiß = 9 : 3 : 4 bei der Erbse (E. Tschermak); schwarze F_1 aus Grau × Weiß bzw. in F_2 Schwarz Grau Weiß = 9 3 4 bei der Maus (Cuénot) — ließ sich ein synthetisches Zusammenwirken bisher getrennt gewesener Einheiten, eine Bildung von Faktorenkomplexen mit spezifischem Effekt erschließen (Correns, Cuénot, Bateson). Als Grenzfall ergab sich die Produktion mendelnder Farbneuheiten aus Verbindung bestimmter farbloser Elternformen und damit der Schluß auf den nicht-sinnfälligen Besitz reaktionsfähiger Faktoren (Kryptomerie nach E. Tschermak). Neben Fällen von produktiver Synthese wurden solche von kompensativer oder Hemmungssynthese erkannt. Unbeeinflußt durch das synthetische Zusammenwirken bewahren die Einzelfaktoren ihre Selbständigkeit, Trennbarkeit, Neukombinierbarkeit. — Als sehr fruchtbar erwies sich sodann die Vorstellung der Möglichkeit einer Verdrängung oder Wirkungsbehinderung einer Anlage durch eine danebenstehende andere Anlage (Heterostasie bzw. Epi- und Hypostasie), und zwar bereits in der homozygotischen Stammform, beispielsweise die Latenz des Gelbfaktors in gewissen schwarzen Haferrassen, welche dementsprechend bei Kreuzung mit Weiß in F_2 Schwarz Gelb (als Neuheit) Weiß = 9 : 3 : 4 lieferten. Natürlich ergibt sich dabei ein fließender Übergang zu dem Falle bloß äußerlicher Verdeckung des einen Merkmales durch das andere bei tatsächlicher Ausprägung beider. — Ebenso wie eine Synthese ist in anderen Fällen eine Faktorenanalyse, d. h. die Auflösung eines Faktorenkomplexes in gesonderte, mendelnde Einheiten möglich — speziell kann aus der Kreuzung Farbig × Andersfarbig als Isolierungseffekt in F_2 Weiß nach 9 3 : 4 hervorgehen, z. B. aus Schwarz (AB) × Gelb (Ab) in F_2 Weiß (aB oder ab), aber auch aus Rot (AB) × besonderem Weiß (ab) in F_2 neben Rot und Weiß Rosa (Aa). — Der Heterostasiebegriff (Bateson, Shull) hat übrigens solche scheinbar einfache Mendelfälle aufgeklärt, in denen nicht Besitz und Mangel, sondern anscheinend zwei positive Merkmale einander gegenüberstehen, z. B. gelbe (AB mit Epistasie von A, Hypostasie von B) und grüne (aB) Samenfarbe bei der Erbse, und doch kein Novum (etwa Farblosigkeit)

download unter www.biologiezentrum.at

auftritt, vielmehr ein Verhalten wie bei einfachem Unterschied mit Spaltung 3 : 1 besteht. — Die systematische, experimentelle Faktorenanalyse hat in manchen Fällen, beispielsweise bei Levkoje und Löwenmaul, eine weitgehende Zusammensetzung gerade der Blütenfarben aus reinlich mendelnden Komponenten, eine staunenswerte Plurifaktorialität aufgedeckt.

Wie bereits angedeutet, mußte auch erst Klarheit über die Natur der Korrespondenz oder Konkurrenz der Unterscheidungsmerkmale bastardierter Formen geschaffen werden. Von der anfänglichen einfachen Gegenüberstellung zweier positiver Merkmale ebensogut wie einer positiven und einer negativen Eigenschaft ist man vielfach abgegangen und zur bloßen Gegenüberstellung von Vorhandensein und Fehlen desselben Faktors gelangt (Presence-Absence-Hypothese von Bateson und Punnett). Der Anschein eines einfachen Mendelschen Verhaltens auch bei Differenz in zwei positiven Merkmalen wird dabei, wie erwähnt, unter Zuhilfenahme der Heterostasievorstellung erklärt. Jedenfalls besitzt diese Hypothese den Vorzug von Anschaulichkeit und bequemer Fassung in Buchstabenformeln, wobei A, B, C den Faktorenbesitz, a, b, c den Mangel bezeichnen. Allerdings ist grundsätzlich auch die Vorstellung von Aktivität und Latenz desselben Gens (de Vries, Morgan) sowie die Voraussetzung einfacher, gewissermaßen unifaktorieller Verschiedenheit zwischen Besitz des unveränderten Gens und Besitz des modifizierten Gens (Johannsen) sehr wohl möglich. — Von hoher Fruchtbarkeit — speziell zur Erklärung gewisser Spätfolgen von Bastardierung — erscheint die Aufstellung eines Unterschiedes in Form von Zusammenwirken oder Assoziation und Nichtzusammenwirken oder Dissoziation beiderseits vorhandener Faktoren, z. B. $\widehat{AB}\widehat{C}$ gegenüber $\widehat{AB}\downarrow C$ oder $A\downarrow\widehat{BC}$ oder $\widehat{AC}\downarrow B$ oder $A\downarrow B\downarrow C$ (E. Tschermak). Es ist dabei eine große Manigfaltigkeit möglich bei wenigen Elementen. Auch dürfen wir den Begriff Faktor oder Gen nicht einfach als „Anlage" einer bestimmten Eigenschaft, sondern im allgemeinen als spezifisch wirksame Ursache oder Bedingung für eine solche fassen (Baur).

In logischem Zusammenhang mit der oben erwähnten Lehre von der synthetischen Komplexbildung und der analytischen Isolierung von Einzelfaktoren wurde die Vorstellung einer Begründung von Formenunterschieden durch eine Mehrzahl oder Polymerie von Faktoren gleichsinniger Wirksamkeit (Nilsson-Ehle) oder von Hauptfaktoren mit selbständigen, rein katalytisch wirksamen Nebenfaktoren (E. Tschermak) erschlossen. Zu diesen sehr bedeutsamen und fruchtbaren Vorstellungen mußte schon das von Mendel selbst beobachtete Vorkommen einer gewissen, regulären, erblichen Abstufung innerhalb der scheinbar einfachen Hauptgruppen, die Möglichkeit einer „Nebenspaltung" neben der

„Hauptspaltung" (Nilsson-Ehle) anregen. Speziell aber führte zur Annahme einer Mehrzahl selbständiger Faktoren gleichsinniger Wirksamkeit (A, B, C, D) die in bestimmten Fällen beobachtete Bildung weiter Spaltungsverhältnisse, welche sich aber doch von der Mendelschen Relation 3 1 ableiten lassen — nämlich rot (Ab oder AB oder ABC oder ABCD): weiß beim Weizen oder schwarz : weiß beim Hafer wie 15 1, 63 : 1, 255 1. Dazu kam die Produktion einer Stufenreihe in F_2, welche unter Umständen noch über den einen Elterntypus oder gar über beide hinausführt (Transgressionen); zudem können die einzelnen Stufen verschiedenen Erbwert besitzen, Intermediäre konstant werden und bei relativ zu geringem Beobachtungsumfang stammelterngleiche Individuen fehlen (Nilsson-Ehle). Andererseits ließ sich die „Nebenspaltung" bei einer Hauptspaltung nach dem Verhältnisse 3 1 auf das Vorhandensein katalytischer Nebenfaktoren bzw. auf das Verhältnis 12 : 4, 48 12, 192 : 64 zurückführen; so daß die Feststellung der Relation 3 1 noch nicht einfach beweisend ist für einen unifaktoriellen Unterschied der beiden Stammeltern (E. Tschermak). — Trotz der scheinbaren, phänotypischen Kontinuität besteht zwischen den erbungleichen Gliedern einer Stufenreihe wahre, genotypische Diskontinuität; der äußerlichen Stetigkeit liegt eine sprunghafte Verschiedenheit im Faktorengehalte zugrunde. Durch die Polymerielehre wird das früher viel zu wenig beachtete Prinzip einer wesentlich diskontinuierlichen, qualitativen Verschiedenheit der organischen Formen auf das Gebiet scheinbar rein quantitativer, kontinuierlicher Abstufung ausgedehnt. Bei der Serienspaltung kombiniert sich und überdeckt sich gegenseitig die fluktuierende Variation des Einzeltypus und die dadurch stetig erscheinende Vielfältigkeit an Typen. In Analogie dazu ist die Variabilität an Zufallsbeständen oder Populationen von Pflanzen vielfach nicht als Oszillieren eines einheitlichen Typus, sondern als Folge einer mendelnden Aufspaltung nach polymeren, zugleich einzeln für sich oszillierenden Differenzpunkten anzusehen: in praxi verrät die sog. Variation eben vielfach Kollektivcharakter (Nilsson-Ehle). Es würde hier zu weit führen, im Anschlusse daran den modernen Stand der Variationscharakteristik einer organischen Form durch Mittelwert und Standardabweichung, welche dem sog. mittleren Fehler, d. h. der Wendepunktsabszisse der äquivalenten Binomialkurve entspricht,

$$\left(\sigma = x_W = \pm\sqrt{\frac{\sum y x^2}{n}}\right)$$

genauer zu behandeln. Es genüge zu betonen, daß die dadurch bestimmte Spezialform der Variationskurve für die einzelne Rasse völlig typisch ist und ebenso zum Rassen- oder Artcharakter gehört wie der Besitz bestimmter Qualitätsmerkmale (Johannsen). Allerdings stellen die tatsächlich beobachteten Variationskurven keine mathematisch korrekten Binomialkurven

download unter www.biologiezentrum.at

$$\left(Y = Y_G \; e^{-\frac{x^2}{2x^2_W}}, \; Y_G = \frac{1}{x_W\sqrt{2\pi}}\right)$$

dar; sie sind vielmehr, allgemein gesprochen, dank einer gleichfalls charakteristischen Dämpfung mit konsekutiver Überhöhung der Gipfelregion entstellt. Die nach dem empirisch gefundenen Wert für x_W konstruierte Kurve ist nur als „Äquivalenzkurve" zur Kurve der beobachteten Variantenschar anzusprechen (A. Tschermak).

Als ein weiteres, neuerschlossenes Spezialproblem des Mendelismus sei die Frage nach dem anscheinenden Nicht-Spalten oder Nicht-Mendeln gewisser Bastarde oder wenigstens gewisser Merkmale (McFarlane, Giard, Gross, Castle) nach einer sog. intermediären Vererbungsweise bezeichnet, wie sie mehrfach speziell für Artbastarde angegeben worden ist. Hier haben in den letzten Jahren Studien über das Verhalten reziproker Bastardierung bei Hühnern zu einer neuen Auffassung geführt, für welche sich auch auf botanischem Gebiete die Beispiele mehren (A. Tschermak). Es zeigte sich, daß solche Kreuzungen nicht bloß Produkte von verschiedenem Erscheinungswert (wie Maultier-Maulesel), sondern auch von verschiedenem Erbwert liefern können — welch letzterer sich in einer Tendenz zur Umkehr plurifaktorieller Spaltungsverhältnisse (15 1 in 12 : 4, 9 7, 7 9, 4 12, 1 15), ja im Grenzfalle in einem scheinbaren Verschwinden des einen Elternmerkmales (o n) in der einen der beiden Verbindungsweisen äußert. In späteren Generationen können andeutungsweise Atavismen vorkommen. Als sehr brauchbares Erklärungsprinzip hat sich die Vorstellung bewährt, daß bloß einseitig (haplogametisch) beigebrachte Faktoren in der bastardierten, heterozygotischen Eizelle unter Umständen eine nachhaltige Schwächung ihrer Wirksamkeit erfahren können — etwa in der Weise, daß im väterlichen Spermakern gegebene Gene auf das relativ fremdartige Eiplasma nicht in typischer Weise und Stärke zu wirken vermögen (Theorie der hybridogenen Genasthenie nach A. Tschermak). Diese Vorstellung knüpft nebenbei bemerkt zugleich an die These an, daß die Befruchtung nicht eine Verschmelzung, sondern eine bloße Paarung der dauernd getrennt bleibenden väterlichen und mütterlichen Faktoren bedeute, gleichgültig ob diese homolog oder disparat sind (C. v. Nägeli, H. de Vries, O. Hertwig, Haecker). Die Folge einer solchen Valenzverminderung ist eine Abnahme an äußerlich kenntlichen Trägern des einen elterlichen Merkmales, z. B. eine Einschränkung auf Homozygoten, ja schließlich der äußere Anschein eines völligen Fehlens der Spaltung, obzwar der genotypischen Veranlagung nach eine teilweise oder ganz unmerkliche, doch reine Mendelsche Spaltung in alle möglichen Kombinationen erfolgt.

download unter www.biologiezentrum.at

Die hybridogene Genasthenie erscheint sonach als eine Einrichtung zu der (zunächst) äußerlichen Beseitigung einseitig beigebrachter Besonderheiten — etwa Krankheitsanlagen, als ein Mittel zur „Erhaltung der Arten", ebenso wie die rassereine Befruchtung die Bedeutung besitzt, die Rassenanlagen in typischer Stärke zu erhalten (A. Tschermak). Nach dieser Auffassung stellt somit die sog. intermediäre Vererbungsweise — zum mindesten in bestimmten Fällen — nicht eine wahre Ausnahme von der Mendelschen Spaltungsregel dar, sondern erweckt nur einen solchen phänotypischen Eindruck.

III.

Bisher hatte der Ausbau der Mendelschen Vererbungslehre angesichts mannigfacher phänotypischer Komplikationen den Fundamentalsatz von der vollen Selbständigkeit, freien Trennbarkeit und Kombinierbarkeit der Erbeinheiten unberührt gelassen, ja es war dessen essentieller Geltungsbereich durch die Theorie der hybridogenen Genasthenie sogar auf die Fälle „nichtspaltender" Bastarde ausgedehnt worden. Auch hatte sich die Vorstellung einer synthetischen Wechselwirkung, ferner die Annahme einer Assoziation bzw. Dissoziation beiderseits vorhandener Faktoren, ebenso die Idee der Polymerie ohne Schwierigkeiten zum Satze von der streng einsinnigen Veranlagung oder Reinheit der Gameten gefügt, ja dessen Aufrechterhaltung ermöglicht.

Eine wahre Verletzung oder Einschränkung des Prinzips der Faktorenselbständigkeit oder der Spaltungsfreiheit bedeutet erst die moderne Lehre von der Koppelung oder Abstoßung gewisser Erbeinheiten, die Theorie der Genenkorrelation (Bateson und Punnett, Morgan). Dieselbe fußt auf der Beobachtung, daß bestimmte Bastardierungen — im Gegensatze zu dem so vielfach konstatierten, regulären Verhalten, also entgegen der zu hegenden Erwartung — in F wesentliche Abweichungen in der zahlenmäßigen Vertretung der einzelnen Kombinationen hervortreten lassen. Die Verteilung der Einzelfaktoren auf die verschiedenen Gameten erfolgt offenbar nicht frei, sondern erscheint eingeschränkt durch eine gewisse Beziehung bestimmter Erbeinheiten, so daß nicht mehr alle überhaupt möglichen Kombinationen in gleicher Anzahl gebildet werden oder erhalten bleiben, sondern einzelne seltener auftreten als andere, u. zw. in einem bestimmten Inäquivalenzverhältnisse — beispielsweise AB Ab aB ab nicht wie 1 1 1 1 (Mendeln ohne Korrelation), sondern wie 1 : n n 1 (Spaltung mit Korrelation). Im Grenzfalle fehlen bestimmte Kombinationen überhaupt vollständig — so in F_2 der Bastardierung weiße glatte Fahne („Emily Henderson") × weiße gerollte Fahne („Blanche Purpee") der Duftwicke die Verbindung rote gerollte Fahne, obwohl F_1 purpurn, glatt blüht, während F_2 purpurn glatt wie gerollt, weiß glatt und gerollt, rot glatt umfaßt.

download unter www.biologiezentrum.at

Die Koppelung wie die Repulsion kann sehr verschiedene Grade zeigen, von voller Freiheit durch alle Stufen von Relativität oder Beschränkung bis zu absoluter Bindung oder Ausschließung gehen. Eine analoge, abgestufte Verschiedenheit ergibt sich schon bei spontaner Variation für das gegenseitige Verhalten gewisser Eigenschaften, z. B. Korngröße und Stickstoffgehalt der Gerste, wenn man der Reihe nach einzelne Elementarformen oder Linien untersucht. Neben solchen mit strenger Korrelation der geprüften Eigenschaften finden sich solche mit bloß relativer, zudem abgestufter Korrelation, endlich auch einzelne Korrelationsbrecher (Johannsen). Ganz Analoges ergibt sich für die Faktorenverknüpfung bei Vererbung bzw. Spaltung. Dieser Umstand erschwert allerdings — von anderen analog wirkenden Momenten abgesehen — die zuverlässige Aufstellung von Korrelationen sehr; für die nach dem Verhalten bei Spontanvariation erschlossene Korrelationsaufstellung bildet die planmäßige Bastardierung ein wichtiges Prüfmittel. Hier genüge es, auf dieses in neuester Zeit viel, aber nicht immer mit der gebotenen Kritik behandelte Arbeitsgebiet hinzuweisen. — Nur ein Spezialproblem sei noch anhangsweise erwähnt — die Frage, warum in dem einen Falle ein direkter, korrespondierender Einfluß des Pollens auf Farbe, Größe oder Form des Samens (sog. Samenxeniodochie) zu erkennen ist, in dem anderen jedoch vermißt wird, und das väterliche Merkmal erst in der F_1- oder gar erst in der F_2-Generation hervortritt. Erwähnt sei nur die Gelbfärbung der Bastardierungsprodukte an einer grünsamigen Erbsenrasse nach Bestäubung mit einer gelbsamigen (Mendel) sowie die Vergrößerung der Bohnen an einer schnürhülsigen, kleinsamigen Rasse nach Bestäubung mit einer großsamigen, gefolgt von Aufspaltung nach einzelnen Samen an einer und derselben F_1-Pflanze, also Polymorphie der zweiten Samengeneration. Hier besteht selbständige Vererbungsweise des betreffenden Samenmerkmales. Für den entgegengesetzten Fall von abhängiger Vererbungsweise unter Ausschluß von sog. Samenxenien ist eine Einflußnahme bestimmter somatischer Zellen der Mutterpflanze auf die Eizellen bzw. Samenknospen durch innere Sekretion oder endokrine Chemorelation zu vermuten (E. Tschermak).

IV.

Eine spezielle Bearbeitung und Förderung hat endlich die Zytologie der Vererbung in Parallele zu den Tatsachen und Theorien des Mendelismus, zumal zu der früher behandelten Korrelationslehre, erfahren. Es würde zu weit führen, hier das vielbehandelte Problem näher zu erörtern, ob ein bestimmter Teil des zellularen Lebenssystems als eigentliche Vererbungssubstanz (Idioplasma), d. h. als Träger der primären Differenzierungsursachen anzusehen ist, ob diese Rolle ausschließlich oder — was wahrscheinlicher — hauptsächlich dem Zellkern zukommt und

sich auf dessen Teilungsschleifen (Chromosomen) beschränkt. Speziell für die mendelnden Eigenschaften wird dies mehrfach angenommen (so von E. Baur), wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß, wie oben erwähnt, das Nicht-Mendeln ein bloß äußerliches, phänotypisches sein kann (A. Tschermak).

Sehr verbreitet und gewiß durch die Mendelsche Selbständigkeit der Faktoren nahegelegt (wenn auch nicht erzwungen!) ist ferner die Vorstellung, daß den erschlossenen, einzelnen Genen gesonderte Korpuskeln im Kern bzw. in den Chromosomen entsprächen, welche man etwa mit deren färbbaren, granulären Formbestandteilen, den Chromiolen, identifizieren könnte. Es darf nicht verschwiegen werden, daß eine solche Gleichsetzung von Gen und Korpuskel bzw. Chromiol vom Standpunkte der Physiologie relativ roh und funktionell wenig erschöpfend zu nennen ist, zumal da sie zu einer vorschnellen Verknüpfung von zytologischen Befunden und Vererbungserscheinungen und zur Befriedigung an einem bloßen genentopographischen Registraturschema verleitet. Schon für die Voraussetzung einer genotypischen Ungleichwertigkeit der einzelnen Kernschleifen einer Gamete (speziell der Autochromosomen weniger allerdings der Heterochromosomen), ebenso für deren Individualität und Persistenz fehlen m. E. noch strenge Beweise. Ebenso ist (mit Tischler) davor zu warnen, die in gewissen Fällen beobachtete, in anderen aber sicher fehlende Überkreuzung der Kernschleifen, die sog. Chromosomenkonjugation oder Chiasmatypie, einfach als Ausdruck und Erklärung der Neukombinierung, des sog. crossing over der einzelnen Gene zu betrachten. Auch besteht keine Berechtigung, den Zeitpunkt der Mendelschen Spaltung, d. h. der inäqualen Sonderung der Faktorenkombinationen in einer heterozygotischen Gametenstammzelle unbedingt mit der Reduktionsteilung zusammenfallen zu lassen (wie dies Morgan tat, dem Bateson und Haecker widersprachen). Gewiß gestattet eine solche Annahme die Aufstellung sehr anschaulicher, bestrickender Schemata (beispielsweise durch E. Baur).

Zu besonders weitgehenden Parallelschlüssen zwischen Vererbungsweise und Kernstruktur haben die Korrelationsstudien geführt. So wurde die Hypothese aufgestellt (Morgan), daß absolut gekoppelte Faktoren im selben Kernschleifenabschnitt, hingegen abnehmend relativ gekoppelte zwar im gleichen Chromosom, jedoch in verschiedenen Kernabschnitten und zwar in wachsendem Abstand lokalisiert seien, während völlig selbständige Gene verschiedenen Kernschleifen angehören sollten. Die als Chromo- oder Karyomere bezeichneten Kernschleifenabschnitte sollen unteilbare Genenkomplexe, wahre Einheiten repräsentieren und nur im ganzen ausgetauscht werden können. Nach diesem System ließen sich topographische Karten der vier Gameten-Chromosomen der Taufliege (Drosophila melanogaster — Morgan und seine Schüler), ähnlich der 8 Haploidkernschleifen

download unter www.biologiezentrum.at

des Löwenmaules (Baur) konstruieren, wobei als Maßeinheit für die Distanzen der Gene im Chromosom jener Abstand angenommen wird, welcher gerade 1% Austausch liefert. Allerdings stößt die Deduktion eines solchen linearen Registraturschemas (im Sinne Morgans) alsbald auf gewisse Schwierigkeiten. Als erste Folge der oben formulierten Hypothese ergibt sich, daß die Zahl der reinlich mendelnden, d. h. voneinander vollkommen unabhängigen genotypischen Differenzpunkte zweier bastardierter Formen, also die Zahl der Koppelungsgruppen, der haploiden Kernschleifenzahl entsprechen muß. Demgegenüber ist es jedoch wahrscheinlich, daß bei vielen Formen, besonders bei solchen mit niedriger Chromosomenzahl, die erstere Zahl erheblich größer sein dürfte als die letztere, was beispielsweise für die Erbse mit 7 Kernschleifen bereits sichergestellt ist (Ch. E. Allen). Des weiteren ergeben sich zwischen den einzelnen Individuen erhebliche Unterschiede bezüglich des Umfanges des Überkreuzungsaustausches, so daß der Austausch nicht einfach proportional gesetzt werden kann dem Genenabstand (Detlefsen). Für die einzelnen Linien von stufenweise verschiedener Korrelation würde sich eine ganz verschiedene Chromosomentopographie ergeben.

Bei diesem Stande der Kenntnisse können wir in der Annahme einer rein chromosomialen Lokalisation und einer charakteristischen Topographie substantiierter Erbeinheiten nur ein Als-Ob-Schema erblicken, welches für anschauliche Darstellung sowie in heuristischer Beziehung unleugbare Vorzüge besitzt, jedoch zugleich zahlreiche unerwiesene Voraussetzungen erfordert und manche bedenkliche Folgen mit sich bringt. Der Wahrheitsgehalt der genotopischen Hypothese muß, zunächst wenigstens, als sehr problematisch bezeichnet werden.

Am annehmbarsten ist die Verknüpfung solcher Faktoren, welche gewissen Eigenschaften von geschlechtsbeschränkter Vererbungsweise zugrunde liegen, mit dem Besitz sog. Heterochromosomen (Henking, Montgomery u. a.), d. h. Kernschleifen, welche nur einem Teil der Geschlechtszellen zukommen bzw. einem anderen derselben fehlen (Digamese) und deren doppelte Einbringung in die Zeugungszelle über das „Geschlecht" des Produktes entscheidet (Chromosomentheorie der Geschlechtsbestimmung nach E. B. Wilson). Die geschlechtsbeschränkten Eigenschaften werden auf Gene im X-Chromosom zurückgeführt, doch entbehrt auch ein bei der X-freien Halbzahl der einen Geschlechtszellart eventuell vorkommendes Y-Chromosom nicht jedes Faktorengehaltes (Federley, Goldschmidt). Es genüge, hier einerseits an den häufigen Begonia- oder Drosophilatypus zu erinnern, bei welchem das Weibchen aus Verschmelzung gleichveranlagter Gameten hervorgeht, also 2 X-Chromosomen trägt, also diesbezüglich homozygotisch ist und nur einerlei Eizellen liefert, hingegen das Männchen nur 1 X-Chromosom trägt, also diesbezüglich hetero-

download unter www.biologiezentrum.at

zygotisch ist und zweierlei Arten von Spermien produziert — eine „gynephore" mit dem X-Chromosom und eine „androphore" ohne X-Chromosom, ev. mit einem Y-Chromosom als Ersatz dafür. Diesem für sehr viele Insektenklassen (außer den Schmetterlingen) sowie für Nematoden sicher nachgewiesenen Typus scheint auch der Mensch anzugehören. Auf der anderen Seite steht der Abraxastypus mit weiblicher Digamese bzw. Heterozygotie der Weibchen bei Homozygotie der Männchen; er gilt für die Seeigel (Baltzer) und Schmetterlinge (Seiler), vielleicht auch für Vögel. Bei beiden Typen bestehen je nach Einfachheit oder Multiplizität des X-Chromosoms, Vorkommen oder Fehlen eines Y-Chromosoms mehrere Untertypen oder Klassen. Aber auch auf diesem Gebiete bleiben noch viele Lücken durch mühevolle Experimente auszufüllen. Doppelt schädlich wäre es darum, das Gebäude der Spekulation vorschnell fertig zu machen oder auch nur als fertig erscheinen zu lassen! Auf jeden Fall aber hat das Korrelationsproblem, obwohl es eine wesentliche Einschränkung der ursprünglichen Lehre Mendels mit sich brachte, ein neues, fruchtbares Arbeitsgebiet für den Mendelismus eröffnet. Die Beobachtungstatsachen behalten ihren Dauerwert, mag auch ihre theoretische Fassung und Deutung naturnotwendig wechseln. Die Idee der Erbeinheiten und der Spaltung ist und bleibt Mendels Großtat, sein Lebenswerk überhaupt ein monumentum aere perennius!

Nur in Parenthese sei es gestattet, auf die von mir anderweitig veröffentlichten Darstellungen und Untersuchungen auf dem Gebiete des Mendelismus bzw. der Bastardierung zu verweisen:

1. Die neueren Anschauungen über die Entstehung der Arten. (Vortrag im Verein der Ärzte in Halle a. S. Münch. Med. Wochenschrift 1904. Nr. 8.
2. Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Biol. Zentralblatt 30, Nr. 19, S. 641—646, 1910.
3. Gleicher Titel. Umschau 14. Jg., Nr. 39, S. 764—766, 1910.
4. Über Abänderung an Kanarieneiern durch Bastardierung. Urania (Wien) 5. Jg. Nr. 1, S. 2—4. 1910.
5. Über die Entwicklung des Artbegriffes. Tierärztl. Zentralbl. Wien. 34. Jg., Heft 23, S. 4—8, 1910.
6. Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Pflügers Arch. Bd. 148, S. 367—395, 1913 (ausführliche Publikation).
7. Die führenden Ideen in der Physiologie der Gegenwart. Münch. med. Wochenschr., 1913, Nr. 42.
8. Über die Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbenänderung (Farbxenien und Farbentelegonie). Biol. Zentralblatt Bd. 35, S. 41—73, 1915.
9. Über die Wirkung der Bastardierung auf die Vogeleischale. Prager med. Wochenschr., Bd. 40, Nr. 22, 1915.
10. Gibt es eine Nachwirkung hybrider Befruchtung (sogenannte Telegonie)? Deutsche Landw. Presse, Jg. 1915, Nr. 54.
11. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über deren Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der An-

download unter www.biologiezentrum.at

lagenschwächung oder Genasthenie). Biolog. Zentralblatt Bd. 37, S. 217—277. 1917.
12. Der gegenwärtige Stand des Mendelismus und die Lehre von der Schwächung der Erbanlagen durch Bastardierung. Potonié-Miehes Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F. Bd. 17, Nr. 34, 1918.
13. Über den Einfluß von Bastardierung auf die Entfaltungsstärke gewisser Erbanlagen. Dexlers Tierärztl. Arch. Bd. 1, Nr. 1, 1912.
14. Über die Erhaltung der Arten. Biol. Zentralblatt, Bd. 41, Nr. 7, S. 304—329, 1921.
15. Allgemeine Physiologie. 1. Band, 2. Teil, speziell Kap. V, 2. Abschnitt V: Bedeutung des Zellkerns für die Vererbung. S. 682—696. Berlin, Springer 1923.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 71

Autor(en)/Author(s): Tschermak Armin Eduard Gustav

Artikel/Article: Gregor Mendel zum Gedächtnis 29-44