

Hauptaufgaben der experimentellen Biologie
in bezug auf
Anpassungs- und Vererbungslehre.

Von

Privatdozent Dr. Paul Kammerer

(Biologische Versuchsanstalt in Wien).

Vortrag, gehalten den 1. Februar 1911.

Mit 17 Abbildungen im Texte.

Meine Damen und Herren!

„Hauptaufgaben der experimentellen Biologie in bezug auf Anpassungs- und Vererbungslehre!“ Dieser Titel könnte Sie zur abschreckenden Erwartung berechtigen, als ob es mir darum zu tun wäre, mich eine Stunde lang — oder länger — in theoretischen Ausblicken und Zukunftsmusik zu ergeben. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Im Gegenteil werde ich den realen Boden in der Gegenwart sicher ermittelter Tatsachen kaum verlassen; auch beabsichtige ich, die „Hauptaufgaben“ der modernen Biologie nicht in der Form darzustellen, was geschehen soll, sondern möchte Sie die aktuellsten Fragen in Gestalt dessen erkennen lassen, was bereits geschehen ist.

Die alten Lamarck- und Darwinschen Streit- und Schlagworte: Anpassung und Vererbung hatten bis vor etwa 20 Jahren in der Naturgeschichte nur eine beschreibende und vergleichende Behandlung erfahren. Diese Methode war nun nicht besonders geeignet, gerade ihnen einen wahren Inhalt zu geben. Sie blieben leere Begriffe, eben bloße Schlagworte, durch die man zwar nahezu alles erklären zu können glaubte, die aber in Wirklichkeit nur einen sehr geringen Erklärungswert besaßen und daher unvermeidlichem Mißkredit entgegengingen, vor allem unter kritischer Prüfung

des genialen August Weismann. Das weltbewegende Problem der in steter Wechselwirkung befindlichen Anpassung und Vererbung — anders ausgedrückt: die Vererbung durch Anpassung erworbener Eigenschaften, die dadurch bedingte Steigerung dieser Eigenschaften und die wiederum dadurch vollbrachte Stammesentwicklung der Lebewesen zählte eine Zeitlang schon fast gar keine Anhänger mehr. Beispielsweise sogar in diesem selben Verein haben Sie zweimal ausgezeichnete Forscher sprechen gehört, die sich der Vererbung individuell erworbener Eigenschaften gegenüber skeptisch verhielten, wie Herr Prof. Pintner in seinem letztjährigen Vortrage, oder die Möglichkeit einer solchen Vererbung überhaupt in Abrede stellten, wie Herr Professor E. v. Tschermak in seinem am 7. Dezember 1910 gehaltenen Vortrage. Wenn ich daher heute eine entgegengesetzte Ansicht vertreten will, so muß es mit entsprechender Vorsicht und vor allem unter Beibringung eines möglichst umfangreichen Beweismateriales geschehen. Es bedurfte des von Physik und Chemie in die Biologie herübergeholtten analytischen Experimentes, in unserem Falle besonders des planmäßigen Zuchtversuches unter künstlich abgeänderten Bedingungen, um jener beinahe aufgegebenen Lehre nunmehr in verbesserter Form wieder zu neuem, kräftigerem und berechtigterem Dasein zu verhelfen.

Wir beschränken uns, wie gesagt, von sämtlichen Problemen der experimentellen Lebenswissenschaft auf diejenigen der Anpassung und Vererbung; dabei werden

wir trotzdem fortwährend in Verbindung stehen mit einem weiteren großen Problem, dem der Zeugung: die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch einfachen Zerfall oder Zweiteilung (Pantoffeltierchen), und durch Knospung (Wurm *Aeolosoma*) wird uns dabei ebenso beschäftigen wie die eingeschlechtliche Fortpflanzung durch jungfräuliche Entwicklung des Eies (niedere Krebse), durch Selbstbefruchtung (höhere Pflanzen) und die zweigeschlechtliche Fortpflanzung durch Vereinigung von Ei und Samen, die von zwei getrennten Exemplaren, einem männlichen und einem weiblichen, herkommen (höhere Tiere). Wegen der Mannigfaltigkeit der Anpassungen, die wir kennen lernen, werden ferner mindestens noch folgende Probleme und Methoden der Biologie zur Sprache kommen: Embryogenese oder Keimesentwicklung, Phylogenese oder Stammesentwicklung, Regeneration oder nochmaliges Wachstum (Wurm *Lumbriculus*), Involution oder Einschmelzung (Wurm *Aeolosoma*), Transplantation oder Pfropfung (Huhn, Kaninchen, Meerschweinchen, Hausmaus), Mendelsches Gesetz oder unabhängige Vererbung (Geburtshelferkröte), Färbung des lebenden Gewebes oder Vitalfärbung (Motte *Tineola*), Immunität oder Festigkeit gegen Gifte (Huhn, Maus, Kaninchen, Mensch).

Doch es wird Zeit, daß ich mit den versprochenen konkreten Tatsachen und Sonderbeispielen beginne.

In dichtbevölkerten Kulturen, wo Nahrungsmangel herrschte, fand Jennings eigentümlich verkrümmte

Exemplare (Fig. 1, ganz oben) eines Urwesens, des Pantoffeltierchens (Fig. 1, ganz links). Eines davon

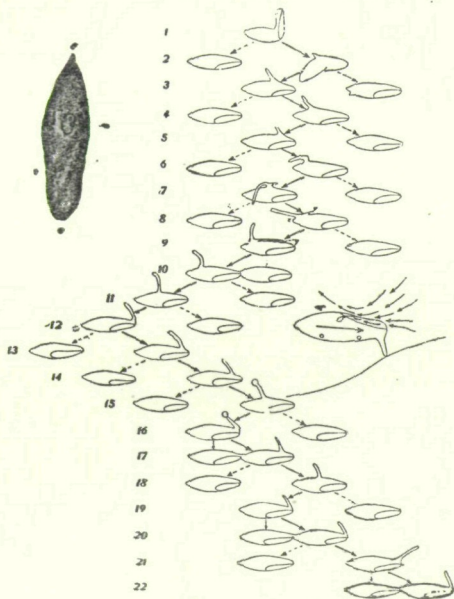


Fig. 1. Zweiundzwanzig Generationen (1-22) von einem verkrümmten Exemplare (ganz oben) des Pantoffeltierchens.

Ganz links oben: normales Exemplar, stärker vergrößert; ganz rechts, Mitte: Benützung des Hornes als Gleitschuh bei rascher Fortbewegung. (Nach Jennings.)

übertrug Jennings aus der schlechten in günstige Ernährungsbedingungen und verfolgte seine Nachkommen durch 22 Generationen. Die Urtierchen vermehren sich

bekanntlich durch einfachen Zerfall, meist durch Zweiteilung, worauf jedes Stück wieder zur ursprünglichen Größe und Form heranwächst. Von den jeweiligen Teilprodukten war nun das eine immer ganz oder fast normal, das andere aber erbte einen hornartigen Auswuchs. Hinsichtlich seiner Gestalt und Größe war er zunächst vielfachem Wechsel unterworfen; auch bezüglich seiner Stellung, bald mehr vorne, bald mehr hinten oder in der Mitte, so daß ihn bald das Teilstück aus vorderer, bald dasjenige aus hinterer Körperhälfte des jeweiligen Elternexemplares übernahm. Von der 19. Generation angefangen blieb aber das Horn am Vorderende und hatte zugleich eine merkwürdige Verwendung gefunden: die Tiere benützen die Hornspitze als Gleitschuh (Fig. 1, ganz rechts Mitte) und rutschen damit an Gefäßwänden oder beliebigen anderen Unterlagen umher.

Während Jennings das Horn ursprünglich durch Nahrungsmangel hervorgerufen hatte, erzeugte Mac Clendon ein solches durch Zentrifugieren, also durch rasches Umherwirbeln der Urtierchenkultur im Kreise: gelegentlich der ersten Teilung erhielten beide Tochterexemplare je ein Horn, später wie bei Jennings nur noch je ein Tochterexemplar, während das zweite normal war und — das ist hier mit Rücksicht auf das Folgende am wichtigsten — auch nur normale Nachkommen lieferte.

Eine andere neue Eigenschaft hingegen, welche in den Kulturen von Jennings und Mac Clendon gleichfalls infolge unzulänglicher Ernährung entstand, konnte

trotz Übertragung in gute Ernährungsverhältnisse auch von anscheinend normalen Exemplaren des Pantoffeltierchens vererbt werden: nämlich die Neigung zu unvollständigen Teilungen (Fig. 2), so daß die Tochterindividuen in Ketten beisammen bleiben (Fig. 2a).

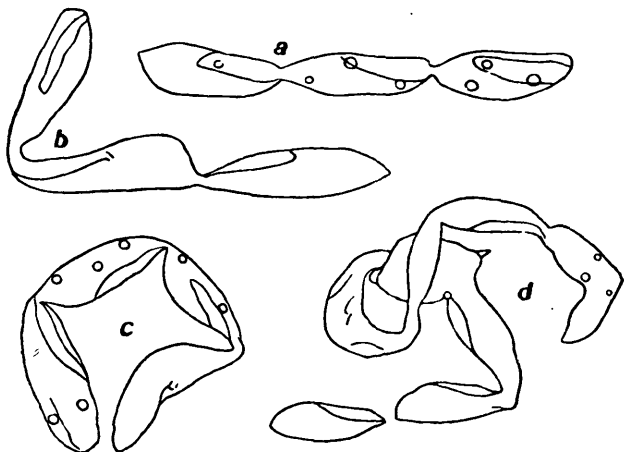


Fig. 2. Pantoffeltierchen.

Ketten von Individuen als Resultat unvollständiger Trennung bei der Fortpflanzung durch Teilung, *b*, *c* und *d* in wurmförmiger Krümmung begriffen. Bei *d* hat sich ein Individuum (links) abgelöst. (Nach Jennings.)

Auf solche Weise entstehen lange, wurmförmige Kolonien (*b*, *c*), von denen sich gelegentlich zwar ein Einzeltier löst (bei *d*), welches aber selbst oder in seiner Nachkommenschaft doch wiederum Kettentiere erzeugt.

Ähnliche Verschmelzungen hat Stolč durch altes, nahrungsarmes Kulturwasser bei einem Wurm, dem *Aelosoma Hemprichii*, hervorgerufen, der sich

durch Knospung, also ungeschlechtlich vermehrt. Hier überträgt sich die Erscheinung nicht auf die Nachkommen: somit ein Hinweis, daß ungeschlechtliche Fortpflanzung keineswegs mit Vererbung sämtlicher Eigenschaften, angeborener und neu entstandener, Hand in Hand gehen muß. Der genannte Wurm besitzt normalerweise an den Rumpffseiten 6 Paare von Borstenbündeln und einen borstenlosen Kopf; bei der Fortpflanzung knospt am Hinterende ein neuer, sich schließlich lösender Kopf und Rumpf mit neuen 6 Borstenbündelpaaren hervor. Im Hungerzustand aber verschmilzt die Knospe mit dem Stammstück zu einheitlichem Individuum, welches mithin jetzt mehr Borstenbündel besitzt als ein normales. Wird dieses mehrzählige Individuum in frisches Nährmedium übertragen und beginnt dort zu knospen, so erzeugt es nichtsdestoweniger sogleich wiederum nur gewöhnliche, sechszählige Individuen. Ebenfalls normal sechszählig sind die Knospen, wenn man statt durch Hunger Vermehrung der Borstenbündel — Verminderung der Bündel durch mechanisches Abtrennen bewirkt hatte.

Ein anderer Borstenwurm des Süßwassers, *Lumbriculus*, hat mit den übrigen Würmern die Eigenschaft gemeinsam, daß aus seinem Körper herausgeschnittene Stücke wieder zu vollständigen Würmern heranwachsen. Jedoch sind nach Morgulis diesbezüglich nicht alle Körperstrecken gleich leistungsfähig. Entnimmt man 5 Ringel aus der vorderen Körperregion, so bringen sie rund doppelt so viele Schwanzringel hervor,

als 5 Ringe aus der hinteren Region es zu tun vermögen. Nach 14 Tagen werden die nachgewachsenen Schwänze abgeschnitten, welche nunmehr nach vorn je einen neuen Kopf erzeugen, so daß abermals vollständige, wenngleich zwerghafte Würmer entstehen. Diese Zwergwürmer werden nochmals ihrer Schwänze beraubt und müssen noch ein letztes Mal neue Schwänze hervorsproßen lassen. Das eine Stück bildet aber nur etwa halb so viele Schwanzringe wie das andere: dieses stammt aus der stärker wachstumsfähigen Vorderregion des ursprünglichen Wurmes; jenes stammt aus der schwächer wachstumsfähigen Hinterregion desselben ursprünglichen Wurmes. Die verschiedene Leistungsfähigkeit ist also beibehalten worden, trotzdem die Stücke zuletzt vor der gleichen Aufgabe standen, Schwanzringel von einem Kopfende aus zu bilden. Anders ausgedrückt: das ursprünglich aus einem Hinterende entstammende Vorderende hat die Eigenschaft geringerer Wachstumsfähigkeit erworben.

Die Versuche von Schmankewitsch über den Einfluß verschiedenen Salzgehaltes auf die Gestalt des Salinenkrebsehens (*Artemia salina*) wurden mehrfach einer vernichtenden Kritik unterworfen, welche sie aber, wenn man den Originalquellen nachgeht, kaum zu verdienen scheinen. Bei Erhöhung des Salzgehaltes geht *Artemia salina* im Laufe einiger Generationen immer mehr und endlich vollständig in die verwandte Art *Artemia Mühlhausenii* über; bei Erniedrigung des Salzgehaltes aber nimmt sie mehrere Kennzeichen an,

welche sonst nur einer im Süßwasser lebenden Gattung eigen sind, dem Kiemenfuß-Krebschen (*Branchipus*). Besonders auffällig ist diesbezüglich die allmählich mit den Generationen gesteigerte Ausbildung der Schwanzlappen und der daran hängenden Borsten, welche zuerst ganz fehlen, dann nur vereinzelt an der Spitze der Lappen auftreten, endlich fast deren ganzen Umfang mit einem Fransensaum besetzen und zugleich ansehnliche Länge erreicht haben.

Unter den zahlreichen Versuchen neuen Datums, welche sich mit niederen Krebsen beschäftigen, seien diejenigen von Woltereck am langstacheligen Wasserfloh (*Daphnia longispina*) herausgegriffen. Im Untersee bei Lunz lebt eine Rasse, deren Kopfhelm niedrig ist; bei guter Ernährung im Warmhausbassin sah Woltereck den Helm höher werden. Bringt man die künstlich gezüchtete hochhelmige Rasse innerhalb der ersten zwei Jahre ins Freie zurück, so nehmen alle Nachkommen wieder die ehemalige niedrige Helmform an; spätere Nachkommen aber bleiben auch unter den natürlichen Verhältnissen merklich hochhelmiger als die normale Ausgangsform. Ostwald hat ohne Erblichkeit die gleiche Erscheinung bei einer verwandten Gattung, *Hyalodaphnia*, hervorgerufen. Brachte er hochhelmige Weibchen mit bereits im Brutraum lagernden, in Entwicklung begriffenen Eiern in kaltes Wasser von 0—5° C., so bekamen sie kurzhelmige Junge; ebensolche trüchtige, mäßig hochhelmige Mütter brachte er in mäßig temperiertes Wasser von 8—18° und bekam mäßig hochhel-

mige Junge; kurzhelmige Mütter endlich in warmem Wasser von 20° bekamen hochhelmige Junge.

Kapterew hielt Wasserflöhe im Finsternen (Fig. 3): dabei verloren ihre Augen die regelmäßige Form und erschienen an den Rändern wie zerrissen; größere und kleinere Klümpchen des schwarzen Augenfarbstoffes

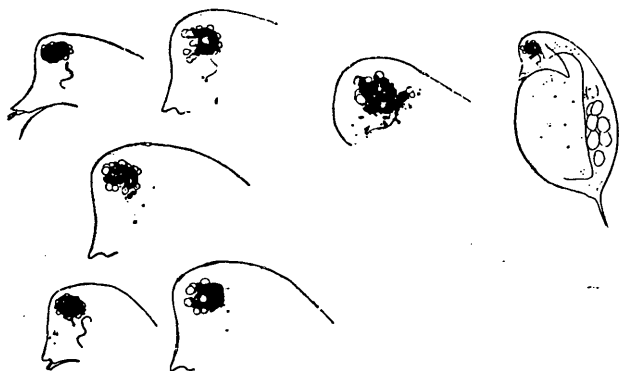


Fig. 3. Zerstörung des Auges infolge dauernden Aufenthaltes im Finsternen beim Wasserfloh (*Daphnia*).
(Nach Kapterew.)

lösten sich los und verteilten sich über den Kopf, wanderten sogar in weit entfernte Körperteile (Fig. 3 ganz rechts) aus, wo sie schließlich zur Aufsaugung gelangen und verschwinden. Zuerst hatte diese Zerstörung des Sehorgans einen mehr zufälligen Charakter, im 15. Monate aber erstreckt sie sich auf sämtliche Exemplare und ist anscheinend erblich geworden, da ganz junge, erst 4—5 Tage alte Tiere bereits mit nahezu entfärbten

Augen auftraten. Eine Nachuntersuchung von Papanicolau hat es wahrscheinlich gemacht, daß man in der geschilderten Augenveränderung keine spezifische Folge der Haltung im Dunkeln erblicken dürfe, sondern nur eine allgemeine Folge des Gefangenlebens, eine Degenerationserscheinung, die auch bei Licht auftreten kann.

Wir gelangen zu einem Fall, der nicht eigentlich als echte Vererbung bezeichnet werden kann, weil es ein Fremdkörper, kein dem Tiere eigener Stoff ist, der von den Eltern auf die Kinder übergeht: Sitowski fütterte die Raupen einer Motte (*Tineola biselliella*) mit einer Anilinfarbe, dem „Sudanrot Nr. III“. Die hierdurch rötlichgelb gefärbten Raupen entwickelten sich zu fertigen Motten und die Motten legten gefärbte Eier, denen wieder gefärbte Räumchen entschlüpften, während das normale Ei und die normale Raupe farblos sind. Ungefähr dasselbe gelang Gage und Riddle sogar bei Hühnern. Für uns sind diese Versuche dadurch sehr wichtig, daß sie zeigen, wie leicht die Fortpflanzungszellen von einem äußeren, hier einem chemischen Faktor erreicht werden können.

Die Raupen des Schwammspinners, eines Nachschmetterlings, bei welchem hochgradige Verschiedenheit des Männchens vom Weibchen auffällt, fressen in der Natur Eichen- oder Obstbaumblätter. Pictet fütterte die Raupen aber mit den härteren Blättern des Nußbaumes: anfangs wollten sie nicht recht anbeißen, schließlich aber gewöhnten sie sich daran, und schon die nächste Generation nahm die Nußblätter widerstandslos

an. Die daraus entstehenden Falter sind in beiden Geschlechtern verzwergt und ausgebleichen; Spuren davon lassen sich noch bei weiteren zwei Generationen nachweisen, selbst wenn sie wieder ihre natürliche Nahrung erhalten. Füttert man hingegen zwei Generationen hintereinander mit der unnatürlichen Nahrung, so schlagen die Falter zur Normalform zurück, offenbar weil die Raupen inzwischen gelernt haben, das fremde Futter ebensogut zu verdauen wie das ihnen ursprünglich gewohnte. Fütterung mit der weichen, stickstoffreichen Esparsette bringt satte Farben und auch beim Männchen Riesenwuchs sowie graue statt gelbe Brustbehaarung hervor; wird eine erste Generation mit Nuß, eine zweite mit Eiche, eine dritte mit Esparsette gefüttert, so vereinigen sich in der letzteren Merkmale aller drei Futtersorten.

Ebenfalls eine erbliche Nahrungsveränderung, welche aber die davon betroffenen Tiere gleichzeitig zu einer veränderten Bewegung zwingt und mit einer Fortpflanzungsveränderung ausgeht, erzielte Schröder am kleinen Weidenblattkäfer (*Phratora vitellinae*). Seine Larven fressen gewöhnlich die Blätter einer glatten Weidenart, Schröder gab ihnen aber eine Weide mit filzig behaarten Blättern, wo sie nicht an der Oberfläche bleiben konnten, sondern im Blattgewebe zu minieren gezwungen waren. Standen den Nachkommen beide Weidenarten zur Verfügung, so befestigten die fertigen Käfer in einer mit den Generationen zunehmenden Zahl ihre Eier schon von vornherein freiwillig auf der neu angewöhnten Futterpflanze.

Ein anderer Versuch Schröders beeinflusst den Nestbau eines Kleinschmetterlings, der Motte *Gracilaria stigmatella*. Die Raupen pflegen die Spitze der ihnen zur Nahrung und Wohnung dienenden Weidenblätter einzurollen, werden aber durch Abschneiden der Spitzen dazu gebracht, einen oder beide Blattränder umzuwickeln. Die Nachkommen dritter Generation tun dies zum Teil schon freiwillig mit nicht verstümmelten Blättern.

Payne züchtete die Taufliege (*Drosophila ampelophora*) 49 Generationen hindurch in vollständiger Finsternis. Körperliche Änderungen wurden nicht bemerkt, wohl aber von der 10. Generation ab eine Veränderung der Bewegungstendenzen: die normalen Raupen suchen immer die hellsten Stellen auf, die im Finsternen gezüchteten aber flogen immer weniger gerne ins Licht. Selbst als ihre Nachkommen wieder bei Tagesbeleuchtung gezogen wurden, besaßen sie noch eine Herabminderung ihrer sonstigen Vorliebe für Helligkeit.

Klebs züchtete den Gamander-Ehrenpreis (*Veronica chamaedrys*, Fig. 4), eine sehr formbeständige Art, unter besonders günstigen Ernährungsverhältnissen in feuchten, gut gedüngten Beeten. Wurde der ernährende Saftstrom außerdem durch Wegschneiden des Hauptstengels und etwaiger neu auftretender seitlicher Stengel in die Blütenstände geleitet, so verwandelten sich diese ziemlich rasch in Laubtriebe: es wurde keine neue Blüte mehr mit dem zugehörigen, schuppenförmigen Stützblatt angesetzt, sondern an ihrer

Stelle entstehen nur noch die breiten, grobgesägten, grünen Blätter. Die Disposition zu dieser sogenannten Verlaubung ist nun bei den Sämlingen (Fig. 4, I—III) entschieden eine gesteigerte; denn ohne Verstümmelung, im Freibeet und folglich unter Ernährungsbedingungen,

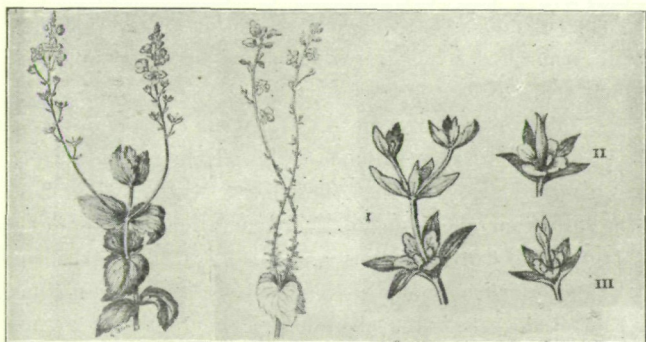


Fig. 4. Gamander-Ehrenpreis (*Veronica chamaedrys*).

Links normales, blühendes Exemplar, daneben rechts Exemplar mit abgeschnittenem Hauptstengel und Umwandlung der Blütenstände in Laubtriebe, I—III „verlaubte“ Blütenzweige von Sämlingen.
(Nach Klebs.)

die im Vergleiche zu denen wildwachsender Exemplare kaum reichlicher waren, zeigten mehrere Sämlinge eine Umwandlung ihrer unverzweigten, im Wachstum begrenzten Blütenstände in verzweigte, weiterwachsende Laubtriebe.

Neue Versuche von Klebs betrafen die spitzblättrige Hauswurz (*Sempervivum acuminatum*, Fig. 5, 6). Sie wurde besonders gepflegt, das Erscheinen des Blüten-

standes abgewartet (Fig. 5, links); die Blüten wurden untersucht und, nachdem sie normal befunden waren, der ganze Blütenstand abgeschnitten. Nun entwickelten sich

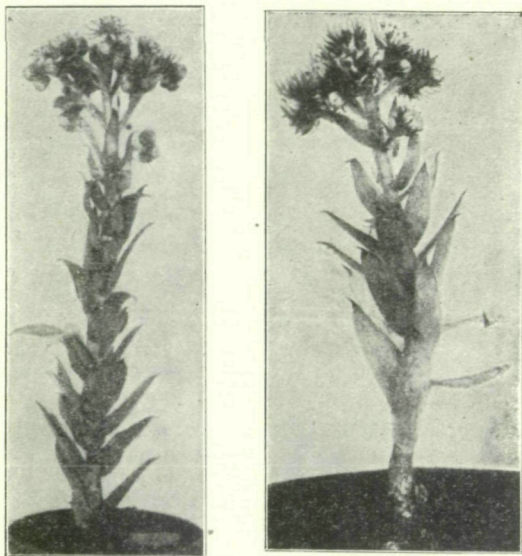


Fig. 5. Spitzblättrige Hauswurz
(*Sempervivum acuminatum*).

Links normales Exemplar, rechts mit abnormal nachgewachsenem Blütenstand. (Nach Klebs.)

neue Blütenzweige von abweichendem Bau (Fig. 5 rechts): Zahl und Stellung der Blumen-, Staub- und Fruchtblätter (Fig. 6 *A, B*) waren verändert, Blumenblätter (Fig. 6 *C*) konnten ganz fehlen, Staubblätter (*D*) mehr (*E, F*) oder minder vollständig (*G*) in Blumen-

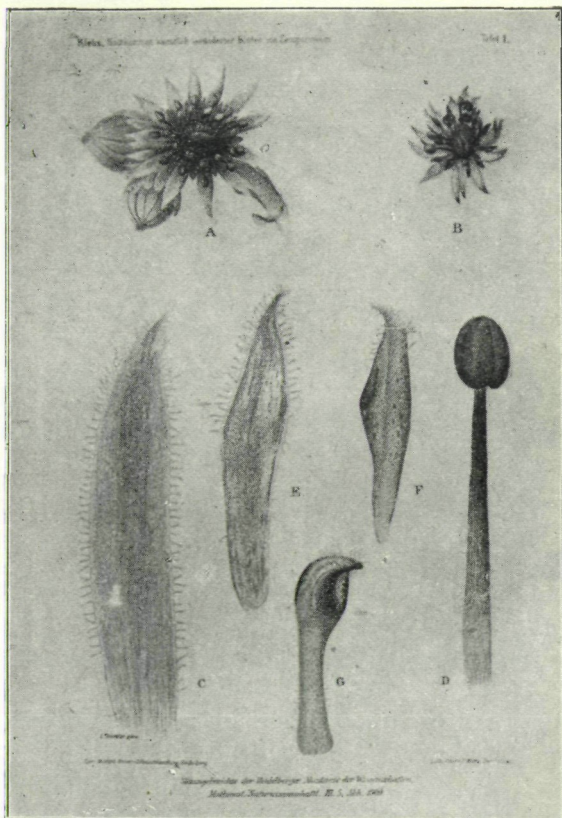


Fig. 6. Blütenbestandteile von der spitzblättrigen Hauswurz (*Sempervivum acuminatum*).

A, B ganze Blüten, C Blumenblatt, D Staubblatt, E, F, G ursprünglich Staubblätter wie D, in verschiedenem Grade in Blumenblätter verwandelt. (Nach Klebs.)

blätter, ganze Blüten in Laubblattrosetten umgewandelt sein. All diese Veränderungen waren bei ein

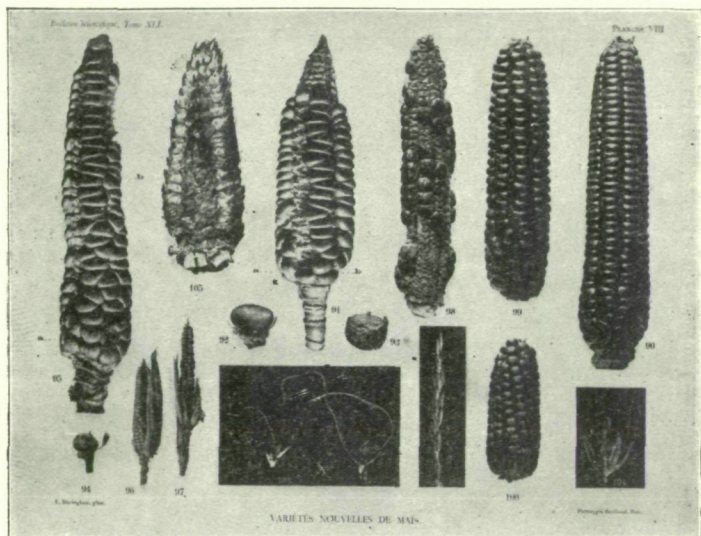


Fig. 7. Mais oder Kukuruz (*Zea Mays*).

90 pennsylvanischer Mais, 91 erbliche Abänderung hievon mit zwitterigen Ähren, bei 92, 93, 94 einzelne Früchte hievon, wo man die Staubgefäße sieht, 95, 96, 97 nicht erbliche Abänderung mit getrenntfrüchtigen Kolben, 98 mit schartigen Fruchtkolben, 105 mit solchen, an denen die Blüten männlich statt weiblich sind, 99 erbliche Abänderung (Rasse) mit zahlreichen, dichten Körnern, 100 erbliche Abänderung (Art) mit frühreifen, kleinen Fruchtfähren, 101 Staubblütenähre hievon, 102 beide, 103, 104 je eine Spelze in Narben verwandelt. (Nach Blaringhem.)

und derselben Mutterpflanze vereint aufgetreten; bei den durch Selbstbefruchtung von Mutterblüten gewonnenen Nachkommen trat aber nur je eine oder die andere Veränderung auf: also entweder nur Veränderung von Zahl

und Stellung der Blütenbestandteile, oder nur Verwandlung der Blüten- in Laubblätter, oder nur Verwandlung der Staub- in Blumenblätter. Die beiden letzten Merkmale waren bei den Sämlingen verstärkt; einige Abänderungen der Mutterblüten waren bei keinem Sämling mehr nachweisbar, wie das gänzliche Fehlen der Blumenblätter; dafür kam aber eine neue, bei der Mutterpflanze nicht beobachtete Veränderung zum Vorschein, nämlich eigenartig abgespreizte Stellung der Kelchblätter, und zwar schon an den Knospen.

Blaringhem ging von einer einheitlichen Normalrasse aus, dem pennsylvanischen Mais oder Kukuruz (*Zea Mays pennsylvanica*, Fig. 7, 90), und bediente sich mechanischer Eingriffe, nämlich der Verstümmelung und Verdrehung des Haupthalmes, zur Erzeugung abweichender Gestaltungen. Als Folge davon erschienen schon bei den Mutterpflanzen die verschiedensten abnormalen Bildungen, von denen nur ein Teil bei den Sämlingen wiederkehrte. Nicht erblich war eine Abänderung, deren Fruchtkolben sich durch stellenweise getrennt stehende Früchte auszeichnet (95), eine zweite Abänderung mit schartigen Kolben (98) und roten statt grünen Blättern, eine dritte, bei der sämtliche Blüten des Kolbens, welche normalerweise rein weibliche Fruchtblüten sein sollten, in männliche Staubblüten umgewandelt waren, ohne daß sich übrigens die Form der Spelzen verändert hatte (105). Folgende Abänderungen blieben jedoch bei fortgesetzter Züchtung ohne neuerliche Verletzung konstant: eine Rasse mit Staubgefäßen am Fruchstiel (92,

94), also zwitterigen Ähren (91), während normalerweise die am Stengel der Maispflanze seitlich, aus den Blattachseln hervorstehenden Ähren rein weiblich sind und nur Fruchtblüten, die gipfelständigen Ähren am Ende des Halmes rein männlich sind und nur Staubblüten tragen; übrigens waren die zwischen den Fruchtblüten hervorstehenden Staubgefäße nicht wirklich zur Produktion von Blütenstaub befähigt. Blaringhem nennt deshalb diese Rasse „*Zea Mays* var. *pseudo-androgyna*“, die „falsche Zwitterige“. Ferner war formbeständig eine frühreif werdende Rasse mit zahlreichen, dichtstehenden, etwas unregelmäßigen Körnerreihen (99) und außerdem abweichender Stengelgestalt und Blattzahl: Blaringhem nennt sie „*Zea Mays* var. *semi-praecox*“, die „Halbfrühreife“. Endlich eine besonders stark verschiedene Form, die noch früher blüht und reif wird, mit auffallend kleinen Fruchtähren (100) und mit Staubblütenähren (101), wo die Spelzen der rein männlich sein sollenden Blüten alle (102) oder zum Teil (103, 104) in Narben verwandelt sind, also die Gestalt eines weiblichen Blütenteiles angenommen haben, der dazu bestimmt ist, den Blütenstaub aufzufangen. Blaringhem nennt diese Form „*Zea Mays praecox*“, die „Ganzfrühreife“, und hält sie für eine neue selbständige Art.

Nun zu mehreren Versuchen, die ich selbst vor ungefähr 15 Jahren in Gang gesetzt habe.

Die südeuropäische Wieseneidechse (*Lacerta serpa*) ist normalerweise grün, drei Streifen oder Reihen dunkelbrauner Flecke verlaufen längs des Rückens.

Werden diese Eidechsen beständig in sehr hohen Temperaturen, bei 35° und darüber, gehalten, so werden sie schon ungefähr binnen Jahresfrist ganz schwarz. Ich brachte derartig künstlich geschwärzte Tiere in gemäßigte Lebensbedingungen zurück, wo sie Eier legten. Mehrere Wochen nach dem Ausschlüpfen waren die Jungen zwar noch fast so hell wie normale, später aber wurden sie dennoch sehr dunkel, kaum weniger, als ihre Eltern es geworden waren.

Schwarze Rassen der genannten Eidechsenart kommen auch im Freien vor, besonders auf kleinen Felsen-
eilanden des Mittelmeeres. Durch relativ niedrigere Temperaturen lassen sie sich so weit aufhellen, daß man die Zeichnungselemente der Stammform wieder zu erkennen vermag. Bringt man die aufgehellten Tiere in normale Temperaturen zurück und läßt sie dort zur Fortpflanzung gelangen, so schlüpfen die Jungen recht dunkelfarbig aus dem Ei, nehmen aber später eine etwas hellere Grundfarbe an. Beläßt man hingegen die aufgehellten Elterntiere samt ihren Jungen in der kühlen Umgebung, so schreitet die Aufhellung bis zur völligen Herstellung des für die Stammform charakteristischen Farbkleides vor.

Manche Eidechsenarten setzen dem schwärzenden Einflusse der hohen Wärmegrade Widerstand entgegen, so daß sie zu einer Zeit, innerhalb welcher die Wieseneidechse schon schwarz ist, noch hell erscheinen. In solchen Fällen gehen aber inzwischen andersgeartete Farbveränderungen vonstatten. Beispielsweise gibt es von der Mauereidechse (*Lacerta muralis*) im Freien

sowohl rot- als auch weißbauchige Männchen, aber nur weißbauchige Weibchen. Temperaturerhöhung bringt hingegen auch rotbauchige Weibchen hervor, welche zugleich noch in anderer Beziehung dem Farbkleide des Männchens nachstreben: wie dieses bekommen sie blaue Flecken auf den Schildern des Bauchrandes, und wie bei ihm, wenn auch in minder starkem Ausbildungsgrad, wird die früher ganzrandige Flankenbinde an ihrem Saume eingekerbt. Haben solche Weibchen den Verlust ihres Schwanzes zu beklagen und an seiner Stelle einen neuen hervorsprossen lassen, so zeigt dessen Unterseite noch nicht die erworbene Rotfärbung; ein nach Bruch nachgewachsener Schwanz des Männchens hingegen ist sogleich rot gefärbt. Die künstliche Rotfärbung der weiblichen Bauchseite vererbt sich ohne weitere Wirksamkeit des verantwortlichen Temperaturfaktors auf einen Teil der Nachkommenschaft: sogar wenn man ein rotbauchig gemachtes Weibchen mit einem weißbauchigen Männchen kreuzt, kann man neben weißbauchigen sowohl Junge männlichen wie weiblichen Geschlechtes mit schön roten Bäuchen bekommen.

Im Gebirge und im Norden lebt die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*); sie ist normalerweise lebendgebärend: die Jungen, 3—10 an der Zahl, sind zwar im Augenblicke ihrer Geburt häufig noch von der Eihaut umschlossen, welche sie aber nach mehreren Minuten oder Stunden bereits zersprengt haben. Pflügt man jedoch die Elterntiere in einer ihnen ungewohnten beständigen Wärme von mindestens 25⁰, so legen sie Eier,

welche die Jungtiere nicht so schnell ausschlüpfen lassen. Bei der ersten Eierlegeperiode in hoher Temperatur beträgt der Zeitraum zwischen Ablage und Auskriechen 3—9 Tage, auch sind die Eier nicht zahlreicher als sonst und haben keine Schale: der schwärzliche Embryo mit seinem Dotter wird nur von einer dünnen Haut umgeben, durch die er hindurchschimmert; das Ei erscheint deshalb schwärzlich mit einem gelben Fleck dort, wo der Dotter liegt. Die zweite Eierlegeperiode bringt uns aber bereits 5—12 Eier, welche von einer pergamentähnlichen, gelblichweißen, undurchsichtigen Schale umschlossen sind, gleich derjenigen, wie sie andere Eidechsen besitzen. Ihre Nachreife beansprucht mehrere Wochen. Die Nachkommen sind abermals eierlegend, auch wenn sie bei niedrigerer Temperatur gehalten werden, wo die Kontrollzucht lebendgebärend bleibt.

Schon die bisher referierten Ergebnisse zeigen jetzt, ganz abgesehen von den Erblichkeitserscheinungen, die Umkehrbarkeit verschiedener Formbildungsprozesse. Die Eileiter der Bergeidechse gewinnen die offenbar durch das Lebendgebären verlorene Fähigkeit zurück, für die sonst nicht zur Ablage und Nachreife im Freien bestimmten Eier eine Schale abzusondern; grüne, gefleckte und gestreifte Eidechsen können durch gewisse äußere Einflüsse bis zu einfarbigem Schwarz verdüstert, aber ebenso einheitlich schwarze Eidechsen durch genau entgegengesetzte Einflüsse wieder in ihr ursprüngliches Grün aufgehellt werden, wobei auch die Zeichnung getreu ihrer ursprünglichen Verteilung wiederkehrt. Das

sogenannte „Irreversibilitätsgesetz“ der Paläontologen, welches die Nichtumkehrbarkeit der organischen Entwicklungsvorgänge behauptet, muß somit seines Cha-

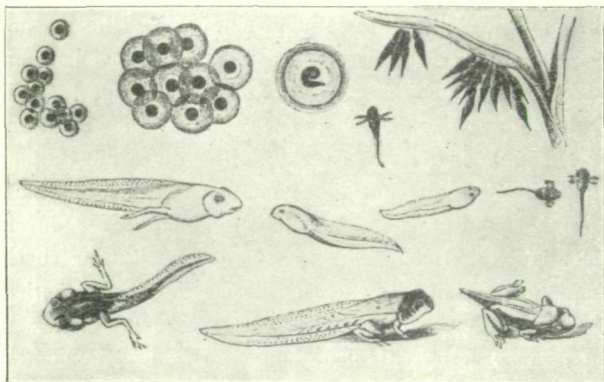


Fig. 8. Entwicklungszustände der Eier und Larven des Grasfrosches.

Obere Reihe von links nach rechts: frisch abgelegte Eier, Eier mit gequollenen Gallerthüllen, Eier vor dem Ausschlüpfen, (an den Blättern) frisch geschlüpfte Larven, links darunter eine schon mit äußeren Kiemen. Mittlere Reihe von rechts nach links: Larven mit äußeren Kiemen in Rückbildung, fußlose Larven mit inneren Kiemen, Larve mit Hinterbeinen. Untere Reihe von links nach rechts: Larve knapp vor Durchbruch der Vorderbeine, vierbeinige Larve, fertiger Frosch mit Schwanzstummel.
(Nach Brehms Tierleben, VII. Bd., S. 638.)

racters als Gesetz entkleidet und in seinem Geltungsbereich höchstens auf eine Regel häufigen Vorkommens beschränkt werden.

Es ist des weiteren meine Absicht, Ihnen einen annähernd vollständigen Überblick meiner Zuchtversuche an der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) zu geben.

Zu ihrem Verständnis sind einige Worte über das gewöhnliche Fortpflanzungsgeschäft nötig, wie es sich bei den meisten übrigen Kröten und Fröschen (Fig. 8) abspielt, unter denen die Geburtshelferkröte eine Ausnahmstellung einnimmt. Die meisten Kröten und Frösche legen ihre kleinen, nach vielen hundert zählenden Eier, welche von einer gallertartigen Hülle umgeben und zu großen Klumpen oder Schnüren verbunden sind, ins Wasser ab. Hier quillt die Gallert-hülle mächtig auf und bildet um jedes einzelne, dunkel-farbige Eikorn eine scharf davon abgehobene, durch-sichtige Kugelschale. Die Eier bleiben nach ihrer Ablage und Befruchtung sich selbst überlassen, die Elterntiere kümmern sich nicht mehr um deren ferneres Schicksal. Aus den Eiern schlüpfen Junge aus, die sogenannten Froschlarven oder Kaulquappen, welche zuerst noch gar keine besonderen Atmungswerkzeuge haben und durch die gesamte Hautfläche atmen. Erst nach einigen Tagen bekommen sie äußere Kiemen, welche auch wieder eingezogen werden und inneren Kiemen Platz machen. Aber noch wochenlang bleibt die Larve fußlos. Sie erhält zuerst ihre rückwärtigen, dann ihre vorderen Gliedmaßen, worauf noch der Schwanz einschrumpft und an Stelle der engen Hornkiefer das weitgespaltene Froschmaul klafft. Der kleine fertige Frosch hüpfert ans Land.

Von dieser Regel gibt es in Europa eine einzige Ausnahme: eben die Geburtshelferkröte, auch eier-tragende Kröte genannt. Begattung und Eiablage erfolgt

auf dem Lande. Es wird dabei eine verhältnismäßig geringe Zahl von Eiern (18—83) hervorgebracht, welche aber infolge ihres Dotterreichtums groß und hellfarbig gelb erscheinen. Die Gallerthülle, welche diese Eier zu einer Schnur verbindet, kann in der Luft nicht quellen, sondern trocknet im Gegenteile ein und schmiegt sich dicht der Oberfläche des Eies an. Das väterliche Tier leistet seinem Weibchen Geburtshilfe, indem es ihm die Eierschnur aus der Kloake zieht; an der Eierschnur selbst leistet es Brutpflege, indem es sie um seinen Hintersehenkel wickelt und hier so lange herumträgt, bis die Eier ausschlüpfreif geworden sind. Zu dieser Zeit begibt sich der Vater mit seiner Bürde ins Wasser, wo die Larven ihre Hüllen sprengen. Das tun sie aber nicht auf dem Stadium ohne besondere Atmungsorgane; sondern dieses und das ihm folgende Stadium mit äußeren Kiemen werden noch im Ei durchlaufen. Die auskriechende Larve ist zwar noch fußlos, besitzt aber schon innere Kiemen. Die weitere Entwicklung vollzieht sich dann wieder in Übereinstimmung mit derjenigen der anderen Frösche und Kröten: zweibeinige Larve, vierbeinige Larve, Schrumpfen des Schwanzes und Aufenthaltswechsel der fertigen Kröte vom Wasser zum Land.

Es gelang mir nun, den geschilderten gewöhnlichen Entwicklungsgang der Geburtshelferkröte namentlich nach viererlei Richtung hin erblich abzuändern. Erstens wurde das Unabhängigwerden vom Wasser, wie es sich schon normalerweise in der außerhalb des Wassers verlegten Eientwicklung ausspricht, auf die Spitze getrieben.

Bewirkt man durch Wärme, daß alle Stadien im Ei rascher ablaufen, durch Lichtabschluß und relative Trockenheit, daß die Bewegungsreaktionen des Ausschlüpfens sich verzögern, so erhält man riesige Eier, in denen die Embryonen liegen bleiben, bis sie gut ausgebildete Hinterbeine besitzen. Aus solchen Larven herangezogene Kröten bleiben zwerghaft. Eier, welche die Zwergkröten legen, sind ganz besonders gering an Zahl und nun schon von vorneherein ungemein reich an Dotter, noch reicher als ohnehin die gewöhnlichen; und es gewährt einen seltsamen Anblick, ein verzweigtes Männchen an den sehr wenigen, sehr großen Eiern Brutpflege ausüben zu sehen. Hatte man die Versuchsbedingungen auf diese Eier fortwirken lassen, so kamen abermals Larven mit vollkommen entwickelten Hinterbeinen zum Vorschein; hatte man sie aber in normale Temperatur-, Feuchtigkeits- und Beleuchtungsbedingungen zurückgebracht, so gelangten Larven mit knospenförmigen Hinterbeinen zum Ausschlüpfen.

Zweitens wurde die im Wasser verlaufende Entwicklungsphase, also die Larvenentwicklung in die Länge gezogen. Ich lernte allmählich Dunkelheit, Kälte und Luftreichtum des Wassers, Mästung nach vorausgegangener knapper Ernährung, vorzeitige Entnahme des Embryos aus dem Ei als Faktoren kennen, welche den Termin der Verwandlung in die Kröte hinauschieben. Mit jedem einzelnen dieser Faktoren erzielte ich Larven, die sich zwar nicht rechtzeitig verwandelten und bereits im Larvenzustande stattliche Größe erlangten,

schließlich aber doch noch vor Eintritt ihrer ersten Eierlegeperiode zu fertigen Kröten wurden. Die von solch verspätet umgewandelten Kröten erzeugte Nachkommenschaft verwandelte sich ausnahmslos zur richtigen Zeit, hatte also den abweichenden Entwicklungsgang noch nicht ererbt. Es bedurfte der Kombination aller zuvor genannten verwandlungsverzögernden Faktoren, um eine

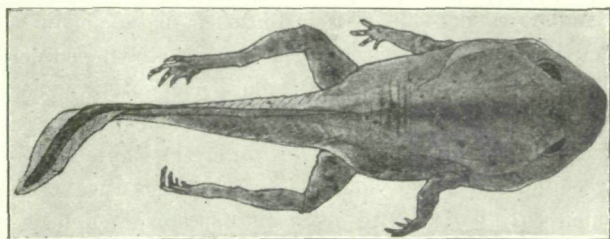


Fig. 9. Geschlechtsreife Larve der Geburtshelferkröte
(*Alytes obstetricans*).

(Nach Kammerer.)

geschlechtsreife Krötenlarve (Fig. 9) zu erziehen: ihre Nachkommenschaft, obwohl aus ungleicher Paarung der einzigen weiblichen Larve mit einem gewöhnlichen, vollentwickelten Männchen hervorgegangen, kam jahrelang nicht über das Stadium mit Hinterbeinen hinaus und offenbarte gar keinen Verwandlungstrieb.

Drittens kann man die Larven, statt sie im Wasser aufzuziehen, bis zur zweibeinigen Entwicklungsstufe auf feuchter Erde fortbringen, worauf man sie bei Gefahr ihres sonstigen Absterbens dem natürlichen Lebens-

element zurückgeben muß. Die „Landlarven“ sind dickhäutiger, was man am besten daraus erkennt, daß nur bei Wasserlarven die Rumpfmuskulatur durch die Haut schimmert. Die Landlarven haben ferner schmälere Flossensaum, aber stärkere Muskelpartie des Schwanzes. Eine bemerkenswerte Abänderung erfährt die Entwicklung der Lungen: bei den Wasserlarven sind es zunächst einfache, glattwandige Schläuche; bei gleichalterigen Landlarven sind es bereits in Bläschen und Waben abgeteilte Säcke, die sich in Form und Struktur denen der fertigen Kröten nähern. Aus Landlarven hervorgegangene Kröten sind Zwerge: hält man die von ihnen gezeugten Larven abermals außer Wasser, so ergibt sich eine beträchtliche Steigerung der Fähigkeit, auf dem Lande auszuharren; es wird demzufolge ein späteres Stadium erreicht als in voriger Generation, nämlich bis knapp vor dem Durchtreten der Vorderbeine, und alle Anpassungen an das Landleben treten nunmehr verstärkt auf.

Nun unsere vierte Anpassungs- und Vererbungsreihe. Hält man die zeugungsfähigen Geburtshelferkröten in einer hohen Temperatur von 25—30° C, so geben sie ihre sonstige Brutpflege vollständig auf und kehren zu den primitiveren Zeugungsgewohnheiten der übrigen Kröten zurück. Die ungewohnte Hitze veranlaßt nämlich die Tiere, in dem ihnen stets zur Verfügung stehenden Wasserbecken Kühlung zu suchen. Hier finden sich jetzt die Geschlechter; ebendahier finden daher Begattungen und Eiablagen statt. In dem Augenblicke aber, als die Gallerthülle nunmehr mit Wasser in Berührung

tritt, quillt sie auf, verliert dadurch ihre Klebrigkeit sowie selbstredend ihre Eigenschaft, sich später beim Eintrocknen, welches eben diesmal nicht statthat, um die Schenkel des Männchens fest zusammenzuziehen, macht es also dem Männchen unmöglich, die Eierschnur auf seinen Hintergliedmaßen zu befestigen. Die Schnur bleibt deshalb im Wasser liegen, wo sich trotz der fremden Umgebung etliche Eier zu entwickeln vermögen. In dem Maße, als Aufsuchen des Wassers und dortige Erledigung eines Fortpflanzungsaktes ohne Brutpflege zur Gewohnheit wird, so daß sich die Tiere schließlich auch ohne den Zwang übermäßig hoher Temperatur ebenso benehmen: in dem Maße treten an Eiern und Larven gewisse Veränderungen auf, welche weiteren Rückannäherungen zur ursprünglichen Zeugungsart der Kröten entsprechen. Die Zahl der Eier und ihre Fähigkeit, sich unter Wasser zu entwickeln, hat ansehnlich zugenommen; dafür sind die Wassereier dotterärmer als Landeier, daher kleiner und etwas anders, nämlich dunkler, gefärbt. Nur dank der gequollenen Hülle erscheinen sie so groß wie früher. Aus ihnen schlüpfen die Larven auf einem Stadium aus, welches dem normalen Ausschlüpfstadium der Geburtshelferkröte gegenüber eine Verfrühung bedeutet und ein Zwischenstadium darstellt zu demjenigen der übrigen Kröten und Frösche: nämlich mit äußeren Kiemen, von welchem die Geburtshelferkröte nur ein einziges Paar, das vorderste, besitzt. Aus solchen Larven herangewachsene Kröten zeichnen sich normalen Exemplaren gegenüber durch bedeutendere Körpergröße aus.

Um die Vererbung der Fortpflanzungsanpassung zu prüfen, ließ ich Wassereier von Tieren, die daran gewöhnt waren, unter normalen Bedingungen zur Ablage gelangen, in einem Raum, wo sich auch die Kontrollzucht befindet und dauernd normal bleibt. War die Fortpflanzungsanpassung bei den Eltern schon feste Gewohnheit gewesen, so ließ auch die Vererbung an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig: die jungen geschlechtsreif gewordenen Geburtshelferkröten suchten nach Eintritt ihrer ersten Legeperiode samt und sonders das Wasser auf und legten dort ihre aus zahlreichen kleinen, dunkelfarbigem Eiern bestehenden Schnüre ab, ohne sich um deren ferneres Schicksal zu bekümmern. Die Eier späterer Generationen sind noch kleiner und haben noch dickere Hüllen, welcher Gewinn an Gallertsubstanz zum Teil auf Verkürzung des sie sonst verbindenden Gallertstranges zurückgeführt werden darf. Aus Wassereiern entwickelte Larven späterer Generationen zeigen Zunahme dunklen Farbstoffes, Abnahme des Dottersackes bis zu dessen gänzlicher Rückbildung sowie Veränderungen an den Kiemen: sie verkürzen, vereinfachen, vergrößern sich; und während sonst nur der erste von den Kiemenbogen des Skelettes eine Kieme trägt, sind in der Ururenkelgeneration an allen drei freien Bogen Kiemen gewachsen. In Anpassung an das schwierigere Festhalten des Weibchens im Wasser bekommen die Männchen dieser Generation rauhe Brunftschwienel an ihren Daumen sowie ganz besonders verstärkte Armmuskeln, welche der Vordergliedmaße eine mehr ein-

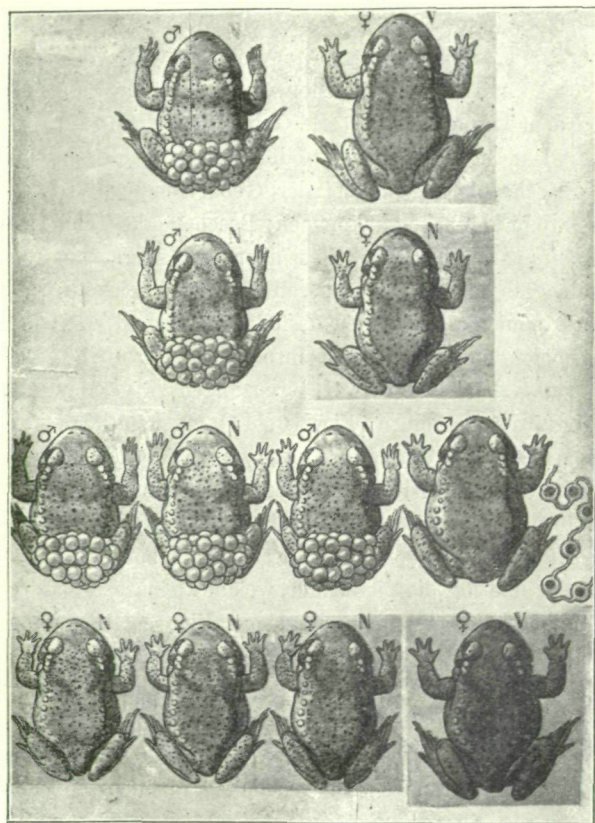


Fig. 10. Schema der Kreuzung zwischen normalem Männchen (♂ N) und abgeändertem Weibchen (♀ V) der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*).

Oberste Reihe: Elterngeneration. Zweite Reihe: Kindergeneration. Dritte und vierte Reihe: Enkelgeneration, und zwar in dritter Reihe die Männchen, in vierter Reihe die Weibchen.

wärts gedrehte Haltung verleihen, äußere Geschlechtsmerkmale, welche für alle im Wasser sich begattenden Frösche und Kröten zutreffen, nur nicht für die sonst auf dem Lande kopulierende Geburtshelferkröte.

Der Brutpflegeinstinkt oder dessen Ausbleiben sind Eigenschaften, welche bei der Geburtshelferkröte speziell dem Männchen zukommen; Beschaffenheit und Entwicklungsrichtung des Eies aber sind Eigenschaften, welche in letzter Linie überall dem weiblichen Körper entstammen. Es erschien deshalb verlockend, zwischen normalen und hinsichtlich ihrer Fortpflanzung veränderten Geburtshelferkröten Kreuzungen zu veranlassen. Auf unseren Bildern (Fig. 10, 11) erscheint das normale Männchen ($\sigma^7 N$) mit der seinen Hinterschenkeln knäuel förmig aufsitzenden Eierschnur, um anzudeuten, daß es erforderlichenfalles die ihm zuständige Brutpflege wirklich ausübt; das veränderte Männchen ($\sigma^7 V$) ist größer und hat die Eierschnur, welche kleinere, dunklere, von gequollenen Hüllen umgebene Eier enthält, unbeachtet neben sich liegen lassen. Das normale Weibchen, welches seine Eier auf der Erde legt, erscheint mit „ $\text{♀ } N$ “ bezeichnet; das größere veränderte Weibchen, welches die Eier ins Wasser legt, mit „ $\text{♀ } V$ “. Ich kreuze in dem einen Falle normales Männchen mit abgeändertem Weibchen (Fig. 10): die Jungen erweisen sich beim Eintritt ihrer ersten Legeperiode samt und sonders als normal, die Männchen brutpflegend, die Weibchen landlegend; ich dachte nichts anderes, als daß die Gewohnheitsveränderung infolge Hinzuziehung des normalen Männchens

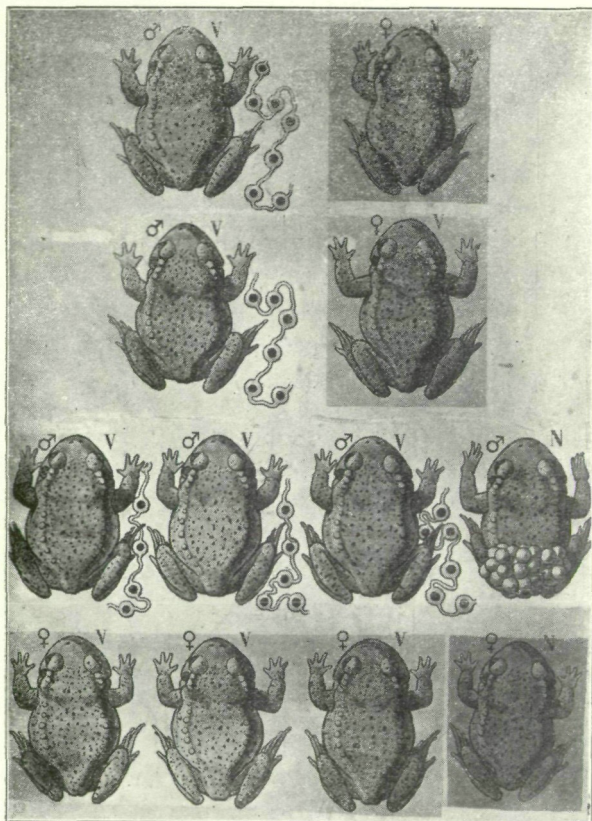


Fig. 11. Schema der Kreuzung zwischen normalem Weibchen (♀ N) und abgeändertem Männchen (♂ V) der Geburtshelferkröte.

Oberste Reihe: Elterngeneration. Zweite Reihe: Kindergeneration. Dritte und vierte Reihe: Enkelgeneration, und zwar in dritter Reihe die Männchen, in vierter Reihe die Weibchen.

in der Elterngeneration endgültig geschwunden sei, allein sie kam in der Enkelgeneration fast genau bei einem Viertel der Nachkommen wieder zum Vorschein. Die

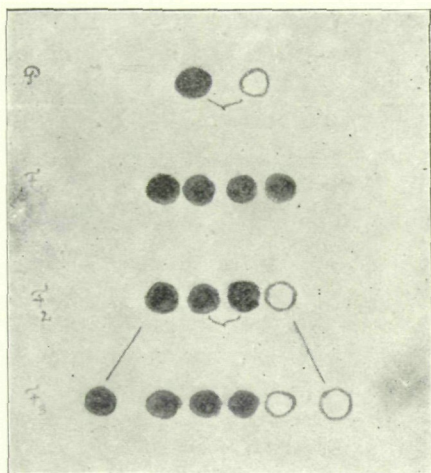


Fig. 12.

Schema der Vererbung nach der Mendelschen Spaltungsregel.

P Eltern-, *F*₁ Tochter-, *F*₂ Enkel-, *F*₃ Urenkelgeneration.

übrigen drei Viertel dieser zweiten Nachkommengeneration waren normal. — Die umgekehrte Kreuzung, normales Weibchen mit abgeändertem Männchen (Fig. 11), hatte folgendes Ergebnis: Die erste Nachkommengeneration hält sich abermals ausnahmslos an das Muster des Vaters, trägt sohin in sämtlichen Individuen die vom

Experiment hervorgerufene Fortpflanzungsveränderung zur Schau, die Weibchen wasserlegend, die Männchen nicht Brutpflegend. Die zweite Nachkommengeneration ist zu einem Viertel normal, zu restlichen drei Vierteln abgeändert.

Beachten Sie jetzt folgendes Schema (Fig. 12): es entspricht den Erfahrungen, die man bei Kreuzung von Rassen im Tier- und Pflanzenreiche sehr häufig gemacht hat. Kreuzt man nämlich etwa eine schwarze mit einer weißen Rasse (P), so ist eine von beiden Eigenschaften in der Tochter- oder ersten Nachkommengeneration (F_1) Alleinherrscherin, z. B. schwarz. Erzieht man aus einem Paare dieser scheinbar rein schwarzen Rasse eine Enkel- oder zweite Nachkommengeneration (F_2), so herrscht Schwarz zwar abermals vor, aber nur zu drei Vierteln, während ein restliches Viertel das großelterliche Weiß wieder in Erscheinung bringt. Züchtet man mit diesem weißen Viertel weiter, so kommt Schwarz nie wieder zum Vorschein: das Weiß ist und bleibt nun wirklich rein. Züchtet man mit jenen drei schwarzen Vierteln weiter, so stellt sich heraus, daß ein bestimmtes Viertel davon fortan ebenfalls rein zieht und nur schwarze Nachkommen liefert. Die beiden noch übrigen Viertel aber ergeben, untereinander gepaart, in der Urenkel- oder dritten Nachkommengeneration (F_3) abermals die Aufspaltung in drei Viertel Schwarz, wovon ein Viertel reinrassig, zwei Viertel gemischtrassig, und in ein Viertel reinrassiges Weiß. So geht es weiter, so lange die Inzucht das Erhalten von Nachkommen überhaupt gestattet. Von

diesem Vererbungsschema, von welchem unser Bild den denkbar einfachsten Fall wiedergibt, ist in letzter Zeit gar viel die Rede gewesen: es ist das Ihnen wenigstens dem Namen nach gewiß bekannte Gregor Mendelsche Spaltungsschema oder die Prävalenzregel, über welche ja übrigens Herr Prof. E. v. Tschermak in diesem Verein am 7. Dezember 1910 ausführlich gesprochen hat. Die zahlenmäßige Anordnung der beiden auf ihre Erbllichkeit hin verfolgten Merkmale bei den Nachkommen ist in der Regel ganz unabhängig davon, welches Geschlecht bei den Eltern Träger der mehr vorherrschenden oder der mehr zurücktretenden Eigenschaft gewesen war. Nicht so in unseren Kreuzungsfällen mit der Geburtshelferkröte (Fig. 10, 11).

Zwar ist von vornherein klar, daß auch sie sich der Mendelschen Regel fügen; aber das vorherrschende Merkmal bindet sich hier an den Vater, und je nachdem ob wir ein Männchen mit dieser oder jener Eigenschaft zur Zucht verwenden, tritt ein Wechsel in der Dominanz ein. Hingegen knüpft sich das zurücktretende Merkmal im Falle der Geburtshelferkröte an die Mutter. Ich bin überzeugt, daß jener ungewöhnliche Wechsel mit Verteilung der in Betracht kommenden Instinkte auf die beiden Geschlechter etwas zu tun hat. Doch ist dies zunächst nebensächlich im Vergleich zu dem wichtigeren Ergebnis, daß erworbene Eigenschaften sich nicht nur überhaupt vererben, sondern sich außerdem in der Mischung mit unverändert gebliebenen Eigenschaften der Mendelschen Regel eingliedern. Das erworbene Merk-

mal hat hiedurch Gelegenheit, aus der Mischung mit anderen Merkmalen zu einem gewissen Prozentsatze rein hervorzugehen und daher trotz jener Vermengung erhalten zu bleiben.

Neben der Geburtshelferkröte haben sich namentlich noch die in feuchten Wäldern und auf Wiesen lebenden Erdsalamander (*Salamandra*) zu meinen Lieblingstieren aufgeschwungen. Es gibt bei uns zwei Arten: den gelbgezeichneten Feuersalamander (*S. maculosa*) und von etwa 800 m Seehöhe aufwärts den ganz schwarzen Alpensalamander (*Salamandra atra*). Beide Arten unterscheiden sich, abgesehen von der Farbe und anderen körperlichen Merkmalen, auch noch in ihrer Fortpflanzung und Entwicklung: während *S. maculosa* zahlreiche kiementragende Larven ins Wasser absetzt, findet bei *S. atra* die ganze Larvenentwicklung im Uterus statt, und es werden nur zwei Junge geboren, diese aber bereits lungenatmend und im Vollbesitze ihrer definitiven Gestalt. Es gelang mir, die Entwicklungsweisen der beiden Salamanderarten reziprok und erblich ineinander überzuführen. In einer meiner diesbezüglichen Arbeiten durfte ich bereits erwähnen, daß ein junger, frisch verwandelter Alpensalamander, der sich nach Art des Feuersalamanders im Wasser hatte entwickeln müssen, nicht sein einfarbiges Schwarz, sondern reiche gelbe Sprenkelung zur Schau trug. Solcher Tiere habe ich inzwischen mehrere bekommen; während aber bei den meisten das Gelb mit dem fortschreitenden Wachstum von selbst wieder zur Rückbildung kam, ist es bei einigen

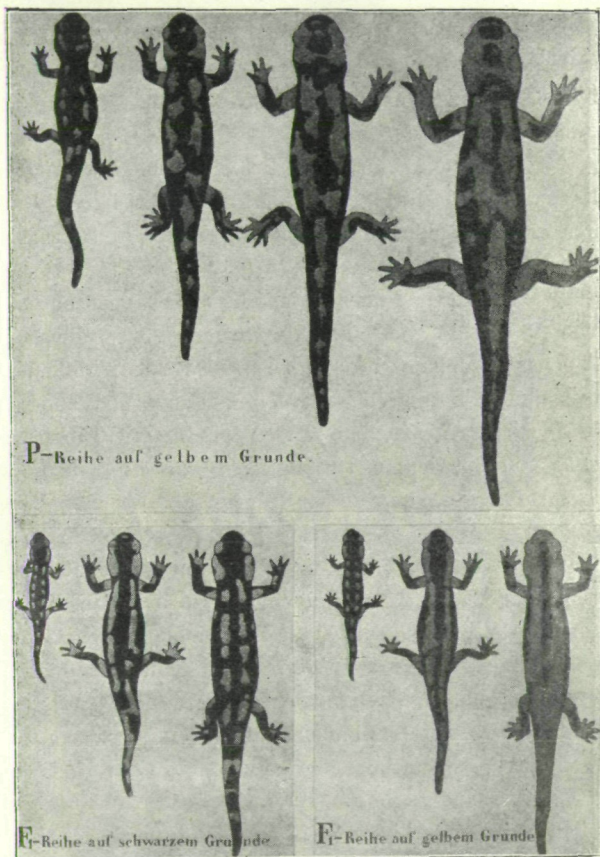


Fig. 13. Feuersalamander (*Salamandra maculosa*)

bei Haltung auf gelber Lehmerde, bezw. Rückversetzung einer Hälfte der Nachkommen auf schwarze Gartenerde:

P-Reihe veranschaulicht die Umfärbungen eines elterlichen Exemplares in zweijährigen Intervallen, F₁-Reihen die Umfärbungen zweier direkter Nachkommen in einjährigen Intervallen.

wenigen Sprößlingen einer späteren Generation in Form hellgelber Punkte, die sich bezüglich ihrer Verbreitung besonders an die größeren Drüsen der Haut anlehnen, erhalten geblieben. Gelbe Zeichnungselemente in dem normalerweise einheitlich schwarzen Farbkleide des Alpensalamanders lassen sich aber noch auf andere Weise als durch atypische Entwicklung hervorrufen: nämlich durch sehr lange Haltung auf Lehmerde. Die hier entstehenden Flecken sehen ganz anders aus als dort: sie sind mehr bräunlichgelb und unregelmäßig verteilt.

Hält man den Feuersalamander (Fig. 13) jahrelang auf gelber Lehmerde, so bereichert sich seine gelbe Zeichnung auf Kosten der schwarzen Grundfarbe. Zieht man die Jungen solcher stark gelb gewordener Exemplare zur Hälfte abermals auf gelber Erde, so wächst die Menge des Gelb und erscheint in breiten, regelmäßig verteilten Längsbinden; die andere Hälfte der Nachkommenschaft wird auf schwarzer Erde aufgezogen und bekommt weniger Gelb, immerhin aber viel im Verhältnis zur konträr wirkenden Umgebungsfarbe und ebenfalls in regelmäßiger Anordnung, hier in Fleckenreihen, längs der Körperseiten.

Zieht man hingegen schon die Elterngeneration des Feuersalamanders auf schwarzer Gartenerde, so erscheint sie nach Jahren vorwiegend schwarz (Fig. 14). Abermals auf schwarzer Erde verpflegte Junge haben in der Mittellinie des Rückens eine Reihe kleiner Flecke; bei Jungen, die im Gegensatz zu ihren Eltern auf gelber Erde groß-

gezogen werden, verschmelzen diese Flecke zu einer Binde.

Nehmen wir statt der gelben Erde gelbes Papier und beginnen den Versuch wie vorhin mit möglichst wenig



Fig. 14. Feuersalamander (*Salamandra maculosa*)
bei Haltung auf schwarzer Gartenerde.

Umfärbung eines Exemplares in zweijährigen Intervallen festgehalten.

gefleckten Exemplaren, so bekommen wir Vergrößerung, aber keine Vermehrung der Flecke; Nachkommen hievon fehlen mir noch. Nehmen wir schwarzes Papier, so bekommen wir Verkleinerung der Flecke, aber ohne daß diese an Grenzscharfe und Farbensattheit abnehmen; die

Jungen tragen ihre wenigen Fleckchen in der Mitte, während normale Junge, aus der Kontrollzucht mit gemischter oder gedeckter oder neutraler Umgebung, so gleich unregelmäßige Fleckenverteilung aufweisen.

Auch starke Feuchtigkeit bewirkt Vermehrung des Gelb, aber nur Vermehrung der Fleckenzahl, keine solche der Fleckengröße. Zahlreiche, klein bleibende Flecke sieht man auch bei der in weniger nasse Umgebung zurückversetzten Nachkommenschaft. Relative Trockenheit bewirkt Verdüsterung, aber nahezu keinen Größenverlust der Flecke; dieselbe Erscheinung ist anfangs bei der wiederum feucht gehaltenen Nachkommenschaft zu sehen, besonders im Vergleich zu der unter identischen Bedingungen lebenden Kontroll-Nachzucht.

Gestreifte Feuersalamander kommen nicht nur als Kunstprodukt der Zuchten, sondern in manchen Gegenden (z. B. Norddeutschland, Süditalien) auch im Freien vor. Halten wir solche Tiere auf gelber Erde, so werden etwaige Unterbrechungen der Streifen ausgefüllt, — außerdem verbreitern sich die so vervollständigten Binden und bilden Querbrücken. Halten wir umgekehrt Exemplare mit geschlossenen Streifen auf schwarzer Erde, so werden die Streifen schmaler und zerfallen.

Es mußte mein Bestreben sein, die bei den Erdmolchen gefundenen Farbanpassungen auch bei anderen Tieren zu erzielen. Insbesondere kam es mir darauf an, ob der merkwürdigen symmetrischen Aufteilung erworbenener und vererbter Farbstoffmengen allgemeinere Gültigkeit zuzuschreiben wäre. In der Tat glückte es

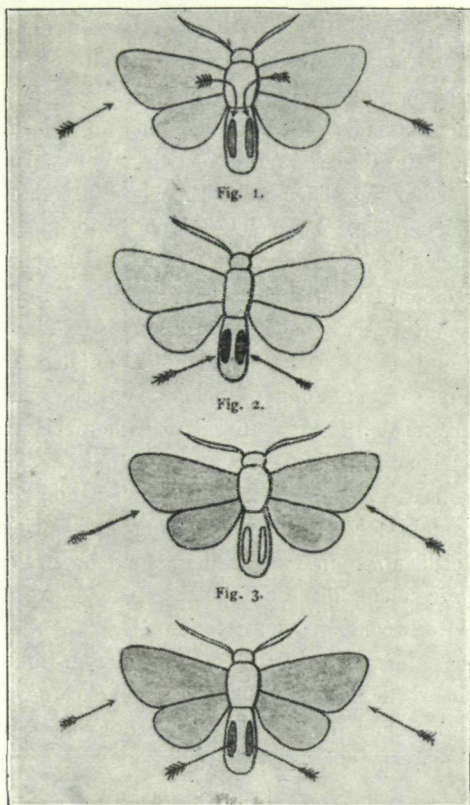


Fig. 15. Schemen zur Vererbung erworbener Eigenschaften.

1. Veränderung des Körpers durch äußere Reizwirkung (durch Pfeile angedeutet) und Weiterleitung der Wirkung auf die Keimdrüsen = Vererbung erworbener Eigenschaften im engeren Sinne oder „somatische Induktion“. — 2. Beeinflussung der Keimdrüsen ohne Veränderung des Körpers (die Veränderung würde in nächster Generation als sogenannte „Mutation“ plötzlich zum Vorschein kommen). — 3. Veränderung des Körpers ohne Beeinflussung der Keimdrüsen (rein somatische Veränderung). — 4. Gleichzeitige Beeinflussung des ganzen Körpers einschließlich der Keimdrüsen (die Nachkommen wären ebenso verändert wie hier der Körper) = „Parallele Induktion“. (Nach Ziegler.)

mir, vorläufig ein zweites derartiges Beispiel ausfindig zu machen, den großen Wassermolch (*Molge cristata*). Hier ist es die Unterseite, an der die Verschiebungen ihrer beiden Farben, Orange und Braunschwarz, je nach Haltung auf gelbem oder schwarzem Boden am meisten auffallen. Wir erhalten auf ersterem ein Vorwiegen des Orange, ein Zurücktreten des Schwarz mit Zerlegung und Abrundung der Flecke; auf letzterem ein Vorherrschen des Schwarz, mit Verschmelzung und zunehmender Gliederung der Flecke. Eine genügend herangewachsene Tochtergeneration liegt mir bis heute nur von der gelben Erde vor: je zur Hälfte auf schwarzer und wiederum auf gelber Erde aufgezogen, läßt sie in beiden Versuchsreihen ein Dominieren derjenigen Farbe erkennen, welche bei den Eltern zur dominierenden gemacht worden war, am meisten natürlich bei Weiterwirkung des hervorrufenden Faktors; außerdem zeigen beide Serien reihenweise, symmetrische Anordnung der dunklen Flecke. — —

Daß erworbene Eigenschaften imstande sind, bei den Nachkommen ihre Wiedergeburt zu feiern, dürfte aus den bisher vorgetragenen Tatsachen ohneweiters klar geworden sein. Unbeantwortet blieb aber noch folgende Frage: Wie gelangt die neue Eigenschaft des Körpers, das Reizprodukt der Umwelt, zu den Keimstätten, wo die Fortpflanzungskörperchen — Eier und Samen — fabriziert werden? Von vornherein erscheinen mehrere Wege möglich (Fig. 15): 1. Direkt und physikalisch wird nur die Körperoberfläche allein, bei einem Schmetterling beispielsweise die Flügelfärbung,

verändert; der physikalische Reiz verwandelt sich dort in einen physiologischen, d. h. er wird nunmehr durch Blutstrom oder Nervenbahn oder beides zu den Eierstöcken, beziehungsweise Hoden weitergeleitet (Fig. 15, Detailfig. 1). — 2. Es könnte aber auch sein, daß derselbe äußere Reiz, welcher in einer für uns augenfälligen

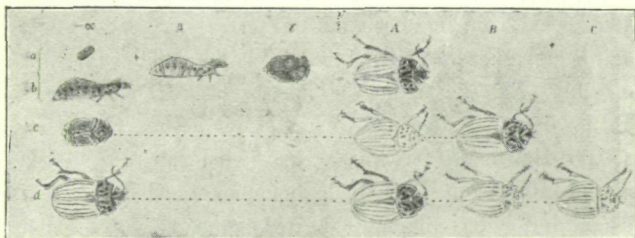


Fig. 16. Veränderungen des Kolorado-Kartoffelblattkäfers (*Leptinotarsa decemlineata*).

Vertikalreihe α normale Entwicklung, a Ei, b Larve, c Puppe, d Käfer; Horizontalreihe α , b Einwirkung von Hitze auf Ei und Larve, β infolgedessen veränderte Larve, γ Puppe, A Käfer dennoch normal, ebenso B , Nachkommen. — Horizontalreihe c Einwirkung von Hitze auf die Puppe, A veränderter Käfer, Nachkomme B dennoch unverändert. — Horizontalreihe d Hitzewirkung auf den Käfer, A der Käfer hiedurch unverändert, $B C$ jetzt aber veränderte Nachkommen. (Nach Tower.) (Aus Pržibram, Experimentalzoologie, III. Band, Taf. XVI.)

Weise etwa nur die Flügelfärbung verändert, gleichzeitig und direkt den ganzen Körper einschließlich der Keimdrüsen im selben Sinne beeinflusst, so daß diese z. B. wieder Schmetterlinge mit dunkleren Flügeln aus sich hervorgehen lassen müssen (Fig. 15, Detailfig. 4). — 3. Wir kennen ferner Fälle, wo sich Körperteile unter dem Einflusse äußerer Faktoren verändert hatten, die Keimstätten und folglich auch die Nachkommen aber

hievon unberührt blieben (Fig. 15, Detailfig. 3). — 4. Endlich könnte auch der Fall eintreten, daß nur die Keimzellen allein von den veränderten Reizen beeinflusst werden, der übrige Körper des betroffenen Lebewesens aber, etwa weil er schon zu alt ist, sich einer Veränderung unzugänglich erweist (Fig. 15, Detailfig. 2).

Ein Beispiel, wo die letzterwähnte Möglichkeit vorliegt, ist uns bisher nicht untergekommen; wir wollen daher jetzt noch eines kennen lernen. Tower erzielte durch Feuchtigkeits- und Temperaturextreme Größen- und Farbenveränderungen des Kolorado-Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata*, Fig. 16). Ließ Tower die genannten Faktoren auf Eier (*a*) und Larven (*b*) einwirken, so veränderten sich zwar die Larven (β), aber die daraus hervorgehenden Käfer (*A*) waren unverändert und ebenso ihre Nachkommen. Ließ Tower die Faktoren auf die Puppe (*c*) wirken, so erhielt er veränderte Käfer; trotzdem waren die Nachkommen (*B*) auch diesmal unverändert. Endlich ließ Tower dieselben Faktoren auf den fertigen Käfer (*d*) einwirken, der sich unter ihrem Einflusse nicht mehr veränderte; jetzt aber erwiesen sich die normal aufgezogenen Nachkommen (*C*) erblich verändert, und zwar in demjenigen Sinne, welcher den auf die vorige Generation scheinbar vergebens angewendeten Faktoren entsprach. Diese merkwürdigen Erblchkeitsverhältnisse finden ihre befriedigende Erklärung in den Reifungsverhältnissen der Keimprodukte: Eier und Samen der Käfer beginnen nämlich erst dann reif zu werden, wenn die Käfer selbst bereits vollständig fertig ausge-

bildet, ausgewachsen und ausgefärbt sind. Vorher läßt sich zwar der unfertige Körper beeinflussen, nicht aber die unreife Keimdrüse; und nachher läßt sich zwar der fertige Körper nicht mehr verändern, wohl aber die erst jetzt herangereiften und empfänglichen Keimzellen. Hier scheint also Beeinflussung des Körpers ohne Beeinflussung

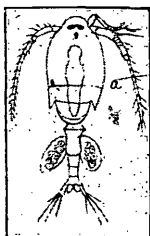


Fig. 17. Einauge
(*Cyclops*).

Weibchen mit Eier-
säckchen an den Sei-
ten des Hinterleibes.
Der Strich *a* deutet
Amputation der An-
tenne (des Fühlers)
an.

des Keimes und umgekehrte Beeinflussung des Keimes ohne solche des Körpers möglich zu sein; und diese letzte Möglichkeit zeigt zugleich an, daß die Keimzellen auf direktem, physikalischem Wege, ohne vermittelnde Reizleitung des Körpers, wenigstens in gewissen Fällen sehr wohl erreicht werden können.

Einige andere Versuche sprechen aber auch für die Möglichkeit des ersten, vorhin erwähnten Weges: für die Fähigkeit eines veränderten Körperteiles, selbsttätig seine Veränderung an die Keime weiterzugeben. Der Hüpferling

oder das Einauge (*Cyclops*, Fig. 17) ist ein kleines Krebschen, einigermaßen verwandt mit denjenigen, welche wir in den Zuchtversuchen von Schmankewitsch, Woltereck, Kapterew und Ostwald ziemlich zu Beginn des Vortrages kennen lernten. Auffällig sind zu gewissen Zeiten beim weiblichen Hüpferling an der Hinterleibswurzel die beiden Säckchen, in denen die Eier ihre Entwicklung durchmachen. Schiller setzte solche Tiere jähem Temperaturwechsel oder einer Äther- oder einer

Chloroformnarkose aus, oder er schnitt einen Eiersack an, oder er amputierte bald die Fühler (Fig. 17 a), bald die Äste der Schwanzgabel: all diese Eingriffe haben zur Folge, daß die mikroskopischen Bilder der Eientstehung und Eireifung im Eierstock, ja sogar noch die Entwicklung der reifen Eier, wenn sie bereits in den Eiersäckchen lagen, sich in gesetzmäßiger Weise total verändert zeigten.

Guthrie nahm eine rein schwarze und eine rein weiße Hühnerrasse. Paarte er schwarzen Hahn mit schwarzer Henne, so erhielt er lauter schwarze Küchlein; paarte er weißen Hahn mit weißer Henne, so erhielt er lauter weiße Küchlein. Er nahm aber nunmehr eine schwarze und eine weiße Henne und vertauschte ihre Eierstöcke. Ließ er jetzt die schwarze Henne, welche Eierstöcke von der weißen trug, von einem weißen Hahn befruchten, so bekam er neben rein weißen auch schwarz gefleckte Küchlein. Ließ er die weiße Henne mit Eierstöcken der schwarzen von einem schwarzen Hahn befruchten, so bekam er ebenfalls gescheckte Kücken. Da in diesen Versuchen beiderlei Geschlechtsstoffe, Eier und Samen, von Tieren gleicher Farbe herstammten, die Farbe der Jungen aber eine gemischte war, so muß das abweichend gefärbte Federkleid der Henne einen modifizierenden Einfluß auf die Eier überleitet haben.

Das gleichwertige Resultat erhielt Magnus mit weißem und schwarzem Kaninchen. Heape dagegen erhielt, als er befruchtete Eier von weißen Angorakaninchen in graue belgische Kaninchen übertrug, keinen solchen Einfluß, ebenso wenig Castle bei Eierstocktransplan-

tation von einem schwarzen in ein weißes Meerschweinchen und Poll bei der gleichen Operation an weißen und grauen Mäusen.

Ich will meine heutigen Betrachtungen nicht beschließen, ohne eines Teilproblem es der Vererbung erworbener Eigenschaften gedacht zu haben, der Vererbung erworbener Schutzstoffe gegen Krankheitsgifte. Die bahnbrechenden Versuche des heute durch sein Syphilismittel so berühmten Paul Ehrlich an rizin- und abrinfesten Mäusen, ferner diejenigen von Tizzoni und Cattaneo an tetanusfesten Mäusen und hundswutfesten Kaninchen, endlich diejenigen von Behring an diphtheriefesten Kaninchen waren insofern noch nicht ganz einwandfrei, als die Übertragung der Giftfestigkeit auf die Nachkommen nur dann beobachtet werden konnte, wenn beide Eltern oder zumindest die Weibchen allein, nicht aber, wenn die Männchen allein giftfest gewesen waren. Somit war der Verdacht nicht ausgeschlossen, daß die Vererbung gar nicht durch echte Vererbung auf den unentwickelten Keim geschehe, sondern erst später durch Vermittlung des Mutterkuchens oder gar erst der Muttermilch beim Säugen. Dies wurde um so wahrscheinlicher, als analoge Versuche von Lustig mit abrinfesten Hühnern ein vollständig verneinendes Ergebnis zeitigten. Den endgültigen positiven Beweis erbrachten aber schließlich Versuche von Gley und Charrin, denen mit Kaninchen und dem vom Erreger des blauen Eiters (*Bacillus pyocyaneus*) abgesonderten Gift das gelang, was Ehrlich und seinen Nachfolgern zunächst mißglückt war: die Übertragung

der Widerstandsfähigkeit, hier der Immunität gegen ein von Bakterien ausgeschiedenes Krankheitsgift, durch den Vater allein!

Zusammen mit allen früher vorgetragenen Ergebnissen eröffnet uns dieses wunderbare Resultat einen ganz neuen Weg zur Verbesserung unserer eigenen Rasse, zur Stärkung und Veredlung des gesamten Menschengeschlechtes. Einen schöneren, menschenwürdigeren Weg als derjenige, den fanatische Rassenenthusiasten vorge schlagen haben und der auf unbarmherzigem Daseinskampfe fußt: durch Rassenhaß und Ausmerzungen von Rassen, die manchem vielleicht ganz unberechtigterweise mißliebig erscheinen, werden wir die menschliche Gesellschaft nicht vor Degeneration bewahren, nie zu immer größeren Leistungen, höheren Zielen befähigen, sondern einzig und allein durch zielbewußte Arbeit an uns selbst. Wenn erworbene Eigenschaften, Eindrücke des individuellen Lebens, sich im allgemeinen vererben, so gehören offenbar Werke und Worte der Menschen auch noch hinzu. Jede Handlung, ja sogar jedes Wort gewinnt in diesem Lichte stammesgeschichtliche Tragweite. Die Erwerbung neuer Eigenschaften kann uns erblich belasten, wenn ungesunde Verhältnisse, ein Zuviel oder Zuwenig von allem, böse Leidenschaften unseren Körper und dadurch auch unsere Fortpflanzungszellen verderben. Die tatkräftige Erwerbung bestimmter, vorteilhafter Eigenschaften verleiht uns aber ebenso auch die Macht, erblich zu entlasten: Fähigkeiten, die wir uns angeeignet, Tätigkeiten, die wir fleißig ausgeübt, Mühsal und Krankheit, die wir

ertragen und überwunden haben, hinterlassen irgendeine Spur bei unseren Kindern und Kindeskindern. Wenn auch noch so abgeschwächt, wenn auch nur der Neigung oder Disposition nach und keineswegs in ausgebildeter Form, wenn auch viele Generationen lang ganz verborgen, — irgendein Abglanz von dem, was wir gewesen sind und geleistet haben, muß auf unsere Nachkommen übergehen. Wir wissen darüber leider noch allzuwenig, weil planmäßige Zuchtversuche mit Menschen unmöglich sind und weil die als Surrogat dafür eintretenden statistischen und historischen Untersuchungen vielfach trügen. Wir sind auf den Analogieschluß von den uns besser bekannten Fällen des Tier- und Pflanzenreiches angewiesen. Eben diese Fälle machen es aber in hohem Grade wahrscheinlich, daß unsere Nachfahren bereits rascher erlernen, was wir einmal gut gekonnt haben; leichter ausüben, was wir in saurer Arbeit trainirt haben; besser überstehen, was uns an Schädigungen fast den Tod gebracht hätte. Mit einem Wort: wo wir suchten, da finden sie; wo wir beginnen, da werden sie vollbringen; und wo wir noch mit ungewissem Erfolge kämpfen, da ist ihnen schließlich der Sieg bestimmt!

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [51](#)

Autor(en)/Author(s): Kammerer Paul

Artikel/Article: [Hauptaufgaben der experimentellen Biologie in bezug auf Anpassungs- und Vererbungslehre. 283-334](#)