Der Geltungsbereich der Mutationstheorie und die Einwände der Biometrika.

Von Dr. H. TIMPE.

Das Problem der Entstehung der Arten ist seit DARWIN vorwiegend auf dem Wege des Vergleichens in Angriff genommen worden. Die Morphologie hatte eine entscheidende Stimme. Leitend war dabei vor allem der Gedanke, die Vorgänge, die in der Natur die Umgestaltung des Bestehenden bewirkten, beanspruchten für sich so lange Zeiträume, daß sie der direkten Beobachtung unzugänglich wären. Um so mehr glaubte man von einer experimentellen, physiologischen Behandlung absehen zu sollen. Wenngleich nun die Betrachtungsweise der morphologischen Deszendenzlehre nicht ohne Wert ist für den Zusammenhang, der möglicherweise zwischen den einzelnen Arten besteht, so ist doch unverkennbar, daß man durch sie nur zu einer Vorstellung über den wahrscheinlichen Verlauf der tatsächlichen Entwicklung gelangen kann. Gelingt es dagegen, auf dem Wege des Experimentes, durch Kulturen und Versuche, die vorhandene Art so abzuändern, daß eine neue Art entsteht, so erhält man dadurch einen Einblick in die Gesetze, die die Entstehung der Organismen beherrschen. HUGO DE VRIES, Prof. der Botanik in Amsterdam, beschäftigt sich seit 20 Jahren mit dahin zielenden Untersuchungen und hat das Ergebnis derselben in einem umfassenden Werke: »Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich, Leipzig, VEIT & COMP., 1901-03«, niedergelegt. Zur Einführung in die Mutationstheorie dient das soeben erschienene Werk: HUGO DE VRIES, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Deutsch von Prof. H. KLEBAHN (XII, 530 S. m. 53 Abbildungen) Berlin, GEBR. BORNTRÄGER 1906. Der Kerngedanke seiner Ausführungen ist: Neue Arten entstehen nicht auf dem Wege allmählicher Umwandlungen, sondern stoßweise. Ein wahrer Wirbelsturm von Angriffen erhob sich gegen diese neue Lehre und namentlich von englischer Seite, von der Biometrica, a journal of statistical study of biological problems, ging er aus. Nach den einschlägigen Aufsätzen dieser Zeitschrift sollen die neuen, nach DE VRIES explosiv, durch Mutation entstandenen Arten einfach extreme Varianten sein. Formen, die durch die gewöhnliche, individuelle, fluktuierende Variabilität entstehen. Die Angriffe und Einwendungen finden in den Methoden der Biometrika ihre Erklärung. Sie sollen nach Darlegung der DE VRIES'schen Mutationstheorie in ihren Hauptzügen hier eingehender gewürdigt werden.

Sehen wir von den Erklärungsversuchen früherer Zeiten ab, so fragt sich zunächst: wie suchte sich DARWIN die Entstehung der Arten zu erklären? Die Antwort gibt das Wort Selektion. Was DARWIN als Stützen seiner Lehre betrachtete, das mag ja vielfach unbewiesen und unrichtig sein. Das von ihm zu Tage geförderte Tatsachenmaterial behält seinen Wert. Die Lektüre des MALTHUS'schen essay on population brachte ihn auf den Gedanken, daß die Auslese in ähnlicher Weise unter den Tieren und Pflanzen waltet, wie sie unter den Menschen Jahr für Jahr die für den Kampf ums Dasein geeigneten erhält, die anderen aber zu Grunde gehen läßt. Die einzelnen Individuen einer Art weichen von ihrem Typus mehr oder weniger ab, sie bilden individuelle Variationen. Unter diesen wählt die natürliche Auslese diejenigen, die sich erhalten. Außer diesen kennt DARWIN zufällige Variationen, die sich nicht als die extremen Varianten darstellen. Sie treten periodisch auf und führen günstige Abweichungen herbei. Erfolgen sie in derselben Richtung, dann geben sie neuen Arten den Ursprung. In diesen periodisch erfolgenden Abweichungen können wir bereits eine Andeutung der Mutationen sehen. Die Selektion wählt sowohl die extremen Varianten als auch die eben genannten Mutationen. In welcher Richtung die Selektion am meisten tätig ist, darüber spricht DARWIN sich nicht mit hinreichender Bestimmtheit aus. Bei den individuellen Variationen zeigt sich die Wirkung äußerer Einflüsse, auch sind für sie die veränderten Lebensbedingungen, z. B. der Transport in ein anderes Klima, von Bedeutung. Unter dem Einflüsse seiner Kritiker hat allerdings DARWIN seine Ansicht in diesen Punkten wiederholt geändert. Über die physiologische Seite der Deszendenzlehre ist er sich nie völlig klar geworden. ¹)

Der vorsichtig abwägende Standpunkt, den DARWIN in der ganzen Frage nach der Entstehung der Arten einnimmt, wird verlassen von Alfred Russell Wallace in seinem Darwinism.2) Er wirft mit kühnem Griffe die zufälligen Veränderungen, die sprungweise eintretenden Variationen, über Bord: Sie hätten sich an der Entstehung der Arten überhaupt nicht, oder doch nur in untergeordneten Fällen beteiligt. Nach ihm sind es die individuellen Variationen, aus denen die Auslese das Passendste auswählt, sodaß es überlebt und neue Arten bildet. Die in Kultur befindlichen Rassen sind nach seiner Meinung der beste Beweis dafür, daß die Abweichungen so weit gehen können, daß man die Stammform in ihnen garnicht mehr erkennt. Dagegen ist nun zu bemerken, daß man unter »Rassen« einmal die Veredelungsprodukte unserer Züchter, dann aber auch die konstanten Unterarten unbekannter Abstammung versteht. Zu letzteren gehören z. B. die veredelten Sorten unserer Äpfel und Birnen. Es ist nicht richtig, wenn WALLACE sämtliche Apfelsorten von dem wilden Pyrus Malus abstammen läßt. Nach den Angaben des belgischen Züchters VAN MONS (arbres fruitiers) entstehen die wertvollen Eigenschaften, Form, Farbe, Geschmack der Äpfel nicht durch die Züchtung. Wohl gelingt es, die Größe und

¹⁾ HUGO DE VRIES. Die Mutationstheorie. I. S. 20.

²⁾ ALFRED RUSSELL WALLACE. Darwinism, an exposition of the theory of natural selection with some of its applications. London 1889.

Saftigkeit der Früchte zu verbessern. Die Varietätsmerkmale finden sich schon in den wildwachsenden Formen. Wie sie dort entstanden sind, ist unbekannt. Auch WALLACE erklärt ihre Entstehung nicht. Nach ihm genügt völlig die Vergrößerung und Anhäufung der Merkmale, wie sie durch Zuchtwahl erzielt werden können, um durch Selektion neue Arten entstehen zu lassen. Die von ihm für eine solche Entstehung neuer Arten angeführten Beispiele beziehen sich jedoch lediglich auf Kulturformen, die aus wohl unterschiedenen Unterarten gezüchtet wurden. Zudem wird der Beweis für ihre Beständigkeit nicht erbracht.

Gegen die Selektionslehre besonders in der scharfen Fassung von WALLACE ist eine Reihe von Einwänden erhoben worden, aus denen ich folgende namhaft mache:

Die Selektion soll das Gute erhalten, das Schlechte vernichten. Wie aber entsteht das Gute? Die gewöhnliche Variabilität reicht zu seiner Entstehung nicht hin. (E. D. COPE.)

Die Entwicklung ist nach LOUIS DOLLO 1) diskontinuierlich. Besonders paläontologische Tatsachen sprechen für eine solche Entwicklung.

Die jetzt lebenden Arten sind von einander scharf getrennt, sie bilden eine diskontinuierliche Reihe, bemerkt BATESON.²) Woher rühren die Lücken, wenn die Arten durch eine kontinuierliche Ahnenreihe mit einander verbunden waren, in der nur individuelle, graduelle Unterschiede auftraten? Der Hinweis auf die »Zwischenformen« ist nach ihm verfehlt, da sie keine Übergänge, sondern selbständige Typen sind. Sie erweisen sich überall als scharf von einander unterschiedene Formen. Wenn schließlich die Selektionslehre die nützlichen Abänderungen auf das Schönste erklärt, so versagt sie bei der Deutung neu auftretender nutzloser oder sogar schädlicher Eigenschaften. Nach

¹) LOUIS DOLLO, Les lois de l'évolution, Bull, Soc. Belge de Géologie T VII, p. 164. Année 1893.

²⁾ BATESON. Materials for the study of variation, treated with especial regard to discontinuity in the origin of species,

KORSCHINSKY¹) ist die Selektion ein konservatives Element, sie bringt keine neuen Formen hervor, sie erhält nur die Formen mit abweichenden Merkmalen. Ähnlich DUNCKER²): die individuelle Variabilität ist ein Zustand, kein Vorgang.

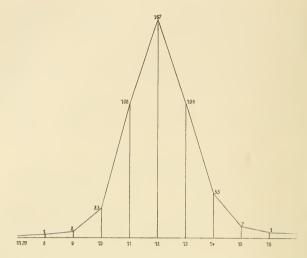
Bevor nun die Unzulänglichkeit der Selektionslehre in der bisherigen Fassung dargelegt werden kann und die Mutationen als die artbildenden Elemente erkannt und erwiesen werden, ist es notwendig, die verschiedenen Bedeutungen des Wortes »Variabilität« anzugeben. Wir sehen hier ab von der systematischen Polymorphie, z. B. bei *Draba verna*, und der Polymorphie, die durch Bastardierung erzeugt wird, da sich hier für unsere Frage keine Streitpunkte ergeben.

Es handelt sich zunächst um die Variabilität im engeren Sinne, die individuelle Variabilität. Beispielsweise um die Länge der einer käuflichen Probe entnommenen Samen (450) der gewöhnlichen rotgefleckten Bohne. Die Bohnen haben eine Länge von 8 bis 16 mm. Am häufigsten kommt die Länge von 12 mm vor (in 167 Fällen), eine Abmessung, die sich genau in der Mitte befindet. Je weiter sich die Abmessungen von dieser Mitte entfernen, desto seltener treten sie auf. Ein anschauliches Bild von der Häufigkeit der Abmessungen und von der Größe jeder einzelnen erhält man, wenn man in einem rechtwinkligen Koordinatensystem auf der Abscissenaxe die Längen der Bohnen von Millimeter zu Millimeter angibt und auf der zu jeder Abscisse gehörigen Ordinate die Häufigkeit abträgt, mit der die betreffenden Längen der Bohnen gefunden wurden. Die freien Endpunkte der Ordinaten verbindet man durch einen Linienzug. Auf diese Weise erhält man eine Kurve, die das Ergebnis der Messungen graphisch darstellt. Sie führt nach GALTON³), der sie zuerst für diese Zwecke konstruierte, den Namen Galton-Kurve.

KORSCHINSKY, Heterogenesis und Evolution. Naturwiss, Wochenschrift, 1899, Bd. VII, No. 24.

²) Duncker. Biolog. Centralblatt 1899. S. 373.

³⁾ GALTON, Natural Inheritance. London 1889. S. 38 ff.



GALTON-Kurve der Bohnenlängen. Die Abscissenaxe gibt die Längen in Millimetern an, der Endpunkt der Ordinaten das Ausmaß der Häufigkeit der betreffenden Länge.

Auf der horizontalen Axe kann man auch die Zahl der Blumenblätter, etwa bei *Ranunculus bulbosus*, angeben, die Länge von Pflanzen, von Fruchtknoten, die Kornprozente einer Samenprobe, auf der senkrechten wird immer das Ausmaß der Häufigkeit des Vorkommens der betreffenden Eigenschaft abgetragen. Vergleicht man diese Kurve mit der GAUSS'schen Wahrscheinlichkeitskurve, so findet man mit ihr in der Regel eine überraschende Übereinstimmung. Man bezeichnet 1) den Beobachtungsfehler mit x, die Wahrscheinlichkeit seines Vorkommens mit y. die Anzahl der sämtlichen vorkommenden elementären Fehler mit n. Aus den Wahrscheinlichkeiten y der einzelnen Fehler x setzt sich die Gewißheit gleich 1 zusammen, daß einer von ihnen

¹⁾ G. HAGEN, Grundzüge der Wahrscheinlichkeitsrechnung, Berlin 1882.

eintreten muß. Stellt man die Fehler x als Abscissen, die Wahrscheinlichkeiten y als die zugehörigen Ordinaten dar, so gibt die Verbindungslinie ihrer Endpunkte eine kontinuierliche Kurve, die die Beziehung zwischen den einzelnen Fehlern und ihren Wahrscheinlichkeiten anzeigt. Da die x und y heterogene Größen sind, kann man ihre Längen in zwei verschiedenen Maßstäben abtragen.

Die Differenz der Wahrscheinlichkeiten zweier auf einander folgender Fehler ist 1)

$$dy = -\frac{2xy}{n}$$

Da nun aus den einzelnen Wahrscheinlichkeiten y sich die Gewißheit zusammensetzt, daß einer der Fehler tatsächlich eintritt, — in der graphischen Darstellung ist diese Gewißheit gleich der Fläche der Kurve, — so muß das einzelne y ein Flächenelement sein. Statt seiner ist also y dx einzuführen oder, da die Fehler immer um zwei Einheiten zunehmen, 2 y dx. Deshalb ist die Beziehung

$$\frac{dy}{y} = -\frac{4}{n} x dx$$

$$\log nat y = -\frac{2}{n} x^2 + C$$

Für den Fehler x=o sei die Wahrscheinlichkeit = a, deshalb $C=\log nat \ a$

$$\log nat \frac{y}{a} = -\frac{2}{n} x^2$$

$$y = a c - \frac{2x^2}{n}$$

Die sämtlichen Werte der y sind also dem größten Werte y = a, der größten Ordinate, proportional. Für a ergibt eine besondere Rechnung, die von der Entwicklung des Bimons $(a+b)^n$ ausgeht und berücksichtigt, daß die Anzahl der gleichwahrscheinlichen Gruppen von Beobachtungsfehlern gleich 2^n ist, den Wert

¹⁾ G. HAGEN, a. a. O. S. 37.

$$a = \frac{1}{\sqrt{\pi} \cdot \sqrt{\frac{n}{2}}}$$

demnach

$$y = \frac{1}{\sqrt{\pi \sqrt{\frac{n}{2}}}} \cdot e^{-\frac{2 x^2}{n}}$$

Wird noch $\sqrt{\frac{n}{2}} = \frac{1}{h}$ gesetzt, wo h eine Konstante ist, die als Maß für die Schärfe der Beobachtungen gelten kann, dann ist

$$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}}e^{-h^2x^2}$$

die Form, in der GAUSS¹) das nach ihm benannte Fehlergesetz gegeben hat.

Soll nunmehr die Kurve der Fehlerwahrscheinlichkeit konstruiert werden, so handelt es sich um die Bestimmung des Maßes für die Schärfe der Beobachtungen. Als Maßeinheit dient der wahrscheinliche Fehler, d. h. die Grenze, die von sämtlichen positiven und negativen Fehlern ebenso oft überschritten wie nicht erreicht wird. Er nähert sich den am häufigsten vorkommenden Fehlern mehr als der mittlere Fehler (m) und als die Wurzel aus dem mittleren Fehlerquadrat (q). Bezeichnet man ihn mit w, dann ist das Integral

$$\int_{0}^{w} y dx = \int_{w}^{\infty} y dx$$

Wegen der Symmetrie der Kurve ist, da die ganze Fläche gleich 1 ist, das Integral

$$\int_{y}^{w} dx = \frac{1}{4}$$

oder ein ${}^{\circ}$ Quartil« (Q), wie es Galton nennt, um es als Maß für die Variationsweite der untersuchten Individuen zu verwenden.

¹⁾ Gauss, Theoria motus corporum coelestium. Hamburg 1809.

Setzt man zur Abkürzung in

Setzt man zur Abkurzung in
$$y = \frac{h}{\sqrt{\tau_t}} e^{-h^2 x^2}$$

$$hx = t$$

$$x = \frac{t}{h}$$

$$dx = \frac{1}{h} dt, \text{ dann ist}$$

$$\int y dx = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int e^{-t^2} dt.$$
Nun ist $e^{-t^2} = 1 - \frac{t^2}{1 + 2t^2} + \frac{t^4}{1 + 2t^2} - \frac{t^6}{1 + 2t^3} + \cdots,$

und weil $\frac{1}{4}\sqrt{\pi} = 0.4431135$, ergibt sich nach Ausführung der

Integration zwischen den Grenzen o und w

$$0,4431135 = t - \frac{1}{3}t^3 + \frac{1}{10}t^5 - \frac{1}{42}t^7 + \cdots$$

Ein für t brauchbarer Wert, der dieser Gleichung genügt, ist t = 0.4769364

deshalb ist aus $x = \frac{t}{L}$ der wahrscheinliche Fehler

$$w = 0.4760364 \cdot \frac{1}{h}$$

Da der wahrscheinliche Fehler als Einheit des Maßes dienen soll, in dem die Fehler der Beobachtungen gemessen werden, ist

$$w = 1$$

$$1 = 0.4769364 \cdot \frac{1}{h}$$

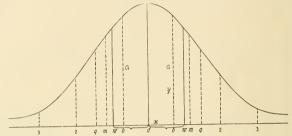
$$h = 0.4769364.$$

Es kann also zu jedem Fehler x die zugehörige Wahrscheinlichkeit

$$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} e^{-h^2 x^2}$$

berechnet werden.

Werden die in der Einheit des wahrscheinlichen Fehlers gemessenen Werte von x als Abscissen abgetragen, dann ergeben die für y berechneten Werte die zugehörigen Ordinaten. Die Verbindungslinie ihrer Endpunkte ergibt die nachstehende Kurve der relativen Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Fehler.



GAUSS'sche Wahrscheinlichkeitskurve. Erklärung der Buchstaben im Text.

Die Flächen der $\int y dx$ zwischen beliebigen Werten der x erhält man durch mechanische Quadratur.

QUÉTELET, 1) der große belgische Anthropologe und Statistiker, war der erste, der in seiner Anthropométrie 1870 den Nachweis führte, daß die Abweichungen von dem mittleren Werte eines Körpermerkmals beim Menschen sich um diesen Mittelwert in einer Weise gruppierten, die der Länge der Ordinaten der Wahrscheinlichkeitskurve entspricht, wenn nur die Anzahl der Messungen dieses Merkmals genügend groß war. GALTON und DE VRIES dehnten die Untersuchungen über das Verhalten der fluktuierend variierenden Merkmale auch auf Tiere und Pflanzen aus und fanden, daß die Verhältnisse dort ganz analog lagen.

Es zeigte sich, daß bei vielen scheinbar regellosen Erscheinungen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit obwaltet, daß sie beherrscht werden von einem Gesetze, das seit QUETELET²) das

¹⁾ Quételet, Anthropométrie 1870.

²⁾ OUÉTELET. Lettres sur la théorie des probabilités, Bruxelles.

Gesetz der zufälligen Ursachen (la loi des causes accidentelles) genannt wird. Es ist dasselbe Gesetz, das BERNOUILLI das Gesetz der großen Zahl nennt. Dies Gesetz gilt jedesmal da, wo eine große Reihe von Vorgängen sich abspielt, denen an sich konstante Ursachen zu Grunde liegen, die aber durch zufällige Zwischenfälle in ihren Wirkungen gehemmt sind. n Wahrheit treten die Vorgänge in notwendiger und a priori berechenbarer Ordnung ein und die beobachteten Schwankungen haben nichts wirklich Zufälliges an sich. 1)

Der Zusammenhang mit der GAUSS'schen Wahrscheinlichkeitskurve wird folgendermaßen hergestellt: Was in der GAUSS'schen Kurve die relativen Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Fehler sind, das sind in den Variabilitäts- oder den GALTON-Kurven die relativen Wahrscheinlichkeiten des Vorkommens der Abweichungen von dem mittleren Werte der betreffenden Größe. In unserem Beispiele der Bohne sind es die Wahrscheinlichkeiten des Abweichens der Länge der Bohnen von der mittleren Länge von 12 mm. Man sollte deshalb hier richtiger von einer Kurve der Abweichungen vom Mittel reden, eine Bemerkung, die bereits GALTON gemacht hat. The term Probable Error, in its plain English interpretation of the most Probable Error, is quite misleading, for it is not that. The most probable Error is zero. It is astonishing that mathematicians, who are the most precise and perspicacious of men, have not long since revolted against this cumbrous, slipshod, and misleading phrase. They really mean what I should call the Mid-Error, but their phrase is too firmly established for me to uproot it. Moreover the term Probable Error is absurd when applied to the subjects now in hand, such as Stature, Eye-colour, Artistic Faculty, or Disease. I shall therefore usually speak of Prob. Deviation.

Statt von »Abweichungen« könnte man auch von Schwankungen um einen mittleren Wert sprechen. Variationen dieser

¹⁾ QUÉTELET. Zur Naturgeschichte der Gesellschaft. Hamburg 1856.

Art, die um so häufiger sind, je weniger sie von dem mittleren Wert abweichen, um so seltener, je mehr sie sich davon entfernen, kommen jedes Jahr vor, unter allen äußeren Lebensbedingungen und lassen sich bei einer hinreichend großen Anzahl von Individuen mit großer Sicherheit nachweisen. Die Fähigkeit einer Spezies zu diesen Variationen ist die individuelle, graduelle, fluktuierende Variabilität. Sie wird auch die Plus-, Minus-Variabilität genannt, weil es sich bei ihr immer um ein mehr oder weniger einer bestimmten Eigenschaft handelt. Sie führt zu der Entstehung von Rassen.

Der andere Sinn des Wortes »Variabilität« führt auf die Mutationen. Während bei der individuellen Variabilität ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den einzelnen Individuen besteht, zeigen sich hier Lücken zwischen den Varianten und der Gruppe der übrigen Individuen. Die Mutationen treten unvermittelt auf, die Abänderungen sind zufällig und unerwartet, Bindeglieder finden sich nicht. Die Veränderungen erfolgen sprungweise, explosiv oder stoßweise. Diese stoßweise Variabilität gibt den Mutationen den Ursprung. Nur wäre es unrichtig, sich diese Stöße als die Ursachen tiefgreifender Änderungen vorzustellen. Die Änderungen können klein sein, kleiner als die Abweichungen zwischen den extremen Varianten derselben Art. Die Blätter eines Exemplars von Prunus lauro-cerasus zeigen beispielsweise in der Größe mehr Verschiedenheiten als die von JORDAN, DE BARY unterschiedenen Arten von Draba verna. Daß man bei letzteren von differenten Arten spricht, hat seinen Grund darin, daß sie bei Aussaaten sich als konstant erweisen, dieselbe Blattgröße und Form, dieselben Blumenblätter und Schoten haben wie ihre Eltern. Das ganze Habitusbild ist ein für die betreffende Art charakteristisches

Der Unterschied zwischen individueller Variation und Mutation oder kurz zwischen Variieren und Mutieren tritt noch klarer vor Augen, wenn wir die Elemente der Art und die elementaren Arten betrachten. Die LINNE'schen Arten sind historische Größen. In einer jeden vereinigen die Systematiker

die geschlossenen Formenreihen, die durch Zwischenformen miteinander verbunden werden können, es sind Kollektiv-Arten, Sammelarten. Man legt ihre Grenzen dahin, wo sich im Stammbaum Lücken finden. Die Frage nach ihrer Entstehung ist nur auf historischem Wege zu beantworten. Andererseits bieten sich die Merkmale der Art als Gegenstand experimenteller, physiologischer Forschung dar. Zwei nahe verwandte Formen unterscheiden sich in der Regel in vielen ihrer Eigenschaften. Ihre Zusammenfassung bestimmt das Habitusbild, den einheitlichen Eindruck, den die Form macht. Wir betrachten sie als den Ausfluß einer einheitlichen Anlage, als das Produkt einer Einheit, dessen einzelne Faktoren nicht gesondert in die Erscheinung treten. Diese Einheiten bilden in den einzelnen Arten die Elemente der Art. Diejenigen Formen, die sich durch ein solches Element unterscheiden, sind die elementaren Arten. Diese Elemente der Arten sollen zum Gegenstand physiologischer Forschung gemacht werden. Bei den experimentellen Untersuchungen wird sich erst herausstellen, was Artmerkmale, was die Elemente der Art sind. Einstweilen wissen wir das kaum. Auf der Kenntnis dieser Elemente wird sich dann die experimentelle Erzeugung neuer Arten aufbauen und so die Descendenz ihre sicherste Stütze gewinnen.

Ist auf dem Wege der Mutation ein neues Artmerkmal entstanden, dann unterliegt dieses wieder der kontinuierlichen Variabilität; z. B. Zea Mays tunicata trägt Körner, die von Bälgen umschlossen sind. Die Länge dieser Bälge variiert beständig: bald ist der ganze Same davon 'umschlossen, bald ist der Balg drei- bis viermal so lang wie der Same, bald wiederum bedeckt er ihn kaum. Es gibt einen Grad der Ausbildung, der am häufigsten auftritt. Um ihn herum gruppieren sich die anderen nach dem Gauss'schen Wahrscheinlichkeitsgesetze, sodaß es leicht wäre, dafür eine Galton-Kurve zu konstruieren.

Um nun den Wert des durch Selektion Erreichbaren zu würdigen und seine Grenzen kennen zu lernen, betrachten wir die Ergebnisse der Zuchtwahl im Gartenbau und in der Landwirtschaft. Es ist dies notwendig, weil DARWIN die hier gewonnenen Ergebnisse für die natürliche Auslese verwandte. Was die Kunst des Züchters leistet, das leistet nach seiner Auffassung in der Natur die natürliche Auslese. Der Gärtner will durch seine Bemühungen die Gewächse veredeln, verbessern, und er benutzt alles, was dazu dienen kann: Auswahl der Formen, die die gewünschte Eigenschaft wenn auch erst in geringem Grade zeigen, Düngung, vor allem künstliche Befruchtung und dadurch herbeigeführte Kreuzung verschiedener Artmerkmale. Diese Dinge werden von ihm nicht sorgfältig auseinandergehalten, da es ihm nur auf den Erfolg ankommt. Für die Selektionslehre jedoch haben nur diejenigen Versuche Wert, bei denen Kreuzungen ausgeschlossen sind und zwar sowohl die durch die Hand des Züchters als auch die durch die Insekten und den Wind bewirkten. Daher ist das Tatsachenmaterial, das nicht den Einfluß der Kreuzungen berücksichtigt, für die Frage der Verbesserung durch Selektion unbrauchbar.

Der Landwirt geht bei der Züchtung seiner Kulturrassen einen anderen Weg. Er benutzt die überall vorhandene Variabilität, um z. B. eine bessere Hafersorte zu züchten. Einige Exemplare, die die gewünschte Eigenschaft zeigen, werden getrennt geerntet und ausgesät. Die aus diesen Samen erhaltenen Pflanzen werden durch mehrere Generationen nach denselben Gesichtspunkten behandelt Das schließlich erhaltene Saatgut liefert die Edelrasse. So ist es BESELER in Anderbeck gelungen, einen vorzüglichen begrannten Hafer zu züchten. Man wünschte ihn aber grannenlos. Der Zufall lieferte einige unbegrannte Exemplare, deren Nachkommen waren wieder unbegrannt. Von einer neuen Art kann hier aber nicht die Rede sein, weil diesem Hafer die Beständigkeit fehlt. Dasselbe gilt von anderen landwirtschaftlichen veredelten Rassen. Aus diesem Grunde sind sie für die Entstehung von Arten auf dem Wege der Selektion nicht als Beispiele zu gebrauchen.

Lange Zeiträume von tausend und mehr Jahren fordert WALLACE, um die Veränderungen zu bewirken, die durch ihre

allmähliche Häufung zur Entstehung neuer Arten führen. Historische Beweise lassen sich dafür nicht erbringen. Was sich an Angaben findet, spricht dafür, daß durch Zufall nützliche Abänderungen entstehen, spontane Variationen, single variations, wie DARWIN sie nennt. Die Auslese häuft diese Abänderungen und dadurch entstehen neue Formen. Das Variieren, von dem angenommen wird, daß es in einer und derselben Richtung unbeschränkt weitergeht, ist tatsächlich, soweit die Erfahrungen reichen, begrenzt. Die ausgesuchten Samenträger liefern durchaus nicht alle das gewünschte Ergebnis, ein großer Teil bleibt hinter den Erwartungen zurück. Dieser fortgesetzte Rückschritt, diese Regression, ist ein wichtiges Moment gegen die Selektionslehre. Des weiteren zeigt die Erfahrung, daß die Züchtungsversuche bei weitem nicht so lange Zeit erfordern, wie vermutet wurde. Die wilde Daucus carota läßt sich in 3 bis 5 Generationen soweit veredeln, daß sie der kultivierten gleicht. Dasselbe gilt für den wilden Radis und die Pastinake. Um sie zu erhalten, ist sodann fortgesetzte Zuchtwahl erforderlich. Der Rückschritt zu dem mittleren Typus der Art erfolgt bei Vernachlässigung der Auslese in kurzer Zeit. Dies beweisen die mit Erbsen angestellten Versuche: auf warmem, trockenem Boden reifen sie ihre Samen in vierzig Tagen, in anderen Böden brauchen sie schon nach zwei Jahren längere Zeit zum Reifen. Die Pastinake, der schottische Kohl gehen in wenigen Generationen in die wilde Form zurück. Obstbäume verwildern bei der Aussaat, ebenfalls der Ölbaum und die Kastanie. Finden Getreidesorten nicht die Bedingungen ihres Ursprungsortes, so verlieren sie in kurzer Zeit ihre schätzenswerten Eigenschaften. Die Rassen erweisen sich somit selbst dann noch als unbeständig, wenn sie bereits lange Zeit kultiviert worden waren.

Wir dürfen deshalb die Stellung der Selektionslehre als erschüttert betrachten, da die Pflanzenzüchtung, auf die man sich berief, sich als Beweismoment für sie nicht verwenden läßt. Denn:

 die einzelnen Charaktere variieren nach Plus-Minus, wovon die GALTON-Kurven derselben uns ein anschauliches Bild geben — aber neue Eigenschaften entstehen dabei nicht. Und doch ist es bekannt, daß neue Eigenschaften entstehen.

- Tausende von Jahren sollen zu ihrer Züchtung erforderlich sein — die Kultur zeigt, daß wenige Generationen genügen.
- 3) Mit der Selektion ist Regression verbunden, denn mehr als die Hälfte des Fortschritts geht wieder verloren. Die Eigenschaften oscillieren um einen mittleren Wert der Eigenschaft.
- Die elementaren Arten sind beständig die Rassen werden nur durch Züchtung aufrecht erhalten.

Wir sahen, daß der historische Boden für die Selektionslehre fehlt. Wie diese vier Punkte zeigen, läßt sich auch ein Analogieschluß für sie nicht formulieren. Die Selektion führt nicht zur Entstehung von Artmerkmalen.

Wodurch entstehen denn neue Artmerkmale, neue Arten? Durch Mutation. »Die Arten«, sagt DE VRIES, »sind in der Weise der sogenannten spontanen Abänderungen entstanden.« Nie wird man hier zum Ziele kommen, wenn man die LINNÉ'schen Sammelarten zum Ausgangspunkt der Beobachtung und des Experimentes nimmt. Sie sind künstlich zusammengesetzte, systematische Gruppen, wie die besten Systematiker wie DE CANDOLLE anerkennen. Die wirklich existierenden, elementaren Einheiten, von denen eingangs die Rede war, sind vielmehr ins Auge zu fassen. Diese elementaren Einheiten können dem Experiment und der Beobachtung unterworfen werden.

Nun besteht allerdings gegenwärtig die Praxis, die Formen, deren Entstehung man in der Kultur verfolgen kann, als Varietäten zu bezeichnen, wenn sie nicht einer Kreuzung ihren Ursprung verdanken. Ganz mit Unrecht. Sie sind in ihrer großen Mehrzahl ebenso beständig wie die »guten Arten«. Noch weniger ist es zu rechtfertigen, wenn man glaubt, den gemeinsamen Ursprung einer Gruppe von Arten dadurch bewiesen zu haben, daß man sie zu Varietäten stempelt. Zu einem brauch-

baren Varietätsbegriff kommt man durch die Festsetzung: unterscheidet sich eine Form nur in einem Merkmal von einer bekannten Art, dann nenne man sie »Varietät«. So unterscheidet sich Datura Tatula von Datura Stramonium nur durch den Besitz des blauen Farbstoffs in den oberirdischen Organen. Über die Abstammung ist damit noch nichts ausgesagt. Die so definierte Varietät ist dann nur eine besondere Form von Arten. oder mit den Worten DARWIN's: Varieties are only small species. Dem gegenüber unterscheiden sich die JORDAN'schen elementaren Arten Draba verna, Viola tricolor von ihren Verwandten in vielen Merkmalen. Sie erweisen sich zudem in Aussaaten als völlig konstant. Man könnte sie als Unterarten bezeichnen. Besser ist es jedoch, sie elementare Arten zu nennen, weil dadurch die Eigenschaften als Ausdruck eines elementaren Merkmals charakterisiert werden. Mit beiden Formen von Arten, den Varietäten und elementaren Arten, läßt sich für die Frage nach der Entstehung neuer Arten durch Mutation arbeiten.

Wo kommen die eben definierten Varietäten und elementaren Arten vor? In der Natur treten sie nicht selten auf, häufig in der Kultur. So ist der Weizen eine Mischung verschiedener Sortentypen. Jede derselben erkennt man bei Isolierung als samenbeständig, wie die Aussaaten von LE COUTEUR und PATRICK SHIRREFF beweisen. Dasselbe gilt für Hafer und Gerste — es sind also nebeneinander bestehende Unterarten. Auch die veredelten Sorten der Obstbäume behalten bei der Verwilderung ihre Sortenmerkmale. VAN MONS erhielt seine Sorten aus der Züchtung der wilden Formen, die er in den Ardennen fand — also auch das sind Unterarten. Ob in der Kultur neue Unterarten entstehen? Man weiß es nicht. Möglich, daß sie in der Kultur, durch die Kultur entstehen, sie können aber auch bereits vor der Kultur vorhanden gewesen sein. Fast von allen Kulturpflanzen sind Varietäten bekannt. Man kennt sie vielfach schon so lange wie die Arten selbst. Es sei nur auf die gefüllten Blumen von Papaver, Viola, Althaca, vom Goldlack verwiesen, auf die weißen Erdbeeren, die roten Stachelbeeren, die gefüllten Maßliebchen; die proliferierenden Formen der Sonnenrose und Skabiose, die Varietäten von Hyazinthen und Tulpen. Sie sind einfach da. Ihren Ursprung kennt man nicht. Die Vermutung darf jedenfalls auch ausgesprochen werden, daß sie durch Mutation entstanden sind, da neue Artmerkmale in ihnen auftreten

Für viele elementare Arten der Kultur ist es wahrscheinlich, daß sie durch Mutation entstanden sind. Beobachtet wurden sie jedesmal erst dann, wenn sie fertig da waren. Wären sie im Sinne der Selektionstheorie allmählig entstanden, so hätte man diese Entstehung beobachten müssen. Das war nun nicht der Fall. Prof. Kurt von Rümker! unterscheidet in seiner Anleitung zur Getreidezüchtung sehr genau zwischen der Veredelung von Rassen, wofür die Selektion gilt, und dem Entstehen neuer Formen. Letzteres findet statt sin der Richtung abzweigender Neubildungen«, die dann sicher vererbbar sind, was, wie bekannt, für die Rassen nicht gilt. Der vorhin erwähnte grannenlose Anderbecker Hafer ist ein Beispiel für das plötzliche, zufällige Auftreten einer abweichenden Neubildung.

Während zur Zeit keine historischen Nachrichten über das allmähliche Entstehen neuer Arten vorhanden sind, gibt es eine ziemlich erhebliche Anzahl von Fällen, in denen das plötzliche Entstehen neuer Arten erweisbar ist oder doch höchst wahrscheinlich gemacht werden kann. Die älteste hierher gehörige Mitteilung ist die des Heidelberger Apothekers Sprenger, 1590, der in seinem Arzneigarten in einer Aussaat von Chelidonium majus²) eine Form mit tiefeingeschnittenen Blättern und geschlitzten Blumenblättern vorfand, die er Chelidonia major foliis et floribus incisis nannte. Jetzt trägt sie den Namen Chelidonium laciniatum. Sie ist völlig samenbeständig und nie wieder zu

¹⁾ KURT VON RÜMKER. Anleitung zur Getreidezüchtung. 1889.

²⁾ E. Roze. Le »Chelidonium laciniatum«. MILLER, Journal de Botanique 1895. No. 16—18.

Ch. majus zurückgekehrt. Sie wird in allen größeren botanischen Gärten seither kultiviert und zeigt keine Übergänge zu Ch. majus. Wahrscheinlich stammen die Samen, unter denen einer zu Ch. lac. wurde, aus der eigenen Ernte SPRENGER's. Damit wäre ein Fall plötzlicher Entstehung einer neuen Unterart statuiert. Nach den Mitteilungen von Thiselton Dyer 1) bringt Cyclamen latifolium seit 1850 folgende spontane Variationen hervor: »Eine Form mit quer ausstehenden Blumenblättern, eine mit geschlitzten Petalen, und eine mit Kämmen in den Blüten, die an die haarigen Gebilde der Iris erinnern«. In einer Aussaat der gewöhnlichen Fragaria albina fand DE VILMORIN²) Erdbeeren ohne Ausläufer, mit roten und mit weißen Früchten, die sich von Anfang an als völlig konstant erwiesen. Blumenkohl und Kohlrabi sind aus Samen spontan entstandene Monstrositäten von Brassica oleracea. Mercurialis annua laciniata hat sich seit ihrer Entdeckung ebenfalls als samenbeständig erwiesen. Daß neue Formen nicht nur einmal und an einem Orte entstehen, beweist die einblättrige Erdbeere, die von LINNÉ in Lappland aufgefunden wurde und die etwa 1800 in einer Gärtnerei bei Versailles neu entstand, Die geschlitztblättrige Erle und Weißbirke wurde in Schweden und Lappland aufgefunden. Ageratum mexicanum nanum luteum entstand gleichzeitig 1892 bei Paris und Erfurt. Weitere Beispiele von in Kultur entstandenen Varietäten sind die sterilen Korinthen. Bananen, Äpfel und Birnen, die grünen Rosen, Pelargonien, Dahlien, der sterile Mais, letzterer von DE VRIES beobachtet. Soweit diese neuen Arten Samen hervorbringen, erweisen sie sich als völlig samenbeständig, sind also den guten Arten als gleichwertig an die Seite zu setzen.

Die angeführten Beispiele legen den Gedanken nahe, daß eine Art längere Zeit hindurch nur Individuen hervorbringt, die den elterlichen gleichen, wenngleich sie individuell, fluktuierend variieren. Es tritt dann ein Zeitpunkt ein, in dem plötzlich neue

W. T. THISELTON DYER, The cultural evolution of Cyclamen latifolium. Proceed. Roy. Soc. Vol. L. XI. No. 371 p. 135.

²⁾ L. DE VILMORIN, L'amélioration des plantes par le semis.

Eigenschaften auftreten, die bald nach dieser bald nach jener Richtung von den bisherigen abweichen, m. a. W. ein Zeitpunkt, in dem sie Mutationen bildet. Die paläontologischen Tatsachen lassen sich mit diesem Gedanken recht gut in Einklang bringen. Also würde die historische morphologische Forschung ihm nicht entgegenstehen.

Es fragt sich nur: gibt es auch jetzt Arten, die sich gegenwärtig in dem Zustande einer solchen allseitigen Mutabilität befinden? DE VRIES hat seit 1886 vielfach nach derartigen Formen gesucht und viele, die ihm gunstig schienen, in Kultur genommen. Eine nur entsprach den an sie gestellten Erwartungen: Oenothera Lamarkiana.1) Diese Oenothera zeichnet sich vor ihren nächsten Verwandten O. muricata und biennis aus durch höheren Wuchs, durch größere und schönere Blumen. durch andere Blätter u. s. w. Sie wird mit ihnen aus Amerika zu uns gekommen und aus den Gärten verwildert sein. Exemplare für seine Untersuchungen sammelte DE VRIES in der Nähe von Hilversum auf einem Felde, das einem Garten benachbart war. Von diesem Garten aus hatte sich die Oenothera seit 1875 verbreitet. Bei genauerer Besichtigung zeigte sich, daß das Feld außer der O. Lam. noch zwei wohlunterschiedene elementare Arten trug, eine kurzgriffelige Form: Oenothera brevistylis und eine glattblättrige: Oenothera laevifolia. Von der Oenothera Lamarkiana sammelte DE VRIES neun kräftige Rosetten und überpflanzte sie in den botanischen Garten von Amsterdam. Außerdem sammelte er Samen der Oenothera laevifolia und Samen einer fünffächerigen Frucht, die zu Oenothera lata wurden. Die Oenothera laevifolia blieb konstant, ebenso trat O. brevistylis aber unter den Nachkommen der Rosetten nicht neu auf. Die neun Rosetten der Lamarkiana lieferten eine Familie von folgenden Formen, bezw. elementaren Arten: Oenothera gigas, albida, oblonga, rubrinervis, Lamarkiana, nanella, lata, scintillans. Die Kulturen umfassen sieben Generationen mit etwa

¹⁾ DE VRIES, Mutationstheorie I. 151 ff.

50 000 Individuen. Von diesen sind etwa 800 mutiert, die übrigen *Lamarkiana*, also etwa 1,5 % Mutanten. Die Merkmale der einzelnen neuen Arten und der Weise ihres Auftretens sind nach DE VRIES folgende:

- 1. O. gigas. Eine kräftige, breitblättrige, kurzfrüchtige Pflanze. Die Blätter der Wurzelrosette sitzen mit breiter Basis dem Stiele an. Die Stengel sind dicker und dichter beblättert als bei O. Lamarkiana, die Inflorescenzen außerordentlich kräftig mit kurzen Internodien, die Blüten sehr groß, die Früchte kurz und dick, die Samen groß. Diese Art trat nur einmal 1895 auf, die Inflorescenz wurde in eine Pergamindüte eingehüllt und künstlich mit dem eigenen Blütenstaub befruchtet. Die Samen lieferten 450 Pflanzen, die einen einheitlichen Typus bildeten und sich in den drei folgenden Generationen konstant erhielten. Daraus folgt: »Eine neue elementare Art kann in einem einzigen Exemplar völlig unvermittelt auftreten und von Anfang an ganz konstant sein.«
- 2. O. albida. Eine blaßgrüne, schmalblättrige, etwas spröde, sehr schwächliche Form. Sie kam erst 1896 zum Blühen, wurde künstlich befruchtet und lieferte Nachkommen in drei Generationen von demselben Typus.
- 3. O. rubrinervis. Blattnerven meist rot, breite rote Streisen auf den Kelchen und den Früchten. Blüten größer und dunkler gelb. Stengel meist rot angelausen. Die ganze Pflanze ist auffallend spröde. Sie trat in vier Generationen im ganzen in 32 Exemplaren aus. In Pergamindüten mit dem eigenen Blütenstaub befruchtet, erweist sie sich als samenbeständig.
- 4. *O. oblonga*. Blätter schmal, lang gestielt, scharf vom Stiele abgesetzt, mit breiten blassen, auf der Unterseite oft rötlichen Nerven. In der vierten und fünften Generation der Lamarkiana-Familie mit 19000 bezw. 8000 Individuen traten 176 bezw. 135 Individuen oblonga auf, also 1,3—1,7 %. Die Nachkommen der oblonga lieferten oblonga. Einmal trat unter ihnen eine rubrinervis auf. Sie ist also konstant mit der Fähigkeit, selbst neue Formen hervorzubringen.

- 5. O. nanella. Diese Zwergform hat zahlreiche und kurze Internodien, die breiten, kurzgestielten Blätter sind gedrängt, der Blattstiel ist spröde. Blüten öffnen sich bei 10 cm Höhe der Pflanze; mit eigenem Pollen befruchtet liefern sie ausnahmslos wieder nanella. O. nanella ist also konstant in der Nachkommenschaft.
- 6. O. lata. Diese Art ist rein weiblich. Der Pollen besteht aus tauben Körnern; mit Pollen der Lamarkiana fruchtbar liefert sie eine um 10–15 % schwankende Anzahl von lata-Exemplaren. Tritt alljährlich auf und beweist so die Reinheit des Stammbaums. Ihre Blätter sind breit mit breiter Basis und lang gestielt, die Spitze ist breit und rund. Stengel schlaff, dicht beblättert, an der Spitze übergeneigt. Die Früchte sind kurz und dick.
- 7. O. scintillans. Blätter klein, schmal, langgestielt, von glänzender Oberfläche, deshalb scintillans genannt, dunkelgrün, fast ohne Buckeln, mit weißen, oft breiten Nerven. Stengel klein, kurz beblättert, blüht früh, bildet dann lange Ähren, Blüten klein wie bei biennis, Früchte klein. Sie ist bei künstlicher Befruchtung nicht konstant, aus ihren Samen entstehen scintillans, oblonga und Lamarkiana in bedeutender und sehr wechselnder prozentischer Anzahl.

Für die aus der *Oenothera Lamarkiana* entstandenen Formen gelten also folgende Gesetze für das Mutieren.

- 1. Neue Arten entstehen plötzlich, ohne Übergänge.
- 2. Neue elementare Arten sind meist völlig konstant, vom ersten Augenblicke ihrer Entstehung an. Kein Rückschlag. (Ausnahme *scintillans*, vermutlich nur scheinbar.)
- 3. Die meisten neu auftretenden Typen entsprechen in ihren Eigenschaften genau den elementaren Arten, und nicht den eigentlichen Varietäten. Sie unterscheiden sich, wie die gegebene Beschreibung zeigte, in fast allen ihren Merkmalen, nicht wie die Varietäten in einer Eigenschaft.
- 4. Die elementaren Arten treten meist in einer bedeutenden Anzahl von Individuen auf, gleichzeitig oder doch in derselben Periode. In einem Verhältnis von $1-2^{0}/6$.

- 5. Die neuen Eigenschaften zeigen zu der individuellen Variabilität keine auffällige Beziehung. Die neuen Arten fallen außerhalb des Rahmens dieser Variabilität. Sie sind nicht durch Übergänge mit ihr verbunden.
- 6. Die Mutationen bei der Bildung neuer elementarer Arten geschehen richtungslos. Die Abänderungen umfassen alle Organe und gehen überall in fast jeder Richtung vor sich. Die Pflanzen werden stärker (gigas) oder schwächer (albida), bilden breitere oder schmälere Blätter aus. Die Blüten werden größer (gigas) oder dunkler gelb (rubrinervis) oder kleiner (oblonga) und blasser (albida). Diese Liste ließe sich noch weiter ausdehnen. Bald neigen die Individuen mehr zur Zweijährigkeit, bald mehr zur Einjährigkeit. Die neuen Formen sind bald vorteilhaft, bald gleichgültig, bald nachteilig für den Kampf um ihre Existenz eingerichtet. Fast alle Organe und Eigenschaften mutieren in jeder denkbaren Richtung und Kombination.
- 7. Die Mutabilität tritt periodisch auf. Dieser Satz kann vorläufig nur mit aller Reserve ausgesprochen werden, nur mit Rücksicht auf *Oenothera Lamarkiana*. Weitere Beobachtungen und Experimente sind anzustellen, vielleicht an *Capsella*, wie Graf SOLMS-LAUBACH ¹) vorschlägt.

Die Gesetze für das Mutieren sind abgeleitet aus dem Verhalten der in Kultur befindlichen Oenotheren. In der Natur gelingt es bei weitem nicht so leicht, bis zu ihnen vorzudringen, da viele Samen schon in der ersten Zeit ihres Lebens zu Grunde gehen. Die Beobachtung etwaiger Mutanten wird dadurch sehr erschwert. Sammelt man Samen der Lamarkiana und sät sie im Versuchsgarten aus, so zeigen sich verschiedene Typen, die, wenngleich in geringer Individuenzahl, sich konstant erhalten. Offenbar sind in den Samen die verschiedenen Arten bereits vorhanden, die Kultur ist nur ein bequemeres Mittel, sie aufzufinden. Oenothera Lamarkiana befindet sich demnach in

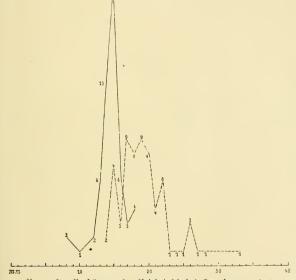
SOLMS-LAUBACN über Capsella bursa pastoris in Bot, Zeitung 1900.
 Oktoberheft.

einer Mutationsperiode, die nicht erst durch die Kulturen angeregt wurde.

Welchen systematischen Wert haben die neuen Arten? Eine einzige neue Eigenschaft bedingt das Entstehen einer Mu-Sie wirkt dann auf die bestehenden Eigenschaften ein. sodaß in der Regel die ganze Tracht der Pflanze verändert wird. Man darf sich deshalb für den Vergleich mit anderen Arten nicht auf eine Eigenschaft beschränken, sie isoliert von den anderen betrachten, weil dadurch die Form nur einseitig gewürdigt würde. Es ware ein leichtes für Oenothera Lamarkiana, biennis, muricata minutiflora mit Rücksicht auf die Länge der Blumenblätter eine zusammenhangende Reihe herzustellen. Man könnte daraus auf das Vorhandensein von Übergangsformen schließen. Durch einen solchen rein messenden Vergleich würden die Grenzen der Arten überall verwischt werden. Und doch sind sie in ihrem mittleren Typus sehr wohl voneinander unterschieden. Die Grenzen werden nur von verhältnismäßig wenigen Individuen überschritten. Jede Art folgt dem QUETELET-GALTON'schen Gesetze der individuellen Variabilität. Stellt man für jede die zugehörige GALTON-Kurve auf, so sieht man, daß die Schenkel derselben übereinander greifen können, daß die Variabilität transgressiv sein kann, d, h. die längsten Blumenblätter der biennis sind z. B. länger als die kürzesten der Lamarkiana u. s. w. Daraus folgt nun durchaus nicht, daß diese beiden Arten tatsächlich in einander übergehen. Die Messung, die lediglich variationsstatistische Methode, könnte solche Übergänge allerdings vortäuschen. Entscheidend für den Zusammenhang und für den Unterschied sind Aussaatversuche. Säen wir die Samen einer der größten biennis-Blüten und eine der kleinsten von Lamarkiana: die Sämlinge der biennis kehren zum größten Teil zum Typus der biennis zurück, die Sämlinge der Lamarkiana werden zu Angehörigen dieser Art. Also nicht Messungen, sondern Kulturversuche entscheiden.

Nachstehend sind die Kurven für die Längen der Kelchzipfel bei *Oenothera muricata* und *Oenothera biennis* auf Grund der von DE VRIES, Mut. th. I. S. 310 gegebenen Tabellen

gezeichnet. Die Horizontale gibt die Längen der Kelchzipfel in Millimetern an, die Vertikale sagt aus, bei wieviel Individuen sich die betreffende Länge findet. Die Kurven greifen zwischen 16 und 17 Millimetern übereinander, beweisen also die transgressive Variabilität. Die Gipfel der Kurven zeigen, um welche Werte sich die meisten Messungen gruppieren.



GALTON-Kurve für die Längen der Kelchzipfel bei Oenothera muricata ______
und Oen. biennis ------

Auf der Horizontalen Länge der Kelchzipfel in Millimetern, auf der Vertikalen Anzahl der Blüten, bei denen die angegebene Länge vorkommt.

Ein Fall transgressiver Variabilität.

Gerade hier ist der Ort, wo die Anhänger der statistischen Methode, die Biometriker, einsetzen, um die neuen elementaren Arten zu extremen Varianten zu machen, die auf dem Wege der fluktierenden Variabilität entstanden seien. Man gewinnt allerdings aus manchen Publikationen den Eindruck, als ob die Statistiker zu sehr auf der Oberfläche der Erscheinungen haften bleiben und den genetischen Zusammenhang nicht genügend berücksichtigen. Ein Fall, der geeignet erscheint, diese Behauptung zu beleuchten, ist die Aufstellung einer zweigipfeligen Variationskurve für die Breite der Stirn von Carcinus moenas von Weldon. Für diese Kurve Weldon's hat Giard gezeigt. daß die abnorme Entwicklung der Stirn, die der zweite Gipfel anzeigt, keineswegs einfach durch fluktuierende Variabilität zu erklären ist, sondern eine krankhafte Abnormität ist, die herrührt von der Beeinflussung dieser Krabbe durch den Parasiten Portunion moenadis. Eine eingehende Untersuchung der Entstehung dieser Abnormität hat also gezeigt, daß wir es nicht mit einer einfachen individuellen Variabilität zu tun haben. Es können demnach in Fällen transgressiver Variabilität zwei Individuen verschiedener Arten sich äußerlich zum Verwechseln ähnlich sehen. Trotzdem sind sie ihrer Abstammung nach verschieden und bewahren diese Verschiedenheit auch in ihren Nachkommen. Was nun im besonderen den systematischen Wert der neuen Arten der Lamerkiana familie angeht, so unterscheiden sie sich im allgemeinen in derselben Weise wie die bekannten Arten der Biennis-Gruppe unter sich, können also als neue Arten bezeichnet werden

Im ersten Bande der Biometrika macht Weldon 1) in einer Abhandlung, betitelt: Prof. de Vries on the origin of species, Einwendungen gegen die Beweiskraft der *Lamarkiana*-Mutanten für die Entstehung neuer Arten durch Mutation. Die von de Vries mitgeteilten Tatsachen berechtigen nicht zu den aus ihnen gezogenen Schlüssen, facts which do not seem to me conclusive. Denn jeder Charakter hängt nach ihm ab von zwei Gruppen von Bedingungen. Die eine umfaßt die Bedingungen,

 $^{^{1}}$ Weldon. Professor de Vries on the origin of species. Biometrika, I. 365 ff.

die vorwiegend in der Struktur des Organismus begründet liegen, die er von seinen Ahnen ererbt hat, die andere bezieht sich auf die in der Umgebung vorgefundenen Lebensverhältnisse.

Now it cannot be too strongly insisted upon that every character of an animal or of a plant, as we see it, depends upon two sets of conditions; one a set of structural or other conditions inherited by the organism by his ancestors, the other a set of environmental conditions. There is probably no race of plants or of animals which cannot be directly modified, during the life of a single generation, by a suitable change in some group of environmental conditions. ¹)

Was die von den Ahnen ererbten Strukturverhältnisse für einen Anteil an den Veränderungen haben, die DE VRIES Mutationen nennt, darüber hören wir nach WELDON's Worten bei DE VRIES nichts. Diese Eigenschaften sollen ohne Wirkung sein: the characters of remote grandparents are of no effect.2) Und darin findet WELDON den Hauptfehler der DE VRIES'schen Gedankengänge: the fundamental mistake is the neglect of ancestry. Es ist zuzugeben, daß es wünschenswert wäre, über das Ahnenerbe einer Art etwas Genaueres zu wissen, um über die Einwirkungen der Einflüsse entfernter Ahnen auf die ev. Neugestaltung von Arten urteilen zu können. Aber ersichtlich würde darunter einstweilen die experimentelle Behandlung der Artentstehung leiden, da die Hineinbeziehung historischer Vermutungen das Arbeitsterrain unübersichtlich machen würde. Mit der Feststellung des Tatbestandes dürften einstweilen die Kräfte genügend beschäftigt sein.

Das Gesetz vom Ahnenerbe, wie es von Galton zuerst auf Grund statistischer Untersuchung des Verhaltens einzelner Eigenschaften in bekannten Stammbäumen aufgestellt wurde, ist in einigen Fällen mit der Wirklichkeit in Übereinstimmung gefunden worden. Es besagt, daß der Einfluß jedes der zwei

¹⁾ Weldon, a. a. O. S. 367.

²⁾ Weldon, a. a. O. S. 370.

Eltern = 0,5², jedes der vier Großeltern = 0,5⁴, in der n.ten Generation = 0,5²n ist, nimmt also in geometrischer Progression ab. Bei der individuellen Variabilität mag dieses Vererbungsgesetz eine theoretische Beleuchtung des Verhaltens geben. Die Erscheinungen der spontanen Variationen, Mutationen, und die Vererbung der Variationen nach Bastardierung gestatten seine Anwendung nicht, dafür liegen hier die Verhältnisse zu vielgestaltig. Kürzlich hat PEARSON¹) versucht, ein erweitertes Gesetz der ausschließenden Vererbung zu schaffen, das auch die MENDEL'schen Bastardspaltungen umfassen soll.

Die Erscheinungan der individuellen Variabilität beruhen auf der verschiedenen Ernährung, sind also Ernährungsmodifikationen und deshalb der physiologischen Behandlung zugänglich.²) Es ergibt sich für die Gruppen der Varianten die Gültigkeit des Quételet-Galton'schen Gesetzes und eine hinreichende Übereinstimmung mit der Gauss'schen Fehlerwahrscheinlichkeitskurve. Bei der Bedeutung, welche die sogen. Mendel'schen Bastarde in der Mutationstheorie von de Vries für die Frage einnehmen, was unter elementaren Eigenschaften zu verstehen sei und wie sie sich vererben, ist die Prüfung der Mendel'schen Spaltungsregeln abseiten der Biometrika wohl berechtigt. Dies geschieht in mehreren Abhandlungen von Weldon und von A. Woods, ³)

Es erheben sich deshalb die Fragen: Was sind MENDEL'sche Bastarde? Was besagen die von MENDEL aufgestellten Spaltungsregeln? Wie verhalten sich die Elemente der Art, die elementaren Einheiten bei Bastardierungen, Kreuzungen?

¹⁾ Pearson ancestral heredity. Proceed. Roy. Soc. LXXII.

²⁾ DE VRIES a. a. O. I. 368 ff.

^{*)} Weldon, Mendel's Laws of alternative inheritance in peas. Biom. 1. 228--253.

Weldon, on the ambiguity of Mendel's categories, Biom. II. 44-55.
Weldon, Mr. Bateson's revisions of Mendel's theory of heredity.
Biom, II. 286-296.

A. WOODS, MENDEL's laws and some records in rabbid breeding, Biom. II.

Phylogenetisch jüngere Eigenschaften, sogenannte Rassenmerkmale, sind es, deren Verhalten in dem Produkte der Kreuzung, dem Bastard, dem Hybriden, zu untersuchen und festzustellen ist. Im Hybriden sind die Anlagen der beiden Eltern in irgend einer Weise zusammengefügt, sie treten dort in der Regel mit halbierter Intensität auf, manche sind aktiv, manche latent. Die einzelnen Bastardgenerationen haben zudem keine gleichartige Zusammensetzung. Es treten Gruppen von bestimmtem Prozentgehalt auf, die wir die Erbzahl ihrer Eltern nennen. Genauigkeit haben diese Erbzahlen für sich zu beanspruchen? Zieht man die bei der Untersuchung auftretenden Fehlerquellen in Rechnung, so ergibt sich, daß es notwendig ist und andererseits genügt, für jede einzelne Keimprüfung 300-400 Keimlinge abzuzählen, da bei einer Erhöhung dieser Zahl der zufällige wahrscheinliche Fehler nur noch unbedeutend abnimmt. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung belehrt uns darüber, daß bei Keimproben von fast völliger Reinheit in der Nähe von 0 % und 100 % ein Fehler von 1-3 % vorkommen darf, bei Proben von 50 % Reinheit dagegen eine Abweichung, Latitude, von ca. 5 % gestattet ist

Berücksichtigen wir diese Latitude, so fragt sich: was haben wir von den MENDEL'schen Spaltungsgesetzen für das Verhalten der elementaren Eigenschaften in den einzelnen Bastardgenerationen zu halten? MENDEL leitete seine Gesetze aus seinen Erbsenkreuzungen ab, er kreuzte z. B. solche mit grünen und solche mit gelben Kotyledonen, solche mit glatten und solche mit runzligen Samen usw. Die Eigenschaften, die bei den Eltern sich zeigen, aktiv sind, nennt er dominierende Eigenschaften; die bei ihnen verborgenen, latenten Eigenschaften nennt er recessive, da sie zeitweise zurücktreten. Die erste Generation, die durch Kreuzung erhalten wird, ist einförmig, die einzelnen Glieder weichen nicht mehr voneinander ab als die reinen Arten. Die Hybriden dieser Generation zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit einem der beiden Eltern, seine Merkmale gehen fast unverändert in den Hybriden über. Es sind das also die

dominierenden Merkmale. Z. B. zeigen die Hybriden der farbigen Agrostemma Githago und der weißen nicaeensis die Dominanz der roten Farbe.

In der zweiten Generation treten die recessiven Merkmale wieder hervor, und zwar in ½ der Individuen. Das Verhältnis der Individuen mit dem Merkmal zu den mit dem recessiven ist also 3:1, z. B. Anzahl der Individuen von Agrostemma Githago: A. nicaeensis = 76:24 %. Lychnis vespertina: glabra liefert im ganzen 536 Pflanzen, darunter 392 behaarte, 144 unbehaarte, also von letzteren 27 %. Die Samen der 2. Generation teilen sich in 50 %, die zu den Eigenschaften der Eltern zurückgekehrt sind, und 50 %, die nach demselben Gesetze 3:1 sich weiter spalten. So geht es in den folgenden Generationen weiter. Dies Verhalten beweist, daß die Artmerkmale in der Tat elementare Einheiten sind, die in den Nachkommen ihre spezifische Natur treu bewahren.

Der Biometriker Weldon kämpft gegen die Gültigkeit der Spaltungsgesetze bei den Erbsen garnicht an, findet sie auf Grund ausführlicher Rechnungen sogar aufs schönste bestätigt. It seems to me that some writers have been led to overlook the wonderfully consisting way in which MENDEL's results agree with his theory, saying that his numbers »are not large enough to give really smooth results. «1) Wenn eine Reihe von n Dingen beobachtet wird und die Aussicht, daß eins von ihnen eine besondere Eigenschaft hat, gleich 3/4 ist, dann muß der wahrscheinliche Fehler dafür, daß man an 3/4 der Dinge diese Eigenschaft wahrnehmen kann, $0.67449 \sqrt{n \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{1}{4}}$ sein. Die Häufigkeit also dafür, daß die Hälfte der beobachteten Dinge die verlangte Eigenschaft hat, wird zwischen den Grenzen liegen $^{3}/_{4}$ n + 0.67449 $\sqrt{n \cdot ^{3}/_{4} \cdot ^{1}/_{4}}$, für die andere Hälfte liegt sie außerhalb dieser Grenzen. Von diesem Gesichtspunkte aus findet eine gute Übereinstimmung zwischen den durch Beobachtung und Messung gefundenen Zahlen und den angeführten Spaltungsregeln statt.

¹⁾ WELDON, a. a. O. I. 232.

Nicht so einfach allerdings liegen die Dinge, wenn es sich darum handelt, die Farbe der Kotyledonen an den Samen der Bastarde zu unterscheiden. Grün und gelb für die Kotyledonenfarbe sind sehr unbestimmte Bezeichnungen. Eine quantitative Bestimmung dieser Eigenschaften findet sich bei MENDEL nicht. Die grüne Färbung der Kotyledonen kann eine Mischung aller verschiedenen grünen Färbungen der Vorfahren sein. Nach WELDON ist die grüne Farbe jedenfalls von allen Vorfahren beeinflußt. Es klingt hier das PEARSON'sche Gesetz vom Ahnenerbe durch, das einstweilen freilich eine bloße Vermutung ist, aber sich vielleicht an den Erbsenbastarden bestätigt. Dann hätte der Vorwurf WELDON's seine Berechtigung, daß auch MENDEL's Fehler sei the neglect of ancestry.

Für die Kreuzung von Lychnis diurna × glabra wendet Weldon 1) ein, daß eine große Unsicherheit in dem Gebrauch der Worte »behaart« und »kahl« bestehe. Nach BATESON und MISS SAUNDERS folgen die Lychnisbastarde den MENDEL'schen Regeln. Um die Variabilität in dem Auftreten der Eigenschaft der Behaarung festzustellen, zählt WELDON die Haare auf den Blattflächen und beweist, daß dort große Differenzen nach Anzahl und Größe vorkommen. Er findet, daß BATESON und SAUNDERS ungenau in ihren Angaben sind. Es sei nicht klar, ob in der zweiten Generation die Behaarung auf der Blattfläche oder auch an den Stengeln verschwunden sei. Überhaupt bestätige sich das MENDEL'sche Gesetz hier nicht, da die erste Generation behaart gewesen sei, in der zweiten dagegen 2/3 behaarte, ¹/₃ kahle Individuen auftreten. Es fehlen zudem die Zahlen der Individuen, sodaß der wahrscheinliche Fehler der Resultate nicht berechnet werden kann. Die publizierten Daten geben kein Material für die Diskussion irgend einer Vererbungstheorie. Gegen diese gewichtig erscheinenden Einwände gibt es keinen anderen Weg, als die Untersuchungen von neuem anzustellen, um die erforderlichen zahlenmäßigen Unterlagen zu gewinnen.

¹⁾ Weldon, a. a. O. II. 44-55.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch andere Formen, deren Verhalten einstweilen für die Gültigkeit der MENDEL'schen Spaltungsregeln spricht, sich bei genauerer statistischer Untersuchung als ungenügende Beweisstücke herausstellen werden. Der Wert der Methode der Biometriker liegt eben zum guten Teile darin, daß sie eine präzise Formulierung der Eigenschaften fordert und ihr Verhalten bei einer großen Anzahl von Individuen erforscht.

Während MENDEL nur eine Ähnlichkeit der Hybriden mit den Eltern behauptet, geht BATESON einen Schritt weiter Nach seiner Meinung sind die cross bred nicht allein like but identical with the pure parents. Die Kreuzungsversuche DARBISHIRE's von weißen Mäusen mit japanischen Tanzmäusen, auf die er sich unter anderem beruft, sind jedoch nicht geeignet, seine Ansicht zu stützen. Bei der Kreuzung ergaben sich nämlich in der ersten Generation Individuen, die nicht tanzten, jedoch wie die Tanzmäuse dunkle Augen und eine veränderliche Seitenfarbe hatten. Aus der Paarung der Hybriden gingen 25 % pink-eyed albinos hervor, 50 % schwarzäugige mit etwas Farbe an der Seite und 25 % pink-eyed ebenfalls mit ein wenig gefärbten Seiten. Die Gesamtzahl der Individuen belief sich zudem auf nur 66 Tiere. Vergleicht man diese zweite Generation mit den Großeltern, so ergibt sich ohne weiteres, daß sie ihnen nicht gleich, sondern nur ähnlich war. Wenn BATESON gleichwohl eine Übereinstimmung mit ihnen folgerte, so lag das daran, daß die einzelnen Kategorien nicht hinreichend genau definiert waren. Der Beweis für die Identität wäre überzeugender zu führen.

Das von Pearson aufgestellte Gesetz der Ancestral heredity sollte ein besserer Ausdruck für das Verhalten der Eigenschaften in den Hybriden sein, als es die Mendel'schen Regeln angeben. Die Kaninchenkreuzungen, über die A. Woods in einer Arbeit »Mendel's Laws and some records in Rabbid Breeding«, Biometrika I, berichtet, beweisen aber, daß dieses Gesetz noch viel weniger genau stimmt als Mendel's. Zur Kreuzung dienten Albinos, die im Sinne Mendel's mit dem recessiven Merkmal ausgerüstet sind, und schwarze Kaninchen. Allerdings war die

schwarze Färbung nicht ganz rein. Bei der Kreuzung schwarz × schwarz ergaben sich im ganzen 150 Individuen, von denen 105 schwarz, 28 weiß, 9 grau, 8 gelb waren. Nach MENDEL hätten 25 % weiße ausfallen müssen, tatsächlich waren es nur 21,05 %. Bei der Kreuzung schwarz × weiß ergaben sich 34 schwarze, 25 weiße, 3 graue, also von weißen 40,3 % statt 50 %, wie es die MENDEL'schen Regeln verlangen. Bei der Kreuzung weiß × weiß fielen alle weiß aus, was mit MENDEL's Regeln sich in völliger Übereinstimmung befindet. Von dem PEARSON'schen Gesetze des Ahnenerbes stellte sich damit aber eine Abweichung von 15 % bis 25 % heraus. Nach ihm darf weiß × weiß nicht immer wieder weiß geben. Er verlangt 30 % bis 45 % schwarze. Bei wechselseitiger Vererbung ist demnach das PEARSON'sche Gesetz nicht brauchbar.

Im dritten Bande der Biometrika 1) knüpft WELDON an die von dem italienischen Arzte ARCOLEO²) gemachten Mitteilungen über den Albinismus in Sizilien die Bemerkung, daß das MENDEL'sche Gesetz für menschliche Albinos nicht gültig sei. Die Albinos stammen in der Regel von normalen Eltern ab. ARCOLEO führt nur drei Fälle an, daß auch die Eltern Albinos waren, Fälle, die einer genaueren Prüfung zudem nicht standhielten. Da nun der Albinismus recessiv sei, bemerkt WELDON, müßten 1/4 der Kinder Albinos, 3/4 dagegen normal sein. Das trifft nun nach ARCOLEO nicht zu, da in ein und derselben Familie drei albine und zwei normale Brüder waren. Er berichtet weiter, daß sechs Albinos sich mit normalen Individuen verheirateten und daß alle Kinder dieser Ehen normal waren. Letztere Tatsache würde für MENDEL sprechen. Hier dürfte aber die Bemerkung angebracht sein, daß es unzulässig ist, aus den wenigen mitgeteilten Fällen Schlüsse auf die Gültigkeit irgend welcher Vererbungsgesetze zu ziehen. 3 + 2 = 5 Personen zum mindesten

¹⁾ Weldon, Albinism in Sicily and Mendel's Laws Biometrika III. 107. und IV. Juni 1905. Miscellanea S. 231.

²⁾ Arcoleo, Sull' Albinismo in Sicilia Archivio per l'Antropologia I. 1871.

ist dafür eine viel zu geringe Zahl. WELDON fällt hier in den von ihm wiederholt gerügten Fehler, weittragende Schlüsse auf ungenügendem Material aufzubauen.

Fassen wir die Einwendungen der Biometrika kurz zusammen, so ergibt sich: Die Gültigkeit der MENDEL'schen Regeln wird wohl nicht auf so viele Fälle ausgedehnt werden können, wie anfangs vermutet wurde, gerade die statistische Untersuchung wird dort sichtend wirken. Auf dem Gebiete der Erforschung der individuellen Variabilität wird die Biometrika noch ein großes, wenig bebautes Arbeitsfeld finden. Für die Beurteilung der Entstehung neuer Arten auf dem Wege der Mutation scheint sie dagegen zu versagen, da die physiologischen Faktoren bei ihrem in erster Linie messenden Vorgehen nicht zu ihrem Rechte kommen.

Die Mutationstheorie begründet ein experimentelles Studium der Entstehung der Arten und wird nach Klarstellung der ursächlich wirkenden Faktoren eine Handhabe zur Beeinflussung der Mutabilität der Organismen bieten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen</u> Vereins in Hamburg

Jahr/Year: 1907 Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Timpe H.

Artikel/Article: <u>Der Geltungsbereich der Mutationstheorie und die</u> Einwände der Biometrika 149-182