

Die Spezies, ein konventioneller oder naturbedingter Begriff*)

Von HERBERT LAMPRECHT

Systematik oder Taxonomie, d. h. die systematische Ordnung der Organismen mit Hinblick auf ihre natürliche Verwandtschaft, wäre ohne die Möglichkeit systematische Einheiten zu erkennen kaum denkbar. Eine eindeutige Definition der systematischen Einheiten wurde auch eifrig angestrebt, verblieb aber bis heute recht problematisch. Unter diesen Einheiten beschäftigte man sich immer wieder am meisten mit der Art. Der Grund hierfür lag in der Erkenntnis, daß Arten gleichwie höhere systematische Einheiten in viel vollkommenerer Weise gegeneinander abgegrenzt sind als niedrigere, der Art untergeordnete Einheiten (Subspezies, Varietäten, Aberrationen).

Die Methoden der Systematik sind allgemein bekannt. Abgesehen von systematisch niedrig stehenden Organismen, können die Arten — wenn wir z. B. an die Phanerogamen denken — zum allergrößten Teil auf Grund von morphologischen Merkmalen gruppiert werden. Es gilt hierbei, möglichst große Populationen verschiedenster Herkunft zu vergleichen und für diese allein kennzeichnende Merkmale oder Merkmalskombinationen zu finden. Jede Art erscheint von den mit ihr nächstverwandten Arten durch wenigstens ein sicheres, d. h. genügend konstantes Merkmal getrennt. Ferner kann allgemein festgestellt werden, daß solche artentrennende Merkmale oft in zahlreichen, mehr oder weniger nahe miteinander verwandten Gattungen wiederzufinden sind. Und binnen einer artenreichen Gattung sind für die einzelnen Arten häufig verschiedene Kombinationen einer gewissen, begrenzten Anzahl von Merkmalen kennzeichnend. Dasselbe gilt auch für die nächsthöheren systematischen Einheiten, Untergattungen und Gattungen größerer Familien.

Die nun erwähnte Erscheinung, daß gewisse konstante Merkmale in verschiedenen und nicht selten zahlreichen Kombinationen als Grundlage für die Trennung von Arten, Untergattungen und Gattungen dienen können, ermöglichte es auch, diese zum größten Teil in dichotomischer Weise zu gruppieren, so wie wir dies in Bestimmungstabellen ausgewertet finden; z. B. Blätter kahl bzw. behaart, Blättchen eiförmig bzw. umgekehrt eiförmig, Infloreszenz unverzweigt bzw. verzweigt. Drei solche Merkmalspaare geben acht, zehn geben 1024 Kombinationen usw.

Bei einem Studium der dichotomischen Verteilung artentrennender Merkmale findet man aber auch, teils daß es Lücken gibt, d. h. es fehlen gewisse Merkmalskombinationen, teils daß man mitunter zu einer drei- bis mehrgabeligen Aufteilung von Merkmalen gezwungen wird. Die Ursachen dieser Erscheinung sind genanalytisch binnen der Art leicht klarzulegen. Die Wirkung gewisser Gene (Genallelen) kann durch die Wirkung anderer Gene, bzw. durch die übrige genotypische Konstitution unterdrückt werden, eine Erscheinung, die als Epi- bzw. Hypostasie bezeichnet wird. Das Vorhandensein von multiplen Allelen, d. h. das Auftreten eines Genes in der Form von mehr als zwei Genallelen, kann zur Folge haben, daß die dichotomische Gruppierung durch eine mehrgabelige ersetzt werden muß. Und schließlich ist zu beachten, daß es zahl-

*) Vortrag, gehalten im Naturwissenschaftlichen Verein für Steiermark am 20. Mai 1953.

reiche Fälle gibt, in denen gewisse Genkombinationen nicht konkurrenzfähig sind, und dann im Kampf ums Dasein in der Natur nicht realisiert, oder nach ihrem eventuellen Auftreten bald ausgemerzt werden. Diese Abhängigkeit von den Umweltverhältnissen dürfte im Zusammenhang mit den wiederholten größeren Veränderungen dieser in geologischen Zeiträumen gleichfalls zur Ausmerzung einer nicht geringen Anzahl von Merkmalskombinationen (Arten) geführt haben. Die vorstehend angeführten Erscheinungen scheinen mir das Bild von systematischen Einheiten wie Arten, Untergattungen und Gattungen direkt erwarten zu lassen.

Es fragt sich nun, welche physiologischen Kräfte für die Ausbildung solcher artentrennender Merkmale bzw. Merkmalskombinationen verantwortlich gemacht werden können. Kein Zweifel kann darüber bestehen, daß alle diese Merkmale erblich bedingt sind. Soweit bisher bekannt, können in den Organismen folgende drei verschiedenen Elemente bzw. Träger von Substanzen als für die Vererbung von Merkmalen verantwortlich gemacht werden:

1. Gene, d. h. Erbinheiten,
2. Chromosomenstruktur, und
3. Plasmabestandteile.

Die Ergebnisse genanalytischer und zytologischer Untersuchungen geben diesbezüglich Bescheid.

Plasmatische Unterschiede können in reziproken Kreuzungen (d. h. mit **A** bzw. **B** als Mutter) zwischen Arten (also $A \times B$ bzw. $B \times A$), aber bisweilen auch zwischen Rassen ein und derselben Art, zu phänotypisch verschiedenen Bastarden führen. Dies besagt, daß derselbe Genotypus in verschiedenem Plasma nicht zum gleichen Ergebnis zu führen braucht. Bei Kreuzung zwischen wirklichen Arten scheint dies stets der Fall zu sein.

Die Wirkung ein und desselben Genotypus in verschiedenem Plasma bekundet sich meistens in einer Abänderung der Dominanzverhältnisse (vgl. z. B. LAMPRECHT 1948; *Phaseolus vulgaris* \times *coccineus* und reziprok), zum Teil wird auch der Grad der Fertilität beeinflußt und in anderen Fällen wiederum treten in der einen Richtung Hemmungserscheinungen auf. Solche sind u. a. bei *Epilobium* von MICHAELIS (z. B. 1929, 1939, 1949) eingehend studiert worden. Ferner hat sich gezeigt, daß die Wirkung desselben Genotypus in verschiedenem Plasma in gewissen Fällen auch von den Umweltverhältnissen abgeändert werden kann. So konnte z. B. in einer *Epilobium*-Kreuzung, in der die Bastarde in der einen Kreuzungsrichtung verzwert waren, dieser Zwergwuchs durch Abänderung der Wuchsbedingungen (Temperatur, Licht) hochgradig normalisiert werden (MICHAELIS 1949).

Qualitativ abweichende Merkmale, wie sie für die Artunterschiede charakteristisch sind, scheinen aber durch die Einlagerung desselben Genotypus in verschiedenes Plasma nicht bedingt zu werden. Eine plasmatische Ursache allein kann demnach für arttrennende Merkmale nicht verantwortlich gemacht werden. Wohl aber kann die Beschaffenheit des Plasmas für die Barriere zwischen Arten von großer Bedeutung sein. Wie schon erwähnt, zeigen nämlich Kreuzungen, daß wirkliche Arten stets verschiedenes Plasma haben.

Als zweiter Punkt wurde die Chromosomenstruktur als mögliche Ursache für die Ausbildung artentrennender Merkmale angeführt. In diesem Zusammenhang ist hierunter zu verstehen, daß die Anordnung der Gene in den Chromosomen eine verschiedene ist. Nicht hierher zu rechnen sind demnach Verdopplungen des ganzen Chromosomenbestandes oder einzelner Chromosomen bzw. Additionen verschiedener Chromosomenbestände, d. h. Auto-, Aneu- bzw. Allo-

ploidie. Strukturveränderungen in den Chromosomen scheinen nur quantitative Unterschiede verursachen zu können. In einzelnen Fällen sind diese deutlicher, in den meisten Fällen sind sie kaum oder überhaupt nicht feststellbar. Mit ebendiesem Ergebnis sind von mir wenigstens sechs verschiedene Strukturtypen von *Pisum* studiert worden (vgl. z. B. LAMPRECHT 1951). Bei Kreuzung von Linien mit verschiedenem Strukturtyp resultieren mehr oder weniger sterile Bastarde. Handelt es sich um eine einfache Translokation, so bekommt man 25prozentige Sterilität (es ist hier stets Gametensterilität in beiden Geschlechtern gemeint), ein gegenseitiger Austausch je eines Stückes zweier Chromosomen (Interchange) führt zu 50prozentiger Sterilität. In komplizierteren Fällen mit Strukturunterschieden in mehr als zwei Chromosomen kann in *Pisum*-Kreuzungen bis zu etwa 90 % Sterilität erhalten werden. Bei der Analyse von Kreuzungen geben sich die Unterschiede in der Chromosomenstruktur teils in abweichenden Koppelungsverhältnissen teils darin bekannt, daß dieselben Gene (Genallelen) bei Lage in verschiedenen Chromosomen eine etwas verschiedene Wirkung zeigen können (Positionseffekt). Häufig ist auch dies nicht der Fall.

Diese Erscheinungen im Zusammenhang mit verschiedener Chromosomenstruktur, aber gleichem Genenbestand (nicht zu verwechseln mit gleicher genotypischer Konstitution) berechtigen zu folgenden zwei Satzesätzen:

1. Unterschiede in der Struktur der Chromosomen allein (also ohne abweichenden Genenbestand) können nicht für die Ausbildung von artentrennenden Merkmalen verantwortlich gemacht werden.
2. Der Grad der Sterilität von Bastarden kann nicht als Charakteristikum dafür anerkannt werden, daß es sich um Bastarde zwischen wirklichen Arten handelt. (Dagegen zeigt volle Fertilität an, daß es sich nicht um einen wirklichen Artbastard handeln kann.)

Beide diese Erscheinungen kommen binnen der Art vor, so z. B. bei *Pisum*, wie bereits oben erwähnt, bei *Hordeum* und vielen anderen Arten. Es gibt sogar Fälle, wo eine Kreuzung binnen der Art (z. B. bei *Hordeum vulgare*; s. WIEBE 1934) letale Bastarde liefert, die nach wenigen Wochen absterben.

Da weder plasmatische Unterschiede noch solche der Chromosomenstruktur allein für die Ausbildung der artentrennenden Merkmale verantwortlich gemacht werden können, verbleibt also nur eine durch Gene bedingte Grundlage. Daß es zwischen Arten genisch bedingte Unterschiede geben muß und daß die hierfür verantwortlichen Gene in irgendeiner Weise eine unüberbrückbare Artbarriere bedingen, wird allgemein angenommen. Dagegen war man sich bisher über die Beschaffenheit dieser genischen Grundlage im Unklaren. Von mehreren Seiten wurde hierfür ein artspezifisches, sog. balanziertes Genensystem, ein Zusammenwirken einer größeren Anzahl von Genen angenommen, ohne daß man aber hierfür experimentelle Beweise durch die Auflösung eines solchen Systems hätte beibringen können.

Ausschließlich auf Grund von Überlegungen könnten diesbezüglich folgende drei Annahmen gemacht werden:

1. Eine Art unterscheidet sich von der ihr nächstverwandten dadurch, daß sie ein Gen besitzt, das der anderen Art fehlt. Hierbei soll es sich also nicht um ein Genallel, d. h. A oder a, sondern um das Gen A überhaupt handeln. Dieses könnte mit dem Plasma oder mit den übrigen Genen der nächstverwandten Art unvereinbar sein.
2. In der einen Art kommt nur das eine Allel eines artentrennenden (sog. interspezifischen) Gens vor, in der anderen Art nur das andere Allel; d. h. A ist der einen Art eigen, a nur der anderen Art.

3. Für jede Art gibt es ein artspezifisches, sog. balanziertes Genensystem.

Die ersten beiden Annahmen, die An- bzw. Abwesenheit eines artentrennenden Gens bzw. eines Genallels eines interspezifischen Gens stehen mit der Erscheinung der Dichotomie in guter Übereinstimmung. Ein balanziertes Genensystem scheint mit dieser dagegen nicht in Einklang gebracht werden zu können. Bescheid in dieser Hinsicht gibt das Experiment, nämlich die vollständig durchgeführte Analyse einer Kreuzung zwischen zwei nächstverwandten, aber wirklichen Arten.

Zu diesem Zweck wurden von mir zwei Artkreuzungen studiert. Seit 1928 die Kreuzung *Phaseolus vulgaris* × *coccineus* in beiden Richtungen und seit 1945 *Chrysanthemum carinatum* × *coronarum* und reziprok. Beide haben zum gleichen Ergebnis geführt.

Phaseolus vulgaris war lange nur als Kulturpflanze bekannt. Seit einiger Zeit konnten mehrere Forscher über Funde von wildwachsenden *Ph. vulgaris*-Rassen berichten. So machte BURKART (1941 und 1943) als erster solche Funde in den Wäldern der Ausläufer der Anden zwischen Tucuman in Argentinien und Bolivien (in Höhenlagen von 500 bis 2000 m) bekannt. NORVELL (s. J. CLAUSEN 1950) fand 1947 mit Hilfe eingeborener Indianer am Hochplateau von Mexico bei Oaxaca *Ph. vulgaris* zahlreich wildwachsend. WEISAETH (Arbeit in Druck) hat 1949 wilde *Ph. vulgaris* in den Wäldern westlich von Tucuman in einer Höhe von 1000 bis 1600 m eingesammelt. Sowohl NORVELL wie WEISAETH haben Kreuzungen zwischen ihren Wildformen und von mir gelieferten Test-Linien ausgeführt und vollständige Fertilität sowie normale Spaltung in abweichenden Eigenschaften gefunden. Damit war die Conspezifität der wildwachsenden mit den kultivierten Bohnen bewiesen. Von beiden diesen Forschern habe ich Material ihrer Wildformen erhalten und ein Studium von Kreuzungen bis in F₃ bestätigte ihre Befunde. Es sei auch erwähnt, daß die Merkmale der Wildformen ganz binnen der Variationsbreite der Kulturformen zu liegen kommen. BURKART 1953 hat vor kurzem die in Argentinien ange-troffene Wildform unter dem Namen *Phaseolus aborigineus* beschrieben. *Ph. coccineus* ist aus dem tropischen Amerika seit langem wildwachsend bekannt.

Die Artkreuzung *Ph. vulgaris* × *coccineus* gelingt mit *vulgaris* als Mutter leicht, in umgekehrter Richtung dagegen nur sehr schwierig. Es müssen sehr robuste *vulgaris*-Linien, am besten aus der Kreuzung *vulgaris* × *coccineus* ausgeselene, benutzt werden. Hierzu kommt überdies, daß bei der Entwicklung der Bastardsamen erhebliche (wahrscheinlich durch das artfremde Plasma bedingte) Störungen auftreten, so daß schließlich nur höchstens 1 Promille der Befruchtungen zu entwicklungsfähigen Samen führt (vgl. LAMPRECHT 1948).

Diese Artkreuzungen, die während über 20 Jahren mit insgesamt etwa 350.000 Individuen durchgeführt worden sind, ergaben folgendes. Die F₁-Pflanzen, also die Artbastarde, sind in den trennenden Merkmalen der Elternarten teils intermediär, teils *coccineus*, teils *vulgaris* nahestehend. Zwei der arttrennend aufgefaßten Eigenschaften, Narbenform und Keimblattstellung sind typisch intermediär. Die Narbe von *vulgaris* ist auf der Innenseite, die von *coccineus* auf der Außenseite der Griffelspirale herablaufend, die des Bastardes ist mützenförmig. Die Keimblattstellung von *vulgaris* ist epigäisch, die von *coccineus* hypogäisch, die des Bastardes ist intermediär, etwa an der Bodenoberfläche. Mit *vulgaris* als Mutter ist die Hülsenform der von *coccineus* sehr nahestehend, breit und schräg geriefelt, mit *coccineus* als Mutter ist sie *vulgaris* nahestehend, also ein typischer Dominanzwechsel bei Einlagerung ein und desselben Genotypus in verschiedenes Plasma. Ähnlich verhält es sich mit der

Sterilität der Bastarde; mit *vulgaris* als Mutter ist diese sehr hoch, etwa 99 %, mit *coccineus* als Mutter dagegen mäßig (s. LAMPRECHT 1948).

Die Beschaffenheit der F₁-Generationen in beiden Kreuzungsrichtungen dürfte folgendes beweisen:

1. Die Eltern besitzen stärkere plasmatische Unterschiede, denn reziproke Kreuzungen zwischen denselben Individuen geben deutlich abweichende Merkmale.
2. Sämtliche Genallelen der Elternarten sind, wie die Eigenschaften zeigen, im Bastard anwesend; es fand demnach keine Elimination von eventuell mit dem artfremden Plasma nicht verträglichen Genen statt. Also auch eventuelle artentrennende Gene sind mit dem artfremden Plasma und Genenbestand verträglich und werden von Zellteilung zu Zellteilung Hunderttausende Male störungsfrei reproduziert.

Die F₂ und höheren Generationen (bis F₁₆) spalteten in etwa 80 Genen. Die Ergebnisse der genanalytischen Studien zeigen, daß die Allelen sämtlicher Gene mit Ausnahme von zwei von der einen Art in die andere überführt und in homozygoten, normal fertilen Nachkommen erhalten werden können. Die zwei Ausnahmen betreffen die Narbenform und die Keimblattstellung. In F₂ wurde hierfür folgende Spaltung beobachtet:

Mit *vulg.* als ♀: 1 *vulg.*-Typ: 2 Bastard-Typ: 0,03—0 ± steriler *cocc.*-Typ.
Mit *cocc.* als ♀: 1 *cocc.*-Typ: 2 Bastard-Typ: 0 *vulgaris*-Typ.

Das Zahlenverhältnis 1:2 ist infolge häufigen Auftretens von physiologisch schwachen und oft zu früh absterbenden Individuen nicht selten stark gestört. Diese Spaltungen gelten für beide artentrennenden Merkmale, Narbenform und Keimblattstellung. Die Nachkommen der mit *vulgaris* als ♀ erhaltenen wenigen ± sterilen Individuen mit *coccineus*-Merkmal gaben stets dasselbe Resultat wie in F₂, d. h. niemals fertile Individuen mit den artfremden Merkmalen; die Versuche wurden 16 Jahre wiederholt. Mit *coccineus* als ♀ wurde auch unter vielen Tausenden von Nachkommen nicht ein einziges Individuum mit den beiden in Frage stehenden *vulgaris*-Merkmalen erhalten.

Mit Hinblick auf die oben angeführte Spaltung, sowie daß auch in höheren Generationen niemals normal fertile Pflanzen mit einem oder beiden dieser artentrennenden Merkmale erhalten werden konnten, wurde der Schluß gezogen, daß die in Frage stehenden Merkmale durch Gene bedingt werden, deren Allelen auf verschiedene Arten verteilt sind und die nicht oder nur mit Sterilität als Folge in eine andere Art überführt werden können. Wegen der Verteilung der Allelen solcher Gene auf verschiedene Arten habe ich sie als interspezifisch bezeichnet. Damit ist eine vollkommen unüberbrückbare Artbarriere auf genischer Grundlage nachgewiesen.

Es ergeben sich nun unmittelbar bedeutungsvolle Fragen in bezug auf die Reproduktion der Allelen dieser Gene (und wohl auch von Genen überhaupt), in bezug auf die Nichtentwicklung bzw. Nichtentstehung von in diesen artfremden Allelen homozygoten Zygoten und damit mit Hinblick auf den näheren Mechanismus zur Aufrechterhaltung der Artbarriere. Mit *coccineus* als Mutter wurde, wie wir gesehen haben, niemals auch nur eine einzige Pflanze mit den *vulgaris*-Merkmalen, also mit Homozygotie in dem oder den artentrennenden, interspezifischen Genen erhalten. Wohl aber wurden in diesen Genen heterozygote Individuen, also mit den intermediären Merkmalen angetroffen. Nach der Reduktionsteilung bzw. nach der Befruchtung auf F₁ unterblieb die Entwicklung jeder Zygote, die in den artfremden Allelen homozygot war. In der haploiden Phase scheint demnach etwas verloren gegangen zu sein, das für die Reproduktion

tion der artfremden Allelen interspezifischer Gene bei Homozygotie in diesen erforderlich ist. Alle übrigen Gene konnten in F_2 und höheren Generationen im homozygoten Zustand wiedergefunden werden. In den interspezifischen Genen heterozygote Individuen traten jedoch unter den Nachkommen ebensolcher immer wieder auf.

Aus den oben besprochenen Erscheinungen können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. In den F_1 -Individuen (Artbastarden) muß es Stoffe geben, die die Reproduktion der artfremden Allelen ermöglichen. — Die intermediäre Form der beiden artentrennenden Merkmale beweist, daß die in Frage stehenden Allelen anwesend sind.
2. Bei Homozygotie in artfremden Allelen sind die Zygoten nicht entwicklungsfähig, weshalb die in Frage stehenden Stoffe hier zu fehlen scheinen. — Dies wird durch die Zusammensetzung der F_2 und höheren Generationen bewiesen.
3. Bei Heterozygotie in interspezifischen Genen findet die Reproduktion dieser Stoffe statt, was zur Folge hat, daß in diesen Genen heterozygote Nachkommen immer wieder erhalten werden können. Diese sind aber stets mehr oder weniger steril.
4. Die bisherige Ansicht, daß den Genen (Genallelen) Selbstreproduktionsvermögen zukommt, kann nicht aufrecht erhalten werden, denn bei Homozygotie verlieren die Allelen von interspezifischen Genen dieses Vermögen in artfremdem Plasma, behalten es aber bei Heterozygotie. — Ein Vergleich zwischen F_1 , F_2 und höheren Generationen zeigt dies. Die Synthese der Gene muß demnach von bestimmten anderen Stoffen abhängig sein.
5. Die zur Reproduktion der Gene erforderlichen Stoffe müssen in den Chromosomen liegen, da sie mit dem männlichen Kern eingeführt werden. Im Plasma können diese Stoffe nicht liegen, wofür das verschiedene Ergebnis bei Homo- und Heterozygotie im gleichen Plasma beweisend ist.
6. Diese für die Reproduktion der Gene erforderlichen, im Kern gelegenen Stoffe habe ich als Progene bezeichnet, ihre Gesamtheit als Progenom.
7. Die Erneuerung der Progene, ihre Synthese, erfolgt nur einmal je Generation, und zwar im haploiden Stadium (bei Phanerogamen). — Im artfremden Plasma unterbleibt die Synthese der Progene.
8. Da die Reproduktion von artfremden Allelen bei Heterozygotie stattfindet, mache ich die Annahme, daß diese durch eine substituierende Wechselwirkung zwischen dem artfremden Genallel und dem Progen für das entsprechende arteigene Genallel erfolgt. — Im Zusammenhang hiermit könnte man vielleicht zur Annahme neigen, daß die Anwesenheit des artfremden Genallels allein genügen könnte, um das Plasma zur Abgabe der für die Reproduktion der Gene erforderlichen Stoffe zu veranlassen. Aber dann wäre es unerklärlich, weshalb dies bei Homozygotie im artfremden Allel nicht auch der Fall sein sollte.

Durch den vorstehend besprochenen Mechanismus wird eine vollkommene, unüberbrückbare Barriere zwischen wirklichen Arten aufrecht erhalten.

Mit Hinblick auf diesen Mechanismus ergibt sich die Frage, wieso es in

der Kreuzung mit *vulgaris* als Mutter überhaupt zur Entstehung von, wenn auch stets mehr oder weniger sterilen, Pflanzen mit den artentrennenden *coccineus*-Merkmalen (also mit Homozygotie) kommen kann. Die Antwort ist, daß mit dem *coccineus*-Kern in solchen Fällen etwas Plasma mit in die Zygote gelangt ist und dieses *coccineus*-Plasma enthält ja die Stoffe, die für eine Reproduktion der *coccineus*-Progene erforderlich sind. — Histologisch konnte festgestellt werden, daß die Synergiden im Embryosack von *vulgaris* nicht immer imstande sind, die für diese Spezies zu große Plasmamasse von *coccineus* aufzufangen. Die Pollenkörner von *coccineus* sind gut 50 % größer als die von *vulgaris* (als Volumen berechnet). Mit *coccineus* als Mutter kommt dies offenbar nicht vor, denn diesfalls wurden keine Nachkommen mit dem artfremden Merkmal erhalten. Aber die *coccineus*-Synergiden sind auch im Verhältnis zu der Plasmamasse von *vulgaris*-Pollenschläuchen reichlich groß.

Ein direkter Beweis dafür, daß *coccineus*-Plasma wirklich in die Zygote gelangt, konnte dagegen mit den mir zur Verfügung stehenden Methoden nicht erbracht werden. Möglich dürfte dies erst sein, wenn Linien mit Zellen mit nur weißen Plastiden als väterlicher Elter benutzt werden können. Das Auftreten von Individuen unter den Nachkommen mit weißen Zellen wäre dann ein bindender Beweis hierfür, so wie dies von MICHAELIS für *Epilobium* hat nachgewiesen werden können.

In bezug auf die Artkreuzung *Chrysanthemum carinatum* × *coronarum* soll nur erwähnt werden, daß bisher ein interspezifisches Gen für die verschiedene Fiederschnittigkeit der Blätter hat nachgewiesen werden können. So konnte mit *carinatum* als Mutter niemals eine fertile Pflanze mit dem Blatt-Typ von *coronarum* angetroffen werden (untersucht bis in F₅ an über 15.000 Individuen). Die umgekehrte Kreuzungsrichtung wurde erst 1953 in F₂ studiert.

Die genisch bedingte absolute Artbarriere kommt demnach in folgender Erscheinung zum Ausdruck. Wenn von zwei nächstverwandten wirklichen Arten **A** und **B**, **A** als Mutter zur Kreuzung benutzt wird, so können die arteigenen Merkmale des Vaters **B** entweder gar nicht oder nur mit Sterilität als Folge nach **A** überführt werden. Und das Umgekehrte gilt für die arteigenen Merkmale von **A** bei Verwendung von **B** als Mutter. Bedingt wird diese Erscheinung durch das Verhalten der interspezifischen Gene.

Damit ergibt sich auch die Möglichkeit einer eindeutigen Definition der Art: Die Art ist der Inbegriff sämtlicher Biotypen, die Träger derselben Allelen von interspezifischen Genen sind. So gegeneinander abgegrenzte Arten wurden von mir mit Hinblick auf ihre Entstehung, durch die der Phylogenese zugrunde liegenden Differenzierung interspezifischer Gene in weitere, neue solche, als primäre Arten oder als Arten primären Ursprungs bezeichnet. Der Schluß, daß in der Phylogenese die Entstehung neuer primärer Arten mit einer Differenzierung von interspezifischen Genen in neue solche parallel geht, erscheint mir zwangsläufig.

Wenn die oben gegebene Definition der Spezies, wie ich vermute, auch so wie die Mendelschen Gesetze ganz allgemeine Gültigkeit haben dürfte, so ist sie für den Taxonomen, den rein deskriptiv arbeitenden Systematiker, leider nicht direkt verwendbar; d. h. einwandfrei ist die Artberechtigung nächstverwandter Arten — aber auch nur solcher — nicht selten nur durch das Kreuzungsexperiment feststellbar. Erwähnt sei hier, daß der Grad der Sterilität des Artbastarden hierbei keinen sicheren Aufschluß geben kann, wohl aber ist

ungestörte Fertilität als ein Indizium dafür anzusehen, daß es sich nicht um einen Bastarden zwischen primären Arten handelt.

Wir können nun fragen, welche experimentellen Methoden die Systematiker zur Klärung der Grundlagen taxonomischer Einheiten benutzt haben. Zytologische Methoden wurden häufig verwendet, wobei man polyploide und andere hinsichtlich Chromosomenbestand bzw. -struktur abweichende Rassen feststellen konnte, die dann meistens als selbständige Spezies aufgefaßt worden sind. So z. B. *Empetrum nigrum* L. mit $n = 13$ und *E. hermaphroditum* (LGE) HAGERUP mit $n = 26$ (s. HAGERUP 1927). Eine gute Übersicht auf diesem Gebiet geben J. CLAUSEN, D. KECK und HIESEY 1945.

Die genanalytische Methode ist sowohl von Systematikern wie von Genetikern noch kaum zu einem eingehenden Studium der Barriere zwischen wirklichen Arten herangezogen worden. Dagegen sind Kreuzungen zwischen als Arten aufgefaßten Rassen wiederholt studiert worden. Ein hier besonders lehrreiches Beispiel bilden die beiden *Lactuca*-Arten *canadensis* L. und *graminifolia* MICHX. Erstere ist im nordöstlichen USA und Canada, letztere in S. Carolina bis Florida und Texas endemisch. WHITAKER 1944 kreuzte diese Arten und erhielt in beiden Richtungen störungsfrei voll fertile F_1 , F_2 usw. Die drei artentrennenden Merkmalspaare: Blätter gefiedert bzw. ganzrandig, zweijährig — einjährig sowie Pollen orange bzw. grau spalteten monohybrid. Alle Kombinationen dieser Merkmale wurden in voll fertilen Linien erhalten. Danach ist *L. graminifolia* MICHX. keine selbständige Art sondern ein Ökotypus von *canadensis* L. Entsprechende Verhältnisse wurden von mir vor kurzem für die drei *Petunia*-Arten *axillaris* (LAM.) B. S. P., *violacea* LINDL. und *inflata* R. FRIES nachgewiesen (s. LAMPRECHT 1953). Es gibt eine ganze Reihe solcher Fälle (vgl. u. a. LAMPRECHT 1949).

Konsequenzen für Systematik und Auffassung der Phylogenese

Wenn wir die genische und zytologische Grundlage der Arten der Systematiker studieren, so ergibt sich, daß in der Hauptsache folgende verschieden bedingte taxonomische Einheiten als Spezies aufgefaßt werden:

1. **Allopoloide**. Additionspunkte von zwei primären Arten, von mir als *Ad dospezies*, adsp. bezeichnet. Beispiel: *Galeopsis Tetrahit* L. adsp. *pubescens* BESS. + *speciosa* MILL.
2. **Autoploide**, zu denen ich alle Chromosomenverdoppelungen binnen der primären Art rechne. Bezeichnung: *Superspezies*, ssp. Beispiel: *Empetrum nigrum* L., ssp. *hermaphroditum* (LGE.) HAGERUP (4x).
3. Rassen der primären Art mit verschiedener Chromosomenstruktur. Bezeichnung: *Mixtospezies*, mxsp. Beispiel: *Pisum sativum* L. mxsp. *abyssinicum* BRAUN; gekennzeichnet durch zwei Interchanges.
4. **Apomikte**. Beispiel: die konstanten sog. Mikrospezies von *Taraxacum*.
5. **Ökotypen**, oect. Formenkreise einer primären Art, die ökologisch bedingte verschiedene Verbreitung haben und sich in konstanten Merkmalen unterscheiden. Beispiel: *Lactuca canadensis* L. oect. *graminifolia* MICHX.

Die Fälle 2) bis 5) sind zweifellos als der primären Art untergeordnete Einheiten aufzufassen, denn sie haben alle dieselben Allelen interspezifischer Gene wie die betreffende primäre Art. Fall 1) hat dagegen die Allelen interspezifischer Gene von zwei verschiedenen primären Arten und ist daher wie

diese mit einem besonderen binären Namen zu belegen (Näheres s. LAMPRECHT 1949).

Damit glaube ich gezeigt zu haben, daß die Spezies der Systematiker in einer nicht geringen Anzahl von Fällen als ein konventioneller und nicht als ein naturbedingter Begriff zu betrachten ist. Der naturbedingte Artbegriff fällt mit der primären Spezies zusammen, die gegen andere solche Spezies durch interspezifische Gene abgegrenzt ist. Da wir nun die genischen Grundlagen der primären Art sowie auch die Methoden zu ihrer Klarlegung kennen, erscheint mir die Forderung nicht vermessen, die Systematik soweit wie möglich auf experimentellen Grund zu stellen. Mit den bisherigen Methoden sind Irrtümer, wie der Fall mit den zwei *Lactuca*-Arten zeigte, nicht zu vermeiden.

Die in letzter Zeit über den vermeintlichen Verlauf der Evolution, über evolutionäre Tendenzen usw. veröffentlichten Ansichten haben, soweit ich finden kann, mit der Phylogenese, der Entstehung primärer (d. h. wirklicher) Arten in geologischen Zeiträumen nichts zu tun. Experimente und direkte Beobachtungen bewegten sich binnen den Grenzen der primären Art. Und häufig handelte es sich um die Entstehung von „Arten“ additiven Ursprungs, d. h. Allo- bzw. Autoploiden, die natürlich niemals durch neue interspezifische Gene charakterisiert waren. Durch solche Gene bedingte neue Merkmale sind nicht aufgetreten. Mit vollem Recht dürfte zu behaupten sein, daß eine experimentelle oder beobachtete Bildung neuer, primärer Arten noch niemals hat festgestellt werden können. In allen solchen Arbeiten fehlt eine, allerdings recht mühevoll, genanalytische Untersuchung der Grundlage der Artbarriere.

Zitierte Literatur

- BURKART A. 1941. Sobre la existencia de razas silvestres de „*Phaseolus vulgaris*“ y „*Phaseolus lunatus*“ en el Norte Argentino. Resoluc. y Resúmenes, Primera Reunión Argentina de Agronomía, 52. Buenos Aires.
- 1943. Las Leguminosas Argentinas silvestres y cultivadas. Buenos Aires, Acme Agency. Ed. 2, 1952.
- & H. BRÜCHER. 1953. *Phaseolus aborigineus* BURKART, die mutmaßliche andine Stammform der Kulturbohne. — Züchter 23:65-72.
- CLAUSEN J., D. KECK and W. HIESEY. 1950. Experimental Taxonomy. *Phaseolus*. Carnegie Inst. Washington Year Book no. 49:110-111.
- HAGERUP O. 1927. *Empetrum hermaphroditum* (LGE.) HAGERUP. A new tetraploid bisexual species. Dansk bot. Ark. 5 (2):1-17.
- LAMPRECHT H. 1948. Zur Lösung des Artproblems. Neue und bisher bekannte Ergebnisse der Kreuzung *Phaseolus vulgaris* L. \times *coccineus* L. und reziprok. Agri Hort. Gen. 6:87-141.
- 1949. Systematik auf genischer und zytologischer Grundlage. Agri Hort. Gen. 7:1-28.
- 1951. Über partielle und Semisterilität, insbesondere bei *Pisum sativum*. Zschr. Pflanzenzüchtung 30:422-433.
- 1953. *Petunia axillaris* (LAM.) B. S. P. und ihre Synonyme *P. violacea* LINDL. und *P. inflata* R. FRIES, mit Betrachtungen zum konventionellen und naturbedingten Artbegriff. Agri Hort. Gen. 11:83-110.
- MICHAELIS P. 1929. Über den Einfluß von Kern und Plasma auf die Vererbung. Biol. Zentralbl. 49:302-316.

- 1939. Über den Einfluß des Plasmons auf die Manifestation der Gene. Zschr. ind. Abst.- u. Vererbsl. 77:548-567.
- 1949. Über Abänderungen des plasmatischen Erbgutes. — Zschr. ind. Abst.- und Vererbsl. 83:36-85.
- WEISAETH G. 1953 (im Druck). Una variedad silvestre del poroto común (*Phaseolus vulgaris*), autóctono del Noroeste Argentino y su relación genética con variedades cultivadas. (Vorgelegt auf der Tagung des Lateinamerikanischen Phytogenetikerkongresses, Sao Pablo, im April 1952).
- WIEBE G. A. 1934. Complementary factors in Barley giving a lethal progeny. J. of Heredity 25:272-274.
- WHITAKER TH. W. 1944. The inheritance of certain characters in a cross of two american spezies of *Lactuca*. Bull. Torrey Bot. Club. 71:347-355.

Anschrift: Dr. HERBERT LAMPRECHT, Landskrona, Schweden.