

Mendelsche Regeln

und

Vererbung erworbener Eigenschaften

von **Paul Kammerer** (Biologische Versuchsanstalt in Wien).

Inhalts-Übersicht.

Einleitung.

Mendelismus kontra Lamarckismus und Darwinismus. — Kritik und Antikritik der Mendelschen Regeln: „Ausnahmen“. — Semons' Erklärung der Mendelschen Regel durch alternative, nicht äquilibré Dichotomien in der Stammesentwicklung. — Erklärung der Ausnahmen durch Einwirkung äußerer Faktoren, Parthenogenese und Pseudogamie. — Unwichtigkeit der „Ausnahmen“, Abstraktion von denselben und präzise Fragestellung.

Hauptteil.

Die Tatsachen der Transplantation. — Vermeintliche und wirkliche Pfropfhybride. — Gonadentransplantation: 2 negative, 1 neutraler, 6 positive Fälle. — Kritik aller Fälle. — Auf der Suche nach anderen Erklärungsmöglichkeiten, welche Pfropfhybridismus und somatische Induktion noch umgehen könnten.

Die Tatsachen der Kreuzung. — Unterschied der Kreuzungs- und Transplantationsverhältnisse je nach Vorliegen natürlicher und künstlich induzierter Rassen. — Somatische Induktion wird nur von neu erworbenen, labilen Merkmalen ausgeübt.

Die Tatsachen der Reizphysiologie. — Verworn's und Semons' Definition des Reizbegriffes. — Somatische Induktion aus inneren Gründen, durch Merkmale, welche aus physiologischen statt physikalischen Gründen labil geworden sind? — Semons' Auffassung der Nichtvererbung von Verstümmelungen, der Erblichkeitsverhältnisse von Towers' Leptinotarsa-Rassen.

Das Mendelsche Verhalten erworbener und erblich gut fixierter Merkmale. — Towers experimentell erzeugte Leptinotarsa-Mutationen. — Kammerers Brutpflegende und nicht Brutpflegende Alytes, letztere im Besitze eines atavistischen, keines neuen Merkmales. — Abweichendes Verhalten der Alytes-„Rieseneier“, eines neuen, nicht atavistischen Merkmales.

Schluß.

Mendelismus führt die Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften erst zur Vollendung.

Mehrfach, namentlich durch Arnold Lang (1909) und H. E. Ziegler (1910), sind die von Gregor Mendel (1865) aufgestellten und seither durch so zahlreiche, genaue Zuchtexperimente bestätigten Vererbungsregeln als der letzte, entscheidende Beweis dafür hingestellt worden, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften weder im Sinne von Lamarck noch im Sinne der Pangenesis-Hypothese von Darwin stattfindet; die Mendelschen Regeln bilden nach Ansicht vieler Mendelianer das stärkste Gegenargument der von Detto (1904) so genannten „somatischen Induktion“, des Ueberganges somatogener, also körperlich erworbener Merkmale auf das Keimplasma: denn wenn die Merkmale des Körpers auf die Keimzellen irgend welchen formativen, Gestalt, Farbe oder sonstige Merkmale veränderten Einfluß nähmen, so wäre das Hervorgehen homozygotischer, rezessiver¹⁾ Nachkommen aus heterozygotischen Eltern, welche den Dominanzcharakter rein oder in Mischung oder in Scheckung mit dem Rezessivcharakter zur Schau tragen, unmöglich. In sämtlichen Fällen Mendelscher alternativer Vererbung, die ja heute schon nach hunderten zählen, ist es in der Tat ganz zweifellos, daß die Keimstätten einen hohen Grad der Unabhängigkeit vom übrigen Körper bewahren, daß sie gegenüber abweichenden Charakteren des Somas, in welchem sie zufällig gerade liegen (Ausdruck Weismanns 1886), mit erstaunlicher Zähigkeit an ihren eigenen Charakteren festhalten (Ausdruck Zieglers 1910).

Nun ist zwar über einige Ausnahmen von dieser Regel berichtet worden, wonach bei der Aufspaltung in zweiter Nach-

¹⁾ Die Kenntnis der Mendelschen Regel selbst und deren Terminologie darf ich an dieser Stelle wohl voraussetzen!

kommengeneration (F_2) das Rezessiv nicht ganz so rein auftritt, wie es in der Elterngeneration (P) gewesen war, sondern vom Dominanten beeinflusst erscheint. Ich werde aber begründen, daß diesen Ausnahmen ein besonderes Gewicht nicht beigelegt werden darf.

Die Beeinflussung des Rezessivs kann durch absichtlich oder unabsichtlich angewendete äußere Faktoren verursacht worden sein: hierher gehören gewisse von E. v. Tschermak (1906 a) ermittelte Fälle, wie die Kreuzung von Winter- und Sommerroggen, wo die Zahlenverhältnisse sich nach der in F_2 erfolgenden Wiederaufspaltung durch Kulturbedingungen, durch Persistieren des Sommer-, bezw. Winteranbaues, beliebig zugunsten des Sommer-, bezw. Wintertypus verschieben lassen; sowie im Tierreich gewisse Seeigelkreuzungen (*Strongylocentrotus* mit *Sphaerechinus*), in denen Vernon (1900) gefunden hat, daß im Sommer das *Sphaerechinus*-, im Winter das *Strongylocentrotus*-Merkmal dominiere; wo ferner Doncaster (1903) und Herbst (1906—1909, auch an *Echinus* mit *Sphaerechinus*) diesen Dominanzwechsel durch reine Temperaturwirkung unabhängig von den Jahreszeiten und Tennent (1910, *Hipponoë* mit *Toxopneustes*) durch Schwankungen in der Alkalinität des Meerwassers, welche möglicherweise ebenfalls den Jahreszeiten parallel gehen, erzielte. Hieher gehört ferner eine neue, höchst wichtige Arbeit von Tower (1910), der bei Kreuzung verschiedener Spezies von Kartoffelblattkäfern (*Leptinotarsa*) ein fundamental verschiedenes Erbliehkeitsbenehmen erhielt je nach den äußeren Bedingungen, unter denen sich die Zucht vollzog. Dabei verwandte Tower jedesmal streng identisches, oft Geschwistermaterial; ja selbst als von den aufeinander folgenden Eiportionen desselben Pärchens in beliebiger Reihenfolge die eine Portion diesen, die andere jenen Außenfaktoren unterworfen wurden, waren die Hybride und deren Aufspaltung bei den Nachkommengenerationen verschieden. Beispielsweise ergaben *L. signaticollis* ♀ × *diversa* ♂ bei 75—80° F., 75 % relat. Feuchtigkeit und gleichbleibendem Futter $\frac{1}{2}$ reinziehende *Signaticollis*, $\frac{1}{2}$ Intermediärformen, welche bei F_2 in 1 : 2 : 1 spalten. Bei 50—75° F. und 50—80 % relat. Feucht. aber lauter bei F_2 in 1 : 2 : 1 spaltende Intermediärformen. — *Undecimlineata* ♀ × *Signaticollis* ♂ ergaben bei Hitze und Nässe durchwegs reinziehende *Undecimlineata*, bei kühler und trockenerer Zucht lauter mittenständige Käfer, die bei F_2 in 1 : 2 : 1 aufgespalten etc. etc.

Der Anschein von Beeinflussung des Rezessivs durch das dominante Merkmal kann aber auch bei gleich bleibenden äusseren Bedingungen der Zucht erweckt werden. Ich sehe hier ab von Fällen, deren gekreuzte Merkmale nie wieder einer Aufspaltung unterliegen, sondern wo sämtliche Nachkommen nicht nur in F_1 , sondern auch in F_2 , F_3 u. s. w. entweder eine gleichförmige Mischung der beobachteten elterlichen Charaktere oder eine Scheckung zur Schau tragen, so zwar, daß bei jedem Nachkömmling ein Körperteil das eine, ein anderer das zweite der auf ihr erbliches Verhalten verfolgten Merkmale aufweist. Auch sehe ich ab von den Fällen, wo (wie bei der Kreuzung von Tanzmaus und gewöhnlicher laufender Maus, Hammerschlag 1910, Plate 1910 a, b) bloß das Zahlenverhältnis nicht der Wahrscheinlichkeitsrechnung entspricht, wo aber eines der gepaarten Merkmale trotzdem von Zeit zu Zeit wieder rein in Erscheinung tritt. Es bleiben dann nur wenige Fälle übrig, so die Kreuzung von *Triticum vulgare* mit *Triticum polonicum*, „in denen die Spaltung der zweiten Generation das eine Elternmerkmal in einer ganzen Reihe von Ausbildungsstufen hervortreten läßt, jedoch keinen oder fast keinen absolut reinen Vertreter des anderen Merkmals. Auch in den folgenden Generationen wird unter Umständen das eine Elternmerkmal nie mehr ganz rein“ (Tschermak 1906 b). Scheinbar noch viel schlagender sind die von V. Haecker (1908) durchgeführten Kreuzungen von schwarzem und weißem Axolotl: dominant ist (wie zumeist) schwarz, aber das in F_2 abgespaltene Viertel von Rezessiven ist nicht rein weiß, sondern in metamerer Anordnung schwarz gescheckt.

R. Semon (1908) mißt diesen „Ausnahmen“, auf deren Natur als wahre oder scheinbare Ausnahmen ich noch zu sprechen komme, ziemlich Wert bei. Denn sie sind ihm Beweise dafür, daß es sich bei der alternativen Vererbung nicht um irgendwelches Ausschalten von „Anlagen“ handle, sondern nur um ein Latentbleiben scheinbar verschwundener Anlagen, welche durch geeignete Umstände dennoch jederzeit reaktiviert werden können. Die Spaltungserscheinungen haben nach Semon folgende Bedeutung: der Stamm einer Organismenart hat sich an einem bestimmten Punkte in zwei Aeste gegabelt; manchmal können beide, noch nicht stark divergierende Aeste gleichzeitig betreten werden, dann manifestiert sich dies als nicht spaltende Mischlings- oder Scheckenvererbung; manchmal kann unter gleichbleibenden Bedingungen

nur noch entweder der eine oder der andere Ast beschriftet werden, dann haben wir eine alternative Vererbung. Die Wahrscheinlichkeit, welcher von beiden Aesten der bevorzugte wird und in welchem Grade er es wird, d. h. wie oft oder von wie viel Exemplaren der betreffenden Organismenspezies nur noch dieser eine Ast begangen wird, ist wiederum eine schwankende und hängt wieder von äußeren wie inneren Bedingungen ab. Semon wendet sich, wie gesagt, mit diesen Erklärungen und Argumenten hauptsächlich gegen die „Hypothese der Gametenreinheit“, somit gegen die Annahme, daß jede Eigenschaft durch ein zirkumskriptes, unmischbares Substanzpartikelchen im Keim vertreten sei. Darin muß man ihm, wie ich glaube, unbedingt beistimmen, und die Vorstellung morphologisch abgegrenzter Anlagen oder Gene ist ja wohl auch seitens der Mendelianer mehr oder weniger aufgegeben zugunsten derjenigen Vorstellung, daß jede Eigenschaft bezw. Fähigkeit zu ihrer Hervorrufung am entwickelten Organismus durch den Chemismus des Keimes stofflich, aber nicht gleich gestaltlich bedingt werde. Dem fügen sich dann auch die von Semon herangezogenen, früher einfach als solche bezeichneten und nicht näher erklärten „Kreuzungs-Atavismen“: zwei verschiedene Rezessive, jedes für sich absolut verlässlich rein ziehend, werden miteinander bastardiert, und nun ist plötzlich wieder die dominante, angeblich in ihrer ganzen Anlage ausgeschaltete Wildfarbe da (Darwins [1878] Tauben-, Batesons [1909] Hühner- und Primel-, Rimpaus [1905] Gerstenexperimente etc.). Selbständige unmischbare, streng lokalisierte Massenteilchen als Vererbungsträger könnten dies nicht bewirkt haben, wohl aber Stoffe, von denen keiner ohne den anderen die volle Erscheinung, wohl aber beide zusammen wieder die Ursprungsreaktion ergeben. Hier ist es ein innerer Faktor, ein Enzym, wie man es, um unsere Vorstellungen vorläufig zu fixieren, nennen mag, welches die Reaktion auslöst; in anderen Fällen mag ein äußerer Faktor die analoge chemische Konstitutionsänderung des Keimes erreichen.

Ich selbst möchte hier einmal von jenen „Ausnahmen“, welche entweder in Unreinheit des Rezessivs, oder in Wechsel der Dominanz oder Schwankungen der Zahlenverhältnisse bestehen, nicht weiter Notiz nehmen. Denn einmal sagt uns Semons Erklärung der Mendelschen Regel durch alternative, nicht äquilibré Entwicklungsdichotomien vielleicht nicht genug darüber aus, warum das Gleichgewicht dichotomischer Gabelungen der

Entwicklungsbahn in einem ziffermäßig so bestimmten Grade stets zugunsten des einen Merkmals (Entwicklungsastes) und zu ungunsten des anderen Merkmals verschoben wird, in einem Zahlenverhältnis, welches unter verschiedensten Bedingungen und bei denkbar verschiedensten tierischen wie pflanzlichen Lebewesen, sowie bei denkbar verschiedensten Merkmalen dasselbe bleiben kann. Man sollte doch erwarten, daß beispielsweise ein mitteleuropäischer Experimentator, der zwei Erbsenrassen kreuzt und die zahlenmäßige Anordnung der Samen- oder Blütenfarbe verfolgt, in F_2 eine andere Verschiebung des Gleichgewichtes der Merkmale bekommen müßte als ein amerikanischer, der mit Rassen des Kartoffelblattkäfers arbeitet und die Aufteilung der Flügelfarben beobachtet: in beiden Fällen ergibt sich aber, daß der eine Dichotomie-Ast gerade die dreifache Chance, begangen zu werden, gegenüber dem anderen gewonnen hat.

Und dann sind jene Ausnahmen als solche durchaus nicht feststehend. Bei den Seeigelbastarden ist durch die genauen analytischen Untersuchungen von Herbst erwiesen, daß die „Dominanz“ der mütterlichen Charaktere darauf beruht, daß unter dem Einflusse äußerer Faktoren die Eizelle inzwischen, vor Eindringen des Spermatozoons, einen Anlauf zu parthenogenetischer Entwicklung genommen hat. Wirklich dominant im Mendelschen Sinne ist hier der väterliche Charakter, der aber natürlich nur dann zum Vorschein kommt, wenn normale Kernkopulation stattfand; parthenogenetische oder pseudogametische Entwicklung hinwiederum kann nur den mütterlichen Charakter hervorbringen, der aber dann nicht im Mendelschen Sinne dominant ist. Steht es so mit den Fällen, wo ein äußerer Faktor scheinbar Dominanzwechsel hervorrief, und wirkt in anderen Fällen der äußere Faktor wahrscheinlich als Katalysator, als ekphorierender Reiz auf die sonst latent bleibende Eigenschaft, so bleibt nur der Haeckersche Axolotl-Fall übrig, welcher die Beeinflussung des Rezessivs durch das dominante Merkmal am schlagendsten zu beweisen scheint. Aber wenn man, wie Verfasser dieser Zeilen, die „weißen Axolotl“ gut kennt, so wird man sich der Vermutung nicht erwehren können, daß schon die in P erstmalig zur Kreuzung herangezogene Rasse ein Albino war, welcher (latent) das Merkmal der Scheckung besaß.

Der hauptsächliche Grund aber, warum ich auf etwaige Ausnahmen von den Mendelschen Regeln kein besonderes Gewicht

legen möchte, besteht darin, daß sie nur etwas Fremdes, nicht Zugehöriges in unsere eigentliche Fragestellung hineinragen oder doch für deren Beantwortung einen Umweg bedeuten. Nur um dies klarzulegen, mußte ich einen Teil dieses Umweges mitmachen, mußte ich verhältnismäßig ausführlich darauf eingehen. Unsere Fragestellung selbst aber soll in präziser Fassung lauten: Ist das „Soma“ — trotz des zu Recht Bestehens der Mendelschen Gesetze — fähig, auf das „Keimplasma“ formative Einflüsse zu nehmen oder nicht? (Es ist unnötig, sich dabei auf den wohl nicht mehr haltbaren Standpunkt Weismanns zu stellen, daß zwischen Personal- und Germinalteil des Individuums ein gewisser Gegensatz besteht; die Gegenüberstellung soll keine andere Bedeutung involvieren, als etwa diejenige beliebiger anderer Körperteile oder Organe, bezüglich deren gegenseitiger formativer Beeinflussungsmöglichkeit ja auch keineswegs Klarheit herrscht.) Das zahlenmäßige Verhalten allelomorpher Merkmale bei der Bastardierung verneint die Frage. Denn wenn die Keimzellen regelmäßig durch Reizleitung vom Soma her beeinflußt würden, so dürfte es nicht nur einzelne, ausnahmsweise Fälle einer solchen (auch hier, wie wir sahen, anfechtbaren) Beeinflussung geben, sondern es müßte in der großen Mehrheit der Fälle zutreffen. Nun trifft aber gerade das Gegenteil zu: schwarze und weiße Eltern geben lauter schwarze oder graue oder schwarz-weiß gefleckte Kinder, ein Paar der letzteren ergibt $\frac{3}{4}$ ebenso schwarze, bezw. $\frac{1}{4}$ schwarze und $\frac{2}{4}$ ebenso graue oder gefleckte, und $\frac{1}{4}$ rein weiße, fortan rein weiterziehende Enkel! Das Weiß dieses letzten Viertels war in den Körpern von schwarzer oder grauer oder scheckiger Färbung nicht zu beeinflussen gewesen!

Kaum nötig, daß wir noch die schon wiederholt von anderer Seite zu gleichem Zwecke herangezogenen Tatsachen der Transplantation, der tierischen und pflanzlichen Pfropfung, hinzuhalten. Wie bei der Kreuzung die Reinheit der „Gene“ (besser die Trennbarkeit der Chemismen), so gilt bei der Transplantation die Regel, daß das Pfropfreis durch seinen Träger nicht beeinflußt werden kann. Es erscheint als Parasit seines Substrates, wie die Keimdrüse, wenigstens nach Weismanns Vorstellung, als Parasit oder Pfropfreis des Somas. Auch hier sind Ausnahmen konstatiert worden, und auch sie sind so wenig zahlreich und einwandfrei wie die Ausnahmen von der Gametentrennbarkeit.

Dem Uebertritt von Nikotin aus der echten Tabakspflanze in nicht nikotinhaltige Pflropfreiser nichtgiftiger *Nicotiana*-Arten (Grafe und Linsbauer 1906), der Beeinflußung von Getreideembryonen bei Ernährung durch artfremdes Endosperm (Stingl 1907) trägt Przibram (1908/9) durch einfache Diffusion genügende Rechnung. Gleiches gilt wohl vom Uebertreten des Blausäureglucosides bei Pflropfung von blausäurehaltigen *Cotoneaster*-Arten auf blausäurefreie (Guignard 1907) und von analogem Wandern des Atropins aus dem Stechapfelreis in die nicht atropinhaltige Kartoffel (Meyer und Schmidt 1910). Ueber die gegenseitige Beeinflussung von Reis und Unterlage vergleiche man insbesondere noch das Sammelreferat von Himmelbaur (1910). Die berühmten Pflropfbastarde Winklers (1909) sind neuerdings von ihm selbst (1910), wie früher schon von Baur (1909, 1910) und anderen, als Chimären mit periklinal geteiltem Vegetationskegel, somit als Ueberlagerung, nicht Mischung von Komponenten aufgefaßt worden. Desgleichen ist der „Pflropfbastard“ *Laburnum Adami* nach Macferlane (1895) und Buder (1910) eine solche Periklinalchimäre aus Dermatogen von *Cytisus purpureus* und dem Innern von *Laburnum vulgare*; endlich *Crateagomespilus* nach Baur eine solche aus *Mespilus* außen und *Crateagus* innen.

Ein Pflropfbastard Winklers jedoch, das *Solanum Darwinii*, behauptet er noch jetzt (1910) als echten, als Verschmelzungs-Pflropfbastard. In den Keimzellen dieses Pflropfbastardes befinden sich nämlich 24, bei dessen Eltern 12, bzw. 36 Chromosomen; mindestens die subepidermale Schicht des Vegetationspunktes, aus der die Pollenzellen entstehen, ist aus Zellen mit der Chromosomenzahl 48 zusammengesetzt.

Ebenso wichtig sind diejenigen Ausnahmen von der für Pflropfreiser sonst giltigen Unbeeinflußbarkeitsregel, welche bei der Gonadentransplantation zum Vorschein gekommen sind. Rechnen wir diejenigen Fälle hinzu, wo nicht Keimdrüsen, sondern bereits befruchtete Eier einer abweichend beschaffenen Tragamme einverleibt wurden, so liegen fünf bereits bekannte Fälle erfolgreicher Keimverpflanzung vor, in denen das Verpflanzen mit Fertilität endigte, außerdem eine noch unpublizierte Serie derartiger Experimente, die von mir selbst stammen und von der ich an dieser Stelle erstmalig Mitteilung machen werde. Sie umfaßt bis jetzt sieben Fälle. Von diesen insgesamt 12 Fällen sprechen nur fünf gegen die Beeinflußung des Keimplasmas,

welches bedeutungsvoller Weise hier nicht nur per analogiam, sondern de facto ein Pfropfreis darstellt. Ein Fall erlaubt keine Entscheidung und sechs sprechen entschieden für Beeinflußung des Keimplasmas durch abweichende somatische Merkmale, somit für physiologische Ueberlieferung formativer Reize vom Personal auf den Germinalanteil des betreffenden Individuums.

Es erweist sich als nötig, alle Fälle von Gonadentransplantation, welche zur Fruchtbarkeit der operierten Tiere geführt haben, hier kurz zu besprechen, da sie allesamt noch wenig bekannt sind. Beginnen wir mit den negativen Fällen.

Castle (1909) verpflanzte den Eierstock eines schwarzen Meerschweinchens in ein weißes und kreuzte es mit einem ebenfalls weißen Männchen; es wurden zwei Junge geboren, welche trotzdem rein schwarz waren, also genau so, als ob sie aus einer Kreuzung von schwarzen und weißen Eltern hervorgegangen wären. Schwarz ist nämlich auch beim Meerschweinchen dominant.

Heape (1898) verpflanzte von weißen Angorakaninchen befruchtete, in Entwicklung begriffene Eier, also bereits junge Embryonalstadien aus dem Eileiter des weißen Angorakaninchens in das graue belgische Kaninchen. Dieses brachte trotzdem echte Angorakaninchen zur Welt.

Bei der Seescheide *Ciona intestinalis*, einem Zwitter, können die Eier eines Individuums nur vom Spermia eines anderen Individuums befruchtet werden, während sie gegen das eigene Spermia immun sind. Morgan (1910) transplantierte *Ciona*-Eier in ein fremdes Exemplar und fand, daß sie dadurch weder die Immunität gegen das Spermia ihres ursprünglichen Substrates, des Körpers, wo sie gewachsen waren, einbüßten noch Immunität gegen das Spermia des Wirtskörpers erwarben.

Nun der unentschiedene Fall. Unentschieden ist er einfach deshalb, weil die betreffenden Experimente, von Guthrie (1909) an Meerschweinchen vorgenommen, nur mit Rücksicht auf Einübung der operativen Technik, ohne Rücksicht auf züchterische Beschaffenheit des Materiales durchgeführt wurden: die operierten Tiere waren billige Blendlinge unbekannter Zusammensetzung, und Guthrie wollte daher aus transplantiertem Ovarialgewebe erzielte Nachkommen zu keinerlei Schlußfolgerungen benützen.

Es folgen die positiven Fälle. Guthrie (1908) tauschte an weißen und schwarzen Leghorn-Hennen die Ovarien aus und ließ jede von ihnen durch einen Hahn der zum Ovarium stimmenden

Farbrasse bespringen: also die schwarze Henne mit dem Ovarium einer weißen von weißem Hahn, die weiße Henne mit dem Ovarium einer schwarzen von einem schwarzen Hahn. Im ersteren Fall entstanden 9 ganz weiße Hühnchen, welche also rein der entsprechenden Eigenschaft des Ovars entsprachen, aber auch 11 weiße Hühnchen mit schwarzer Sprenkelung, welche einen Einfluß der schwarzen Befiederung dieser Henne zu dokumentieren scheinen. Im zweiten Falle entstanden 12 Hühnchen, welche sämtlich weiß mit schwarzen Flecken waren, daher ausnahmslos von der fremdrassigen Tragamme modifiziert erscheinen. Magnus (1907) hatte vollständig analoge Ergebnisse an weißem und schwarzem Kaninchen.

Bevor ich auf meine eigenen Fälle zu sprechen komme, möchte ich die Einwände berücksichtigen, welchen die soeben referierten Transplantationsexperimente von Castle und Guthrie begegnet sind. Gegen den negativen Castleschen Fall (1909) hat Guthrie (1909) eingewendet, er hätte statt des weißen Meerschweinmännchens ein schwarzes nehmen sollen; das wäre nur berechtigt gewesen, wenn Castle anscheinend vom Soma beeinflusste Junge, also mindestens solche mit weißer Zeichnung, gezüchtet hätte; da er aber ganz schwarze erhielt unter Bedingungen, welche für deren Erlangung möglichst ungünstig gewählt worden waren, so ist der Castlesche Fall diesbezüglich vollkommen einwandfrei. Ein zweiter Einwand Guthries gegen Castle: „The markings of such hybrids are not uniform“ soll offenbar besagen, es könnten Pfropfhybride vorgelegen haben, trotzdem die Farbe für reine schwarze Rasse sprach, und ist auch kaum stichhältig.

Castle (1909) hat gegen Guthrie (1908) eingewendet, es sei nicht bewiesen, daß Guthries Hühnchen nicht von regeneriertem Ovarialgewebe herstammten. Walther Schultz (1910), Przibram (1910) und ich selbst (1907/8) haben ferner eingewendet, es sei nicht bewiesen, daß die Ovarien restlos entfernt waren (nach Foges [1902] ist dies bei Hühnern unmöglich), endlich, daß das „Schwarz“ und das „Weiß“ der verwendeten Leghornhühner vielleicht nicht rein genug war. Auch in reinen Zuchten weißer Hühner finden sich solche mit einzelnen schwarzen Federn, und viceversa. Guthries Kontrollversuche ergaben zwar nur schwarze Küchlein aus schwarzer Henne mit schwarzem Hahn, nur weiße Küchlein aus weißer Henne mit weißem Hahn, aber sie sind zu wenig zahlreich und insbesondere hat Guthrie die Kreuzung schwarzer Hennen mit weißen Hähnen und umgekehrt gänzlich unterlassen.

Viel besser wäre es nach W. Schultz bereits gewesen, schwarze und weiße Hühner zu wählen, die nicht sonst derselben Rasse (Leghorns), sondern einer davon auch der Form nach verschiedenen Rasse angehörten.

Ich bringe endlich eine vorläufige Mitteilung über meine eigenen, einschlägigen Versuche, muß aber notgedrungen, des Verständnisses halber, etwas weiter ausgreifen, da zum Teil recht komplizierte Verhältnisse vorliegen.

Das verwendete Objekt ist der schwarz-gelbe, in feuchten Wäldern vorkommende *Feuersalamander* (*Salamandra maculosa*). Die Eigenschaften, welche den Gonadentransplantationen als Basis dienen, sind Fortpflanzungsgewohnheiten und Farbmerkmale, welche einerseits künstlich durch Anpassung an abgeänderte Umgebung hervorgerufen werden, anderseits in der Natur als konstante Rassen vorhanden sind.

Der normale Fortpflanzungsakt von *Salamandra maculosa* ist eine Ovoviviparität, bei der bis 70 Larven ins Wasser abgesetzt werden, welche kurz vor oder knapp nach Verlassen des Mutterleibes ihre Eihaut sprengen. Die Larven besitzen Kiemen und Schwanzflossensaum und leben monatelang im Wasser, bevor sie den vollen Ausbildungsgrad erreichen. Entzieht man den Feuersalamanderweibchen die ständige Wasseransammlung, das Bassin ihres Wohnbehälters, so gebären sie zunächst zwar auch noch Larven, die auf dem Lande zugrundegehen müssen; aber immer vorgeschrittenere Larven, bis etwa im Verlaufe der vierten Trächtigkeitsperiode ein so grosser Teil der Larvenentwicklung im Uterus durchlaufen war, daß die neugeborenen Tiere bereits zu ausschließlicher Lungenatmung und zum Landleben befähigt sind. Es werden schließlich fertige kleine Vollsalamander geboren, aber nicht die große Zahl von früher, sondern eine viel geringere, ganz zuletzt konstant nur mehr zwei, aus jedem Ovidukt einer. Das Vollmolchgebären läßt sich erblich so fixieren, daß es schließlich unabhängig vom Vorhandensein oder Fehlen eines Wasserbeckens stattfindet (Kammerer 1907). Aus dem Freileben ist keine Rasse von *Salamandra maculosa* bekannt, welche sich diese vorgeschrittene Viviparie ebenfalls zu eigen gemacht hätte; nur bei einer andern Art, dem schwarzen *Alpensalamander* (*Salamandra atra*), der die an passenden Laichgewässern armen Gebirgsregionen bewohnt, ist dieselbe Fortpflanzungsform wie bei den an Wassermangel angepaßten Feuersalamandern zu finden.

Ich vertauschte nun die Ovarien larven- und vollmolchgebärender *Salamandra maculosa*-Weibchen, welche ich aus meinen schon seit längerer Zeit geführten Kreuzungsversuchen entnommen hatte: hier waren sie noch vor Eintritt ihrer Geschlechtsreife eingesetzt worden, die Weibchen aus larvengebärender Normalzucht nur mit vollmolchgeborenen, die Weibchen aus vollmolchgebärender Experimentalzucht nur mit normal-larvengeborenen Männchen zusammengekommen. Sie konnten also nur Sperma des Männchens vom jeweils entgegengesetzten Fortpflanzungsinstinkte in ihren Sieboldschen Schläuchen (dem physiologischen Receptaculum seminis) enthalten.

Bei Kreuzung vollmolchgebärender Weibchen mit normalgeborenen Männchen wie bei Kreuzung normalgebärender Weibchen mit als Vollmolch geborenem Männchen erhält man stets eine mittlere Zahl von Larven mittelstehender Größe, in jenem Fall etwas weniger und vorgeschrittenere als in diesem.

Zwei normale Weibchen nun, welche bis dahin nur derartige intermediäre Larven geboren hatten, erhielten Ovarien von sicher vollmolchgebärenden Weibchen, welche bereits mehreremale ganz fertig entwickelte Landsalamander geworfen hatten. Die Befruchtung war, wie bereits betont, durch Sperma von vollmolchgeborenem Männchen ausgeführt. Von beiden Weibchen erhielt ich je zwei Würfe: jedesmal nur je zwei kleine Vollsalamander, wie es den Eigenschaften des Ovars und des Spermas entsprach, aber ohne jede Beeinflussung vom „larvengebärenden“ Soma.

Zwei Weibchen aus der Viviparie-Zucht, welche bis dahin in Kreuzung mit normalen Männchen vorgeschrittene intermediäre Larven geboren hatten, erhielten Ovarien von normal-larvengebärenden Weibchen, welche diese Fortpflanzungseigenschaft in der Tat schon mehreremale unter Kontrolle betätigt hatten. Die Befruchtung war durch Normal-Sperma ausgeführt. Von beiden Weibchen erhielt ich je einen Wurf: ein Weibchen gebar gleichzeitig neun Larven, die eine kontinuierliche Reihe aller Entwicklungsstadien von der normalen (25 mm langen) bis zu verwandlungsreifen Larven bildeten; das zweite gebar sieben Larven, die auf annähernd gleicher, aber sehr vorgeschrittener Stufe sich befanden. Hier scheint also somatische Induktion auf die transplantierten Ovarialeier stattgefunden zu haben. Ausdrücklich will ich bemerken, daß ein Zurückbleiben von Resten

des angestammten Ovars ganz ausgeschlossen ist; das Ovar fällt, längs des leicht abzuhebenden Mesovariums abgeschnitten, in einem einzigen Stück sauber heraus. Ein Regenerieren glaube ich nicht nur durch diese sichere Totalexstirpation, sondern auch dadurch ausschließen zu dürfen, daß ich jedesmal, wenn bei einem Weibchen mit transplantiertem Ovar ein Wurf zu registrieren war, 2—3 einfach kastrierte Weibchen seziierte, die anstelle ihres eigenen kein anderes Ovar eingesetzt erhalten hatten; sie zeigten bis jetzt nie die Spur einer Neubildung.

Nun die Farbrassen. Hält man *Salamandra maculosa* — die im Wienerwald ausschließlich vorkommende, unregelmäßig gefleckte Rasse — jahrelang auf gelber Lehmerde, so bereichert sich ihre 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. Die bei den unregelmäßig gefleckten Eltern angehäuften Farbstoffe haben sich also bei den Kindern sekundär dem bilateralen Bauplane des Tierkörpers eingefügt (Kammerer 1910 a). — Zieht man schon die Elterngeneration auf schwarzer Gartenerde, so erscheint sie nach Jahren vorwiegend schwarz. Soll daher das Farbkleid einer Kontrollzucht möglichst unverändert bleiben, so muß man entweder ein Substrat gemischter Erde oder Kies oder ein solches anwenden, welches unter einer dichten Vegetationsdecke (Moos, rasenbildende Pflanzen) vollständig verdeckt ist.

Exemplare mit geschlossenen Längsstreifen, wie sie als Nachkommen unregelmäßig gefleckter Exemplare auftraten, wenn diese im Sinne eines Ueberhandnehmens des Gelb beeinflusst worden waren, kommen in manchen Gegenden (Norddeutschland, Süditalien, nach brieflicher Mitteilung Batesons in Portugal) auch im Freien vor. Züchtet man sie in Gefangenschaft, so erweist sich die gestreifte Rasse als farbenbeständig und als einfaches, typisch Mendelsches Rezessiv gegenüber der gefleckten. Hingegen erhält man aus der Paarung gefleckter und solcher gestreifter Exemplare, deren Eltern noch gefleckt gewesen waren, Inter-

mediärformen mit gestörter Symmetrie der kurzen, unterbrochenen Streifen oder der Flecken, deren reihenweise Anordnung aber stets noch kenntlich bleibt.

Ich bediente mich nun einerseits solcher gestreifter Salamander, die in der Natur gefangen worden waren, anderseits solcher, die ich durch künstliche Zucht aus gefleckten bekommen hatte, und vertauschte die Eierstöcke: setzte also gefleckten Exemplaren die Eierstöcke gestreifter, gestreiften Salamandern die Eierstöcke gefleckter Weibchen ein. Alle hiezu verwendeten Weibchen waren von klein, bevor sie geschlechtsreif waren, aufgezogen worden und dann je zur Hälfte mit Männchen des gleichen Farbentypus, zur anderen Hälfte mit Männchen des anderen Farbentypus zusammengegeben worden. Die Weibchen mit transplantierten Ovarien wurden entweder auf einer neutralen (gemischten, rein kiesigen oder ganz vegetationsbedeckten) oder endlich auf einer Bodenart gehalten, deren Farbe, um direkte Beeinflussung der Keimzellen in einer dem Anscheine somatischer Induktion günstigen Richtung auszuschließen, stets die zur Körperfärbung konträre war: stärkste gelbe Tiere — dies sind allemal diejenigen mit geschlossenen Streifen — wurden demgemäß auf schwarzer Gartenerde, Tiere mit weniger Gelb — die unregelmäßig gefleckten — auf gelber Lehmerde verpflegt. Von den zahlreichen Kombinationen, die sich nach dieser Versuchsanordnung ergeben mußten, sind aber, soweit es nicht die kurz angedeuteten Kreuzungsversuche anbelangt, sondern die Zuchtversuche mit fremdovarigen Weibchen, bis heute nur wenige gelungen, die Mehrzahl teils aus Materialmangel vorläufig unterlassen, teils mit vorzeitigem Tod aller operierten Tiere abgeschlossen und aufgeschoben worden. Gelungen sind und Nachkommen haben ergeben:

1. Geflecktes Weibchen, mit Ovarium von in der Natur gefangenem, geschlossen gestreiftem Weibchen, befruchtet von ebenso gestreiftem Männchen gleicher Herkunft. 37 Nachkommen, durchwegs geschlossen gestreift.

2. Weibchen mit geschlossenen Streifen, in der Natur gefangen, trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet von geschlossen gestreiftem, aus der Natur stammenden Männchen: 23 Nachkommen, durchwegs unregelmäßig gefleckt.

3. Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt der künstlichen Zucht, trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet mit unregelmäßig geflecktem Männchen:

14 Nachkommen mit reihenweise angeordneten Flecken, deren Symmetrie etwas gestört ist, 11 Nachkommen ganz unregelmäßig gefleckt. — Ein zweites Weibchen derselben Kombination warf 31 Junge mit verschobenen Fleckenreihen, bei acht hievon kann kaum noch von Reihen gesprochen werden, sie sind daher am besten ebenfalls als „ganz unregelmäßig gefleckt“ zu bezeichnen.

4. Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt der künstlichen Zucht, trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet mit in der Natur gefangenem, gestreiftem Männchen: 19 Nachkommen mit geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen, fünf Nachkommen regelmäßig fleckreihig.

5. Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt künstlicher Zucht, trägt das Ovar von unregelmäßig geflecktem Weibchen, befruchtet mit künstlich herangezüchtetem, gestreiftem Männchen, Nachkommen: alle 26 mit geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen.

In Anmerkung füge ich noch hinzu, daß die registrierte Zahl der Nachkommen überall etwas geringer ist als die Gesamtzahl der geworfenen Jungen, da etliche stets während der Larvenentwicklung zugrunde gehen.

Eine Umstimmung des eingesetzten Eierstockes, welche in der Nachkommenfarbe ihren Ausdruck findet, scheint also durch die Somata der Weibchen 3, 4 und 5 vollbracht worden zu sein. In den Fällen 1 und 2 ist das Ergebnis gerade so, als ob man das betreffende Männchen mit dem Weibchen, von welchem das Ovar ursprünglich herstammte, nicht mit jenem, welches es nach der Transplantation zu tragen bekam, gepaart hätte.

Allerdings wäre noch eine andere Deutung der Fälle 3—5 möglich, wobei die Annahme somatischer Induktion einstweilen entbehrlich erschiene: im Fall 4 könnte das implantierte Ovar einem gefleckten Heterozygoten angehört haben. Obschon mein ganzes, hiezu benütztes Material aus dem Wienerwald stammt und hier nie ein gestreiftes Tier gesehen wurde, unter den tausenden von Jungen, die ich (einschließlich der in großem Maßstabe betriebenen Freilandzuchten) aus solchen Exemplaren erhielt und mindestens bis zur Metamorphose aufzog, sich ebenfalls nie ein gestreiftes befand, ist die Möglichkeit ihrer heterozygotischen Zusammensetzung aus Gefleckt und Gestreift nicht auszuschließen. Die Kreuzung eines solchen Heterozygoten mit dem gestreiften

Rezessiv könnte dann das Resultat erklären; daß nicht gleichviele gestreifte wie gefleckte herauskamen, ist in Anbetracht der geringen und erwiesenermaßen unvollständigen Zahlen kein Hindernis dafür. Eher schon wäre der Umstand ein Hindernis, daß auch die gefleckten Tiere ihre Flecken in Reihen tragen, also Annäherung zur Streifung, aber das ist schließlich nur eine Frage der Zeichnungszusammensetzung, die wir ja nie so ganz genau kennen, um sämtliche Möglichkeiten strikte ausschließen zu dürfen. — In Fall 5 wäre das Resultat dadurch erklärt, daß die künstlich aus Fleckung umgewandelte Streifenzeichnung, wie wir aus den Kreuzungsversuchen sahen, dominant zu werden beginnt. — Fall 3 fügt sich einer solchen Ausrechnung am schwersten: immerhin könnte er aus dem Zusammentreten zweier Zeichnungsfaktoren erklärt werden, welche auf die Eltern in der Weise verteilt sein müßten, daß der eine Elter den einen Faktor, der zweite den komplementären Faktor latent tragen würde. Auf solche Art enthielten bei homozygoten Eltern alle F_1 -Nachkommen beide Faktoren vereinigt, welche reihenweise Anordnung ergeben, während wenn der eine Elter ein Heterozygot mit Abwesenheit beider erforderlichen Faktoren in der Hälfte der Gameten wäre, bloß die eine Hälfte der F_1 -Nachkommen gestreift-fleckig erscheinen könnte, da die andere Hälfte der Zygoten aus einer Gamete mit dem einen Faktor und einer mit Abwesenheit beider Faktoren wieder unregelmäßig gefleckte ergeben würde. Das zweite Pärchen würde dem ersteren Falle, das erste Pärchen dem letzteren Falle entsprechen. Die der unregelmäßigen Fleckung stark angenäherten acht Jungen des zweiten Pärchens könnten auf der bereits in dieser Richtung zurückwirkenden Haltung auf schwarzer Erde beruhen.

Einstweilen kommen mir diese Erklärungsmöglichkeiten, bei gänzlich unbefangener Beurteilung der Sachlage, denn doch etwas weit hergeholt vor und entschieden weit gezwungener, als die Annahme somatischer Induktion, der prinzipiell aus dem Wege zu gehen kein zureichender Grund mehr vorliegt.

In den Fällen 1, 2 mit dem für somatische Induktion negativen Befund gehört die Tragamme einer Naturrasse, welche durch zahlreiche Kontroll-Kreuzungen als farbbeständig befunden ist, an; in den Fällen 3—5 mit den zugunsten der somatischen Induktion sprechenden Befunden gehört die Tragamme einer künstlich veränderten, wahrscheinlich noch immer nicht ganz zur

Ruhe gekommenen, sondern noch in Verschiebung begriffenen Rasse an.

Also prinzipiell genau dasselbe Resultat, welches schon die Versuche mit abgeänderten und unverändert gebliebenen Fortpflanzungsgewohnheiten ergeben hatten. Wenn es erlaubt ist, aus den relativ wenigen Fällen — insgesamt 6 vollkommen, d. h. bis zur Fertilität operierter Tiere, gelungene Transplantationen, acht Geburten daraus in sieben verschiedenen Versuchskombinationen — zusammen mit der allerdings vollkommen genügenden Zahl eindeutiger Kontroll-, namentlich Kreuzungsversuche allgemeine Schlußfolgerungen zu ziehen, so ließen sie sich in folgenden zwei fundamentalen Sätzen ausdrücken:

1. Hat man es mit fertigen, beständig gewordenen Rassenmerkmalen des fremden Körpers der sogenannten Tragamme zu tun, so entspricht die Nachkommenschaft den Eigenschaften desjenigen Exemplares, von dem der Eierstock herrührt, nicht desjenigen Exemplares, in dessen Körper der Eierstock verpflanzt wurde.

2. Handelt es sich aber um erst unlängst neu hervorgerufene oder aus sonstigem Grunde nicht im dynamischen Gleichgewichte befindliche Merkmale, die am Körper der Tragamme quantitativ ab- oder zunehmen oder sich qualitativ zu verändern im Begriffe stehen, so entsprechen die Nachkommen wenigstens teilweise den Eigenschaften desjenigen Exemplares, von welchem sie in unentwickeltem Zustande getragen worden waren. Nur in diesem Falle also ging von körperlichen Eigenschaften, die noch leicht veränderlich, ihrem Besitzer gleichsam noch neu und daher ungewohnt waren, ein hinlänglich starker, formativer Reiz auf die Keimstätten aus. —

Immer in der Voraussetzung, daß künftige, wünschenswerte Vermehrung der Versuchsergebnisse damit übereinstimme, sind sie nicht bloß geeignet, die Gegensätze in den vorhin zitierten Keimmaterial-Verpflanzungen anderer Forscher aufzuheben, sondern sogar befähigt, die scheinbaren Widersprüche auszusöhnen, welche sich zwischen den Tatsachen des Mendelschen Gesetzes und denen der Vererbung erworbener Eigenschaften auftürmten.

Denn jede Bastardierung ist eigentlich eine vollkommenste, weil auf nicht operativem, natürlichen Wege stattfindende Ueber-

pflanzung von Keimstoffen. Und wir sahen, daß in einem Körper mit ganz andern Eigenschaften jene bei der Begattung hinübergelangten Keimstoffe ihre eigenen Eigenschaften mit größter Zähigkeit festhielten, daß sie immer wieder in einem gewissen Prozentsatz der Nachkommen unverfälscht zum Vorschein kamen. Wir sind möglicher-, ja mich dünkt wahrscheinlicher Weise jetzt im Besitze der Erklärung hiefür: in sämtlichen Versuchen über Mendelismus handelt es sich um wohl befestigte, alte, ruhende Eigenschaften, die keinen Form und Farbe verändernden Reiz mehr aufeinander und auf den Keim ausüben. Soweit ich die Sachlage überblicke, fügen sich in der Tat alle heute bekannten Vererbungs- und Transplantationerscheinungen sehr schön, nämlich ungezwungen und restlos, dieser Hypothese, wonach nur eine neu hinzutretende Eigenschaft auf dem Reizleitungswege bis zu den Keimzellen gelangt („Translatio“ — Roux 1895). Hat sie deren chemische Konstitution entsprechend verändert, anders ausgedrückt: ist sie dort definitiv einverleibt („Implicatio“ — Roux 1895), so kann sie nicht mehr untergehen, auch wenn jetzt der Reiz in dem Maße abnimmt, als die neue Eigenschaft zur alten wird, als sie länger ins Eigentum ihres Erwerbers und Trägers übergegangen ist. Nur ein entgegengesetzt wirkender äußerer Faktor könnte sie noch zum Schwinden bringen, am Körper und durch dessen erneute Vermittlung im Keim. So sind die Erbinheiten allmählich unabhängig geworden von den somatischen Merkmalen, denen sie entsprechen und die sie an jeder Generation neuerdings aus dem komplexen Chemismus des Keimplasmas zur Entfaltung bringen.

Mit dieser Erklärung stimmen auch wohl die Tatsachen der Reizphysiologie gut überein, wonach eine energetische Situation (z. B. der Druck eines Gewichtes auf meiner Hand) nur so lange als wirklicher Reiz fühlbar bleibt, so lange damit eine Veränderung jener Situation verbunden ist. Einige Zeit nachher kehren die Empfindungen in ihren Indifferenzzustand zurück. (Sobald ich mich an den auf meiner Hand lastenden gleichbleibenden Druck gewöhnt habe, fühle ich den Druck nicht mehr als solchen; erst wenn ich ein Gewicht hinzufüge, wird abermals Druckempfindung ausgelöst). Verworn (1903) definiert deshalb den Reiz als eine Veränderung äußerer Faktoren. Vielleicht könnte diese Definition noch präziser nur auf Reizempfindung angewendet, hingegen im Reiz überhaupt (mit Semon 1908) die

energetische Situation als solche, in ihrer ganzen Dauer, verstanden werden.

Ungezwungen und restlos, sagte ich, fügen sich die Tatsachen der Transplantation und Vererbung meiner Hypothese, daß nur Eigenschaften, die sich aus irgend einem Grunde außerhalb des dynamischen Gleichgewichtes zum übrigen Körper befinden, formative Reize ausüben, und daß sie selbstverständlich nur unter dieser letzteren Bedingung ihre engere oder weitere Umgebung, im günstigen Falle einschließlich der Keimstätten, beeinflussen und verändern können. Der häufigste, plausibelste Grund, der eine Eigenschaft außerhalb jenes Gleichgewichtes geraten und physiologisch reiztätig werden läßt, ist der, daß die Eigenschaft ihrerseits von physikalischen, aus der Umwelt kommenden Reizen verändert oder überhaupt neu induziert wird. Doch müßten es nicht gerade immer solche „erworbene“ Eigenschaften und Eigenschaftsänderungen sein und müßte der Anstoß nicht immer von außen kommen; es ist denkbar, daß auch aus inneren Gründen, die uns oft verborgen bleiben dürften, eine Eigenschaft Fernwirkung auszuüben beginnt, von der längst keine morphogenen noch funktionellen Reize mehr ausgingen. Beispielsweise wären daraufhin Eigenschaften zu untersuchen, die durch Kreuzung in einer bis dahin noch nicht dagewesenen Kombination auf einem Organismus vereinigt wurden, oder wo Eigenschaften, die sonst nur dem einen Geschlecht zukamen, auch auf das andere übertragen worden sind, wie in dem schönen Versuch von Doncaster (1908) mit *Abraxas grossulariata* und dessen var. *lacticolor*. Allerdings entfielen dies in einem gewissen Sinne auch in die Rubrik „neue“, dem betreffenden Organismus „ungewohnte“, daher reizausübende Eigenschaften und fügt sich ja eben deshalb ungezwungen unserer Hypothese, obschon es hier kein physikalischer Reiz wäre, der durch einen physiologischen weitergegeben wird, sondern sogleich ein physiologischer, der durch einen anderen physiologischen Reiz abgelöst wird. Die in Rede stehende Annahme wird vielleicht in einigen wenigen Fällen gemacht werden müssen, wo echte Pfropfhybride vorliegen, sei es daß somatische Teile, sei es daß die Keimdrüsen das Pfropfreis abgeben, und es sich nicht noch sollte nachweisen lassen, daß entweder auch hier relativ neue oder abgeänderte Eigenschaften beteiligt oder sogar, daß auch jene Fälle irrtümlich gewesen waren (vgl. z. B. die zahlreichen Einwände, welche

gegen die einschlägigen Resultate von Guthrie erhoben werden konnten). Denn die beschriebene Hypothese stimmt völlig mit denjenigen Vorstellungen überein, welche von jedem Pfropfreis und von jedem Träger eines solchen, welche nur alte Eigenschaften mitbringen, keinerlei gegenseitige Beeinflussung erwarten. Diese Erwartung wird daher im allgemeinen auch für jede Gonadentransplantation, welche bekannte, feststehende Rassen als Material wählt, im Sinne einer Nichtbeeinflussung der Keimzellen berechtigt sein.

Überall anderwärts sind irgendwelche Hilfsannahmen vollkommen entbehrlich. Dies gilt auch für zwei Kategorien von Vererbungen, bezw. Nichtvererbungen, die Semon in seiner soeben erschienenen Schrift (1910) über den gegenwärtigen Stand der Frage nach Vererbung erworbener Eigenschaften ganz entsprechend derjenigen Erklärung gedeutet hat, die ich insbesondere aus meinen vorhin geschilderten Transplantationsergebnissen ableiten mußte. Semons Deutungen beziehen sich erstens auf die Nichtvererbung von Verstümmelungen, zweitens auf die Erblichkeitsverhältnisse der Kartoffelblattkäfer (*Leptinotarsa*), wie sie in den bekannten Versuchen von Tower (1906) erscheinen.

Es ist wohl der Mühe wert, einige von Semons klaren, überzeugenden Sätzen wörtlich anzuführen. Semon spricht (1910, S. 12) von der sensiblen Periode der Keimzellen, deutet in einer Fußnote an, daß die Regenerationsfähigkeit des Embryos eine der Ursachen abgibt, wenn Verletzungen an den Nachkommen nicht mehr erscheinen, und fährt dann (S. 13) fort, „daß es doch ein großer Unterschied ist, ob seit dem Eintritt der Verstümmelung ein kurzer oder langer Zeitraum verflossen ist, und ob der Körper, falls er den Defekt nicht hat regulativ beseitigen können, Zeit gehabt hat, sich zu akkomodieren. Jedenfalls ist es sehr wahrscheinlich, daß bald nach Setzung des Defektes die Erregungsreaktion des Körpers viel stärker ist als längere Zeit nachher“.

Noch wichtiger ist Semons neue Perspektiven eröffnende Kritik der Towerschen Versuche. Ehe ich diese Stellen anführe, welche sich bezüglich ihrer Vorstellung von den Reizwirkungen mit meinen hypothetischen Anforderungen an die Bedingungen der somatischen Induktion decken, muß ich wohl des Verständnisses halber die Towerschen Versuche selbst knapp

besprechen, obschon ihre Kenntnis gegenwärtig durch häufige Referate und Zitate bereits ziemliche Verbreitung erlangt hat.

Tower (1906) untersuchte den Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Färbung der Kartoffelkäfer und ihrer Entwicklungsstufen, wobei sich Temperatur- und Feuchtigkeitsextreme als besonders wirksam erwiesen. Das empfindliche Stadium, in welchem einzig und allein die Färbung des Käfers gleicher Generation beeinflußt werden kann, ist die Puppe. Ließ Tower die äußeren Faktoren nur auf frühere Stadien, also auf abgelegte Eier und Larven, einwirken, so erhielt er veränderte Larven, aber die aus ihnen hervorgehenden Käfer waren unverändert und ebenso ihre Nachkommen. Ließ Tower die äußeren Faktoren auf die Puppen einwirken, so erhielt er veränderte Käfer, und zwar Abänderungen, wie sie als Rassen auch im Freien gefunden werden; trotzdem waren die Nachkommen dieser veränderten Käfer unverändert, die von den äußeren Faktoren Hitze, Kälte, Trockenheit, Nässe u. s. w. hervorgebrachten Veränderungen erwiesen sich bei dieser Versuchsanordnung als nicht erblich. Endlich ließ Tower die gleichen Faktoren auf den Käfer selbst einwirken, welcher, da fertig ausgefärbt, sich unter ihrem Einfluße nicht mehr veränderte; die normal aufgezogene Nachkommenschaft aber dieser in ihrem Äußeren unverändert gebliebenen Käfer zeigte sich nunmehr erblich beeinflußt und zwar genau in demjenigen Sinne, welcher den auf die vorige Generation scheinbar vergebens angewendeten Faktoren entsprach. Diese merkwürdigen Erblichkeitsverhältnisse finden ihre befriedigende Erklärung in den Reifungsverhältnissen der Geschlechtsprodukte. Eier und Samen der Käfer beginnen nämlich erst dann reif zu werden, wenn die Käfer bereits vollständig fertig ausgebildet, ausgewachsen und ausgefärbt sind. Vor dieser Zeit erweist sich die unreife Keimdrüse als nicht beeinflussbar, wohl aber der unfertige übrige Körper; und von dieser Zeit ab läßt sich zwar der fertige Körper nicht mehr beeinflussen, wohl aber die jetzt erst herangereiften und empfänglichen Keimzellen. Für die Kontrolle dieser Verhältnisse ist weiter die Eigentümlichkeit der Blattkäfer sehr günstig, daß ihre Eier partienweise, in zeitlich getrennten Schüben, zur Reife und Ablage gelangen, nicht alle auf einmal. Lebt nun der Käfer während der ersten Reifungs- und Ablageperioden unter den Experimentalbedingungen und wird während späterer Reifungsperioden in normale Bedingungen

zurückversetzt, so sind die Käfer, welche den ersten Eiportionen ihre Entstehung verdanken, entsprechend abgeändert, diejenigen aber, welche den restlichen, bei gewöhnlichen Lebensverhältnissen herangereiften Eiern entstammen, gleichen der typischen Form.

Diese glückliche Trennung der Beeinflussungsperioden für Merkmale derselben und für Merkmale der folgenden Generation, derzufolge einmal nur das somatische, ein andermal nur das Keimplasma verändert erscheint, hat Tower selbst (1906), Lang (1909), Ziegler (1910) und andere dazu verleitet, die somatische Induktion bei Vererbung erworbener Eigenschaften zugunsten der direkten oder Parallelinduktion des Keimplasmas überhaupt ausschließen zu wollen. Auch ich bin der Suggestion erlegen, welche Towers ungemein saubere, übersichtlich dargestellte, vielfach ziffern- und tabellenmäßig belegte Versuchsführung auf den Leser ausüben muß, und habe mich in einem Vortrage (1910 b) zu der voreiligen, allerdings nur auf den Towerschen Fall gemünzten Bemerkung hinreißen lassen: es sei der direkte physikalische Weg zu den Keimstoffen, nicht der indirekte physiologische Weg von sonstigen körperlichen Veränderungen zu Keimesveränderungen, welchen die Einflüsse der äußeren Welt einschlagen, wenn sie erbliche Eigenschaften hervorrufen. Noch jetzt halte ich es durchaus nicht für ausgeschlossen, daß manchmal oder häufig, wenn wir individuell erworbene Eigenschaften der Eltern bei den Nachkommen wieder auftauchen sehen, es sich bei den letzteren nicht um somatogene, sondern um blastogene Eigenschaften handelt, welche nur eben gleichzeitig und gleichsinnig wie die entsprechenden somatogenen Eigenschaften der Eltern durch direkte Beeinflussung der Keimzellen entstanden sind. Aber die Towerschen Versuche sind nicht beweisend dafür; und hier eben setzt die berechtigte Kritik Semons ein:

„Die somatische Modifikation“, schreibt Semon auf Seite 62 seiner oben zitierten neuen Schrift (1910), „ist doch vorhanden, wenn die sensible Periode der Keimzellen eintritt. Warum übt sie alsdann nicht die entsprechende Wirkung auf die jetzt reizempfindlich gewordenen Keimzellen aus? Die Antwort ist leicht genug: weil zu dieser Zeit von der betreffenden somatischen Bildung keinerlei Reiz ausgeht. Tower und Lang vergessen ganz, daß von den Vertretern der somatischen Induktion doch immer eine Induktion, eine Reizwirkung vorausgesetzt wird. Gerade in diesen

Towerschen Fällen ist aber überhaupt jegliche Möglichkeit einer von der Färbungsmodifikation ausgehenden Reizwirkung ausgeschlossen. Denn diese Modifikationen bestehen in Pigmentablagerungen in der äußeren Cuticula, welche keine Porenkanäle besitzt und also in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außer jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des Organismus mitsamt seinen Keimzellen steht. Von dem Vorhandensein anderer morphologischer Merkmale als gerade der von Tower berücksichtigten können allerdings sehr wohl Erregungen ausgehen es liegt in der Natur der Sache, daß diese, ich möchte sagen, chronischen Erregungen sehr viel schwächer sind als die durch äußere Reize induzierten, mehr akuten Erregungen, die zur Schaffung neuer morphologischer Merkmale führen, wie z. B. Hitzereize, die Erregungen auslösen, welche zur Ausbildung vergrößerter Schweißdrüsen führen. Eine solche Induktion bedingt natürlich viel kräftigere Erregungen, und diese werden naturgemäß ungleich stärker auf die Keimzellen einwirken, als die vom bloßen Vorhandensein vergrößerter Schweißdrüsen ausgehenden morphogenen Erregungen. Besonders wird dies dann der Fall sein, wenn sich mit dem Vorhandensein nicht auch noch funktionelle Reize, wenn sich mit den morphogenen Erregungen nicht auch funktionelle verbinden, ein Zustand, der dann gegeben ist, wenn wir z. B. derartige Tiere in kühlen Räumen halten.“

Hiermit sind die Schlußfolgerungen, welche ich aus meinen Transplantationsergebnissen ziehen mußte, eigentlich fast ihrem ganzen Umfange nach ebenfalls bereits ausgesprochen und prinzipiell gleichlautend aus einer ganz anderen Kategorie von Tatsachen gezogen. Und es ergibt sich aus Semons Darstellung die weitere Warnung oder Anregung, wie genau jedes einzelne Merkmal auf seine morphologischen, hier namentlich histologischen Qualitäten untersucht werden muß, damit seine Eignung zur Reizausübung beurteilt werden kann. Die chitinige Cuticula hat ihre Farbmerkmale individuell neu verändert, sie sollte also den Anforderungen des formativen Reizleitungsvermögens genügen, und doch tut sie es aus einem rein sekundären, äußeren Grunde nicht: zufolge ihrer besonderen histologischen, apoplasmatischen, sozusagen *extrasomatischen* Beschaffenheit.

Letzteres kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Towerschen Experimentformen, welche, wie bereits erwähnt, mit

Rassen der ähnlich wie im Experiment beschaffenen Freiland-Lokalitäten übereinstimmen, in der Kreuzung mit ihren Stammformen den Mendelschen Spaltungsregeln folgen, was eine ganz frisch erworbene, wirklich neue Eigenschaft oder Veränderung unserer Hypothese nach nicht tun dürfte. So sahen wir ja auch bei meinen Salamandern, daß das Resultat verschieden ausfällt, je nachdem, ob ich gestreifte Tiere zur Zucht verwende, denen das Merkmal der Streifung neu aufgeprägt worden ist, oder solche, bei denen es bereits aus der Natur her stammt. Bei Tower aber bleiben die Erblchkeitsverhältnisse in der Kreuzung dieselben, ob die Formen im Experiment gewonnen oder in der Natur gesammelt worden waren. Bei Kreuzung von *Leptinotarsa decemlineata* mit der Unterart *pallida* ist dominant die Grundform *decemlineata*, sie tritt also in erster Mischlingsgeneration ausschließlich, in zweiter zu $\frac{3}{4}$ auf; das restliche Viertel der zweiten Filialgeneration wird durch die abweichende Form *pallida* eingenommen, welche sonach die rezessive Eigenschaft repräsentiert und bei Inzucht tatsächlich rein weiterzieht. Ebenso zieht das eine von den drei *decemlineata typica*-Vierteln rein weiter, während die übrigen zwei *decemlineata*-Viertel in dritter Filialgeneration abermals die Spaltung in $\frac{3}{4}$ *decemlineata typica* und $\frac{1}{4}$ reine *decemlineata var. pallida* ergeben u. s. f. Ganz analog verlief die Kreuzung einer anderen Spezies, *Leptinotarsa multitaeniata*, mit ihrer Varietät *melanothorax*.

Noch ein sehr wichtiges Moment tritt hinzu, welches das reine Mendelsche Verhalten der Towerschen Experimentformen, obwohl sie frisch erzeugte Veränderungen aufweisen, verständlich erscheinen läßt. Wenn Tower die Stammformen den jeweiligen abnormen Bedingungen des Experimentes aussetzt, so erhält er nicht etwa jedesmal nur eine bestimmt geartete Aberration, die zu den einwirkenden äußeren Faktoren in eine spezifische Beziehung gebracht werden könnte, sondern immer gleich eine wechselnde Zahl aller möglichen Varietäten, und zwar nur solcher, die auch aus dem Freileben bekannt sind. Setzte er z. B. *Leptinotarsa decemlineata* extrem hohen Temperaturen (35 Grad C.), Trockenheit (5 % unter dem Durchschnitt der freien Natur) und niederem Luftdruck aus, so gehörten von 96 bis zur Imago herangezogenen Käfern 82 der *var. pallida*, 2 der *var. immaculothorax* und 12 dem unveränderten Typus *decemlineata an.* Bei Fortführung des Versuches lieferten diese typischen *decemlineata* unter

erneutem Einflusse von Hitze und Trockenheit 20 *decemlineata*, 23 *pallida*, 5 *immaculothorax* und 16 *albida*. Analog verlief wieder dasselbe Experiment mit *Leptinotarsa multitaeniata*, wo die dunkle Varietät *melanothorax* und die rötliche Var. *rubicunda* gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen auftraten. Diese Begleitumstände machen es mehr als wahrscheinlich, daß die künstlich erzielten Abänderungen nicht direkt den künstlichen Bedingungen zu verdanken waren, sondern daß diese nur als indirekte Auslösfaktoren wirkten. Die heftigen physikalischen Reize haben nur bewirkt, daß (um es mit Johannsenschen Terminis zu sagen) der Phänotypus *decemlineata*, bezw. *multitaeniata* in seine einzelnen Biotypen zerfiel (wovon je einer den Phänotypen gleicht), aber die physikalischen Reize haben diese Biotypen nicht erst schaffen müssen. Das sieht man ja auch an ihrem unvermittelten, plötzlichen Auftreten, daran, daß sie gleich in maximalem Ausmaße auftreten, zu keinerlei Fluktuation, weder zur Steigerung noch zur Schwächung fähig sind, während beispielsweise in meinen Versuchen der Ausbildungsgrad eines willkürlich induzierten Merkmals genau dem Intensitätsgrad einwirkender Faktoren und ihrer Wirkungsdauer parallel geht.

Die vorstehende Analyse erleichtert uns nunmehr endlich noch die richtige Würdigung eines weiteren Falles, wo erworbene Eigenschaften sich dem Mendelschen Prävalenzschema eingliederten. Dieser Fall stammt von mir selbst (1910 a) und betrifft die eiertragende oder Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). Auch hier ist es offenbar keine neue, sondern eine alte, atavistische Eigenschaft, welche die Experimentalbedingungen aus ihrer Latenz nur zu reaktivieren brauchen, und daraus erklärt es sich, daß sie gleich mit einer genügenden Festigkeit, einer derartigen Stabilität auftritt, daß einerseits ihre physiologische Reizübertragung auf das Keimplasma bald aufhört (wenn nicht hier, wofür manches spricht, überhaupt direkte Beeinflussung der Keimzellen vorliegt), andererseits das (sei es direkt, sei es indirekt einmal erreichte und veränderte) Keimplasma die reaktivierte Eigenschaft auch in der Kreuzung mit der entsprechenden unverändert gebliebenen Eigenschaft nicht mehr einbüßt.

Die Grundzüge meines diesbezüglichen Versuches sind folgende:

Die meisten Froschlurche legen ihre kleinen, dunkelfarbigem, nach hunderten zählenden Eier, welche durch eine Gallertschicht

umgeben und zu Klumpen oder Schnüren vereinigt sind, ins Wasser ab, wo die Gallertschicht alsbald mächtig aufquillt. Nach der Ablage und Befruchtung bleiben die Eier sich selbst überlassen, die Elterntiere entfernen sich. Die frisch ausgeschlüpften Jungen haben noch gar keine besonderen Atmungswerkzeuge; bald bekommen sie äußere Kiemen, die wieder rückgebildet werden und inneren Kiemen Platz machen. Noch wochenlang bleibt die Froschlarve fußlos; sie erhält zuerst ihre rückwärtigen, dann ihre vorderen Gliedmaßen, worauf noch der Schwanz verschrumpft, die engen Hornkiefer durch das weitgespaltene Froschmaul ersetzt werden und der kleine Frosch ans Land hüpfet. Hievon macht aber die eiertragende Kröte eine in Europa einzig dastehende Ausnahme. Sie legt nur 18—83 verhältnismäßig sehr große, weil dotterreiche Eier, deren Gallerthülle sie zu einer Schnur verbindet, auf dem Lande ab, wo die Gallerthülle nicht quellen kann. 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 seine Hinterschenkel wickelt und solange mit sich herumträgt, bis die Larven — gelegentlich eines der häufigen Bäder ihres Erzeugers — ins Wasser ausschlüpfen. Das tun sie aber erst auf dem zwar noch fußlosen, aber schon mit inneren Kiemen versehenem Stadium: das Stadium ohne und das ihm folgende mit äußeren Kiemen werden noch im Ei durchlaufen. Die weitere Entwicklung wird der Regel nach absolviert: zwei-beinige, vierbeinige Larve, Schrumpfen des Schwanzes und Aufenthaltswechsel der fertigen Kröte vom Wasser zum Land.

Hält man aber die zeugungsfähigen Geburtshelferkröten bei einer ständigen hohen Temperatur von 25—30 Grad C., so geben sie die soeben geschilderte Brutpflege vollständig auf. Die ihnen ungewohnte Hitze veranlaßt sie nämlich, in dem ihnen stets zur Verfügung stehenden Wasserbecken Kühlung zu suchen; hier finden sich die Geschlechter, ebendahier finden daher Begattungen und Eiablagen statt. In dem Augenblicke aber, als die Gallerthülle jetzt mit Wasser in Berührung tritt, quillt sie auf, verliert dadurch ihre Klebrigkeit und selbstredend ihre Eigenschaft, sich später beim Eintrocknen, welches eben hier nicht statthat, um die Schenkel des Männchens fest zusammenzuziehen; macht es also dem Männchen unmöglich die Laichschnur auf seinen Hintergliedmaßen zu befestigen. Die

Eierschnur bleibt deshalb im Wasser liegen, wo sich trotzdem etliche Eier zu entwickeln vermögen. In dem Maße, als das Aufsuchen des Wassers und dortige Erledigung eines Fortpflanzungsaktes ohne Brutpflege zur Gewohnheit wird, so daß sich die Tiere schließlich auch ohne den Zwang einer übermäßig hohen Temperatur ebenso benehmen, in dem Maße treten auch an den Eiern und Larven gewisse Veränderungen auf, welche weiteren Rückannäherungen zur ursprünglichen Fortpflanzungsform der Froschlurche entsprechen. Die Zahl der Eier und ihre Fähigkeit, sich unter Wasser zu entwickeln, hat ansehnlich zugenommen; ihr Dotterreichtum und damit auch ihre Größe sowie die Helligkeit ihrer Dotterfarbe hat abgenommen. Nur dank der gequollenen Hüllen erscheinen sie ebenso groß wie früher. Aus ihnen schlüpfen die Larven, auf zeitigerem Stadium aus, nämlich solange sie noch die äußeren, noch nicht (wie für *Alytes normal*) schon die inneren Kiemen haben.

Ich brachte eine Partie derartiger Wassereier gleich nach ihrer Ablage in normale Bedingungen zurück, in einen Raum, wo sich auch die Kontrollzucht befindet und dauernd normal bleibt. War die Fortpflanzungsanpassung bei den Eltern schon fixe Instinktvariation gewesen, so ließ auch ihre Vererbung an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig: die geschlechtsreif gewordenen jungen Geburtshelferkröten suchten nach Eintritt ihrer ersten Eierlegeperiode freiwillig das Wasser auf und legten dort ihre aus zahlreichen, kleinen, dunkelfarbigem Eiern bestehenden Laichschnüre ab, ohne sich um deren ferneres Schicksal zu bekümmern (Kammerer 1909).

Die Kreuzungsversuche selbst nun, welche ich darstellen wollte und zu deren Verständnis ich den bisherigen Bericht über die dazugehörigen Vorversuche nur als Einleitung gebraucht hatte, waren ursprünglich angestellt worden mit Rücksicht darauf, daß der Brutpflegeinstinkt oder dessen Ausbleiben bei der Geburtshelferkröte auf das Männchen beschränkt ist, während Beschaffenheit und Entwicklungsrichtung des Eies Eigenschaften sind, welche in letzter Linie überall dem weiblichen Körper entstammen. Ich versprach mir deshalb von jenen Kreuzungen, welche in einiger Beziehung an diejenigen von Correns mit *Bryonia alba* und *Bryonia dioica* erinnern, irgendwelche Aufklärung über Momente, welche das Entstehen der sekundären Geschlechtscharaktere, zu denen der Brutpflegeinstinkt wohl gerechnet werden muß, oder

gar die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes selbst erklären könnten. In der Tat ist ein Beitrag zu ersterem Problem in Gestalt des eigentümlichen, sogleich zu beschreibenden Dominanzwechsels geliefert worden, was uns aber hier nicht weiter angeht, da wir von dieser einen Komplikation abgesehen ganz regelmäßige Mendelsche Vererbungsschemata vor uns sehen.

Ich kreuzte in dem einem Falle normales Männchen mit abgeändertem Weibchen. Die aus dieser Paarung hervorgehenden Jungen erwiesen sich gelegentlich ihrer ersten Laichperiode samt und sonders als normal, die Männchen Brutpflegend, die Weibchen landlegend. Ich dachte mir vorerst nichts anderes, als daß die Instinktvariation, infolge Hinzuziehung des normalen Männchens in der Elterngeneration, endgiltig erloschen sei. Allein sie kam in der Enkelgeneration fast genau bei einem Viertel der Nachkommen wieder zum Vorschein; die übrigen Viertel dieser zweiten Nachkommengeneration sind normal.

Die umgekehrte Kreuzung, normales Weibchen mit abgeändertem Männchen, 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 verändert.

Das ist eine Zusammenfassung des Versuches ohne alle Details. Da ich aber von Fachgenossen, besonders Mendelianern, welche durch die beschriebenen Ergebnisse überrascht waren, denen sie aber nur in der vorläufigen Mitteilung (1910 a) zugänglich waren (als welche ich sie dem Salzburger Naturforscher kongreß vorgetragen hatte), oft um die Details, besonders um die Ziffernbeträge der F_1 - und F_2 -Nachkommen, ersucht worden bin; da ferner noch geraume Zeit verstreichen dürfte, bis ich alle übrigen, dazugehörigen und im Gange befindlichen Kreuzungsversuche abschließen und ausführlich publizieren kann (was mit den an unserer Anstalt durchgeführten Arbeiten stets in Roux's Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen geschieht), so will ich im folgenden wenigstens einige von den vorliegenden und leichter übersehbaren ziffernmäßigen Details mitteilen. Zur Beurteilung, wie die Verhältniszahlen der Mendelschen Regel in unserem Alytes-Falle überhaupt erhoben werden können, ist

es durchaus nötig, das Benehmen der Geschlechter bei der Kopulation zu berücksichtigen. Bekanntlich steigt das Anurenmännchen seinem Weibchen auf den Rücken und umklammert es, indem es seine Daumen bald um die Lenden, bald in die Achselgrube des Weibchens einstemmt; dem letzteren obliegt es, für die eigentliche Lokomotion zu sorgen: das Männchen bewegt sich wohl und strampelt mit den Hinterbeinen, ist aber im übrigen ein ganz passiver Reiter, zum Unterschiede von den Erdsalamandern unter den Urodelen, wo bei der Kopulation das Männchen unten zu liegen kommt und sein Weibchen zum Gebärplatz schleppt.

Die Analyse, ob der Wille des Männchens oder des Weibchens für die Wahl des Laichplatzes entscheidet, ist in sämtlichen normalen Fällen überflüssig, da Männchen und Weibchen ohnehin von den gleichen Absichten bewegt werden. Auch bei den in Richtung des Aufgebens der Brutpflege beeinflussten Geburtshelferkröten herrscht Einigkeit zwischen den Geschlechtern: beide streben sie ins Wasser. Bei der Kreuzung jedoch zwischen nicht brutpflegenden und wasserlegenden Geburtshelferkröten einerseits, brutpflegenden und landlegenden andererseits entsteht hinsichtlich jenes Instinktes ein Widerstreit, der, wie gesagt, mit dem Siege des Weibchens endigen muß, meist ohne daß es seitens des tollbrünftigen Männchens zu ernstlicher Gegenwehr kommt. Folgende Fälle sind die häufigsten: Kreuzung von brutpflegendem (normalem) Männchen mit wasserlegendem Weibchen: die Männchen bleiben auf dem Lande und überraschen die Weibchen auf ihrer Wanderung ins Wasser; die Kopulation beginnt zu Lande, aber meist erreicht das Weibchen mit dem auf ihm reitenden Männchen das Wasser, ehe Eier aus der Kloake treten. Sind Weibchen durch die gleichsam eine Vorpostenkette bildenden Männchen ins Wasser entkommen, so finden sie dort keinen Gatten und verlassen es deshalb schließlich, um entweder nicht mehr zur Ablage und Befruchtung zu gelangen oder doch noch ein brünftiges Männchen anzutreffen, mit dem sich das Spiel, d. h. gewaltsame Rückkehr ins Wasser, wiederholt. Kreuzung von nicht brutpflegendem Männchen mit landlegendem (normalem) Weibchen: die Männchen sind ins Wasser vorausgeeilt, wohin ihnen kein Weibchen nachkommt. Deshalb verlassen sie es wieder und überfallen die auf dem Lande hockenden Weibchen, welche letztere sich mit ihnen erst recht vom Wasser entfernen.

Am 29. August 1906 wurden acht *Alytes*-Pärchen isoliert. Vier Pärchen setzten sich folgendermaßen zusammen: das Männchen rührte aus der normalen Stammzucht her, das Weibchen aus der Zucht des 25—30 Grad-Raumes, wo die Männchen keine Brutpflege mehr ausüben und beide Geschlechter zum Laichen das Wasser aufsuchen, wo ferner, da dieses Verhalten schon engraphisch fixiert war, auffallend viele und kleine Eier abgelegt wurden. Daß sich dieses Merkmal in Reinzucht mit Männchen aus derselben Versuchsreihe vererbt, haben wir vorhin bereits gesehen. Die vier anderen Pärchen sind reziprok ausgewählt: je ein normales Weibchen aus der Garten-Stammkultur, das Männchen aus der Warmzucht ohne Brutpflege.

Wir betrachten im folgenden nur je eines von diesen Pärchen, und zwar der Reihe nach jedes für sich. Zuerst dasjenige, wo das Männchen normal war. Selbstverständlich belud es sich (und zwar noch am Abend des Isoliertages) mit den Eiern, die es seinem Weibchen abgenommen hatte und welche mit ihren $2\frac{1}{4}$ mm Durchmesser dotterärmer waren als ein auf dem Lande zu zeitigendes *Alytes*-Ei es sein soll. Die Schnur enthielt die für *Alytes* enorme Menge von 112 solcher Eier. Es zeigte sich, daß sie, die ja eigentlich fürs Wasser bestimmt waren (wo die Kopulation auch stattgefunden hatte, aber das Männchen war sogleich mit seiner Bürde herausgeklettert), tatsächlich in der Luft nicht mehr so gut fort kamen, als wünschenswert erschien, denn nur aus 49 wurden die Larven gewonnen, von letzteren nur 29 glücklich zu geschlechtstüchtigen Vollkröten großgezogen; immerhin eine Ziffer, die dem Ausfall der vom 27. September bis 2. Oktober 1907 vor sich gehenden Erstlingslaichperiode dieser Generation eine zuverlässige Basis gab. Von jenen 29 Exemplaren waren 17 weiblichen, 12 männlichen Geschlechtes. Bei der Paarung untereinander ließ es sich leicht bewerkstelligen, daß fünf Männchen je zwei Weibchen befruchteten und sich mit Doppel-Laichpaketen beluden (ein Fall, der auch im Freien des öfteren beobachtet wurde); denn ein der Norm entsprechendes Beladen fand durchwegs statt, auch hatten alle Eier normale Größe ($3\frac{1}{2}$ —4 mm Durchmesser), die Eierschnur hatte die normale Zahl von einzelnen Laichkörnern (23—38).

Ich dachte, wie gesagt, nicht anders, als die Instinktvariation und die daraus entspringende abweichende Zahl und Beschaffenheit

der Eier sei infolge Hinzuziehung des normalen Männchens in P endgiltig erloschen. Doch isolierte ich 100 von den Jungtieren, die ich aus im ganzen 621 Eiern der ersten Mischlingsgeneration aufgezogen hatte, behufs Erzielung einer zweiten Generation von Mischlingen. Von jenen Jungen starben in den beiden dazwischen liegenden Wintern etwa die Hälfte; wenigstens erschienen aus den Winterquartieren und beteiligten sich an der Fortpflanzung, welche vom 26. April 1909 abends bis 28. April früh vor sich ging, nur 44 Mischlinge zweiter Generation, zufällig gleich viel Männchen als Weibchen. Es gab im ganzen 22 Eierschnüre mit folgenden Eimengen darin: 18, 19, 19, 21, 21, 23, 23, 24, 25, 25, 27, 27, 27, 28, 28, 35, 44; 88, 90, 101, 104, 105. In den ersten 15 Eierschnüren maßen die Laichkörner 4, in den folgenden zwei maßen sie $3\frac{1}{2}$, in den letzten fünf $2\frac{1}{4}$ — $2\frac{1}{2}$ mm Durchmesser. Von den 22 Männchen beluden sich 16 mit den Eierschnüren, vier ließen sie liegen, zwei versuchten zuerst, die Schnur zu tragen, um sie alsbald ebenfalls abzustreifen. Jene 17 Weibchen, welche normal ($3\frac{1}{2}$ —4 mm) große Eier legten, taten dies anscheinend auf dem Lande; hingegen gingen die restlichen fünf, zum Zwecke der Ablage ihrer viel kleineren Eier, ins Wasser. Ob die Wahl des Laichplatzes sich wirklich völlig mit der Beschaffenheit der Eier deckt, kann ich nicht sicher aussagen, da die Verteilung jener sich verschieden verhaltenden Weibchen an die sich ebenfalls verschieden verhaltenden Männchen natürlich nicht in der Weise zustande kam, daß je ein wasserlegendes Weibchen mit einem nicht brutpflegenden Männchen und je ein landlegendes Weibchen mit einem brutpflegenden Männchen kopulierte. Vielmehr erfolgte die geschlechtliche Auslese ganz unabhängig hievon und ganz gemischt, so daß Pärchen zusammenkamen, die in ihren Neigungen zueinander paßten, aber auch Pärchen, wo das Weibchen sein widerstrebendes Männchen ins Wasser schleifte, bzw. in einem anderen Falle ihm nicht ins Wasser folgen wollte. Entscheidend bleibt zwar, wie vorhin des längeren ausgeführt, während Kopulation und Ablage der Wille des Weibchens; aber Männchen, die wider Willen ins Wasser geraten waren, hatten nichts eiligeres zu tun, als mit ihrer Last, die wegen Gallertquellung bereits in Verlostgefahr schwebte, das Trockene zu gewinnen, — und Männchen, die von ihren Weibchen wider Willen ans Land entführt worden waren, bekümmerten sich hier nicht weiter um den herausbeförderten Laichballen.

Wir haben nunmehr den Stammbaum des zweiten Alytes-Pärchens, desjenigen, wo das Weibchen normal, das Männchen nicht brutpflegend war, durch zwei Mischlingsgenerationen zu verfolgen. Am 30. August 1906 schleppte das landlegende Weibchen sein ins Wasser strebendes Männchen weit vom Bassin weg, wo schließlich die Kopulation vor sich ging. Die abgelegten Eier, vom Männchen natürlich sofort im Stiche gelassen, erwiesen sich als normal hinsichtlich Größe (4 mm) und Zahl (30). Aus 28 Eiern schlüpften die normal gebildeten Larven aus, 20 erwachsen zu zeugungsfähigen Vollkröten, 11 Männchen, 9 Weibchen. Ihre Erstlingslaichperiode fällt in den Anfang des März 1908: zwei Männchen bleiben beschäftigungslos, die übrigen neun entbinden ihre neun Weibchen von sehr kleinen ($2\frac{1}{2}$ mm) und sehr zahlreichen (95—103) Eiern. Das Laichen findet im Wasser statt, welches beide Geschlechter einmütig aufgesucht hatten, und die Eier entwickeln sich in der wiederholt beschriebenen, Wassereiern zukommenden Art. Daraus, daß kaum welche zugrunde gehen, erkennt man, daß das Medium, in welchem sie sich entwickeln, das ihnen zuständige geworden. Ich isolierte 100 von den im ganzen gewonnenen 889 Eiern, 94 hievon ergaben Larven, 78 Vollkröten, 52 erreichten die Geschlechtsreife, die mit erster Laichperiode Ende April 1909 eintrat. Es waren 32 Männchen und 20 Weibchen. Zwölf Männchen gingen also leer aus, die übrigen kopulierten, und es gab 20 Eierschnüre mit folgenden Eizahlen darin: 100, 99, 97, 96, 96, 94, 94, 93, 91, 91, 91, 88, 85, 77, 75; 27, 25, 24, 16, 15. In den ersten 15 Eierschnüren maßen die Laichkörner $2\frac{1}{2}$, in den letzten 5 maßen sie 4 mm Durchmesser. Von den 20 zur Kopulation zugelassenen Männchen ließen 14 die Eierschnüre liegen, ein Männchen machte den bald wieder unterlassenen Versuch, die Schnur aufzunehmen, eines trug sie zirka eine Woche lang, um sie dann doch zu verlieren, die restlichen vier trugen das Paket bis zur Ausschlüpfreife der Larven. Hinsichtlich der Wahl des Laichplatzes ist abermals wegen gemischter Sexualauslese keine gute Uebersicht zu erlangen, aber unverkennbar zeigt sich die Tendenz, die kleinen zahlreichen Eier ins Wasser, die wenigen großen auf die Erde abzulegen.

Es waren nicht nur die eben besprochenen zwei, sondern acht Pärchen, vier mit normalen Männchen, vier mit normalen Weibchen, hinsichtlich ihrer Mischlingsnachkommenschaft zur

Beobachtung gelangt. Es verbleiben also die Ergebnisse von sechs Pärchen noch zu berichten, was nicht mehr mit allen Details, sondern nur zusammenfassend zu geschehen braucht. Ein Pärchen mit normalem Männchen und zwei mit normalem Weibchen ließen nur eine erste Generation von Mischlingen aus sich hervorgehen, welche hinsichtlich weiterer Fortpflanzung versagte. Sie zeigt wie in obigen Resultaten die unbestrittene Dominanz der Merkmale väterlicherseits. Die F_2 -Generation des restlichen Pärchens mit normalen Weibchen begann anfangs Mai 1909 abzulaichen, das Resultat waren auch wieder genau nur $\frac{1}{4}$ Schnüre (7) mit großen und an Zahl geringen, $\frac{3}{4}$ Schnüre (21) mit kleinen und zahlreichen Eiern; wenige Schnüre erblickte man um die Schenkel der Männchen gewickelt, die meisten lagen lose im Wasser. Von den beiden Pärchen mit normalen Männchen liegt die zweite Mischlingsgeneration in Gestalt der zu Ende abgelegten Eier fertig vor: es sind 19 Schnüre mit den bekannten, ansehnlichen Dimensionen und geringfügigen Mengen der normalen Eier, 7 Schnüre mit kleinen zahlreichen Eiern. Und es sind 17 Männchen, welche die Schnüre (z. T. doppelte) tragen, 6 Männchen, welche sie fallen ließen. —

Eine andere Anpassungs- und Vererbungsreihe an *Alytes*, welche ich ebenfalls später zu Kreuzungszwecken ausnützte, hatte folgenden Verlauf: Bewirkt man durch Wärme, daß alle Entwicklungsstufen im Ei rascher absolviert werden, durch Lichtabschluß und relative Trockenheit, daß die motorischen Reaktionen des Ausschlüpfens sich verzögern, so erhält man riesige Eier, in denen die Embryonen liegen bleiben, bis sie gut ausgebildete Hinterbeine besitzen. Die aus ihnen herangezogenen Kröten bleiben zwerghaft, wahrscheinlich weil die Zellvermehrung und damit das gesamte Wachstum durch die verkürzte und mangelhafte Tränkung der Gewebe mit Wasser gehemmt ist. Die Eier, welche die Zwergkröten legen, sind ganz besonders gering an Zahl und nun schon von vornherein ungemein reich an Dotter, noch viel 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 Generation 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 stummelförmigen Hinterbeinen zum Ausschlüpfen (Kammerer 1909).

Hier liegt, wenn man sich nicht auf einen extremen und offenbar unhaltbaren Standpunkt stellen und *Alytes* von tropischen Anuren mit direkter Entwicklung (wie bei *Hylodes martinicensis*, *Rana opisthodon* etc.) ableiten will, kein atavistisches, sondern ein wirklich neues, daher noch labiles Merkmal vor. Und dementsprechend verhält es sich im Vergleich zum erblichen Brutpflegeverlust ganz verschieden, wenn man es in beiderlei Richtung (d. h. mit Verwendung einmal des veränderten Männchens, ein andermal des veränderten Weibchens) mit dem Normaltypus kreuzt. In F_1 ist nunmehr keines von beiden Merkmalen dominant, sondern es entstehen Zwischenformen, die sich als solche in Eiern mittlerer Größe, bedingt durch mittleren Dottergehalt, in den ausschlüpfenden Kaulquappen mittleren Entwicklungsstadiums und endlich in mittlerer Endgröße der erwachsenen Tiere kundgeben. Daß in F_2 dann doch noch Aufspaltung eintreten wird, ist immerhin möglich, aber für mich aus den hier mehrfach dargelegten Gründen nicht gerade wahrscheinlich. Jene F_2 -Generation könnte schon vorliegen, wenn nicht der heurige Sommer so überaus ungünstig gewesen und ihr Zustandekommen wie dasjenige vieler anderer Zuchten vorläufig vereitelt hätte. Jedenfalls wissen wir, daß neu erworbene Merkmale (als solche müssen das Vollmolchgebären und die symmetrische Streifung unserer Wienerwald-Salamander unbedingt angesehen werden) in der Mischung mit den unverändert gebliebenen allelomorphen Merkmalen sich bei *Salamandra maculosa* nicht mehr spalten: F_1 ist intermediär, und in F_2 flaut die erworbene Eigenschaft langsam ab, kehrt allmählich zur Norm zurück.

Ich gedenke im kommenden Vorfrühling die Transplantationsmethode auch auf die *Alytes*-Versuche auszudehnen und erwarte von der Serie mit „Rieseneiern“ positive, von derjenigen „ohne Brutpflege“ aber durchaus negative Resultate inbezug auf die Keimbefruchtung durch das Soma der Tragammen.

Wahrscheinlich gehört auch noch die tanzende Rasse der normalerweise geradeaus laufenden Hausmaus (*Mus musculus*) hierher, nämlich zu den Beispielen, wo erworbene Eigenschaften sich nach der Mendelschen Regel verhalten. Allerdings handelt es sich beim Tanzen nicht um eine Eigenschaft, deren Charakter als erworbene Eigenschaft durch willkürliche Hervorrufung seitens

des Züchters selbst so bekannt ist, wie in Towers und meinen Fällen; aber ihr pathologischer Ursprung wird doch angenommen. Gewisse Unregelmäßigkeiten, noch nicht vollkommenes Einschlagen des Mendelschen Schemas, spricht ebenfalls direkt dafür. So fand Plate (1910) überhaupt noch keine Uebereinstimmung mit diesem Schema, sondern nur zeitweises Auftreten einzelner reiner Tanzmäuse, wohl aber Hammerschlag (1910), nur mit zu kleiner Zahl der Rezessiven (Tanzmäuse). Das Zuchtmaterial ist eben im Hinblick auf jene noch etwas labile Eigenschaft kein gleichartiges, sondern verhält sich je nach Provenienz etwas verschieden: hier wird eine geringere, dort eine größere Anzahl rezessiver („Tanzmaus“-) Gameten vom dominantmerkmalgigen („Laufmaus“-) Soma umgestimmt, so daß in jedem Falle eine bald mehr, bald minder schon dem Mendelschen Schema angenäherte, aber vorläufig immer weniger als die normale Rezessiv-Zahl betragende Menge reiner Tanzmäuse herauskommt.

Towers und meine Fälle, wo erworbene Eigenschaften sich nicht nur überhaupt vererben — hiefür besitzen wir ja gegenwärtig schon ein geradezu erdrückendes Beweismaterial —, sondern sich überdies in ihrer Mischung mit den entsprechenden unverändert gebliebenen Eigenschaften der Spaltungsregel einfügten, diese Fälle waren es eigentlich, die ich meinte, als ich in einem (ungedruckten) Vortrage vor dem Naturforschenden Verein zu Brünn am 14. März 1910 behauptete: „Mendels Lehre ist heute nicht minder wichtig geworden in ihrer Anwendung auf angeborene, von den Vorfahren erblich übernommene, wie auf individuell erworbene, in der Natur angenommene oder künstlich angebildete Eigenschaften. Mendels Lehre widerstrebt nicht, wie von einigen Seiten behauptet wurde, der Anschauung, daß auch die im Lebenslaufe des einzelnen Individuums erworbenen Eigenschaften sich auf die Nachkommen übertragen; im Gegenteil, sie führt die genannte, uns heute beschäftigende Anschauung erst zu schönster Vollendung, indem sie zeigt, wie eine neue Eigenschaft, die möglicherweise erst verhältnismäßig weniger Exemplare Eigentum geworden sein kann, dennoch aus der Vermengung mit anderen Charakteren zu einem gewissen Prozentsatze rein hervorgehen kann, dadurch sich dauernd zu erhalten und auszubreiten vermag“. Allerdings kann sie das, falls durch somatische und nicht durch direkte Germinalinduktion zustande-

gekommen, erst dann, wenn sie den gehörigen Grad von Stabilität erreicht und aufgehört hat, die umgebenden Gewebe physiologisch zu beeinflussen und selbst von ihnen beeinflusst zu werden. Auch in einem jüngst erschienenen Aufsatz (1910 c), der anlässlich der Enthüllung des Mendel-Denkmales in der Wiener medizinischen Wochenschrift die Grundlehren Mendels bekannt gab, habe ich ihre Bedeutung für das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften betont und eine nähere Begründung für meine nun fertig vorliegende Abhandlung bereits angekündigt.

Das damals gegebene Versprechen habe ich, so gut ich konnte, eingelöst; und ich freue mich, daß es an einer Stelle geschehen durfte, wo diejenigen bahnbrechenden Ergebnisse publiziert worden sind, deren unsterbliches Verdienst abermals zu würdigen eine der Aufgaben meiner bescheidenen, teilweise durch jene erst ermöglichten Veröffentlichung gewesen ist. Möge es ihr besser ergehen als ihrer großen, von Mendel geschriebenen Vorgängerin: möge sie noch vor dem Tode des Schreibers und vor dem Ablauf mehrerer Jahrzehnte ihre Nutzenanwendung finden in Wirtschaft und Wissenschaft!

Zitierte Literatur.

- Bateson W., „Mendels Principles of Heredity“. — Cambridge, University Press, bes. pp. 18—106, pl. IV, 1909.
- Baur E., „Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären“. — Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft S. 603, 1909.
— „Pfropfbastarde“. — Biol. Centralbl. XXX, 15, 497—514, 1910.
- Buder Johannes, „Studien an Laburnum Adami. I. Die Verteilung der Farbstoffe in den Blütenblättern“. — Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXVIII, S. 116—118, 1910.
- Castle W. E. and John C. Phillips, „A Successful Ovarian Transplantation in the Guinea pig, and its Bearing on Problems of Genetics“. — Science, N. S. XXX, pp. 312—313, 1909.
- Correns C., „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen“. — 9 figg., IV und 81 Seiten, Berlin, bei Borntraeger, 1907.
- Darwin Charles, „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“. — I. Bd., S. 219 und II. Bd., S. 33 der von J. Victor Carus besorgten deutschen Ausgabe, Stuttgart, Schweizerbartsche Verlagshandlung, 1878.
- Detto Carl, „Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzipes und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus“. — Jena, bei Gust. Fischer, 1904.

- Doncaster L., „Experiments in Hybridization with Especial Reference to the Effect of Conditions on Dominance“. — Phil. Trans. Vol. 196, pp. 119—173, 1903.
- „On Sex-Inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its var. *lacticolor*“. — Reports to the Evolution committee. Royal Soc. IV, pp. 53—57, 1908.
- Foges Arthur, „Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren“. — Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 93, S. 39—58, 1902.
- Grafe Viktor und Karl Linsbauer, „Ueber die wechselseitige Beeinflussung von *Nicotiana tabacum* und *N. affinis* bei der Pfropfung“. — Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXIV. Bd., S. 366, 1906.
- Guignard L., „Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanhydrique“. — Ann. d. sciences nat. IX. Sér., Bot., tome VI, Paris 1907.
- Guthrie C. C., „Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens“. — Journal of Experimental Zoölogy, Vol. V, pp. 563—571, 3 figg., 1908.
- „Guinea pig Graft-hybrids“. — Science N. S. XXX. pp. 714—725, 1909.
- Haecker Valentin, „Ueber Axolotlkreuzungen. II. Mitteilung (Zur Kenntnis des partiellen Albinismus)“. — Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges., S. 194—205, 2 Fig., 1908.
- Hammerschlag Viktor, „Ueber die hereditäre Taubheit und die Gesetze ihrer Vererbung“. — Vortrag in der K. k. Gesellschaft der Aerzte, Wiener klinische Wochenschrift XXXIII. Jahrg., Nr. 42, S. 1476—1484, 1910.
- Heape W., „Further note on the Transplantation and growth of the Mammalian Ova within an Uterine Foster Mother“. — Proceedings of the Royal Society London LXVII. p. 178, 1898.
- Herbst Curt, „Vererbungsstudien. IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung)“. Arch. f. Entwicklungsmechanik XXII, 4. Heft, S. 473—497, Taf. XIV, 1906.
- „Vererbungsstudien. V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Aehnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern“. — Arch. f. Entwicklungsmech., XXIV. Bd., 2. Heft, S. 185—238, Taf. IV — VI, 1907.
- „Vererbungsstudien. VI. Die zytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. I. Mitteilung“. — Arch. f. Entwicklungsmech. XXVII, 2. Heft, S. 266—308, Taf. VII—X, 1909.
- Himmelbauer Wolfg., „Der gegenwärtige Stand der Pfropfhybridenfrage“. Mitt. des Naturwiss. Vereines a. d. Univ. Wien VIII, 5, 6, 105—127, 1910 (mit vollständigem Literaturverzeichnis!)
- Johannsen W., „Elemente der exakten Erblchkeitslehre“. — Deutsche, wesentlich erweiterte Ausgabe in 25 Vorlesungen. Jena, bei G. Fischer, 1909.

- Kammerer Paul, „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen I. und II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra“. — Arch. f. Entw.-Mech. XXV, Heft 1—2, S. 7—51, Taf. I, 1907.
- Referat über Guthrie, Further Results etc., in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. I, 1908 und Biophysikalisches Centralblatt Bd. III, S. 617—618, Ref.-Nr. 1616 (steht nicht im Register!), Leipzig 1907/8.
- „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitteilung: Die Nachkommen der nicht Brutpflegenden Alytes obstetricans.“ — Arch. f. Entw.-Mech. XXVIII. Bd., 4. Heft, S. 447—545, Taf. XVI, XVII, 1909.
- „Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen bei Amphibien“. — Verhandl. d. Ges. Deutscher Naturforscher und Aerzte, 81. Versammlung zu Salzburg 1909, 2. Teil, 1. Hälfte, S. 173—176; nebst 4 Fig. abgedruckt in „Natur“, Heft 6, S. 94—97, 1910 a.
- „Experimentelle Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften“. — Vortrag K. k. Ges. der Aerzte, Neue Freie Presse Wien 20. u. 27. Januar 1910 b.
- „Gregor Mendel und seine Vererbungslehre. Mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die medizinische Wissenschaft“. — Wiener medizinische Wochenschrift, 60. Jahrg., Nr. 40, S. 2367—2372, 1. Okt. 1910 c.
- Lang Arnold, „Ueber Vererbungsversuche“. — Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 17—84, Taf. I, II, 3 Fig. 1909.
- Macferlane, „A Comparison of the Minute Structure of Plant Hybrids with that of their Parents, and its Bearing on Biological Problems“. — Transact. Roy. Soc. of Edinburgh XXXVII, 203—286, 1895.
- Magnus Wilhelm, in Norsk magazin for laegevidenskaben, Nr. 9, 1907.
- Mendel Gregor, „Versuche über Pflanzenhybriden“. — Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn, IV. Bd., S. 3, 1865.
- Meyer A. und E. Schmidt, „Ueber die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen“. — Flora C, 317—395, 1910.
- Morgan T. H., „Cross- and Self-Fertilization in *Ciona intestinalis*“. — Arch. f. Entw.-Mech. XXX (Festband für Roux), 2. Teil, S. 206—235, 1910.
- Plate L., „Ueber Erblichkeit bei Mäusen“. — Vortrag VIII. Internat. Zoologenkongreß Graz 1910.
- „Vererbungslehre und Deszendenztheorie“. — Festschr. zum 60. Geburtstag R. Hertwigs, Bd. II, S. 537—610, Jena, G. Fischer, 1910 b.
- Przibram Hans, „Experimentelle Behandlung biologischer Grundfragen“. — Verhandl. K. k. Zool.-bot. Ges. Wien LVIII. Bd., S. (171)—(180), 1908. — Siehe auch „Die Biologische Versuchsanstalt als Erfordernis der modernen Biologie“, Zeitschrift für biologische Technik und Methodik, I. Bd., 3. Heft, S. 234—244, 1908/9.
- „Experimental-Zoologie. III. Bd., Phylogenese inklusive Heredität“. — Leipzig und Wien, F. Deutike, 1910.

- Rimpau, zitiert nach E. v. Tschermak, „Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie vom Ahnenerbe“. — Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. II. Bd., Heft 5/6, S. 663—672, das Zitat S. 666, 1905.
- Roux Wilhelm, Gesammelte Abhandlungen, I. Bd., S. 214 und II., S. 61, 1895.
- Schultz Walther, „Verpflanzungen der Eierstöcke auf fremde Spezies, Varietäten und Männchen“. — Arch. f. Entw.-Mech. XXIX, I. Heft, Taf. II, III, S. 79—108, 1910.
- Semon Richard, „Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens“. — 2. Auflage, bes. S. 333—345, Leipzig, bei Engelmann, 1908.
- „Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften“. — Abderhaldens Fortschritte der Naturwissenschaftlichen Forschung II, 82 Seiten, 1910.
- Siebold Carl v., „Ueber das Receptaculum seminis der weiblichen Urdelen“. — Ztschr. f. wiss. Zool. IX. Bd., S. 463—484, Taf. XVIII, 1858.
- Stingl Georg, „Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen“. — Flora oder Allg. bot. Zeitung, 97. Bd., 3. Heft, S. 308—331, 1907.
- Tennent D. H., „The Dominance of Maternal or of Paternal Characters in Echinoderm Hybrids“. — Arch. f. Entw.-Mech. XXIX, 1. Heft, S. 1—14, 2 figg., 1910.
- Tower William Lawrence, „An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus *Leptinotarsa*“. — Carnegie Inst. of Washington. Publ. Nr. 48. Papers of the Station for Exp. Evolution Nr. 4, 1906.
- „The Determination of Dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance by Conditions Surrounding or Incident upon the Germ Cells at Fertilization“. — Biol. Bull. Woods Hole XVIII, 6, 285—352, VIII pl., 1910.
- Tschermak Erich von, „Ueber Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. II. Mitteilung“. — Zeitschrift für das landwirtschaftliche Versuchswesen in Oesterreich 1906 a.
- „Ueber die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre“. Biol. Zentralblatt XXVI. Bd., S. 884, 1906 b.
- Vernon H. M., „Cross Fertilization among Echinoids“. Arch. f. Entw.-Mech. IX., 3. Heft, S. 464—478, 7 figg., 1900.
- Verworn A., „Allgemeine Physiologie“. 4. Aufl., S. 372, Jena 1903.
- Weismann August, „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie“. Jena 1886.
- Winkler Hans, „Ueber die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahl ihrer Keimzellen“. — Zeitschr. f. Botanik, Jahrg. II, S. 1—23, 1909.
- „Ueber das Wesen der Pfropfbastarde. Vorläufige Mitteilung“. — Ber. d. Deutschen botanischen Ges. Bd., XXVIII, S. 116—118, 1910.
- Ziegler Heinrich Ernst, „Die Streitfrage der Vererbungslehre (Lamarckismus oder Weismannismus)“. — Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F. IX. Bd., Nr. 13, 1910.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [49](#)

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

Artikel/Article: [Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften 72-110](#)