E. Baur

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

36.50 x 2 28250 f 5/57. 0386

Alfons Schubert
rer. nat.

Prof. Dr. Erwin Baur

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

B1852
20.—
12-(SV)

Einführung

in die

experimentelle Vererbungslehre

von

Prof. Dr. phil. et med. Erwin Baur

Dritte und vierte neubearbeitete Auflage

Mit 142 Textfiguren und 10 farbigen Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1919

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1919, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Meinem Vater,

Apotheker **Wilhelm Baur** Donaueschingen,

zum 80. Geburtstage

28. September 1919

gewidmet

Vorwort zur 1. Auflage

„Wer aber Vorlesungen hält, hat nicht nur das Recht, sondern auch die Pflicht, seine eigenste Auffassung des Gegenstandes in den Vordergrund zu stellen; die Hörer wollen und sollen wissen, wie sich das Gesamtbild der Wissenschaft im Kopf des Vortragenden gestaltet, es bleibt dabei Nebensache, ob Andere ebenso oder anders denken."

(Julius von Sachs in der Vorrede zu seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.)

Das Buch will sein, was der Name besagt, eine **Einführung** in die so erstaunlich rasch fortschreitende Vererbungslehre. Bei dem großen Interesse, das weitere Kreise in letzter Zeit auch bei uns in Deutschland dieser Frage zuwenden, scheint mir ein Buch zeitgemäß, das für jeden einigermaßen naturwissenschaftlich vorgebildeten Leser verständlich ist.

Es ist hervorgegangen aus Vorlesungen, die ich seit 1905 fast alljährlich an der Universität Berlin gehalten habe. Schon deswegen ist auch die äußere Form der „Vorlesungen" beibehalten worden. Dabei hat freilich auch der Gedanke mitgesprochen, der am klarsten wohl in den oben als „Motto" abgedruckten Worten von SACHS ausgedrückt ist.

Wer schon auf diesem Gebiete Bescheid weiß, wird sehen, daß ich in allen wesentlichen Fragen auf dem gleichen Standpunkt stehe wie JOHANNSEN. Gerade über Fragen der Vererbung und Artbildung ist sehr viel strittig, manches ist mehr oder weniger noch Ansichtssache. Meine eigene Meinung habe ich zwar dem Motto entsprechend überall unbedenklich „in den Vordergrund gestellt", aber ich habe mich bemüht, unentschiedene Streitfragen auch als solche zu kennzeichnen.

Die Bilder — mit denen die Verlagsbuchhandlung erfreulicherweise nicht gespart hat — sind zum größten Teile Originale. Teils sind es eigene Photographien, teils Zeichnungen und Aquarelle der Herren

EICHHORN-Pankow und besonders H. THALHEIM-Berlin. Die Vorlagen zu den Bildern stammen, wo nichts anderes vermerkt ist, aus eigenen Versuchen. Eine Reihe von andern Objekten aus Versuchen mit Hafer hat mir mein Freund H. NILSSON-EHLE (Svalöf) geschenkt, mit dem ich über manche in Vorlesung VII und XI behandelte Fragen sehr viel diskutiert habe. Nach Pflanzen von NILSSON-EHLE sind die Fig. 21—26 angefertigt. Die Objekte zu den Xenienbildern (Fig. 79—80) verdanke ich Herrn Prof. C. CORRENS (Münster), die Bilder von den Fasanenbastarden (Fig. 63—66) meinem Kollegen Prof. H. POLL (Berlin). Die Figuren auf Tafel IX sind nach Originalaquarellen von J. BUDER (Leipzig) ausgeführt, die er mir in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hat. Sehr zu Dank verpflichtet bin ich ferner auch Herrn Dr. A. L. HAGEDOORN (Verrières), der mir sein anderweitig noch nicht veröffentlichtes Material über Faktorenabstoßung bei Hühnern (Vorl. IX) mitgeteilt hat; nach seinen Skizzen ist die Fig. 31 gezeichnet.

Die Schulbeispiele für die Ableitung der Spaltungsgesetze habe ich absichtlich fast alle aus Versuchen mit einem und demselben Objekt — meiner Hauptversuchspflanze *Antirrhinum majus* — entnommen. Das scheint mir nach meinen Vorlesungserfahrungen das Verständnis zu erleichtern. Der größte Teil dieser eigenen Versuche ist anderweitig noch nicht publiziert.

Die Literaturliste soll — trotz der 426 Nummern — keineswegs eine umfassende Bibliographie der Vererbungslehre sein, sondern ich habe eine beschränkte Zahl von Abhandlungen so ausgesucht, daß damit wohl jeder, der sich für eine Spezialfrage interessiert, zunächst die neuere und dadurch dann auch die hier nicht einzeln zitierte ältere Literatur darüber finden kann.

Berlin-Friedrichshagen, März 1911

ERWIN BAUR

Vorwort zur 2. Auflage

Der rasche Absatz der ersten 2000 Exemplare darf wohl als ein Anzeichen dafür gedeutet werden, daß eine kurz gefaßte Einführung in die experimentelle Vererbungslehre einem Bedürfnis weiterer Kreise entspricht. Trotz einer fast völligen Neubearbeitung des ganzen Buches habe ich mich deshalb bemüht, den Charakter der ersten Auflage zu erhalten. Auch in dieser zweiten etwas erweiterten Auflage soll das Buch kein Handbuch sein, sondern eine „Einführung“, es ist ferner wiederum das Schwergewicht auf die Darstellung der experimentell gefundenen Tatsachen und Gesetze gelegt. Cytologische Fragen sind nur gestreift, soweit es unbedingt nötig schien. Theoretische Betrachtungen habe ich nach Möglichkeit vermieden, das mag in den Augen mancher Kollegen ein Fehler sein, ich hoffe, in den Augen anderer ist es ein Vorzug.

Der schon sachkundige Leser wird finden, daß ich — vielleicht etwas mehr als das sonst üblich ist — unveröffentlichte eigene Beobachtungen mit benützt habe. Ich hoffe aber in absehbarer Zeit für manche Ansichten, die ich hier schon verfochten und nur kurz begründet habe, das Belegmaterial ausführlich veröffentlichen zu können — das gilt vor allem für meine sehr kritische Stellungnahme zu der Presence-Absence-Theorie und zu der Mutationsfrage.

Die Zahl der Abbildungen ist wesentlich vergrößert, zum großen Teil durch Originalbilder aus eigenen Versuchen.

Auch bei der Abfassung der zweiten Auflage bin ich von einer Reihe von Freunden und Kollegen unterstützt worden, durch Hinweise auf Fehler in der ersten Auflage und durch die Überlassung von Bildern und von sonstigem Material. Ich hoffe überall schon brieflich gedankt zu haben, wiederhole aber auch hier meinen Dank und verbinde damit die Bitte um weitere Unterstützung in gleicher Weise.

Berlin-Friedrichshagen, 15. Juli 1914

ERWIN BAUR

Vorwort zur 3. und 4. Auflage

Die zweite Auflage ist seit mehr als einem Jahr vergriffen, Schwierigkeiten der Papierbeschaffung haben das Erscheinen der Neuauflage verzögert. Das hat wenigstens das eine Gute, daß so noch die neueste Literatur auch des feindlichen Auslandes, die im Kriege sehr schwer erhältlich war, mitbenutzt werden konnte.

Geändert sind überall Einzelheiten, z. T. ist auch die Zusammenfassung des Stoffes zu Einzelvorlesungen etwas anders als früher. Besonders schien es mir nötig, die Wirkung des Variierens auf eine gegebene Population und die Frage der Auslesewirkung im Zusammenhang zu besprechen (Vorlesung XV).

Wesentlich geändert ist auch die Art der Literaturhinweise. Bei der ins Uferlose gestiegenen Erzeugung von Einzelarbeiten auf dem ganzen Gebiete, das diese Vorlesungen umfassen, hätte eine Weiterführung der Literaturliste so wie in den früheren Auflagen fast so viel Raum wie das ganz übrige Buch benötigt. Es blieb unter diesen Umständen nur übrig, jeweils nur einige neuere Arbeiten zu nennen, von denen aus der Anfänger dann die weitere Literatur sich zusammensuchen kann.

Auch diesmal wiederhole ich die Bitte, mir Fehler und Mängel mitzuteilen.

Potsdam, September 1919

Erwin Baur

Inhaltsverzeichnis

Seite

Vorlesung I.
Einleitung. — Was ist vererbbares Merkmal? — Die Modifizierbarkeit. — Modifikationskurven 1

Vorlesung II.
Sonderfälle der Modifizierbarkeit, einschenkelige Kurven, mehrgipfelige Kurven. — „Umschlagende" Sippen. — Die kritische Periode 22

Vorlesung III.
Die Erblichkeit der Modifikationen I 34

Vorlesung IV.
Die Erblichkeit der Modifikationen II 49

Vorlesung V.
Die Mendelschen Spaltungsgesetze. — Beispiele von Kreuzung zweier Rassen, die sich in einem Merkmal unterscheiden. — Die Sachlage bei mehreren Unterschieden 62

Vorlesung VI.
Verwickelungen der Spaltungserscheinungen. — Kreuzung von Rassen, die transgredierend modifizierbar sind. Verdeckung eines Merkmales durch ein anderes (Hypostasie, Epistasie). — Abhängigkeit eines scheinbar einheitlichen Rassenunterschiedes von mehreren „Grundunterschieden". — Bastardatavismus 88

Vorlesung VII.
Beispiele von Bastardanalysen: *Antirrhinum majus*. — Kaninchen. — Hühner 103

Vorlesung VIII.
Beziehung zwischen Erbeinheiten und Außeneigenschaften. — Einwirkung zahlreicher Erbeinheiten auf eine Außeneigenschaft. — Anderweitige Störungen der einfachen Mendelschen Zahlenverhältnisse 121

Vorlesung IX.
Faktorenkoppelung. — Cytologisches 151

Vorlesung X.
Vererbung des Geschlechts. — Verschiedene Arten der Geschlechtstrennung. — Die Vererbung der Geschlechtsunterschiede. — Beispiele von Sexualsymbiose. — Theorie der mendelnden Vererbung des Geschlechtsunterschiedes bei den zweigeschlechtlichen Organismen. — „Faktorenkoppelung" in der Geschlechtsvererbung. — Beeinflußbarkeit des Geschlechts durch äußere Einwirkungen 179

Seite

Vorlesung XI.
Die Grenzen der Gültigkeit der Mendelschen Spaltungsgesetze. — Fälle nicht mendelnder Vererbung bei Rassenkreuzungen 212

Vorlesung XII.
Speziesbastarde. — Pseudogamie 222

Vorlesung XIII.
Pfropfbastarde. — Xenien 262

Vorlesung XIV.
Die Mutationen 282

Vorlesung XV.
Die Wirkung der verschiedenen Kategorien der Variation auf die Beschaffenheit einer gegebenen „Population". — Die Wirkung von Auslesevorgängen 309

Vorlesung XVI.
Wirkung der Inzucht. — Sinn der Sexualität 322

Vorlesung XVII.
Die Evolutions- und Artbildungstheorien im Lichte der experimentellen Forschung 332

Vorlesung XVIII.
Die Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Medizin, Anthropologie und Rassenhygiene 348

Vorlesung XIX.
Bedeutung der Vererbungslehre für die Pflanzen- und Tierzüchtung . . . 364

Druckfehlerberichtigung

S. 168 Fig. 60 muß es heißen Chromomerenaustausches statt Chromosomenaustausches.
S. 173 Mitte muß es heißen Taf. VI statt Taf. IV.
S. 200 vierte Zeile von unten muß es heißen Chromomerenaustausch statt Chromosomenaustausch.

Vorlesung I

Einleitung. — Was ist vererbbares Merkmal? — Die Modifizierbarkeit. — Modifikationskurven.

Die Frage nach dem Ursprung der Arten hat jahrzehntelang im Brennpunkt des Interesses bei Zoologen und Botanikern gestanden, aber trotzdem ist lange Zeit ganz merkwürdig wenig darüber experimentiert worden, und die Resultate der wenigen Forscher, die eine Ausnahme machten, wurden nicht beachtet. Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Tier- und Pflanzengeographie haben zunächst fast ausschließlich das Tatsachenmaterial geliefert.

Von den vielen Einzelfragen der Abstammungslehre hat eben besonders die eine nach dem gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnis der heute lebenden und der ausgestorbenen Tier- und Pflanzenarten, nach der Phylogenie der heute lebenden Organismen das meiste Interesse erweckt, und die Frage nach den Ursachen und nach der Art und Weise der Entstehung und Umbildung der Arten, die eigentlich vorher beantwortet sein müßte, ist darüber vernachlässigt worden.

Für unsere Erkenntnis war das nicht gerade förderlich.

Seit dem Jahre 1900 ist hierin eine Änderung zu spüren, erst vereinzelt und dann in immer größerem Umfange sind Fragen der Artbildung und Vererbung zur Aufgabe experimenteller Untersuchungen gemacht worden.

Die Anregung kam von zwei Seiten, einmal durch die wichtigen Versuche und Beobachtungen von HUGO DE VRIES über die Entstehung neuer Arten in der Gattung *Oenothera* und dann aber vor allem durch die Wiederentdeckung der MENDELschen Spaltungsgesetze der Bastarde.

Schon in den sechziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts hatte der Augustinermönch GREGOR MENDEL eigentümliche, zahlenmäßig ausdrückbare Gesetzmäßigkeiten entdeckt, die gelten, wenn man verschiedene Rassen von Pflanzen miteinander kreuzt, er hat auch die völlig richtige Deutung dieser Gesetzmäßigkeiten gefunden und hat darüber eine ausführliche Abhandlung veröffentlicht. Diese Entdeckung ist aber ganz

unbeachtet geblieben, und erst im Jahre 1900 haben drei Botaniker, HUGO DE VRIES, C. CORRENS, E. TSCHERMAK, unabhängig voneinander diese „Spaltungsgesetze der Bastarde“ wieder aufgefunden und veröffentlicht. Gerade die weitere Durcharbeitung der MENDELschen Gesetze hat sich als ungemein fruchtbar erwiesen, und es scheint heute fast so, als solle der Cambridger Zoologe R. C. PUNNETT recht behalten, wenn er sagt: „The position of the biologist of to-day is much the same as that of the chemist a century ago, when DALTON enunciated the law of constant proportions. In either case the keynote has been Discontinuity — discontinuity of the atom, and the discontinuity of the variations in living forms. With a clear perception of this principle, and after a long and laborious period of analysis, the imposing superstructure of modern chemistry has been raised upon the foundation of the atom; not otherwise may it be in biology; thoug here perforce the analytical process must be lengthier, both from the more complex nature of the material, and from the greater time involved in experiments on living forms.“

Wenn wir uns in dieses große, neu erschlossene Gebiet der exakten Naturwissenschaften einarbeiten wollen, müssen wir uns vor allem zunächst klar werden über einige Grundbegriffe.

Mit Vererbung im biologischen Sinne des Wortes bezeichnen wir gemeinhin die Tatsache, daß die Nachkommen eines Elters — oder bei geschlechtlicher Fortpflanzung eines Elternpaares — dem, bezw. den Eltern gleichen.

Nachkommenschaft kann entstehen:

bei einzelligen Organismen

1. durch Zweiteilung eines Individuums oder auch durch Abschnürung kleiner kernhaltiger Teilstücke.

2. durch Vereinigung zweier Individuen zu einem einzigen, das sich dann weiterhin teilt.

bei vielzelligen Organismen

3. durch Lostrennung und selbständige Weiterentwicklung einer einzelnen Zelle oder bei Organismen mit vielkernigen Zellen sogar eines Teiles einer Zelle (Schwärmsporen bei den Algen, Conidien der Pilze u. ä.).

4. durch Lostrennung und selbständige Weiterentwicklung von ganzen Zellgruppen und Organen. — Kartoffelknollen, Sprossung von Polypen, Vermehrung durch Stecklinge usw.

5. durch Lostrennung zweier Zellen (Gameten bezw. Eizelle und Spermatozoid) von einem Individuum und weiterhin Vereinigung je zweier Zellen zu einer Zelle, aus der dann ein neues Individuum hervorgeht.

Die Fälle 1, 3 und 4 bezeichnet man als ungeschlechtliche (vegetative), die Fälle 2 und 5 als geschlechtliche (sexuelle) Fortpflanzung.

Je nach der Art der Fortpflanzung ist auch die Vererbungsweise verschieden.

Worauf beruht nun in letzter Linie jede Vererbung? Wir müssen, um die Frage zu beantworten etwas ausholen. Bei sehr vielen Organismen kann man jede beliebige einzelne Körperzelle oder doch irgend eine beliebige Gruppe von Zellen aus ihrem bisherigen Gewebeverband lostrennen, sie fängt dann selbständig zu wachsen an und läßt so ein neues Individuum aus sich hervorgehen. Bei vielen anderen Organismen sind nur wenige Kategorien von Körperzellen in dieser Weise „allseitig regenerationsfähig“, und bei wieder anderen Organismen, so besonders bei allen höheren Tieren, sind im allgemeinen nur ganz bestimmte Zellen — die Geschlechtszellen — zur Erzeugung neuer Individuen befähigt.

Bei den zuerst genannten Organismen muß also in jeder von diesen allseitig regenerationsfähigen Körperzellen, bei den Organismen der letzten Gruppe wenigstens in jeder Geschlechtszelle alles drin stecken, was für die betreffende Species charakteristisch ist. Im feineren Bau der Eizellen eines Orang Utang und eines Menschen muß also z. B. in irgend einer Weise der ganze Unterschied zwischen einem Orang Utang und einem Menschen begründet sein. Wir dürfen uns das freilich nicht etwa in der naiven Weise der alten Präformationstheorie so vorstellen, als ob in der Eizelle alle am fertigen Organismus auftretenden Unterschiede schon vorhanden wären! Jeder fertige Organismus ist erst das Endergebnis einer langen individuellen Entwicklung, winzige Unterschiede im Anfangsstadium können tiefgehende Unterschiede auf den späteren Stufen der Entwicklung bedingen. Es ist z. B. ohne weiteres vorstellbar, daß ganz winzige Unterschiede im Gefüge zweier äußerlich überhaupt nicht unterscheidbarer Eizellen — z. B. kleine chemische Verschiedenheiten, Fehlen bestimmter Enzyme oder dergl. in der einen davon — bedingen, daß aus der einen ein Europäer, aus der andern ein Hottentotte wird. Es ist auch gar nicht gesagt, daß zwischen der Größe und der Zahl der Unterschiede zweier Keimzellen und der Größe und der Zahl der Unterschiede der fertigen Organismen eine bestimmte Beziehung besteht.

Wir wollen nun weiterhin, ohne damit zunächst irgendwelche cytologische Vorstellung zu verbinden, den Teil einer Zelle, in dem in uns vorläufig noch unbekannter Weise ihre Arteigenheit begründet ist, mit einem von NAEGELI eingeführten Ausdruck als **Idioplasma** bezeichnen: Es beruhen somit alle erblichen Unterschiede zwischen zwei fertigen Organismen entwicklungsmechanisch in letzter

Linie auf irgendwelchen Unterschieden im Bau oder Chemismus des Idioplasmas. Diese Idioplasmaunterschiede sind also das Primäre, die äußerlich, an den ausgewachsenen Organismen erkennbaren Rassen-, Art- usw. -Unterschiede sind etwas ganz Sekundäres. Irgend **ein** kleiner Unterschied zwischen den Idioplasmen zweier Rassen ist vielleicht die entwicklungsmechanische Ursache einer ganzen Reihe von Unterschieden in den verschiedensten Organen des fertigen Organismus.

Vererbung von einem Elter bezw. einem Elternpaar auf die Nachkommen beruht darauf, daß die Nachkommen ganz oder teilweise das gleiche Idioplasma haben wie die Eltern. Hierin liegt, um so endlich die vorhin gestellte Frage zu beantworten, das Wesen der Vererbung.

Zu dem gleichen Schlusse kommen wir auch von einer ganz anderen Seite her. Wir wollen einmal diese Frage an der Hand eines Versuches besprechen:

Wenn wir sehen, daß Samen von gelben Tulpen wieder gelbe Tulpen, Samen von weißen Tulpen wieder weiße Tulpen geben, so sagen wir, die betreffende Blütenfarbe sei vererbt worden, sei eine samenbeständige vererbbare Eigenschaft. Und durch diese Eigenschaft „weiße Blütenfarbe“ bezw. „gelbe Blütenfarbe“ seien die beiden Tulpenarten verschieden. Ganz in der gleichen Weise reden wir von den verschiedensten mit den Sinnen wahrnehmbaren äußeren Eigenschaften der Pflanzen und Tiere als von ihren vererbbaren, für das Wesen der betreffenden Arten charakteristischen Eigenschaften.

In der wissenschaftlichen Vererbungslehre können wir aber mit dieser Fassung nicht auskommen, wir werden uns hier viel präziser ausdrücken müssen. Es sind besonders die Arbeiten von JOHANNSEN und KLEBS, die auf diesem Gebiete viel klargelegt haben. Betrachten wir gleich ein konkretes Beispiel:

Sie kennen alle den gewöhnlichen Löwenzahn, *Taraxacum dens leonis*. Wenn Sie eine solche hier im Tiefland wild gewachsene Löwenzahnpflanze in zwei Stücke schneiden und die eine Hälfte weiterhin in Berlin, die andere irgendwo hoch in den Alpen auspflanzen, so werden nach ein paar Monaten die beiden Hälften sehr verschieden aussehen, so verschieden, daß Sie die beiden Individuen wohl kaum für die gleiche Spezies halten würden, wenn Ihnen nicht ihre Geschichte bekannt wäre. Die Alpenpflanze wird zunächst nur etwa $^1/_{10}$ so groß sein als die aus der Tiefebene, aber auch die Form und der anatomische Bau der Blätter, die Art der Behaarung, die Blütenfarbe usw. werden ganz wesentlich verschieden sein.

Der Pariser Botaniker GASTON BONNIER hat entsprechende Versuche in großer Zahl mit verschiedenen Pflanzen ausgeführt. Seinen Arbeiten ist auch die nachstehende Abbildung entnommen (Fig. 1).

Wenn wir nun eine solche im Gebirge völlig veränderte Pflanze wieder ausgraben und in die Ebene zurückbringen, so nehmen die hier neu zuwachsenden Teile alle ganz die alte uns vertraute Form wieder an.



Fig. 1. Modifikationen von *Taraxacum dens leonis* (nach BONNIER).
Teile der gleichen Pflanze, der eine Teil in der Ebene, der andere im Gebirge gewachsen.

Wenn Sie umgekehrt einmal versuchen, Pflanzen aus den Alpen z. B. einen Edelweißstock *Gnaphalium leontopodium* im Tieflande in fetter Gartenerde zu kultivieren, so werden Sie finden, daß die Pflanzen zwar ganz gut gedeihen, aber ein völlig verändertes Aussehen annehmen. Alle sonst durch den dichten Haarfilz weißen Teile werden grün, die

Behaarung verschwindet größtenteils, die Blätter werden breiter, die Form der Blütenstände verändert sich usw. Sie können die Versuche auch insofern ändern, als Sie nicht eine Pflanze teilen und die Hälften unter verschiedenen Bedingungen kultivieren, sondern daß Sie von einheitlichen Samen, z. B. vom Löwenzahn einen Teil in der Ebene und einen Teil im Gebirge aussäen. Auch dann werden Sie zweierlei äußerlich völlig verschiedene Individuen erhalten, aber wenn Sie weiterhin Samen der Gebirgsindividuen in der Ebene aussäen, so werden die so erwachsenen Pflanzen in nichts von denen verschieden sein, deren Eltern in der Ebene gelebt haben.

Eine sehr auffällige Modifikation läßt sich mit manchen zweijährigen Kräutern, z. B. der gewöhnlichen Nachtkerze *Oenothera biennis* erzielen, wenn man die Pflanzen dauernd in einem feuchten und sehr warmen Gewächshaus hält. Sie blühen dann nicht, sondern wachsen zu einem dick- und hochstämmigen Gebilde aus, Fig. 2, während sonst nur eine ganz kurze gestauchte Achse mit dichter, auf dem Boden liegender Blattrosette gebildet wird.

Je nach der Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Arten dauert es sehr verschieden lange Zeit, bis eine solche Modifikation völlig ausgebildet ist. Den neuen Außeneinflüssen entsprechend modifiziert ist ja immer nur der Neuzuwachs.

So dauert es nach den Bonnierschen Versuchen etwa 10 Jahre, bis Stücke von *Potentilla Tormentilla*, die aus dem Tieflande in 1900 m Höhe verpflanzt worden waren, völlig das Aussehen der in dieser Höhenlage einheimischen Stöcke von *Potentilla Tormentilla* angenommen hatten.

Eine entsprechend lange Zeit vergeht auch, bis solche „alpin“ modifizierten Stöcke (immer ein und dasselbe „Individuum“, d. h. vegetative Abkömmlinge des gleichen Rhizoms), die man in die Ebene bringt, wieder ganz den Charakter der Tieflandpflanzen annehmen. Ganz generell drückt Bonnier das in folgenden Worten aus: „Toutes les modifications obtenues par le changement de climat dans un temps donné se détruissent dans le même temps si on opère le changement de climat inverse“.

Ähnliche Versuche hat Klebs in großem Maßstabe ausgeführt. Er brachte seine Versuchspflanzen ebenfalls unter veränderte Außenbedingungen, kultivierte bei uns einheimische Pflanzen im feuchten Warmhaus, oder in Gewächshäuschen aus blauem oder rotem Glase und zeigte so, wie ungemein groß die Abhängigkeit der äußeren Eigenschaften von allerhand Außeneinflüssen ist.

Sehr instruktiv ist in dieser Hinsicht ein Versuch, der sich mit einer Ihnen allen bekannten viel kultivierten Zierpflanze, der chinesischen Primel *Primula sinensis*, ausführen läßt.

Es gibt rote, blaßrote und weiße Rassen, die völlig „konstant“ sind. Die Blütenfarbe hängt aber auch hier in hohem Grade von leicht zu verändernden Außenfaktoren, z. B. von der Temperatur ab. Wenn wir von einer „normaler“ Weise rotblühenden reinen konstanten Rasse *(Primula sinensis rubra)* eine Anzahl Keimpflanzen groß ziehen und dann von den etwas herangewachsenen Pflanzen, einige Wochen bevor

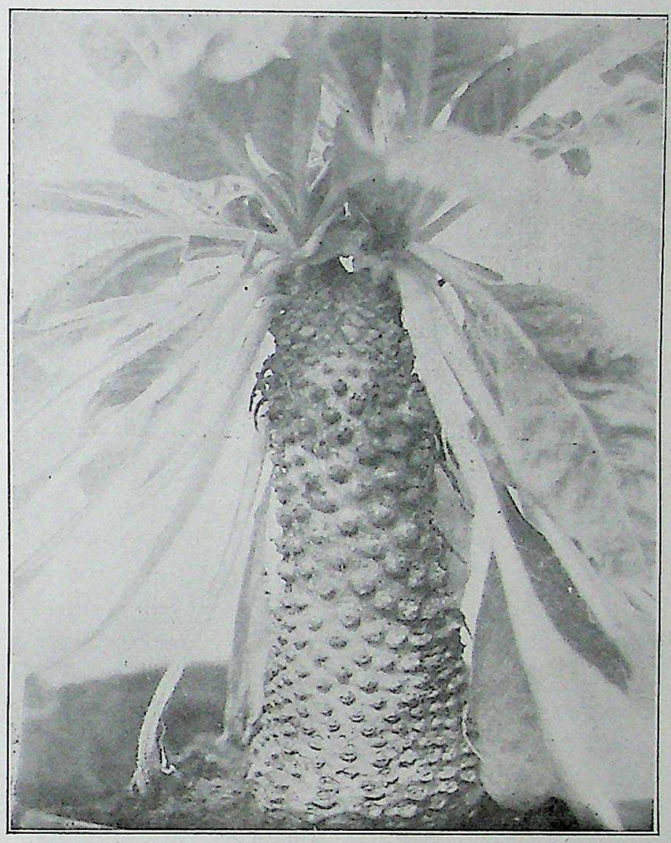


Fig. 2. Im Warmhaus erzogene „hochstämmige“ Pflanze von *Oenothera biennis* (nach Gates).

sie blühen, einen Teil in ein feuchtes, warmes Gewächshaus bringen und sie weiterhin bei einer Temperatur von 30°—35° und etwas schattig, was sie sehr gut ertragen, aufwachsen lassen, einen anderen Teil dagegen bei einer Temperatur von 15°—20°, dann werden wir finden, daß die Warmhauspflanzen nun rein weiß blühen, wie es sonst Primeln einer weißen Rasse tun, während die bei 15°—20° gezogenen Individuen normal rote Blüten haben. Bringen wir jetzt einen solchen weißblütig

gewordenen Primelstock[1]) wieder in ein kühles Gewächshaus, so bleiben zwar die vorhandenen weißen Blüten weiß, auch die in den nächsten Tagen sich öffnenden Blüten sind noch weiß, aber die sich späterhin entwickelnden Blüten sind dann wieder ganz normal rot. Wir sehen also, daß die Blütenfarbe in sehr hohem Grade von Außenfaktoren beeinflußt wird, und das gleiche gilt für jede beliebige andere äußere Eigenschaft.

Wir dürfen deshalb nicht sagen, daß die „rote Blütenfarbe" dieser roten Primula vererbt werde, denn die unter gewissen Kulturbedingungen gezogenen Kinder blühen ja weiß; was diese Primel vererbt, ist vielmehr eine ganz bestimmte typische **Art und Weise der Reaktion auf Temperatureinflüsse,** d. h. vererbt wird die Fähigkeit, bei 20° rote, bei 30° weiße Blüten zu bilden.

Es gibt nun auch eine weiße Rasse von *Primula sinensis („P. s. alba")*, die immer, auch bei 20° kultiviert, weiß blüht. Wir dürfen nun, streng genommen, nicht sagen, wie wir es freilich immer tun, der Unterschied zwischen den beiden Rassen sei der, daß die eine rote, die andere weiße Blüten habe, sondern, wenn wir korrekt sein wollen, müssen wir sagen: *Primula sinensis rubra* reagiert auf Kultur bei 20° mit der Bildung von roten, auf Kultur bei 30° mit der Bildung von weißen Blüten, *Primula sinensis alba* reagiert dagegen auf Kultur bei 20° sowohl wie auch bei 30° mit weißen Blüten. Der konstante Unterschied zwischen diesen beiden Rassen ist **nicht ihre Farbe,** sondern ihre spezifische charakteristische **Art,** auf die Temperatur und auf andere Außeneinflüsse mit der Blütenfarbe **zu reagieren.** Das müssen wir immer im Auge halten, und genau die entsprechende Überlegung gilt auch für jeden beliebigen anderen Rassenunterschied bei Tieren sowohl wie bei Pflanzen.

Vererbt wird immer nur eine bestimmte **spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingung,** und was wir als äußere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Außenbedingungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat.

Die „spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingungen" hat nun aber ihre Grundlage in dem spezifischen Bau des Idioplasmas. Wir kommen also auch auf diesem Wege zu dem Schluß, daß Vererbung darauf beruht, daß die Nachkommen das gleiche Idioplasma wie die Eltern haben.

---

[1]) Pflanzen, welche aus Samen von solchen weißen Warmhausblüten gezogen werden, sind nicht verschieden von solchen aus roten Blüten. Vergl. hierüber Vorles. III.

Wir hatten eben gehört, daß eine Pflanze von *Primula sinensis rubra*, die bei 30° herangezogen worden ist, weiß blüht und äußerlich gar nicht von einer *Primula sinensis alba* unterschieden werden kann. Trotzdem ist aber dadurch die *Primula sinensis rubra* keineswegs zu *Primula sinensis alba* geworden.

Paraffinum durum und Paraffinum liquidum unterscheiden sich gemeinhin dadurch, daß das eine flüssig, das andere fest ist. Wenn wir aber Paraffinum durum erhitzen, so wird es flüssig und ist dann äußerlich nicht von ebenfalls erhitztem Paraffinum liquidum zu unterscheiden. Es entspräche einer ganz naiven Auffassungsweise, zu sagen, die beiden Paraffine seien dadurch unterschieden, daß das eine fest, das andere flüssig sei. Was die beiden Paraffine unterscheidet, ist vielmehr die Lage ihres Schmelzpunktes, d. h. „die charakteristische Art und Weise, wie sie auf die Außentemperatur mit der Änderung ihres Aggregatzustandes reagieren". Genau ebenso naiv ist es, zu sagen, *Primula sinensis rubra* und *Primula sinensis alba* unterscheiden sich durch die Blütenfarbe, die Blütenfarbe als solche sei das vererbbare unterscheidende Merkmal.

Diese äußerlichen Veränderungen, die hervorgerufen werden durch allerhand Ernährungs- und Standortseinflüsse, wollen wir mit einem von NAEGELI eingeführten Fachausdruck als **„Modifikationen"** bezeichnen. Eine andere in neuerer Zeit vielfach verwendete Bezeichnung ist: Paravariationen.

Alle diese Modifikationen sind rein temporär. Ebenso wie ein geschmolzenes Paraffinum durum, wenn man es auf niedrige Temperatur bringt, wieder zu festem „normalem" Paraffinum durum wird, ebenso wird auch ein Primelstock, der im Warmhaus monatelang weiß geblüht hat, wieder rot blühen, wenn er in einen kühleren Kulturraum verbracht wird. So wenig durch Erwärmen des Paraffinum durum auf den Schmelzpunkt dieser Schmelzpunkt selbst verändert, etwa erniedrigt wird, ebenso wenig wird die charakteristische Art der *Primula sinensis rubra*, auf die Temperatur zu reagieren, durch die Kultur bei hohen Temperaturen verändert, mit anderen Worten, **die Modifikationen sind nicht erblich.** Das „Idioplasma" wird durch die Modifizierung im allgemeinen nicht verändert.

Im Gegensatz zu diesem Modifiziertwerden, zu den Modifikationen, steht nun eine andere, seltener zu beobachtende Erscheinung. Es kann aus einer *Primula sinensis rubra* plötzlich auf vegetativem Wege, durch Sprossung oder als Sämling, ein Individuum entstehen, daß eine andere Art der Reaktion auf Temperatureinflüsse zeigt, das sich etwa genau so verhält, wie die *Primula sinensis alba*. Eine solche Veränderung in der Art des Reagierens ist natürlich etwas von dem einfachen

Modifiziertwerden ganz prinzipiell Verschiedenes. Gerade so wie zwischen einer durch chemische Änderung bewirkten, wenn auch nur geringen Änderung des Schmelzpunktes unseres Paraffinum durum und einem einfachen Schmelzen ein prinzipieller Unterschied besteht.

Eine solche tiefgreifende Änderung, also eine Verschiebung der bisherigen konstanten typischen Art, auf Außeneinflüsse zu reagieren, ist das, was den in den letzten Jahren so viel genannten **„Mutationen“** zugrunde liegt. Die durch diese Mutation bewirkten äußerlich sichtbaren Unterschiede zwischen den „Mutanten“ und der „Stammart“ können dabei sehr verschieden groß sein. Die Größe des äußerlich erkennbaren Unterschiedes hat für die Entscheidung, ob in einem gegebenen Falle das Resultat einer „Mutation“ oder einer „Modifikation“ vorliegt, keine Bedeutung. Beruht die neu aufgetretene abweichende Eigenschaft auf einer, wenn auch noch so kleinen Änderung der Reaktionsweise, d. h. vulgo ist sie erblich, so haben wir eine „Mutation“ vor uns, ist die Änderung nicht erblich, so liegt eine „Modifikation“ vor. Eine „Mutation“ beruht nach dieser Definition auf einer „Änderung des Idioplasmas“. Näheres über die Mutationen und ihre Ursachen werden wir in einer späteren Vorlesung hören. Hier sei nur auf diesen prinzipiellen Unterschied zwischen Mutationen und Modifikationen hingewiesen.

Nicht ganz so augenfällig wie bei den Pflanzen ist bei den Tieren die Abhängigkeit der Eigenschaften eines Individuums von den Außeneinflüssen. Das hat verschiedene Ursachen. Zunächst sind wenigstens die höher organisierten Tiere sehr empfindlich gegen allzu starke Änderungen der Außenbedingung. Es ist nicht möglich, sie unter so stark verschiedenen Verhältnissen zu halten, wie dies bei vielen Pflanzen leicht angeht. Dann aber ist wieder vor allem bei den höheren Tieren in sehr weitem Umfang für eine Konstanz gerade der formativ besonders einflußreichen Außenbedingungen gesorgt. Man denke z. B. an die Tiere mit einer konstanten Körpertemperatur, an die freilich wenig untersuchten aber ebenfalls automatischen Regulationen des Salzgehaltes und des osmotischen Druckes der die Gewebe umspülenlen Körperflüssigkeit, an die Regulierung des Gehaltes der Körperflüssigkeit an Sauerstoff und an Kohlensäure usw. Ganz besonders gilt dies für die jugendlichen, noch in der frühesten Entwicklung begriffenen Tiere, die noch im Mutterleib eingeschlossenen Embryonen der Säugetiere, oder die in der Eischale geschützten Embryonen der Vögel usw. Und nur wachsende, embryonale Teile sind modifizierbar. Das gilt ganz ebenso ja auch für die Pflanzen. Wenn, um in einem der früheren Beispiele zu bleiben, eine Löwenzahnpflanze aus der Ebene in die Alpen

verpflanzt wird, so wird ja auch nur der Neuzuwachs modifiziert, die noch in der Ebene gewachsenen Blätter und Blüten ändern sich nicht mehr. Hätte der Löwenzahn ein abgeschlossenes, begrenztes Wachstum wie die meisten höheren Tiere, dann könnte man mit ihm derartige Modifikationsversuche nicht so leicht ausführen. Immerhin aber läßt sich auch mit Tieren experimentieren, und die im letzten Jahrzehnt einsetzende experimentelle Richtung in der Zoologie hat schon viele schöne Resultate erzielt, die erkennen lassen, daß im Prinzip das für die Modifizierbarkeit der Pflanzen Gefundene auch für die Tiere gilt.

Es ist wohl den meisten von Ihnen bekannt, daß die Farbe der Schmetterlingsflügel in mehr oder weniger hohem Grade von der Temperatur beeinflußt wird, welche auf die Puppen in bestimmten Entwicklungsstadien einwirkt. Z. B. Puppen des Distelfalters, *Vanessa cardui*, die längere Zeit niederen Temperaturen ausgesetzt waren, etwa einen Monat in einem Eisschrank bei ungefähr 0° gehalten wurden, geben wesentlich anders gefärbte Schmetterlinge als Puppen, welche bei Zimmertemperatur, oder welche längere Zeit warm, z. B. einige Tage bei 36—37°, gehalten worden waren. Über die experimentelle Erzeugung derartiger Kälte- und Wärme-„Aberrationen“, wie die Schmetterlingssammler sagen, haben Dorfmeister, Weismann, Standfuss, Fischer, Federley und andere viel gearbeitet. Analoge sehr sorgfältige Versuche mit Käfern hat Tower ausgeführt.

Augenfällig ist auch der Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Farbe der Schmetterlinge. Dadurch, daß man z. B. die Raupen des Dickkopfspinners *Lymantria dispar* andersartige Futterpflanzen als die gewohnten fressen läßt, etwa Walnußblätter statt der gewohnten Eichenblätter, kann man sehr deutliche Färbungsmodifikationen erzielen. Lehrreich sind auch Versuche, die Babak mit Froschlarven angestellt hat. Man kann von einer Anzahl Froschlarven gleicher Abstammung den einen Teil mit Fleischnahrung, den anderen mit Pflanzennahrung aufziehen. Beide Kategorien von Versuchstieren gedeihen gut, aber werden sehr verschieden modifiziert. Während bei den mit Fleisch groß gezogenen Kaulquappen die Darmlänge 4,4 mal so groß ist als die Körperlänge, ist bei den Pflanzenfressern der Darm 7 mal so lang wie der Körper.

In ähnlicher Weise wird wahrscheinlich auch bei den Säugern durch die Art des im jugendlichen Alter gegebenen Futters die relative Darmlänge sehr stark beeinflußt, dafür sprechen Beobachtungen an Katzen. Ferner ist sehr wahrscheinlich, daß die Schädelform, speziell die Schnauzenlänge der Raubtiere stark durch die Art des Futters der jungen Tiere modifiziert wird. Exakt ist aber über alle diese Dinge nur wenig experimentiert worden.

Einen recht schönen Versuch, der zeigt, wie ungemein weit die „Außenmerkmale“ abhängig sind von den Ernährungseinflüssen, verdanken wir S. v. NATHUSIUS. Die in Fig. 3 nach Originalen des leider zu früh verstorbenen Forschers abgebildeten beiden Schweine bedürfen wohl keines weiteren Kommentares.

Sorgfältige Versuche über Modifikationen der Körperbeschaffenheit bei Säugern verdanken wir SUMNER. Er konnte zeigen, daß z. B. die Schwanzlänge der Mäuse sehr wesentlich von der Temperatur beeinflußt wird, unter der die betreffenden Individuen aufwachsen. Auch die Menge der Haare hängt von der Temperatur ab. Im kalten Versuchsraume erwachsene Mäuse waren dichter behaart als in der Wärme aufgewachsene. Ähnliche Versuche hat PRZIBRAM mit Ratten angestellt.

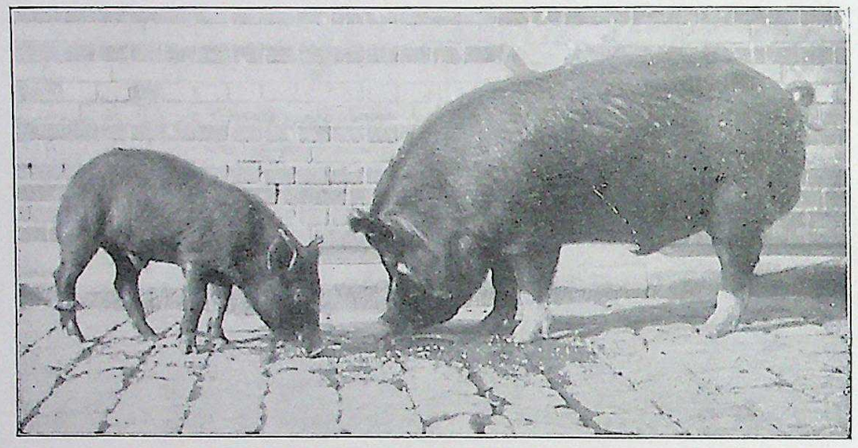


Fig. 3. Zwei Wurfgeschwister einer sonst sehr einheitlichen Schweinerasse. Das Tier links nur gerade eben notdürftig, das Tier rechts reichlich ernährt (nach S. v. NATHUSIUS).

Auch die praktischen Tierzüchter haben manche ähnliche Beobachtungen gemacht, so ist es eine alte Erfahrung der Kaninchenzüchter, daß Tiere, die im Winter geboren und in kalten Ställen großgezogen werden, kürzere Ohren haben als im Sommer großgezogene Tiere der gleichen Rasse. Diese Erkenntnis wird bei der als Sport betriebenen Zucht von extrem langohrigen Tieren, z. B. der „englischen Widderkaninchen“ längst in Praxis umgesetzt.

Sehr augenfällig äußert sich der Einfluß von Ernährungs- und anderen Faktoren, wenn man Säugetiere unter ganz anderen klimatischen Verhältnissen als gewöhnlich großzieht. Die nachstehende Tab. I[1]) gibt

[1]) Nach Originalmitteilungen von Herrn Direktor DR. NEUMANN (Hamburg) zusammengestellt.

einige Maße von Oldenburger Niederungsrindern aus ihrer Heimat verglichen mit den Maßen von Tieren der gleichen Rasse, die aus reinblütigen Eltern in Südwestafrika geboren und aufgewachsen sind.

Tabelle I

Maße	Bullen, 2—2 1/2 jährig, in Oldenburg gezüchtet cm	Bulle, 2 1/2 jährig in Südwestasrika geboren und aufgezogen cm
Widerristhöhe	136,0	114,0
Rumpflänge	181,0	130,0
Brustbreite	54,0	33,5
Brusttiefe	76,0	60,5
Brustumfang	215,0	156,0
Hüftenbreite	53,5	41,5
Kopflänge	55,0	44,0
Zwischenhornlinie	19,0	13,5
Hornlänge	27,5	21,0

In den Fig. 4 und 5 sind Photographien entsprechender Tiere wiedergegeben.

So viel hier zunächst zur ersten Orientierung. Vielleicht wundern Sie sich, daß ich so viel Zeit und Worte auf diese vielleicht manchem selbstverständlich erscheinenden Dinge verwendet habe, aber gerade in diesem Punkte müssen wir uns völlig klar sein. Unklare Vorstellungen haben hier schon sehr viel Unheil angerichtet.

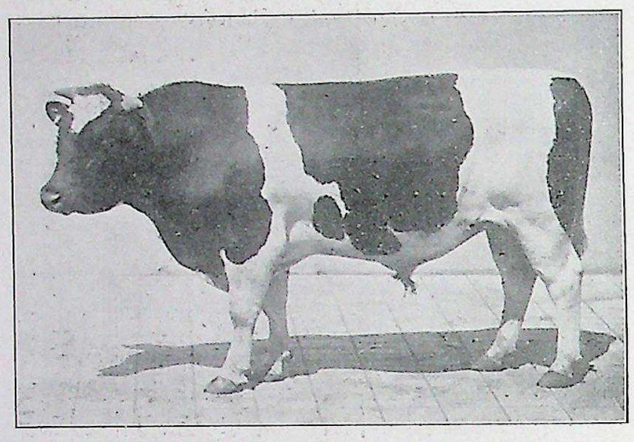
Wir hätten also festgestellt, daß das, was eine Spezies charakterisiert und was vererbt wird, stets nur eine bestimmte spezifische Art und Weise der Reaktion auf Außenfaktoren ist. Das Resultat der Reaktion, d. h. die äußeren Eigenschaften eines jeden einzelnen Individuums hängen infolgedessen von **zwei** Dingen ab, **erstens** von der spezifischen ererbten idioplasmatisch bedingten Reaktionsweise der Spezies, zu der dieses Individuum gehört, und **zweitens** von den Außenbedingungen, unter denen sich das betreffende Individuum entwickelt hat.

Die Primel vererbt nicht eine bestimmte Blütenfarbe, sondern eine bestimmte Weise, auf die jeweiligen Außeneinflüsse mit der einen oder der anderen Färbung zu reagieren. Diese **Reaktionsweise** wird also **vererbt,** und **nicht die Farbe.** Und ebenso sind nicht eine bestimmte Schwanzlänge, bestimmte Dichte der Behaarung, bestimmte Länge der Kiefer usw. die vererbbaren für eine gewisse Mäuserasse

charakteristischen Eigenschaften, sondern vererbt wird auch hier nur eine bestimmte typische Reaktionsfähigkeit auf die Außenbedingung.

Nun sind aber so gut wie nie die Außenbedingungen für die verschiedenen Individuen einer Art oder auch für die verschiedenen Organe eines Individuums genau gleich und daher rührt es, daß in ihren äußeren

a



b

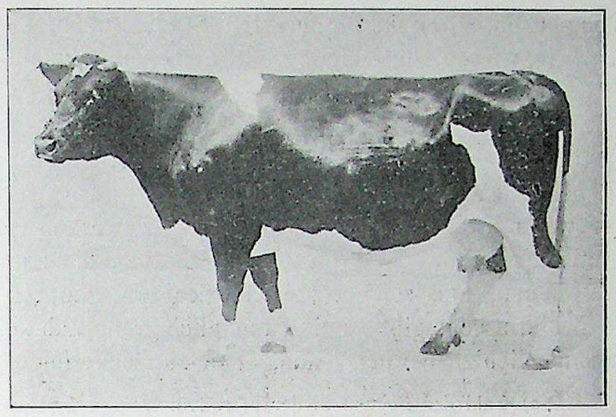


Fig. 4. a $1^1/_2$jähriger Bulle in Oldenburg gezüchtet. b $2^1/_2$jähriger Bulle, genau der gleichen Rasse in Deutsch-Südwestafrika gezüchtet von importierten „reinblütigen" Eltern (nach Originalphotographien von Herrn Direktor Dr. NEUMANN).

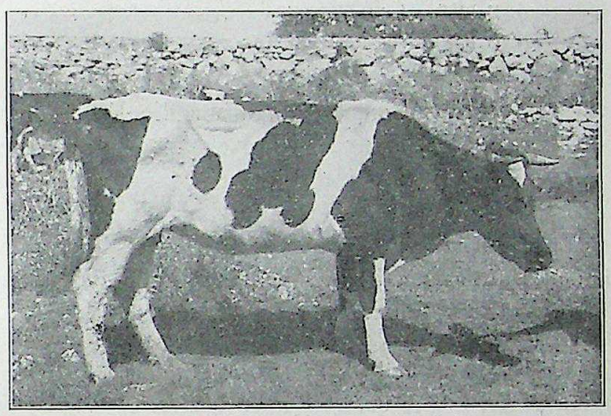
Eigenschaften die verschiedenen Individuen auch einer erblich völlig einheitlichen Spezies und die verschiedenen Organe eines Individuums untereinander verschieden sind.

Für dieses Verschiedensein infolge der Verschiedenheit der Außenbedingung, für diese „Modifikationen" gelten sehr eigentümliche Gesetze und Regeln.

a



b



c

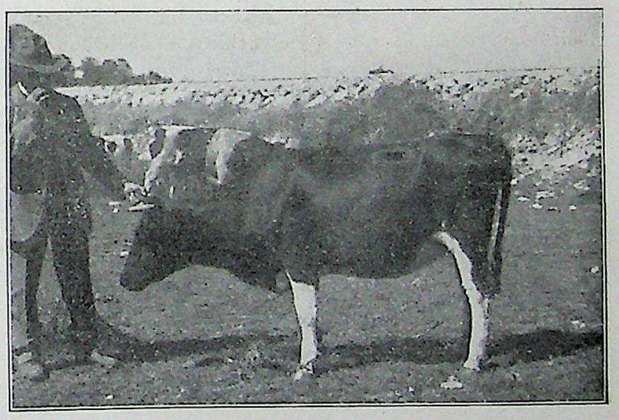


Fig. 5. a Kuh in Oldenburg gezüchtet. b Kuh in Oldenburg aus reinblütigen Eltern geboren, im Alter von einem Jahr nach Deutsch-Südwestafrika eingeführt. c Färse (2 Jahre alt) aus reinblütigen importierten Oldenburger Eltern in Deutsch-Südwestafrika gezüchtet (nach Originalphotographien von Herrn Direktor Dr. NEUMANN).

Ein sehr beliebtes Objekt für derartige Studien haben die Bohnen[1]) abgegeben. Wir wissen, daß eine große Zahl von Außenbedingungen die Größe der Bohnen beeinflußt, vor allem sind das verschiedene Ernährungsfaktoren. Ein solcher Ernährungsfaktor ist z. B. die Anzahl der Bohnen, die sich in einer Hülse entwickeln: Ist in einer Hülse nur eine Eizelle befruchtet, so wird diese Bohne besser ernährt und größer werden, als wenn mehrere Eizellen befruchtet worden wären. Ein anderer Ernährungsfaktor ist die Zahl der Blätter, die zur Ernährung dieser Hülse dienen, und solcher Zufälligkeiten, die alle die Größe einer Bohne beeinflussen, gibt es eine unendlich große Zahl. Wir wollen einmal hiervon beliebige herausgreifen, etwa zunächst folgende fünf:

a) Zahl der Bohnen in der betr. Hülse.
b) Zahl der Hülsen am Tragzweige.
c) Zahl der Blätter am Tragzweige.
d) Größe der Blätter am Tragzweige.
e) Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.

Wir wollen ferner zunächst einmal, um die Rechnung nicht allzu sehr zu komplizieren, die Annahme machen, es gäbe für alle diese 5 Ernährungsfaktoren nur je zwei Alternativen, eine die Bohnengröße fördernde Alternative und eine sie hemmende. Wir wollen einmal immer die fördernde Alternative mit dem großen Buchstaben, die hemmende mit dem kleinen Buchstaben bezeichnen, also folgendermaßen:

Fördernde Alternativen.	Hemmende Alternativen.
A) Geringe Zahl Bohnen in der Hülse.	a) Große Zahl Bohnen in der Hülse.
B) Geringe Zahl Hülsen am Tragzweige.	b) Große Zahl Hülsen am Tragzweige.
C) Große Zahl Blätter am Tragzweige.	c) Kleine Zahl Blätter am Tragzweige.
D) Große Blätter.	d) Kleine Blätter.
E) Günstige Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.	e) Schlechte Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.

Bohnen, die auf einer sich selbst überlassenen Bohnenpflanze erwachsen, werden sich, wenn wir nur diese 5 Faktoren in Rechnung stellen, schon im einzelnen unter sehr verschiedenen Verhältnissen entwickeln. Z. B. eine Bohne entstehe in einer vielsamigen Hülse, die an einem wenige Hülsen tragenden, reichbeblätterten, aber kleinblätterigen, gut belichteten Zweige aufsitzt. Diese Bohne entwickelt sich also unter der „Bedingungskonstellation“ a, B, C, d, E. Andere Bohnen entwickeln sich unter anderen Konstellationen, und da alle die genannten Außenfaktoren voneinander unabhängig sind, gibt es im ganzen 32 derartige verschiedene mögliche Kombinationen, und alle haben die gleiche

[1]) Unter „Bohnen“ sind hier immer die Samen der Bohnenpflanze *(Phaseolus)* verstanden. Die Pflanze selbst wird als „Bohnenpflanze“ bezeichnet werden.

Wahrscheinlichkeit. Wenn wir eine große Zahl, z. B. 1000 Bohnen betrachten, dann können wir also erwarten, daß etwa je $^1/_{32}$ sich unter einer von diesen verschiedenen Konstellationen entwickelt hat. Nehmen wir nun ferner einmal der Einfachheit halber ganz willkürlich an, jeder der günstigen Faktoren, A, B, C, D, E, bedeute eine Verbesserung der Bedingungen um + 1 (mache etwa eine Bohne um 0,1 mm länger), und jeder der ungünstigen Faktoren bedeute eine Verschlechterung um — 1, so ergeben die 32 möglichen Kombinationen folgende „Werte der Bedingungskonstellationen“.

Mögliche Kombinationen	Werte der durch sie realisierten Bedingungskonstellationen	Mögliche Kombinationen	Werte der durch sie realisierten Bedingungskonstellationen
A B C D E	+ 5	a B C D E	+ 3
A B C D e	+ 3	a B C D e	+ 1
A B C d E	+ 3	a B C d E	+ 1
A B C d e	+ 1	a B C d e	— 1
A B c D E	+ 3	a B c D E	+ 1
A B c D e	+ 1	a B c D e	— 1
A B c d E	+ 1	a B c d E	— 1
A B c d e	— 1	a B c d e	— 3
A b C D E	+ 3	a b C D E	+ 1
A b C D e	+ 1	a b C D e	— 1
A b C d E	+ 1	a b C d E	— 1
A b C d e	— 1	a b C d e	— 3
A b c D E	+ 1	a b c D E	— 1
A b c D e	— 1	a b c D e	— 3
A b c d E	— 1	a b c d E	— 3
A b c d e	— 3	a b c d e	— 5

Wir erhalten somit Kombinationen mit den Werten + 5 und — 5 nur je einmal, + 3 und — 3 je fünfmal, + 1 und — 1 je zehnmal, d. h. also Bedingungskonstellationen, die extrem günstig (Wert + 5), oder solche, die extrem ungünstig sind (Wert — 5), kommen nur einmal vor. Konstellationen dagegen, in denen sich die günstigen und ungünstigen Einflüsse nahezu die Wage halten (Werte + 1, — 1), kommen zehnmal vor. Und je extremer ein Konstellationswert wird, desto seltener kommt er vor.

In Form einer Kurve dargestellt ist die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte die nachstehende Fig. 6.

Nun hatten wir ja gehört, daß von einem gewissen Quantum Bohnen jeweils ungefähr gleichviele sich unter je einer von den 32 verschiedenen Bedingungskonstellationen entwickelt haben müssen. Die Folge ist, daß von einem gegebenen Quantum Bohnen 1/32 unter der extremen günstigen Konstellation + 5 und ebenso 1/32 unter der extremen ungünstigen Konstellation — 5 aufgewachsen sein muß, da

diese Konstellationswerte ja nur je 1-mal vorkommen. Dagegen müssen 5/32 sich unter den Konstellationswerten + 3 bezw. — 3 entwickelt haben, da, wie wir gesehen haben, je **5** der möglichen Kombinationen diese Werte aufweisen, und endlich müssen je **10**/32 der Bohnen sich unter den Konstellationswerten + 1 bezw. — 1 entwickelt haben, die je **10**-mal vorkommen.

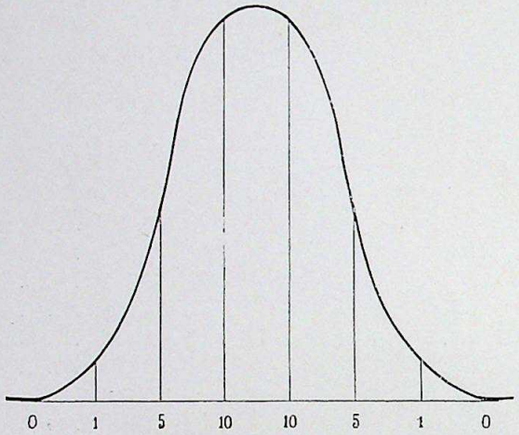


Fig. 6.

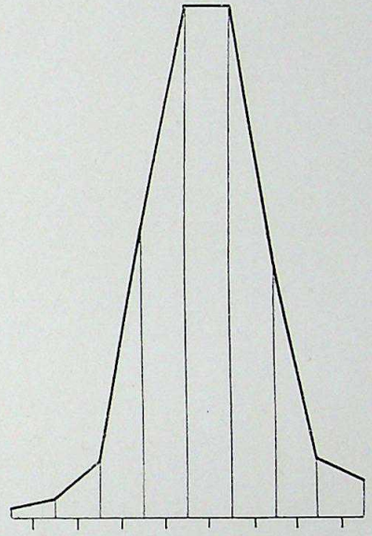
Hätten wir nun statt 5 Außenfaktoren eine größere Zahl gewählt, etwa 6, so hätten wir statt der Zahlenreihe 1, 5, 10, 10, 5, 1 die Reihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1 erhalten, und jede beliebige größere Zahl von Faktoren würde ebenfalls Zahlenreihen geben, die wie:

1
1 2 1
1 3 3 1
1 4 6 4 1
1 5 10 10 5 1
1 6 15 20 15 6 1
1 7 21 35 35 21 7 1 usw.

identisch sind mit den Koeffizientenwerten des Binoms $(a + b)^n$, d. h. also der GAUSSschen Wahrscheinlichkeitskurve entsprechen. Bei den Bohnen geht nun der Änderung der Konstellationswerte die Änderung der Größe ungefähr parallel, d. h. unter besseren Bedingungskonstellationen erwachsene Bohnen sind entsprechend größer, unter schlechteren erwachsene sind entsprechend kleiner.

Da nun, wie wir gesehen haben, extrem günstige Bedingungskonstellationen ebenso selten sind wie extrem ungünstige, und die Konstellationswerte umso häufiger vorkommen, je mehr sich die

günstigen Faktoren und die ungünstigen die Wage halten, ist zu erwarten, daß auch extrem große und extrem kleine Bohnen sehr selten sein werden, und daß die verschiedenen dazwischenliegenden Bohnengrößen **umso häufiger** vorkommen, **je weniger extrem sie sind,** d. h. je mehr sie sich dem Mittel nähern. Und zwar wird dieses Ansteigen der Häufigkeit ungefähr in der gleichen Kurve erfolgen müssen, in der die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte ansteigt, d. h. in der **Zufallskurve.**



Gewichte in cg	25	30	35	40	45	50	55	60
Gefundene Zahl von Bohnen mit diesen Gewichten . . .	1	2	6	31	55	55	28	6	4

Fig. 7. Gewichte von 188 Bohnen (JOHANNSENS Linie K) nach JOHANNSEN. Es hatten: 1 Bohne ein Gewicht zwischen 20 und 25 cg, 2 Bohnen Gewichte zwischen 25 und 30 cg, 6 zwischen 30 und 35 cg usw.

Wir wollen sehen, wie weit die empirisch gefundenen Zahlen mit den so theoretisch geforderten übereinstimmen.

Wenn man Untersuchungen darüber anstellen will, wie allein infolge ungleicher Außeneinflüsse individuelle Verschiedenheiten entstehen, so wird man zweckmäßig mit einem Material arbeiten, das nicht auch Verschiedenheiten aus anderen Ursachen aufweist. Ein solches erblich völlig einheitliches Material kann man auf zwei Wegen erhalten: Bei Organismen, die wie die Bohnen, der Weizen und viele andere Pflanzen, sich fast stets durch Selbstbefruchtung — d. h. „autogam“ — fortpflanzen, erhält man aus Gründen, die erst in einer späteren

Vorlesung näher besprochen werden können, ein erblich einheitliches Material, eine **„reine Linie“,** indem man von **einem** Samenkorn ausgehend sich eine große Zahl Pflanzen züchtet, die alle Nachkommen dieses einen Samenkorns sind. Bei allen Organismen, die sich durch Fremdbefruchtung — „allogam“ — fortpflanzen, erhält man ein einheitliches Material, einen **„Klon“** nach der Terminologie SHULLS, wenn

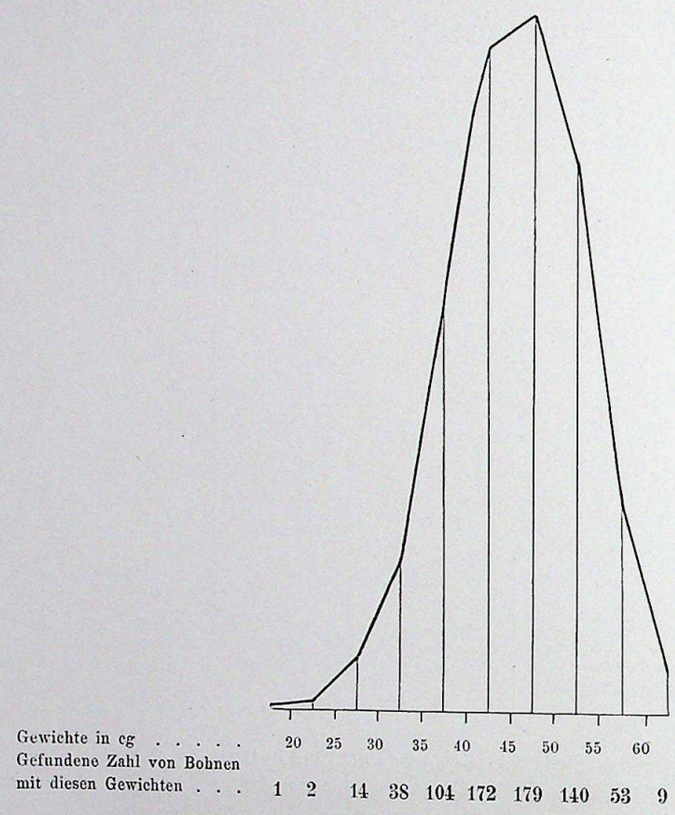


Fig. 8. Gewichte von 712 Bohnen einer einheitlichen reinen Linie (J) nach JOHANNSEN.

man aus einem Individuum durch ausschließlich ungeschlechtliche Vermehrung sich eine große Nachkommenschaft erzieht.

Wenn man von einer so gewonnenen erblich einheitlichen „reinen Linie“ von Bohnen die Gewichte aller einzelnen Bohnen feststellt, so findet man beträchtliche Unterschiede. Teilt man nun alle diese Bohnen in Gewichtsklassen ein, etwa in Bohnen von 21—25, von 26—30, 31—35 cg usw., und stellt man fest, wie die Bohnen sich auf diese Gewichtsklassen verteilen, so findet man Zahlenreihen wie die vorstehend in Fig. 7 und 8 in Kurvenform dargestellten.

Tabelle II

Länge in Mikromillimetern

Breite in Mikromillimetern	120	124	128	132	136	140	144	148	152	156	160	164	168	172	176	180	184	188	192	196	200	204	208	212	216	220	Kurve der Breite
20				1		1																					2
24			3	1	1	1	5	4	1	2																	18
28			1	1	2	3	3	11	5	4	1	2	1														34
32						1	1	6	3	6	4	3	2		1												27
36						1	1	3	3	1	3	4	5		1												22
40					1		2			2	3	4	3	3	3	2	2										27
44						1		1	2	1	4	2	5	6	3	1	1										27
48							1		2		2	5	5	9	4	2	1	1									38
52									1	1	2	2	7	7	4	3	2	1									38
56											1	3	2	1	3	2	1										39
60											1		1	2													32
64																											24
68																											13
72																											5
76																											3
80																											1
	4	3	6	7	21	22	20	18	21	22	25	29	15	14	21	25	19	12	19	10	9	2	3	2	1	1	

Kurve der Länge

Kurve der Einzelindividuen einer Kultur von *Paramaecium aurelia* nach JENNINGS, dargestellt in Form einer „Korrelationstabelle“

Länge und Breite der Einzelindividuen einer Kultur von *Paramaecium aurelia* nach JENNINGS, dargestellt in Form einer „Korrelationstabelle“
(Heredity, Variation und Evolution in Protozoa II, S. 466)



Mendelnde Rassen von *Antirrhinum majus*

In Tabellenform (Tab. II, S. 21) sei dann noch, um auch ein Beispiel aus einer ganz anderen Organismengruppe zu bringen, mitgeteilt, wie Länge und Breite der Individuen einer einheitlichen Kultur eines „Klons“ des Infusors *Paramaecium* sich verhielten.

In dieser Tabelle sind für jedes Individuum Länge **und** Breite berücksichtigt.

Ein Blick auf diese Kurven zeigt, daß sie tatsächlich eine große Ähnlichkeit mit der zu erwartenden Zufallskurve aufweisen.

Vorlesung II

Sonderfälle der Modifizierbarkeit, einschenkelige Kurven, mehrgipfelige Kurven. — „Umschlagende“ Sippen. — Die kritische Periode.

Wir haben am Schluß der letzten Vorlesung gehört, daß eine statistische Untersuchung der Modifikationen beliebiger, in Zahlen ausdrückbarer Eigenschaften verschiedener Organe eines Individuums oder auch verschiedener Individuen einer einheitlichen Sippe auffallend häufig Zahlenreihen ergibt, die mehr oder weniger der Zufallskurve entsprechen.

Wir hatten auch schon gehört, woher die Ähnlichkeit mit der Zufallskurve in diesen Fällen rührt. Sie kommt daher, daß auf alle diese Eigenschaften eine große Anzahl von sich ganz unabhängig untereinander „zufällig“ kombinierenden Außenfaktoren teils fördernd, teils hemmend einwirken. Da diese Faktoren sich rein nach den Zufallsgesetzen kombinieren, so ist leicht zu berechnen, daß Fälle, wo nur fördernde, ebenso wie Fälle, wo nur hemmende Faktoren zusammentreffen, selten sein werden, daß dagegen die Wahrscheinlichkeit einer Kombination umso größer wird, je mehr in ihr hemmende und fördernde Faktoren sich die Wage halten.

Fig. 9 zeigt Ihnen einen von dem englischen Statistiker GALTON konstruierten Apparat, der sehr schön diese Gesetzmäßigkeiten ad oculos demonstriert. Läßt man aus dem Behälter A durch die Öffnung B eine Anzahl von Schrotkörnern über die benagelte Fläche herabrollen, so werden die Schrotkörner sehr häufig auf die Stifte aufstoßen. Jede Schrotkugel hat bei jedem Aufstoß ganz genau die gleiche Wahrscheinlichkeit, nach rechts wie nach links abzuspringen, und dementsprechend werden sich die Sprünge nach rechts und nach links rein nach den Zufallsgesetzen kombinieren. Das Endergebnis ist dementsprechend, daß

in die äußersten Fächer nur wenige, in die mittleren Fächer mehr Schrotkugeln fallen.

Wenn man sich den Apparat mit der nötigen Sorgfalt konstruiert, so bekommt man damit tatsächlich eine Verteilung der Schrotkörner, die sehr weitgehend der Zufallskurve entspricht.

Wenn die mehr oder weniger große Übereinstimmung der statistisch zu ermittelnden Kurve der Modifikationen nur deshalb mit der Zufallskurve eine so weitgehende Ähnlichkeit hat, weil sie gewissermaßen die Gesetze widerspiegelt, welche die Kombinationen der verschiedenen wirksamen Außenbedingungen beherrschen, dann muß es natürlich möglich sein, diese Kurven, „Modifikationskurven“, wie wir sie heißen wollen, nach Willkür zu ändern. Wenn wir z. B. dafür sorgen, daß für eine gegebene Anzahl von Individuen die Außenfaktoren möglichst gleich sind, welche irgend eine Eigenschaft beeinflussen, dann muß diese Eigenschaft bei allen Individuen nahezu gleich ausgebildet sein. Dieser Versuch ist zwar sehr leicht postuliert, aber in der Praxis sehr schwer auszuführen. Wenn Sie allein an die fünf in der letzten Vorlesung willkürlich herausgegriffenen Faktoren für die Bohnengröße denken, an denen wir die Zufallskurve abgeleitet haben, werden Sie zugeben, daß es nicht möglich sein dürfte, zu erreichen, daß alle Bohnen eines Bohnenstockes unter gleichen Bedingungen aufwachsen. Und die gleichen Schwierigkeiten werden Sie finden, wenn Sie versuchen, eine größere Anzahl von Pflanzen unter völlig gleichen Bedingungen vom ersten Keimungstage an zu ziehen. Auch wenn wir die Samen in einem möglichst gleichmäßig gedüngten Beete aussäen, so werden kleine Unterschiede in der Nährsalzzufuhr nicht zu vermeiden sein, ferner werden die verschiedenen Samen zu verschiedener Zeit keimen, der eine bei kaltem

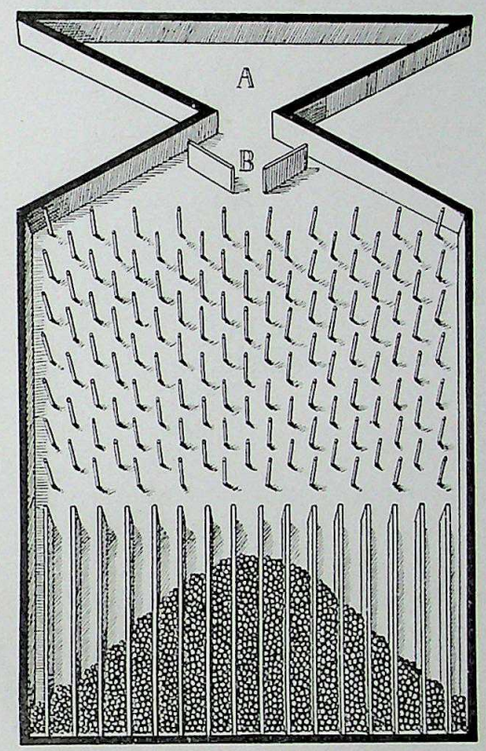


Fig. 9.

Regenwetter, der andere bei warmem, sonnigem Wetter, und alles dies bedingt schon Ungleichheiten.

Immerhin gelingt es aber, durch derartige Versuche das Verschiedensein wenigstens sehr wesentlich einzuschränken, so daß die extremen Modifikationen verschwinden. In einem Versuche, den KLEBS angestellt hat, gelang es, eine Sippe von *Sempervivum* (Hauswurz), die sonst Blüten mit ziemlich verschiedener Staubblattzahl ausbildet, durch möglichst gleichmäßige Kulturbedingungen dahin zu bringen, daß sie fast nur Blüten mit der gleichen Zahl von Staubblättern entwickelte. Während diese Sippe nämlich sonst Blüten mit 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 und 10 Staubblättern aufwies, waren unter den von KLEBS angewendeten Kulturbedingungen über 90%, in einem Falle sogar 98,8% aller Blüten in bezug auf die Staubblattzahl gleich, hatten durchweg 5 Staubblätter, und nur 1,2% der Blüten wies andere Staubblattzahlen, 6 oder 4 auf.

So schwierig es nun ist, durch Aufhebung aller Ungleichheiten in den Außenbedingungen das Verschiedensein der einzelnen gleichnamigen Teile eines Individuums oder der verschiedenen Individuen einer Sippe zu verhindern, so leicht ist es, durch willkürlich gesetzte Kulturbedingungen den Mittelwert zu verschieben, um den sich die verschiedenen Modifikationen eines Individuums oder eines Organes gruppieren. Wenn wir z. B. von der Bohnensippe, deren Modifikationskurve in Fig. 9 dargestellt ist, eine Gruppe (A) von Pflanzen in guter Gartenerde unter möglichst günstigen Kulturbedingungen ziehen, und eine zweite Gruppe (B) ohne besonders sorgfältige Pflege, dann werden wir finden, daß die Individuen der Gruppe A im Durchschnitt größere Bohnen haben werden, daß also der Gipfel der Kurve nicht mehr etwa bei 45—50 cg, sondern jetzt vielleicht bei 55—60 cg liegen wird. Es werden ferner die größten Bohnen der Gruppe A wesentlich größer sein als die größten Bohnen der Gruppe B. Ganz besonders instruktive Versuche dieser Art hat JENNINGS mit Rassen von *Paramaecium* angestellt. — Das Resultat aller derartigen Versuche können wir wohl am besten in der Weise formulieren, daß wir sagen, die statistisch zu ermittelnde Kurve der verschiedenen Modifikationen, welche die verschiedenen Organe eines Individuums oder die verschiedenen Individuen einer einheitlichen Sippe zeigen, ist durchaus nicht etwas Starres, Unveränderliches, sondern sie hängt in ihrer Form und ihren relativen Werten ab von den Außenbedingungen, die auf die verschiedenen Organe oder die verschiedenen Individuen eingewirkt haben.

Wenn wir zunächst rein empirisch statistische Modifikationskurven aufnehmen, von der Art, wie sie in den Fig. 7 und 8 abgebildet sind, so finden wir auch sehr häufig Kurven mit sehr geringer oder gar keiner

Ähnlichkeit mit der Zufallskurve. Ein Beispiel von einer solchen Kurve gibt Ihnen Fig. 11, in der die verschiedenen Modifikationen der Blumenblattzahl von *Caltha palustris*, der Sumpfdotterblume, dargestellt sind.

Daß durchaus nicht alle Modifikationskurven mit der Zufallskurve übereinstimmen, darf uns nicht weiter wundern, denn wir dürfen ja eine solche Übereinstimmung nur erwarten, wenn zwischen den „Änderungen der Konstellationswerte der Außenbedingungen“ und der „Änderung der betreffenden untersuchten Eigenschaft“ ein sehr weitgehender Parallelismus besteht. Also nur, wenn in unserem schematischen Beispiele die unter besonders guten Bedingungskonstellationen erwachsenen Bohnen auch ganz entsprechend größer, die unter schlechteren Konstellationen ganz entsprechend kleiner sind, wird die statistische Kurve der Bohnengröße mit der Zufallskurve übereinstimmen.

Dieser Parallelismus besteht nun aber durchaus nicht immer. Wir hatten gesehen, daß die Größe der Bohnen sehr wesentlich beeinflußt wird durch Ernährungsverhältnisse. Mit besserer Ernährung werden die Bohnen größer. Aber dieses Größerwerden hat seine, je nach der Bohnenart verschieden liegende Grenze. Wenn die maximale Bohnengröße einmal erreicht ist, dann hilft eine weitere Verbesserung der Bedingungskonstellationen nicht. Die Größe nimmt nicht dauernd zu. Bei unseren Bohnen liegt diese obere Grenze ungefähr bei 1,5 g, also bis etwa zu diesem Gewicht geht hier die Änderung der Größe parallel der Verbesserung der Werte der Bedingungskonstellationen, aber von hier ab hört das auf. Nun kommen aber schon so extrem günstige Bedingungskonstellationen, die ein Ansteigen der Bohnengröße bis zu 1,5 g ermöglichen, in der Natur unter den sogenannten „normalen“ Existenzbedingungen äußerst selten, ja so gut wie nie vor, es wird also die Grenze der Modifizierbarkeit in praxi fast nie erreicht, sondern die Bedingungskonstellationen schwanken nur unterhalb dieser Grenze, wo also der Parallelismus noch besteht. Nur deshalb gibt die statistische Kurve der Bohnengewichte ein ziemlich getreues Bild der Zufallskurve.

Es ist aber sehr oft der Fall, daß derartige Grenzen der Modifizierbarkeit noch ganz innerhalb der in der Natur oft vorkommenden Bedingungskonstellationen liegen.

Wir wollen, um uns das klar zu machen, wieder auf unser altes Schema zurückgreifen. Wir hatten gefunden, daß schon, wenn wir von den vielen auf die Bohnengröße einwirkenden Faktoren eine kleine Zahl herausgreifen, sich feststellen läßt, daß nur wenige Bohnen unter extrem günstigen (+ 5) bezw. extrem ungünstigen (— 5) Konstellationen sich entwickeln, ein schon etwas größerer Teil unter etwas mehr dem Mittel genäherten Konstellationen und die Hauptmasse schließlich unter Kon-

stellationen, bei denen sich die ungünstigen und die günstigen Faktoren ungefähr die Wage halten. Bleiben wir nun bei diesem Beispiele und nehmen wir einmal an, schon bei der Konstellation vom Werte + 1 sei die obere Grenze der Modifizierbarkeit der Bohnengröße erreicht und die unter den Konstellationen + 3 und + 5 erwachsenen Bohnen seien deswegen nicht mehr größer, dann würde eine Statistik der Bohnengewichte folgendes zeigen: 16 (10 + 5 + 1) Teile der Bohnen wären von einer bestimmten Größe, 10 Teile wären um — 1 kleiner, 5 Teile

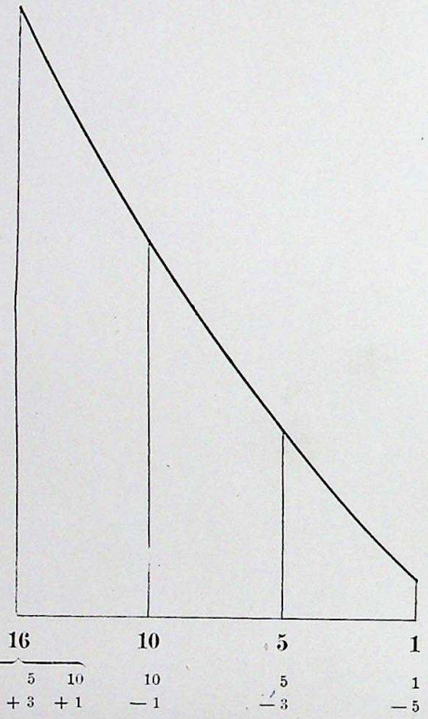


Fig. 10.

um — 3 kleiner und 1 Teil um — 5, oder in Kurvenform hätten wir vorstehendes Bild (Fig. 10).

Derartige einschenkelige Kurven oder „halbe Kurven", wie man sie auch genannt hat, finden sich in der Natur ziemlich häufig. Fig. 11 gibt z. B. die Statistik der Zahl der Blumenblätter der Sumpfdotterblume *(Caltha palustris)*. Hier liegt demnach offenbar die untere Grenze der Modifizierbarkeit der Zahl der Blumenblätter schon ziemlich nahe bei mittleren Werten der Bedingungskonstellationen, ähnlich wie in unserem schematischen Beispiele.

Wie wir eingangs dieser Vorlesung gehört haben, liegt es stets mehr oder weniger in unserer Macht, durch Kultur unter willkürlich

gesetzten Bedingungen das Mittel der Konstellationswerte und damit auch das Mittel der Modifikationen zu verschieben. Das hat nun sehr eigenartige Konsequenzen. Es kann nämlich bei einer bestimmten Kulturmethode das Mittel der Bedingungskonstellationen gerade bei einem Werte liegen, der auch die Grenze der Modifizierbarkeit des untersuchten Merkmals bildet, und bei einer anderen Kultur kann das Mittel der Werte der Bedingungskonstellationen so verschoben sein, daß der Konstellationswert, bei welchem die Grenze der Modifizierbarkeit liegt, jetzt eine ganz extreme Lage hat. Und dementsprechend ist es möglich, für ein und dieselbe Sippe einmal Kulturbedingungen zu wählen, bei

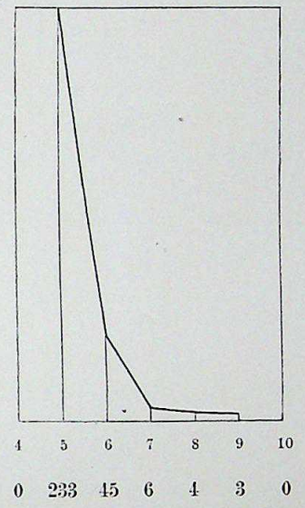


Fig. 11. Kurve der Zahl der Perigonblätter von 281 Blüten von *Caltha palustris* (Sumpfdotterblume).

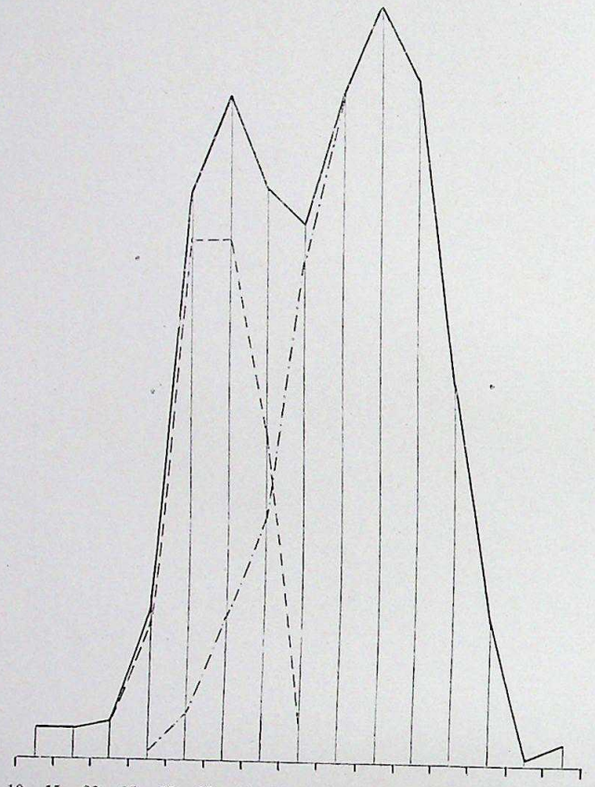
denen ihre Modifikationskurve eine typische „halbe Kurve" darstellt, wie andererseits Kulturbedingungen, bei denen die Modifikationskurve ziemlich genau mit der Zufallskurve übereinstimmt.

Auch sonst zeigen sich noch allerhand Abweichungen der Modifikationskurve von der Zufallskurve. Im einzelnen Falle klarzulegen, woher gerade diese oder jene bestimmte Form der Kurve rührt, dürfte wohl nur selten gelingen. Wo kein Parallelismus zwischen Modifizierung und Veränderung der Werte der Bedingungskonstellationen besteht, können natürlich die verschiedenen Kurven zustande kommen.

Näher beschäftigen wollen wir uns hier nur noch mit einem sehr häufig vorkommenden Typus abnormaler Modifikationskurven, es sind dies die zwei- und mehrgipfeligen Kurven. Wenn Sie bei der

statistischen Kurve der Modifikationen verschiedener Individuen einer Pflanzen- oder Tierspezies zweigipfelige Kurven finden, dann müssen Sie zunächst immer mit größter Skepsis prüfen, ob die untersuchte Sippe wirklich auch im strengsten Sinne rein, d. h. erblich einheitlich ist.

Wenn wir in einem Beete zwei **verschiedene** reine Linien von Bohnen durcheinander wachsen haben, von denen die eine die in Fig. 12



Gewichte in cg . .	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85
Linie B (—·—) .	—	—	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	
Linie 0 (— —) .	4	4	5	19	69	69	44	5	—	—	—	—	—	—	—	
Summe von B + 0	4	4	5	20	75	88	76	71	88	100	90	50	19	1	3	

Fig. 12.

mit — —, die andere die mit —·— bezeichnete Modifikationskurve aufweist, dann wird eine statistische Aufnahme der Bohnengewichte des ganzen Beetes die zweigipfelige, in Fig. 12 mit —— eingezeichnete Kurve geben.

Auch das Vorhandensein von zwei oder mehreren Altersklassen in einem statistisch untersuchten Bestande, z. B. in einem Heringsschwarm, kann eine zwei- oder mehrgipfelige Kurve verursachen.

Eine andere Ursache zu mehrgipfeligen Modifikationskurven und auch zu sonstigen unregelmäßigen Kurven innerhalb einer reinen Sippe liegt auch natürlich darin, daß die verschiedenen Werte der Bedingungskonstellationen für die verschiedenen Individuen selber durchaus nicht immer der Zufallskurve entsprechen. Wie solche atypische Kurven der Konstellationskurve zustande kommen können, ist leicht abzuleiten. Es braucht z. B., um hier nur eine Möglichkeit herauszugreifen, unter den verschiedenen Faktoren, die ein Merkmal beeinflussen, nur einer zu sein, der einen viel stärkeren Einfluß ausübt als die übrigen, dann wird schon die Kurve der Konstellationswerte (S. 18) mehrgipfelig werden. Im einzelnen will ich das hier nicht ableiten. Man braucht z. B. nur in unserem Bohnenschema S. 17 die Annahme zu machen, der Faktor B sei von so überragender Wichtigkeit, daß er eine Verschiebung der Konstellationswerte nicht bloß um + 1 bezw. — 1, wie die anderen, sondern um + **5** bezw. — **5** bewirkt, dann bekommen wir schon eine zweigipfelige Kurve für die Häufigkeit der verschiedenen Werte der Bedingungskonstellationen.

Die zweigipfeligen Modifikationskurven leiten über zu einer eigentümlichen Art der Modifizierbarkeit, die auf den ersten Blick wenig Ähnlichkeit mit der sonstigen Modifizierbarkeit hat, wie wir sie bisher kennen gelernt haben. Es handelt sich um die sogenannten umschlagenden Sippen. Wir wollen auch hier einmal und zwar jetzt zum letzten Male von unserem Bohnenschema ausgehen. Wir wollen annehmen, wir hätten eine Bohnenrasse vor uns, die folgende eigenartige Beschränkungen der Modifizierbarkeit zeigte: Es sollen Änderungen in den Werten der Bedingungs-Konstellationen von — 5 über — 3, — 1 bis + 1 ganz ohne Einfluß auf die Bohnengröße bleiben, so daß also alle unter diesen verschiedenen Bedingungskonstellationen erwachsenen Bohnen untereinander gleich groß seien, daß dagegen alle unter den Bedingungskonstellationen + 3 und + 5 erwachsenen unvermittelt größer seien als die übrigen, daß also gerade zwischen den Konstellationen + 1 und + 3 ein gewisser Umschlagepunkt für die Bohnengröße läge, dann müßten von den Bohnen einer solchen Bohnenpflanze $^{26}/_{32}$, d. h. die unter den Konstellationen — 5, — 3, — 1, + 1 erwachsenen, eine bestimmte Größe haben und $^{6}/_{32}$, d. h. die unter den Konstellationen + 3 und + 5 erwachsenen eine andere. Läge der Umschlagepunkt etwa zwischen — 1 und + 1, dann wären $^{16}/_{32}$ von einer gewissen Größe und $^{16}/_{32}$ von einer anderen Größe. Derartige Bohnensippen wären dann in bezug auf Bohnengröße umschlagend. Wie gesagt, ist dies jedoch ein erfundenes Beispiel, Bohnenarten, die in bezug auf die Bohnengröße umschlagen, kennen wir

nicht, aber sonstige Arten, die ein derartiges Umschlagen zwischen nur zwei Modifikationen an Stelle einer ganzen Anzahl von verschiedenen Modifikationen zeigen, kennen wir in großer Zahl. Hierher gehören z. B. die sog. zwangsgedrehten Rassen von einer Distelart, *Dipsacus silvestris*, von denen ein Exemplar in Fig. 13 abgebildet ist. Wie diese Zwangsdrehung anatomisch zustande kommt, kann ich hier nicht auseinandersetzen, uns interessiert hier nur der Umstand, daß es von vielen Pflanzen Sippen gibt, bei denen alle besonders gut ernährten Individuen zwangsgedrehte Stengel haben. Sät man Samen von solchen Rassen in reichlich gedüngte Erde und sorgt dafür, daß die jungen Pflanzen nicht zu nahe beisammen stehen, daß also jedes Individuum möglichst viel Licht- und Luftzutritt hat, dann wird man fast ausschließlich zwangsgedrehte Individuen erhalten. Behandelt man aber die Sämlinge alle gleichmäßig schlecht, sät etwa sehr dicht in magere Erde, so wird man unter Umständen keine einzige gedrehte Pflanze erhalten. Sorgt man nicht für eine derartige Gleichmäßigkeit der Bedingungen, sondern sät ohne besondere Sorgfalt in gewöhnlicher Weise aus, dann werden natürlich die Bedingungen für die einzelnen Individuen ungleich sein, und dementsprechend erhält man teils gedrehte, teils ungedrehte Pflanzen.

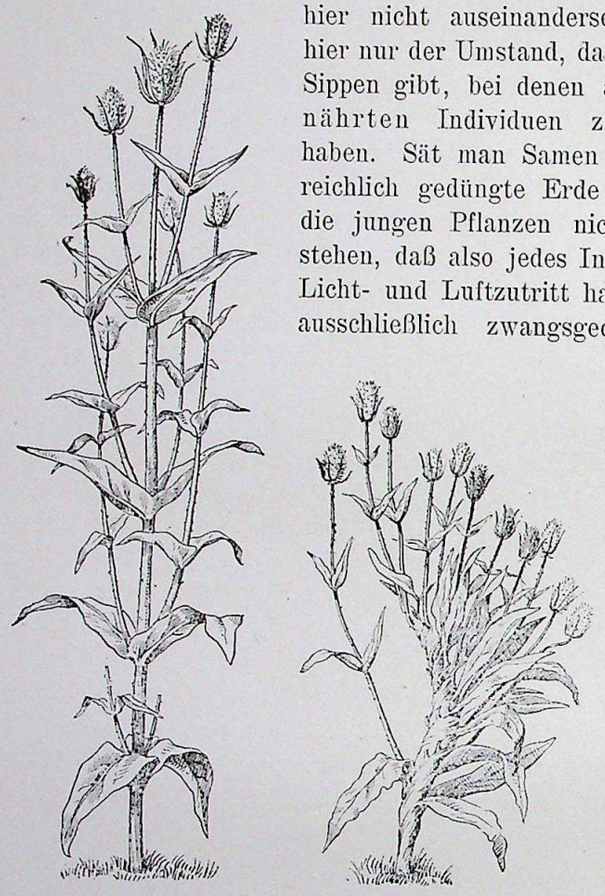


Fig. 13. *Dipsacus silvestris.*
Pflanzen einer zwischen normalem (a) und zwangsgedrehtem (b) Wuchs umschlagenden Sippe (nach DE VRIES).

Wir haben also hier ein Beispiel dafür, daß ein Merkmal, in diesem Fall die Form des Stengels, nur in zwei Modifikationen auftritt und nicht in einer großen Anzahl von Abstufungen, wie wir sie etwa bei den Bohnengewichten gefunden haben. Obschon die einzelnen Individuen

unter einer großen Zahl von verschiedenen Bedingungskonstellationen aufwachsen, wenige unter extrem günstigen und wenige unter extrem ungünstigen, die große Mehrzahl aber unter mittleren Konstellationswerten, finden wir hier keineswegs eine einigermaßen entsprechende Anzahl verschiedener Modifikationen, sondern nur zwei. Bei einem bestimmten Konstellationswerte der Ernährungsbedingungen, oder weniger gelehrt gesagt, bei einem Minimum guter Ernährung liegt ein Grenzpunkt, alle Individuen, die jenseits dieser Grenze, unter schlechterer Ernährung aufgewachsen sind, haben einfache Stengel, alle diesseits aufgewachsenen haben gedrehte Stengel. Man bezeichnet diese Art des Umschlagens vielfach auch mit dem Fachausdruck „fester Dimorphismus“.

Es gibt nun auch Rassen, welche nicht bloß zwischen zwei Modifikationen umschlagen, sondern zwischen mehreren, und diese Art des Umschlagens leitet natürlich über zu dem „Umschlagen zwischen sehr vielen Modifikationen“, d. h. zu dem gewöhnlichen Modifiziertwerden. Sie sehen also, das Umschlagen der sogenannten umschlagenden Sippen ist nur ein Spezialfall des Modifiziertwerdens.

Für solche „umschlagende Sippen“ hat DE VRIES ursprünglich in seiner Mutationstheorie den Ausdruck „Zwischenrassen“ vorgeschlagen. Z. B. ist das DE VRIESsche *Trifolium pratense quinquefolium*, das dann später besonders von TINE TAMMES eingehend untersucht worden ist, eine solche umschlagende Sippe.

Diesen Terminus Zwischenrasse wollen wir nicht gebrauchen, weil DE VRIES ihn auch für Sippen verwendet hat, die eine ganz prinzipiell andere Erblichkeit haben wie z. B. die „gestreiften“ Rassen vom Gartenlöwenmaul *(Antirrhinum majus)* und viele buntblätterige Sippen. Näheres über diese zweite Kategorie von „Zwischenrassen“ im DE VRIESschen Sinne werden wir später hören. Eine ausführliche Literaturzusammenstellung für das Thema „Zwischenrassen“ finden Sie in einer Abhandlung von E. LEHMANN über Zwischenrassen bei *Veronica*.

Soviel hier zur ersten Orientierung über die Gesetze des Modifiziertwerdens. Wir werden im Laufe der nächsten Vorlesung sehr viel auf das hier Besprochene zurückgreifen.

Wenn wir beobachten, wie unter dem Einfluß von allen möglichen verschiedenen Außenfaktoren die Eigenschaften der Pflanzen modifiziert werden, so fällt uns immer wieder auf, daß dieser Einfluß irgend eines Außenfaktors zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden ist. Sehr schön ist dies zu demonstrieren an einer Rasse von Mohn *(Papaver somniferum var. polycephalum)*, die dadurch ausgezeichnet ist, daß bei ihr eine mehr

oder weniger große Anzahl der Staubfäden in Fruchtblätter, „Nebencarpelle“, umgewandelt ist. Die Zahl dieser Nebencarpelle ist an verschiedenen Individuen und an den verschiedenen Blüten eines Individuums sehr verschieden und es läßt sich leicht feststellen, daß es Ernährungsfaktoren sind, welche die Zahl der Carpelle beeinflussen. Gut genährte Pflanzen haben viele, schlecht genährte wenige oder gar keine Nebencarpelle (Fig. 14 u. 15). Aber nur die Ernährungsfaktoren, die in einem ganz bestimmten Alter auf die jungen Pflanzen einwirken, haben einen Einfluß, so hat H. DE VRIES die Beobachtung machen können, daß Pflanzen dieser Mohnrasse, die in einem gewissen Alter schlecht behandelt wurden, etwa Mangel an Wasser litten, oder gerade in diesem Zeitraum verpflanzt wurden, später nur einfache Blüten ohne Nebencarpelle bildeten, auch wenn sie in ihrem weiteren Leben unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen standen und dementsprechend sich weiterhin sehr kräftig entwickelt hatten. Umgekehrt bildeten Pflanzen, die gerade in dieser genannten „kritischen Periode“ unter besonders günstigen Bedingungen lebten, sehr nebencarpellreiche Blüten, auch wenn sie später unter sehr ungünstigen Bedingungen standen.

Woher der große Einfluß der Ernährungsbedingungen in dieser kritischen Periode herrührt, ist in diesem Falle sehr leicht verständlich. An Pflanzen, die gerade in diesem fraglichen Alter stehen, findet die Anlage und Differenzierung der Blüten an den Vegetationspunkten statt und in etwa 14 Tage älteren Pflanzen sind in den Blüten die einzelnen Teile schon differenziert, ihre weitere Entwicklung ist damit festgelegt. In ähnlicher Weise läßt sich auch sonst sehr häufig eine bestimmte kritische Periode für den Einfluß eines Außenfaktors erkennen. Bei *Primula sinensis* liegt z. B. die kritische Periode für die Bestimmung der Blütenfarbe in den Blütenknospen auf einem Entwicklungsstadium ungefähr 5—8 Tage vor dem Aufblühen der Knospen. Bei Schmetterlingen endigt die kritische Periode des Temperatureinflusses auf die Flügelfarbe in einem gewissen Zeitpunkt des Puppenstadiums, und ähnliche Beispiele ließen sich leicht in großer Zahl anführen.

Wir sahen, daß beim Mohn die kritische Periode für die Zahl der Nebencarpelle zusammenfällt mit der Zeit, in der die betreffende Blüte sich am Vegetationspunkte differenziert. Da nun aber an einem Individuum sich nacheinander zu verschiedenen Zeiten eine ganze Anzahl von Blüten entwickelt, so folgt ohne weiteres schon hieraus, daß in den kritischen Perioden verschiedener Blüten eines Individuums die Außenfaktoren ganz verschieden einwirken können, und daß demnach auf einem Individuum Blüten mit sehr verschiedener Carpellzahl sitzen können. Das ist denn auch tatsächlich der Fall. Bei Tieren, mit einer abgeschlossenen individuellen Entwicklung sind derartige Fälle, daß

einzelne Teile eines Tieres verschieden modifiziert werden, im allgemeinen nicht möglich, und Tiere, die vegetativ weiter wachsen, sprossen wie die Pflanzen, sind daraufhin nicht untersucht. Umgekehrt sind entsprechend bei den Pflanzen mit ihrem meist nicht begrenzten individuellen Wachstum Modifikationen, die für ein ganzes Individuum gelten, sehr selten. Der Begriff Individuum ist ja bei der Mehrzahl der Pflanzen wegen der spontanen vegetativen Vermehrung oder der doch künstlich leicht möglichen Teilung und Vermehrung durch Stecklinge gar nicht aufrecht zu erhalten.

Die kritische Periode für den Einfluß eines Außenfaktors kann nun aber auch vielfach schon in ganz unerwartet frühen Entwicklungsstadien liegen. Über eine hübsche derartige Beobachtung

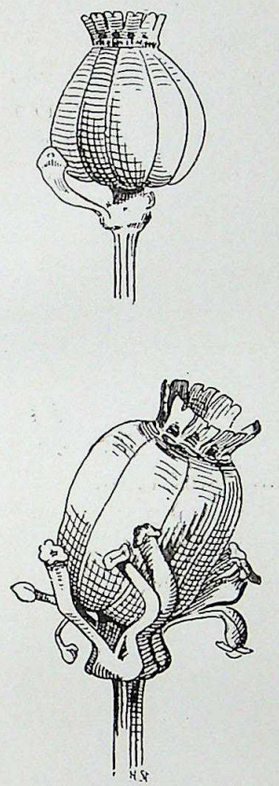


Fig. 14. *Papaver somniferum polycephalum.* Nebencarpellarme Blüten (nach DE VRIES-KLEBAHN).



Fig. 15. *Papaver somniferum polycephalum.* Nebencarpellreiche Blüten (nach DE VRIES-KLEBAHN).

hat NORDHAUSEN berichtet. Es ist lange bekannt, daß an einem und demselben Baume die Blätter einen ganz verschiedenen anatomischen Bau haben, je nachdem, ob sie an einem stark beschatteten Aste etwa im Innern der Baumkrone, oder ob sie an einem gut belichteten Aste sitzen. Lichtblätter der Buche z. B. haben zwei Schichten Palisadenzellen, Schattenblätter dagegen nur eine.

Die kritische Periode für die Bestimmung des Blattbaues, ob ein Licht- oder ein Schattenblatt daraus werden soll, liegt hier schon in



1



2

P 1



3

F 1



4



5



6

F 2

sehr jungen Stadien noch in den geschlossenen Knospen, die im Sommer schon für das nächste Jahr ausgebildet werden und dann im nächsten Frühjahr erst austreiben. Ein Ast, der im Sommer 1910 gut belichtet war, bildet also im Jahre 1911 Blätter mit dem Bau der Lichtblätter aus, auch wenn man ihn ganz schattig hält, und umgekehrt, ein Ast, der im Sommer 1910 im Schatten war, bildet 1911 Schattenblätter aus, auch wenn er denkbar günstig belichtet wird. Es werden eben die Blätter für das nächste Jahr in den Knospen schon bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium vorgebildet, und offenbar ist in diesem Entwicklungsstadium der anatomische Bau schon ziemlich weitgehend festgelegt.

Was es übrigens für Faktoren sind, welche in diesem Beispiele den Blattbau so weitgehend modifizieren, ist nicht bekannt, in letzter Linie natürlich das Licht, aber die Wirkung ist wohl eine sehr indirekte. Es scheint — nach Beobachtungen von MATTHUSE — daß die ganz jungen Blätter, welche eine reichliche Menge von Assimilaten, d. h. Zucker im wesentlichen, zur Verfügung haben, den Bau der Lichtblätter bekommen, und die Blätter, die in ihren ersten Stadien hungern, den Bau von Schattenblättern.

Wenn wie hier die kritische Periode für die Wirkung eines Außeneinflusses in sehr frühen Entwicklungsstadien liegt und vor allem, wenn wie hier die Wirkung erst $^3/_4$ Jahre später sichtbar wird, kann man leicht auf den Gedanken kommen, daß hier etwas Ähnliches wie eine Vererbung vorliege. Es ist wahrscheinlich, daß manche Fälle von scheinbarer Vererbung von Modifikationen auf ähnlichen Prozessen beruhen.

Vorlesung III

Die Erblichkeit der Modifikationen I

Wir haben in den beiden vorigen Vorlesungen gehört, wie sehr die äußeren Eigenschaften eines Organismus abhängen von Einflüssen der Umwelt. Dagegen haben wir die Frage nur ganz kurz gestreift, ob die Modifikation eines Individuums auch die Modifizierbarkeit der Nachkommen beeinflusse, d. h. ob eine Modifikation vererbt werde.

Ehe wir die Versuche besprechen, die zur Lösung dieser Frage angestellt worden sind, ist es wohl gut, wenn wir erst die Frage selbst scharf definieren.

Eine Vererbung einer Modifikation würde vorliegen, wenn dadurch, daß ein Individuum in irgend einer Richtung modifiziert wäre, die Modifizierbarkeit seiner Nachkommen so verändert würde, daß die Modifikation auch auftritt ohne die besonderen Ursachen, welche das erstmalige Auftreten der Modifikation ausgelöst haben. Also wenn ein roter Primelstock, der im Warmhaus weiße Blüten bildet, eine Nachkommenschaft hätte, die weiß blüht, auch ohne daß man sie in ein Warmhaus stellt, oder wenn ein Mausepärchen, das besonders langschwänzig geworden ist, weil es im Wärmeschrank aufgewachsen ist, eine Nachkommenschaft ergäbe, die dauernd langschwänzig ist, auch wenn sie bei niederer Temperatur gehalten wird, dann läge eine Vererbung einer Modifikation vor. Eine Vererbung der Modifikation würde also, um auf unser altes Paraffinbeispiel zurückzugreifen, dem entsprechen, daß ein Paraffin dadurch, daß man es schmilzt, einen niedrigeren Schmelzpunkt bekäme.

Es gibt wenig Gebiete der Biologie, über die soviel geredet und geschrieben worden ist, wie über diese eine Frage. Eine Entscheidung kann hier nur eine umfassende experimentelle Untersuchung mit klarer Fragestellung bringen.

Es ist das große Verdienst von W. JOHANNSEN, zuerst mit völlig klarer Fragestellung einwandsfreie Versuche angestellt zu haben.

Wir wollen zunächst besprechen, was wir an einzelligen Organismen haben feststellen können, weil hier die Verhältnisse sehr leicht übersehbar und leicht verständlich sind.

Die besten Versuche verdanken wir dem amerikanischen Zoologen JENNINGS, der besonders mit dem Infusorium *Paramaecium* viel experimentiert hat. Diese Paramaecien lassen sich leicht in kleinen Aquarien kultivieren, sie vermehren sich sehr rasch einfach durch Zweiteilung. Untersucht man eine Kultur von Paramaecien, die alle von einem ursprünglich in das Aquarium gesetzten einzigen Tier nur durch Zellteilung abstammen, also ein erblich einheitliches Material, einen „Klon" darstellen, so findet man, daß die Einzelindividuen in Länge, Breite und Form sehr verschieden sind. Die Ursache dieser Verschiedenheit besteht in ungleicher Ernährung, und in anderen Außeneinflüssen, welche auf die Einzelindividuen verschieden einwirken. So schwankte in einer der JENNINGSschen Kulturen Länge und Breite der einzelnen Tiere in der schon früher in Tab. II S. 21 dargestellten Weise. In einer anderen solchen Kultur waren die längsten Tiere 200, die kleinsten 140 Mikromillimeter lang. Im einzelnen ist die Länge der verschiedenen Individuen dieser Kultur in Tab. III dargestellt.

Tabelle III

Länge in μ	140	144	148	152	156	160	164	168	172	176	180	184	188	192	196	200
Zahl der Tiere nach dieser Länge	2	5	5	14	26	27	40	52	39	32	26	14	12	3	2	1

Es war nun die Frage, wie ist die Nachkommenschaft der großen, wie die der kleinen Tiere beschaffen? Haben die großen Tiere eine im Durchschnitt größere, die kleinen Tiere eine im Durchschnitt kleinere Nachkommenschaft? Das Resultat aller in dieser Richtung angestellten Versuche ist: die größten sowohl wie die kleinsten Tiere haben genau die gleiche Nachkommenschaft, sie ergeben beide — gleiche Kulturbedingungen vorausgesetzt — Kulturen, deren kleinste Tiere wieder 140, deren größte 200 Mikromillimeter lang sind. Die Modifikationskurve der Länge ist in Kulturen, die von den größten Tieren abstammen, genau die gleiche, wie in Kulturen, die von den kleinsten Tieren abstammen.

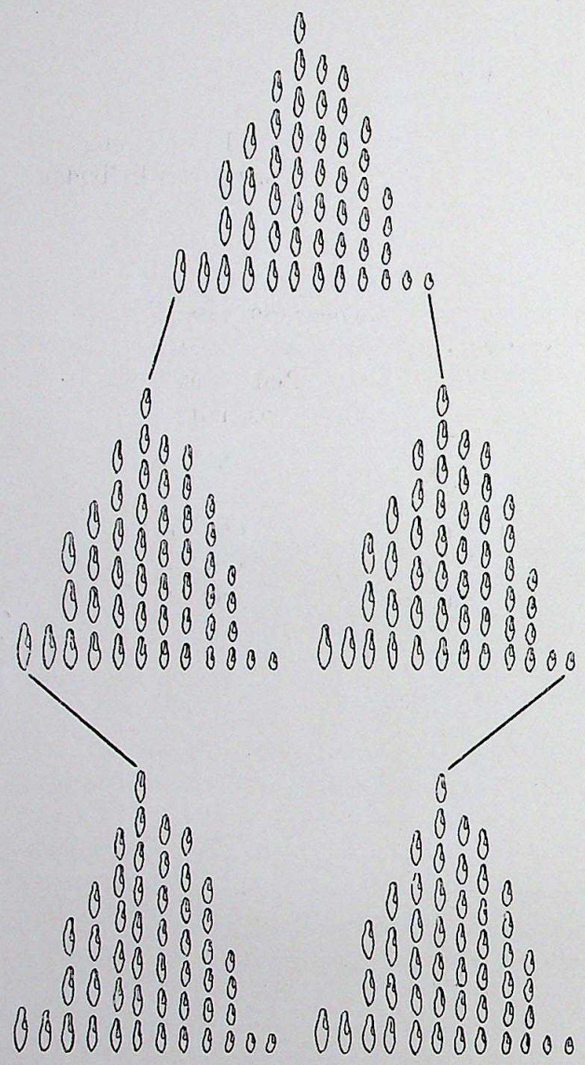


Fig. 16. Schematische Darstellung eines Selektionsversuches innerhalb eines Klons von *Paramaecium*. Das größte sowohl wie das kleinste Individuum der Ausgangskultur geben die gleiche Nachkommenschaft. Die gleich großen Individuen sind innerhalb jeder Kultur übereinander gezeichnet zur Darstellung der Häufigkeit der einzelnen Größenklassen.

In Form eines schematischen Stammbaumes ist das in Fig. 16 dargestellt. Auch wenn man eine „Selektion nach Groß“ oder „nach Klein“ hin durch zahlreiche Generationen hindurch fortsetzt, bleibt das Resultat das gleiche: Die individuelle Beschaffenheit eines Tieres — ob nach groß oder klein modifiziert — wird nicht vererbt, die charakteristische Modifizierbarkeit

der zu dem Versuch verwendeten *Paramaecium*-Sippe wird durch die Modifizierung eines Individuums nicht verändert.

Genau das gleiche Resultat ergaben zahlreiche andere einwandfrei durchgeführte analoge Versuche.

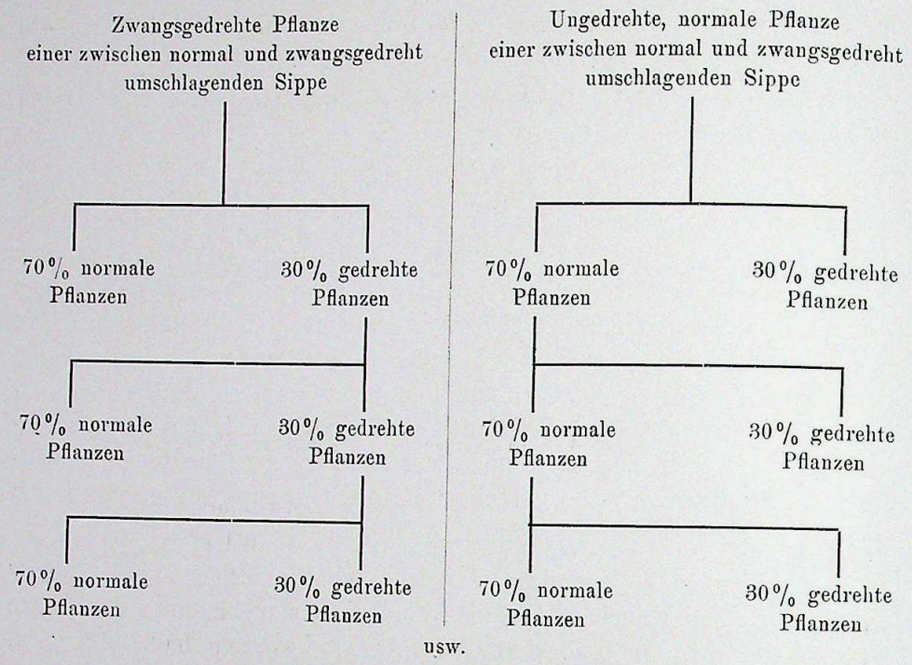
Es genügt wohl, einige wenige Beispiele zu nennen. Sehr übersichtliche Versuche über die Vererbung der Widerstandsfähigkeit von *Paramaecium* gegen Gifte verdanken wir JOLLOS. Die Prüfung einer erblich einheitlichen Kultur — vegetative Nachkommen eines Individuums — ergibt, daß die Widerstandsfähigkeit der Einzelindividuen gegen Gifte, etwa arsenige Säure, sehr verschieden ist, ebenso verschieden wie die Körperlänge und anderes. JOLLOS untersuchte nun, ob die Nachkommen der am meisten giftfesten Individuen auch eine besonders giftfeste Nachkommenschaft geben, das ist nicht der Fall. Auch Selektion der giftfestesten Individuen während einer längeren Reihe von Generationen gab keine durchschnittlich giftfestere Nachkommenschaft.

Entsprechende lehrreiche Versuche mit Bakterien hat F. WOLF ausgeführt. Bei manchen Bakterien sind die Kolonien durch Farbstoffe lebhaft gefärbt, so produziert *Bacillus prodigiosus* einen blutroten, *Pseudomonas pyocyaneus* einen blaugrünen Farbstoff. Die Farbstoffbildung hängt sehr wesentlich von Außeneinflüssen, Ernährung, Temperatur u. ä. ab. Kulturen von dem normalerweise blutroten *Bacillus prodigiosus* werden farblos, wenn man sie bei 30° C hält, gedeihen dabei aber doch vorzüglich. Tochterkulturen von solchen farblos modifizierten Kulturen, die man bei Zimmertemperatur hält, werden wieder rot.

Analog den Befunden an niederen, einzelligen Organismen sind die Befunde an vielzelligen Pflanzen und Tieren.

Zunächst sei das an einem Versuch demonstriert, den H. DE VRIES mit einer zwischen 2 Modifikationen umschlagenden Sippe, *Dipsacus silvestris tortus* (vergl. S. 30) angestellt hat.

Wenn man aus einer einheitlichen Sippe, welche unter bestimmten Kulturbedingungen etwa 30% Individuen mit Zwangsdrehung ergibt, die Samen von der am stärksten zwangsgedrehten Pflanze erntet, so hat das keine Änderung der durchschnittlichen Beschaffenheit der nächsten Generation zur Folge, man bekommt wieder — gleiche Kulturbedingungen vorausgesetzt — etwa 30% zwangsgedrehte Pflanzen. Das gleiche Resultat erhält man, wenn man die Samen von einem ungedrehten Individuum dieser Sippe entnimmt. In Form eines Stammbaumes läßt sich dieser Selektionsversuch folgendermaßen darstellen:



Besonders instruktiv sind aber die in jeder Hinsicht einwandsfreien und grundlegenden Versuche von JOHANNSEN über die Vererbung der Größe der Bohnen.

Untersucht man eine große Zahl Bohnen, die alle zur gleichen reinen Linie gehören, d. h. von ein und derselben Ausgangsbohne abstammen, so findet man beträchtliche individuelle Unterschiede. Eine solche von JOHANNSEN untersuchte reine Linie ergab die nachstehende Kurve der Bohnengewichte (Tab. IV). Greift man nun eine ganz besonders schwere (86—90 cgr) und eine besonders leichte Bohne (36—40 cgr) heraus und zieht von beiden die Nachkommenschaft getrennt, aber unter den gleichen Kulturbedingungen, so wird kein Unterschied zwischen den beiden Nachkommenschaften erkennbar, ganz analog wie in dem in Fig. 16 dargestellten *Paramaecium*-Versuch.

Tabelle IV

es sind schwer in cgr	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	76-80	81-85	86-90
Bohnen	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2

In sehr großem Umfang sind entsprechende Selektionsversuche mit genau dem gleichen negativen Resultat in der Pflanzenzuchtanstalt

Svalöf in Schweden angestellt worden. Versuche mit reinen Sippen von Weizen, von Hafer und von Gerste ergaben auch hier, daß die charakteristische Modifizierbarkeit einer Sippe nicht durch eine Modifikation eines Individuums geändert wird.

Mit höheren Pflanzen sind solche Versuche auch lange Jahre hindurch fortgesetzt worden. JOHANNSEN selbst hat aus einer reinen Linie von Bohnen über 10 Jahre lang immer nur die größten Bohnen zur Weiterzucht verwendet, ohne daß die Modifizierbarkeit der betreffenden reinen Linie dadurch verändert worden wäre, er hat also nicht etwa eine im Durchschnitt größere Bohnensorte auf diese Weise erhalten können. Sehr wichtige Arbeiten hierüber verdanken wir ferner C. FRUWIRTH.

Noch viel länger sind solche Selektionsversuche mit reinen Linien von Weizen in der Saatzüchterei von VILMORIN-ANDRIEUX in Paris ausgeführt worden.

Im Jahre 1840 legte LOUIS DE VILMORIN eine Sammlung von verschiedenen reinen Linien von Weizen an. Von jeder von den reinen Linien bewahrte er sich einige trockene Ähren auf und diese Ähren sind heute noch erhalten. Die betreffenden Linien wurden in der Saatzüchterei seither weiter gezogen und dabei wurde innerhalb jeder Linie eine strenge Selektion getrieben. Trotzdem ist heute, nach mehr als einem halben Jahrhundert, der Charakter dieser Linien nicht verändert. In Fig. 17 sind eine Anzahl der alten getrockneten Ähren und daneben jeweils eine Ähre der gleichen Linie aus der Ernte des Jahres 1911 abgebildet. Obwohl z. B. in den dichtährigen Linien immer nur die Individuen zur Weiterzucht verwendet wurden, welche besonders dichtährig modifiziert waren, sind diese Linien heute nicht im mindesten dichtähriger als vor 60 Jahren. Versuche über Selektionswirkungen innerhalb von Klonen höherer Pflanzen — Kartoffeln, Küchenzwiebeln — haben E. M. EAST, P. VOGLER u. a. ausgeführt stets mit dem gleichen Resultat. Es war z. B. nicht möglich, durch Selektion der jeweils stickstoffreichsten Kartoffelknollen, die alle zum gleichen Klon gehörten, den durchschnittlichen Stickstoffgehalt der Nachkommenschaft zu erhöhen.

Mit höheren Tieren ist es sehr viel schwieriger, ähnliche Versuche durchzuführen, weil es hier kaum möglich ist, ein vergleichbares, erblich einheitliches Ausgangsmaterial zu beschaffen.

Man kann hier ja weder mit reinen Linien noch mit Klonen arbeiten. Immerhin kann man sich ein wenigstens einigermaßen erblich einheitliches Material auch hier verschaffen. So hat der amerikanische Zoologe TOWER sehr instruktive Versuche mit dem Kolorado-Käfer *Leptinotarsa decemlineata* durchgeführt.

Die Farbe dieser Käfer ist ziemlich weitgehend durch die Temperatur und durch andere Einflüsse modifizierbar, und wenn man eine große

Zucht von Käfern untersucht, zeigt die Färbung das übliche Bild, wenige Käfer sind extrem dunkel oder extrem hell modifiziert, die große Mehrzahl zeigt mittlere Färbungsintensität. Und wenn man ungefähr 13 verschiedene Färbungsklassen unterscheidet, wobei die ganz dunkeln Käfer die Klasse 1, die ganz hellen die Klasse 13 darstellen, dann findet man, daß Klasse 1 und 13 nur durch vereinzelte Tiere gebildet werden, 2 und 4 schon durch mehr und so fort ansteigend in der Wahrscheinlichkeitskurve bis zu der Klasse 7, die den Gipfel der Kurve bildet. Wählt man nun aus einer solchen Zucht ein ganz dunkel modifiziertes Pärchen, etwa aus Klasse 3, so zeigt seine Nachkommenschaft genau wieder die gleiche Kurve wie die Ausgangsgeneration, und man kann, wie Fig. 18 zeigt, einen solchen Versuch 12 Generationen hindurch fortsetzen, ohne daß die Selektion der Modifikationen den Charakter der Sippe ändern würde.

Ganz ausgezeichnete Untersuchungen dieser Art verdanken wir auch dem amerikanischen Zoologen R. PEARL, der besonders mit Hühnerrassen (Vererbung der Fruchtbarkeit u. ä.) experimentiert hat. Analoge sehr sorgfältige Versuche mit kleinen Krebs'chen, Daphnien, hat WOLTERECK ausgeführt. Wir werden auf diese WOLTERECKschen Versuche nachher in einem andern Abschnitt noch zurückkommen.

Mit den Endergebnissen aller dieser Versuche von JOHANNSEN, NILSON-EHLE, EAST, SHULL und zahlreichen andern Botanikern, von JENNINGS, TOWER, PEARL und WOLTERECK stehen nun die Versuchsergebnisse von anderen Zoologen und Botanikern im Widerspruch. Versuche nämlich, die zu beweisen scheinen, daß derartige Modifikationen doch vererbt werden. Eine sehr ausführliche Zusammenstellung von Arbeiten dieser Art finden Sie in einer Abhandlung von SEMON: Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften".

Bei einer kritischen Prüfung aller dieser Beobachtungen ergibt sich aber, daß dabei Fehler im Versuch oder in der Schlußfolgerung untergelaufen sind. Die wichtigsten Fehler, die sonderbarerweise immer wieder gemacht werden, wollen wir an der Hand einiger Beispiele besprechen:

Der häufigste Fehler ist der, daß das Ausgangsmaterial nicht erblich einheitlich ist, und gerade die Versuche aus früherer Zeit haben alle diese Fehlerquelle nicht beachtet. Es ist eines der größten Verdienste von JOHANNSEN, diese Fehlerquelle aufgedeckt zu haben.

Ich will hier einmal historisch vorgehen und Ihnen zeigen, wie man vor JOHANNSEN experimentierte und in welcher Weise man seine Schlüsse zog, und ich will dann zeigen, wo die Fehler stecken. Wir wollen einen Versuch besprechen, wie er oft angestellt worden ist.

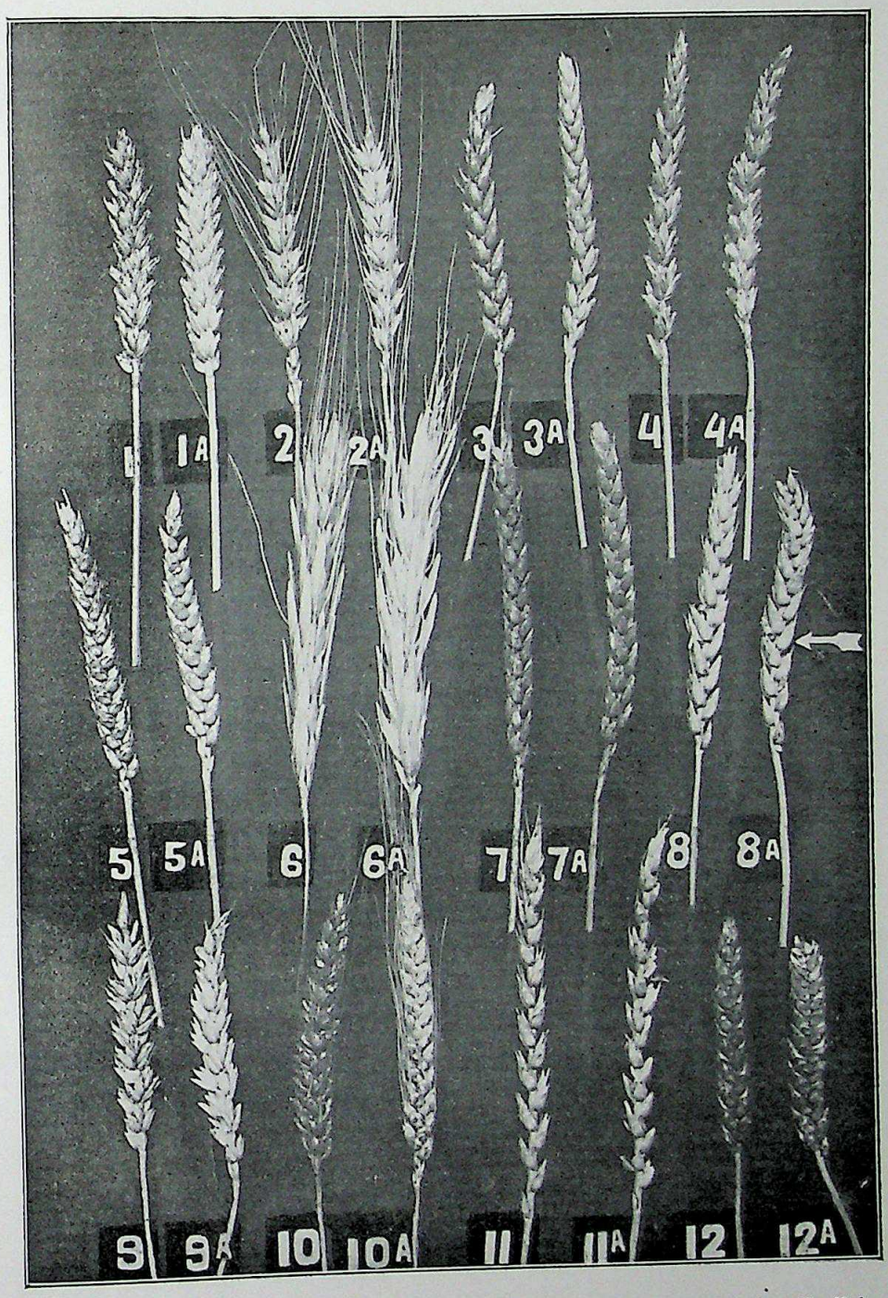


Fig. 17. Eine Anzahl Ähren verschiedener reiner Linien von Weizen. Jeweils links eine Ähre aus dem Jahre 1840 und rechts (A) eine Ähre der gleichen Linie aus dem Jahre 1911 (nach A. L. u. A. C. HAGEDOORN).

Wir gehen etwa aus von einem Stück Gartenland, das mit einem Bestand, wir wollen einmal sagen einer „Population“ von Bohnen einer bestimmten Sorte, etwa Prinzeßbohnen bepflanzt ist. Von diesem

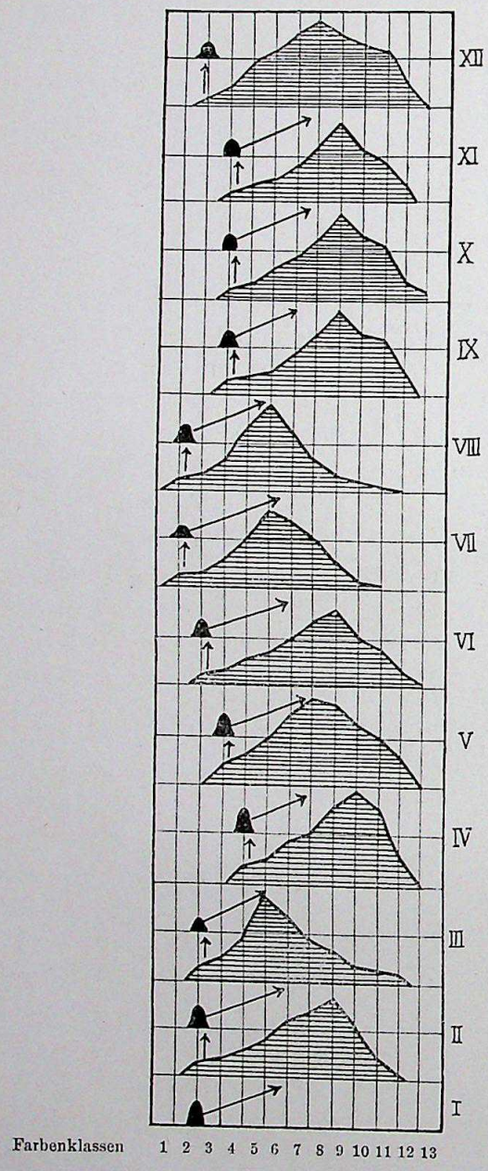


Fig. 18. Selektionsversuch mit Modifikationen des Kolorado-Käfers *(Leptinotarsa decemlineata)* nach TOWER. Es wurde versucht, die Größe der beiden mittleren schwarzen Flecken auf dem Pronotum, die stark modifizierbar ist, durch Selektion von Tieren mit extrem großen Flecken zu steigern. Je nach der Größe der Flecken wurden die Tiere in 13 Farbenklassen eingeteilt. Ein Pärchen aus der Farbenklasse 3 gab eine Nachkommengeneration II, die eine ganz typische Modifikationskurve der Fleckengröße zeigte. Aus dieser Generation wurde wieder ein Pärchen der Farbenklasse 3 ausgewählt und so ergab sich eine Generation III usw. Auch eine bis zur XII. Generation durchgeführte Selektion großfleckiger Pärchen gab keine Änderung der durchschnittlichen Fleckengröße.

Lande ernten wir ein großes Quantum Bohnen, etwa 2612 Stück und stellen empirisch die Variationskurve fest. Wir finden z. B. folgende Zahlen:

Tabelle V

Gewichte der Bohnen in cg	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90
Zahl der Bohnen mit diesen Gewichten	4	27	65	179	364	**587**	533	418	260	132	52	24	9	2	

Es sind also die kleinsten Bohnen zwischen 20 und 25 cg schwer, die größten zwischen 85 und 90 cg. Der Gipfel der Variationskurve fällt auf die Gewichtsklasse 45—50 cg.

Wenn wir nun eine ganz besonders große Bohne X von etwas über **85** cg auswählen und ebenso eine ganz besonders kleine Bohne Y von etwa **20—25** cg und zur Weiterzucht verwenden, so werden wir finden, daß die Bohnen der Bohnenpflanze, die aus der großen Bohne X erwachsen ist, und die Bohnen der Bohnenpflanze, die aus der kleinen Bohne Y erwachsen ist, ganz verschieden groß sind. Die große Bohne X gibt etwa eine Nachkommenschaft, die zwischen **40** und **90** cg variiert mit dem Gipfel der Kurve bei **60—65** cg; die kleine Bohne Y dagegen gibt eine Nachkommenschaft, die zwischen **20** und **65** cg variiert mit dem Gipfel der Kurve bei **45—50** cg. D. h. also: die Nachkommen der großen Bohne sind im Durchschnitt größer als die Nachkommen der kleinen Bohne. Dabei ist aber der Durchschnitt der Nachkommen der großen Bohne kleiner, als die große Bohne X selbst war, und andererseits ist der Durchschnitt der Nachkommen der kleinen Bohne größer, als die kleine Bohne Y war. Man bezeichnet diese Erscheinung, daß der Durchschnitt der Nachkommenschaft derartiger extremer Varianten etwas dem Mittel der ursprünglichen Population genähert ist, als GALTONsche Regression.

Aus derartigen Beobachtungen hat man früher nun einen völlig falschen Schluß gezogen. Ich will Ihnen den Schluß hier ganz ausführlich wiederholen: „Die Bohnengröße der Ausgangspopulationen variiert unter dem Einfluß der verschiedenen Außenbedingungen in einer ganz charakteristischen Kurve. Selektion von extremen Varianten ergibt eine Verschiebung des Durchschnittes in der Richtung der ausgewählten Variante. Diese Variationen sind demnach erblich und man kann durch konsequente Selektion großer Bohnen die Durchschnittsgröße der Bohnen einer bestimmten Rasse vergrößern.“ **Dieser Schluß ist aber absolut falsch.** Wo der Fehler steckt, hat JOHANNSEN gezeigt. Des Rätsels Lösung ist, daß eine scheinbar ganz einheitliche Bohnensorte, etwa die Sorte „braune Prinzeßbohne“ in Wirklichkeit **nichts Einheitliches** ist, sondern nur ein **Gemenge von sehr zahlreichen verschiedenen reinen Linien,** deren jede eine etwas andere Kurve zeigt.

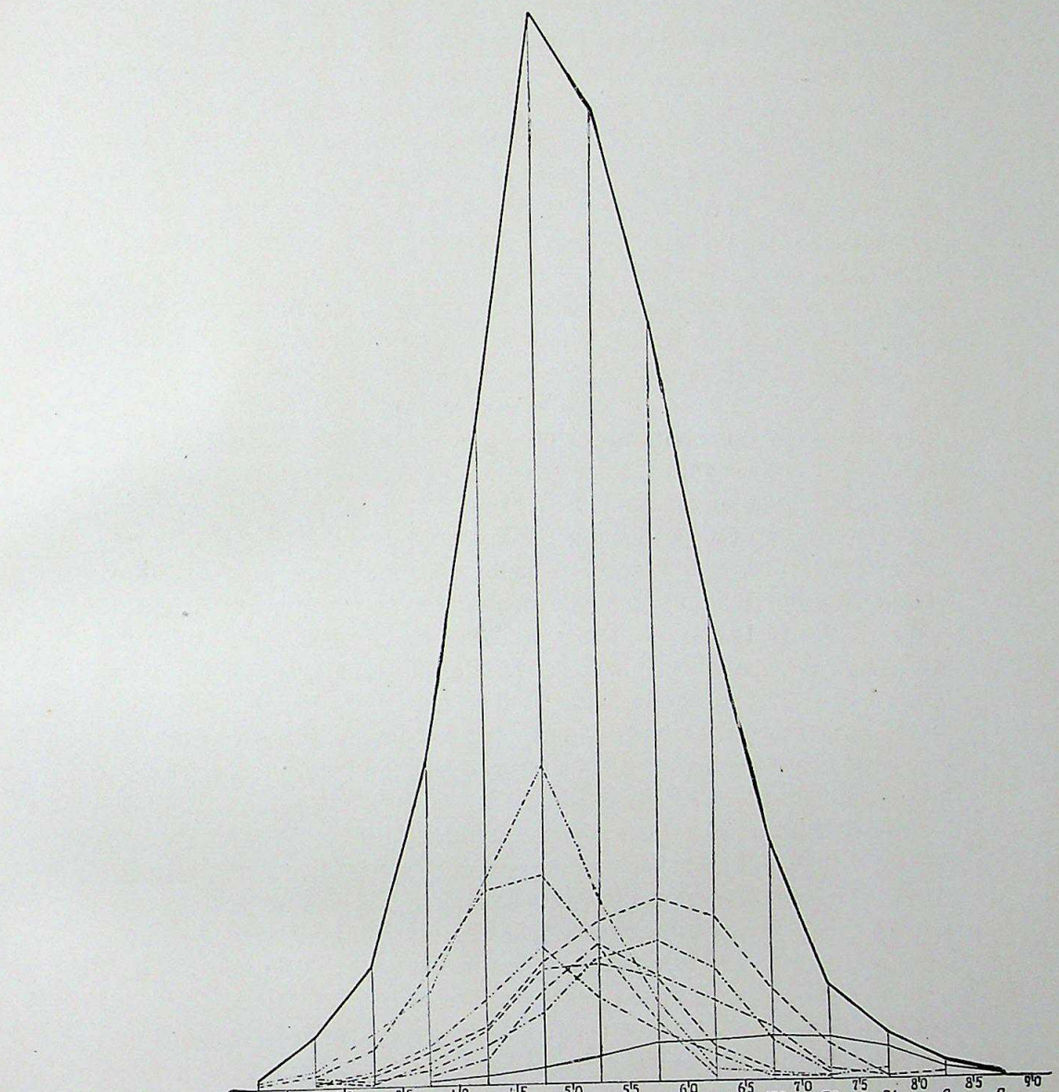
Wenn wir von einem beliebigen Quantum brauner Prinzeßbohnen, das wir etwa beim Samenhändler gekauft haben, eine Anzahl Bohnen herausgreifen, jede für sich pflanzen und die Bohnen jeder dieser Bohnenpflanze getrennt ernten, so gibt fast jede Pflanze eine Ernte mit einer **anderen** Kurve, und man erhält so eine große Zahl reiner Linien, deren jede eine für sie charakteristische Kurve aufweist. JOHANNSEN hat eine große Zahl derartiger reiner Linien isoliert und näher untersucht. Die Kurven verschiedener solcher Linien, die alle mit Buchstaben bezeichnet sind — A—K — sind in Fig. 19 (S. 45) abgebildet.

Wir wollen nun einmal folgenden Versuch machen. Wir wollen alle Bohnen dieser verschiedenen Linien, also alle Bohnen der Linie A, alle Bohnen der Linie B usw. durcheinander in einen Sack schütten, also künstlich — „synthetisch“ — wieder eine „Population“ herstellen und diese Population statistisch untersuchen. Das Resultat ist in Fig. 19 dargestellt. Diese künstliche Population zeigt ebenfalls eine ganz normale Kurve, aber diese Kurve ist trotzdem in Wirklichkeit eine Summationskurve der Einzelkurven der verschiedenen Linien; anzusehen ist ihr das aber nicht. Was tun wir nun, wenn wir aus dieser Population eine sehr große Bohne, etwa eine Bohne von 85—90 cg auswählen und weiter ziehen? Die Antwort gibt ein Blick auf die Fig. 19: Alle Bohnen mit einem Gewicht von 85—90 cg gehören der Linie A an. Wenn wir eine Bohne von diesem Gewicht auswählen, so wählen wir damit auch unbewußt die reine Linie A aus und die Deszendenz der ausgewählten Bohne muß natürlich die Kurve dieser Linie A ergeben!

Das heißt also, wenn die Selektion aus einer Population einen Erfolg hat, eine Verschiebung der Durchschnittsgröße in der Richtung der selektierten Variante ergibt, so rührt dies nur daher, daß wir unbewußt aus der Population, die aus sehr vielen Linien besteht, durch das herausgegriffene Individuum eine **Linie** ausgewählt haben, deren Durchschnittsgröße und Kurvenform von der Durchschnittsgröße und Kurvenform der Ausgangspopulation ja sehr verschieden sein kann. Haben wir aber erst einmal eine reine Linie isoliert, dann hat eine weitere Selektion keinen Erfolg mehr.

Also der Schluß, daß die Selektion von Modifikationen einen Erfolg habe, und weiterhin, daß diese Modifikationen erblich seien, ist falsch.

Man hat eben vor den grundlegenden Versuchen JOHANNSENS nicht genügend beachtet, wie ungemein kompliziert auch noch die „Unterarten“ und „Rassen“ zusammengesetzt sind. Daß unsere „Spezies“ nur Sammelnamen sind für eine große Zahl von Elementararten, das wußten wir schon seit JORDANS Untersuchungen über *Draba verna*, das



Linie A ———	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2
„ B — — — — —	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	—
„ C — · — · —	—	—	—	5	14	50	76	53	44	29	5	1	—	—
„ D — ·· — ·· —	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—
„ E — — · — —	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—
„ F — — · — · —	—	2	8	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—
„ G — · — · — ·	3	9	28	51	111	174	101	44	5	—	1	5	—	—
„ H — — · — · —	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—

Fig. 19.

Hungerblümchen, von dem sich hunderte von deutlich verschiedenen Rassen unterscheiden lassen. Man hat aber noch nicht gewußt, daß diese kleinsten „Elementararten“ selber noch zusammengesetzt sind aus noch kleineren Einheiten, die morphologisch nicht ohne weiteres unterscheidbar sind, die aber trotzdem ihre Unterschiede vererben. Heute wissen wir, daß eine LINNÉsche Spezies, wie z. B. *Phaseolus vulgaris*, die Buschbohne zunächst einmal nur ein Sammelname ist für einige Hundert auch ohne näheres Studium morphologisch leicht unterscheidbare Rassen, welche die Gärtner ja schon unterscheiden und mit eigenen Namen wie Prinzeßbohne, Wachsschwert, schwarze Neger usw. bezeichnen. Wir wissen aber ferner jetzt, daß diese Rassen selber noch zusammengesetzt sind aus einer sehr großen Anzahl einzelner Linien.

Diese Zusammensetzung einer Rasse aus Linien konnte freilich erst durch sorgfältige Vererbungsversuche erkannt werden, weil die äußeren sichtbaren Eigenschaften der verschiedenen Linien einer Rasse „transgredierend fluktuieren“. Was man darunter versteht, ist an der Hand der Fig. 19 leicht auseinanderzusetzen. Charakteristisch für die dort dargestellte Linie A ist es, daß unter bestimmten Kulturbedingungen ihre kleinsten Bohnen etwa 35—40 cg, ihre größten etwa 85—90 cg schwer sind, und daß das mittlere Gewicht der Bohnen etwa 60—75 cg beträgt. Für die Linie H dagegen ist charakteristisch, daß bei ihr unter diesen gleichen Kulturbedingungen die kleinsten Bohnen 20—25 cg, die größten 60—65 cg schwer sind, während das Durchschnittsgewicht 40—50 cg beträgt. Die beiden Modifikationskurven greifen also übereinander, „transgredieren“. Die Folge ist natürlich, daß, wenn Bohnen dieser beiden Linien durcheinandergeschüttelt worden sind, man sie nicht auseinanderkennen kann! Bohnen von 35 cg bis 65 cg können ebenso gut Individuen der Linie H wie Individuen der Linie A sein. Ansehen kann man ihnen dies nicht, das kann erst durch Vererbungsversuche festgestellt werden.

Was hier für die Bohnengröße demonstriert ist, gilt ebenso gut auch für andere äußerlich sichtbare Merkmale, z. B. gibt es von den früher schon genannten Primeln *Primula sinensis* eine Menge mehr oder weniger dunkel rot gefärbter Rassen. Bei jeder Rasse wird die rote Färbung stark modifiziert durch Außeneinflüsse. Ein blaßrot blühendes Individuum von einer bestimmten Intensität der Färbung, das wir aus einem großen Beet herausgreifen, kann also ebenso gut ein durch eine bestimmte Bedingungskonstellation dunkel modifiziertes Individuum einer sonst im Mittel viel heller blühenden Linie sein, wie ein hell modifiziertes einer im Durchschnitt dunkleren Linie. Also nicht bloß Gewichte, sondern überhaupt fast alle Außenmerkmale

der kleinsten elementaren systematischen Einheiten sind transgredierend modifizierbar. Das müssen wir stets im Auge behalten.

Sehr schön ist das auch an *Paramaecium* zu zeigen. Fig. 20 stellt nach JENNINGS nebeneinander 8 Klone dar. Ein Blick auf diese Figur zeigt, daß, wenn man diese 8 Klone nicht jeden für sich in einem eigenen Glas kultiviert, sondern durcheinander in einem gemeinsamen Gefäß, es unmöglich ist zu sagen, zu welchem von den erblich sehr deutlich verschiedenen Klonen ein Individuum gehört.

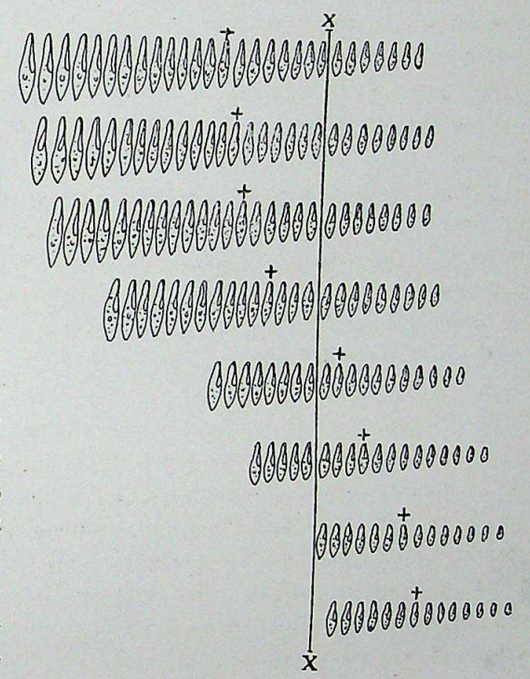


Fig. 20. 8 verschiedene Klone von *Paramaecium*. Die Linie X—X bezeichnet das Mittel der Größe aller 8 Klone. Durch + ist für jeden einzelnen Klon die mittlere Größe markiert (nach JENNINGS).

Dieser Fehler — nicht einheitliches Ausgangsmaterial — macht die so viel zitierten Versuche von SCHÜBELER mit Weizen völlig wertlos, durch die bewiesen sein soll, daß Weizen, der in Norwegen — der langen Sommertage wegen — rascher reif wird als bei uns, diese Modifikation der Reifezeit vererbe. Von SCHÜBELER wird angegeben, daß Weizenrassen, die in Deutschland eine ungefähre Reifezeit von 100 Tagen (Keimung — Samenreife) zeigen, bei Kultur in Norwegen eine kürzere Reifezeit aufweisen und diese dann auch beibehalten, wenn man sie nach Deutschland zurückbringt. Z. B. reifte eine Weizenrasse in Deutschland in 100 Tagen, in Christiania in etwa 75 Tagen, und wenn man Samen der einige Generationen in Norwegen gebauten Rasse dann nach Deutschland zurückbrachte, reiften die daraus erwachsenen Pflanzen auch in Deutschland schon in 80 Tagen. Die Versuche sind mangelhaft in vieler Hinsicht, wie besonders WILLE gezeigt hat, aber vor allem hat SCHÜBELER nicht mit reinem Material gearbeitet. Es ist leicht, aus einer gewöhnlichen Landweizensorte, die eine durchschnittliche Reifezeit von etwa 100 Tagen hat, eine

ganze Anzahl von verschiedenen „Linien“ zu isolieren, die sehr ungleiche Reifezeit haben. Die ganze Veränderung der Reifezeit in den SCHÜBELERschen Versuchen kann also einfach auf einer unbeabsichtigten Selektion von raschreifenden Sippen aus dem ursprünglichen Gemische, der „Population“, beruht haben, denn langsam reifende Sippen werden in dem kurzen norwegischen Sommer nicht ausreifen und folglich sich nicht fortpflanzen. Irgend welchen Wert hätten derartige Versuche nur, wenn sie mit wirklich reinem einheitlichen Ausgangsmaterial angestellt würden.

Diese gleiche Fehlerquelle ist auch in den Versuchen BLARINGHEMS mit Mais nicht vermieden.

BLARINGHEM fand, daß, wenn man in einem Maisbestand eine Anzahl Maispflanzen abschneidet oder sonst stark verletzt und sie so zwingt, Seitentriebe als Ersatz auszubilden, daß dann an manchen Pflanzen Mißbildungen an diesen Ersatztrieben auftreten. Weiterhin konnte BLARINGHEM auch zeigen, daß in der Nachkommenschaft von Samen von solchen mißbildeten Zweigen ein auffällig hoher Prozentsatz von Pflanzen schon spontan, d. h. ohne selbst verletzt zu sein, Mißbildungen aufweist.

Das sieht ganz so aus, als ob eine Vererbung der Modifikationen (der durch die Verletzung hervorgerufenen Mißbildung) stattgefunden hätte, dennoch ist der Schluß nicht zulässig. In jedem Maisfeld stecken sehr viele verschiedene „Linien“, die noch dazu bunt durcheinander gekreuzt sind, es sind unter hunderten von Pflanzen keine zwei einander erblich gleich, das werden wir später noch bei Besprechung der Bastardierungsgesetze kennen lernen. Diese erblich verschiedenen Individuen neigen schon von vornherein sehr verschieden stark zu Ausbildung von Mißbildungen. Wenn nun BLARINGHEM findet, daß Pflanzen, die auf Verletzung besonders stark durch Ausbildung von Anomalien reagiert haben, auch in der Nachkommenschaft besonders viele Mißbildungen aufweisen, so sagt das nur, daß die Neigung zur Ausbildung von Anomalien, welche die Mutterpflanze schon hatte, auch vererbt wird. Es wird also nicht eine neu auftretende Modifikation (die Anomalie) vererbt, sondern die schon vor der Verletzung vorhandene und nur erst durch sie erkennbar gewordene Neigung zur Bildung von Anomalien.

Auch bei Protozoen hat man vielfach Beobachtungen gemacht, die als Vererbung von Modifikationen gedeutet werden. Man hat z. B. gefunden, daß in mit Chinin behandelten Menschen Rassen von Malaria-Plasmodien entstehen, welche besonders widerstandsfähig gegen Chinin sind. Auch hier liegt es natürlich viel näher, anzunehmen, daß die einzelnen Rassen von Malaria-Plasmodien ungleich widerstandsfähig

gegen Chinin sind und daß durch die Chininbehandlung eines mit Malaria infizierten Menschen nun einfach eine schon vorher existierende sehr widerstandsfähige Rasse reingezüchtet wird.

Eine Menge von Angaben gibt es ferner, die besagen, daß Rassen von Pilzen und Bakterien sich an bestimmte Gifte gewöhnen und ihre Widerstandsfähigkeit dann auch auf ihre Nachkommen vererben können. Auch hier ist in allen Fällen, wo eine Vererbung vorzuliegen scheint, nirgends mit wirklich reinem Ausgangsmaterial gearbeitet worden, es kann sich immer um eine Selektion von schon existierenden Sippen gehandelt haben, die eine Vererbung von Modifikationen vortäuscht wie in dem früher S. 42 besprochenen Selektionsversuch mit einer Bohnen-Population. Auch hier liegt ein aussichtsreiches Gebiet für exakte experimentelle Arbeit.

So hatten z. B. ENGELMANN u. GAIDUKOW gefunden, daß *Oscillaria*-Kulturen in farbigem Lichte im allgemeinen eine Komplementär-Färbung zu dem gerade verwendeten Licht annehmen, und daß sie diese neue Farbe bei Kultur in weißem Lichte dann beibehalten. Eine Nachuntersuchung durch SCHINDLER, die mit Reinkulturen einer *Oscillaria*-Sippe angestellt worden sind, hat aber ein völlig anderes Ergebnis. Zunächst ist von dem regelmäßigen Auftreten einer Komplementärfarbe nicht die Rede, und eine Vererbung von den durch Licht- und andere Einflüsse erzielten Farbänderungen findet nicht statt. Dabei haben gerade diese ENGELMANN-GAIDUKOWschen Versuche lange Zeit in der Literatur eine große Rolle als Beweise für die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ gespielt!

In analoger Weise hat erblich nicht einheitliches Ausgangsmaterial sehr viele andere Fehlschlüsse verursacht. Die zitierten Beispiele genügen aber wohl, um diese Fehlerquelle zu kennzeichnen.

Vorlesung IV

Die Erblichkeit der Modifikationen II.

Wohl ebenso viel Unheil wie durch unreines, d. h. erblich nicht einheitliches Ausgangsmaterial ist in Versuchen über die „Erblichkeit“ von Modifikationen durch eine zweite Fehlerquelle angerichtet worden.

Es ist sehr oft übersehen worden, daß aus verschiedenen Ursachen eine Modifikation auch noch eine, in manchen Fällen auch noch einige Generationen „nachwirken“ kann. Woran das liegt, sei an einigen Beispielen gezeigt.

Sehr durchsichtige Fälle von Nachwirkungen hat JENNINGS bei seinen *Paramaecium*-Versuchen beobachtet. Er fand unter anderem in

seinen Kulturen ein Individuum, das, wie in Fig. 21 dargestellt, einen eigentümlichen hornförmigen Fortsatz aufwies. Bei der Teilung dieses Individuums erhielt nur die eine Tochterzelle dieses Horn, die andere war völlig normal und hatte auch weiterhin eine völlig normale hornlose Nachkommenschaft. Die andere Tochterzelle, die das Horn mitbekommen hatte, fing an, es zurückzubilden, aber auch als sie schon zur nächsten Teilung schritt, war das Horn noch vorhanden, und erst nach fünf Teilungen war es zurückgebildet. Wir haben hier also den Fall, daß eine Modifikation — das Horn — die aus nicht näher bekannten Ursachen (Verletzung oder ähnliches) entstanden war, unter veränderten (d. h. hier wieder normalen) Kulturbedingungen wieder verschwand, aber die Zellteilungsfolge ist hier so rasch, daß bis zur völligen Ausgleichung der Modifikation bereits fünf Teilungen erfolgt sind. Selbstverständlich ist eine solche „Nachwirkung" einer Modifikation auf einige weitere Generationen keine Vererbung in unserem Sinne. In anderen Fällen geht die Rückbildung einer solchen lokalen Mißbildung noch langsamer vor sich. JENNINGS konnte einmal ein ähnliches Horn, das auch immer nur der einen Zellhälfte mitgegeben wurde, durch 22 Teilungen hindurch verfolgen.

Eine im wesentlichen analoge Nachwirkung einer Modifikation, aber keine Vererbung, ist leicht bei *Bacillus prodigiosus* zu beobachten.

Kultiviert man diesen Spaltpilz auf einem reichlich stärkehaltigen Substrat — etwa auf Brot oder auf Kartoffelscheiben — bei Zimmertemperatur, so bildet er einen dunkelblutroten Farbstoff. Kulturen dagegen, die bei 30—35° C gehalten werden, wachsen weiß. Bringt man eine solche farblose Wärmekultur in Zimmertemperatur, so fangen die Bazillen nicht sofort mit der Produktion der roten Farbe an, sondern es vergehen Stunden, oft sogar Tage. Nach dieser Zeit, während welcher aber bereits sehr zahlreiche Zellteilungen erfolgt sind, tritt erst die Farbstoffbildung auf. Also auch hier dauert es mehrere Generationen, ehe die bei der hohen Temperatur unterdrückte Farbstoffbildung wieder voll in Gang kommt.

Eine jede Modifikation braucht eben eine gewisse Zeit und diese Zeit kann länger sein, als die Dauer einer Generation, besonders gilt das für die sich so rasch vermehrenden niedersten Organismen.

Eine Nachwirkung kann aber auch bei höheren Organismen vorkommen.

Man kann eine Bohnenpflanze halb verhungern und vertrocknen lassen, so daß sie gerade eben noch einige runzelige und kleine Samen entwickelt. Die Samen werden dann Keimpflanzen geben, die in der ersten Zeit ihrer Entwicklung, wo sie nur von den von der Mutter mitbekommenen Vorräten leben, sehr schlecht ernährt sind, sie entwickeln sich infolgedessen zu deutlich schwächlicheren Bohnenpflanzen als die unter sonst gleichen Verhältnissen großgezogenen Nachkommen einer nicht mißhandelten Pflanze der gleichen Linie. Daß hier keine „Vererbung der individuellen Modifikation" der Mutterpflanze vorliegt, ist

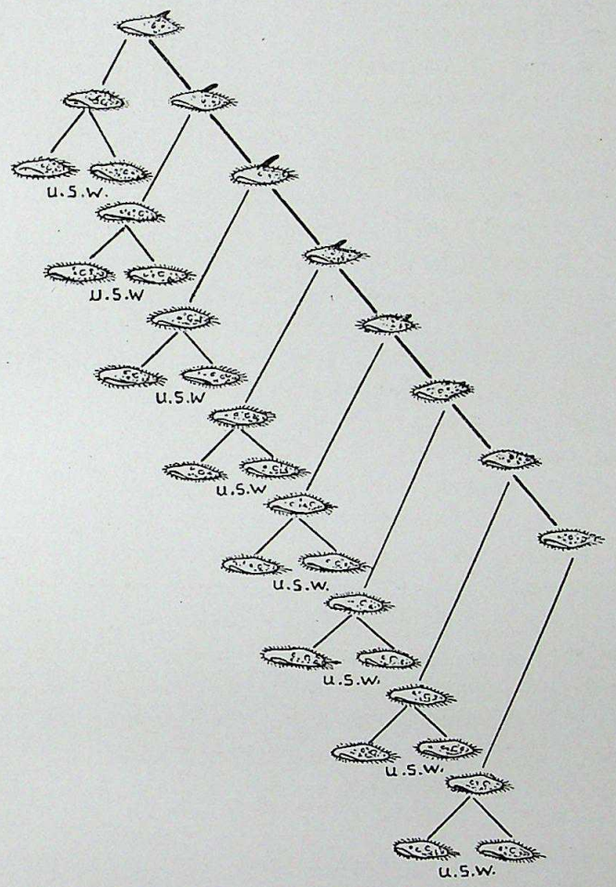


Fig. 21 (nach JENNINGS, schematisiert). Deszendenz eines eigentümlich „gehörnten" Individuums. Das als eine Modifizierung aufzufassende Horn geht immer auf die eine von den beiden Tochterzellen über und verschwindet erst in der 5. Generation.

klar, es haben nur die gleichen ungünstigen Ernährungsverhältnisse, welche die Mutter schon beeinflußt haben, auch noch auf deren Kinder in ihrem ersten Entwicklungsstadium eingewirkt. Eine Generation später ist bei den Bohnen die Nachwirkung ausgeglichen.

Ganz instruktive ähnliche Versuche kann man mit Radieschen *Raphanus sativus* anstellen. Junge Radieschenpflanzen, die schlecht

ernährt werden, durch zu engen Stand, Wassermangel und ähnliches — bilden keine Radieschen aus, sondern schießen frühzeitig in Blüte.

Läßt man eine solche frühaufgeschossene Radieschenpflanze auch noch während der Blüte und der Samenreife stark hungern, so daß sie nur gerade eben noch einige kümmerliche nährstoffarme Samen entwickeln kann, so bekommt man aus diesen Samen zu einem großen Teil Pflanzen, die gleich aufschießen, auch wenn man die Keimlinge nicht besonders schlecht behandelt. Der Zusammenhang ist aber auch hier völlig klar. Diese Pflanzen leiden in ihrem ersten Entwicklungsstadium Hunger wegen des fast völligen Fehlens von Reservestoffen, trotz guter Behandlung und schreiten deshalb bald zur Blüte, die schlechte Ernährung der Mutter hat eben auch hier noch die Kinder direkt mit betroffen.

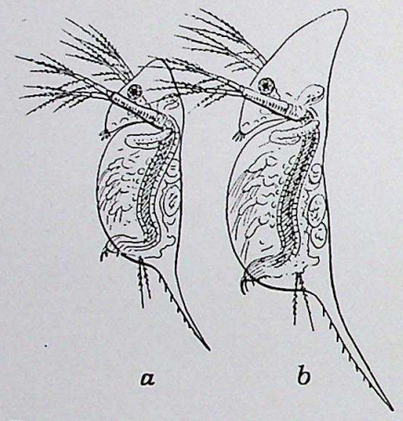


Fig. 22. Zwei ♀ Individuen der gleichen reinen Linie von *Hyalodaphnia cucullata*. a bei minimalen, b bei optimalen Kulturbedingungen [etwas schematisiert nach WOLTERECK].

Sehr viel auffälliger sind Nachwirkungen von Modifikationen bei den höheren Tieren. Das ist verständlich, wenn man daran denkt, daß zunächst bei allen lebend gebärenden Tieren die Embryonen einen ganz wesentlichen Teil ihrer Entwicklung und gerade den, in welchem sie ganz besonders stark modifizierbar sind, im Mutterleibe durchlaufen. Ferner aber sind auch ganz offenbar bei den meisten nicht lebend gebärenden Tieren, die Eier zur Zeit der Eiablage quasi „vorgreifend“ sehr viel weiter entwickelt, als etwa eine Eizelle der höheren Pflanzen zur Zeit der Befruchtung. Ein tierisches Ei hat vor der Befruchtung schon eine ganze Anzahl von Entwicklungsprozessen eingeleitet, es sind bestimmte „organbildende Substanzen“ (RABL), „organbildende Bezirke“ im Eiplasma ausgebildet. Also auch wenn die Eier als solche abgelegt werden, und wenn die Embryonalentwicklung außerhalb des Muttertieres verläuft, so ist doch zum mindesten die ganze, bei den meisten Tieren sehr beträchtliche und für die spätere Embryoentwicklung sehr wichtige Reifung und Ausgestaltung des hochorganisierten Eies noch in der Mutter vor sich gegangen, und also unter Umständen auch unter den die Mutter modifizierenden extremen Außenbedingungen. Daß Außenbedingungen, welche die Mutter modifizieren, auch die Kinder noch etwas beeinflussen, ist in solchen Fällen durchaus verständlich.

Sehr deutliche in diesem Sinne zu deutende Nachwirkungen hat R. WOLTERECK an Daphniden beobachtet. Bei diesen kleinen Planktonkrebschen wird die Körperform sehr stark durch die Temperatur, durch die Art der Ernährung u. ä. beeinflußt, besonders leicht modifizierbar ist die Höhe des Kopfes. Fig. 22 stellt 2 Weibchen der gleichen Linie von *Hyalodaphnia cucullata* dar, von denen das linke (a) aus einer Kultur von 10° C und knapper Nahrung, das rechte (b) aus einer Kultur im warmen Gewächshaus mit reichlicher Ernährung stammt. Dargestellt sind eben ausgeschlüpfte junge Tiere.

WOLTERECK fand nun, daß auch die Nachkommen von Tieren, die unter ungünstigen Bedingungen gehalten waren, deutlich kurzköpfiger waren als die mit ihnen unter den gleichen Verhältnissen gehaltenen Nachkommen gut behandelter Tiere. Auch die nächste Generation war noch etwas kurzköpfiger, aber in der 3. Generation war die Nachwirkung verschwunden. Das sei an einem der WOLTERECKschen Versuche demonstriert: Amputiert man einem Weibchen die eine Antenne, so kann es schlecht schwimmen und leidet deswegen Hunger. Die Eier dieses Weibchens werden entsprechend auch schlecht mit Nährstoffen versehen und die Nachkommen solcher amputierten Weibchen sind deshalb klein und kurzköpfig (Fig. 23b), auch die nächste Generation — Nachkommen von weiterhin optimal ernährten solchen Kurzköpfen — ist noch etwas kurzköpfig (Fig. 23, c) und erst in der 3. Generation (Fig. 23, d) erhält man wieder normale Tiere.

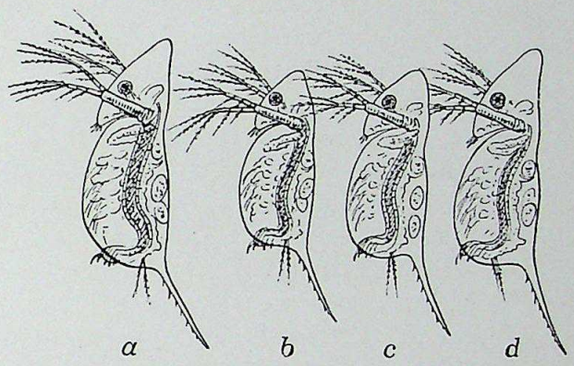


Fig. 23. *Hyalodaphnia cucullata*.
a Typus der Nachkommen unverletzter Weibchen. b Nachkomme (durch parthenogenetische Vermehrung entstanden) eines Weibchens, dem eine Antenne amputiert war und dessen Eier infolgedessen schlecht ernährt wurden. c Nachkomme (wieder parthenogenetisch) eines Tieres wie bei b. d Nachkomme eines wie c. Erst in der dritten Generation ist demnach die Helmhöhe wieder „normal“ [etwas schematisiert nach WOLTERECK].

In dieser Weise sind wohl auch die Beobachtungen zu verstehen, die SUMNER bei Modifikationsversuchen mit Mäusen gemacht hat.

Wie schon früher erwähnt, wird die Schwanzlänge der Mäuse unter anderem durch die Außentemperatur beeinflußt. SUMNER fand nun folgendes: Wurde eine große Anzahl Mäuse unter durchschnittlich 21° C

und eine Anzahl anderer im übrigen gleichartiger Tiere unter durchschnittlich 5° C groß gezogen, so hatten die Wärmemäuse, abgesehen von anderen Unterschieden z. B. auch einen etwas (im Maximum bis zu 30%) längeren Schwanz als die Kältemäuse.

Weiterhin wurden nun die Nachkommen der Kältemäuse und der Wärmemäuse unter völlig gleichen Außenbedingungen gezogen, und es zeigte sich, daß trotzdem die Nachkommen der Wärmemäuse einen im Durchschnitt etwas längeren Schwanz hatten als die unter den gleichen Bedingungen aufgezogenen Nachkommen der Kältemäuse.

Die trächtigen Weibchen der Wärmemäuse sowohl wie der Kältemäuse wurden dabei warm bezw. kalt gehalten bis wenige Tage vor der Geburt der nächsten Generation. Es hat also diese Generation im Mutterleibe während ihrer Embryonalentwicklung selber noch unter den Bedingungen gestanden, welche die Elterngeneration modifiziert haben.

Man könnte nun vielleicht den Einwand machen, daß von einer direkten Modifikation der im Uterus befindlichen nächsten Generation durch die Temperatur, der die Muttertiere ausgesetzt waren, gar keine Rede sein kann, weil die Mäuse eine von der Außentemperatur unabhängige Eigenwärme haben. Der Einwand ist nicht stichhaltig, denn „direkt“ kann die Temperatur die Länge eines tierischen Organs sicher nicht beeinflussen, da liegt vielmehr überall eine lange Kette von Reaktionen dazwischen. Daß auch die Modifikation der Schwanzlänge und die übrigen Modifikationen, welche die Temperatur auslöst, nicht direkt verursacht werden, muß man schon daraus entnehmen, daß überhaupt eine Modifikation der ersten Generation erfolgt, denn diese Tiere haben ja auch ihre selbstregulierte konstante Temperatur, und trotzdem werden sie modifiziert. Wenn also die Wirkung der Temperatur auf die Länge eines Organs sicher nur auf ganz indirektem Wege erfolgt, dann kann natürlich die Endwirkung auf die im Uterus liegenden Embryonen eine ganz analoge sein, wie auf die scheinbar direkt modifizierten Elterntiere[1]).

Genau die gleiche Sachlage haben wir auch bei einer Reihe von anderen ähnlichen Fällen von scheinbarer Vererbung von Modifikationen, z. B. bei den Farbenmodifikationen von Schmetterlingen, welche im

[1]) Wie man sich diese indirekte Wirkung vorstellen muß, wissen wir nicht. Z. B. könnte die Sache ja so liegen, daß hohe Außentemperatur einen geringen Verbrauch von Nahrung für die Erzeugung von Eigenwärme bedinge, und daß deshalb mehr Nahrung für das Wachstum bestimmter Organe übrig bliebe. Und ein solches Plus an Nahrung käme natürlich auch den im Uterus befindlichen Föten zugute. Selbstverständlich soll dieses Beispiel nur dazu dienen, die Sache einigermaßen vorstellbar zu machen, in Wirklichkeit wird die Reaktionskette eine sehr viel kompliziertere sein.

Puppenstadium hohen oder niederen Temperaturen ausgesetzt waren, und wo auch vielfach die nächste — selbst im Puppenstadium nicht mehr unter extremen Temperaturbedingungen gezogene — Generation noch eine Nachwirkung der Bedingungen zeigt, welche auf die Eltern eingewirkt haben. Über sehr weitgehende Nachwirkungen in einer großen Zahl von Versuchen hat KAMMERER berichtet. KAMMERER änderte z. B. bei seinen Versuchstieren bestimmte Instinkte und Gewohnheiten und fand, daß die Nachkommen so veränderter Eltern ebenfalls in analoger Weise modifiziert waren, ohne daß die Versuchsbedingungen fortgedauert hatten. Leider hat KAMMERER über seine Versuche zwar sehr zahlreiche, besonders viele „populäre“ Abhandlungen veröffentlicht, aber alle seine Veröffentlichungen, auch die nicht populär gehaltenen Hauptarbeiten, schweigen sich über eine ganze Reihe wichtiger Dinge, vor allem über die Beschaffenheit und Variabilität des Ausgangsmaterials, über die Zahl der Tiere, mit denen die Versuche ausgeführt worden sind, u. ä. völlig aus. Ob ungewöhnlich starke „Nachwirkung“ vorliegt, ob ganz unreines Ausgangsmaterial und unbewußte Selektion mitgespielt hat, oder welche Fehler sonst mit unterlaufen sind, ist infolge der summarischen Publikationsweise KAMMERERS nicht zu entscheiden. Es wäre dringend erwünscht, daß diese Versuche, die viel Staub aufgewirbelt haben, von anderer Seite in einwandfreier Weise wiederholt würden.

Sehr auffällig sollen nach einer heute ganz allgemein verbreiteten Anschauung Nachwirkungen auch beim Menschen sein. Alkoholismus z. B., d. h. eine chronische Alkoholvergiftung der Eltern soll sehr stark die Beschaffenheit der Kinder beeinflussen. Eine solche Nachwirkung wäre ja nicht unerwartet, aber trotzdem ist ein sicherer Beweis, daß die Nachwirkung des Alkoholismus der Eltern auf die Kinder so sehr groß sei, nicht erbracht. Man vergißt eben sehr häufig, daß Alkoholismus selber schon auf einer „ererbten psychischen Minderwertigkeit“ basiert, und solche Eltern vererben dann diese Minderwertigkeit auch weiter. Das ist aber natürlich keine Nachwirkung einer Modifikation. Ferner rührt die Minderwertigkeit der Nachkommen von Potatoren häufig daher, daß eben wegen der Trunksucht der Eltern die Kinder unter sehr schlechten hygienischen und sozialen Verhältnissen sich entwickelt haben.

Daß sehr starke chronische Alkoholvergiftungen der Mutter sowohl wie des Vaters Mißbildungen der Nachkommenschaft bewirken, ist wohl zweifellos. Besonders CH. R. STOCKARD hat hierüber in neuester Zeit sehr interessante Versuche gemacht. Wie weit aber hierbei Änderungen des Idioplasmas, d. h. künstlich durch den Alkohol ausgelöste Mutationen mitspielen, ist noch fraglich. Wir werden hierauf in der Vorlesung über die Mutationen noch zurückzukommen haben.

Ebenfalls nicht um eine Vererbung, sondern um eine den bisher besprochenen Fällen ähnliche Pseudovererbung handelt es sich, wenn von einem Muttertier die Immunität gegen bestimmte Toxine auch auf die Kinder übergeht. So fand z. B. EHRLICH, daß man Mäuse durch allmähliche Gewöhnung an immer größere Dosen gegen Ricin sehr weitgehend immunisieren kann, das sonst in sehr kleinen Dosen schon rasch tödlich wirkt. Diese Immunität wird nun nach EHRLICHS Versuchen auch von der Mutter auf ihre Kinder übertragen. Kinder einer immunen Mutter und eines nicht immunen Vaters sind immun, umgekehrt aber, Kinder einer nicht immunen Mutter und eines immunen Vaters sind nicht immun. Also die Übertragung erfolgt nur durch die Mutter. Offenbar beruht hier die „Vererbung“ der Immunität einfach darauf, daß die Kinder von der Mutter her einen gewissen Vorrat von Antitoxinen mitbekommen. Diese Immunität ist auch nur von beschränkter Dauer. Von einer Vererbung, so wie wir den Begriff definieren, ist eine derartige Antitoxin-Übertragung ganz prinzipiell verschieden.

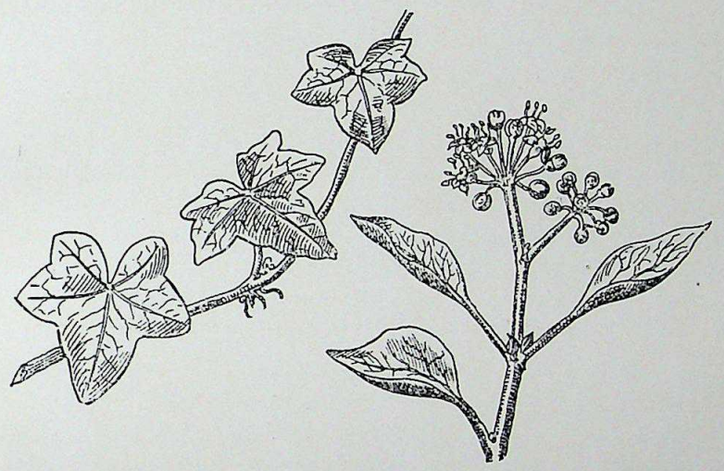
Auch bei Pilzen hat man ähnliche Beobachtungen gemacht.

So ist es z. B. eine bekannte Erscheinung, daß manche Schimmelpilze sich an stark konzentrierte Salzlösungen gewöhnen können (PULST, v. MEYENBURG u. a.). Man kann z. B. den gewöhnlichen Pinselschimmel *(Penicillium glaucum)* dazu bringen, daß er auf einer 20%igen Kochsalzlösung, die natürlich nebenbei auch noch die nötigen Nährstoffe enthalten muß, ganz gut wächst. Bringt man *Penicillium* ganz unvermittelt aus einer nur Spuren Kochsalz enthaltenden Nährlösung in eine stark konzentrierte, so wird es dadurch stark geschädigt, unter Umständen sogar getötet. Steigert man aber den Salzgehalt der Nährlösung allmählich, dann erfolgt die Gewöhnung. Nun sind aber auch Sporen von einem *Penicillium*, das an Kochsalz gewöhnt war, noch resistent gegen Kochsalz, sie keimen in einer 20%igen Kochsalzlösung gut aus, was gewöhnliche *Penicillium*-Sporen nicht tun. Es wird also danach anscheinend die erworbene Resistenz gegen Kochsalz vererbt. Hier beruht aber die Gewöhnung sehr wahrscheinlich darauf, daß die erhöhte Konzentration des Salzes in der Nährlösung den Pilz veranlaßt, eine „größere Menge osmotischer Substanz zu erzeugen, und zwar so, daß die Zelle das Übergewicht behält“ (DETTO). Ferner aber ist es sehr wahrscheinlich, um mit demselben Autor zu sprechen, „daß dieselbe Regulation auch von den jungen Sporangien ausgeführt wird, und auch diese Sporen dadurch eine gleichartige Anreicherung mit solchen Substanzen erfahren. Es ist deshalb keineswegs auffallend, wenn die Sporen solcher Pilzrassen, die bereits unter höheren Konzentrationen gelebt haben, bei weiter gesteigerter Konzentration besser keimen als andere aus normaler Nährlösung.“ — Danach läge natürlich auch hier keine

„Vererbung“ vor, sondern nur ein Prozeß, der etwa der Übermittelung von Antitoxinen von der Mutter auf die Kinder analog wäre.

Diese erworbene Resistenz dauert dementsprechend auch nur eine gewisse Zeit, geht nach den Versuchen von PULST ungefähr innerhalb der gleichen Zeit verloren, innerhalb deren sie erworben worden ist.

Eine dritte Fehlerquelle, die gerade in neuster Zeit viel Unheil angerichtet hat, besteht darin, daß außer durch Modifizierung kleine individuelle Unterschiede, die ganz wie Modifikationen anmuten, bei allen Fremdbefruchtern auch durch Neukombination von ererbten Rassenunterschieden entstehen. Wir werden diese Fehlerquelle aber erst später



a b

Fig. 24. Efeu, *Hedera Helix*. a Jugendsproß. b blühreifer Sproß.

besprechen können, wenn wir die Vererbungserscheinungen bei Rassen- und Arten-Kreuzungen kennen gelernt haben.

Eine vierte Fehlerquelle endlich, die aber noch sehr wenig untersucht ist, besteht darin, daß einzelne Modifikationen für eine gewisse begrenzte Zeit „fest induziert“ sein können. Ganz klare Beispiele dafür kennt man in größerer Zahl bei höheren Pflanzen, sehr zahlreiche und praktisch wichtige Beispiele kennt man auch von Mikroorganismen. Betrachten wir zunächst derartige induzierte Modifikationen oder Transformationen, wie REICHENBACH, oder Dauermodifikationen, wie JOLLOS sie bei Mikroorganismen nennen, bei höheren Pflanzen: Junge Efeupflanzen tragen ausschließlich Zweige wie der in Fig. 24a dargestellte. Wenn eine solche Efeupflanze auf dem schattigen Waldboden kriechend weiterwächst, bleiben die Zweige Jahrzehntelang so. Man kann auch die Zweige abschneiden und als Stecklinge behandeln,

sie bewurzeln sich leicht und wachsen immer in der gewohnten Weise weiter. Wenn aber ein Efeustock an einem Baum oder an einer Mauer emporwächst, so daß seine Zweige Wasser und Nährsalz nur von einem Hauptstamm zugeführt bekommen und dabei selbst hoch in die Luft und das Licht ragen, so erfolgt unter den neuen Verhältnissen eine eigentümliche Modifizierung, sie nehmen die in Fig. 24 b dargestellte Form an und tragen nun alljährlich Blüten und Früchte.

Die Umwandlung der „Jugendform“ in die „Altersform“ erfolgt keineswegs etwa, wie man nach diesen Benennungen glauben könnte, in einem bestimmten Alter, es sind vielmehr ausschließlich die eigenartigen Ernährungsverhältnisse der Endzweige eines alten Efeustockes, welche diese Umstimmung, diese Modifizierung des ganzen Wuchses hervorrufen.

An sich ist daran nichts Unerwartetes, daß diese Zweige durch die andersartigen Bedingungen, unter denen sie jetzt leben, auch in ihrer Form modifiziert werden. Auffällig ist aber, daß, wenn ein Efeuzweig einmal diese Form angenommen hat, er sie dann auch in seinem ganzen Zuwachs und in seiner vegetativen Nachkommenschaft beibehält. Er tut das auch, wenn man ihn abschneidet und auf einen jungen kriechenden Efeustock aufpfropft oder wenn man ihn als Steckling selbständig macht. Solche Stecklinge wachsen zu meterhohen Bäumchen mit kräftigen Stämmen aus, die völlig anders aussehen als eine normale Efeupflanze und gelegentlich im Handel als *Hedera Helix „var. arborea“* zu haben sind. Samen solcher als Bäume gewachsener Efeustöcke geben aber wieder kriechende zweizellige beblätterte Pflanzen.

Völlig fest wird diese Modifikation auch bei vegetativer Vermehrung nicht beibehalten. Vor allem bei sehr guter Ernährung und reichlicher Wasserversorgung schlagen immer wieder einzelne Knospen zur Jugendform zurück.

Auch bei vielen anderen Pflanzen kommen entsprechende Umstimmungen der Sproßvegetationspunkte vor. So gibt es kletternde *Ficus*-Arten, von denen man sowohl Stecklinge von den kriechenden Jugendzweigen, wie von den ähnlich wie bei *Hedera Helix arborea* geformten Alterszweigen nach Europa brachte. Die beiden daraus erwachsenen Pflanzen waren so gänzlich voneinander verschieden, daß man lange Zeit glaubte, es seien zwei verschiedene Pflanzenspezies.

Analoge Erscheinungen zeigen sehr viele Bäume, wenn auch die morphologischen Unterschiede nicht so auffällig sind wie beim Efeu.

Auch die allen Botanikern vertraute Erscheinung, daß bei vielen Bäumen, bei denen eine Differenzierung von Achsen 1., 2. u. 3. Ordnung erfolgt ist, die Vegetationspunkte der einzelnen Achsen bei vegetativer

Vermehrung den Typus der betreffenden Achse beibehalten, gehört wohl hierher; z. B. bei *Araucaria*, der bekannten häufig im Zimmer kultivierten südamerikanischen Conifere, haben wir die senkrecht emporwachsende Achse 1. Ordnung — den Hauptstamm — daran sitzen horizontal abstehend die Achsen 2. Ordnung und diese tragen seitlich in 2 Reihen die Achsen 3. Ordnung. Schneidet man nun eine Achse 2. Ordnung ab und macht daraus einen „Steckling“, so wächst diese Stecklingspflanze zu einem sonderbaren fächerartigen Gebilde aus, behält also den Wuchstypus einer Achse 2. Ordnung dauernd bei. „Gesteckte“ Achsen 3. Ordnung wachsen unverzweigt zu meterlangen wunderlichen Gebilden heran.

Es wäre nun aber völlig verkehrt, hier von einer Vererbung einer Modifikation zu reden. Wenn man eine solche Umstimmung der Vegetationspunkte als eine Ernährungsmodifikation auffaßt, was man mit einer gewissen Berechtigung tun kann, dann muß man eine solche bei vegetativer Fortpflanzung konstant bleibende Modifikation als eine fest induzierte Modifikation bezeichnen.

Worauf die „Induktion“ beruht, ist vorläufig nicht zu sagen, durch exakte Versuche dürfte der Zusammenhang hier aber klar zu legen sein.

In sehr vieler Hinsicht analoge Erscheinungen spielen, wie besonders JOLLOS gezeigt hat, eine große Rolle bei vielen Mikroorganismen, wie Bakterien und Protozoen.

So konnte JOLLOS bei seinen Versuchen über die Modifizierbarkeit der Giftfestigkeit von *Paramaecium*, von denen wir vorhin auf S. 37 schon gehört haben, beobachten, daß die Widerstandsfähigkeit eines Klons von *Paramaecium caudatum* innerhalb gewisser Grenzen modifizierbar ist. Durch Kultur eines Klons in einer gerade noch ertragenen Giftlösung (von arseniger Säure) wird die Giftfestigkeit, ähnlich wie wir es vorhin schon für manche Pilze gehört hatten, etwas erhöht. Diese als Modifikation aufgetretene höhere Giftfestigkeit geht im allgemeinen wieder verloren, wenn Nachkommen der giftfesten Tiere in giftfreiem Wasser gehalten werden.

Ganz anders war aber das Verhalten von so giftfest modifizierten Tieren in anderen Versuchen, die am besten im wesentlichen mit JOLLOS' eigenen Worten geschildert werden können.

„Bei langdauernder Einwirkung wechselnder und gelegentlich für kurze Zeit auch über die Grenzdosis gesteigerter Konzentrationen des Giftes wurde in einer Anzahl von Fällen bei verschiedenen Linien recht erhebliche Giftfestigung erzielt. Und zwar steigerte sich die Resistenz meist schrittweise, kam aber in einem Falle auch auf einmal zustande. Während die Ausgangslinien stets bei einer Konzentration von 0,8 bis 1,1 : 100 der verwandten Lösung arseniger Säuren innerhalb 48 Stunden

eingingen, konnten sie späterhin noch bis 5 : 100 vertragen, ohne erkennbar geschädigt zu werden".

Diese Modifikation der Giftfestigkeit bleibt nun aber auch bei Kultur in giftfreien Medien erhalten, aber nicht dauernd und auch nur bei vegetativer Vererbung.

„Wird nämlich die Beobachtung der veränderten Stämme genügend lange fortgesetzt, so kann man schließlich — wenn auch meist erst nach geraumer Zeit — schon unter normalen Bedingungen und bei rein vegetativer Vermehrung eine allmähliche Rückkehr zur Ausgangsnorm nachweisen. So behielt z. B. ein Stamm (B_1), der bis gegen 5 : 100 der benutzten Lösung arseniger Säure gefestigt worden war (während die Ausgangslinie B bereits durch 1,1 : 100 stets abgetötet wurde), diese Resistenz bei arsenfreier Kultur während 7 Monaten unverändert bei. Anders wurde dies jedoch im achten Monat; jetzt gingen Proben aus der Kultur unter sonst gleichen Bedingungen bei dieser Konzentration regelmäßig ein, vertrugen aber noch 4 : 100, dann aber ging die Giftfestigkeit immer weiter und schneller zurück: Nach $9^1/_2$ Monaten betrug die „maxima-tolerata"-Dosis nur mehr 2,5 : 100, nach $10^1/_2$ Monaten endlich 1 : 100. Es war also wieder der Zustand der Individuallinie B, der Ausgangslinie von B_1 erreicht und wurde dann dauernd weiter beibehalten. — In gleicher Weise, nur in etwas kürzerer Zeit, ging auch die Giftfestigkeit aller anderen Stämme im arsenfreien Medium verloren, ohne daß dabei geschlechtliche Vorgänge mitspielten.

Beschleunigen lassen sich diese Rückbildungen durch tiefgreifende äußere Einwirkungen: Bei einem 3,5 : 100 gefestigten Stamme wurde ein Teil in normaler Kultur gehalten, ein anderer einem häufigen und schroffen Wechsel der Ernährungs- und Temperaturbedingungen ausgesetzt. Die derartig behandelten Paramaecien verloren nun bereits nach 2 Monaten ihre Giftfestigkeit, während sie bei dem unter normalen Verhältnissen belassenen Teil des gleichen Stammes erst nach $3^1/_2$ Monaten zurückzugehen anfing."

Sofort verschwindet die Modifikation bei sexueller Fortpflanzung und zwar auch bei sexueller Fortpflanzung zweier Tiere, die zu dem gleichen giftfesten Klon gehören.

„Bei einem giftfesten Paramaeciumstamm, der noch eine Konzentration von 3 : 100 vertrug, während er ursprünglich durch 1 : 100 abgetötet worden war, traten nach 1 Monat arsenfreier Kultur vereinzelte Konjugationspärchen auf, die von den übrigen Infusorien getrennt weitergezüchtet wurden. Es ergab sich nun, daß die aus den Exkonjuganten hervorgegangenen Kulturen ihre Giftfestigkeit sofort und mit einem Schlage verloren hatten. Schon bei der ersten Prüfung (2 Wochen nach der Konjugation), und ebenso bei allen

späteren, wurden sie, ganz wie die Ausgangslinie, durch eine Konzentration von 1 : 100 wieder abgetötet, während der andere Teil der Infusorien, der keine Konjugation durchgemacht hatte, erst nach weiteren 3 Monaten, und dann allmählich, ganz entsprechend dem oben beschriebenen Falle des Stammes B_1, die Widerstandsfähigkeit gegen arsenige Säure zurückbildete."

Völlig analoge Beobachtungen, die allerdings nicht mit einheitlichem Ausgangsmaterial angestellt waren, hatte schon früher EHRLICH mit in ähnlicher Weise giftfest gemachten, für Mäuse pathogenen Trypanosomen veröffentlicht. Diese Trypanosomen zeigen einen „Wirtswechsel", Zwischenwirt ist eine Laus, nur in der Laus erfolgt die sexuelle Fortpflanzung, und EHRLICH konnte feststellen, daß die erworbene Giftfestigkeit bei Überimpfung von Maus zu Maus, d. h. bei nur vegetativer Vermehrung jahrelang beibehalten wurde, auch wenn kein Arsen mehr zur Verwendung kam. Die Giftfestigkeit des betreffenden Trypanosomenstammes verschwand aber sofort nach „Passage" dieses Stammes durch die Laus, d. h. nach geschlechtlicher Fortpflanzung.

Sehr wahrscheinlich ist ein großer Teil der als „Mutationen" bei Bakterien beschriebenen Erscheinungen in analoger Weise zu verstehen. Das gleiche gilt für die viel diskutierten Vorgänge der Virulenzänderung der Bakterien und für die Gewöhnung von Protozoen (Trypanosoma z. B.) an bestimmte Gifte.

Um ähnliche Erscheinungen handelt es sich auch sehr wahrscheinlich bei der „Gewöhnung" vieler parasitärer Bakterien an bestimmte Tier- oder Pflanzenarten. — Ganz instruktiv sind in der Hinsicht Versuche, die mit den Knöllchenbakterien der Leguminosen häufig angestellt worden sind. Es ist Ihnen wohl bekannt, daß alle Leguminosen, Erbsen, Bohnen, Klee usw. an ihren Wurzeln kleine Knöllchen haben, in denen als Symbionten stickstoffassimilierende[1]) Bakterien leben. Wenn man nun versucht, Bakterien aus einer Bohnenpflanze in junge bakterienfreie Erbsenpflanzen zu übertragen, so findet man, daß sie zunächst nur recht schlecht gedeihen. Überträgt man dann aber diese schon eine längere Generationsfolge hindurch in einer Erbsenpflanze lebenden ursprünglichen Bohnenbakterien wieder auf eine junge Erbsenpflanze, dann gedeihen sie darin schon ungefähr ebenso gut wie Bakterien, die von vornherein aus Erbsenpflanzen stammen.

---

[1]) Die höheren Pflanzen können Stickstoff nur in Form von Salpeter, Ammoniak usw. aufnehmen, aber nicht in Form von freiem Stickstoff. Der ganze große N-Vorrat der Luft ist für sie also nicht verwendbar. Manche Bakterien dagegen können diesen freien Stickstoff aufnehmen und verarbeiten.

Auch die Spezialisierung gewisser Rostpilze für bestimmte Wirtspflanzen, über die besonders KLEBAHN wichtige Untersuchungen angestellt hat, dürfte vielleicht z. T. in dieser Weise zu verstehen sein.

Wir werden uns später in dem Kapitel über die Mutationserscheinungen noch einmal sehr eingehend mit diesen Dauermodifikationen, oder wie man vielleicht besser sagt, diesen induzierten Modifikationen zu befassen haben.

Fassen wir alles zusammen, was die bisherigen einwandsfreien Versuche ergeben haben, so müssen wir sagen: Eine Vererbung einer Modifikation ist bisher in keinem Falle erwiesen, alle Versuche ergeben vielmehr, daß durch eine einfache Modifizierung die für eine Sippe charakteristische und von ihr vererbte Modifizierbarkeit **nicht** verändert wird. Das Idioplasma bleibt also unberührt von der Modifizierung eines Organismus.

In diesen Diskussionen über die Frage, ob eine Vererbung der Modifikationen stattfinde, hat ein altes Schlagwort eine verhängnisvolle Rolle gespielt. Das Schlagwort von der Vererbung einer „erworbenen Eigenschaft".

Versteht man unter einer erworbenen Eigenschaft eine Modifikation in unserer Terminologie, so werden wir sagen müssen, daß eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft nicht stattfindet. Wir werden uns später in dem Kapitel über Speziesbildung noch einmal etwas näher mit diesem alten Schlagwort, das schon sehr viel Unheil angerichtet, Ströme von Tinte gekostet hat, abgeben müssen.

Vorlesung V

Die Mendelschen Spaltungsgesetze. — Beispiele von Kreuzung zweier Rassen, die sich in einem Merkmal unterscheiden. — Die Sachlage bei mehreren Unterschieden.

Seit den grundlegenden Versuchen von JOHANNSEN mit Bohnen- und Gerstenrassen wissen wir, daß auch scheinbar ganz geschlossene systematische Einheiten durchaus nicht einheitlich sind, sondern zusammengesetzt aus einer großen Zahl kleiner Einheiten, den reinen Linien.

Ganz genau in der gleichen Weise sind auch die „Spezies" der Systematiker nicht einheitlich, sondern in Wirklichkeit ist jede LINNÉsche Art ebenfalls nur ein Sammelname für eine große Zahl kleinster elementarer Arten, und vielfach sind die Zusammenfassungen größerer

oder kleinerer Gruppen von solchen kleinsten Elementararten zu einer „Art" höchst willkürlich.

Ohne Speziesbezeichnung, ohne die „Arten" der Systematiker ist es nicht möglich, Ordnung zu schaffen in der Unzahl lebender Organismen, man kann in praxi nur so vorgehen, daß man mehr oder weniger willkürlich große oder kleine Gruppen von Elementararten unter einem gemeinsamen Namen zusammenfaßt. Natürliche Einheiten sind diese Spezies der Systematiker, wie *Oscillaria sancta, Phaseolus vulgaris, Canis lupus, Antirrhinum Orontium, Papilio Memnon* usw. aber im allgemeinen nicht. Darüber muß man sich immer klar sein.

Wir haben nun schon gehört, daß die Bohnen, an denen JOHANNSEN die kleinsten elementaren Einheiten erkennen konnte, sich meist durch Selbstbefruchtung, oder wie der Fachausdruck lautet, autogam fortpflanzen. Eine Fremdbefruchtung und damit eine Kreuzung zweier reiner Linien kommt äußerst selten vor. Die reinen Linien bestehen also ganz unvermischt nebeneinander.

Ein solches dauerndes Isoliertbleiben der einzelnen Linien finden wir außer bei den autogamen auch bei allen sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzenden Organismen, z. B. bei den Bakterien, den blaugrünen Algen, vielen völlig apogamen Pflanzenarten usw. Hier kann man überall ein erblich absolut einheitliches Material sich einfach dadurch verschaffen, daß man ein einzelnes Individuum isoliert und sich vermehren läßt.

So einfach und klar liegen nun aber die Verhältnisse bei den wenigsten Pflanzen und Tieren. Eine große Anzahl von Organismen, vor allem alle getrennt geschlechtlichen, sind auf Fremdbefruchtung angewiesen, sie pflanzen sich allogam fort. Die Frage ist da, wie verhält es sich mit der Vererbung bei Fremdbefruchtung, wenn sich Individuen befruchten, die zweierlei verschiedenen systematischen Einheiten angehören? Diese Frage soll uns in der heutigen Vorlesung beschäftigen.

Den Weg für ein tieferes Eindringen in das bis dahin ganz unzugängliche Gebiet der Vererbung bei Fremdbefruchtung haben die grundlegenden Entdeckungen des Augustinermönches GREGOR MENDEL gebahnt. Das Verdienst, die ganz in Vergessenheit geratenen, von MENDEL gefundenen Gesetze selbständig und unabhängig voneinander neu entdeckt zu haben, gebührt den Botanikern C. CORRENS, E. TSCHERMAK und H. DE VRIES.

Man bezeichnet häufig die von MENDEL gefundenen Gesetzmäßigkeiten als „Gesetze der Vererbung". Dieser Ausdruck ist etwas irreführend. Es sind keine „Gesetze der Vererbung" im allgemeinen, sondern nur Gesetze, die uns zeigen, wie die **Unterschiede**

zwischen zwei gekreuzten Individuen vererbt werden. Es ist vielleicht gut, das von vornherein scharf zu betonen.

Um uns mit den von MENDEL gefundenen Gesetzen vertraut zu machen, wollen wir ausgehen von einem Versuch, den jeder selbst leicht wiederholen kann, der über einen kleinen Garten verfügt.

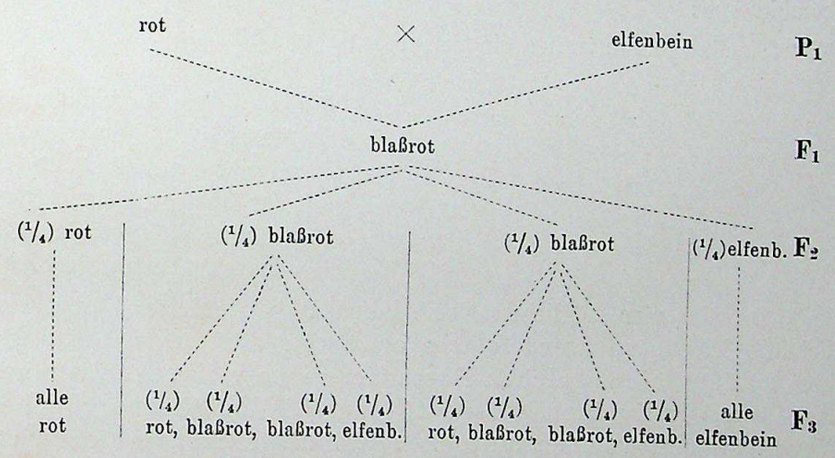
Wir kreuzen zwei Individuen von *Antirrhinum majus*, dem Gartenlöwenmaul, und zwar ein elfenbeinfarbiges aus einer konstant elfenbeinfarbigen Rasse (Taf. II, Fig. 1) und ein rotes aus einer konstant roten Rasse (Taf. II, Fig. 2). Für diese beiden Individuen wollen wir eine bestimmte Bezeichnung mit Buchstaben einführen und zwar folgendermaßen: Jede Pflanze entsteht als das Produkt der Vereinigung zweier Sexualzellen, einer männlichen und einer weiblichen. Äußerlich sind die Sexualzellen der beiden Rassen nicht unterscheidbar, trotzdem müssen sie natürlich irgendwie in ihrem Idioplasma verschieden sein. Wir wollen, um diese Verschiedenheit zum Ausdruck zu bringen, die Sexualzellen der roten Rasse mit **F**, die der Elfenbeinrasse mit **f** bezeichnen. Die durch Vereinigung zweier Sexualzellen **F** entstandene rote Pflanze soll entsprechend durch **FF**, die elfenbeinfarbige durch **ff** bezeichnet werden. Wenn wir nun einen Bastard zwischen einem roten Individuum **FF** und einem elfenbeinfarbigen **ff** erzeugen, so geschieht das dadurch, daß wir etwa eine weibliche Sexualzelle **F** sich vereinigen lassen mit einer männlichen **f**, also in der Weise, daß wir eine rote Pflanze befruchten mit Pollen einer elfenbeinfarbigen. Die Kreuzung kann, das ist ganz einerlei, auch umgekehrt vorgenommen werden. Jedenfalls erhalten wir auf diese Weise ein Individuum mit der Bezeichnung **Ff** bezw. **fF**, d. h. einen Bastard oder, wie der Terminus heißt, ein heterozygotisches (durch Vereinigung ungleichartiger Sexualzellen, „Gameten", entstandenes) Individuum. Im Gegensatz dazu heißt man ein Individuum, das durch die Vereinigung zweier gleichartiger Sexualzellen entstanden ist, homozygotisch. Ein solcher *Antirrhinum*-Bastard wird nun weder elfenbeinfarbig wie der eine Elter, noch rot wie der andere, sondern blaßrot (Taf. II, Fig. 3) blühen, er hat nur von dem einen — dem roten — Elter her die „Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe" geerbt, und das äußert sich darin, daß er eine wesentlich blassere Farbe aufweist.

Soweit ist an allem dem nichts Unerwartetes; umso auffälliger ist aber das Verhalten der Nachkommenschaft des Bastardes. Wenn wir eine Anzahl von diesen Bastarden sich untereinander befruchten lassen, oder wenn wir, was hier ohne Schaden ausführbar ist, ein Individuum mit seinem eigenen Blütenstaub befruchten, dann erhalten wir eine Nachkommenschaft, die aus dreierlei verschiedenen Individuen besteht. Ein Teil dieser Bastardkinder hat rote Blüten, genau wie der

eine Elter, ein zweiter Teil hat elfenbeinfarbige Blüten wie der andere Elter und ein dritter Teil endlich hat blaßrote Blüten. Wenn man viele solche Individuen (also Enkel der ursprünglich gekreuzten Pflanzen) großzieht, dann kann man ferner leicht feststellen, daß diese Kategorien, die roten, blaßroten und elfenbeinfarbigen Pflanzen, untereinander im Verhältnis von 1 : 2 : 1 stehen, d. h. von 100 solchen Pflanzen werden etwa 25 rot, 50 blaßrot und 25 elfenbeinfarbig sein und ganz entsprechende Verhältniszahlen wird man immer erhalten, wenn man diesen Versuch wiederholt. In einem konkreten Falle erhielt ich z. B. von 97 Pflanzen 22 rot, 52 blaßrot und 23 elfenbeinfarbig.

Die auf diese Weise gewonnenen roten Individuen erweisen sich in ihrer Deszendenz als völlig konstant, geben ausschließlich eine rote Nachkommenschaft, die elfenbeinfarbigen sind ebenfalls konstant, aber die blaßroten Individuen verhalten sich in ihrer Deszendenz genau wie der erste ursprüngliche Bastard **Ff**, d. h. „spalten" wieder auf in $^1/_4$ rote, $^2/_4$ blaßrote und $^1/_4$ elfenbeinfarbige Nachkommen.

In Form eines Stammbaumes stellt sich der Versuch folgendermaßen dar:



Man bezeichnet mit den hier an der rechten Seite beigedruckten Buchstaben P_1, F_1, F_2 folgendes: P_1 ist 1. Parentalgeneration, d. h. die ursprünglich zur Kreuzung verwendeten Individuen, F_1 ist die 1. Filialgeneration, d. h. die primären Bastarde und F_2 usw. sind die weiteren Generationen. Ganz entsprechend ist P_2 die Elterngeneration von P_1 usw.

Wie kommt nun dies alles zustande? — Die Lösung gibt die zuerst von MENDEL aufgestellte, heute zur Gewißheit gewordene Hypothese, daß jeder derartige Bastard zweierlei Arten von

Anpassung bedeutet Wandlung

Eine neue Richtung in der Vererbungslehre

Die Arten sind nicht stationäre Gebilde, wie noch der schwedische Naturforscher Linné um die Mitte des 18. Jahrhunderts annahm, sie befinden sich vielmehr in einer ständigen Evolution. Aus primitivsten Formen haben sich die Organismen zu ihrer heutigen Mannigfaltigkeit entwickelt. Diesen Gedanken vertrat zum erstenmal Jean Lamarck in seiner „Philosophie zoologique" aus dem Jahre 1809, aber erst 50 Jahre später fand der Evolutionsgedanke den großen Widerhall durch Darwins Werk „Die Entstehung der Arten". Durch natürliche oder künstliche Zuchtwahl in der freien Natur oder bei der Domestikation formen sich die Arten, die der Umwelt am besten angepaßt sind. Anpassung aber bedeutet Wandlung, also Aenderung der bisherigen Eigenschaften. Das Problem, ob diese überhaupt vererbbar sind, gehört zu den vordringlichsten in der Biologie. Es stand im Mittelpunkt der diesjährigen Tagung der Lenin-Akademie der Landwirtschaftlichen Wissenschaften in Moskau.

Die Erbmasse, die sich in den Chromosomen der Zellkerne lokalisiert, ist unwandelbar, sie bildet gewissermaßen eine Welt für sich und bleibt unabhängig von den Umweltbedingungen. Die Lebensverhältnisse könnten die Erbanlagen demnach nicht wandeln. Diese These gründet sich auf Untersuchungen des Freiburger Biologen Weismann, des Brünner Augustinerabtes Mendel und des amerikanischen Genetikers Morgan. Nach ihrer Theorie vollziehen sich Aenderungen der Erbmasse nur spontan, ohne Einfluß der Außenwelt. Hierbei handelt es sich um die sogenannten Mutationen, um plötzliche, ungerichtete Wandlungen im Erbgut, die wohl durch äußere Einflüsse wie etwa Röntgen- und Neutronenstrahlen ausgelöst, aber in der Richtung der Aenderung nicht bestimmt werden können. Danach bildet der Vererbungsprozeß ein ungelöstes Rätsel, einen von jedem Einfluß unabhängigen, fast mystischen Vorgang.

Aber mit dieser These waren Ergebnisse der Züchtungsforschung, in erster Linie die des russischen Pflanzenzüchters Mitschurin, nicht in Einklang zu bringen, denn diesem und seinen Schülern und Nachfolgern wie Lyssenko und Eichfeld gelang es, neue vererbbare Formen unter dem Einfluß von Umweltfaktoren zu züchten. Vor allem blieb bei der Weismannschen Interpretation das Problem der vegetabilen Hybriden (pflanzlicher Mischlinge) ungeklärt, deren Meister Mitschurin war. Bei der vegetativen Hybridisierung werden neue Pflanzensorten nicht durch Bestäubung, sondern durch Pfropfung gewonnen. Sie entstehen also nicht durch Vereinigung der Chromosomen, sondern die Aenderungen stammen aus der Umwelt.

Auf der Tagung der Lenin-Akademie standen sich beide Richtungen gegenüber. Zu der Genetik Weismanns und Morgans bekennen sich sowjetische Gelehrte wie Dubinin, der behauptet: „Die Genetik teilt mit vollem Recht den Organismus in zwei verschiedene Teile, das Erbplasma und das Soma (der übrige Organismus ohne Geschlechtszellen). Mehr noch, diese Teilung stellt eine ihrer Grundthesen dar, sie ist eine ihrer wichtigsten Postulate."

Den Sieg errang hier aber die Vererbungslehre Mitschurins. In seinem Referat umriß Lyssenko, der Präsident der Lenin-Akademie, die Grundsätze dieses Gelehrten, der im Laufe seines Lebens etwa 300 neue Obstsorten geschaffen hat. Die Geschlechtszellen bilden danach keine Welt für sich, sie formen sich aus den Körperzellen. Aus praktischen Forschungsergebnissen zogen Mitschurin und Lyssenko den Schluß, daß es keine unveränderliche, vom Körpergeschehen unabhängige Erbmasse gibt. Veränderungen der Körperzellen wirken sich auf die Keimzellen aus. Die Ausprägung neuer Eigenschaften im Organismus wird verursacht durch Faktoren der Außenwelt. Darum kann der Mensch die Richtung der Fortbildung bestimmen und zu denjenigen tierischen und pflanzlichen Arten kommen, die er für seine Zwecke braucht.

Mitschurin bewies durch die Praxis, daß man Pflanzen bei entsprechender Ernährung nicht nur in ihren Ernteerträgen steigern, sondern auch in ihrer Erbmasse ändern kann. Bringt man sie unter Lebensbedingungen, die den gewohnten entgegengesetzt sind, so wird ihr Erbgefüge oft bis in die letzten Strukturen hinein erschüttert. Solche erschütterten Formen bilden ein ausgezeichnetes Ausgangsmaterial für den Züchter. Denn die gelockerte Erbmasse vermag vieles aus der Umwelt zu assimilieren, was bei einer gefestigten Erbmasse nicht mehr möglich ist. Allerdings muß man zur planmäßigen Züchtung wissen, wie sich die Erbsubstanz aufbaut, und die Voraussetzungen schaffen, die die günstigste Entwicklung in der gewünschten Richtung versprechen.

Die Genetik Mitschurins zeigt den Weg der Umformung von Organismen durch die Umwelt. Aus der Praxis gewonnen, gewinnt sie wiederum den größeren Wert für die züchterische und landwirtschaftliche Praxis. Nach den Grundsätzen dieses Forschers arbeitend, haben die russischen Züchter der Welt schon eine Fülle neuer Kulturpflanzen geschenkt.

Kleine Kultur-Revue

Gedenkfeier für Paul Wegener. Bei der am Sonntag, dem 19. 9., um 11 Uhr im Deutschen Theater stattfindenden Gedenkfeier für Paul Wegener, wird die Staatskapelle unter der Leitung von Otto Klemperer spielen. Es sprechen Intendant Langhoff, Stadtrat May, Geheimrat Sauerbruch, Ernst Legal, Eduard von Winterstein, Oskar Ingenohl und Herbert Ihering, während den Film Gerhard Lamprecht und die Jugend eine Schülerin der Schauspielschule vertreten wird. Aus Dichtungen lesen Gerda Müller, Paul Bildt und Werner Hinz.

Otto Klemperer dirigiert im Rundfunk. Gustav Mahlers 2. Sinfonie („Auferstehungs-Sinfonie") gelangt am 18., 19. und 20. September, 18 Uhr, unter der Leitung von Otto Klemperer im Großen Sende-

Berl. a. d. Morgen
18. IX. 45

Sexualzellen bilde und zwar 50% „väterliche“ und 50% „mütterliche“.

Die Konsequenz dieser Theorie wollen wir jetzt im einzelnen an der Hand unseres Beispieles besprechen. Der *Antirrhinum*-Bastard **Ff** auf Tafel II, Fig. 3 bildet nach der Theorie zweierlei Arten von Sexualzellen und zwar ist die eine Hälfte davon ganz genau von der Art **F**, die also genau ebenso wie die Sexualzellen einer homozygotischen Pflanze **FF** die Fähigkeit zur Bildung roter Farbe übertragen, und die andere Hälfte seiner Sexualzellen ist genau gleich den Sexualzellen **f** der elfenbeinfarbigen Rasse **ff**. Diese Annahme, daß ein solcher Bastard zweierlei Sexualzellen bildet — zweierlei männliche sowohl wie zweierlei weibliche — und zwar zu je 50%, ist der **Kernpunkt der MENDELschen Theorie.** Alles andere ist erst sekundär und unwichtig.

Wenn wir nun unsern *Antirrhinum*-Bastard **Ff** mit seinem eigenen Blütenstaub befruchten, oder wenn wir mehrere solche Bastarde einander gegenseitig befruchten lassen, dann können die beiden verschiedenen Kategorien **F** und **f** von Sexualzellen sich in vier verschiedenen Weisen kombinieren:

Eine Eizelle **F** kann treffen ein Pollenkorn **F** und gibt ein Individium **FF**, das rot blüht,
„ „ **F** „ „ „ „ **f** und gibt ein Individuum **Ff**, das blaßrot blüht,
„ „ **f** „ „ „ „ **F** und gibt ein Individuum **fF**, das blaßrot blüht,
„ „ **f** „ „ „ „ **f** und gibt ein Individuum **ff**, das elfenbeinfarbig blüht.

Da alle vier möglichen Kombinationen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, so werden wir erwarten dürfen, daß in der Deszendenz eines solchen Bastardes diese vier verschiedenen Arten von Individuen **FF**, **Ff**, **fF** und **ff** in annähernd gleichen Verhältnissen vorkommen, d. h. daß die Nachkommenschaft zusammengesetzt sein wird aus:

1/4 Individuen, welche entstanden sind als **FF** d. h. homozygotisch konstant rot sind,
1/4 „ „ „ „ „ **Ff** } d. h. heterozygotisch blaßrote Bastarde sind.
1/4 „ „ „ „ „ **fF** }
1/4 „ „ „ „ „ **ff** d. h. homozygotisch konstant elfenbeinfarbig sind.

In Form eines Schemas pflegt man einen solchen Kreuzungsversuch folgendermaßen darzustellen:

	FF rot	ff elfenbein	Eltern- oder P_1-Generation
Keimzellen der P_1-Pflanzen	männliche alle F weibliche alle F	männliche alle f weibliche alle f	
	Ff blaßrot		Bastard- oder F_1-Generation
Keimzellen der F_1-Pflanzen	männliche 50% F, 50% f weibliche 50% F, 50% f		

[1] FF rot	[2] Ff blaßrot	Mögliche Kombinationen dieser Keimzellen d. h. theoretisch mögliche verschiedene Kategorien der 2. Bastard-Generation d. h. F_2
[3] fF blaßrot	[4] ff elfenbein	

Wir sehen also, daß die Zusammensetzung von F_2 einer solchen Kreuzung aus 1/4 rein mütterlichen, 1/4 rein väterlichen Individuen und 2/4 Bastarden auf Grund der Theorie erwartet werden muß. Die Theorie erklärt in sehr einfacher Weise die eigentümlichen Spaltungserscheinungen. Sie steht aber auch sonst so sehr im Einklang mit allen weiterhin gemachten Beobachtungen, daß wir mit ihr als etwas ganz sicher Begründetem arbeiten können.

Es ist möglich gewesen, auf Grund der Theorie nun auch das Resultat von weiteren Versuchen vorherzusagen und so die Theorie zu prüfen.

Einen Versuch, der seine Hypothese prüft, hat schon MENDEL selbst ausgeführt, nämlich die Rückkreuzung eines Bastardes mit dem einen seiner Eltern.

Wir wollen einen analogen Rückkreuzungsversuch mit unserem Löwenmaulbastard ausführen. Wir gehen in der Weise vor, daß wir unseren Bastard, der die Formel **Ff** hat, befruchten mit Blütenstaub der elfenbeinfarbigen Elternpflanze **ff** oder einer anderen elfenbeinfarbigen Pflanze der gleichen Sippe. Was ist da für ein Resultat zu erwarten, wenn wir uns auf den Boden der Spaltungshypothese stellen?

Nach der Hypothese produziert der Bastard zweierlei Eizellen, die eine Hälfte der Eizellen überträgt nur rote Blütenfarbe, die andere Hälfte überträgt nur elfenbein Blütenfarbe. Wenn wir nun einen solchen Bastard befruchten mit einer **ff**-Pflanze, deren Pollenkörner also sämtlich nur elfenbeinfarbige Blüte übertragen, dann müssen 50% der so entstehenden Nachkommen gebildet werden durch Vereinigung einer **F**-Eizelle mit einem **f**-Pollenkorn, 50% durch Vereinigung einer **f**-Eizelle mit einem **f**-Pollenkorn. Es müssen also bei einer solchen Rückkreuzung entstehen 50% Pflanzen von der Formel **Ff**, d. h. blaßrote Heterozygoten und 50% Pflanzen von der Formel **ff**, d. h. elfenbeinfarbige, weiterhin konstant bleibende Pflanzen.

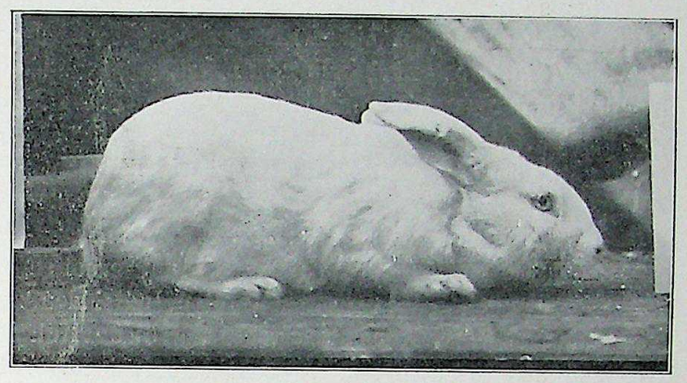
Das auf Grund der Theorie vorherzusagende Ergebnis trifft denn auch tatsächlich ein. Man erhält im Versuche zu fast genau gleichen Teilen einerseits elfenbeinfarbige, weiterhin konstante und andererseits blaßrote, weiterhin regelrecht aufmendelnde Pflanzen.

Wie weitgehend dabei oft die Übereinstimmungen zwischen den theoretischen und den im Versuch gefundenen Zahlen gehen, will ich Ihnen an einigen konkreten Zahlen aus eigenen Versuchen zeigen.

Es gibt von Löwenmaul auch hinsichtlich der Blattfarbe sehr verschiedene Rassen, z. B. gibt es eine Rasse mit fast rein gelben Blättern. Kreuzt man diese gelbblätterige Rasse mit einer grünblätterigen, so bekommt man einen Bastard mit gelbgrünen „aurea-farbigen" Blättern. Bei Selbstbefruchtung spaltet er auf in $^1/_4$ grüne, $^2/_4$ aureafarbige und $^1/_4$ gelbe Keimlinge.

Wenn man nun solch einen Bastard mit dem grünen Elter rückkreuzt, dann ist auf Grund der Theorie zu erwarten, daß 50% der so erhaltenen Pflanzen grün und weiterhin konstant und 50% aureafarbig und weiterhin spaltend sein müssen. In einer entsprechenden Versuchsreihe bekam ich aus solcher Rückkreuzung zwischen den Bastarden und den grünen Eltern insgesamt 1178 Pflanzen, von denen 597 gelbgrün und 581 grün waren, also fast genau das theoretisch zu erwartende Verhältnis *1 : 1*.

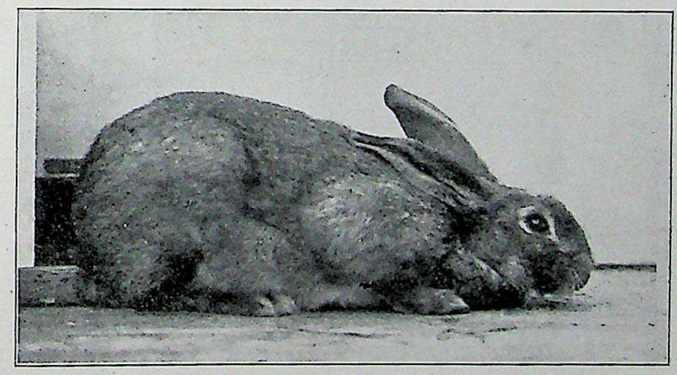
In unseren bisherigen Beispielen war es immer ohne weiteres leicht möglich, die Bastarde als solche an ihrer Farbe schon zu erkennen. Die Bastarde zwischen dem elfenbeinfarbigen und dem roten Löwenmaul, die **Ff**-Individuen, sind meist deutlich durch ein blasses Rot von den homozygotischen Eltern verschieden, so ist es auf Taf. II leicht möglich, die **FF**- und **Ff**-Individuen zu unterscheiden. Die Bastarde nehmen hier also gewissermaßen eine Art Mittelstellung zwischen den Eltern ein. Das gleiche gilt auch für die Bastarde zwischen den beiden eben erwähnten, in der Blattfarbe verschiedenen Löwenmaulrassen. So ist die Sachlage aber durchaus nicht immer. Sehr häufig sind die Bastarde



a



b



c

Fig. 25. Nahezu völlige Dominanz der glatten Behaarung bei der Kreuzung eines glatthaarigen ♂ Kaninchens (a) mit einem angora-haarigen ♀ (b). Der in (c) abgebildete Bastard hat etwas längere Grannenhaare als der glatthaarige Vater (a). Äußerlich völlige Dominanz der Farbe des ♂.

dem einen Elter sehr weitgehend ähnlich, so daß man sie nur bei sehr genauem Zusehen von der einen Elternrasse unterscheiden kann. So ist der Bastard (Fig. 25c) zwischen dem in Fig. 25a) abgebildeten langhaarigen Kaninchen und einem normalen kurzhaarigen (Fig. 25b) ziemlich kurzhaarig, aber bei genauem Zusehen fällt doch auf, daß die Haare der Bastarde ein wenig den Einfluß des langhaarigen Elters zeigen.

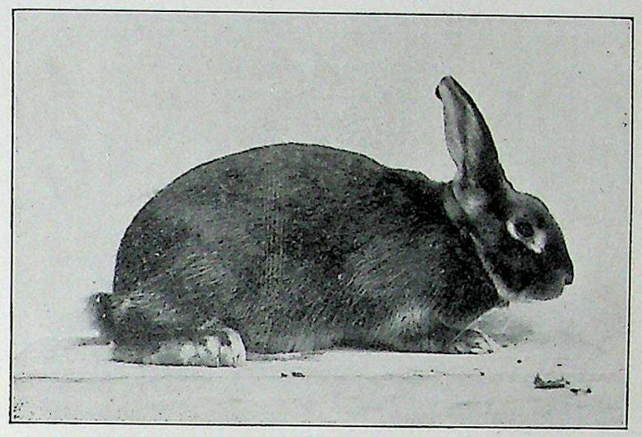
Ein Fall, der ganz besonders häufig vorkommt, ist der, daß die Bastarde ganz dem einen Elter gleichen, z. B. wenn wir eine rote Löwenmaulpflanze kreuzen mit einer rein weißen, erhalten wir Bastarde, die nicht von den homozygotischen roten Individuen zu unterscheiden sind, und dementsprechend besteht also äußerlich F_2 einer solchen Kreuzung aus $^3/_4$ roten und $^1/_4$ weißen Individuen. Aber eine Prüfung der Deszendenz dieser roten Individuen zeigt, daß auch hier ein Teil konstante Deszendenz hat, sich als homozygotisch erweist; zwei andere Teile dagegen auch weiterhin spalten. Also auch hier sind in Wirklichkeit die Verhältnisse die gleichen wie bei den Bastarden zwischen rot und elfenbeinfarbig.

Einige Fälle, wo die Bastarde sehr dem einen Elter gleichen, sind in Fig. 26 und 27 dargestellt. Vergl. auch Fig. 25 hinsichtlich der Farbe.

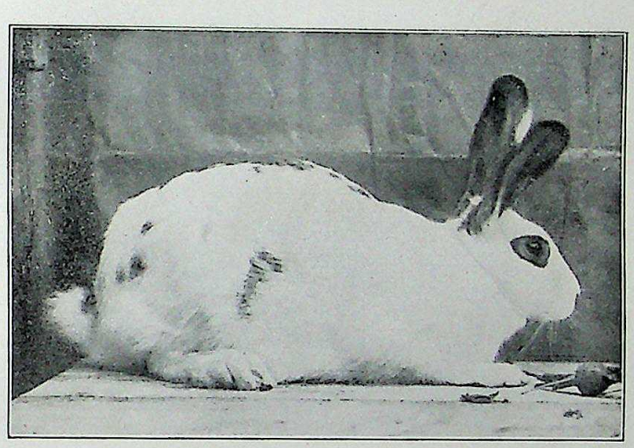
Diese Erscheinung, daß vielfach die Bastarde äußerlich nicht von dem einen Elter zu unterscheiden sind, bezeichnet man mit dem Wort **Dominanz.** Man sagt, das eine Merkmal, hier etwa die Fähigkeit zur Bildung roter Farbe, „dominiere“ über das andere Merkmal, über das Fehlen dieser Fähigkeit, und dieses letztere Merkmal sei „rezessiv“ gegen das erstere. Man hat dieser Dominanzerscheinung, die durchaus keine allgemeine Regel ist, vielfach übertrieben große Bedeutung zugeschrieben, von einer „Dominanzregel“ gesprochen. Das ist ganz verkehrt. Eine irgendwie allgemein gültige Dominanzregel gibt es nicht und sehr häufig ist eine Dominanz nur scheinbar. Es kann, darauf hat zuerst CORRENS hingewiesen, für unser Auge ein Bastard völlige Dominanz, etwa in der Blütenfarbe eines Elters zeigen, aber wenn wir die Farbe des Bastards kolorimetrisch untersuchen, dann sehen wir, daß er, im Grunde genommen, sich so verhält, wie der Bastard zwischen dem roten, und dem elfenbeinfarbigen *Antirrhinum*, d. h. daß die Färbung des Heterozygoten viel schwächer ist, als die der Homozygoten, daß also die völlige Dominanz nur eine scheinbare ist.

Ob überhaupt völlige Dominanz häufig vorkommt, ist mir fraglich. Scheinbare völlige Dominanz beruht eben wohl oft nur auf unserem mangelhaften Unterscheidungsvermögen.

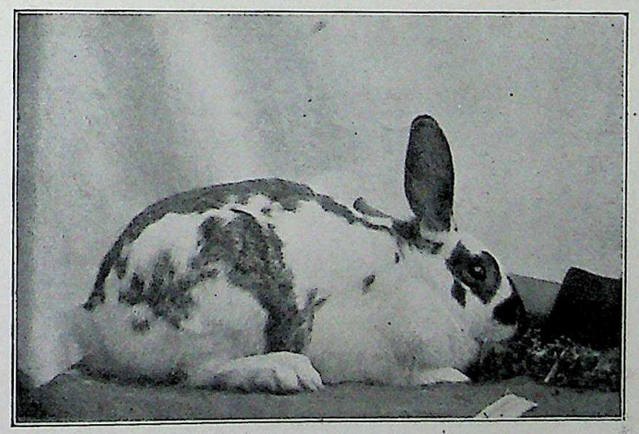
Hat man durch langes Arbeiten mit einem bestimmten Versuchstier oder einer Versuchspflanze seinen Blick geschärft, dann wird man wohl meistens Unterschiede zwischen den Homozygoten und den



a

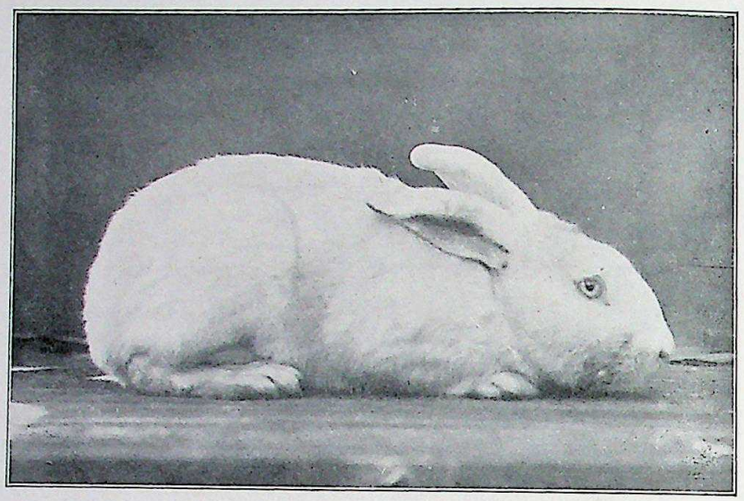


b

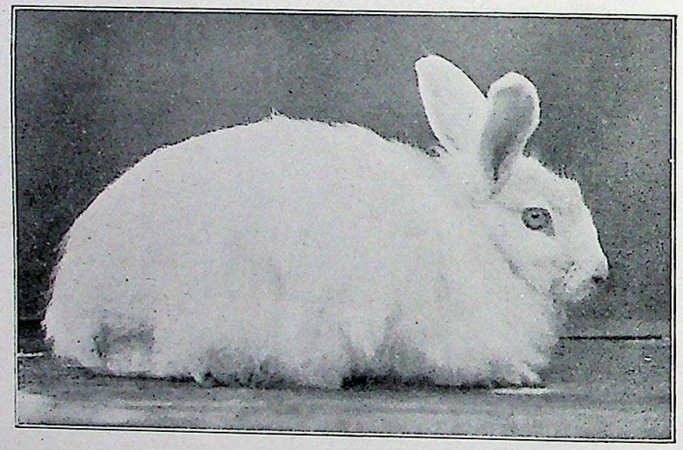


c

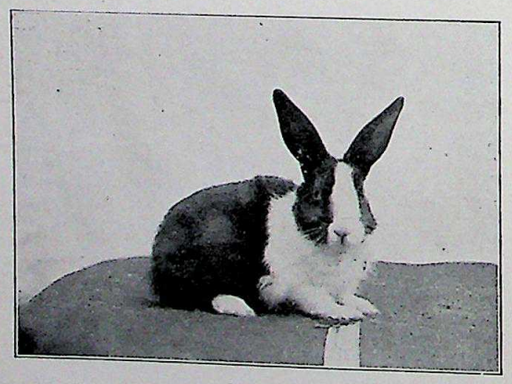
Fig. 26. Kreuzung eines „schwarzloh“ gefärbten ungescheckten ♂ Kaninchens (a) mit einem wildfarbig gescheckten ♀ (b). Der Bastard (c) ist wildfarbig gescheckt. Es liegt Dominanz von wildfarbig über schwarzloh und von gescheckt über ungescheckt vor. Daß der Bastard eine etwas stärkere Ausbildung der Flecken zeigt, ist ein Zufall, auch homozygotisch gescheckte Tiere können in dieser Weise gezeichnet sein.



a



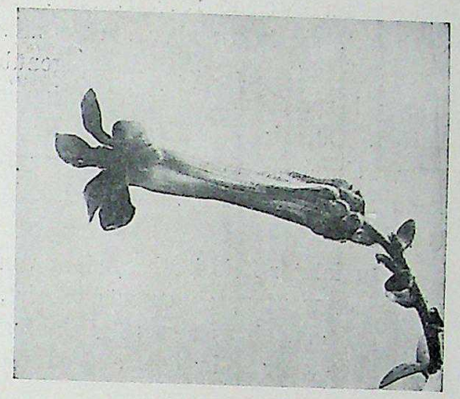
b



c

Fig. 27. Kreuzung eines kurzhaarigen Kaninchens a (blauäugiges, weißes Wiener Kaninchen) mit einem Angora-Kaninchen b (weiß, rotäugig). Der Bastard c ist kurzhaarig wie der Vater (a), hat aber auch etwas längere Grannenhaare als homozygotisch kurzhaarige Tiere. Wegen der Färbung vergl. Vorles. VI, S. 100.

Heterozygoten erkennen. Fig. 28 und 29 zeigen das Aussehen zweier Löwenmaul-Bastarde verglichen mit ihren Eltern. Man sieht, daß in Fig. 29 der Bastard (b) zwischen einer zygomorphen (a) und einer radiären (c) Rasse des Löwenmauls deutlich eine kleinere Oberlippe hat als die homozygotisch zygomorphe Elternrasse. In Fig. 29 erkennt man den Bastard (b) zwischen der normalen zygomorphen Rasse (a) und einer anderen mit eigentümlich mißbildeten Blüten (c) daran, daß die Zipfel der Blumenblätter des Bastardes alle noch ein weiteres Mal geteilt sind, sie zeigen alle in ihrer Mitte eine Einkerbung.



c



b

a

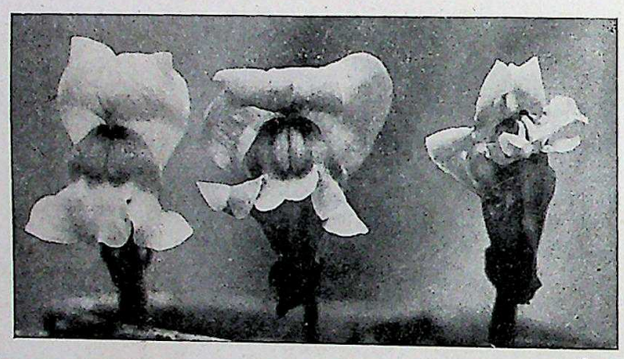
Fig. 28.
Löwenmaulrassen *(Antirrhinum)*. a Rasse mit normalen (zygomorphen) Blüten; c Rasse mit pelorischen (radiären) Blüten; b F_1-Bastard zwischen a und c. Nahezu völlige Dominanz.

Wenn nun auch freilich meistens die Heterozygoten etwas verschieden sind von den Homozygoten, so ist dennoch sehr häufig eine reinliche Unterscheidung, etwa beim Auszählen einer F_2-Generation nicht möglich, weil sehr oft die Homo- und die Heterozygoten transgredierend modifizierbar sind (vergl. S. 46). Schon in unserem ersten Beispiel der Kreuzung eines elfenbeinfarbigen Löwenmauls mit einem roten hat man oft Schwierigkeiten, in F_2 die Homozygoten und Heterozygoten zu unterscheiden. Schattig stehende Homozygoten haben ebenfalls ein etwas blasses Rot und sind nicht immer mit Sicherheit von Heterozygoten zu unterscheiden, die unter Verhältnissen aufgewachsen waren, welche eine dunklere Rotfärbung verursachen.

Die Dominanzverhältnisse sind auch bei einem und demselben Individuum öfters ungleich, es kann in der Jugend ein Tier deutliche Dominanz eines einelterlichen Merkmales zeigen, während in alten Stadien diese Dominanz nicht mehr zu erkennen ist. Z. B. hat A. Lang bei Schnecken-Kreuzungen ähnliches beobachtet.

Ebenso ist es auch nicht möglich irgend eine allgemeine Gesetzmäßigkeit darüber anzugeben, welche Eigenschaften zu dominieren pflegen und welche rezessiv sind. Dunklere Farbe z. B. ist meistens dominant, sie kann aber auch rezessiv sein. So ist z. B. die weiße Farbe eines Rettigs dominant gegenüber der roten, während wir in den bisher besprochenen Beispielen immer Dominanz von rot über weiß hatten. Oder bei der Kreuzung Neger × Europäer ist die dunkle Farbe sehr weitgehend dominant, bei der Kreuzung Hottentotte × Europäer kann man schon eher von einer Dominanz der hellen Hautfarbe sprechen (Fischer).

In letzter Zeit ist besonders von Zoologen die Frage unnötig viel diskutiert worden, ob es möglich ist, experimentell die „Dominanz zu beeinflussen", ob es also möglich ist zu bewirken, daß ein Bastard mehr dem einen oder mehr dem andern Elter ähnelt.



a b c

Fig. 29. Löwenmaulrassen *(Antirrhinum)*.
a völlig normale Rasse; c Schlitzer-Rasse; b Bastard zwischen beiden, unterscheidet sich von a dadurch, daß die Zipfel der Unterlippe in der Mitte eingekerbt sind.

Das ist zweifellos der Fall und auch durchaus nichts Merkwürdiges, wie manche Zoologen glauben. Eine rote Löwenmaulpflanze kann man durch bestimmte Kulturmethoden dahin bringen, ganz blaßrote, fast elfenbeinfarbige Blüten auszubilden. Das ist eine einfache Modifikation der Färbung, wie wir sie früher S. 7 eingehend besprochen haben.

Einen Bastard zwischen einer elfenbeinfarbigen und einer roten Rasse kann man, je nachdem ob man ihn sehr hell und kühl oder sehr warm und schattig aufzieht, in der Färbung mehr dem einen (roten) oder dem andern (elfenbeinfarbigen) Elter ähnlich machen.

In seiner Nachkommenschaft erfolgt aber die Spaltung ganz unbeeinflußt davon, ob er mehr elfenbeinfarbig oder mehr rot ausgesehen

Tafel III



2



1

hat. In solchen Fällen von „Dominanzverschiebung“ handelt es sich also um eine einfache Modifikationserscheinung.

Ob die Dominanz einer Eigenschaftsausbildung mehr oder weniger ausgesprochen ist, kann auch von anderen erblichen Eigenschaften bedingt werden. Ein Beispiel hierfür ist in Fig. 30—34 dargestellt, es

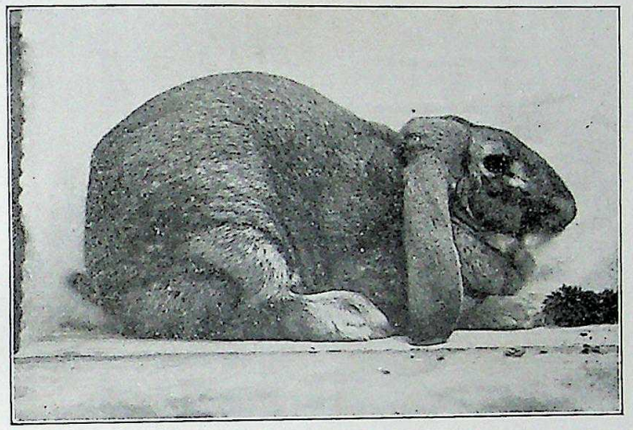


Fig. 30. Französischer Widder ♂.

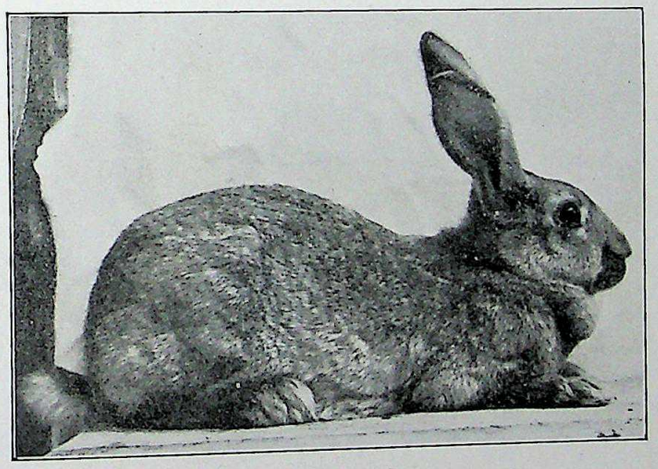


Fig. 31. Belgisches Riesenkaninchen ♀.

zeigt, wie bei den Kaninchen die Eigenschaft „Stehohren“ auch beeinflußt wird durch die Länge der Ohren.

Fig. 30 stellt ein ♂ aus einer Rasse mit langen Hängeohren, Fig. 31 ein ♀ aus einer Rasse mit langen Stehohren und Fig. 32 ein ♀ aus einer Rasse mit kurzen Stehohren dar. In Fig. 33 ist der Bastard

zwischen den in Fig. 30 und 32 abgebildeten Tieren dargestellt, er hat typisch Stehohren, während der in Fig. 34 abgebildete Bastard zwischen dem gleichen Männchen und dem langohrigen Weibchen (Fig. 31) halb stehende, halb hängende Ohren hat. Auch bei der — hier freilich sehr verwickelten — Spaltung in F_2 zeigt sich, daß die Ohrhaltung sehr

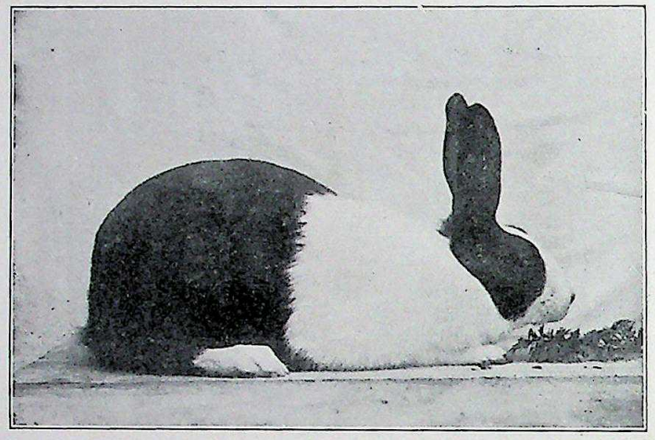


Fig. 32. „Holländer"-Kaninchen ♀.

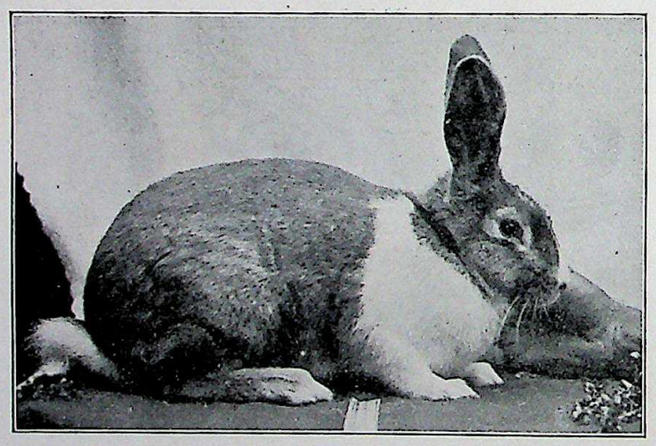


Fig. 33. Bastard zwischen den in Fig. 30 u. 32 dargestellten Tieren. Stehohren „dominant".

stark von der Ohrlänge beeinflußt wird — was hier jeder von Ihnen auch wohl erwartet hat.

Außer den Fällen, in denen die Bastarde dem einen Elter mehr oder weniger ähnlich sind, kennen wir auch einige wenige Fälle, wo bei solchen Kreuzungen zweier Rassen, die nur einen Unterschied aufweisen, die Bastarde weder dem einen noch dem andern Elter gleichen.

Sehr eigenartige Verhältnisse finden sich z. B. bei der Kreuzung von zwei Hühnerrassen, über die BATESON und seine Mitarbeiter berichtet haben. Andalusier-Hühner gibt es in verschiedenen konstanten Farbenrassen, u. a. kennt man eine Rasse, die schwarz, und eine Rasse, die weiß mit schwarzen Flecken ist. Kreuzungen zwischen schwarzen Hühnern und schwarzweißen Hähnen und ebenso zwischen schwarzweißen Hühnern und schwarzen Hähnen geben nun immer Individuen, die blau gefiedert sind. Also hier zeigen die Heterozygoten eine ganz neue Farbe. Aber wenn man derartige blaue Andalusier aus F_1 unter sich kreuzt, dann erhält man ganz regelmäßig eine F_2, die aus $^1/_4$ schwarzen, $^1/_4$ schwarzweißen und $^2/_4$ blauen Hühnern sich zusammensetzt. Das ist genau das, was auf Grund der Spaltungsgesetze erwartet werden muß.

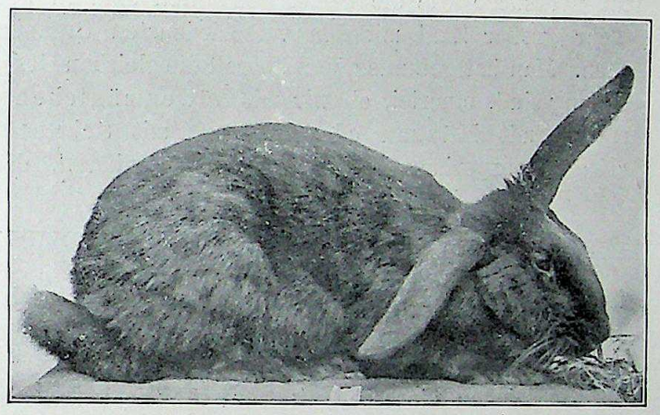


Fig. 34. Bastard zwischen den in Fig. 30 und 31 dargestellten Tieren. Ohrhaltung „intermediär".

Die schwarzen und die schwarzweißen Hühner erweisen sich bei Inzucht als konstant, die blauen spalten weiter in dem alten Verhältnis auf.

Völlig aufgeklärt ist dieser Fall aber noch nicht, es ist möglich — und sogar aus hier nicht zu erörternden Gründen wahrscheinlich — daß hier ein komplizierter Fall von „Faktorenkoppelung" vorliegt, über die wir später näheres hören werden.

Die empirischen, in den Versuchen gefundenen Zahlen stimmen mit den theoretisch erwarteten auch in den Fällen von völliger oder nahezu völliger Dominanz genügend überein, wenn man nur mit der nötigen Individuenzahl arbeitet. Z. B. fand MENDEL selbst in seinen klassischen Kreuzungsversuchen mit Erbsenrassen folgende Zahlen: Er kreuzte eine Erbsenrasse mit grünen Keimblättern mit einer anderen mit gelblichen Keimblättern. Die Bastarde hatten alle gelbliche Keimblätter, d. h. „gelblich" dominiert über „grün". Von 258 solcher

F_1-Bastarde erhielt MENDEL 8023 Individuen der F_2-Generation, und von diesen hatten 6022 gelbliche und 2001 grüne Keimblätter, d. h. die gelben stehen zu den grünen fast genau in dem theoretisch zu erwartenden Verhältnisse 3 : 1.

Eine solche Mendelspaltung im kleinen zeigt Taf. III. Es wurde hier gekreuzt eine rein weißblätterige (homozygotisch nicht lebensfähige) Gerstenrasse mit einer normalen grünblätterigen. Die Bastarde sind in diesem Falle alle rein grün — also volle Dominanz der grünen Farbe — und Taf. III zeigt nun eine als ganzes zum Keimen ausgelegte Ähre einer Bastardpflanze, man sieht, daß hier annähernd $^1/_4$ der jungen Keimpflanzen weiß ist.

Kreuzungsversuche wie die bisher genannten sind in den letzten Jahren in sehr großer Zahl mit den verschiedensten Organismen angestellt worden. Man hat gefunden, daß überall die gleichen Gesetzmäßigkeiten in Geltung sind, einerlei, ob wir mit Löwenmäulchen oder mit Getreidearten, mit Mäusen oder Käfern, mit Schnecken oder Schmetterlingen experimentieren. Wir finden überall, daß, wenn die gekreuzten Rassen einen Unterschied aufweisen, dann die Bastarde immer so aufspalten wie der Löwenmaulbastard unseres Schulbeispiels, d. h. daß also F_2 zusammengesetzt ist aus $^2/_4$ Individuen, die wieder Bastarde sind, und je $^1/_4$ Individuen, die genau dem Vater bezw. der Mutter gleichen.

Genau die gleichen Gesetze gelten nun auch mutatis mutandis, wenn wir zwei Rassen kreuzen, die in mehr als einem Punkte verschieden sind. Wir wollen uns hier auch zur Orientierung einen möglichst einfachen und übersichtlichen Fall aussuchen, ebenfalls wieder eine Löwenmaulkreuzung. Die Löwenmaulrassen unterscheiden sich z. B. auch in Merkmalen der Blütenform. So besitze ich eine völlig konstante Rasse, die nur Blüten trägt wie die in Fig. 28c abgebildete. Die Blüten sind hier völlig radiär gebaut, alle Blumenblätter haben die Form, die in der normalen „zygomorphen“ Löwenmaulblüte allein das mittlere Blumenblatt der Unterlippe aufweist, und sind auch alle wie dieses kurz gespornt. Diese „pelorische“ Rasse ist völlig fruchtbar und kann mit normalen Rassen gekreuzt werden. Taf. IV stellt die Kreuzung dieser roten pelorischen mit einer konstanten normal blühenden, elfenbeinfarbigen Rasse dar. Der Bastard, die F_1-Pflanze, ist blaßrot und hat völlig normale Blütenform, nur die Oberlippe ist meist etwas kleiner als bei den homozygotisch normalen Sippen. Wir haben also hier einen Fall fast völliger Dominanz der normalen Form über die pelorische, während hinsichtlich der Farbe der Bastard eine ungefähre Mittelstellung einnimmt,

wie das ja auch in dem früher besprochenen Beispiel einer Kreuzung von rot mit elfenbeinfarbig der Fall war.

Die durch Selbstbefruchtung eines solchen Bastardes gewonnene F_2-Generation zeigt, wie Tafel IV veranschaulicht, eine sehr bunte Zusammensetzung. Es treten **sechs** äußerlich verschiedene Kategorien von Pflanzen auf, nämlich folgende:

Rote normale	39
blaßrote normale	94
rote pelorische	15
blaßrote pelorische	28
elfenbeinfarbige normale	45
elfenbeinfarbige pelorische . . .	13

Das Zahlenverhältnis, in dem in einem meiner Versuche diese verschiedenen Kategorien gefunden wurden, ist in der Tabelle beigefügt.

Wie auf Grund der Spaltungsgesetze diese Kategorien und diese Verhältniszahlen zu verstehen sind, wollen wir in ähnlicher Weise ableiten, wie wir es vorhin für die Kreuzungsversuche mit den beiden nur in der Blütenfarbe verschiedenen Löwenmaulrassen getan haben.

Eine Sexualzelle oder wie man jetzt in der Vererbungsliteratur meistens sich ausdrückt, einen „Gameten“ der normalen elfenbeinfarbigen Rasse wollen wir bezeichnen mit **fE**, einen Gameten der roten pelorischen Rasse mit **Fe**. Dabei soll bedeuten:

F Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe.
f Fehlen dieser Fähigkeit, d. h. der so bezeichnete Gamet überträgt elfenbeinfarbige Blüte.
E Fähigkeit zur Bildung normaler Blüten.
e Fehlen dieser Fähigkeit, d. h. der so bezeichnete Gamet überträgt pelorische Blütenform.

Die aus der Vereinigung zweier Gameten **Fe** (rote Blütenfarbe, pelorische Blüten) entstandene P_1-Pflanze aus der roten pelorischen Rasse bekommt also die Formel **FFee**.

Die aus der Vereinigung zweier Gameten **fE** (elfenbeinfarbige, normale Blüte) entstandene P_1-Pflanze aus der elfenbeinfarbigen normalen Rasse bekommt die Formel **ffEE**.

Der Bastard hat dann entsprechend die Formel **FfEe**, da er ja durch die Vereinigung eines Gameten **Fe** und eines Gameten **fE** entstanden ist.

Wenn nun dieser Bastard geschlechtsreif wird, dann bildet er nach der MENDELschen Spaltungshypothese im ganzen viererlei verschiedene Gameten aus, nämlich folgende:

FE die rote Farbe und normale Form übertragen.
Fe „ „ „ „ pelorische „ „
fE „ elfenbein-Farbe und normale Form „
fe „ „ „ „ pelorische „ „

Diese viererlei verschiedenen Gameten werden alle in ungefähr gleicher Zahl gebildet, also jede dieser vier Kategorien bildet etwa $^1/_4$ der sämtlichen Gameten, der männlichen sowohl wie der weiblichen.

Wenn wir nun einen solchen Bastard **FfEe** mit sich selbst, oder mehrere solcher Bastarde gegenseitig miteinander befruchten, dann können sich diese vier Kategorien von weiblichen Sexualzellen mit den vier Kategorien von männlichen Sexualzellen in **16** verschiedenen Kombinationen vereinigen, nämlich:

1. Eine ♀ Sexualzelle **FE** kann treffen eine ♂ Sexualzelle **FE** u. gibt ein Individuum **FFEE** d. h. eine rote normale Pflanze.
2. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FFEe** d. h. eine rote normale Pflanze.
3. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **FfEE** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
4. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **FfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

5. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **FFEe** d. h. eine rote normale Pflanze.
6. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FFee** d. h. eine rote pelorische Pflanze.
7. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **EfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
8. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **Ffee** d. h. eine blaßrote pelorische Pflanze.

9. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **FfEE** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
10. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
11. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **ffEE** d. h. eine elfenbeinf. normale Pflanze.
12. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **ffEe** d. h. eine elfenbeinf. normale Pflanze.

13. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **EfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
14. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **Ffee** d. h. eine blaßrote pelorische Pflanze.
15. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **ffEe** d. h. eine elfenbeinf. normale Pflanze.
16. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **ffee** d. h. eine elfenbeinf. pelor. Pflanze.

Tafel IV



In Form eines vielfach zur Illustrierung derartiger Versuche gebrauchten Schemas stellt sich diese Spaltung und Neukombination der Merkmale folgendermaßen dar:

FFee rot pelorisch	ffEE elfenbein normal	**P_1**
FfEe blaßrot normal		**F_1**

FE	Fe	fE	fe	Sexualzellen der F_1-Pflanzen

1) FFEE rot normal	2) FFEe rot normal	3) FfEE normal blaßrot	4) FfEe blaßrot normal
5) FFeE rot normal	6) FFee rot pelorisch	7) FfeE normal blaßrot	8) Ffee blaßrot pelorisch
9) fFEE blaßrot normal	10) fFEe blaßrot normal	11) ffEE elfenbein normal	12) ffEe elfenbein normal
13) fFeE blaßrot normal	14) fFee blaßrot normal	15) ffeE elfenbein pelorisch	16) ffee elfenbein pelorisch

Mögliche Kombinationen dieser Sexualzellen, d. h. mögliche Kategorien von **F_2**-Pflanzen

Ein Blick auf diese Übersicht zeigt, daß von den 16 möglichen Kombinationen

drei (1, 2, 5) Pflanzen mit roten normalen,
sechs (3, 4, 7, 9, 10, 13) Pflanzen mit blaßroten, normalen,
eine (6) Pflanzen mit roten pelorischen,
zwei (8, 14) Pflanzen mit blaßroten pelorischen,
drei (11, 12, 15) Pflanzen mit elfenbeinfarbigen normalen
eine (16) Pflanzen mit elfenbeinfarbigen pelorischen

Blüten ergeben müssen.

Wenn wir die blaßroten und die roten Individuen nicht unterscheiden, sondern zusammenzählen, dann werden wir finden, daß

9 Kategorien rot normal (beide Merkmale in der dominierenden Form),
3 „ rot pelorisch (nur ein Merkmal in der „ „),
3 „ elfenbeinfarbig, normal (nur ein Merkmal in der dominierenden Form),
1 „ elfenbeinfarbig pelorisch (kein Merkmal in der dominierenden Form)

sein werden.

Da alle Kombinationen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, ist auf Grund der Theorie zu erwarten, daß von den F_2-Pflanzen einer solchen Kreuzung:

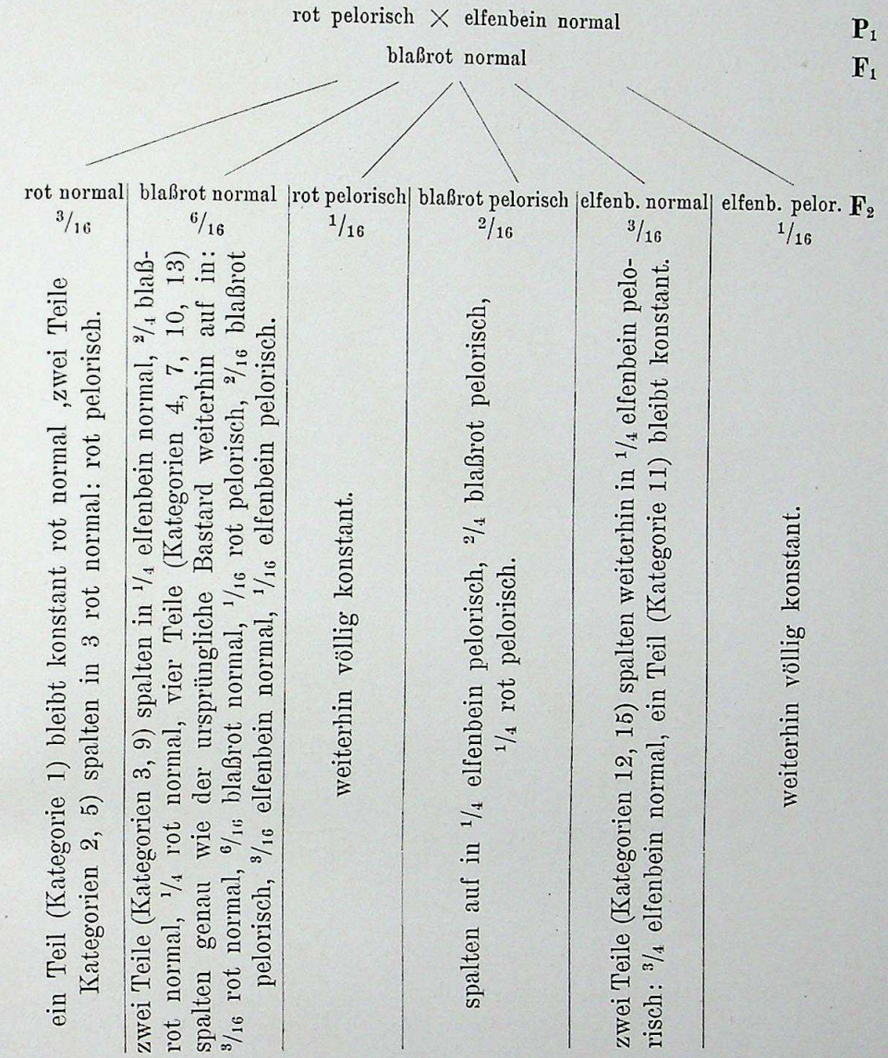
$^3/_{16}$ rot normal blühen müssen,
$^6/_{16}$ blaßrot normal „ „
$^1/_{16}$ rot pelorisch „ „
$^2/_{16}$ blaßrot „ „ „
$^3/_{16}$ elfenbein normal blühen müssen,
$^1/_{16}$ „ pelorisch „ „

Vergleichen wir damit die im Versuche gefundenen Zahlen, so finden wir eine sehr weitgehende Übereinstimmung:

	theoretisch berechnet	gefunden
rot normal	(3) **43**,875	**39**
blaßrot normal	(6) **87**,750	**94**
rot pelorisch	(1) **14**,625	**15**
blaßrot pelorisch	(2) **29**,250	**28**
elfenbein normal	(3) **43**,875	**45**
elfenbein pelorisch	(1) **14**,625	**13**
	Sa. **234**,000	Sa. **234**

Auf Grund der Theorie ist nun ferner zu erwarten, daß je $^1/_3$ der normal blühenden Kategorien weiterhin konstant normal blühende Deszendenz haben wird, nämlich alle Individuen aus **EE**-Kategorien (Nr. 1, 3, 9, 11), ferner werden wir erwarten müssen, daß je $^2/_3$ aller normalen Individuen, nämlich aus den Kategorien **Ee** (Nr. 2, 4, 5, 7, 10, 12, 13, 15) weiterhin aufspalten müssen in $^3/_4$ normale und $^1/_4$ pelorische Pflanzen. Auch dieses theoretische Postulat wird durch den Versuch erfüllt. Tatsächlich erweist sich in allen derartigen Kreuzungen ein entsprechender Teil der normalen F_2-Pflanzen, der übrigens auch an der kleineren Oberlippe meist äußerlich kenntlich ist, als **Ee**, d. h. spaltet in normale und pelorische Individuen auf.

Wenn wir auch diesen Versuch in Form eines Stammbaumes darstellen, dann bekommen wir:



Ein Beispiel aus dem Tierreich, wobei die gekreuzten Rassen zwei „selbständige“ Unterschiede aufweisen, ist in Fig. 35 nach Versuchen von W. CASTLE dargestellt. Eine genauere Besprechung des Falles ist wohl überflüssig, er unterscheidet sich von dem eben genau analysierten Löwenmaulbeispiel nur insofern, als hier sowohl in Farbe wie in Form völlige Dominanz vorliegt.

Wir sehen also, daß die beiden Unterschiede der zwei ursprünglich gekreuzten Rassen ganz **unabhängig voneinander**

sich auf die Gameten des Bastardes verteilen, oder, wie man zu sagen pflegt, ganz unabhängig voneinander „mendeln“. Auch dieses Gesetz hat schon MENDEL gefunden und mit aller Schärfe präziziert.

Diese Erkenntnis hat eine große praktische Bedeutung besonders für die Pflanzen- und Tierzüchtung. Nehmen wir einmal an, pelorische Blüten und elfenbeinfarbige Blüten seien wünschenswerte Eigenschaften,

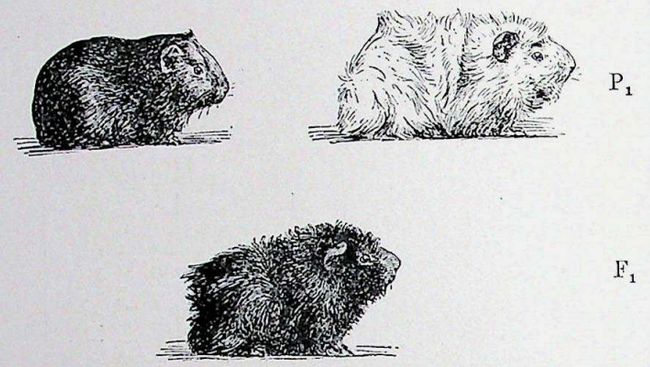


Fig. 35. Kreuzung einer schwarzen glatthaarigen Meerschweinchenrasse mit einer weißen rauhhaarigen. F_1 schwarz rauhhaarig. In F_2 Spaltung nach 9 : 3 : 3 : 1 (nach CASTLE).

eine solche Rasse existiere aber nicht, sondern nur zwei andere Rassen, die elfenbeinfarbige normale und die rote pelorische, die also jeweils nur die eine der beiden gewünschten Eigenschaften aufweisen. Ein Blick auf die Tafel IV zeigt, daß man nur die beiden Rassen zu kreuzen braucht, um in der übernächsten, der F_2-Generation, dann Individuen zu erhalten, welche diese beiden Eigenschaften in sich vereinigen und konstant auf ihre ganze Deszendenz vererben.

Wir können nun natürlich auch Sippen kreuzen, die in noch mehr Punkten verschieden sind. So könnten wir z. B. eine Kreuzung vornehmen zwischen einem elfenbeinfarbigen, normalen, hochwüchsigen (Fig. 36 b) Löwenmaul und einem roten, pelorischen, niedrigwüchsigen (Fig. 36 a). F_1 wäre dann rot, normal und hoch. Es „dominiert“ also auch hoher Wuchs ziemlich weitgehend über niedrigen Wuchs. Be-

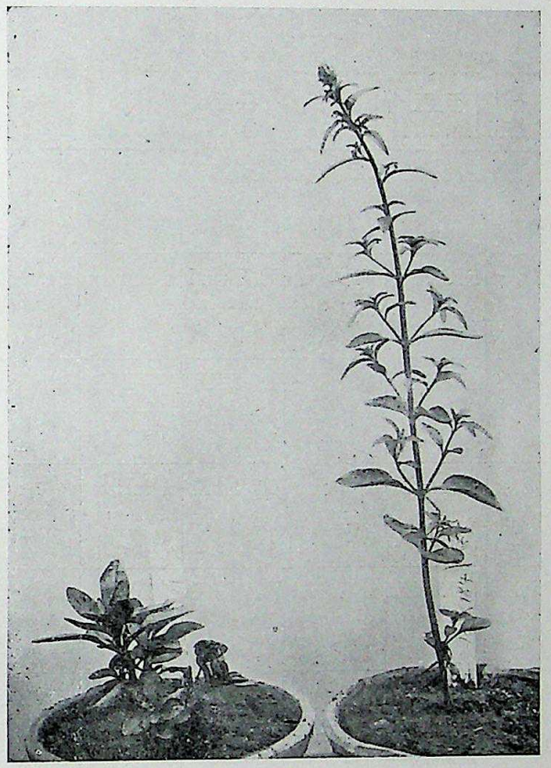


Fig. 36. Hochwüchsige und niedrigwüchsige Rasse vom Gartenlöwenmaul *(Antirrhinum)*. Gleich alte und gleich behandelte Pflanzen.

zeichnen wir eine Sexualzelle, welche das Merkmal hoher Wuchs überträgt, mit **X** und die Sexualzellen, welche das Merkmal niedriger Wuchs übertragen, mit **x**, und behalten wir für Form und Farbe die in den früheren Beispielen gebrauchten Bezeichnungen bei, so ist die Formel der elfenbeinfarbigen, normalen, hohen Rasse **ffEEXX** und die der roten, pelorischen, niedrigen **FFeexx**. Der Bastard ist dann **FfEeXx** und in Form eines Schemas stellt sich der ganze Kreuzungsversuch folgendermaßen dar.

ffEEXX elfenbeinfarb. normal hoch		FFeexx rot pelorisch niedrig		**P_1**
	FfEeXx blaßrot normal hoch			**F_1**

FEX	FEx	FeX	Fex	fEX	fEx	feX	fex
FFEEXX rot normal hoch	FFEEXx rot normal hoch	FFEeXx rot normal hoch	FFFeXx rot normal hoch	FfEEXX blaßrot normal hoch	FfEEXx blaßrot normal hoch	FfEeXX blaßrot normal hoch	FfEeXx blaßrot normal hoch
FFEExX rot normal hoch	FFEExx rot normal niedrig	FFEexX rot normal hoch	FFEexx rot normal niedrig	FfEExX blaßrot normal hoch	FfEExx blaßrot normal niedrig	FfEexX blaßrot normal hoch	FfEexx blaßrot normal niedrig
FFeEXX rot normal hoch	FFeEXx rot normal hoch	FFeeXX rot pelorisch hoch	FFeeXx rot pelorisch hoch	FfeEXX blaßrot normal hoch	FfeEXx blaßrot normal hoch	FfeeXX blaßrot normal hoch	FfeeXx blaßrot pelorisch hoch
FFeExX rot normal hoch	FFeExx rot normal niedrig	FFeexX rot pelorisch hoch	FFeexx rot pelorisch niedrig	FfeExX blaßrot normal hoch	FfeExx blaßrot normal niedrig	FfeexX blaßrot pelorisch hoch	Ffeexx blaßrot pelorisch niedrig
fFEEXX blaßrot normal hoch	fFEEXx blaßrot normal hoch	fFEeXX blaßrot normal hoch	fFEeXx blaßrot normal hoch	ffEEXX elfenbein normal hoch	ffEEXx elfenbein normal hoch	ffEeXX elfenbein normal hoch	ffEeXx elfenbein normal hoch
fFEExX blaßrot normal hoch	fFEExx blaßrot normal niedrig	fFEexX blaßrot normal hoch	fFEexx blaßrot normal niedrig	ffEExX elfenbein normal hoch	ffEExx elfenbein normal niedrig	ffEexX elfenbein normal hoch	ffEexx elfenbein normal niedrig
fFeEXX blaßrot normal hoch	fFeEXx blaßrot normal hoch	fFeeXX blaßrot pelorisch hoch	fFeeXx blaßrot pelorisch hoch	ffeEXX elfenbein normal hoch	ffeEXx elfenbein normal hoch	ffeeXX elfenbein pelorisch hoch	ffeeXx elfenbein pelorisch hoch
fFeExX blaßrot normal hoch	fFeExx blaßrot normal niedrig	fFeexX blaßrot pelorisch hoch	fFeexx blaßrot pelorisch niedrig	ffeExX elfenbein normal hoch	ffeExx elfenbein normal niedrig	ffeexX elfenbein pelorisch hoch	ffeexx elfenbein pelorisch hoch

F_2

Eine ausführliche Legende zu geben, ist wohl nicht mehr notwendig. Wir sehen, daß hier der Bastard 8 verschiedene Sexualzellen bildet, die 64 verschiedene Kombinationen in F_2 ermöglichen.

Liegt in einem solchen Falle überall volle oder doch nahezu volle Dominanz vor, oder besser gesagt, können wir die Homozygoten und

die Heterozygoten nicht unterscheiden, dann werden von diesen 64 Kombinationen

27 alle **drei** Eigenschaften in der dominierenden Form aufweisen, werden also rot, normal, hoch aussehen,
9 nur die **zwei** Eigenschaften rot und normal in der dominierenden Form aufweisen,
9 „ „ „ „ „ „ hoch in der dominierenden Form aufweisen,
9 „ „ „ „ normal und hoch in der dominierenden Form aufweisen,
3 „ „ **eine** Eigenschaft rot in der dominierenden Form aufweisen,
3 „ „ „ „ normal „ „ „ „ „
3 „ „ „ „ hoch „ „ „ „ „
1 keine dominierende Eigenschaft zeigen.

Kreuzen wir Sippen, die noch mehr Unterschiede aufweisen, dann gelten diese selben Gesetzmäßigkeiten weiter. Im einzelnen darauf einzugehen, ist wohl überflüssig. Was für Zahlenverhältnisse auftreten, und welche allgemeine Formel für **n**-Merkmale leicht aufgestellt werden kann, zeigt die nachstehende Tabelle ohne weitere Erklärung.

Zahl der Unterschiede zwischen den P_1-Individuen	Zahl der verschiedenen Artenvon Gameten, die in F_1 gebildet werden	Zahl der möglichen Kombinationen der Gameten	Maximale Zahl d. äußerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen, wenn überall völlige Dominanz vorliegt	Die äußerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen sind, wenn überall völlige Dominanz vorliegt, vertreten durch Individuenzahlen, welche zueinander in den folgenden Verhältnissen stehen. (Hängt eine äußerlich sichtbare Eigenschaft v. mehreren heterozygotisch vorkommenden „Faktoren“ ab (vgl. Vorl. VI), dann treten hier abweichende, allerdings aus den nachstehend genannten ableitbare Zahlenreihen auf).
1	$2^1 = 2$	$(2^1)^2 = 4$	$2^1 = 2$	$\underbrace{3}_{1} : \underbrace{1}_{1}$
2	$2^2 = 4$	$(2^2)^2 = 16$	$2^2 = 4$	$9 : \overbrace{3 : 3}^{2} : 1$
3	$2^3 = 8$	$(2^3)^2 = 64$	$2^3 = 8$	$\underbrace{27}_{1} : \underbrace{9 : 9 : 9}_{3} : \underbrace{3 : 3 : 3}_{3} : \underbrace{1}_{1}$
4	$2^4 = 16$	$(2^4)^2 = 256$	$2^4 = 16$	$\underbrace{81}_{1} : \underbrace{27 : 27 : 27 : 27}_{4} : \underbrace{9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9}_{6} : \underbrace{3 : 3 : 3 : 3}_{4} : \underbrace{1}_{1}$
n	2^n	$(2^n)^2$	2^n	$\overbrace{3^n : 3^{n-1} : 3^{n-1} : 3^{n-1} \ldots : 3^{n-2} : 3^{n-2} : 3^{n-2} : \ldots}^{1 \ldots \text{usw.} = \text{Koeffizienten d. Binoms } (a+a)^n \ldots 1}$ usw.

Vielleicht ist es Ihnen aufgefallen, daß der größte Teil aller bisher besprochenen Beispiele von Vererbung nach den Spaltungsgesetzen sich auf Färbungsunterschiede bezog. Das rührt nur daher, daß

Färbungsunterschiede im allgemeinen in Vererbungsversuchen viel leichter verfolgt werden können als andere Unterschiede, und liegt nicht etwa daran, daß nur gerade für die Färbungsvererbung die Spaltungsgesetze gelten. Man hat bei Vererbungsversuchen natürlich mit Vorliebe auf Dinge geachtet, die leicht erkennbar und augenfällig sind. Es ist sehr leicht, in einem Kreuzungsversuch zwischen einem roten und einem weißen Löwenmäulchen in F_2 die Spaltung zu verfolgen, aber es ist sehr umständlich, die Spaltung festzustellen, wenn man z. B. kreuzt eine selbstfertile mit einer selbststerilen Rasse, wo man den F_2-Pflanzen ja nicht ansehen kann, ob sie selbstfertil oder selbststeril sind, sondern wo man das erst wieder für jede einzelne F_2-Pflanze durch einen eigenen Versuch feststellen muß. Eine Auszählung einer F_2-Generation macht daher eine heillose Arbeit, wenn man die Vererbung solcher nicht leicht erkennbarer Verschiedenheiten untersucht.

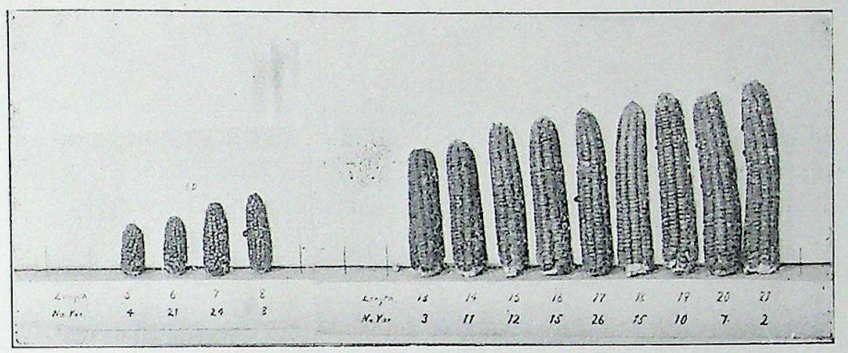
Also nur der Bequemlichkeit halber ist soviel gerade mit Farbenrassen experimentiert worden. Die Spaltungsgesetze gelten aber auch für alles andere ebenso gut wie für die Färbung.

Vorlesung VI

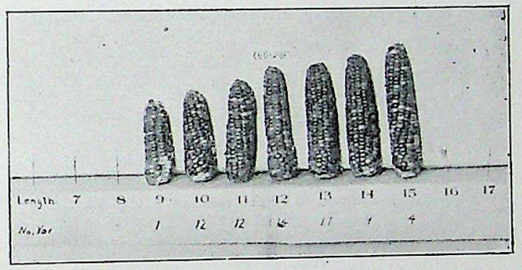
Verwickelungen der Spaltungserscheinungen. — Kreuzung von Rassen, die transgredierend modifizierbar sind. Verdeckung eines Merkmales durch ein anderes (Hypostasie, Epistasie). — Abhängigkeit eines scheinbar einheitlichen Rassenunterschiedes von mehreren „Grundunterschieden". — Bastardatavismus.

In allen diesen bisher besprochenen Beispielen von Kreuzungen zwischen Rassen, die sich in mehreren Merkmalen unterscheiden, lagen die Verhältnisse einfach und übersichtlich. So einfach liegen sie aber durchaus nicht immer, ja sogar nur ausnahmsweise. Um zunächst eine sehr häufig vorkommende Verwickelung zu verstehen, müssen wir zurückgreifen auf das, was wir in der Vorlesung III besprochen haben. Wir hatten dort schon gehört, daß es von Bohnenpflanzen sehr zahlreiche kleinste systematische Einheiten gibt, die sich nur in den Größenverhältnissen ihrer Samen unterscheiden. Aus den Versuchen von JOHANNSEN war z. B. mitgeteilt, daß er von Prinzeß-Bohnen zahlreiche „reine Linien" isoliert hat, die in sich konstant sind. Eine solche reine Linie war dadurch gekennzeichnet, daß ihre kleinsten Bohnen 30—40 cg, ihre größten 85—90 cg schwer waren. Während das Mittel bei etwa 60—75 cg lag.

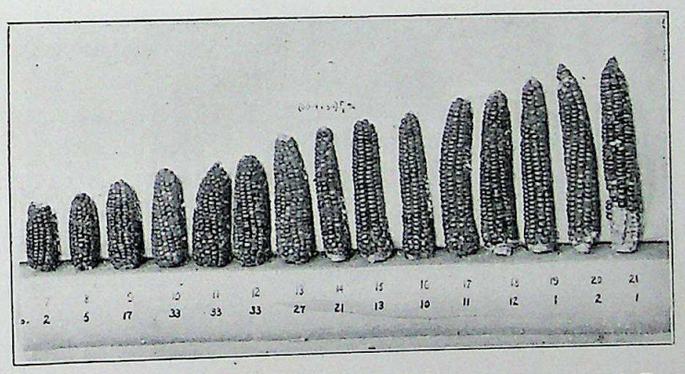
Eine andere solche Linie hatte eine etwas andere Modifikationskurve, bei ihr war die kleinste Bohne 20—25 cg, die größte 60—65 cg



P_1



F_1



F_2

Fig. 37. Kreuzung zweier in der Kolbenlänge verschiedener Maisrassen nach EMERSON und EAST. (Originalphotographien von Prof. EAST.) Oben links 4 Kolben von „Tom Thumb", oben rechts 9 Kolben von „Black Mexican Sweet". Der Bastard (F_1) hat etwa intermediäre Kolbengröße. In F_2 erfolgt eine völlige Aufspaltung, aber wegen der transgredierenden Modifizierbarkeit der Bastarde mit den P_1-Typen ist hier eine reinliche Auszählung nicht möglich.

und der Mittelwert liegt bei 40—50 cg. Diese beiden Bohnenrassen zeigen also ein Transgredieren ihrer Modifikationskurven. In

ganz analoger Weise zeigen nun auch einzelne in sich völlig konstante Farbenrassen des Löwenmauls ein solches Transgredieren der Modifikationskurven. So gibt es eine Rasse, welche unter guter Belichtung und bei günstigen Ernährungsverhältnissen eine „schwarzrote“ Blütenfarbe hat wie in Fig. 10 Taf. I abgebildet. Die Färbung wird aber z. B. durch das Licht sehr stark modifiziert, schattig stehende Pflanzen dieser Sippe haben sehr viel blassere Blüten, die dann gelegentlich so hell aussehen können, wie die in Fig. 7 Taf. I abgebildeten Blüten einer anderen „roten“ Rasse. Es sind also besonders dunkel modifizierte Individuen der roten Sippe von besonders blaß modifizierten Individuen der schwarzroten Sippe nicht immer äußerlich unterscheidbar.

Wenn man eine Kreuzung zwischen der schwarzroten und der roten Sippe ausführt, dann zeigen die F_1-Pflanzen eine ungefähr mittlere Färbung zwischen den Elterntypen, vielleicht mit etwas mehr Annäherung an schwarzrot. Besonders gut belichtete und gut genährte Individuen sind fast so dunkel wie typische homozygotische schwarzrote Pflanzen, aber etwas schattig stehende Individuen sind rot wie die homozygotischen roten Eltern.

F_2 einer solchen Kreuzung enthält theoretisch $^1/_4$ homozygotisch schwarzrote, $^1/_4$ homozygotisch rote und $^2/_4$ wiederum heterozygotische Individuen, aber weil, wie wir gehört haben, die Modifikationskurven dieser 3 Kategorien übereinandergreifen, ist es nicht möglich, in einer solchen Generation eine Zählung vorzunehmen. Man erkennt zwar einzelne Individuen, die ein so dunkles Schwarzrot zeigen, wie es nur bei den homozygotisch „schwarzroten“ Sippen vorkommt, und man erkennt auch andere Pflanzen, die so hellrot sind, daß sie sicher homozygotisch „rot“ sein müssen, aber der großen Mehrzahl der Pflanzen wird man es äußerlich nicht ansehen können, in welche von diesen drei theoretisch unterscheidbaren Kategorien sie gehören. Daß trotzdem auch hier eine völlig regelrechte Spaltung vorliegt, zeigt in einem solchen Fall nur eine Analyse der nächsten, der F_3-Generation. Man muß in praxi eine gewisse Anzahl F_3-Individuen, sagen wir einmal etwa 40 ohne Wahl herausgreifen, Samen aus Selbstbefruchtung ernten, und die Nachkommenschaft jeder einzelnen von diesen 40 Pflanzen für sich in einem eigenen Beete großziehen. Man wird dann finden, daß etwa 10 Beete aussehen werden, wie die Beete der reinen „roten“ Sippe, 10 Beete wie solche der reinen „schwarzroten“ Sippe, und 20 Beete werden wiederum aussehen, wie die F_1-Generation dieser Kreuzung. Mit anderen Worten, man kann also auch hier — freilich nur auf dem sehr umständlichen Wege einer Analyse der F_3-Generation — feststellen, daß von den F_2-Pflanzen $^1/_4$ homozygotisch

schwarzrote, $^1/_4$ homozygotisch rote und $^2/_4$ heterozygotische Pflanzen sind, wie es nach der Spaltungslehre zu erwarten ist.

Ein entsprechender Versuch mit Mais ist in Fig. 37 dargestellt, nach Photographien von Prof. East. Es wurde gekreuzt eine Maisrasse „Tom Thumb“, deren Kolbenlänge von 5—8 Zoll „variierte“, mit einer andern Maisrasse „Black Mexican Sweet“, deren Kolbenlänge von 13 bis 21 Zoll „variierte“ [1]). In Fig. 37 ist in der obersten Reihe je ein Kolben der verschiedenen Größenklassen (5—8 bezw. 13—21 Zoll) abgebildet und darunter ist angegeben, in welcher Häufigkeit bei einer statistischen Untersuchung die verschiedenen Größenklassen gefunden werden. Wie ein Blick auf die Zahlenreihen (4, 21, 24, 8 bezw. 3, 11, 12, 16, 26, 15, 10, 7, 2) zeigt, sind es typische „Variationskurven“ (vergl. S. 18). F_1 war inbezug auf die Kolbenlänge intermediär (9 bis 15 Zoll) und zeigte ebenfalls eine typische Kurve (1, 12, 12, 14, 17, 9, 4 vergl. Fig. 37). In F_2 erfolge teine Aufspaltung, aber da die Modifikationskurven der Heterozygoten und der P_1-Rassen transgredieren, ist hier eine Auszählung nicht ohne weiteres möglich, gerade wie in dem eben erwähnten Löwenmaulbeispiel, man findet vielmehr nur in F_2 eine lange Reihe verschieden langer Kolben von 7—21 Zoll.

Daß in dieser Weise alle in F_2 auftretenden Kategorien oder doch ein Teil davon transgredierende Modifizierbarkeit zeigen, kommt sehr oft vor, und kann natürlich unter Umständen die Analyse eines Kreuzungsversuches sehr erschweren.

Ebenfalls auf die starke Modifizierbarkeit eines Außenmerkmales ist eine scheinbare Störung der einfachen Mendelspaltung zurückzuführen, die am besten wohl an einem schematischen Beispiel zu erklären ist. Wir finden sehr oft, daß irgend eine gewisse auffällige Merkmalsausbildung nur unter ganz bestimmten nicht allzu häufig verwirklichten Außenbedingungen zustande kommt. Es kann z. B. beim Menschen eine gewisse Schwäche der Bauchwand in der Leistengegend eine erbliche mendelnde Eigenschaft sein. Eine Schwäche der Bauchwand bedingt, daß alle damit behafteten Menschen, welche die Bauchwand aus irgend welcher Ursache, wie Heben schwerer Lasten usw., einem starken Druck aussetzen, einen Leistenbruch bekommen. Vererbt wird, und zwar regelmäßig nach den Spaltungsgesetzen, die Schwäche der Leistengegend. Wenn man nun irgendwelche Familienstammbäume auf den Erbgang des „erblichen Leistenbruches“ hin durcharbeitet, dann bekommt man zunächst den Eindruck

---

[1]) Ob die Verschiedenheit in der Größe der Kolben nur auf einer verschiedenen Modifizierung beruht, ist in diesem Falle nicht ganz sicher, es könnte hier eine komplizierte Spaltung „gleichsinnig wirkender“ Faktoren (vergl. Vorl. VIII) mitspielen.

einer völlig unregelmäßigen Vererbung, vor allem hat immer ein viel kleinerer Prozentsatz der Kinder von Bruchkranken ebenfalls Leistenbrüche, als nach den Spaltungsgesetzen zu erwarten wäre. Wenn man also nicht bedenkt, daß das vererbbare Merkmal nicht der „Bruch“ ist, sondern eine „Veranlagung einen Bruch leichter zu bekommen als andere Menschen“, muß man zu gänzlich verkehrten Folgerungen kommen. Diese Sachlage, daß nur eine gewisse größere oder kleinere „Veranlagung“ für eine körperliche oder geistige Mißbildung vererbt wird, und daß allerhand Einflüsse der Umwelt entscheiden, ob die — ganz regelmäßig vererbte — Anlage „manifest“ wird oder nicht, haben wir gerade in der menschlichen Pathologie sehr oft. Sie wird aber leider häufig nicht richtig erkannt.

Mit einer anderen häufigen Verwickelung soll uns ein Versuch von NILSSON-EHLE vertraut machen.

NILSSON-EHLE kreuzte eine konstante schwarzspelzige Hafersorte mit einer konstant weißspelzigen.

F_1 war nahezu ebenso schwarz wie die schwarze Elternsippe. Wir haben also hier eine fast völlige Dominanz von schwarz. Man würde nun wohl erwarten, daß F_2 aus $^3/_4$ schwarzspelzigen und $^1/_4$ weißspelzigen Pflanzen bestünde. Das ist aber keineswegs der Fall, sondern von 560 F_2-Pflanzen, die in diesem Versuche großgezogen wurden, waren 418 schwarz, 106 **grau** und 36 weiß.

Auf den ersten Blick scheint hier eine ganz grundsätzlich andere Vererbungsweise vorzuliegen als in den früheren Beispielen. Es liegt aber auch hier eine ganz regelrechte Mendelspaltung vor. Die Sache ist nur die, daß die schwarze Hafersippe in gewissem Sinne doppelt gefärbt ist, sie ist nämlich schwarz, und enthält außerdem aber auch noch eine graue Färbung. Ansehen kann man dies der schwarzen Sippe nicht, weil die schwarze Farbe die graue völlig verdeckt. Die schwarze Haferrasse unterscheidet sich also von der weißen in zwei Punkten, nicht bloß in einem. Wir wollen nun einmal in der gewohnten Weise die „Fähigkeit zur Bildung schwarzer Farbe“ mit **S**, das „Fehlen dieser Fähigkeit“ mit **s** und die „Fähigkeit zur Bildung der grauen Farbe“ mit **G** und ihr Fehlen mit **g** bezeichnen, dann muß die schwarze Haferrasse die Bezeichnung, die Formel, **SSGG**, bekommen, die weiße die Formel **ssgg**. Der Bastard ist dann entsprechend **SsGg** und ein solcher Bastard bildet, nach dem, was wir in der letzten Stunde gehört haben, vier verschiedene Arten von Gameten, nämlich **SG**, **Sg**, **sG** und **sg**.

Befruchten wir einen solchen Bastard mit sich selbst (Hafer ist übrigens schon spontan fast ausschließlich Selbstbefruchter), so sind 16 Kombinationen möglich. In nachstehender Tabelle sind die möglicheu

Kombinationen und das Aussehen der Pflanzen, die daraus hervorgehen, zusammengestellt.

Eizelle Pollenkorn	Eizelle Pollenkorn
Sg × SG = schwarz	sG × SG = schwarz
SG × Sg = schwarz	sG × Sg = schwarz
SG × sG = schwarz	sG × sG = grau
SG × sg = schwarz	sG × sg = grau
Sg × SG = schwarz	sg × SG = schwarz
Sg × Sg = schwarz	sg × Sg = schwarz
Sg × sG = schwarz	sg × sG = grau
Sg × sg = schwarz	sg × sg = weiß

Theoretisch ist demnach zu erwarten, daß von einer solchen F_2-Generation **12** Teile schwarz, **3** Teile grau und **1** Teil weiß sein müssen.

Wenn wir die im Versuch gefundenen Zahlen daraufhin uns ansehen, so zeigt sich, daß tatsächlich diese Zahlen nahezu genau das theoretisch zu erwartende Verhältnis 12 : 3 : 1 aufweisen.

	gefundene Zahlen	theoretisch	Für die Summe 560 berechnetes theoretisches Verhältnis *12 : 3 : 1*
schwarzspelzig	418	*12*	*420*
grauspelzig	106	*3*	*105*
weißspelzig	36	*1*	*35*
	Sa. 560		Sa. *560*

Also auch hier liegt eine ganz regelrechte Mendelspaltung vor, aber nicht mit einem mendelnden Unterschied, sondern mit zweien. Diese Erscheinung, daß eine Eigenschaft (wie hier schwarz) eine andere (hier grau) verdeckt, kommt sehr oft vor.

Man sagt in solchen Fällen, die eine Eigenschaft (hier schwarz) sei „**epistatisch**“ über die andere (hier grau), die „**hypostatisch**“ sei.

Man hat früher, als man die ersten ähnlichen Fälle fand, geglaubt, daß hier quasi eine „unreine“ Spaltung“ erfolgt sei, daß ein Teil der Keimzellen, die eigentlich weiße Farbe hätten übertragen sollen, „etwas von der schwarzen Farbe abbekommen hätten“. Alle genau untersuchten Fälle von „unreinen“ Spaltungen haben sich aber in ähnlicher Weise aufgeklärt wie in unserem Haferbeispiel. Eine „unreine“ Spaltung kennen wir also nicht. Da aber die Vorstellung, es gäbe so etwas wie eine unreine Spaltung, noch gelegentlich verfochten wird, schien es mir nützlich, ganz kurz diese Frage zu berühren.

Mit wieder einer anderen Verwicklung, die in F_2 Erscheinungen hervorruft, welche fürs erste nicht mit den Spaltungsgesetzen zu stimmen scheinen, soll uns wiederum eine Löwenmaulkreuzung bekannt machen.

Wir wollen z. B. kreuzen eine Löwenmaulpflanze, die gelb blüht, wie Fig. 2 Taf. 1, und eine zweite, die rot blüht, wie Fig. 7 Taf. 1. Die F_1-Pflanze ist dann blaßrot, wie die F_1-Pflanze in Taf. II.

Man würde nun wohl nach dem bisher Gehörten erwarten, daß F_2 aus 1 rot: 2 blaßrot: 1 gelb, oder wenn wir rot und blaßrot nicht unterscheiden, aus 3 rot: 1 gelb besteht. Das ist aber nicht der Fall, sondern F_2 besteht aus roten, gelbroten (Taf. I Fig. 8), elfenbeinfarbigen und gelben Pflanzen. Die roten und die gelbroten sind teils blaßrot, teils typisch rot. Wie ist diese Spaltung zu verstehen? Eine empirische Feststellung der Farbenverhältnisse, in denen die 4 Farbenkategorien auftreten, ergibt ganz zweifellos das Verhältnis:

9 rot und blaßrot
3 gelbrot und blaßgelbrot
3 elfenbein
1 gelb

In einem Versuch habe ich z. B. erhalten:

	gefunden	theoretisch	
rot und blaßrot	107	*110,25*	*(9)*
gelbrot und blaßgelbrot .	38	*36,75*	*(3)*
elfenbein	37	*36,75*	*(3)*
gelb	14	*12,25*	*(1)*
	196	*196,00*	

Daß hier das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 vorliegt, zeigt ein Blick auf die beigefügten theoretischen Zahlen, die genau das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 für die Summe 196 darstellen.

Die Zahlenreihe 9 : 3 : 3 : 1 ist nun aber, wie aus der Tabelle Seite 87 ersichtlich, typisch für Kreuzungen mit Rassen, die zwei unabhängig mendelnde Unterschiede aufweisen. Und in zwei Dingen sind auch tatsächlich die beiden hier gekreuzten Pflanzen verschieden. Die Unterschiede, die wir gleich in der gewohnten Weise mit Buchstaben bezeichnen wollen, sind folgende:

F Fähigkeit zur Bildung roter Farbe.
f Fehlen dieser Fähigkeit.
C Fähigkeit zur Umwandlung der gelben Grundfarbe in Elfenbein.
c Fehlen dieser Fähigkeit.

Die gelbe Pflanze ist **ffcc**, hat also diese beiden Fähigkeiten nicht, wohl aber hat sie die rote Pflanze **FFCC**. Der Bastard ist **FfCc** und dieser Bastard bildet die Sexualzellen **FC**, **Fc**, **fC**, **fc** und damit die folgenden Kombinationen F_2:

FFCC rot	FFCc rot	FfCC blaßrot	FfCc blaßrot
FFcC rot	FFcc gelbrot	FfcC blaßrot	Ffcc blaßgelbrot
fFCC blaßrot	fFCc blaßrot	ffCC elfenbein	ffCc elfenbein
fFcC blaßrot	fFcc blaßgelbrot	ffcC elfenbein	ffcc gelb

Für F_2 ist danach theoretisch folgende Zusammensetzung zu erwarten: **3** rot : **6** blaßrot : **1** gelbrot : **2** blaßgelbrot : **3** elfenbein : **1** gelb, oder wenn wir rot und blaßrot zusammenzählen, **9** rot und blaßrot : **3** gelbrot und blaßgelbrot : **3** elfenbein : **1** gelb. Das ist fast genau das auch im Versuche gefundene Verhältnis.

Wir haben demnach hier ein Beispiel dafür, daß einer Verschiedenheit in der Blütenfarbe — „rot“ — „gelb“ — zwei mendelnde „idioplasmatische“ Rassenunterschiede zugrunde liegen, und wir werden später noch sehr viele ähnliche Beispiele kennen lernen.

Wir müssen also scharf auseinanderhalten:

1. die an zwei gekreuzten Rassen ins Auge fallenden **äußeren Unterschiede**

und

2. **die mendelnden Grundunterschiede,** d. h. Unterschiede im Idioplasma, auf welchen die äußerliche Verschiedenheit beruht.

Diese Unterscheidung ist die Voraussetzung für ein Verständnis der schon wesentlich schwierigeren Versuche, die uns weiterhin beschäftigen sollen.

Man hat z. B. beobachtet, daß die Kreuzung zweier bellgefärbter, etwa weißblühender Rassen von verschiedenen Pflanzen, Erbsen, spanischen Wicken und anderen, die in sich völlig konstant sind, eine rote F_1 ergab, und daß die durch Selbstbefruchtung von solchen F_1-Pflanzen gewonnene F_2-Generation aus 9 Teilen roten und 7 Teilen weißen Pflanzen bestand. Der erste, der einen solchen Fall — bei

Mirabilis Jalapa, der „Wunderblume“ — völlig richtig deutete, war CORRENS. Unabhängig von ihm und fast gleichzeitig sind von TSCHERMAK, CUÉNOT, BATESON und seinen Mitarbeitern u. a. ähnliche Fälle analysiert worden.

Wir wollen, um bei unserem alten Schulobjekt zu bleiben, ein Beispiel vom Löwenmaul besprechen, wo diese Verhältnisse sehr weitgehend aufgeklärt sind.

Schon früher haben wir gehört, daß wir von dem Gartenlöwenmaul *Antirrhinum majus* außer den schwach gelblich-weißen „elfenbeinfarbigen“ Rassen auch rein weiße Rassen kennen, mit vollkommen weißen Blüten, ohne jede Spur von gelb (Fig. 1, Taf. I).

Es gibt nun weiße Rassen, die gekreuzt mit beliebigen elfenbeinfarbigen Pflanzen eine blaßrote F-Generation ergeben, und F_2 besteht dann aus roten, blaßroten, elfenbeinfarbigen und weißen Pflanzen im Verhältnis von **3** rot, **6** blaßrot, **3** elfenbeinfarbig, **4** weiß (Taf. V).

In einem Versuch erhielt ich z. B. in F_2 aus einer solchen Kreuzung folgende Spaltung:

rot	137
blaßrot	278
elfenbein	130
weiß	137.

Es ist das allerdings nicht das Verhältnis 3 : 6 : 3 : 4, sondern ungefähr das Verhältnis 3 : 6 : 3 : 3, aber ursprünglich sind hier mehr weiße Pflanzen dagewesen, die weißen Pflanzen sind jedoch empfindlicher gegen allerhand Schädlichkeiten und sterben vor der Blüte in größerer Zahl als die farbigen Kategorien. In Wirklichkeit ist also auch hier das Verhältnis ursprünglich wohl ziemlich genau 3 : 6 : 3 : 4 gewesen.

Diese eigentümliche Spaltung in F_2 kommt daher, daß die elfenbeinfarbige und die weiße Pflanze sich in folgenden zwei Punkten unterscheiden:

1. Die elfenbeinfarbige hat die Fähigkeit, einen gelben Farbstoff in den Blüten auszubilden, die weiße hat diese Fähigkeit nicht. Wenn wir Gameten, welche die Fähigkeit zur Bildung des gelben Farbstoffes übertragen, als **B** bezeichnen, und Gameten, welche diese Fähigkeit nicht übertragen, als **b**, muß demnach die elfenbeinfarbige Pflanze **BB**, die weiße **bb** heißen.
2. Der elfenbeinfarbigen Pflanze geht die Fähigkeit ab, einen Stoff (wohl ein Enzym) auszubilden, welches die gelbe Farbe in eine rote Farbe umwandelt. Die weiße Pflanze **hat** dagegen diese Fähigkeit. Wenn wir Gameten, welche diese Fähigkeit übertragen, als **F** bezeichnen, bekommt entsprechend die weiße Pflanze die Formel **FF** und die elfenbeinfarbige die Formel **ff**.

Beide in diesem Falle gekreuzten Pflanzen haben die schon früher (S. 94) besprochene Fähigkeit, den gelben Farbstoff in ein fahles gelblichweiß, d. h. in elfenbeinfarbig umzuändern.

Demnach ist die vollständige „Formel“ der elfenbeinfarbigen Pflanzen **BBffCC** und die der weißen **bbFFCC**.

Eine rote Farbe kann in keiner von diesen beiden Pflanzen gebildet werden, in der elfenbeinfarbigen nicht, weil in ihr das „Enzym“ fehlt, das die gelblichweiße Farbe erst in rot umwandelt, und in der weißen nicht, weil hier zwar das Enzym vorhanden ist, aber es fehlt hier der gelblichweiße Farbstoff, der durch das Enzym in rot umgewandelt wird.

Kreuzen wir nun aber diese beiden Pflanzen, so bringen wir die beiden vorher getrennten Voraussetzungen für die Bildung roter Farbe: „gelblichweißen Farbstoff“ und „Enzym“ zusammen, und der so entstandene Bastard blüht entsprechend blaßrot.

Dieser Bastard hat nach dem eben Gehörten die Formel **BbFfCC**, er wird demnach viererlei Sexualzellen bilden, nämlich **BFC**, **BfC**, **bFC**, **bfC**, und wird folgende 16 Kombinationen in F_2 entstehen lassen:

1) BBFFCC rot	2) BBFfCC blaßrot	3) BbFFCC rot	4) BbFfCC blaßrot
5) BBfFCC blaßrot	6) BBffCC elfenbein	7) BbfFCC blaßrot	8) BbffCC elfenbein
9) bBFFCC rot	10) bBFfCC blaßrot	11) bbFFCC weiß	12) bbFfCC weiß
13) bBfFCC blaßrot	14) bBffCC elfenbein	15) bbfFCC weiß	16) bbffCC weiß

Wie das Schema zeigt, werden tatsächlich 3 Kategorien rot, 6 blaßrot, 3 elfenbein und 4 weiß sein müssen, genau wie in den Versuchen ja auch das Zahlenverhältnis gefunden wird.

Aus der Tabelle ist auch sofort ersichtlich, daß aus dieser Kreuzung **vier** verschiedene Kategorien von weißen Pflanzen entstehen. Äußerlich sind diese Kategorien nicht zu unterscheiden, aber daß wirklich verschiedene Kategorien entstehen, kann man durch neue Kreuzungsversuche feststellen. Aus dem Schema ist z. B. ersichtlich, daß unter anderen auch eine Kategorie von weißen Pflanzen entsteht (Nr. 16), die **bb** und **ff** in der Formel haben. Von solchen Pflanzen ist nach dem, was wir vorhin gehört haben, zu erwarten, daß sie bei Kreuzung mit elfenbeinfarbigen Rassen keine rote, sondern eine elfenbeinfarbige F_1-Generation geben müssen. Dieses theoretische Postulat, daß derartige weiße Pflanzen, die innerlich ganz verschieden sind von der ursprünglichen weißen P_1-Pflanze, in F_2 einer solchen Kreuzung entstehen müssen, wird nun tatsächlich durch den Versuch erfüllt. Wenn man von beliebigen weißen F_2-Pflanzen eine Anzahl herausgreift und mit der elfenbeinfarbigen Rasse kreuzt, der die P_1-Pflanze angehört hat, dann findet man immer einige (Kategorie 16), welche eine elfenbeinfarbige, andere (Kategorie 11), welche eine homogene blaßrote, endlich drittens solche (Kategorie 12 und 15), die eine aus 50% elfenbeinfarbigen und 50% blaßroten Pflanzen bestehende F_1-Generation ergeben.

Dieses Beispiel soll uns noch mit einer weiteren wichtigen Tatsache vertraut machen.

Die weißblühende P_1-Löwenmaulpflanze, die nach dem eben Gehörten **bb** in ihrer Formel hatte, unterschied sich nicht bloß in der Blütenfarbe von der anderen elfenbeinfarbigen **BB**-Pflanze, sondern auch in anderen Dingen. Sie war wesentlich schwächlicher, wuchs langsamer, hatte ferner schon als ganz junge Pflanze einen eigenartigen weißlichen Saum an den Laubblättern, war empfindlich gegen Frost und gegen Parasiten, und genau so war auch ihre ganze Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung beschaffen. Man hätte nun nach dem in der letzten Vorlesung Gehörten erwarten können, daß weiße Blütenfarbe, schwächlicher Wuchs, weißlicher Blattrand, Empfindlichkeit gegen Frost usw. unabhängig voneinander gemendelt hätten, daß also in F_2 u. a. auch Pflanzen aufgetreten wären, die z. B. die rote Blütenfarbe, aber dazu die weißlich gesäumten Laubblätter und hohe Frostempfindlichkeit aufwiesen. Das ist aber nicht der Fall, eine F_2-Pflanze, die weiß blüht, zeigt auch immer den ganzen „Eigenschaftskomplex“ Schwächlichkeit, langsamen Wuchs, Empfindlichkeit, weißlichen Saum der Laubblätter usw. Und dieser Eigenschaftskomplex bleibt in allen Kreuzungen zusammen.

Man muß daraus schließen, daß diese scheinbar vielerlei Verschiedenheiten auf nur einem idioplasmatischen Grundunterschied beruhen.

Es macht vielleicht manchem einige Schwierigkeiten sich das vorzustellen. Das Verständnis wird erleichtert durch die Überlegung, daß eine **bb**-Pflanze den vorher genannten gelben Farbstoff nicht bilden kann. Dieser Farbstoff ist nun aber die „Grundlage“, das Ausgangsmaterial der Blütenfarbstoffe, ferner aber ist dieser Farbstoff wahrscheinlich die Grundlage für einen Teil der Farbstoffe der grünen Chromatophoren der Blätter, eine **bb**-Pflanze zeigt deshalb eine geschwächte CO_2-Assimilation, und deshalb eine geschwächte Wüchsigkeit und wohl auch nur deshalb eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Schädlichkeiten. Der **eine** irgendwie idioplasmatisch bedingte Defekt, „Fehlen der Fähigkeit den gelben Farbstoff auszubilden“, hat gewissermaßen den ganzen „Eigenschaftskomplex“ der fertigen Pflanze zur Folge.

Ein **einziger** solcher mendelnder **Unterschied** im **Idioplasma** kann also einer großen Zahl scheinbar verschiedener äußerlich erkennbarer Unterschiede der fertig entwickelten Organismen zugrunde liegen.

Wir wissen somit jetzt schon:

1. Ein scheinbar einfacher Unterschied zwischen zwei Sippen kann auf mehreren mendelnden Grundunterschieden beruhen. (Vergl. das vorhin besprochene Haferbeispiel S. 92 und das Löwenmaulbeispiel S. 94.)
2. Eine ganze Anzahl scheinbar selbständiger Unterschiede zwischen zwei Sippen kann auf einem einzigen Grundunterschied beruhen.

Was wir schon vorhin betont haben, erscheint somit jetzt noch viel wichtiger: Die äußerlich erkennbaren Sippenunterschiede, und die dem zugrunde liegenden Grundunterschiede sind ganz verschiedene Dinge. Zwischen ihnen bestehen nur etwa analoge Beziehungen wie zwischen den Eigenschaften Geruch, Geschmack usw., einer chemischen Verbindung und ihrer chemischen Formel.

An diese Tatsachen werden wir in der nächsten Vorlesung einige wichtige prinzipielle Betrachtungen anknüpfen müssen.

Die „mendelnden“ Grundunterschiede bezeichnet man mit verschiedenen Ausdrücken auch als Erbeinheiten (Units), Faktoren oder als Gene. Wir wollen künftig im wesentlichen die Ausdrücke „Grundunterschied“ und „Faktor“ gebrauchen und verstehen darunter einen als Einheit vererbten Unterschied zwischen zwei Sippen.

Analoge Fälle, wie das vorhin ausführlich besprochene Beispiel, wo die Kreuzung eines weißen mit einem elfenbeinfarbigen Löwenmäulchen eine rote F_1-Generation ergibt, sind, wie gesagt, bei sehr zahl-

reichen anderen Organismen Pflanzen und Tieren (Hühnern z. B.) bekannt. Wir wissen so, daß unter Umständen zwei bei Inzucht völlig konstante weiße Rassen von Hühnern bei der Kreuzung sehr lebhaft gefärbte Tiere geben, die dann weiterhin aufspalten in 9 gefärbt : 7 weiß.

So ist auch der schon früher erwähnte und in Fig. 27 S. 72 abgebildete Fall zu verstehen, daß die Kreuzung einer rein weißen blauäugigen Kaninchenrasse mit manchen anderen ebenfalls rein weißen, aber rotäugigen Kaninchenrassen gefärbte Bastarde gibt.

Sehr häufig kommt es auch vor, daß zwei Rassen, die äußerlich überhaupt nicht unterscheidbar sind, bei der Kreuzung ein so überraschendes, aber in analoger Weise sich dann aufklärendes Resultat geben. So besitze ich zwei äußerlich überhaupt nicht unterscheidbare „elfenbein"farbig blühende Rassen von *Antirrhinum*, die bei der Kreuzung rote, weiterhin sehr kompliziert, aber für mich völlig verständlich, aufspaltende Bastarde geben.

Analoge Erscheinungen beobachtet man nun nicht bloß bei der Kreuzung von Rassen, die Färbungsunterschiede aufweisen, sondern auch sonst, bei allen möglichen andern Eigenschaften. In ganz entsprechender Weise, wie das Entstehen von roter Farbe bei *Antirrhinum* davon abhängt, ob die beiden Erbeinheiten **F** und **B** in einem Individuum enthalten sind oder nicht, hängt auch z. B. die Ausbildung der gewöhnlichen zygomorphen Blütenform bei *Antirrhinum* ab von zwei Faktoren: **P** und **E**.

Den einen davon, **E** haben wir schon kennen gelernt, alle Pflanzen, die diesen Faktor **nicht** enthalten, die also **ee** in der Formel führen, haben nur radiär pelorische Blüten wie die auf Taf. III und in Fig. 38 b abgebildeten.

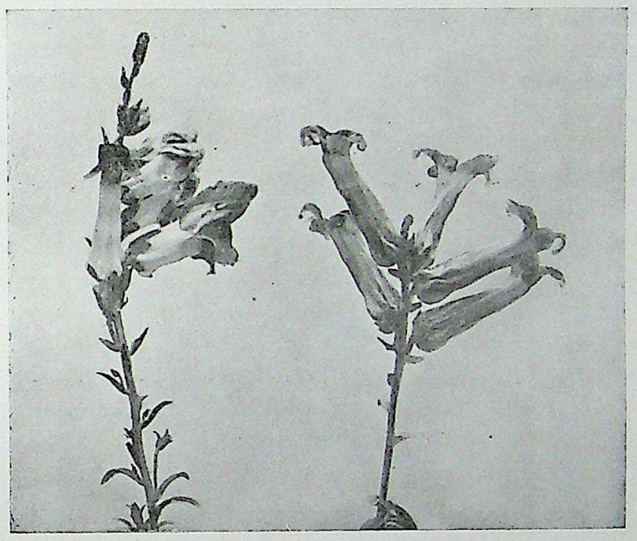
Voraussetzung für völlig normale Blüte ist aber ein weiterer Faktor **P**. Pflanzen, die zwar **E**, aber nicht **P** enthalten, also **EEpp** in der Formel haben, tragen nebeneinander pelorische und normale Blüten wie Fig. 32 a. Ausschließlich zygomorphe, normale Blüten tragen nur die Individuen, die sowohl **E** wie **P** wenigstens einmal enthalten. Wenn wir nun z. B. haben: eine Rasse von der Formel **EEpp** mit pelorischen und zygomorphen Blüten auf der gleichen Pflanze (Fig. 38 a), und eine zweite Rasse **eePP** mit ausschließlich radiär pelorischen Blüten (Fig. 38 b), und wenn wir diese Rassen kreuzen, so bekommen wir eine F_1-Generation von der Formel **EePp**, die jetzt nur zygomorphe Blüten trägt. F_2 dieser Kreuzung besteht dann aus:

1. Pflanzen mit nur zygomorphen
2. Pflanzen mit zygomorphen und radiären
3. Pflanzen mit nur radiären Blüten

im theoretischen Verhältnis 9 : 3 : 4. In einem entsprechenden Versuche wurden in F_2 gefunden:

1. Pflanzen mit nur rädiären Blüten 70
2. „ „ zygomorphen und radiären Blüten 13
3. „ „ nur radiären Blüten . . . . . 45.

Diese Zahlen stimmen sehr schlecht mit den theoretischen. Aber das rührt wohl sicher daher, daß die beiden letzten Kategorien transgredierend fluktuieren, insofern als schlecht genährte Pflanzen, die in die Kategorie 2 gehören, und die also eigentlich zygomorphe und radiäre



a b

Fig. 38. Pelorische Rassen von *Antirrhinum majus*.
a Rasse mit pelorischen und normalen Blüten auf der gleichen Pflanze;
b Rasse mit nur pelorischen Blüten.

Blüten tragen müßten, nur radiäre Blüten ausbilden. Derartige Individuen werden deshalb bei der empirischen Auszählung für Individuen der Kategorie 3 gehalten und als solche in Rechnung gestellt. Die Folge ist wiederum, daß im Versuch scheinbar die Kategorie 2 zu wenig und die Kategorie 3 zu viel Individuen aufweist. Um sichere Zahlen zu bekommen, müßte man auch hier den Weg der F_3-Analyse einschlagen, der S. 90 beschrieben ist.

Als ein übersichtliches letztes Beispiel dieser Art, das uns auch noch eine neue bisher noch nicht besprochene Komplikation zeigt, sei ein Kreuzungsversuch besprochen, den SHULL mit Bohnen ausgeführt hat.

unterschied auch gerade umgekehrt formulieren. Das sei an einem Beispiel kurz erläutert. Als ich das erste Mal fand, daß eine bei *Antirrhinum majus* vorkommende gelbblätterige Rasse bei der Kreuzung mit grünen Rassen *aurea*-blättrige d. h. gelbgrüne F_1-Pflanzen gab, die dann weiterhin in F_2 in $^1/_4$ gelbblättrige, $^2/_4$ aureablättrige und $^1/_4$ grünblättrige Pflanzen aufspalteten, formulierte ich die „Grundunterschiede" folgendermaßen:

H Ein Faktor, der homozygotisch — als **HH** — die grüne Blattfarbe umändert in gelb und der heterozygotisch — als **Hh** — die grüne Farbe zu *aurea* macht.

h Fehlen dieses Faktors, d. h. unveränderte grüne Blattfarbe.

Man kann nun aber natürlich ebenso gut die Gene auch so formulieren:

N Ein Faktor, der homozygotisch — als **NN** — die sonst gelbe Blattfarbe grün macht, und heterozygotisch als **Nn** die gelbe Farbe wenigstens in aureafarbig, d. h. gelbgrün umändert.

n Fehlen dieses Faktors d. h. rein gelbe Blattfarbe.

Heute gebrauche ich nur diese letzte Formulierung, weil vieles dafür spricht, daß die grüne Blattfarbe durch „Veränderung" der gelben zustande kommt, daß die gelbe eine Vorstufe der grünen ist.

Also der Ausdruck „Vorhandensein" und „Fehlen" einer Eigenschaft ist für uns nur ein bequemer sprachlicher Weg, um Unterschiede zwischen zwei Rassen in kurzen Worten auszudrücken, mehr aber nicht!

Man darf sich durch diese Ausdrucksweise nicht verführen lassen, anzunehmen, daß, wenn wir von „Vorhandensein einer Eigenschaft" reden, nun irgend etwas Stoffliches, Faßbares, in dem betreffenden Individuum stecken müsse, und daß andererseits das „Fehlen einer Eigenschaft" auch das Fehlen irgend eines konkreten Dinges bedeute.

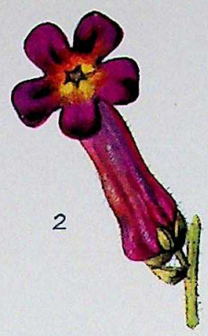
Weil man ganz allgemein die mendelnden idioplasmatischen Verschiedenheiten formuliert als Vorhandensein und Fehlen von Eigenschaften der fertigen Organismen, hat sich vielfach die Vorstellung entwickelt, diese Unterschiede beruhten tatsächlich nur auf dem Vorhandensein und Fehlen bestimmter körperlicher Dinge im Idioplasma.

Dieser Schluß ist aber durch nichts begründet.

Wenn wir von einem weißen rotäugigen **aa**-Kaninchen sagen, ihm fehle die Fähigkeit zur Pigmentbildung, die in einem **AA**-Kaninchen enthalten sei, so ist das nur eine bequeme Art, den Unterschied zwischen den beiden Kaninchen auszudrücken, es ist aber damit durchaus nicht gesagt, daß in dem Idioplasma des **aa**-Tieres nun irgend eine







P 1



F 1





















F 2



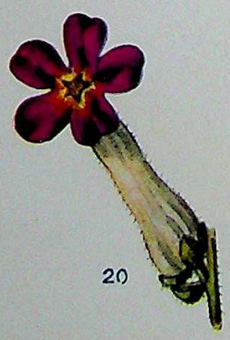


















körperlich gedachte „Anlage“ zur Farbstoffbildung fehle, die in den Zellen eines **AA**-Tieres enthalten sei. Der Unterschied kann ebenso gut darin bestehen, daß in den Keimzellen des **aa**-Kaninchens etwas vorhanden ist, was dem **AA**-Kaninchen fehlt, oder aber der Unterschied kann auch irgendwie anderer Art sein. Zwei verschiedene chemische Verbindungen unterscheiden sich doch auch nicht bloß dadurch, daß in der einen etwas fehlt, was in der anderen vorhanden ist, man denke an isomere Verbindungen!

Einer Löwenmaulpflanze von der Formel **aabbccddee** usw. fehlt zwar eine Reihe von Fähigkeiten, die in einer Löwenmaulpflanze von der Formel **AABBCCDDEE** usw. enthalten sind, aber deswegen brauchen doch nicht im Idioplasma der **aabbccddee**-Pflanze bestimmte Partikelchen, Chromosomenstückchen, oder wie man sich das sonst vorstellt, zu fehlen, die in den **AABBCCDDEE**-Pflanzen enthalten sind.

Aus dieser Vorstellungsweise, daß alle idioplasmatischen Unterschiede nur im Vorhandensein oder Fehlen bestimmter körperlich gedachter „Eigenschaftsträger“ bestünden, hat sich auch die Unterscheidung von „positiven“ und „negativen“ Eigenschaften entwickelt, die durch nichts begründet ist.

Es hat sich mit andern Worten aus der Formulierung der mendelnden Grundunterschiede als Vorhandensein und Fehlen von Eigenschaften eine ganz bestimmte theoretische Vorstellung entwickelt über die eigentliche Natur dieser Unterschiede.

Richtig klar ausgesprochen und begründet ist diese Vorstellungsweise, die vielfach als **Presence-absence-Theorie** bezeichnet wird, nirgends. So ganz allmählich hat sich aus der besonders von G. H. Shull motivierten „Presence-absence-Formulierung“ der Rassenunterschiede eine „Presence-absence-Theorie“ von der Natur der mendelnden idioplasmatischen Grundunterschiede entwickelt, ein warnendes Beispiel, wie sehr wir unsere Vorstellung durch bestimmte Ausdrucksweisen beherrschen lassen.

Wenn durch die Hypothese, daß alle idioplasmatischen Unterschiede nur auf dem Vorhandensein und Fehlen bestimmter Dinge beruhten, irgendwelche sonst unverständliche Tatsachenkomplexe erklärbar wären, dann hätte sie als Arbeitshypothese eine gewisse Berechtigung. Ich finde aber nicht, daß dieses Postulat erfüllt ist, im Gegenteil schafft die auf dieser Hypothese beruhende Unterscheidung von „positiven“ und „negativen“ Eigenschaften sehr große Schwierigkeiten, auf die wir später in der Vorlesung über Mutationen noch zurückkommen werden.

Wir wollen demnach zwar auch weiterhin die Presence-Absence-Formulierung der mendelnden Rassenunterschiede beibehalten, wir

wollen uns aber hüten, damit bestimmte theoretische Vorstellungen über die Natur der idioplasmatischen mendelnden Rassenunterschiede zu verbinden.

In den letzten Jahren hat man in zahllosen Kreuzungsversuchen Pflanzen- und Tierarten ganz systematisch untersucht. Das Ergebnis dieser Versuche ist ein sehr überraschendes: es zeigt sich, je weiter die Untersuchung fortschreitet, umso deutlicher, daß die scheinbar ganz unübersehbar zahlreichen „Rassen“ und „Sorten“ einer „Spezies“ nur immer wieder andere Kombinationen einer relativ doch recht kleinen Zahl von Grundunterschieden darstellen. Das sei an der bisher am weitesten analysierten Pflanze, dem Gartenlöwenmaul, kurz demonstriert.

Es gibt von *Antirrhinum majus* weit über 100 verschiedene Rassen im Handel. Unterscheidbar und rein züchtbar sind hunderttausende von deutlich verschiedenen Sippen. Ich selbst habe im Laufe der Jahre mehrere tausend deutlich verschiedene Rassen selbst in Kultur gehabt. Die Rassen zeigen auf den ersten Blick eine ganz unübersehbare Fülle von Färbungen, Blütenformen, Wuchsformen, sie unterscheiden sich in der Raschheit der Entwicklung und vielen anderen Dingen.

Alle diese vielen Rassen stellen aber, wie meine Versuche von Jahr zu Jahr deutlicher ergeben, immer nur wieder andere Kombinationen einer kleinen Zahl von Grundunterschieden dar.

Ich gebe nachstehend eine kurze Zusammenstellung einiger*) der wichtigsten dieser Grundunterschiede. Einige davon haben wir schon früher kennen gelernt.

B Pflanzen, die **bb** sind, haben rein weiße Blüten ohne jede Farbe. **B** ist also eine wesentliche Voraussetzung für Farbbildung überhaupt. **bb**-Pflanzen zeigen ferner ein deutlich gehemmtes Wachstum, sind also stets deutlich kleiner als Pflanzen, die zwar im übrigen die gleiche Erbformel haben, aber **Bb** oder **BB** sind.

bb-Individuen sind schon als junge Pflänzchen an einer eigentümlichen Färbung der Blattränder und meist an einer eigenartigen Beschaffenheit der Epidermis der Laubblätter kenntlich.

B bedingt in Pflanzen, denen die später zu nennenden Faktoren **C** und **F** fehlen, die also **cc** und **ff** sind, eine gelbe Farbe der Blumenblätter.

---

*) Ich kenne heute bereits rund 100 Grundunterschiede bei *Antirrhinum majus*, das ergibt 2^{100} Kombinationsmöglichkeiten.

C C wandelt die durch **Bb** beziehungsweise **BB** ermöglichte gelbe Farbe der Blumenblätter in ein fahles Gelblichweiß, das „elfenbeinfarbig“ genannt wird, um. Ob eine Pflanze **CC** oder **cc** ist, sieht man auch, wenn sie rot blüht. Fig. 7 Taf. I ist z. B. **CC**, Fig. 8 Taf. I **cc**. Das Rot der **cc**-Pflanze ist mehr gelblich rot.

F Grundfaktor für rote Färbung. Anthocyanbildung ist nur möglich in Pflanzen, die **B und F** enthalten. Eine Pflanze **bbFF** ist weiß, eine Pflanze **BBff** ist elfenbeinfarbig beziehungsweise gelb. In welchen Teilen der Blüte und der Pflanze überhaupt die rote Farbe auftritt, hängt ab von den nachher zu besprechenden Faktoren **S**, **X**, **D** und anderen. Die Intensität der Färbung hängt ab von den Faktoren **M**, $\mathbf{M_1}$, **L** u. a.

M macht das durch **B** und **F** zustande gebrachte Anthocyan dunkler. **BBFFmm** ist fleischfarbig Fig. 5 u. 6 Taf. I, **BBFFMM** ist ein blasses Rot ähnlich wie Fig. 9 Taf. I.

$\mathbf{M_1}$ macht das durch **BFM** bedingte Rot noch dunkler. $\mathbf{BBFFMMM_1M_1}$ ist rot wie Fig. 7 u. 8 Taf. I, $\mathbf{BBFFmmM_1M_1}$ ist ein dunkles Fleischfarbig.

L macht das Rot noch dunkler. So ist z. B. $\mathbf{BBFFmmM_1M_1LL}$ ein dunkles Fleischfarbig von fast genau derselben Farbe wie **BBFFMMmmll**. $\mathbf{BBFFMMM_1M_1LL}$ ist satt sammetig schwarzrot wie Fig. 10 Taf. I.

A Verändert den „Ton“ der roten Farbe. **aa**-Pflanzen haben ein saures Rot, **AA**-Pflanzen ein mehr alkalisches Rot. Fig. 14 Taf. I ist $\mathbf{BBFFMMM_1M_1llaa}$. Fig. 7 Taf. I ist $\mathbf{BBFFMMM_1M_1LLAA}$. Fig. 15 Taf. I ist $\mathbf{BBFFMMM_1M_1LLaa}$. Fig. 10 Taf. I ist $\mathbf{BBFFMMM_1M_1LLAA}$.

D Alle **dd**-Pflanzen haben die Röhre der Blüte nicht rot gefärbt, **dd** sind z. B. die Fig. 16, 17, 20 auf Taf. I. **D** beeinflußt ferner aber auch die Verteilung des Anthocyans in den Blättern und Stengeln.

S Ein Faktor, der ebenfalls die Lokalisierung der durch die Faktoren **B**, **F**, **M**, $\mathbf{M_1}$ **L** und **A** hervorgerufenen roten Färbung beeinflußt. **S** ohne **X** macht, daß die rote Farbe nur an der Röhre hinter den Kelchzipfeln gerade eben erkennbar ist. Eine Pflanze von der Formel $\mathbf{BBCCFFMMM_1M_1LLAADDssxx}$ ist elfenbeinfarbig, hat genau die gleiche Farbe wie die **ff**-Pflanzen. Eine Pflanze $\mathbf{BBCCFFMMM_1M_1LLAAddSSxx}$ ist nach dem, was wir oben für den Faktor **D** gehört haben, ebenfalls elfenbeinfarbig.

X Ein weiterer Lokalisierungsfaktor, ermöglicht eine rote Färbung auf der Außenseite der Blüten. Eine Pflanze $\mathbf{BBCCFFMMM_1M_1ll}$

AADDssXX sieht aus wie Fig. 27 u. 28 Taf. I. Zusammen mit **S** ermöglicht **X** die Ausbreitung der Farbe auf die ganze Blüte. Eine Pflanze **BBCCFFMMM$_1$M$_1$IIAADDSSXX** sieht aus wie Fig. 7 Taf. I.

G Verändert den Charakter der roten Farbe. Eine Pflanze **BBCC FFMMM$_1$M$_1$IIAADDSSXXgg** sieht aus wie Fig. 7 Taf. I. Eine Pflanze **BBCCFFMMM$_1$M$_1$IIAADDSSXXGG** sieht aus wie Fig. 12 Taf. I, ist „picturatum". In ähnlicher Weise ist Fig. 11 Taf. I die entsprechende **G**-Pflanze zu Fig. 8 Taf. I.

E Beeinflußt die Form der Blüte. Alle **ee**-Pflanzen haben radiär pelorische Blüten wie Fig. 34 Taf. I und Fig. 32 b. Dieser Faktor äußert sich aber auch in der Form der Fruchtknoten.

P Beeinflußt in ähnlicher Weise die Blütenform, eine **pp**-Pflanze hat nebeneinander normale und pelorische Blüten (Fig. 32 a).

Die aufgezählten Faktoren mögen wohl genügen, um das Prinzip zu veranschaulichen. Ich kenne, wie schon erwähnt, eine beträchtlich größere Zahl.

Sie alle sind erst auf Grund von vielen hunderten von Kreuzungsversuchen erkannt. Die Faktoren sind also nicht etwas Konkretes, Greifbares, sondern sie sind nur theoretisch erschlossen. Wenn man aber erst einmal durch eine Anzahl von Kreuzungen diese Grundunterschiede hat präzisieren können, dann kann man die verwickeltsten Kreuzungsresultate übersehen, und was wichtiger ist, man kann genau vorhersagen, was das Resultat einer Kreuzung von zwei ihrer Formel nach bekannten Individuen in F_1 und in allen folgenden Generationen sein wird.

Ich bin auf Grund der genauen Kenntnis der Grundunterschiede von *Antirrhinum majus* imstande, ganz ähnlich wie ein Chemiker, der sich aus wenigen Grundstoffen eine ungeheuer große Zahl von Verbindungen herstellen kann, mit Hilfe eines kleinen Satzes von Pflanzen, deren Formel ich genau kenne, irgend eine gewünschte Rasse — d. h. eine gewisse Kombination von Grundunterschieden — jederzeit herzustellen. Auf Grund der genauen Kenntnis der Formel meiner Pflanzen ist es mir möglich, für jede Kreuzung genau vorherzusagen, wie F_1 aussehen wird und was in F_2 alles herausmendeln muß.

Ich will hier nur einen solchen Kreuzungsversuch herausgreifen und zeigen, wie vollkommen übersichtlich durch die Präzisierung der Grundunterschiede die sonst völlig unverständlichen Erblichkeitsverhältnisse bei Kreuzung verschiedener Rassen sind. Ein solcher Versuch ist auf Taf. VI abgebildet.

Die beiden in dem Versuche verwendeten P_1-Pflanzen hatten folgende Formeln:

1. Die gelbe Pflanze: **ccffGGddEE** . . . . . [1]).

Sie blüht gelb, weil ihr der Faktor **F** fehlt. Daß die Pflanze **dd** war, konnte man ihr äußerlich nicht ansehen, da dieser Faktor nur eine vorhandene rote Farbe beeinflußt. Daß aber diese Pflanze **dd** in der Formel hatte, war aus früheren mit dieser Pflanze vorgenommenen Kreuzungsversuchen sicher bekannt. Ebenso war auch durch frühere Kreuzungsversuche schon festgestellt, daß diese gelbe Pflanze **GG** war, was man ihr äußerlich auch nicht ansehen konnte. Bei Kreuzung mit homogen roten Rassen hatte F_1 immer deutlich die picturatum-Färbung gezeigt.

2. Die rote pelorische Pflanze: **CCFFggDDee** . . . . . [1]).

Daß diese Formel zutraf, war ebenfalls aus früheren mit dieser Pflanze vorgenommenen Vererbungs- und Kreuzungsversuchen ganz sicher bekannt.

Die durch die Kreuzung der beiden P_1-Pflanzen entstandene F_1-Pflanze mußte auf Grund der Formel der Eltern die Formel **CcFfGgDdEe** haben, war also heterozygotisch in 5 Faktoren.

Organismen, welche fünffach heterozygotisch sind, bilden $2^5 = 32$ verschiedene Kategorien von Sexualzellen, und diese können sich in $32^2 = 1024$ Kombinationen vereinigen. D. h. wir müssen in der Deszendenz eines solchen selbstbefruchteten Bastardes **1024** Kategorien von Individuen erwarten.

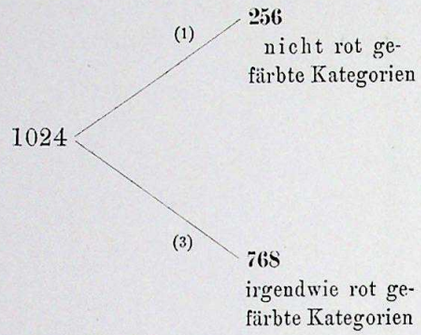
Wie diese verschiedenen Kategorien aussehen, und in welchen Zahlenverhältnissen die äußerlich unterscheidbaren Kategorien auftreten, das könnten wir so feststellen, wie wir es bisher in den früheren Beispielen immer getan haben, wir könnten lege artis kombinieren und alle möglichen Kombinationen in Form des üblichen Quadrates (S. 97 z. B.) aufschreiben. Das wäre aber ein sehr umständlicher Modus, der natürlich nicht mehr zweckmäßig ist, wenn man mit so komplizierten Spaltungen arbeitet. Man geht hier ganz anders vor, und es soll gerade eine Hauptaufgabe dieses Beispiels sein, diese Methode zu zeigen. Man geht in der Weise vor, daß man nacheinander die Faktoren in Rechnung zieht.

Zu erwarten sind, wie gesagt, 1024 Kategorien. Von diesen 1024 Kategorien müssen nun $^1/_4 = 256$ **ff** sein, können deswegen keinerlei rote Färbung zeigen. Wir können also einteilen nach Formel I.

---

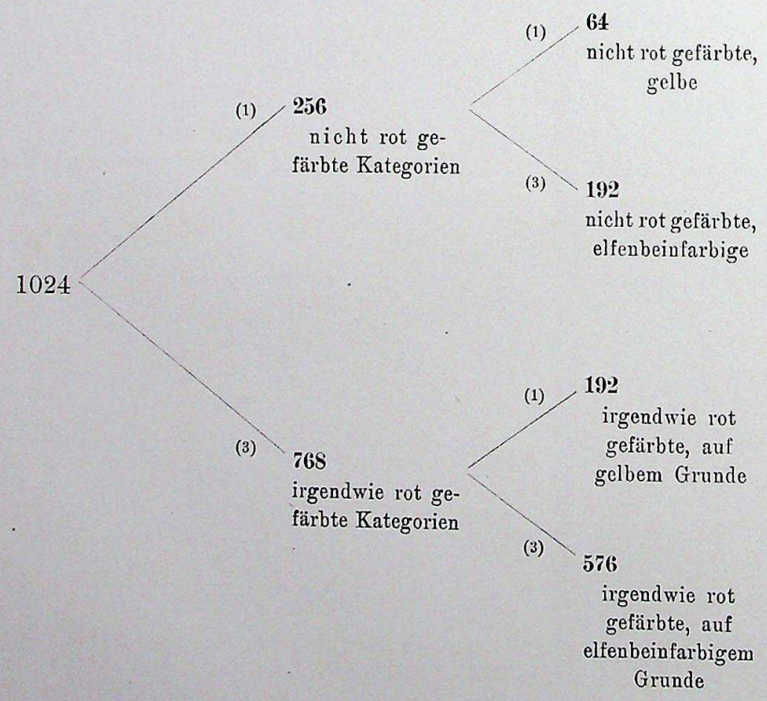
[1]) Die Punkte sollen die übrigen hier nicht besprochenen Faktoren andeuten. Beide P_1-Pflanzen waren z. B. **BBSSXXPPMMIIAA.**

Formel I.



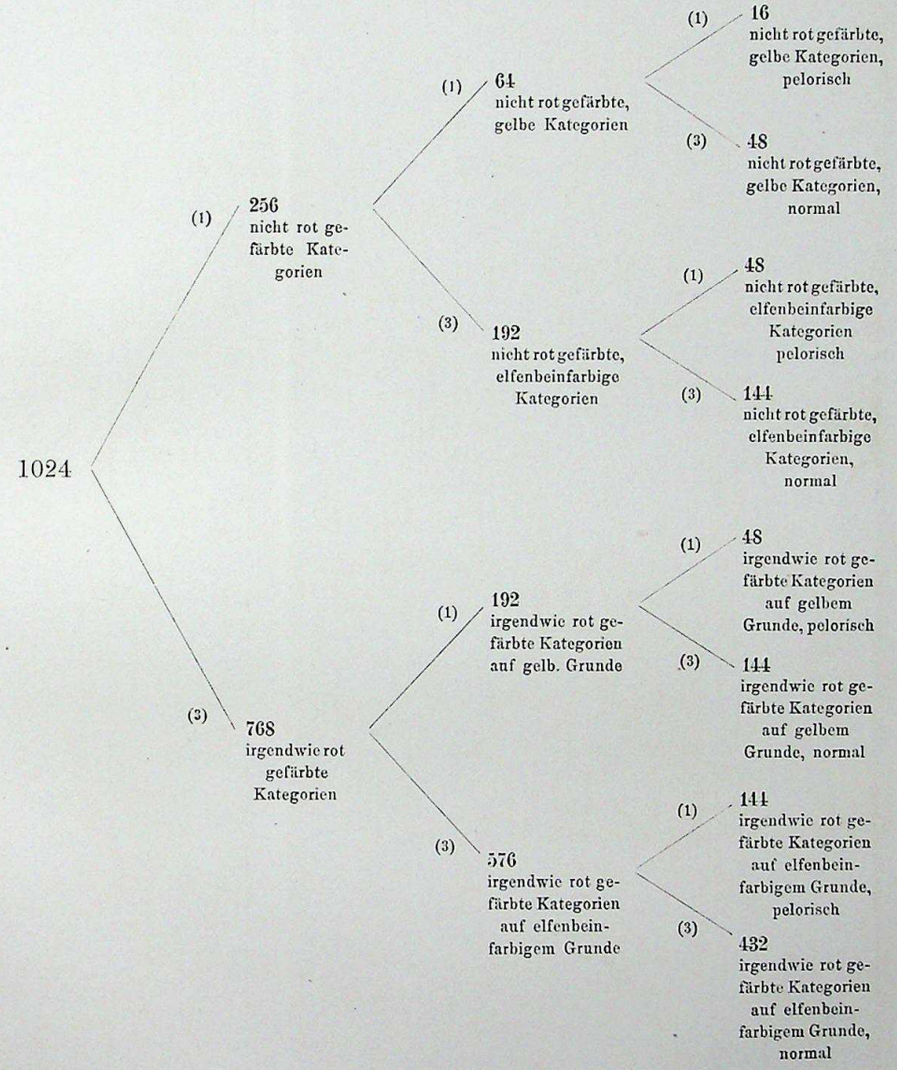
Ziehen wir weiterhin den Faktor **C** in Rechnung, so müssen von den 1024 ebenfalls wieder $^1/_4$ **cc** sein, d. h. gelb oder „auf gelbem Grunde", die übrigen $^3/_4$ dagegen elfenbein oder „auf elfenbein Grunde" gefärbt sein. Wir können daher auch sagen, von den 256 nicht roten sind $^1/_4 = 64$ gelb und $^3/_4 = 192$ elfenbein. Von den irgendwie rot gefärbten Kategorien sind entsprechend $^1/_4 = 192$ auf gelbem Grunde, $^3/_4 = 576$ auf elfenbeinfarbigem Grunde gefärbt. Wir können also jetzt die 1024 Kategorien schon eine Stufe weiter teilen (Formel II).

Formel II.



Als nächster Faktor komme jetzt **E**. Auch hier sind wieder $^1/_4$ aller F_1-Pflanzen **ee**, d. h. pelorisch und $^3/_4$ **EE** oder **Ee**, d. h. normal. In dieser Weise folgt eine weitere Teilung der 1024 F_2-Kategorien (Formel III).

Formel III.

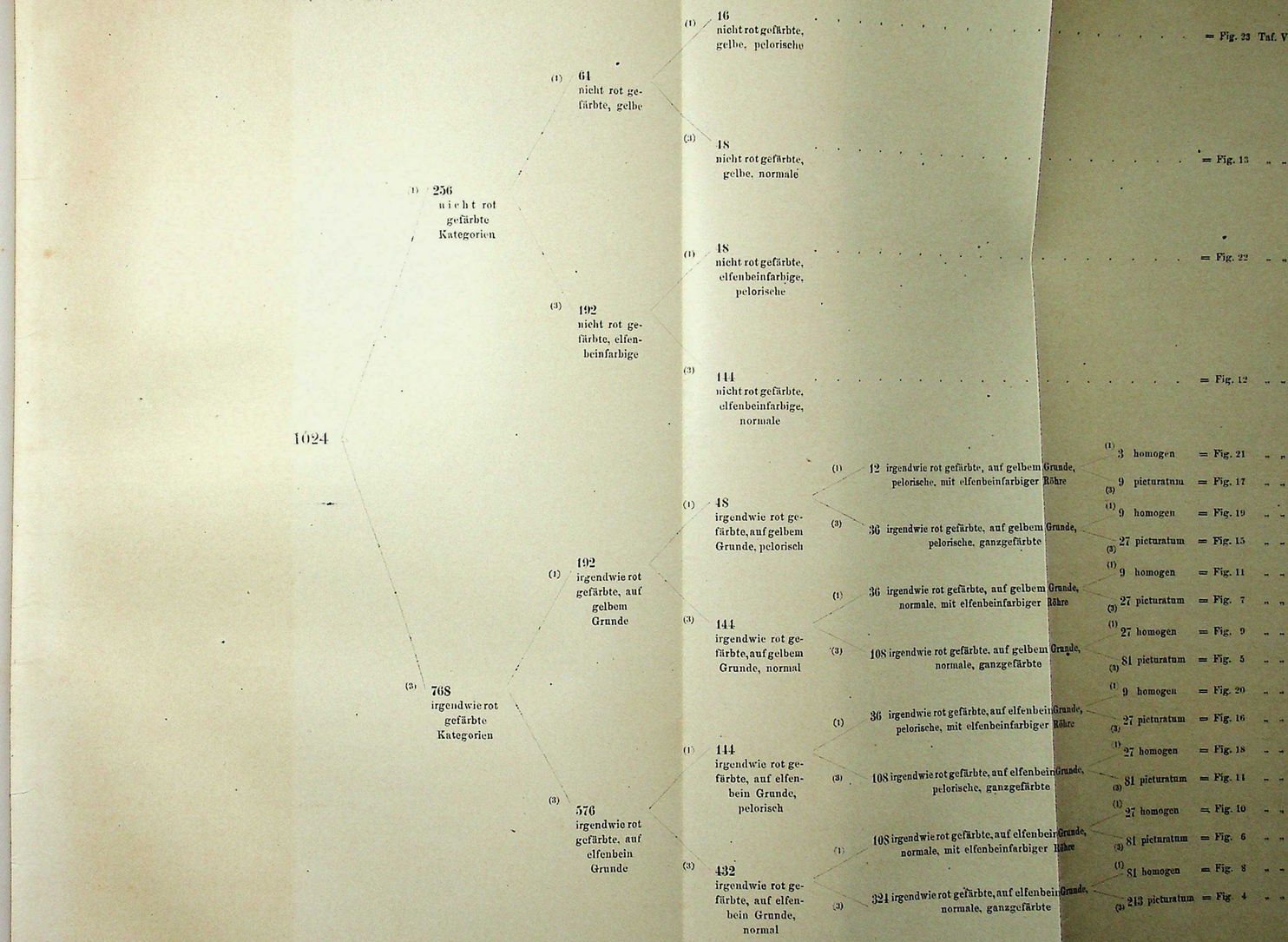


Es bleiben jetzt noch die Faktoren **D** und **G** übrig, die sich in den nicht roten Individuen überhaupt nicht äußern, mit anderen Worten, wir haben weitere äußerlich unterscheidbare Kategorien von elfenbeinfarbig und von gelb nicht mehr zu erwarten. Dagegen die irgendwie rot gefärbten Kategorien können noch zwei weitere Male

F_2-Kategorien:		Theoretische Verhältniszahl, welche die relative Häufigkeit angibt, in welcher derartig gefärbte Individuen gefunden werden müssen:	Theoretisch für die Summe der Versuchspflanzen:	Im Versuch wurden gefunden:
[1]) gelb pelorisch	= Fig. 23 [1])	*(16)*	*3,109376*	2
[2]) gelb normal	= Fig. 13	*(48)*	*9,328128*	13
[3]) elfenbeinfarbig pelorisch	= Fig. 22	*(48)*	*9,328128*	12
[4]) elfenbeinfarbig normal	= Fig. 12	*(144)*	*27,984384*	25
[5]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, pelor., homogen gefärbt	= Fig. 21	*(3)*	*0,583008*	1
[6]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 17	*(9)*	*1,749024*	0
[7]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 19	*(9)*	*1,749024*	2
[8]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 15	*(27)*	*5,247072*	9
[9]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 11	*(9)*	*1,749024*	3
[10]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, normal, picturatum	= Fig. 7	*(27)*	*5,247072*	5
[11]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 9	*(27)*	*5,247072*	5
[12]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, normal, picturatum	= Fig. 5	*(81)*	*15,741216*	15
[13]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 20	*(9)*	*1,749024*	2
[14]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 16	*(27)*	*5,247072*	3
[15]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 18	*(27)*	*5,247072*	4
[16]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 14	*(81)*	*15,741216*	18
[17]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 10	*(27)*	*5,247072*	4
[18]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, normal, picturatum	= Fig. 6	*(81)*	*15,741216*	20
[19]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 8	*(81)*	*15,741216*	10
[20]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, normal, picturatum	= Fig. 4	*(243)*	*47,223648*	46
			Sa.	199

[1]) Auf Tafel VI.

Formel IV (zu Seite 113).



geteilt werden. Zunächst für den Faktor **D**: es werden alle **dd**-Individuen, also $^1/_4$ aller rot gefärbten, eine elfenbeinfarbige Röhre haben. Wir bekommen dadurch eine weitere Stufe der Aufteilung, wie aus dem nebenstehenden endgültigen Teilungsschema (Formel IV) ersichtlich ist. Es bleibt dann nur noch für den Faktor **G** eine weitere Teilung vorzunehmen. Auch hier müssen $^1/_4$ aller rot gefärbten Pflanzen **gg** sein, d. h. homogene Färbung aufweisen. Die entsprechende Teilung der schon bisher unterschiedenen Kategorien ergibt dann jetzt als endgültiges Resultat das in Formel IV dargestellte Bild.

Mit anderen Worten, wir müssen erwarten, daß in F_2 dieser Kreuzung **20** äußerlich verschiedene Kategorien von Löwenmäulern in der relativen Häufigkeit vorkommen, welche die in () beigefügte Zahl der nebenstehenden Tabelle S. 112 angibt.

Das ist nun (wie die Tabelle zeigt) im Versuch wirklich auch nahezu alles der Fall gewesen. Es traten von den 20 theoretisch erwarteten Kategorien 19 Kategorien auf, nur die Kategorie 6 war nicht vertreten. Diese fehlende Kategorie 6 ist aber in einigen anderen Versuchen auch herausgemendelt, daß sie gerade in dem hier genannten Versuch fehlte, hängt sicher nur damit zusammen, daß doch eine nur relativ kleine Zahl von Individuen (199) herangezogen waren in Anbetracht einer so komplizierten Spaltung. Auch das Zahlenverhältnis, in dem diese verschiedenen Kategorien im Versuch auftraten, stimmt ganz überraschend gut mit dem theoretisch erwarteten, wie ein Vergleich der beiden letzten Kolumnen der vorstehenden Tabelle zeigt.

In natura sieht ein F_2-Beet einer derartigen Kreuzung noch viel bunter aus, als die Tafel andeutet. Das kommt daher, daß auch z. B. die **FF**- und die **Ff**-Pflanzen meist deutlich unterscheidbar sind, wir haben also auch überall unter den als rot gezählten Pflanzen in Wirklichkeit noch rote und blaßrote im Verhältnis von 1 : 2. Ferner sind die **EE**- und die **Ee**-Pflanzen oft auch äußerlich unterscheidbar, die **Ee**-Pflanzen haben im Durchschnitt eine kleinere Oberlippe als die **EE**. Auch die **GG**- und die **Gg**-Individuen kann ein geübtes Auge fast immer unterscheiden. Das macht schon **54** äußerlich verschiedene Sorten von Individuen. Der erste Eindruck, den ein solches F_2-Beet macht, ist der einer ganz hoffnungslos komplizierten Formen- und Farbenmannigfaltigkeit.

Dieses eine Beispiel genügt wohl, um zu zeigen, wie übersichtlich alle diese auf den ersten Blick hoffnungslos verwickelt aussehenden Spaltungserscheinungen bei Rassenkreuzungen werden, wenn man erst einmal sich über die allen Sortenunterschieden zugrunde liegenden wenigen mendelnden Grundunterschiede klar ist.

Das hier zuletzt analysierte Beispiel einer Löwenmaulkreuzung ist eines meiner einfachsten. Ich will aber hier auf eine zeitraubende Besprechung von komplizierten Kreuzungen nicht eingehen, sondern nur noch einmal betonen, daß in analoger Weise sich auch die verwickelsten Fälle glatt verstehen lassen.

Je mehr man eine Spezies durch zahlreiche Rassenkreuzungen analysiert, desto klarer und deutlicher lassen sich die mendelnden Grundunterschiede erkennen, die in immer wieder anderen Kombinationen die Rassenunterschiede bedingen.

Diese Grundunterschiede oder „Erbeinheiten" sind aber keineswegs definitive „Einheiten", sondern immer nur rein temporäre. Über diesen Punkt müssen wir uns ganz klar sein und auf die Besprechung dieser Frage wollen wir jetzt zunächst eingehen. Es erleichtert wohl am meisten das Verständnis der Sachlage, wenn wir uns einmal überlegen, wie wir überhaupt dazu kommen, eine solche „Erbeinheit" zu formulieren. Zu dem Zweck wollen wir bei unserm alten Schulbeispiel *Antirrhinum* bleiben. Wir wollen einmal hören, auf welche Weise die mendelnden Erbeinheiten der Blütenform erkannt worden sind. Das wird hoffentlich dann das Prinzip sofort erkennen lassen.

Es ist uns schon bekannt, daß es Rassen mit radiären Blüten gibt, die, mit normalen Rassen gekreuzt, regelrecht aufmendeln. Eine solche Beobachtung führt natürlich dazu, eine „Erbeinheit" zu formulieren, die heißt „Fähigkeit zur Bildung normaler Blüten". Rassen, die diese Fähigkeit nicht haben, blühen radiär pelorisch. Diese Erbeinheit haben wir **E** genannt. Nun gibt es aber auch Rassen mit noch anderen Blütenformen, z. B. eine Rasse mit Blüten, wie die in Fig. 29 c abgebildete. Kreuzt man diese mit Rassen mit normalen Blüten, so ist auch hier F_1 nahezu normal, und F_2 besteht aus $^3/_4$ Pflanzen mit normalen Blüten und $^1/_4$ Pflanzen, die Blüten haben wie Fig. 29 c. Diese Beobachtung zwingt uns zu der Annahme, daß die normale zygomorphe Form der Blüte doch nicht bloß von einer Erbeinheit abhängt, sondern mindestens noch von einer zweiten, deren Fehlen eben die in Fig. 29 c abgebildete Blütenform bedingt. Jetzt ist die Frage, wie müssen diese beiden Erbeinheiten der Blütenform formuliert werden? Das ist erst festzustellen durch eine weitere Kreuzung, nämlich durch die Kreuzung der zuerst bekannten pelorischen radiären Rasse mit dem in Fig. 29 c abgebildeten Schlitzer. Eine derartige Kreuzung ergibt in F_1 nun eine rein zygomorphe Blütenform und in F_2 eine Aufspaltung in 9 Teile zygomorphe Blüten, 3 Teile Schlitzer, 4 Teile radiäre Pelorien. Damit ist die Formulierung der beiden Erbeinheiten ermöglicht. Wir können jetzt unterscheiden:

1. Eine Erbeinheit — schon früher mit **E** bezeichnet: Fähigkeit zygomorphe Blüten auszubilden, deren weitere Form im einzelnen aber noch von einer anderen Erbeinheit, die wir etwa **O** heißen wollen, abhängt. Alle Pflanzen, die diese Erbeinheit **E** nicht enthalten, blühen radiär pelorisch.
2. Eine Erbeinheit **O**: Fähigkeit, die durch das Vorhandensein von **E** ermöglichten zygomorphen Blüten in ganz normaler Weise auszubilden. Alle Pflanzen, die diese Erbeinheit **O** nicht enthalten, haben zwar zygomorphe Blüten aber nicht normale Blütenform, sondern die Schlitzerform von Fig. 29 c.

Wir können jetzt auch sagen, Pflanzen mit konstant völlig normalen zygomorphen Blüten haben die Formel **EEOO**, die alte radiäre pelorische Rasse ist **eeOO** und die in Fig. 29 c abgebildete Rasse ist **EEoo**. **eeoo**-Pflanzen sind radiäre Pelorien, die aber deutlich durch eine weitere Teilung der Zipfel der Blumenblätter von den **eeOO**-Pflanzen verschieden sind.

Also so lange wir nichts von der in Fig. 29 c abgebildeten Rasse wußten, hatten wir auch keine Ahnung, daß das bis dahin angenommene einzige „Gen" der Blütenform nichts Einheitliches sei, sondern daß zwei Gene vorliegen, d. h. die Erkennung einer „Erbeinheit" ist nur dann möglich, wenn wir eine Rasse finden, welche diese Erbeinheit nicht enthält.

Es muß eben immer wieder betont werden, daß das, was wir als Gene bezeichnen, nicht eine bestimmte Eigenschaft ist, sondern nur ein Unterschied. Aus diesem Grunde ist auch die Bezeichnung Grundunterschied vorzuziehen.

Die Spaltungsgesetze lehren uns nichts über die Vererbungsweise von „Eigenschaften", sondern nur über die Vererbungsweise von Unterschieden in den Eigenschaften zweier Sippen. Das kann gar nicht oft genug betont werden, über diesen Punkt herrscht merkwürdig viel Unklarheit.

In ähnlicher Weise wie *Antirrhinum majus* sind auch viele andere Pflanzen und vor allem eine kleine Fliege *Drosophila ampelophila* heute schon auf ihre Grundunterschiede hin analysiert.

Ganz leidlich untersucht sind auch einige Nagetiere, wie Maus, Kaninchen und Meerschweinchen.

Eigentümlich ist, daß im wesentlichen die gleichen Grundunterschiede sich bei allen diesen Nagern, bei der Maus z. B. ebenso wie beim Kaninchen ergeben haben. Einige solche Grundunterschiede kennt man bisher nur von der Maus, einige andere nur vom Kaninchen, aber die meisten gelten für beide Tiere.

Daß zwischen einer weißen rotäugigen **aa**-Maus und einer gefärbten **AA**-Maus der Unterschied genau der gleiche ist wie zwischen einer weißen rotäugigen Ratte[1]) und einer entsprechend gefärbten Ratte wäre natürlich nur feststellbar durch eine Kreuzung der beiden Arten, es müßte dann die Kreuzung einer weißen Ratte mit einer weißen Maus weiße rotäugige Tiere geben. Diese Kreuzung wäre zwar technisch möglich — mit Hilfe von künstlicher Befruchtung, IWANOFF — ist aber bisher nicht ausgeführt worden.

Für die Kaninchen kennen wir heute bereits eine lange Reihe von Erbfaktoren. Einige davon seien hier im einzelnen aufgeführt:

Ich stütze mich dabei im wesentlichen auf die Untersuchungen von CASTLE, HURST und PUNNETT, sowie auf eigene anderweitig noch nicht veröffentlichte Versuche.

A Grundfaktor für Pigmentbildung. Alle **aa** Tiere haben weiße Haare, pigmentlose Haut und rote (pigmentlose) Augen. Für sich allein d. h. vor allem ohne die Faktoren **X** und **B** bedingt **A** eine ganz schwache Pigmentierung. **AAxx** Tiere haben zwar noch rein weiße Haare aber nicht rote, sondern **blaue** Augen. **AAxx**-Tiere sind z. B. die „weißen Wiener Kaninchen".

X Zweiter Faktor für Farbstoffbildung **AAxxbb** Tiere haben, wie eben gehört, weiße Haare und blaue Augen. **AAXXbbcc** Tiere haben gelbe Haare und dunkle Augen.

B Verändert die durch **A** und **X** ermöglichte gelbe Haarfarbe zu einem fahlen Braun. Ein Kaninchen von der Formel **aaXXBB** oder **aaxxBB** ist weiß, rotäugig, ein Kaninchen von der Formel **AAxxBB** ist weiß mit blauen Augen, dagegen ein Tier von der Formel **AAXXYYBB** ist fahlbraun. **B** wirkt also nur mit **A** und **X** zusammen.

C Verändert die durch **A**, **X** und **B** verursachte braune Haarfarbe in „blau". Gegenwart von **A**, **X** und **B** ist also Voraussetzung dafür, daß **C** wirksam werden kann. Ein Kaninchen von der Formel **AAXXBBCC** ist blau, eins von der Formel **AAXXbbCC** dagegen gelb usw.

D Macht die durch die vorhergenannten Faktoren bedingte Farbe intensiver. Ein Kaninchen von der Formel **AAXXBBCCDD** ist schwarz, eins von der Formel **AAXXBBCCdd** dagegen „blau", eins von der Formel **AAXXBBccDD** ist braun („Havanna"-Kaninchen in der Bezeichnung der deutschen Züchter), eins von der Formel **AAXXBBccdd** dagegen ist fahlbraun, „silver fawn" in der Terminologie der englischen Liebhaber.

[1]) Unter „Ratte" ist immer *Mus decumanus* die „Wanderratte" verstanden.

G Der „Wildfarbigkeits-Faktor", bedingt, daß die Haare nicht in ihrer ganzen Länge gleichmäßig gefärbt sind, sondern daß jedes Haar zonenweise abwechselnd hell und dunkel gefärbt ist. Diese Haarzeichnung bedingt die „Wildfarbe". Je nach der übrigen Formel ist die Färbung sehr verschieden. Ein Tier von der Formel **AAXXBBCCDDGG** hat die Farbe der wilden Kaninchen. Ein Tier von der Formel **AAXXBBccDDGG** ist braun, aber mit dem „Wild"-Charakter usw. Sehr hübsch ist die Farbe von **AAXXBBCCddGG**-Kaninchen, die blau-wildfarbig genannt werden.

H Ein weiterer Verdunkelungsfaktor. Deutlich äußert sich dieser Faktor nur in braunen, blauen und wildfarbigen Tieren. **HH** sind z. B. die sehr dunkelblauen „blauen Wiener Kaninchen".

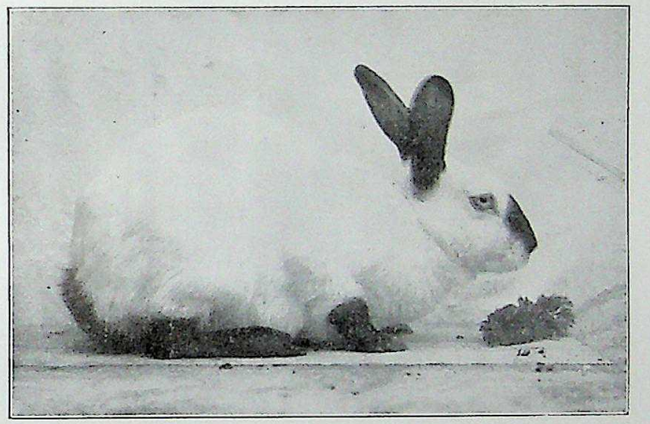


Fig. 39. „Russisch" gefärbtes Kaninchen. Die Farbe, in diesem Falle schwarz, sitzt nur an Nase, Ohren, Schwanz und Beinen. Augen rot. Erwachsene Tiere sind am Körper rein weiß behaart, junge Tiere zeigen mehr oder weniger deutlich die Spitzen der Haare auch in den später weißen Körperteilen etwas gefärbt. Entsprechend den schwarzen „Russen" gibt es auch gelbe, braune, blaue, wildfarbige usw., gefärbt sind aber immer nur Ohren, Nase und Beine.

K Ein Scheckungsfaktor. **K** bewirkt, daß die durch die übrigen Faktoren bedingte Färbung nur fleckenweise verteilt auftritt. Vergl. Fig. 26 b. Die Tiere sind je nach ihrer übrigen Formel auf weißem Grunde schwarz, blau, wildfarbig usw. gescheckt.

M **mm**-Tiere, die ihrer übrigen Formel nach schwarz sein sollten, sind schwarzgefleckt auf gelbem Grunde. Entsprechende **GGmm**-Tiere sind wildfarbig gefleckt auf gelb-wildfarbigem Grunde. Die entsprechenden **dd**-Tiere sind blau gescheckt auf fahlgelbem Grunde. **mm**-Tiere sind z. B. die „Japaner Kaninchen". Sind solche Tiere gleichzeitig noch **K**, so sind sie schwarz — gelb — weiß gescheckt.

N **nn**-Tiere haben die durch die übrigen Faktoren bedingte Haarfärbung nur an den Ohren, den Nasen, den Pfoten und dem Schwanz (vergl. Fig. 39) und sind im übrigen weiß behaart und rotäugig. Man heißt so gefärbte Tiere bei den Kaninchen russisch gefärbt. Der Faktor **N** ist absolut gekoppelt (vergl. Vorlesung IX) mit **A**.

O Ein Faktor, der ebenfalls eine eigentümliche Verteilung der Haarfärbung bewirkt. Ein Kaninchen von der Formel **AAXXYYBBccDDEEoo** ist schwarz. Eines von der gleichen Formel aber mit **OO** oder **Oo** ist „schwarzloh"-farbig, d. h. im wesentlichen schwarz mit lohfarbigen Haaren an den Flanken, an den Ohren und Beinen, und lohfarbigen Flecken über den Augen (vergl. Fig. 26 a). (Schwarzloh ist eine Färbung, die besonders häufig auch bei Dachshunden und einigen anderen Hunderassen vorkommt.) Entsprechend der Schwarzloh-Färbung gibt es auch eine Blauloh-Färbung (mit **dd** in der Formel) und eine Braunloh-Färbung (mit **cc**). Der Faktor **O** ist absolut gekoppelt mit **G** (vergl. Vorlesung IX).

P Alle **Pp**- oder **PP**-Tiere haben zwischen den im übrigen ihrer Formel entsprechend gefärbten Haaren einzelne weiße Haare eingesprengt, sind „silberig". Diese „Silberung"[1]) tritt erst an etwa 6—8 Wochen alten Tieren auf und ist erst nach etwa $^3/_4$ Jahren völlig ausgebildet. Die Intensität der Silberung wird durch eine ganze Reihe von wenig bekannten andern Faktoren beeinflußt. Vielleicht spielt hier auch eine Reihe „gleichsinniger" Faktoren (vergl. Vorlesung VIII S. 128) mit.

Q Ein Faktor, der zusammen mit **A**, **X**, **B** und **G**! schwarze Tiere gibt. Das Schwarz dieser Tiere dominiert über wildfarbig, während das Schwarz von Kaninchen mit der Formel **AAXXBBCCDDgg** rezessiv gegen wildfarbig ist. Tiere mit diesem dominanten Schwarz zeigen am Bauch eine leise Andeutung von Wildfarbigkeits-Zeichnung, sind also von den rezessiv schwarzen Tieren unterscheidbar.

S, **T**, **U** usw. Eine noch wenig untersuchte Serie von Faktoren, welche bei den Kaninchen die sogenannte „Holländer"-Zeichnung beeinflussen (vergl. Fig. 27 c und Fig. 32)[2]).

[1]) Die offenbar der Schimmelung der Pferde entspricht.

[2]) Diese Faktoren **S**, **T**, **U** usw. sind „gleichsinnig wirkende Faktoren" (vergl. S. 128) und wirken in bestimmter Weise zusammen mit dem Faktor **X**. Ein Tier mit der Formel **XXSSTTUU** ist am ganzen Körper gefärbt (je nach seiner übrigen Formel), zeigt also keine Spur von der „Holländer"-Zeichnung. Tiere, denen einer oder einige von diesen Faktoren fehlen, haben die weißen, für die Holländer-Kaninchen charakteristischen Flecken (Fig. 32) größer oder kleiner ausgebildet. Es gibt von Holländer-Kaninchen eine lange fließende Reihe von Tieren mit nur einigen weißen Zehen und einem weißen Fleck auf der Nase bis zu Tieren, die bis auf einige Flecken um die Augen und an der Schwanzwurzel weiß sind. Tiere von der Formel **xxssuu** sind völlig weiß mit blauen Augen. Die „weißen Wiener Kaninchen" sind also gewissermaßen nur extreme „Holländer". Sie sollen auch tatsächlich aus „Husumer Kaninchen", d. h. sehr hellen Holländern, heraus gezüchtet sein. Zwischen diesen Faktoren **X**, **S** und **T** und einigen anderen Faktoren bestehen anscheinend noch nicht recht aufgeklärte Koppelungen.

V Ein Faktor, der besonders in der Form der Haare sich äußert, alle **vv**-Tiere haben lange — Angora — Haare (vergl. Fig. 27 b).

Eine weitere Anzahl von Faktoren beeinflußt besonders auffällig die Körpergröße, andere beeinflussen die Ohrlänge, die Haltung der Ohren usw.

Mit Hilfe dieser Faktoren ist es leicht, die Resultate der Kreuzungen zu verstehen, die von CASTLE, HURST, PUNNETT und mir mit Kaninchen ausgeführt worden sind. Schwierigkeiten machte es nur häufig, zu erkennen, was für Färbungen die einzelnen Autoren mit den von ihnen gewählten Bezeichnungen meinen, und vor allem sind manche Farbenkategorien einander ungemein ähnlich, so daß sie sehr schwer zu erkennen sind, und offenbar häufig von den Autoren verwechselt wurden.

Mit Hilfe dieser einmal erkannten Grundunterschiede ist es ohne weiteres möglich, auch die verwickeltsten Kaninchenkreuzungen zu verstehen und das Ergebnis von Kreuzungen vorherzusagen. Es ist merkwürdig, wie wenig die praktischen Kaninchenzüchter von allem dem wissen, und dabei hat die Kenntnis dieser Gesetzmäßigkeiten gerade für die Fellkaninchenzucht die größte Wichtigkeit.

Ein drittes Beispiel von komplizierten Vererbungserscheinungen, die durch systematische Kreuzungsanalyse klargelegt sind, wollen wir BATESONS und seiner Mitarbeiter Versuchen mit Hühnern entnehmen. Hühnerrassen gibt es bekanntlich ebenso viele verschiedene als etwa Rassen vom Gartenlöwenmaul. Eine genaue Analyse, eine Zurückführung der Rassenunterschiede auf eine kleine Zahl Erbeinheiten ist hier aber noch nicht sehr weit gediehen. Versuche mit Hühnern sind eben sehr viel mühsamer und vor allem kostspieliger als Versuche mit Pflanzen. Daß es sich aber auch hier fast ausschließlich um mendelnde Unterschiede handelt, ist wohl kaum mehr zweifelhaft. Freilich fertig analysiert sind bisher nur einige Einzelheiten, und eine solche ist die Kammform der Hähne. Die verschiedenen Kammformen sind in Fig. 40 dargestellt. Nach BATESON und seinen Mitarbeitern liegen diesen verschiedenen 4 Kammformen im wesentlichen 2 Gene zugrunde, die wir mit ihm **R** und **P** heißen wollen. Die Sachlage ist folgende:

Alle Tiere, die keines von diesen beiden Genen enthalten, d. h. alle **rrpp**-Tiere haben den gewöhnlichen einfachen Kamm (Fig. 40 a).

Alle Tiere, welche wenigstens einmal den Faktor **R**, aber nicht den Faktor **P** enthalten, weisen den in Fig. 40 d dargestellten Rosenkamm auf. Das wären also die Tiere mit den Formeln **Rrpp** und **RRpp**.

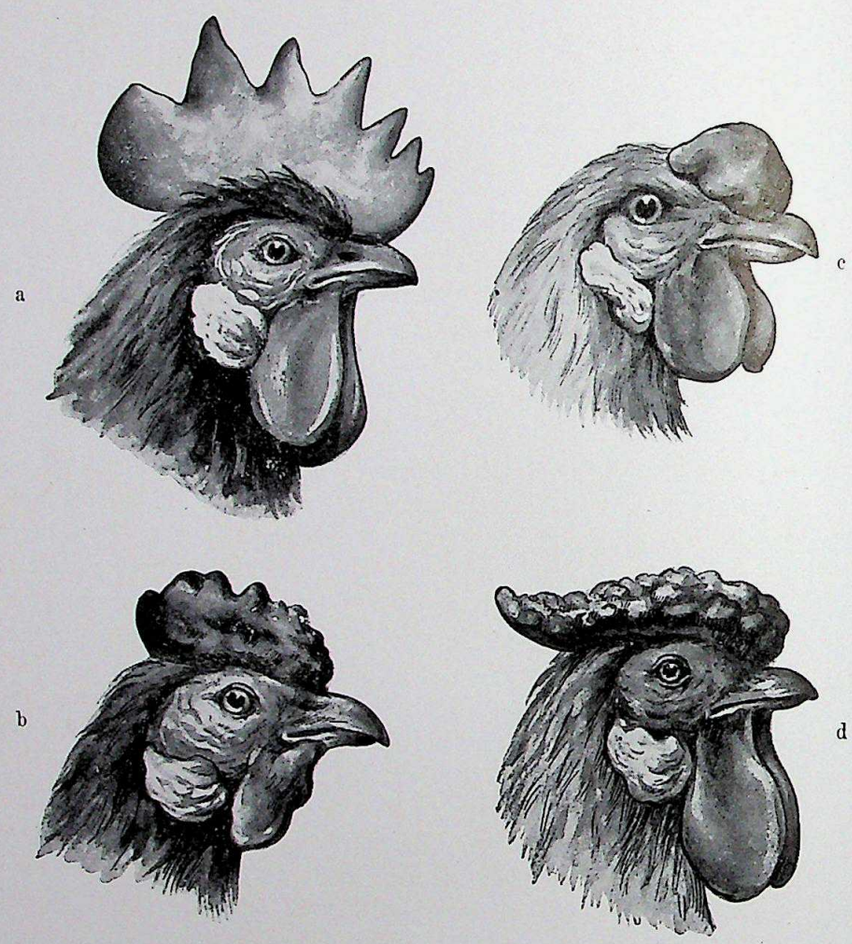


Fig. 40. Kammform der Hähne (nach BATESON).
a Einfacher Kamm; b Erbsenkamm; c Walnußkamm; d Rosenkamm.

Alle Tiere, welche wenigstens einmal **P**, aber nicht **R** enthalten, die **rrPp**- und **rrPP**-Tiere haben einen Erbsenkamm wie Fig. 40 b.

Alle Tiere, welche wenigstens je einmal beide Faktoren enthalten, die **RrPp**-, die **RRPp**-, und die **RrPP**- und die **RRPP**-Tiere, haben den Walnußkamm Fig. 40 c.

Ermittelt wurden diese und eine Reihe anderer Erbeinheiten auch hier natürlich erst durch sehr zahlreiche Kreuzungsversuche, bei denen im ganzen über 12500 Hühner gezüchtet und registriert werden mußten!

Weitere Beispiele von solchen mehr oder weniger weit durchgeführten hybridologischen Analysen will ich hier nicht besprechen. Bekannt ist eine Unmenge von Einzelheiten über die verschiedenen Tier- und Pflanzenspezies, aber nur sehr wenige Arten sind einigermaßen eingehend und systematisch durchforscht. Wer sich für die Erblichkeitsverhältnisse in einer bestimmten Organismengruppe interessiert, der sei auf die Spezialliteratur verwiesen.

Vorlesung VIII

Beziehung zwischen Erbeinheiten und Außeneigenschaften. — Einwirkung zahlreicher Erbeinheiten auf eine Außeneigenschaft — Anderweitige Störungen der einfachen Mendelschen Zahlenverhältnisse.

Schon in der letzten Vorlesung hatten wir gehört, daß die mendelnden Erbfaktoren und die äußerlich an den Organismen erkennbaren Eigenschaften ganz verschiedene Dinge sind. Eine „Eigenschaft“ wird stets mehr oder weniger stark beeinflußt von vielen Faktoren, und ein und derselbe Faktor äußert sich in ganz verschiedenen Eigenschaften.

Was steckt denn aber eigentlich hinter diesen „Faktoren“, „Genen“, „Erbeinheiten“, „Grundunterschieden“ oder wie wir sonst mit immer wieder andern Namen dieselbe Sache bezeichnen?

Wir hatten uns schon in der ersten Vorlesung (S. 8) klar gemacht, daß die an den fertigen Organismen erkennbaren erblichen Unterschiede etwas ganz Sekundäres seien, entwicklungsmechanisch in letzter Linie zurückzuführen seien auf irgendwelche Verschiedenheiten im Bau oder Chemismus des Idioplasmas.

Wenn wir nun in unseren Vererbungsversuchen finden, daß immer ein ganzer Komplex von Unterschieden zweier Sippen „als eine Einheit mendelt“, so liegt die Auffassung sehr nahe, daß immer einem solchen als Einheit mendelnden Komplexe **ein** bestimmter Idioplasmaunterschied zugrunde liegt. Ein bestimmter Unterschied im Bau des Idioplasmas zweier Sippen liegt offenbar dem zugrunde, was wir als Gen, Erbfaktor, Erbeinheit, Grundunterschied usw. bezeichnen. Wir wissen zwar nicht, worin dieser Unterschied besteht,

aber wir können ihn gewissermaßen aus seinen Folgen erkennen und scharf umgrenzen.

In manchen Fällen ist es leicht einzusehen, wieso eine Anzahl scheinbar ganz verschiedene Eigenschaften in dieser Weise kausal zusammenhängen. So ließ sich bei dem jetzt schon mehrfach erwähnten Beispiele der weißen Löwenmäulchen der ganze Eigenschaftskomplex, der die **bb**-Pflanzen von den **BB**- oder **Bb**-Pflanzen unterscheidet, darauf zurückführen, daß die **bb**-Pflanzen einen bestimmten Stoff nicht ausbilden können, der sowohl für die Entstehung der Blütenfarbe wie für die Ausbildung der Farbe der Chromatophoren nötig ist. Eine **bb**-Pflanze muß also nicht rot blühen, nicht normale Blattfarbstoffe ausbilden und aus diesem letzten Grunde nun aber auch ein gehemmtes Wachstum und eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Pilzkrankheiten aufweisen. Diese scheinbar so verschiedenen Dinge, wie Blütenfarbe, Wüchsigkeit, Widerstandsfähigkeit gegen Pilze, hängen also hier doch ganz einfach kausal zusammen.

Ohne weiteres ist es auch verständlich, wenn man sieht, daß bei den höheren Tieren und besonders beim Menschen ein ganzer Eigenschaftskomplex, der auf bestimmten „inneren" Sekretionswirkungen — „Hormonenwirkungen" — beruht, erblich zusammenbleibt. Ein erblicher Defekt der Schilddrüse oder der Hypophyse bedingt Veränderungen in allen möglichen verschiedenen Organen.

So leicht wie hier werden wir freilich nur in wenigen Fällen erkennen können, warum gerade ein Grundunterschied, d. h. ein Unterschied im Idioplasma sich in einer ganzen Reihe von verschiedenen Eigenschaften des fertigen Organismus äußert.

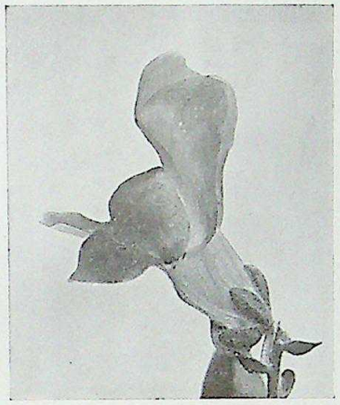
Beispiele dieser Art, wo zwei oder mehrere scheinbar gänzlich heterogene Rassenverschiedenheiten immer beisammen bleiben, also offenbar dieselbe idioplasmatische Ursache haben, kennen wir bereits in großer Zahl. Wir haben eine ganze Reihe von Fällen in den letzten beiden Vorlesungen schon besprochen. Es sei noch einmal daran erinnert, daß bei den Nagetieren das Gen **A** „Fähigkeit zur Bildung von Pigment" sich nicht bloß in der Haarfarbe, sondern auch in der Hautfarbe und in der Augenfarbe äußert. Ferner aber sind alle **aa**-Tiere wesentlich weniger widerstandsfähig gegen allerhand Infektionskrankheiten.

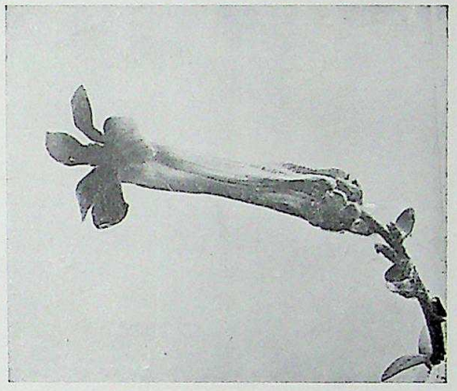
Ähnliches gilt, wie schon mehrfach betont wurde, für die Erbfaktoren, welche wir von *Antirrhinum* kennen.

Es zeigt sich, daß dieselben Erbfaktoren, welche die Bildung des roten Zellsaftes in den Blumenblättern beeinflussen, maßgebend sind für die Bildung von rotem Zellsaft auch in anderen Teilen der *Antirrhinum*-Pflanze. Die Kreuzungsversuche ergeben mit absoluter

Sicherheit, daß alle Pflanzen, die z. B. den Faktor **B** (Grundlage für alle Blütenfarbe überhaupt) nicht enthalten, auch nie roten Zellsaft in irgend welchen andern Teilen der Pflanze bilden. Ebenso wie das Vorhandensein der Faktoren **B** und **F** unbedingte Voraussetzung dafür ist, daß irgend welche rote oder rötliche Blütenfärbung erfolgt, ebenso

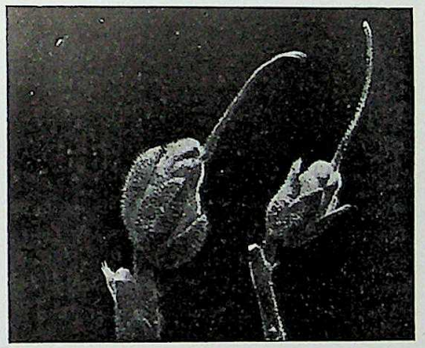
1





2

1a



2a

Fig. 41. Blüte und Fruchtknoten einer EE-Rasse — die Fig. 1 und 1a — und einer ee-Rasse — die Fig. 2 und 2a — von *Antirrhinum*.
Der gleiche Faktor äußert sich in der Form der Blumenblätter und in der Form des Fruchtknotens.

ist auch das Vorhandensein dieser beiden Faktoren Voraussetzung dafür, daß überhaupt in irgend welchen Organen der Pflanzen roter Zellsaft auftritt. Man kann also schon an der Farbe der Keimpflanzen sehen, ob bestimmte Erbfaktoren, die sich besonders auffällig dann freilich erst in der Blütenfarbe äußern, in ihnen enthalten sind oder nicht.

In ähnlicher Weise ist auch leicht festzustellen, daß die gleichen Faktoren, welche die Form der Blumenblätter beeinflussen, sich auch in der Form der Früchte äußern, das zeigt sehr schön die Fig. 41. Fehlt der Faktor **E** in einer Löwenmaulpflanze, so bedingt das eine radiäre Form der Blüte und auch in gleicher Weise eine radiäre Form des Fruchtknotens.

Wir wissen ferner, daß bei den Kaninchen — und auch bei allen andern bisher untersuchten Nagern — der Faktor, welcher die Wildfarbe hervorruft (vergl. S. 117), auch bedingt, daß die betreffenden Tiere einen weißen Bauch und eine weiße Unterseite des Schwänzchens haben.

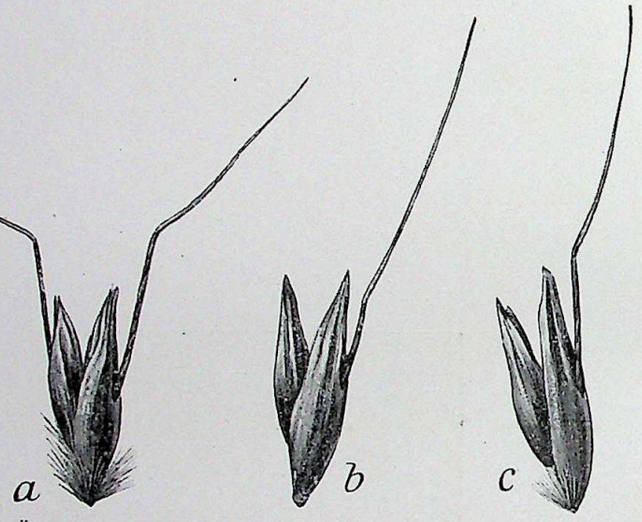


Fig. 42. a und b Ährchen zweier nur in einer Erbeinheit verschiedenen Hafersippen. Diese eine Erbeinheit äußert sich im Vorkommen von und in der Form von Grannen, in der Behaarung und außerdem auch noch in der Brüchigkeit der Ähren. c Ährchen einer in dieser Erbeinheit heterozygotischen Pflanze. (Nach Original-Exemplaren von Nilsson-Ehle gezeichnet.)

Alle Kaninchen ohne den Wildfarbigkeitsfaktor haben einen dunkel, blaugrau usw. je nach ihrer Formel, gefärbten Bauch.

Ganz besonders lehrreich ist ein von Nilsson-Ehle beschriebener Fall beim Hafer.

Fig. 42a und b stellt Ährchen zweier Hafersippen dar, die, wie ein Vergleich zeigt, sich im Vorkommen und in der Form der Grannen und in der Stärke der Behaarung sehr deutlich unterscheiden; auch in der Brüchigkeit der Ähren besteht ein Unterschied. Trotzdem sind diese beiden Sippen nur in einem einzigen Faktor verschieden, das hat Nilsson-Ehle durch zahlreiche Versuche festgestellt. F_1 ist nämlich ungefähr eine Mittelbildung (Fig. 42c) und F_2 besteht nur wieder aus

$^1/_4$ Pflanzen wie Fig. 42a, $^1/_4$ wie Fig. 43b und $^2/_4$ Bastarden wie Fig. 43c, aber **alle** Pflanzen, die gebogene Grannen an beiden Blüten haben, sind auch behaart und haben stark brüchige Ährchen usw.

Das, was man unter dem freilich sehr vielsinnigen Worte „Correlation zweier oder mehrerer Merkmale“ versteht, beruht häufig auf einer derartigen „Äußerung eines Grundunterschieds in zwei oder mehr verschiedenen Außenmerkmalen“. Ich werde das Wort Correlation, das von den Züchtern auch für ganz prinzipiell andersartige Dinge gebraucht wird, nicht anwenden, es ist einer von den Begriffen, die jetzt im Lichte der neueren Forschung in Auflösung begriffen sind.

Viel schwerer zu erkennen war der Zusammenhang in einem Falle, den Miss Saunders (Rep. Evol. Com.) aufgeklärt hat. Dieser Fall ist so instruktiv in jeder Hinsicht, daß wir ihn etwas näher besprechen wollen.

Es gibt von den Levkoien *(Matthiola annua)* eine große Anzahl von miteinander kreuzbaren Sippen, die sich in Blütenfarbe, Haarigkeit der Blätter, Blütenform usw. unterscheiden. Mit diesen Levkoien-Sippen hat zuerst Correns und weiterhin auch Miss Saunders in großem Maßstabe experimentiert. Speziell für die Haarigkeit wurden sehr absonderliche Erblichkeitsverhältnisse gefunden, und es zeigte sich bald, daß zwischen der Vererbung der Haarigkeit und der Vererbung der Blütenfarbe eigentümliche, zunächst unverständliche Beziehungen bestanden.

Ich will in der Weise vorgehen, daß ich gleich das Endergebnis der Versuche von Miss Saunders vorwegnehme, und dann an der Hand des so gefundenen Schlüssels die Versuche schildere.

Die Sachlage ist danach die, daß die Blütenfarbe und Behaarung der Levkoien abhängt von vier Faktoren, heißen wir sie etwa **A**, **B**, **C** und **D**, die folgendermaßen definiert werden können:

- **A** Grundfaktor der Farbe, bedingt für sich allein (ohne **B**) eine blaßgelbliche Farbe. Pflanzen ohne diesen Faktor haben weiße Blüten.
- **B** 2. Faktor für rote Farbe, nur wirksam in Gegenwart von **A**.
- **C** Faktor für Modifikation von rot in violett.
- **D** Faktor für Ausbildung von Haaren auf den Blättern, nur wirksam in Gegenwart von **A** und **B**.

Führt man Kreuzungen mit verschiedenen Sippen von Levkoien aus, so scheinen zunächst die Ergebnisse der einzelnen Versuche einander direkt zu widersprechen. Mit Hilfe der eben genannten vier Erbeinheiten **A**, **B**, **C** und **D** werden freilich die Resultate völlig verständlich.

Wir wollen z. B. einmal eine Kreuzung ausführen zwischen einer unbehaarten weißen Pflanze von der Formel **aaBBCCDD** und einer unbehaarten gelblichen von der Formel **AAbbCCDD**.

F_1 hat dann die Formel **AaBbCCDD**. Die F_1-Pflanzen sind alle violett und behaart, und zwar violett, weil sie sowohl **A** wie **B** und **C** enthalten, und behaart, weil sie ja **A** wie **B** und **D** enthalten. Die aus Selbstbefruchtung dieser F_1-Pflanzen gewonnene F_2-Generation zeigt nun eine sehr eigenartige Spaltung in 9 Teile violett haarig, 3 Teile gelb kahl, und 4 Teile weiß kahl. Im einzelnen ist diese Spaltung in dem nachstehenden Schema analysiert.

AABBCCDD violett haarig	AAbBCCDD violett haarig	aABBCCDD violett haarig	aAbBCCDD violett haarig
AABbCCDD violett haarig	AAbbCCDD gelb kahl	aABbCCDD violett haarig	aAbbCCDD gelb kahl
AaBBCCDD violett haarig	AabBCCDD violett haarig	aaBBCCDD weiß kahl	aabBCCDD weiß kahl
AaBbCCDD violett haarig	AabbCCDD gelb kahl	aaBbCCDD weiß kahl	aabbCCDD weiß kahl

Wir haben danach auch theoretisch dieses gefundene Verhältnis zu erwarten. In diesem Falle sind alle violetten Pflanzen, welche hier in F_2 herausmendeln, haarig, alle gelben und weißen kahl.

Andere Kreuzungen geben aber auch unter den violetten Pflanzen zwei Kategorien, nämlich haarige und kahle. Ein solcher Kreuzungsversuch ist auf S. 127 noch mitgeteilt und zwar gleich in der Form des üblichen Schemas.

Hier treten demnach in F_2 folgende Kategorien auf: 9 Teile violett haarig, 3 Teile violett kahl, und 4 Teile weiß kahl.

Auf Grund der S. 125 angegebenen mendelnden Erbeinheiten sind alle diese und zahlreiche andere Kreuzungsversuche ohne weiteres verständlich.

Wie Miss SAUNDERS später noch hat nachweisen können, hängt die Ausbildung von Haaren, außer von dem Faktor **D**, noch von einem weiteren Faktor, den wir einmal **E** heißen wollen, ab. Haare kommen nur zur Ausbildung, wenn in einer Pflanze sowohl die Faktoren **A** und **B** wie **D** und **E** enthalten sind.

Eine weitere Komplikation, welche die Analyse sehr erschwert, besteht darin, daß es auch weiße Levkoien gibt, welche die Faktoren

A und **B** enthalten, bei denen aber durch einen andern Erbfaktor die Ausbildung der Farbe unterdrückt wird. Derartige weiße Levkoien können dementsprechend auch behaarte Blätter haben.

Ursprünglich sind natürlich nur die Resultate der Kreuzungsversuche bekannt gewesen, und erst danach mußten dann die mendelnden Erbeinheiten so formuliert werden, daß die Versuche dadurch verständlich wurden. Hat man erst einmal die Erbeinheiten richtig formuliert, dann sind solche Versuche sehr leicht zu übersehen, aber es kostet oft sehr viele Mühe und sehr viele verkehrte Hypothesen, ehe man die richtige Erklärung findet!

Solche Beispiele, daß ein Faktor, wie hier der Faktor **B** sich in ganz verschiedenen Organen und in scheinbar ganz verschiedenen Eigenschaften, wie Haarigkeit der Blätter und Farbe der Blüten äußert, sind viele bekannt. Voraussetzung dafür, daß man diese Fälle erkennen kann, ist nur, daß man eine Spezies schon sehr weitgehend durch Kreuzungsversuche analysiert hat.

AABBCCdd violett kahl × aaBBCCDD weiß kahl — P_1

AaBBCCDd violett haarig — F_1

ABCD	ABCd	aBCD	aBCd
AABBCCDD violett haarig	AABBCCdD violett haarig	aABBCCDD violett haarig	aABBCCdD violett haarig
AABBCCDd violett haarig	AABBCCdd violett kahl	aABBCCDd violett haarig	aABBCCdd violett kahl
AaBBCCDD violett haarig	AaBBCCdD violett haarig	aaBBCCDD weiß kahl	aaBBCCdD weiß kahl
AaBBCCDd violett haarig	AaBBCCdd violett kahl	aaBBCCDd weiß kahl	aaBBCCdd weiß kahl

Gameten von F_1

F_2

Wir können es als eine ganz allgemeine Regel aussprechen, daß ein Faktor, d. h. ein idioplasmatischer Unterschied sich in ganz verschiedenen Organen und sehr verschiedener Weise äußert, und ebenso, daß ein und dieselbe „Eigenschaft" etwa eine bestimmte Blütenfarbe, nicht bloß von einem, sondern von zahlreichen solchen Faktoren beeinflußt wird.

Es sind uns ferner nun auch Fälle bekannt, wo ganz verschiedene Erbfaktoren sich in ganz gleicher oder doch sehr ähnlicher Weise äußern. Sehr schöne Beispiele hat hierfür NILSSON-EHLE in seinen ausgezeichneten „Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen" mitgeteilt. Die zuerst gefundene Tatsache ist hier die, daß eine Kreuzung zwischen einem rotsamigen Weizen und einem weißsamigen eine etwas heller rote F_1 gibt, aber in F_2 erfolgt nun scheinbar keine Spaltung, sondern alle F_2-Pflanzen sind ebenfalls rotsamig, allerdings ziemlich ungleich dunkel. Teils sind die Pflanzen so dunkelrot, wie die rote Stammrasse, teils in verschiedenen Abstufungen heller, aber ohne daß deutlich einzelne Kategorien abgegrenzt werden könnten.

So fand NILSSON-EHLE, daß von 7 geselbsteten F_1-Pflanzen aus solchen Kreuzungen 6 nur wieder mehr oder weniger dunkel rotsamige Nachkommenschaft ergaben, und nur 1 gab unter 55 roten Pflanzen eine einzige weiße. In der nachstehenden Tabelle ist die Deszendenz dieser 7 F_1-Pflanzen mitgeteilt:

Pflanze Nr.	F_2 rot	F_2 weiß
I	78	0
II	30	0
III	49	0
IV	31	0
V	86	0
VI	110	0
VII	55	1

Hier erfolgte also anscheinend teils gar keine Spaltung oder aber eine Spaltung in einem ganz eigentümlichen bisher noch nie beobachteten Verhältnis. Wo des Rätsels Lösung liegt, hat erst die Analyse der F_3-Generation ergeben. Es ist wohl am leichtesten, die Sachlage zu verstehen, wenn ich auch hier gleich den Schlüssel gebe und dann erst das ohne diesen Schlüssel gar nicht verständliche Verhalten der F_3-Generation beschreibe.

Die Lösung ist die, daß die rote Kornfarbe beim Weizen durch 3 mendelnde Erbeinheiten hervorgerufen wird, von denen aber jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche rote Färbung

Tabelle VIII

Mögliche Kombinationen der Sexualzellen	F_2	F_3	Mögliche Kombinationen der Sexualzellen	F_2	F_3
[1]) RST × RST	rot	konstant [1])	[33]) rST × RST	rot	konstant
[2]) RST × RSt	„	„	[34]) rST × RSt	„	„
[3]) RST × RsT	„	„	[35]) rST × RsT	„	„
[4]) RST × Rst	„	„	[36]) rST × Rst	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[5]) RST × rST	„	„	[37]) rST × rST	„	konstant
[6]) RST × rSt	„	„	[38]) rST × rSt	„	„
[7]) RST × rsT	„	„	[39]) rST × rsT	„	„
[8]) RST × rst	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[40]) rST × rst	„	„
[9]) RSt × RST	„	konstant	[41]) rSt × RST	„	konstant
[10]) RSt × RSt	„	„	[42]) rSt × RSt	„	„
[11]) RSt × RsT	„	„	[43]) rSt × RsT	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[12]) RSt × Rst	„	„	[44]) rSt × Rst	„	„ „ 15 „ : 1 „
[13]) RSt × rST	„	„	[45]) rSt × rST	„	konstant
[14]) RSt × rSt	„	„	[46]) rSt × rSt	„	„
[15]) RSt × rsT	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[47]) rSt × rsT	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
[16]) RSt × rst	„	„ „ 15 „ : 1 „	[48]) rSt × rst	„	„ „ 3 „ : 1 „
[17]) RsT × RST	„	konstant	[49]) rsT × RST	„	konstant
[18]) RsT × RSt	„	„	[50]) rsT × RSt	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[19]) RsT × RsT	„	„	[51]) rsT × RsT	„	konstant
[20]) RsT × Rst	„	„	[52]) rsT × Rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
[21]) RsT × rST	„	„	[53]) rsT × rST	„	konstant
[22]) RsT × rSt	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[54]) rsT × rSt	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
[23]) RsT × rsT	„	konstant	[55]) rsT × rsT	„	konstant
[24]) RsT × rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß	[56]) rsT × rst	„	spaltend in 3 rot : 1 weiß
[25]) Rst × RST	„	konstant	[57]) rst × RST	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[26]) Rst × RSt	„	„	[58]) rst × RSt	„	„ „ 15 „ : 1 „
[27]) Rst × RsT	„	„	[59]) rst × RsT	„	„ „ 15 „ : 1 „
[28]) Rst × Rst	„	„	[60]) rst × Rst	„	„ „ 3 „ : 1 „
[29]) Rst × rST	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[61]) rst × rST	„	„ „ 15 „ : 1 „
[30]) Rst × rSt	„	„ „ 15 „ : 1 „	[62]) rst × rSt	„	„ „ 3 „ : 1 „
[31]) Rst × rsT	„	„ „ 15 „ : 1 „	[63]) rst × rsT	„	„ „ 3 „ : 1 „
[32]) Rst × rst	„	„ „ 3 „ : 1 „	[64]) rst × rst	weiß	konstant

[1]) Konstant heißt hier nur, daß weiterhin alle Nachkommen + — rot sind, d. h. daß keine weiße auftreten. Im einzelnen verhalten sich aber diese Kategorien verschieden. Manche (z. B. 1, 10, 19 usw.) haben völlig einheitlich rote Nachkommen, andere (z. B. 2—7 usw.) spalten in ungleich dunkel rot gefärbte Nachkommen auf.

hervorzurufen. Bezeichnen wir diese 3 Erbeinheiten mit **R, S** und **T,** so ist die Formel der ursprünglichen roten P_1-Rasse **RRSSTT** und die der weißen P_1-Rasse **rrsstt.** F_1 ist dann **RrSsTt,** und derartige F_1-Pflanzen bilden 8 verschiedene Kategorien von Sexualzellen, nämlich:

RST, RSt, RsT, Rst, rST, rSt, rsT, rst.

Diese 8 Kategorien von Sexualzellen können sich in den vorstehenden 64 verschiedenen Kombinationen vereinigen (Tab. VIII S. 129).

Wie die Tab. VIII zeigt, müssen von diesen 64 Kombinationen 63 rote und nur 1 weiße Kornfarbe ergeben. Diese 63 roten Kategorien von F_2-Individuen werden nun aber in F_3 im einzelnen ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen, wie ebenfalls aus der Tabelle ersichtlich ist. So wird ein erster Teil (37 Kategorien) konstante rote F_3 ergeben, ein zweiter Teil (8 Kategorien) wird in F_3 aufspalten nach 63 rot : 1 weiß, ein dritter Teil (12 Kategorien) wird spalten in 15 rot : 1 weiß, ein vierter Teil endlich (6 Kategorien) wird spalten nach 3 rot : 1 weiß. Mit diesen theoretischen Folgerungen stehen die Befunde von Nilsson-Ehle in vollster Übereinstimmung.

Zunächst für F_2 ist zu erwarten, daß nur auf 63 rote Individuen 1 weißes gefunden wird. Mit einiger Sicherheit wird man also nur bei F_2-Generationen von mehreren 100 Individuen darauf rechnen können, daß auch im Versuche weiße Individuen auftreten. Daß von den 7 untersuchten F_2-Generationen, deren jede ja meistens weniger als 64 Individuen umfaßte, nur in einer einzigen auch eine weiße Pflanze beobachtet wurde, ist daher vollkommen verständlich.

Ganz einwandsfrei ist nun aber die Übereinstimmung zwischen Theorie und Praxis in der F_3-Generation.

Auf Grund der Theorie war zu erwarten, daß von 63 roten F_2-Pflanzen

37 konstant rote F_3 ergeben müssen
8 spalten nach 63 rot : 1 weiß
12 spalten nach 15 rot : 1 weiß
6 spalten nach 3 rot : 1 weiß

Nilsson-Ehle untersuchte 78 rote F_2-Pflanzen d. h. von 78 selbstbefruchteten F_2-Pflanzen wurde die nächste Generation auf getrennten Beeten großgezogen. Das Resultat dieser Untersuchung der 78 Pflanzen gebe ich wieder in Tabellenform (Tab. IX).

Von den 78 Pflanzen ergaben also **50** nur rote Deszendenz, **8** (7, 16, 18, 37, 41, 43, 53, 55) spalteten nach 3 rot : 1 weiß, **15** (1, 13, 15, 17, 19, 21, 38, 50, 59, 68, 71, 72, 73, 76, 78) spalteten offenbar nach dem Verhältnis 15 rot : 1 weiß, **5** (12, 40, 45, 70, 74) spalteten offenbar nach 63 rot : 1 weiß.

Tabelle IX

F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß
1	42	2	21	37	2	41	55	18	61	13	0
2	15	0	22	58	0	42	82	0	62	12	0
3	85	0	23	26	0	43	68	21	63	7	0
4	24	0	24	13	0	44	58	0	64	152	0
5	13	0	25	13	0	45	42	1	65	74	0
6	95	0	26	18	0	46	36	0	66	88	0
7	42	17	27	25	0	47	61	0	67	58	0
8	65	0	28	34	0	48	69	0	68	47	2
9	37	0	29	34	0	49	56	0	69	108	0
10	21	0	30	6	0	50	24	1	70	125	2
11	57	0	31	4	0	51	38	0	71	59	3
12	51	1	32	15	0	52	23	0	72	40	2
13	60	6	33	23	0	53	9	2	73	86	9
14	69	0	34	29	0	54	37	0	74	45	1
15	41	3	35	167	0	55	33	11	75	72	0
16	29	7	36	30	0	56	36	0	76	67	8
17	52	2	37	38	12	57	32	0	77	42	0
18	33	9	38	81	6	58	47	0	78	14	1
19	52	4	39	73	0	59	25	2			
20	49	0	40	61	1	60	18	0			

Daß die F_2-Pflanzen von viererlei Art sind, ist demnach auch im Versuch gefunden worden. Die Häufigkeit der viererlei roten F_2-Pflanzen sollte nun nach der Theorie sein: **37** konstant, **8** spaltend nach 63 : 1, **12** spaltend nach 15 : 1, **6** spaltend nach 3 : 1. Gefunden wurden die Verhältniszahlen 50 : 5 : 15 : 8, also anscheinend etwas zu viel konstant rote. Aber es ist sehr wahrscheinlich, daß unter den als konstant rot gezählten ein großer Teil in Wirklichkeit nach 63 : 1 spaltete, nur blieb der geringen Individuenzahl wegen diese Spaltung unbeachtet.

Das Wesentliche ist, daß wir hier 3 unabhängig mendelnde Erbeinheiten kennen gelernt haben, von denen jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche Rotfärbung hervorzurufen. Eine Weizenpflanze, die eine von den 3 Erbeinheiten enthält, hat rote Körner, eine, die zwei davon enthält, hat ebenfalls rote Körner, aber um eine Kleinigkeit dunkler, und eine Pflanze, die alle drei Erbeinheiten enthält, ist auch rot, aber wiederum etwas dunkler.

Für unser Auge sind die Unterschiede zwischen einfach, doppelt und dreifach roten Pflanzen wenig deutlich und vor allem transgredieren die Modifikationskurven der 3 Kategorien von rot; es ist deshalb in F_2 einer

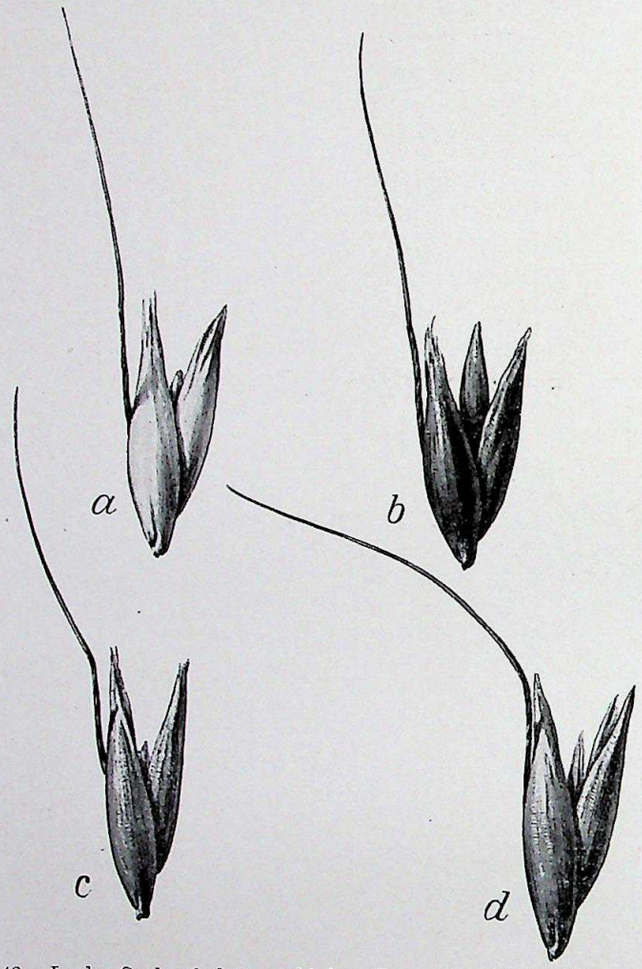


Fig. 43. In der Spelzenfarbe verschiedene Rassen von Hafer *(Avena sativa)*. a Eine Rasse ohne beide Farbenfaktoren, b eine Rasse mit beiden, c und d Rassen mit nur je einem Faktor. (Nach Originalexemplaren von NILSSON-EHLE.) In natura ist die Farbe ein dunkles Braun.

solchen Kreuzung nicht möglich, äußerlich schon etwa eine **SSRRtt**-Pflanze sicher von einer **SSrrtt**-Pflanze zu unterscheiden usw. Was man sieht, ist nur, daß die roten F_2-Pflanzen nicht gleich dunkel sind, sondern ziemlich ungleich.

Diese Erscheinung, daß von mehreren (oft wohl mehr als 3) Erbeinheiten jede für sich allein schon genügt, um eine Außeneigenschaft hervorzurufen, und daß ein gleichzeitiges Vorhandensein von mehreren von diesen Erbeinheiten nur die Intensität des Außenmerkmals steigert, quasi durch Summation ihrer Wirkungen, ist zweifellos sehr häufig.

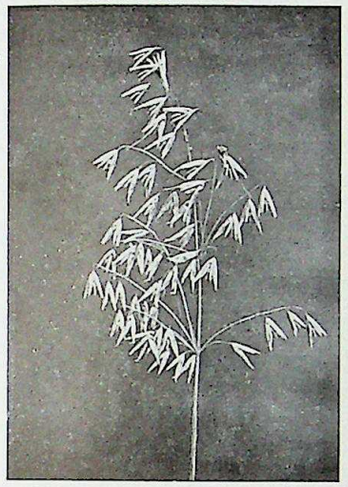


Fig. 44. Steifrispenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält nur einen von den beiden Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

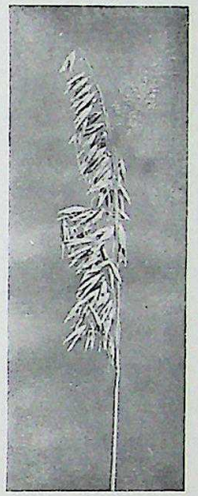


Fig. 45. Fahnenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält keinen der beiden Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

Kurz besprechen wollen wir hier nur noch einen ebenfalls von NILSSON-EHLE gefundenen Fall, der in Fig. 43 (S. 132) dargestellt ist. Auch die Spelzenfarbe des Hafers hängt von mehreren Erbeinheiten ab, es gibt z. B. zwei, deren jede für sich allein schon eine schwärzliche Spelzenfarbe bedingt. Eine Pflanze, der diese beiden Faktoren, die etwa **S** und **Z** heißen mögen, fehlen — eine **sz**-Pflanze — hat weiße Spelzenfarbe (Fig. 42a), eine Pflanze, die beide Faktoren enthält — eine **SZ**-Pflanze — hat sehr dunkel gefärbte Spelzen wie Fig. 43b, eine **Sz**-Pflanze ist in Fig. 43c, eine **sZ**-Pflanze in Fig. 43d abgebildet. Auch hier bekommt man durch die Kreuzung einer weißspelzigen — **sz** — mit einer dunkel

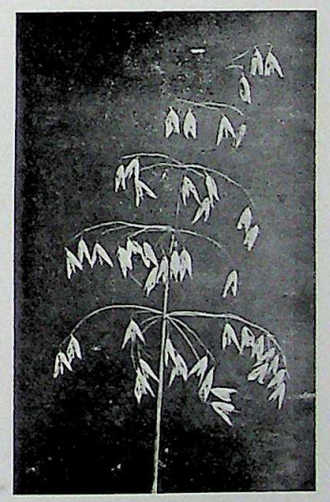
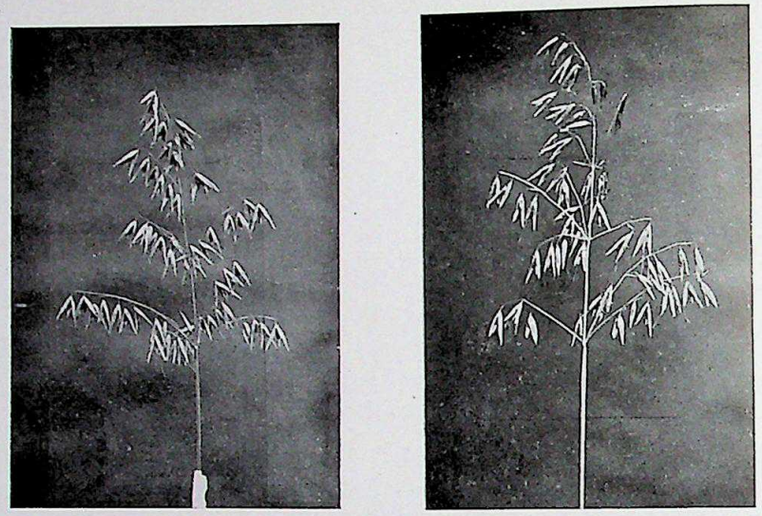


Fig. 46. Schlaffrispenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält zwei Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

schwarzspelzigen — **SZ** — Pflanze ganz ähnliche Resultate wie in dem vorher eingehend besprochenen Beispiele von Weizen.



a b c d

Fig. 47. Zwei Steifrispenhafer (a und b), sowie ein Fahnenhafer (c) und ein Schlaffrispenhafer (d) aus F_2 der Kreuzung a × b (nach Pflanzen aus NILSSON-EHLES Versuchen).

Wenn, wie in den eben besprochenen Fällen, eine Eigenschaft von mehreren Genen gleichsinnig beeinflußt wird, deren jede aber für sich

allein schon wirksam ist, so hat das nun auch sonst eigenartige Folgen, kann Spaltungsverhältnisse verursachen, die zunächst ganz paradox zu sein scheinen. Darüber wollen wir uns an einem andern Beispiel aus NILSSON-EHLES Versuchen unterrichten.

Auch die Rispenform des Hafers wird von zahlreichen selbständig mendelnden Erbeinheiten beeinflußt. Wir kennen heute bereits mehrere Faktoren, deren jeder für sich allein schon genügt, um allseitswendige Rispen, Fig. 44 („Rispenhafer") hervorzurufen, während

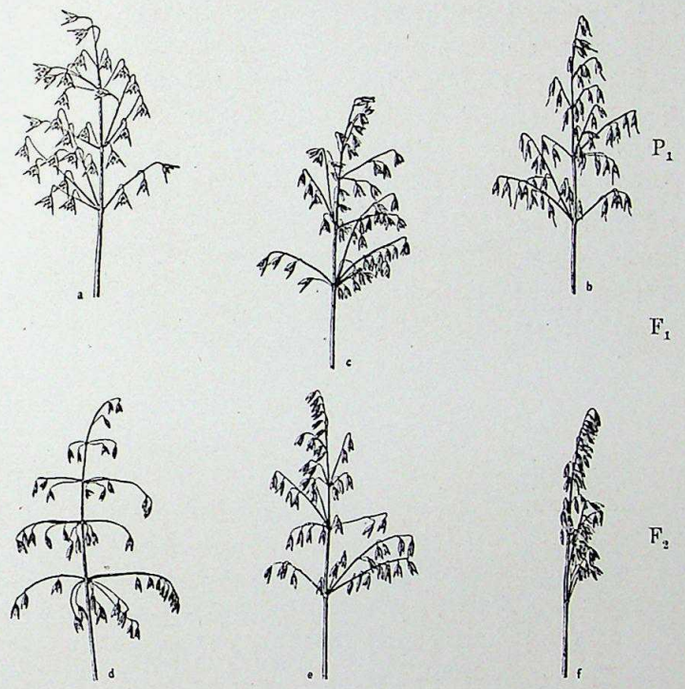


Fig. 48. Kreuzung zweier verschiedener Steifrispenhafer (a und b). Der Bastard (c) ist ebenfalls ein Steifrispenhafer, aber in F_2 mendeln Schlaffrispenhafer (d), Steifrispenhafer (e) und Fahnenhafer (f) in bestimmten Zahlenverhältnissen heraus.

eine Haferpflanze, die keinen von diesen Faktoren enthält, einseitswendige Rispen, Fig. 45, aufweist, ein „Fahnenhafer" ist.

Wir wollen nur zwei von diesen Faktoren, die **A** und **B** heißen mögen, besprechen. Eine Pflanze von der Formel **AAbb**, die einen von diesen zwei Faktoren enthält, ist ein Steifrispenhafer (Fig. 44). Eine Pflanze, die nur den andern von diesen beiden Faktoren enthält (**aaBB**), ist ebenfalls ein Steifrispenhafer und ist von einer **AAbb**-Pflanze äußerlich nicht sicher unterscheidbar.

Eine Pflanze, welche beide Faktoren enthält — eine **AABB**-Pflanze — ist auch ein Rispenhafer, aber die Wirkungen der beiden

Faktoren für allseitswendige Äste summieren sich gewissermaßen, derartige Pflanzen haben viel stärker abstehende Rispenäste (Fig. 46). Es entspricht dies alles völlig dem, was wir bei der Kornfarbe des Weizens ja schon gehört haben.

Kreuzt man einen Rispenhafer von der Formel **AAbb** mit einem Fahnenhafer **aabb**, so ist F_1 meistens ein wenig ausgeprägter Rispenhafer, und in F_2 erfolgt eine Spaltung in Rispenhafer und Fahnenhafer; Fahnenhafer ist „rezessiv" gegen Rispenhafer, wie man sich häufig ausdrückt. Das gleiche Resultat bekommt man aus der Kreuzung **aaBB** × **aabb**. Kreuzt man aber einen konstanten Rispenhafer von der Formel **AAbb** (Fig. 47 a) mit einem andern konstanten Rispenhafer **aaBB** (Fig. 47 b), so ist F_1 auch ein Rispenhafer und in F_2 erfolgt eine Spaltung, man bekommt:

1. Pflanzen mit viel ausgeprägterem breiterem Rispentypus als dem der Eltern (Fig. 47 d).
2. Pflanzen, die ungefähr den Rispentypus der Eltern zeigen.
3. Typischen Fahnenhafer (Fig. 47 c).

Schematisch ist eine solche Kreuzung in Fig. 48 dargestellt.

Diese Spaltung, vor allem die zunächst paradoxe Tatsache, daß aus der Kreuzung zweier ganz ähnlich aussehenden konstanten Sippen mit einem „dominierenden" Merkmal („Rispenhafer") in F_2 Individuen auftreten, welche die sonst bei Kreuzungen rezessive „Fahnen"-Form zeigen, ist auf Grund der Erklärung, die NILSSON-EHLE gegeben hat, völlig verständlich: Die Kategorie 1 der in F_2 auftretenden Pflanzen besteht aus den auch theoretisch zu erwartenden **AABB**-Individuen, die Kategorie 2 aus den **AAbb**, **aaBB**, **AaBb** usw. Pflanzen und endlich die Kategorie 3 aus den Individuen mit der Formel **aabb**, die aus einer solchen Kreuzung ebenfalls herausmendeln müssen.

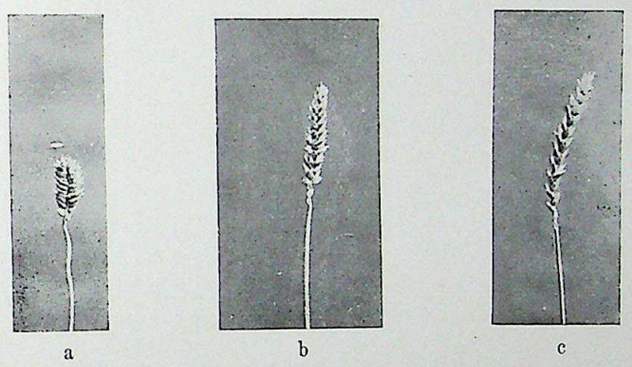
Ganz ähnliche Beziehungen zwischen den verschiedenen Genen, welche besonders in der Ährenform sich äußern, hat ebenfalls NILSSON-EHLE für den Weizen festgestellt.

Die Sachlage ist hier die, daß mindestens zwei gleichsinnig wirkende, selbständig mendelnde Gene die Ähren lang und locker machen. Heißen wir diese beiden Gene **L** und **M**. Eine Pflanze, welche beide Gene enthält **LLMM**, ist sehr lang und lockerährig, eine Pflanze mit nur je einem Gen ist ein mittellang-ähriger Weizen (Fig. 49 c) und endlich eine **llmm**-Pflanze ist ein Square-head (Fig. 49 b). Ein weiteres wesentliches Gen **C** macht die Ähren ganz kurz und kompakt (Fig. 49 a). **C** ist epistatisch über **L** und **M**, es sind also Pflanzen mit der Formel **CCLLMM**, **CCLLmm**, **CCllMM**, **CCllmm** alle typische Compactum-Weizen. Auf

Grund dieser Erkenntnis sind sehr viele, sonst unverständliche Kreuzungsergebnisse, die zum Teil schon früher den praktischen Züchtern aufgefallen waren, glatt verständlich, so die Beobachtung, daß die Kreuzung zweier bei Inzucht ganz konstanter mittellang-ähriger Sorten eine ebenfalls mittellange F_1-Generation ergibt, aus der dann aber in F_2 stark langährige, mittellange und typische Square-head-Formen herausmendeln. Diese Kreuzungen waren verlaufen nach dem Schema:

ccLLmm	×	**ccllMM**	P_1
mittellang		mittellang	
ccLlMm			F_1
mittellang			

Daraus müssen in F_2 auch Pflanzen mit der Formel **ccLLMM** (stark langährig) und **ccllmm** (Square-head) herausmendeln.



a b c

Fig. 49. Einige Ährentypen des Weizens.
a Compactum-Weizen, b Square-head-Weizen, c lockerähriger Weizen.

Verständlich ist auch, daß aus der Kreuzung eines Compactum-Weizens mit einem Square-head zunächst in F_1 Compactum-Pflanzen hervorgehen, und daß diese dann in F_2 aufspalten in sehr langährige, mittellangährige, Compactum- und Square-head-Pflanzen. Diese Kreuzung verläuft dann nach der Formel:

CCLLMM	×	**ccllmm**	P_1
(Compactum)		(Square-head)	
CcLlMm			F_1
(Compactum)			

Solche gleichsinnige Faktoren sind auch sonst in großer Zahl gefunden worden. Eine Zusammenstellung aller bis 1914 bekannten Fälle gibt G. H. SHULL, der selbst beim Hirtentäschel *(Capsella Bursa Pastoris)* einen sehr instruktiven Fall gefunden und genau analysiert hat.

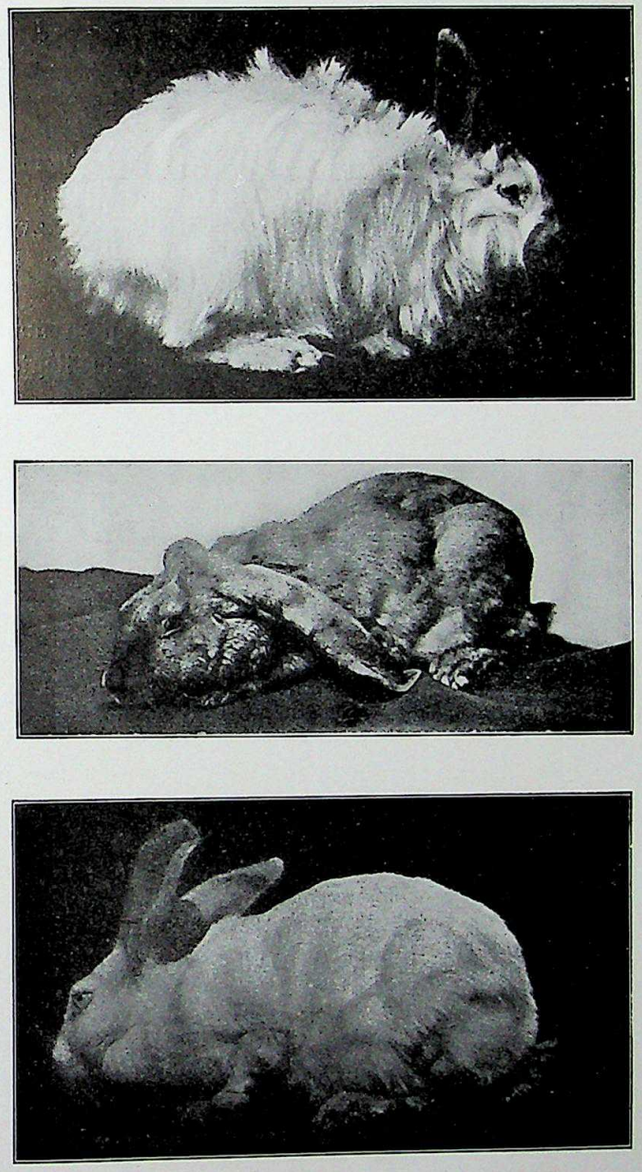
Wir kennen auch heute schon eine ganze Reihe von Beispielen dafür, daß ein „dominanter“ und ein „rezessiver“ Faktor sich in genau der gleichen Weise äußern. So haben wir z. B. beim Weizen auch eine Compactum-Sippe, die bei Kreuzung mit langährigen Sippen eine langährige F_1-Generation und in F_2 eine Spaltung in 3 langährig : 1 compactum ergibt. Kreuzungen zwischen dieser rezessiven Compactum-Sippe und der vorhin (S. 137) genannten dominanten sind meines Wissens noch nicht vorgenommen worden. Was für höchst eigenartige Erscheinungen für eine solche Kreuzung in F_1 und F_2 zu erwarten sind, können Sie wohl selbst sich leicht berechnen.

Mit Hilfe einer Anzahl gleichsinnig wirkender Faktoren lassen sich auch sehr viele Fälle von angeblichen „intermediären, weiterhin nicht spaltenden, sondern konstanten Rassenbastarden“ erklären. Beispiele davon sind sehr viele beschrieben worden, aber sicher nachgewiesen ist bisher kein einziger Fall. Fälle, wo die Sache so zu liegen scheint, wird dagegen jeder finden, der mit irgend einem Objekt in größerem Umfange Vererbungsversuche beginnt. Wenn man gewisse Löwenmaulrassen kreuzt, von denen die eine ganz niedrigen, die andere ganz hohen Wuchs hat, ist F_1 häufig intermediär mit Annäherung an den hohen Elter[1]). Und wenn man dann F_2 in beschränkter Individuenzahl (10—20 Pflanzen etwa) zieht, dann werden alle diese Pflanzen in der großen Mehrzahl der Fälle wieder einen Wuchs ungefähr wie die F_1-Pflanzen haben. Man braucht aber nur eine F_2-Generation von zahlreichen (einigen hunderten) Individuen zu ziehen, dann sieht man leicht, daß doch eine ganz typische Spaltung vorliegt, allerdings eine Spaltung mit zahlreichen, etwa 6 Erbeinheiten, und daß zwar die große Mehrzahl der F_2-Pflanzen wieder — als mehr oder weniger komplizierte Heterozygoten! — ungefähr den Habitus der F_1-Pflanzen haben, daß aber trotzdem hier auch die Elternformen wieder herausmendeln. Wenn man also F_2 nicht in genügender Individuenzahl beobachtet hat, dann sagt eine Übereinstimmung von F_2 mit F_1 **nicht,** daß keine Spaltung erfolgt. Wie sehr eine derartige Folgerung aus zu kleinen F_2-Generationen zu ganz falschen Schlüssen führt, werden wir auch später, bei der Besprechung der „Spezies“-Bastarde, noch erfahren.

Nun sind aber in den letzten Jahren auch von geschulten Beobachtern, welche diese Fehlerquelle selbstverständlich kennen, z. B. von dem amerikanischen Zoologen CASTLE Beispiele beschrieben worden, wo einzelne Rassenunterschiede nicht mendeln. So soll dies der Fall sein

[1]) Der Unterschied zwischen einer hohen und einer niedrigen Rasse kann in einem Falle auf einem, in einem anderen Falle auf mehreren Grundunterschieden beruhen, ohne daß man das äußerlich den Individuen ansehen kann.

für die Ohrlänge der Kaninchen. CASTLE kreuzte eine extrem langohrige Rasse von Widderkaninchen (Ohrlänge im Durchschnitt



a

b

c

Fig. 50. a kurzohriges Himalayakaninchen[1]) ♂; b sehr langohriges Widderkaninchen ♀; c Bastard zwischen a und b (nach CASTLE).

[1]) Nach der Bezeichnungsweise der deutschen Kaninchenzüchter „russisch gefärbtes Angorakaninchen“.

220 mm) (Fig. 50 b) mit einer gewöhnlichen kurzohrigen Kaninchen-Rasse (Fig. 50 a) (Ohrlänge im Durchschnitt 110 mm). Die Bastarde hatten eine ungefähr intermediäre Ohrlänge, etwa 160 mm (Fig. 50 c). Eine Anzahl Bastardmännchen und Bastardweibchen wurden untereinander gepaart, und die so erzielte F_2-Generation war ziemlich einheitlich, hatte im Durchschnitt genau die gleiche Ohrlänge wie die F_1-Generation (Fig. 51). Rückkreuzungen der F_1-Bastarde mit den Eltern hatten ein entsprechendes Resultat, z. B. die Rückkreuzung zwischen dem Bastard und der langohrigen Rasse gab eine ziemlich einheitliche Generation, deren Ohrlänge jetzt ungefähr intermediär zwischen der Ohrlänge des primären Bastardes und derjenigen der langohrigen Rasse war.

Das sieht allerdings sehr nach einem Nichtspalten aus und wird auch von CASTLE selbst so gedeutet. Aber trotzdem liegt auch hier

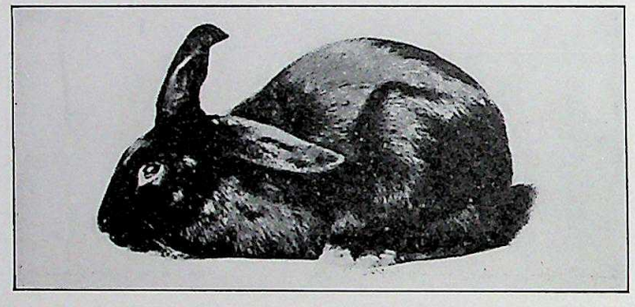


Fig. 51. Kaninchen aus F_2 der in Fig. 52 abgebildeten Kreuzung.

vielleicht, man kann sogar sagen wahrscheinlich, eine Mendelspaltung vor, darauf haben besonders A. LANG und E. M. EAST nachdrücklich hingewiesen. Um die Sachlage verstehen zu können, müssen wir noch einmal zurückgreifen auf die vorhin (S. 128) besprochenen wichtigen Untersuchungen von NILSSON-EHLE über die Vererbung der Kornfarbe bei Weizen.

Wir hatten dort gehört, daß es beim Weizen mindestens drei verschiedene, unabhängig mendelnde Gene für rote Kornfarbe gibt, deren jedes für sich allein schon genügt, um eine Rotfärbung hervorzurufen, Diese drei Erbeinheiten hatten wir **R**, **S** und **T** genannt. Durch das Zusammenwirken dieser drei Faktoren wird eine Anzahl verschieden dunkel roter Farbentöne bedingt, die wir einmal der Einfachheit halber weiterhin mit Zahlen rot I, rot II usw. bis rot VI bezeichnen wollen. Eine Pflanze, die alle drei Erbeinheiten homozygotisch enthält, ein **RRSSTT**-Individuum ist dunkelrot, habe die Färbungsintensität rot VI; Pflanzen mit nur 2 davon, die **RRSStt**- oder **RRssTT**- oder **rrSSTT**-

Individuen — sind etwas heller rot, haben die Intensität rot IV, und Pflanzen mit nur einer von diesen Erbeinheiten — alle **RRSStt**- oder **rrSStt**- oder **rrssTT**-Individuen — sind ganz hellrot, haben die Intensität rot II. Die Intensität der Farbe ist ferner auch verschieden, je nachdem, ob eine Pflanze einen Faktor homo- oder heterozygotisch enthält.

Hat eine Pflanze z. B. von der Formel **RRsstt** die Färbungsintensität rot II, so ist die heterozygotische Pflanze **Rrsstt** wesentlich blasser, hat nur die Intensität rot I, ebenso hat ganz entsprechend eine Pflanze von der Formel **RrSsTt** nicht die Färbungsintensität rot VI, wie die in allen Faktoren homozygotische Pflanze, sondern auch hier ist die Intensität viel geringer, beträgt ungefähr rot III. Eine Pflanze von der Formel **RRSSTt** hat entsprechend die Färbungsintensität rot V, während **RRSSTT** die Intensität rot VI hat usw.

Was geschieht nun, wenn wir eine Pflanze **RRSSTT**, d. h. eine ganz dunkle mit der Färbungsintensität rot VI, kreuzen mit einer weißen **rrsstt** mit der Färbungsintensität rot 0? F_1 ist dann **RrSsTt** und hat die Färbungsintensität rot III, also ein mittleres rot, und F_2 besteht aus 64 Kategorien, da ein Bastard von der Formel **RrSsTt** ja 8 verschiedene Sexualzellen produziert: **RST**, **RSt**, **RsT**, **Rst**, **rST**, **rSt**, **rsT**, **rst**, zwischen denen die nachstehenden (Tab. X S. 142) 64 Kombinationen möglich sind.

Wir werden demnach erwarten müssen, daß in F_2 neben ganz seltenen Individuen, welche genau die Färbung der Elternrassen zeigen, eine lange Reihe von verschieden gefärbten Zwischenstufen auftreten müssen, nämlich mehr oder weniger dunkel rot gefärbte Individuen mit den Färbungsintensitäten rot I bis rot V.

Wenn wir die Tabelle daraufhin ansehen, wie häufig theoretisch schon die einzelnen Färbungsintensitäten in F_2 vertreten sein müssen, so ergibt eine Auszählung folgendes:

Von den 64 möglichen Kombinationen ergeben:

1	Kombination	Pflanzen mit der Farbe rot VI (wie die eine P_1-Pflanze)
6	Kombinationen	„ „ „ „ „ V
15	„	„ „ „ „ „ IV
20	„	„ „ „ „ „ III
15	„	„ „ „ „ „ II
6	„	„ „ „ „ „ I
1	Kombination	„ „ „ „ „ 0 (weiß, wie die andere P_1-Pflanze).

Es ist danach zu erwarten, daß F_2 einer solchen Kreuzung besteht aus sehr zahlreichen Individuen, welche eine mittlere Intensität der roten Färbung zeigen, und aus sehr wenigen, welche ganz extrem

dunkel, und ebenso ganz wenigen, welche ganz extrem hell sind. Ferner zeigt ein Blick auf die Zahlenreihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1, welche die Häufigkeit der einzelnen Intensitäten angibt, daß diese Zahlenreihe der **Zufallskurve** entspricht.

Tabelle X

Mögliche Kombinationen der Sexualzellen, d. h. zu erwartende verschiedene F_2-Kategorien	Färbungsintensität, welche diese verschiedenen Kategorien aufweisen werden	Mögliche Kombinationen der Sexualzellen, d. h. zu erwartende verschiedene F_2-Kategorien	Färbungsintensität, welche diese verschiedenen Kategorien aufweisen werden
RRSSTT	rot VI	rRSSTT	rot V
RRSSTt	„ V	rRSSTt	„ IV
RRSStT	„ V	rRSStT	„ IV
RRSStt	„ IV	rRSStt	„ III
RRSsTT	„ V	rRSsTT	„ IV
RRSsTt	„ IV	rRSsTt	„ III
RRSstT	„ IV	rRSstT	„ III
RRSstt	„ III	rRSstt	„ II
RRsSTT	„ V	rRsSTT	„ IV
RRsSTt	„ IV	rRsSTt	„ III
RRsStT	„ IV	rRsStT	„ III
RRsStt	„ III	rRsStt	„ II
RRssTT	„ IV	rRssTT	„ III
RRssTt	„ III	rRssTt	„ II
RRsstT	„ III	rRsstT	„ II
RRsstt	„ II	rRsstt	„ I
RrSSTT	„ V	rrSSTT	„ IV
RrSSTt	„ IV	rrSSTt	„ III
RrSStT	„ IV	rrSStT	„ III
RrSStt	„ III	rrSStt	„ II
RrSsTT	„ IV	rrSsTT	„ III
RrSsTt	„ III	rrSsTt	„ II
RrSstT	„ III	rrSstT	„ II
RrSstt	„ II	rrSstt	„ I
RrsSTT	„ IV	rrsSTT	„ III
RrsSTt	„ III	rrsSTt	„ II
RrsStT	„ III	rrsStT	„ II
RrsStt	„ II	rrsStt	„ I
RrssTT	„ III	rrssTT	„ II
RrssTt	„ II	rrssTt	„ I
RrsstT	„ II	rrsstT	„ I
Rrsstt	„ I	rrsstt	„ 0 = weiß

Also wenn, so wie in unserem Beispiel, die Kornfarbe von einer Anzahl Faktoren beeinflußt wird, die unabhängig mendeln, und auch unabhängig voneinander sich äußern, die sich aber in ihrer Wirkung summieren, dann wird eine in mehreren von diesen Faktoren heterozygotische Pflanze aufspalten in eine Anzahl Farbenkategorien von abgestufter Intensität, und zwar werden Individuen von mittlerer Intensität in sehr großer Häufigkeit vorkommen und Individuen von extremer Intensität seltener, und zwar der Zufallskurve entsprechend immer seltener, je extremer sie sind.

Betrachten wir im Lichte dieser Versuche die vorhin genannten Versuche von CASTLE über die Vererbung der Ohrlänge bei Kaninchen!

Wir wollen annehmen, daß die Ohrlänge beeinflußt werde durch mehrere, etwa 3 unabhängig mendelnde Faktoren, die sich in ihrer Wirkung genau so summieren wie die 3 Faktoren für rote Kornfarbe in den Versuchen von NILSSON-EHLE. Die 3 Faktoren sollen **A**, **B**, **C** heißen. Ein Kaninchen mit **aabbcc** in der Formel sei ein gewöhnliches kurzohriges Tier mit 100 mm Ohrlänge. Jeder der 3 Faktoren mache heterozygotisch die Ohren um 20 mm, homozygotisch um 40 mm länger. Ein Kaninchen mit der Formel **Aabbcc** habe also 120 mm Ohrlänge, ein mit **AAbbcc** 140 mm Ohrlänge usw. und ein in allen 3 Faktoren homozygotisches Kaninchen von der Formel **AABBCC** habe die Ohrlänge 220 mm. Kreuzt man ein Tier von der Formel **AABBCC** (220 mm Ohrlänge) mit einem anderen von der Formel **aabbcc** (100 mm Ohrlänge), so bekommt man in F_1 Tiere mit der Formel **AaBbCc** und 160 mm Ohrlänge. Kreuzt man diese F_1-Tiere untereinander, so ergibt sich eine F_2-Generation, die aus 64 Kategorien besteht, und von diesen 64 Kategorien werden haben:

1	die	Ohrlänge	220 mm
6	„	„	200 „
15	„	„	180 „
20	„	„	160 „
15	„	„	140 „
6	„	„	120 „
1	„	„	100 „

Von 64 F_2-Tieren werden demnach 50 eine Ohrlänge von 140—180 mm, d. h. wieder eine ganz ähnliche intermediäre Ohrlänge haben, wie die F_1-Bastarde. Wenn man nicht mit sehr großen Individuenzahlen arbeitet, dann wird man in F_2 immer nur solche intermediären Ohrlängen finden und den — unberechtigten — Schluß ziehen, daß hier F_2 genau mit F_1 übereinstimme, daß keine Spaltung erfolge.

Daß die von CASTLE benützten beiden Kaninchenrassen sich nur in drei unabhängig spaltenden Faktoren der Ohrlänge unterscheiden, ist wenig wahrscheinlich, es ist viel eher anzunehmen, daß noch mehr Faktoren der Ohrlänge mitgesprochen haben. Ist dies aber der Fall, dann ist die Aussicht minimal, in F_2 auch nur eine Andeutung von Spaltung zu finden, außer wenn man mit sehr großen Individuenzahlen (tausenden) operieren kann, die aber bei Versuchen mit Kaninchen kaum zu erhalten sind.

Ich kenne also keinen einzigen sicheren Fall von Entstehung eines sofort konstanten Bastardes zwischen zwei verschiedenen Rassen[1]).

Es ist merkwürdig, mit welcher Hartnäckigkeit demgegenüber die meisten praktischen Tierzüchter an dem Glauben festhalten, daß durch Kreuzung zweier Rassen, etwa von Pferden, Schafen oder Rindern konstante Bastarde erzeugt würden, daß man auf diese Weise eine konstante „Halbblut"-Rasse bekomme, und daß man durch Rückkreuzung einer solchen Halbblutrasse mit dem einen Elter eine „$^3/_4$-Blut-Rasse" machen könne usw.

Es wird wohl noch Jahre dauern, bis diese alten Vorstellungen ausgerottet sein werden.

Ein sehr schönes Beispiel dafür, daß auch bei Rassenkreuzungen unserer Haustiere im wesentlichen die Vererbung der Rassenunterschiede nach den Spaltungsgesetzen erfolgt, geben uns die wichtigen Versuche von ADAMETZ über Schafkreuzungen. Es wäre nur zu wünschen, daß in ähnlicher Weise, womöglich in noch größerem Umfang auch mit andern Haustieren wissenschaftliche Versuche durchgeführt würden!

Diese gleichsinnig wirkenden Faktoren haben eine Rolle gespielt bei dem Zustandekommen von scheinbarer Vererbung einer Modifikation. Ich habe schon früher (Vorlesung III S. 57) kurz darauf hingewiesen, konnte aber dort diese Dinge noch nicht besprechen, weil zu ihrem Verständnis eine gewisse Kenntnis der Bastardierungsgesetze nötig ist.

Es kommt sehr häufig vor, daß gewisse Außenmerkmale, vor allem Größen- und Gewichtsverhältnisse von Organen, Färbungsintensitäten und ähnliches von einer im einzelnen verschieden großen Zahl von selbständig mendelnden Faktoren abhängen, die sich in ihrer Wirkung summieren.

Wir müssen also erwarten, daß wir nicht allzu selten Zufallskurven finden werden, wenn wir die Deszendenz eines kompliziert heterozygotischen Individuums statistisch untersuchen. Und umgekehrt:

[1]) Daß bei Spezieskreuzungen andere Verhältnisse vorliegen, werden wir später in Vorlesung XII noch hören.

Wenn wir finden, daß z. B. die Größenverhältnisse eines Organes unter den Nachkommen eines Elternpaares nach der Zufallskurve „variieren", so sagt das über die Natur dieses „Variierens" **gar nichts** aus, es kann sich ebenso gut um „Modifizierung" wie um eine „Bastardspaltung" handeln, in **beiden** Fällen wird häufig eine Zufallskurve gefunden.

Die statistisch in einem vorher nicht weiter analysierten Material aufgenommenen „Variationskurven" (Beispiele bei LUDWIG) — also etwa die Kurve der Zahlen der Schwanzflossenstrahlen der Heringe eines Heringsschwarmes, oder der Zahl der Randblüten der einzelnen Blütenköpfchen eines Bestandes von *Chrysanthemum leucanthemum* (Wucherblume), oder der Körperlänge einer Anzahl Männer — können ebensogut Modifikationskurven sein, wie Kurven, die auf der zufälligen Kombination von mendelnden Faktoren beruhen. **Meistens** aber handelt es sich hierbei um Kurven, welche beides zugleich sind.

So ist der alte Begriff der „fluktuierenden Variation" im Grunde genommen nur ein Name für diese beiderlei Kategorien, die Modifikation und die Variation durch Spaltung und Neukombination. Je eher dieser Doppelbegriff ausgeschaltet wird, desto besser.

Daß die beiden ganz prinzipiell verschiedenen Kategorien des Variierens, nämlich das „Modifiziertwerden" und das „Variieren infolge von Neukombination" bloß deswegen, weil bei beiden die Variantenhäufigkeit oft der Zufallskurve entspricht, nicht zusammengeworfen werden dürfen, ist eigentlich selbstverständlich. Trotzdem geschieht dies oft genug und führt zu ganz bösen Fehlschlüssen.

Man fand etwa, daß in einer „reinen Rasse" von Kaninchen die Ohrlänge innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Man wußte, daß die Ohrlänge stark beeinflußbar ist durch Außeneinwirkungen besonders durch die Temperatur. Man fand weiter, daß es möglich ist, durch Selektion langohriger Tiere eine durchschnittlich länger beohrte Rasse zu züchten. Daraus schloß man, daß die Selektion von „Modifikationen" einen Erfolg habe, daß die Modifikationen erblich seien.

Eine „reine Rasse" von allogamen Organismen ist aber im allgemeinen durchaus nicht rein, d. h. nicht erblich einheitlich wie etwa eine reine Linie von Bohnen, sondern sie entspricht nur einem Liniengemisch, wobei die Linien durcheinander gekreuzt sind.

Wenn wir eine Anzahl reiner Linien von Bohnen, etwa die in Fig. 19 S. 45 durcheinander kreuzen und durch ständige Kreuzung weiterziehen, dann bekämen wir eine Bohnenpopulation, die hinsichtlich der Reinheit und Einheitlichkeit etwa einer „reinen" Rasse von Kaninchen oder Schweinen u. a. allogamen Organismen entspricht.

Wenn man also durch Selektion innerhalb einer solchen Rasse einen Erfolg hat, so beruht er nicht auf der Vererbung von Modifikationen, sondern auf der Isolierung eines von den vielen in der Ausgangsrasse steckenden, erblich verschiedenen Typen, einer von den vielen innerhalb der Rasse möglichen „Kombinationen". Um mit solchen allogamen Organismen Experimente über die Erblichkeit von Modifikationen machen zu können, muß man sich — soweit das wegen der „Inzucht"wirkungen überhaupt möglich ist — ein einheitliches Material heranzüchten. Alle Versuche mit gemischten Populationen beweisen ebensowenig wie der S. 44 beschriebene Bohnenversuch!

Sonderbarerweise richtet dieser eben geschilderte Fehlschluß auch in neuester Zeit noch immer viel Unheil an. Er hat z. B. eine Rolle

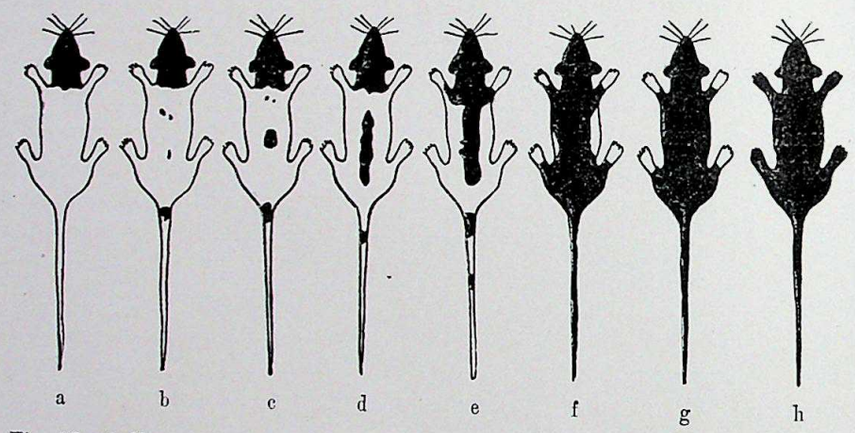


Fig. 52. 8 Typen von „hooded" und „irish" gescheckten Ratten *(Mus decumanus)*. Von Tieren wie a bis zu ganz schwarzen Tieren gibt es hier eine ganz kontinuierliche Variationsreihe. a ist typisch „hooded", g ist typisch „irish". Die Tiere wie g haben einen + — großen weißen Fleck auf dem Bauch.

gespielt bei Schlüssen, die manche Zoologen, besonders CASTLE und z. T. auch GOLDSCHMIDT aus Vererbungsversuchen mit gescheckten Ratten, den sogenannten „Hauben"-Ratten (Fig. 52), gezogen haben.

Es ist, wie CASTLE gezeigt hat, und wie ich auf Grund meiner eigenen leider durch den Krieg unterbrochenen zweijährigen Versuche bestätigen kann, möglich, aus einer „Population" von Tieren, die etwa wie Fig. 52 d gezeichnet sind, durch Selektion der hellsten Tiere eine Population zu erzeugen, die aus Tieren wie Fig. 52 a—c besteht und umgekehrt durch Selektion der dunkelsten Tiere eine Population, die aussieht wie die Tiere e—g.

CASTLE und mit ihm GOLDSCHMIDT ziehen daraus den Schluß, daß es möglich sei, durch selektive Paarung die Gene selbst zu verändern.

Der Schluß ist gänzlich verkehrt. Wie schon A. L. und A. C. HAGEDOORN sehr wahrscheinlich gemacht haben, und wie mir meine eigenen sehr ausgedehnten Versuche gezeigt haben, lassen sich aus einer „Population" von solchen gescheckten Ratten durch konsequente Inzucht — Geschwisterpaarung —, welche die Ratten gut ertragen, eine ganze Anzahl von erblich verschiedenen Typen isolieren. So habe ich eine solche Rattensippe besessen, welche in der Scheckung nur noch zwischen a und c Fig. 52 „variierte", eine andere variiert nur noch zwischen c und e Fig. 52, eine dritte zwischen f und g.

Bastarde zwischen den verschiedenen Typen sind intermediär.

Genau so wie eine Bohnenpopulation aus einer ganzen Menge von Linien besteht, genau so gibt es offenbar auch eine ganze Menge von erblich verschiedenen Abstufungen der Scheckung, aber in einer Rattenpopulation, d. h. in einer Rattenzucht, wie sie CASTLE verwendet hat, sind die verschiedenen Typen bunt durcheinander gekreuzt. Die Zucht als solche zeigt ein ganz kontinuierliches Variieren von ganz hellen bis ganz dunklen Tieren, genau so, wie wir ja auch bei dem in Fig. 19 (S. 45) dargestellten Bohnenversuch eine ganz typische „kontinuierliche Variation" innerhalb der synthetisch — durch Zusammenschütten zahlreicher Linien — erzeugten Bohnenpopulation erhalten hatten.

Ganz entsprechend, wie bei den Bohnen die Wirkung einer Selektion aus einer Population nur auf einer Isolierung einzelner Linien beruhte, so beruht auch der Erfolg einer Selektion in einer solchen Rattenpopulation nur auf der mehr oder weniger weitgehenden Isolierung einzelner Typen aus dem früheren Gemisch von vielen Typen.

Ähnlich wie bei diesen gescheckten Ratten scheint auch die Sachlage bei der Vererbung der Holländer Kaninchen (vergl. Fig. 32 S. 76) zu sein, doch lassen meine jetzt seit sieben Jahren laufenden Versuche noch keine ganz sicheren Schlußfolgerungen zu.

Außer den schon bisher besprochenen Fällen von Komplikationen, die bei Bastardspaltungen zunächst unverständliche Resultate verursachen, kennen wir auch noch einige weitere Erscheinungen, die in F_2 ein Spalten nach Zahlenverhältnissen hervorrufen, die völlig von den gewohnten abweichen.

Ein solcher Fall von abweichenden Zahlenverhältnissen in F_2 ist von CORRENS untersucht und klargelegt worden. Er kreuzte eine Maisrasse, die Stärke im Nährgewebe (Endosperm) der Samen aufspeichert, mit einer anderen, welche Dextrin im Endosperm hat. Der Dextrin- bezw. Stärkegehalt ist schon äußerlich den Samen anzusehen, Samen der Stärkerasse sind prall gefüllt, haben eine glatte Oberfläche, die Samen der Dextrin-Rasse sind runzelig (Fig. 53 a und c). Bei der

Kreuzung ist F_1 stärkehaltig, F_2 besteht für gewöhnlich aus $^3/_4$ stärkehaltigen und $^1/_4$ dextrinhaltigen Pflanzen. Offenbar enthält also die Stärkerasse einen Faktor, der Dextrin in Stärke umwandelt. Der Dextrinrasse fehlt dieser Faktor.

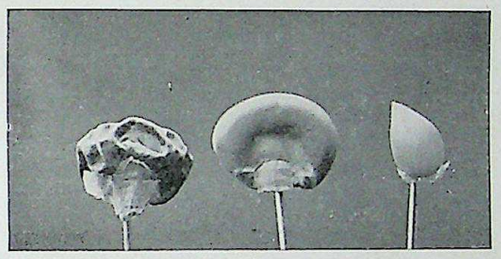
Bei der Kreuzung von einer ganz bestimmten Stärkerasse, „weißer Spitzkornmais“ mit einer bestimmten Dextrinrasse „schwarzer Zuckermais“, traten aber abweichende Verhältnisse auf. F_1 war zwar auch, wie erwartet, stärkehaltig, aber F_2 bestand nicht aus $^3/_4$ stärkehaltigen und $^1/_4$ dextrinhaltigen Pflanzen, sondern es waren viel zu viel stärkehaltige und viel zu wenig dextrinhaltige Pflanzen vorhanden. Von 8924 F_2-Individuen waren 7531 stärkehaltig und nur 1393 dextrinhaltig, statt 6693 : 2231. Bei der großen Individuenzahl kann eine derartige Abweichung nicht mehr gut eine rein zufällige sein, sondern es muß irgend eine bestimmte Ursache hierfür vorliegen. CORRENS diskutiert verschiedene mögliche Ursachen. Zunächst könnte ein solches abweichendes Zahlenverhältnis dadurch bedingt werden, daß von den F_2-Pflanzen die zweierlei Kategorien von Sexualzellen nicht in gleicher Zahl gebildet werden. Wenn z. B. statt 50 % Sexualzellen mit dem Faktor „Fähigkeit zur Umwandlung von Dextrin in Stärke“ und 50 % ohne diesen Faktor, etwa 60 % mit und 40 % ohne ihn gebildet werden, dann müßten in F_2 Zahlenverhältnisse herauskommen wie die im Versuch gefundenen.

Diese Frage, ob die beiderlei Sexualzellen in gleicher oder ungleicher Zahl gebildet werden, läßt sich nun experimentell entscheiden, einfach dadurch, daß man den Bastard rückkreuzt mit dem Elter, welcher den Faktor für Stärkebildung nicht enthält. Bildet der Bastard 50 % Sexualzellen mit und 50 % ohne den Stärkefaktor, dann muß eine Rückkreuzung mit diesem Elter 50 % stärkehaltige und 50 % dextrinhaltige Individuen geben. Bildet der Bastard 60 % mit und 40 % ohne den Faktor, dann muß eine solche Rückkreuzung 60 % Stärke- und 40 % Dextrinindividuen geben. Das Mengenverhältnis, in dem die beiderlei Sexualzellen gebildet werden, wird also unmittelbar durch die Rückkreuzung erkennbar.

Entsprechende Versuche von CORRENS ergaben nun, daß von 1769 durch eine solche Rückkreuzung gewonnenen Individuen 898 stärkehaltig und 871 dextrinhaltig waren. Danach bildet der Bastard also ganz offenbar die beiderlei Sexualzellen in gleicher Zahl aus.

Nachdem dies festgestellt ist, bleibt für die Erklärung der abweichenden Zahlenverhältnisse in F_2 aus Selbstbefruchtung nur noch die Annahme übrig, daß von den theoretisch möglichen 4 Kombinationen der beiderlei Sexualzellen nicht alle sich gleich leicht verwirklichen, daß z. B. zwischen Sexualzellen, die beide den Faktor für Stärkebildung nicht

enthalten, überhaupt nicht oder nur selten ein Sexualakt zustande käme, oder, wenn er auch zustande kommt, nicht lebenskräftige Nachkommen ergäbe. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß CORRENS auch einen anderen sicheren Fall beobachtet hat, wo alle Sexualzellen, welche eine bestimmte Erbeinheit (Fähigkeit zur Bildung einer blauen Kleberschicht im Maiskorn) übertragen, miteinander nur ausnahmsweise zu lebenskräftigen Pflanzen sich vereinigen. Die homozygotische blaue Rasse gibt bei Selbstbefruchtung sehr schlecht Samen, ist mehr oder weniger „selbststeril“. Die Bastarde zwischen dieser selbststerilen blauen und einer selbstfertilen nichtblauen Rasse geben in F_2 nicht blaue selbstfertile und blaue selbststerile Individuen. Ein Befund, der kaum anders gedeutet werden kann, als daß zwischen Sexualzellen, die beide den Faktor für blau enthalten, ein erfolgreicher Sexualakt nicht so leicht zustande kommt, wie zwischen Sexualzellen,



a b c

Fig. 53. Maiskörner. a Dextrinmais, c Stärkemais (b Xenienkorn). (Nach CORRENS).

die entweder beide ihn nicht enthalten oder von denen ihn nur eine enthält.

Einen sehr ähnlichen Fall hat MORGAN bei *Drosophila* gefunden. Weibchen, die homozygotisch kurzflügelig („rudimentary wings“) sind, können durch Sperma gleichartiger Männchen nicht erfolgreich befruchtet werden, sind dagegen völlig fertil mit Sperma beliebiger anderer Männchen und ebenso können durch Sperma der kurzflügeligen Männchen alle anderen Weibchen gut befruchtet werden.

Eine weitere, nicht allzu selten vorkommende Ursache für unerwartete Zahlenverhältnisse in F_2 ist die, daß einzelne von den möglichen Kombinationen der Sexualzellen eines Bastards nicht lebensfähige Embryonen ergeben. Ein sehr einfacher solcher Fall ist bei *Antirrhinum* bekannt. Die normale grüne Blattfärbung hängt hier, wie bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen, ab von einer großen Anzahl verschiedener Erbfaktoren, unter andern von folgenden:

Z Voraussetzung für Färbung der Blattchromatophoren überhaupt, alle **zz**-Pflanzen haben völlig farblose Chromatophoren also rein weiße Blätter und sind nur als Parasiten lebensfähig. Für sich allein, ohne die Gegenwart eines der anderen Blattfarbenfaktoren bewirkt **Z** gelbe Farbe der Chromatophoren. Auch derartige gelbe Pflanzen können noch nicht assimilieren und sind nicht selbständig lebensfähig.

Y Macht in Pflanzen, die **Z** enthalten, eine schwachgrüne Färbung, die Chlorinafarbe. Fehlen von **Y** in Pflanzen, die **Z** enthalten, ergibt, wie oben unter **Z** schon gesagt, eine rein gelbe Farbe der Blätter.

N Macht in Pflanzen, die **Z** und **Y** enthalten, normal grüne Farbe der Chromatophoren.

Pflanzen, die nun homozygotisch in **Z** und **N**, aber heterozygotisch in **Y** sind, zeigen kein reines Grün, sondern haben eine intensiv gelbgrüne Färbung, die als „aurea"-Färbung bezeichnet wird. Die Aurea-Pflanzen sind beliebte Zierpflanzen.

Da alle Aurea-Individuen Heterozygoten sind, ist es natürlich nicht möglich, eine konstante Aurea-Rasse zu züchten.

Bei Selbstbefruchtung geben die Aurea-Individuen ein Aufspalten in $^1/_3$ grüne und $^2/_3$ Aureapflanzen. Eine genaue Untersuchung der ganz jungen Keimlinge ergibt aber, daß auch hier, ganz wie es nach der Theorie zu erwarten ist, $^1/_4$ grüne, $^2/_4$ aurea und $^1/_4$ gelbe Keimpflanzen aus den Samen hervorgehen, aber die sämtlichen gelben Keimpflanzen, die ja nicht assimilieren können, sterben nach wenigen Tagen. Es bleiben nur $^1/_4$ grüne und $^2/_4$ Aureapflanzen übrig. Wenn man daher eine Untersuchung der Deszendenz solcher **ZZYyNN**-Pflanzen nicht schon sehr frühzeitig vornimmt, findet man die sonderbare Aufspaltung nach 1 grün : 2 aurea. So gab eine Anzahl selbstbefruchteter Aureapflanzen in meinen Versuchen **573** Aurea- und **286** grüne Pflanzen (genau 2 : 1 wäre ***572***, 666 : ***286***, 333).

Daß die Aureapflanzen ganz regelrecht 50 % **ZYN** und 50 % **ZyN** Sexualzellen bilden, zeigt jede Kreuzung einer Aureapflanze mit einer grünen Pflanze von der Formel **ZZYYNN**, man erhält dann nämlich 50 % Aurea- und 50 % grüne Pflanzen. In meinen Versuchen waren von 1178 in einigen solchen Rückkreuzungen enthaltenen Pflanzen **597** aurea und **581** grün (genau 1 : 1 wäre ***589*** : ***589***).

Einen ganz ähnlichen Fall, wo ebenfalls eine homozygotische Kombination nicht lebensfähige Individuen erzielt, haben Castle und Little bei Mäusen beschrieben. Bei den Mäusen gibt es zunächst gelbe Tiere, die in allem den gelben Kaninchen (vergl. S. 116) entsprechen. Ferner gibt es aber noch eine zweite Art von gelben Mäusen, bei deren Zustandekommen ein anderer Erbfaktor mitspricht. Alle gelben

Mäuse dieser zweiten Sorte, die bisher untersucht worden waren, hatten sich als Heterozygoten erwiesen. Homozygotisch gelbe Tiere dieser Art hat noch kein Züchter gefunden. Castle zog aus der Paarung gelb × gelb 1235 Junge und davon waren 800 gelb und 435 nicht gelb (schwarz, braun usw., je nach der Formel der Elterntiere). In früheren analogen Versuchen hatte Cuénot erhalten 263 gelb : 100 nicht gelb. Insgesamt bestand die Nachkommenschaft aus der Paarung gelb × gelb in Castles und Cuénots Versuchen aus 1063 gelb : 535 nicht gelb. Das ist fast genau das Verhältnis 2 : 1. Auch die Resultate von Kreuzungsversuchen zwischen gelb und nicht gelb ergeben mit Sicherheit, daß alle diese gelben Tiere Heterozygoten sind. Die Erblichkeitsverhältnisse sind danach bei diesen gelben Mäusen in allem Wesentlichen denen der Aureasippen vom *Antirrhinum* analog, nur sterben die homozygotisch gelben Mäuse wahrscheinlich schon in den allerersten Stadien der Embryonalentwicklung, oder es kommt zwischen zwei „gelben" Gameten hier überhaupt keine Befruchtung zustande.

Nur heterozygotisch sind bei Mäusen anscheinend auch die „schwarzloh"-farbigen Tiere lebensfähig (Dunn).

In mancher Hinsicht ähnliche Ursachen unregelmäßiger Spaltungszahlen hat T. Tammes beim Lein, *Linum usitatissimum*, gefunden. Hier spalten bei der Kreuzung einer blaublühenden mit einer weißblühenden Sippe in F_2 nicht $^1/_4$ weißblühender Pflanzen heraus, sondern stets sehr viel weniger. Das rührt hier daher, daß die Samen, aus denen weißblühende Pflanzen entstehen, eine schlechtere Keimfähigkeit haben als Samen, aus denen blaublühende Pflanzen hervorgehen. Und in der gleichen Richtung wirkt auch, daß weiße Homozygoten schon als junge Samen ebenfalls in größerer Zahl zugrunde gehen.

Vorlesung IX

Faktorenkoppelung. — Cytologisches.

Eine weitere Gruppe von Tatsachen, mit der wir uns jetzt bekannt machen müssen, bilden sehr eigentümliche Besonderheiten bei der Verteilung der einzelnen selbständig mendelnden Erbeinheiten auf die Sexualzellen eines Bastardes, die man als **Koppelung** bezeichnet. Der erste Fall von Faktorenkoppelung ist durch Bateson und seine Mitarbeiter bei *Lathyrus odoratus*, der spanischen Wicke gefunden worden. Die Pflanze ist sehr weitgehend auf ihre Erbeinheiten hin untersucht.

Wir wissen, daß z. B. die Blütenfarbe von einer ganze Reihe von mendelnden Erbeinheiten abhängt, die sich folgendermaßen formulieren lassen:

C Erster Faktor für rote Farbe, wirkt nur zusammen mit **R**.
R Zweiter Faktor für rote Farbe, wirkt nur zusammen mit **C**.
B Faktor, der die durch **C** und **R** bedingte rote Farbe in violett modifiziert.

Einige weitere Faktoren beeinflussen die durch die Faktoren **C**, **R** und **B** bedingte Farbe noch weiterhin in ähnlicher Weise, wie wir das von den Faktoren **D**, **G** usw. bei *Antirrhinum* kennen gelernt haben, doch sei hier nicht näher darauf eingegangen. Ferner kennen wir Faktoren, die den Wuchs, die Art der Verzweigung usw. beeinflussen, und endlich auch einen Faktor, der die Form der Pollenkörner beeinflußt. Dieser Faktor:

L Bedingt eine längliche ellipsoide Form der Pollenkörner, alle **ll**-Pflanzen haben runde Pollenkörner.

Wenn man eine Pflanze von der Formel **CCRRBbLl** durch die Kreuzung von **CCRRBBLL** mit **CCRRbbll** erzeugt hat, sollte man nach allem, was wir bisher gehört haben, erwarten, daß diese in 2 Faktoren **B** und **L** heterozygotische Pflanze ihre viererlei Sexualzellen, **CRBL**, **CRBl**, **CRbL**, **CRbl** in gleicher Anzahl bildet, und daß diese Sexualzellen sich in den 16 nachstehenden Kombinationen treffen (Tab. XI):

Tabelle XI

Kombinationen	Aussehen von F_2	Kombinationen	Aussehen von F_2
CRBL × CRBL	violett langer Pollen	CRbL × CRBL	violett langer Pollen
CRBL × CRBl	„ „ „	CRbL × CRBl	„ „ „
CRBL × CRbL	„ „ „	CRbL × CRbL	rot „ „
CRBL × CRbl	„ „ „	CRbL × CRbl	„ „ „
CRBl × CRBL	„ „ „	CRbl × CRBL	violett „ „
CRBl × CRBl	„ runder „	CRbl × CRBl	„ runder „
CRBl × CRbL	„ langer „	CRbl × CRbL	rot langer „
CRBl × CRbl	„ runder „	CRbl × CRbl	„ runder „

Man müßte also erwarten, daß F_2 einer solchen Kreuzung aus:

$^9/_{16}$ Pflanzen mit violetter Blüte und langen Pollenkörnern
$^3/_{16}$ „ „ „ „ „ runden „
$^3/_{16}$ „ „ roter „ „ langen „
$^1/_{16}$ „ „ „ „ „ runden „

Das ist aber nicht der Fall, sondern man bekommt im Versuche ganz andere Zahlen. So gaben 8 Heterozygoten, für die auf Grund der Formel

eine derartige Spaltung zu erwarten gewesen wäre, in den Versuchen von BATESON und PUNNETT, die in Tab. XII dargestellte Spaltung.

Tabelle XII

Pflanze Nr.	Beobachtete Spaltung			
	violett l. P.	violett r. P.	rot l. P.	rot r. P.
07. 137	54	6	2	23
07. 138	102	7	3	32
07. 139	34	1	3	13
07. 140	65	1	4	22
07. 141	104	1	5	21
07. 143	32	1	2	8
07. 144	59	4	3	7
07. 145	45	1	1	11
gefunden: Sa **495**		**22**	**23**	**137**
theoretisch:	*(**379**,6875)*	*(**126**,5625)*	*(**126**,5625)*	*(**42**,1875)*

In der Tabelle sind die auf Grund der Formel zu erwartenden Zahlen, die genau das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 wiedergeben, unten in ( ) beigefügt, ein Blick zeigt, daß nicht die geringste Übereinstimmung besteht.

Nun ergibt aber eine weitere Untersuchung der gefundenen Zahlen, daß, wenn man zunächst nur das Verhältnis aller violett : allen rot betrachtet, man findet 495 + 22 = **517** violett und 23 + 137 = **160** rot. Das ist annähernd das Verhältnis 3 : 1 (genau das Verhältnis wäre *507,75 : 169,25*).

Genau ebenso ist das Verhältnis aller Pflanzen mit langen Pollen zu allen mit runden Pollen ziemlich genau 3 : 1, nämlich **518** : **159**.

Es fragt sich, wie kann ein solches Verhältnis zustande gekommen sein. Eine befriedigende Erklärung der gefundenen Zahlenverhältnisse gibt die von BATESON und PUNNETT aufgestellte Theorie, daß hier zwischen den Faktoren **B** und **L** eine Art von Koppelung

bestehe, derart, daß ein solcher Bastard von der Formel **BbLl** die verschiedenen möglichen Sexualzellen **BL**, **Bl**, **bL**, **bl** nicht in gleicher Zahl bildet, wie das sonst die Regel ist, sondern daß die Sexualzellen **BL** und **bl** viel häufiger gebildet werden als die Sexualzellen **Bl** und **bL**.

Wenn man die Annahme macht, daß unser Bastard **BbLl** seine Sexualzellen nicht im Verhältnis **1 BL : 1 Bl : 1 BL : 1 bl** bildet, sondern im Verhältnis: **15 BL : 1 Bl : 1 bL : 15 bl**, und wenn man sich berechnet, wie eine F_2-Generation beschaffen sein muß, welche entsteht, wenn ein solcher Bastard mit sich selbst befruchtet wird, dann kommen wir tatsächlich zu Zahlen, die mit den gefundenen sehr weitgehend übereinstimmen.

Führt man die Berechnung aus, so findet man, daß bei diesem gegenseitigen Zahlenverhältnisse der Sexualzellen nicht **9** violett lang : **3** violett rund : **3** rot lang : **1** rot rund erwartet werden muß, sondern **737** violett lang : **31** violett rund : **31** rot lang : **225** rot rund. Mit diesem Verhältnis *737 : 31 : 31 : 225* steht nun tatsächlich das gefundene Ver- **495 : 22 : 23 : 137** ziemlich in Einklang. Auf 2 Dezimalen genau dieses Verhältnis wäre ***485,75 : 20,43 : 20,43 : 148,29***.

Die Berechnung der Zahlenverhältnisse, die theoretisch für F_2 erwartet werden müssen, wenn die Gameten nicht im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, sondern in einem andern Verhältnis gebildet werden, ist etwas umständlich. Ich gebe deshalb in Tab. XIII S. 155 eine Liste der Zahlenverhältnisse, die auftreten müssen, wenn die verschiedenen Gameten im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, 2 : 1 : 1 : 2 usw. bis n : 1 : 1 : n gebildet werden.

Auch bei *Antirrhinum* habe ich Spaltungsverhältnisse beobachtet, die in keiner anderen Weise gedeutet werden können. So besteht eine Koppelung zwischen den beiden Faktoren **F** und **G**, also zwischen dem grundlegenden Faktor für rote Farbe und dem Faktor, der die picturatum-Zeichnung hervorruft.

Ganz instruktiv ist der folgende Versuch. Es wurden gekreuzt eine Pflanze von der Formel **FFGG**[1]) rot picturatum (Fig. 13 Taf. I) und eine andere von der Formel **ffgg**, gelb ohne den Picturatumfaktor[2]) (Fig. 2 Taf. I), F_1 war rot picturatum.

In F_2 hätte nun eine Aufspaltung in picturatum, rot und gelb und zwar im Verhältnis **9** picturatum : **3** rot : **4** gelb erfolgen müssen, wenn die Spaltung nach dem gewöhnlichen Schema gegangen wäre. Die im Versuch gefundenen Zahlen zeigen aber ein ganz anderes Verhältnis.

[1]) Alle andern Erbeinheiten lasse ich in der Formel der Einfachheit halber weg sie zeigen nichts Auffälliges.

[2]) Daß diese gelbe Pflanze gg war, konnte ihr zwar nicht angesehen werden, es war aber aus anderen Kreuzungsversuchen bekannt. Kreuzungen dieser gelben Pflanze mit roten Pflanzen ergaben nie eine picturatum-F_1, was ja hätte eintreffen müssen, wenn diese gelbe Pflanze **G** enthalten hätte.

Tabelle XIII

Verhältniszahlen der Gameten				F_2-Individuen mit			
AB	Ab	aB	ab	beiden dominierenden Merkmalen	nur dem einen dominierenden Merkmal	nur dem andern dominierenden Merkmal	keinem dominierenden Merkmal
1	1	1	1	9	3	3	1
2	1	1	2	22	5	5	4
3	1	1	3	41	7	7	9
4	1	1	4	66	9	9	16
5	1	1	5	97	11	11	25
6	1	1	6	134	13	13	36
7	1	1	7	177	15	15	49
8	1	1	8	226	17	17	64
9	1	1	9	281	19	19	81
10	1	1	10	342	21	21	100
11	1	1	11	409	23	23	121
12	1	1	12	482	25	25	144
13	1	1	13	561	27	27	169
14	1	1	14	646	29	29	196
15	1	1	15	737	31	31	225
16	1	1	16	834	33	33	256
17	1	1	17	937	35	35	289
18	1	1	18	1046	37	37	324
19	1	1	19	1161	39	39	361
20	1	1	20	1282	41	41	400
30	1	1	30	2822	61	61	900
40	1	1	40	4962	81	81	1600
60	1	1	60	11042	121	121	3600
n	1	1	n	$3n^2+4n+2$	$2n+1$	$2n+1$	n^2

Eine solche F_1-Pflanze gab bei Selbstbefruchtung eine Spaltung in **74** rot picturatum, **11** homogen rot, **34** gelb.

Wenn man auch hier eine ähnliche Faktorenkoppelung annimmt, wie in dem vorhin besprochenen *Lathyrus*-Beispiele, wenn man etwa annimmt, daß die viererlei Gameten dieses Bastardes in folgenden Verhältniszahlen gebildet werden: **4 FG : 1 Fg : 1 fG : 4 fg**, und wenn man ausrechnet, was dann theoretisch für eine Zusammensetzung der F_2-Generationen sich ergeben muß, so erhält man die Zahlen: ***78*** rot picturatum (gefunden **74**) : ***11*** rot (gefunden **11**) : ***30*** gelb (gefunden **34**).

Es ist nun möglich, die Annahme, daß von solchen Bastarden die verschiedenen Sorten von Sexualzellen in ungleicher Zahl gebildet werden, durch exakte Versuche zu prüfen. Man braucht nämlich nur einen solchen Bastard zurückzukreuzen mit einer Sippe, welche die Faktoren beide nicht enthält. In unserem Fall müßte z. B. der Bastard **FfGg** rückgekreuzt werden mit der gelben **ffgg**-P_1-Sippe.

Eine solche Rückkreuzung ergab folgende Zahlen: rot picturatum **90**, rot **22**, gelb **106**. Wenn ein normal spaltender Bastard **FfGg** rückgekreuzt wird mit einer **ffgg**-Pflanze, dann muß die so erzielte Nachkommenschaft aus den Farbenkategorien picturatum, rot und gelb im Verhältnis 1 : 1 : 2 bestehen, und wenn der Bastard, wie wir in unserem Falle annehmen müssen, seine Gameten im Verhältnis 4 **FG** : 1 **Fg** : **fG** : 4 **fg** bildet, so müssen bei der Rückkreuzung die 3 Farbenkategorien in der Häufigkeit **4** picturatum : **1** rot : **4 + 1** gelb auftreten. Mit diesem Verhältnis **4 : 1 : 5** stimmen aber tatsächlich die gefundenen oben genannten Zahlen **90 : 22 : 106** genügend überein. Die Annahme, daß ein solcher Bastard seine Sexualzellen nicht im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, sondern in der geschilderten abweichenden Häufigkeit n : 1 : 1 : n ausbildet, ist also durch diese und viele andere in den letzten Jahren ausgeführte Rückkreuzungen bestätigt.

Das weitere Studium dieser Faktoren-Koppelungen hat im Laufe der letzten Jahre zu einer Fülle von neuer Erkenntnis geführt.

Zunächst ist folgende Feststellung von Interesse: Einen in zwei Faktoren heterozygotischen Bastard **AaBb** kann man auf zweierlei Wegen erhalten: Entweder durch Kreuzung einer Rasse **AABB** mit einer anderen **aabb**, oder aber durch die Kreuzung einer Rasse **AAbb** mit einer anderen **aaBB**.

Das eine Mal entsteht der Bastard aus der Gametenkombination **AB**, × **ab**, das andere Mal aus der Gametenkombination **Ab** × **aB**.

Es hat sich nun in allen Versuchen gezeigt, daß, wenn ein Bastard, der nach dem Schema **AB** × **ab** erhalten ist, Koppelung von **A** mit **B** bezw. **a** mit **b** zeigt, immer der nach dem Schema **Ab** × **aB** erzeugte Bastard ebenfalls eine Koppelung aber zwischen **A** und **b** bezw. **a** und **B** zeigt.

Diese Koppelung äußert sich darin, daß ein solcher Bastard seine Gameten nicht im Verhältnis 1 **AB** : 1 **Ab** : 1 **aB** : 1 **ab** bildet, sondern im Verhältnis **1 AB : n Ab : n aB : 1 ab.**

In Form eines Schemas stellt sich diese Gesetzmäßigkeit folgendermaßen dar:

P_1	**AABB × aabb**	**AAbb × aaBB**
F_1	**AaBb**	**AaBb**
Gametenverhältnis	***n*** **AB** : ***1*** **Ab** : ***1*** **aB** : ***n*** **ab**	***1*** **AB** : ***n*** **Ab** : ***n*** **aB** : ***1*** **ab**

Dieses Gametenverhältnis 1 : n : n : 1 gibt in F_2 entsprechende von der sonstigen Regel abweichende Verhältniszahlen. Was für Zahlenverhältnisse dabei auftreten, ist in der Tabelle XIV dargestellt.

Tabelle XIV

Verhältniszahlen der Gameten				F_2-Individuen mit			
Ab	Ab	aB	ab	beiden dominierenden Merkmalen	nur dem einen dominierenden Merkmal	nur dem andern dominierenden Merkmal	keinem dominierenden Merkmal
1	1	1	1	9	3	3	1
1	2	2	1	19	8	8	1
1	3	3	1	33	15	15	1
1	4	4	1	51	24	24	1
1	5	5	1	73	35	35	1
1	6	6	1	99	48	48	1
1	7	7	1	129	63	63	1
1	8	8	1	163	80	80	1
1	9	9	1	201	99	99	1
1	10	10	1	243	120	120	1
1	11	11	1	289	143	143	1
1	12	12	1	339	168	168	1
1	13	13	1	393	195	195	1
1	14	14	1	451	224	224	1
1	15	15	1	513	255	255	1
1	n	n	1	$2n^2+4n+3$	n^2+2n	n^2+2n	1

Als ein konkretes Beispiel für eine solche Koppelung **1 AB : *n* Ab : *n* aB : 1 ab** sei ein Versuch von BATESON genannt.

Wir hatten vorhin gehört, daß ein *Lathyrus*-Bastard von der Formel **CCRRBbLl**, der erhalten wurde durch die Kreuzung **CCRRBBLL** (blau, langer Pollen) × **CCRRbbll** (rot, runder Pollen), oder wie wir einmal der Einfachheit halber schreiben wollen, **BBLL × bbll** eine Gametenbildung im Verhältnis **15 AB : 1 Ab : 1 aB : 15 ab** zeigt. Bastarde von der gleichen Formel haben BATESON und PUNNETT nun auch erzeugt durch die Kreuzung **BBll** (blau, rund) × **bbLL** (rot, lang).

F_2 der Bastarde zeigt folgende Zusammensetzung:

Tabelle XV

Kategorien	Gefunden	Zu erwarten waren bei normaler Spaltung	Zu erwarten waren bei einem Gametenverhältnis 1:3:3:1	Zu erwarten waren bei einem Gametenverhältnis 1:7:7:1	Zu erwarten waren bei einem Gametenverhältnis 1:15:15:1
Blau, langer Pollen	**226**	(*9*) *235,8*	(*33*) *215,8*	(*129*) *211,6*	(*513*) 209,8
Blau, runder Pollen	**95**	(*3*) *78,6*	(*15*) *98,1*	(*63*) *103,3*	(*255*) 104,3
Rot, langer Pollen	**97**	(*3*) *78,6*	(*15*) *98,1*	(*63*) *103,3*	(*255*) 104,3
Rot, runder Pollen	**1**	(*1*) *26,2*	(*1*) *6,5*	(*1*) *1,6*	(*1*) 0,4

Daß hier keine einfache „normale“ Spaltung vorgelegen haben kann, zeigt ein Vergleich der zweiten und dritten Spalte der Tabelle. Daß eine Gametenserie 1 : n : n : 1 mit $n > 1$ vorgelegen haben muß, ist ebenfalls sicher, wie groß aber n hier anzusetzen ist, das ist schwer zu entscheiden. Genaue Aufschlüsse kann man bei den Gametenverhältnissen $1 : n : n : 1$ nur durch eine Rückkreuzung, entsprechend der oben S. 156 für *Antirrhinum* geschilderten, erhalten.

Auf Fälle von Faktorenkoppelung ist man bisher bei jedem Organismus gestoßen, der überhaupt einigermaßen auf seine Erbfaktoren hin durchuntersucht worden ist. Ganz besonders genau sind von MORGAN und seiner zahlreichen Schule die Koppelungserscheinungen bei einer kleinen Fliege, *Drosophila ampelophila*, untersucht worden, und diese Arbeiten haben zu ganz bestimmten, wohlbegrün-

deten Vorstellungen über die cytologische Grundlage der Mendelspaltung und der Koppelungserscheinungen geführt.

Wir müssen, um diese Dinge verstehen zu können, uns deshalb jetzt, ehe wir die Versuche selbst besprechen, etwas mit cytologischen Dingen befassen:

Wir haben den Teil einer Zelle, in dem ihre Arteigenheit begründet ist, als Idioplasma bezeichnet, haben uns aber noch nicht die Frage vorgelegt, wo, in welchen Teilen der Zelle das Idioplasma — ein nur aus der Vererbungslehre gewonnener, kein cytologischer Begriff — zu suchen sei.

Zunächst hat man versucht, der schon von NAEGELI und später besonders von WEISMANN, O. HERTWIG, STRASBURGER u. a. verfochtenen Anschauung experimentell näher zu kommen, daß — mindestens größtenteils — das Idioplasma im Zellkern lokalisiert zu denken sei. Ursprünglich beruhte diese Ansicht vor allem darauf, daß der ganze verwickelte Vorgang der Kernteilung, der Karyokinese nur verständlich scheint als ein Mittel zur möglichst gleichen Verteilung der Kernbestandteile auf die Tochterzellen. Sehr großes Gewicht wurde dann ferner darauf gelegt, daß die männlichen Sexualzellen so vieler Organismen winzige Gebilde sind, die im wesentlichen nur aus dem Zellkern bestehen, aber trotzdem die Vererbung genau in der gleichen Weise vermitteln, wie die protoplasmareichen großen Eizellen.

Experimentell ist diese Frage zuerst durch Regenerationsversuche angefaßt worden, es zeigte sich dabei, daß kernlose Zellstücke nicht regenerationsfähig sind.

Von ganz anderer Seite her haben BOVERI und seine Schüler zu experimentieren begonnen, nämlich mit Hilfe von Kreuzungsversuchen zwischen kernlos gemachten Eiern einer Spezies und Sperma einer anderen. Auf diese Weise erhält man Organismen, deren Plasma der einen Spezies, deren Kern einer anderen Spezies angehört. Wenn ein nach diesem Schema angestellter Versuch das Resultat hätte, daß die so erhaltenen „Bastarde“ rein väterlichen Charakter haben, so wäre daraus zu entnehmen, daß alle idioplasmatischen Unterschiede zwischen den beiden gekreuzten Arten im Zellkern lokalisiert seien. Ich betone dabei absichtlich das Wort Unterschiede und komme nachher nochmals hierauf zurück. BOVERI versuchte von dieser Überlegung ausgehend künstlich kernlos gemachte Seeigeleier *(Sphaerechinus)* durch Sperma einer anderen Gattung *(Echinus)* zu befruchten. Man bezeichnet eine solche Entwicklung kernloser befruchteter Eier als Merogonie. Die in diesen Versuchen von BOVERI erhaltenen Bastardlarven zeigten tatsächlich fast ganz väterliche Beschaffenheit. Der Versuch spricht also sehr dafür, daß im Zellkern im wesentlichen das Idioplasma

lokalisiert ist. Daß GODLEWSKI in analogen Versuchen (Befruchtung kernloser Eier von *Echinus* durch *Antedon*-Sperma) gefunden hatte, daß die Bastarde auch deutlich einzelne mütterliche Charaktere zeigten, beweist nichts gegen die Schlußfolgerung BOVERIS, denn wir wissen aus vielen Beobachtungen, daß in der befruchtungsreifen Eizelle vieler Tiere eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen schon eingeleitet und in bestimmte Bahnen gelenkt ist, daß bestimmte organbildende Bezirke sehr früh differenziert werden. Um also die Einwirkung des mütterlichen Kernes ganz auszuschalten, müßte man ihn schon viel früher aus dem Ei entfernen, d. h. bevor alle diese Entwicklungsprozesse unter seinem Einfluß eingeleitet werden.

Absolut entscheidend sind diese Versuche und viele ähnliche in neuerer Zeit ausgeführte aber schon aus dem Grunde nicht, weil die Bastarde nicht zu völlig entwickelten und vor allem nicht zu geschlechtsreifen Tieren heranwuchsen, es ist also noch nie möglich gewesen, das Verhalten der nächsten Generation, in der erst die Entscheidung fallen würde, zu beobachten. Immerhin sprechen natürlich diese Versuche sehr zugunsten der Annahme, daß die idioplasmatischen Unterschiede zwischen den beiden gekreuzten Arten in den Zellkernen und nicht im Plasma liegen.

Weitgehende Schlußfolgerungen in der gleichen Richtung erlauben auch Versuche von HERBST mit Seeigeleiern, die unter dem Einfluß von Chemikalien begonnen hatten, sich parthenogenetisch zu entwickeln und die zur Zeit der Befruchtung mit dem artfremden Sperma bereits ihre Chromosomenzahl — als Beginn der ersten Kernteilung — verdoppelt hatten. Die aus solchen doppelchromosomigen Eiern entstandenen Bastarde waren der Mutter ähnlicher als die aus normalen Eiern erhaltenen.

Wie vorhin schon betont, erlauben derartige Kreuzungsversuche zwischen einer kernlosen Sexualzelle einer Spezies und einer kernhaltigen einer anderen Spezies immer nur einen Schluß darauf, wo die idioplasmatischen Grundlagen der **Verschiedenheit** zwischen den beiden gerade gekreuzten Spezies lokalisiert sind, aber sie erlauben keineswegs — wie sonderbarerweise vielfach angenommen wird — einen Schluß dahin, daß überhaupt das Idioplasma nur im Zellkern zu suchen sei.

Daß im wesentlichen das Idioplasma im Zellkern lokalisiert sei, ist auf Grund aller dieser Überlegungen und Versuche zwar wahrscheinlich, daß das Idioplasma aber ausschließlich im Kern lokalisiert sei, ist keineswegs erwiesen. Daß einzelne Rassenunterschiede auch auf übertragbaren Verschiedenheiten anderer Zellbestandteile — Protoplasma, Chromatophoren — beruhen, ist nach den später,

in Vorlesung XI zu besprechenden Vererbungsverhältnissen der weißblätterigen Pelargonien und der *albomaculata*-Rassen von *Mirabilis*, *Antirrhinum* u. a. mindestens sehr wahrscheinlich.

Weiterhin sehen wir aber, daß im Zellkern bei der Befruchtung und dann später wieder bei der Bildung der Geschlechtszellen sich Vorgänge abspielen, die mit der größten Wahrscheinlichkeit als die cytologische Grundlage der Mendelspaltung aufzufassen sind.

Wenn zwei Sexualzellen oder, wie man in der Vererbungsliteratur sich meist ausdrückt, wenn zwei „Gameten“ z. B. Eizelle und Spermatozoid eines Farnkrautes zu einer Zygote verschmelzen, vereinigen sich

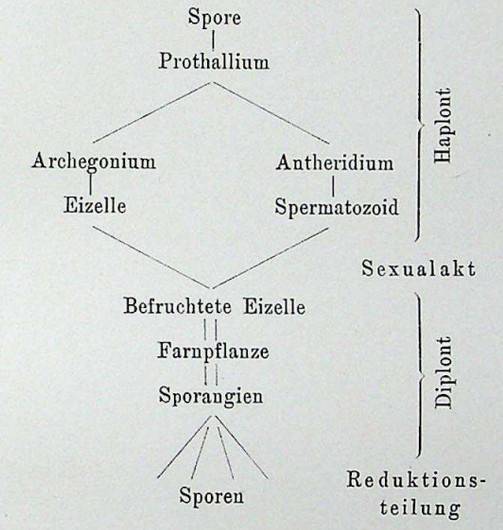


Fig. 54. Entwicklungskreis eines Farnkrautes.

auch die Zellkerne zu einem Zellkern, aber die Chromosomen verschmelzen nicht, sondern der Verschmelzungskern weist doppelt so viel Chromosomen auf als je ein Gametenkern. Diese doppelte „diploide“ Chromosomenzahl führen alle aus der befruchteten Eizelle hervorgehenden Zellen, d. h. in unserem Falle alle Zellen der Farnpflanze, des „Farndiplonten“. Auf der Farnpflanze entstehen dann später die Sporen, und diese Sporen weisen nun in ihrem Zellkern wieder die einfache „haploide“ Chromosomenzahl auf, die wir in den Gameten gefunden hatten. Die Zellteilung, bei welcher die Halbierung der Chromosomenzahl erfolgt, heißt man Reduktionsteilung.

Aus der Spore geht die als Prothallium bezeichnete Entwicklungsstufe des Farnkrauts hervor, der „Farnhaplont“, der ebenfalls in allen seinen Zellen die einfache Chromosomenzahl aufweist. Auf diesem

Prothallium entstehen die Sexualzellen (Gameten) d. h. hier Spermatozoiden und Eizellen.

Es wechseln demnach bei diesen Farnen und ebenso bei allen andern sich sexuell fortpflanzenden Organismen eine als Haplont bezeichnete Generation (einfache Chromosomenzahl) und eine als Diplont bezeichnete (doppelte Chromosomenzahl) miteinander ab. In Form eines Schemas ist das für die Farnpflanze in Fig. 54 dargestellt.

Diese beiden Generationen sind bei den verschiedenen Organismen sehr verschieden stark entwickelt. Bei den Moosen (Fig. 55) lebt z. B. der Diplont (die „Mooskapsel“) zumeist als Parasit im Haplonten. Bei

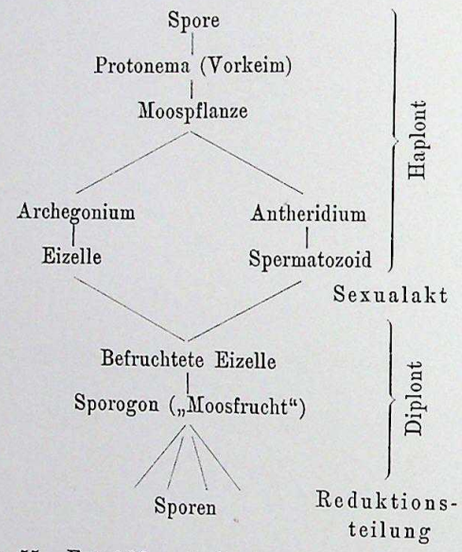


Fig. 55. Entwicklungskreis eines monözischen Mooses.

den Phanerogamen (Fig. 56) ist dagegen der Haplont stark reduziert und lebt als Parasit im Diplonten.

Bei allen höheren Tieren (Fig. 57) ist die haploide Generation sehr stark reduziert, auf die Sexualzellen beschränkt, auf den Diplonten entstehen also hier bei der Reduktionsteilung unmittelbar die Geschlechtszellen.

Überall finden wir, daß die Sexualzellen in ihren Kernen eine bestimmte Chromosomenzahl, sagen wir einmal allgemein n Chromosomen aufweisen. Eine Lilie *(Lilium)* hat z. B. 12, ein Seegras *(Zostera)* 6, eine Taufliege *(Drosophila ampelophila)* 4 Chromosomen in ihren Geschlechtszellen. Das durch die Vereinigung zweier Sexualzellen entstandene Individuum hat in seinen sämtlichen Kernen die doppelte, diplode Chromosomenzahl $2\,n$. *Lilium* hat 24, *Zostera* 12, *Drosophila* 8 Chromosomen in den Körperzellen. Bei der gewöhnlichen Zellteilung

halbieren sich zunächst alle Chromosomen, es entstehen auf diese Weise $4\,n$ Chromosomen und die eine Hälfte davon bekommt die eine Tochter-

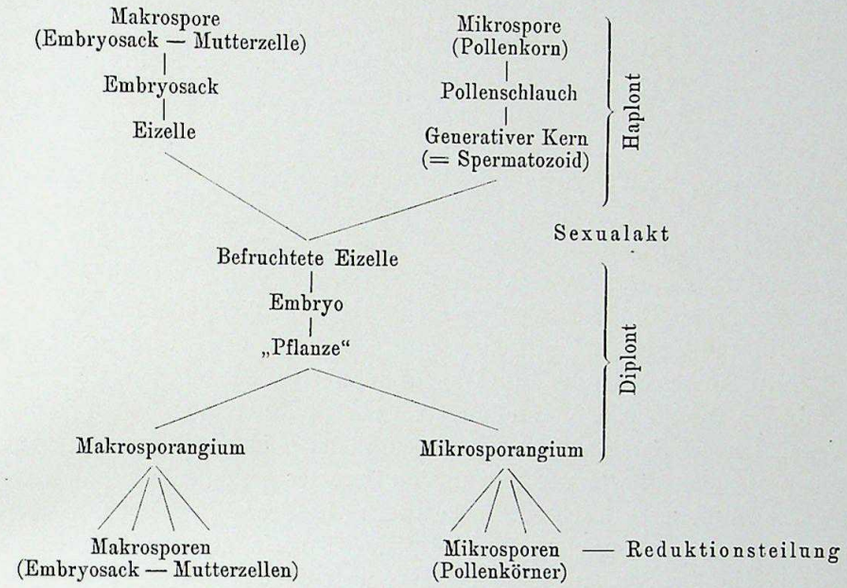


Fig. 56. Entwicklungskreis einer monözischen phanerogamen Pflanze.

zelle, die andere Hälfte davon die andere Tochterzelle. Es entstehen also auf diese Weise immer wieder Kerne mit der diploden Chromosomenzahl $2\,n$. Bei einer Teilung aber, die der Bildung der Sexualzellen

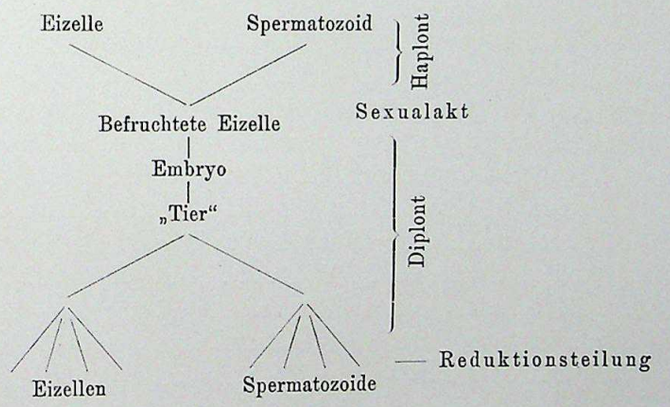


Fig. 57. Entwicklungskreis eines monözischen Metazoen (Regenwurm z. B.).

vorausgeht, bei der Reduktionsteilung, findet keine Teilung der vorhandenen $2\,n$ Chromosomen statt, sondern von den verhandenen $2\,n$ Chromosomen kommt eine Hälfte in die eine und die andere Hälfte

in die andere Tochterzelle und es entstehen so wieder Zellen mit der haploden Chromosomenzahl in ihren Kernen.

Es spricht ferner viel dafür, daß die einzelnen Chromosomen in einer Zelle ungleiche Funktion haben. Jede Keimzelle hat einen einfachen Satz von diesen Chromosomen und eine jede diplode Zelle enthält diesen Satz zweimal, einmal vom Vater her und einmal von der Mutter.

Bei der Reduktionsteilung bekommen die Tochterzellen keinen doppelten Satz von Chromosomen mit, also nicht den ganzen väterlichen und den ganzen mütterlichen Satz, sondern nur einen einfachen Satz und zwar verteilen sich dabei wahrscheinlich die väterlichen und die mütterlichen Chromosomen rein zufällig auf die Tochterzellen.

Dieser Prozeß könnte ganz wohl die Grundlage der Spaltungserscheinung der Bastarde sein. Wenn man sich rein theoretisch irgend eine Vorstellung machen wollte von den cytologischen Grundlagen der Spaltungsgesetze, so müßte man immer einen ähnlichen Prozeß ausdenken, wie wir ihn an den Chromosomen der Kerne bei der Reduktionsteilung tatsächlich beobachten; ein Prozeß, welcher der Reduktionsteilung entspricht, wird in jeder Theorie über die stofflichen Grundlagen der Spaltungsgesetze immer angenommen werden müssen. Daß wir bei der cytologischen Untersuchung in dem Zellkern und speziell in den Chromosomen nun gerade Gebilde finden, die in ihrem ganzen Verhalten dieser theoretischen Postulation entsprechen, das macht es sehr wahrscheinlich, daß in diesen Organen die „mendelnden" idioplasmatischen Grundunterschiede liegen.

Wir könnten uns vorstellen, daß das, was wir einen „mendelnden idioplasmatischen Unterschied" nennen, in Wirklichkeit eine kleine Verschiedenheit im feineren Bau zweier homologer Chromosomen sei. Etwa der Unterschied zwischen einem **AA**- und einem **aa**-*Antirrhinum* beruhe darauf, daß ein Chromosom der **AA**-Rasse irgend einen kleinen Unterschied — eine OH-Gruppe statt eines H-Atoms — aufweise gegenüber dem entsprechenden Chromosom der **aa**-Rasse. Heißen wir die Chromosomen von *Antirrhinum* X, Y, Z . . . . usw., und nehmen wir an, im Chromosom Z sei der Unterschied zwischen einer **AA**- und einer **aa**-Rasse lokalisiert, so enthält eine Sexualzelle der **AA**-Rasse den Chromosomensatz XYZ . . . . usw., eine Sexualzelle der **aa**-Rasse den Satz XYZ_1 . . . ., wobei durch Z bezw. Z_1 ausgedrückt ist, daß die beiden Z-Chromosomen etwas verschieden sind, sich im übrigen aber entsprechen. Der Bastard hat dann den Satz $XXYYZZ_1$ . . . . usw. und wenn bei der Reduktionsteilung wieder haploide Zellen entstehen mit nur je einem Satz von Chromosomen, so müssen sich 50 % Zellen

XYZ . . . . usw. und 50 % XYZ_1 . . . . usw. ergeben, d. h. 50 % der Sexualzellen eines solchen Bastardes müssen identisch sein mit denen der einen P_1-Pflanze, 50 % identisch mit denen der anderen P_1-Pflanze. Also gerade das, was das Experiment ergibt, steht mit dem in dieser Weise gedeuteten cytologischen Befund völlig in Einklang. Das spricht dafür, daß vielleicht je ein mendelnder idioplasmatischer Grundunterschied zu identifizieren ist mit einem Unterschied zwischen zwei einander entsprechenden Chromosomen.

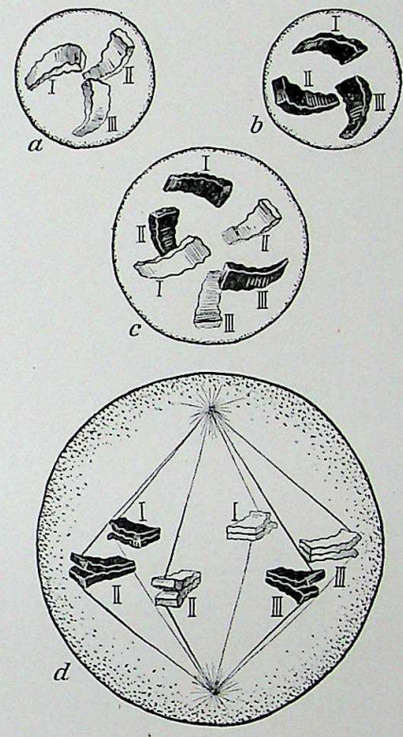


Fig. 58.

Auch die Versuchsergebnisse bei Kreuzung von Rassen, die mehrere Grundunterschiede aufweisen, stehen in Einklang mit den Befunden der Cytologie, wie an einem schematischen Beispiel leicht zu zeigen ist. Wir wollen der Einfachheit halber annehmen, wir hätten einen Organismus mit nur 3 Chromosomen in den Haplonten. Von einem solchen Organismus hätten wir zwischen zwei Rassen drei mendelnde Unterschiede. Die eine Rasse soll dementsprechend die Erbformel **AAbbcc**, die andere die Erbformel **aaBBCC** haben. Wir wollen ferner die drei Chromosomen, die zusammen einen kompletten Satz bilden, als I, II und III bezeichnen und annehmen, der Unterschied zwischen den **A**- und den **a**-Individuen beruhe auf einer Verschiedenheit der beiden Chromosomen I der zwei Rassen, der Unterschied zwischen den **B**- und den **b**-Individuen und zwischen den **C**- und den **c**-Individuen beruhe entsprechend auf den Chromosomen II bezw. III.

Eine Keimzelle der einen (**AAbbcc**) Rasse wollen wir schematisch darstellen in Fig. 58a und eine Keimzelle der anderen (**aaBBCC**) Rasse in Fig. 58b.

Eine diplode Zelle des Bastardes zwischen den beiden Rassen kann dann schematisch dargestellt werden wie in Fig. 58c. Fig. 58d stellt ferner eine gewöhnliche Kernteilung in diesem Bastard dar, durch welche immer wieder Zellen wie die in Fig. 58c abgebildete entstehen, die also die beiden kompletten Chromosomensätze enthalten. Fig. 59 soll die

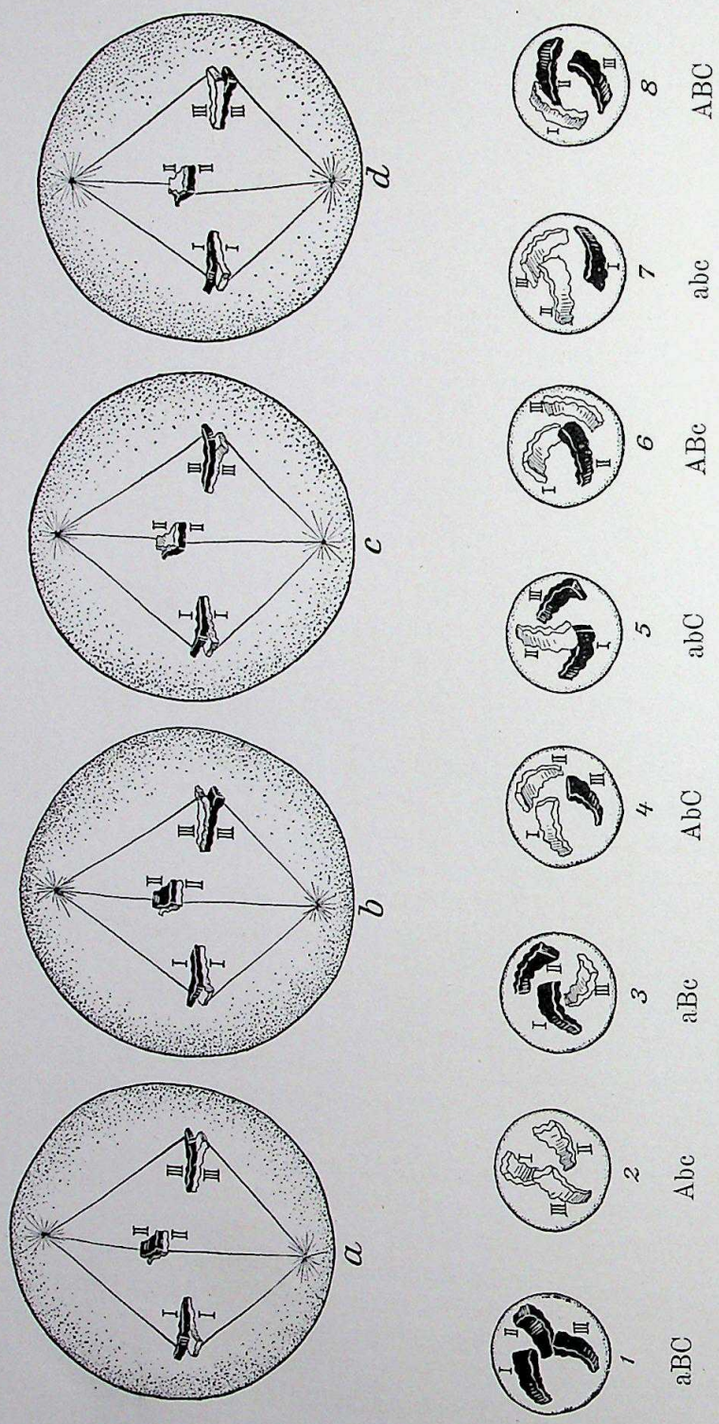


Fig. 59.

Reduktionsteilung darstellen, und zwar sind gleich alle 4 verschiedenen Modi angegeben, die gleich gut möglich sind, und bei denen immer jede Tochterzelle zwar einen kompletten aus je einem Chromosom I, einem II und einem III bestehenden Satz enthält, wobei aber dieser Satz teils aus „väterlichen“ teils aus „mütterlichen“ Chromosomen besteht.

Wenn wir annehmen, daß jedes

väterliche	Chromosom	I	den	Faktor	**A**
mütterliche	„	I	„	„	**a**
väterliche	„	II	„	„	**b**
mütterliche	„	II	„	„	**B**
väterliche	„	III	„	„	**c**
mütterliche	„	III	„	„	**C**

übermittelt, dann müssen, wie ein Blick auf Fig. 59 zeigt, schon durch diese Chromosomenverteilung gerade die 8 Kategorien von Sexualzellen entstehen, die der Theorie nach ein Bastard von der Formel **AaBbCc** bildet.

Wir könnten uns daher ganz gut vorstellen, daß die Spaltung und Durcheinandermengung der Grundunterschiede, die bei der Gametenbildung eines Bastardes nach der Theorie erfolgen muß, einfach durch diese Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bewirkt wird.

Diese Vorstellung scheint aber an dem Umstand zu scheitern, daß sicher in vielen Fällen sehr viel mehr Grundunterschiede mendeln als der betreffende Organismus Chromosomen hat. *Drosophila ampelophila* z. B. hat 4 Chromosomen und man kennt bereits rund 100 mendelnde miteinander kombinierbare Grundunterschiede.

Nun zeigt aber die glänzende Durchforschung der Koppelungserscheinungen, die wir MORGAN und seinen Schülern für *Drosophila* verdanken, daß diese rund 100[1]) Grundunterschiede durchaus nicht alle frei voneinander mendeln, sondern daß sie untereinander viele Koppelungen zeigen. Und zwar lassen sich 4 Gruppen von Faktoren unterscheiden, wobei immer die Faktoren einer Gruppe untereinander gekoppelt sind. Also wir finden so viele unabhängig voneinander mendelnde **„Gruppen von Faktoren“,** als *Drosophila* Chromosomen hat!

Damit war der Schlüssel zum Verständnis der ganzen Erscheinung gegeben. Weitere Untersuchungen vor allem über den Grad der Koppelung der einzelnen zu je einer solchen Gruppe gehörenden Faktoren führten rasch zu ganz bestimmten Vorstellungen über die der Mendel-

[1]) Die 2^{100} erblich verschiedene *Drosophila*-Rassen ermöglichen!

spaltung zugrunde liegenden cytologischen Vorgänge. Diese Vorstellungen sind die folgenden:

1. Die Chromosomen bestehen aus kettenartig zusammenhängenden Teilstücken. Die einzelnen Glieder der Kette wollen wir weiterhin als Chromomeren bezeichnen. Diese Chromomeren sitzen im Chromosom in einer ganz bestimmten Reihenfolge angeordnet. Vor der Reduktionsteilung legen sich jeweils die beiden einander homologen Chromosomen der beiden Chromosomensätze dicht aneinander und es findet dabei ein Austausch von größeren oder kleineren Stücken der Chromomerenkette statt (crossing over der amerikanischen Autoren), so wie es schematisch in Fig. 60 dargestellt ist. Es entstehen auf diese Weise Chromosomen, die aus Stücken der beiden Ausgangschromosomen zusammengesetzt sind.

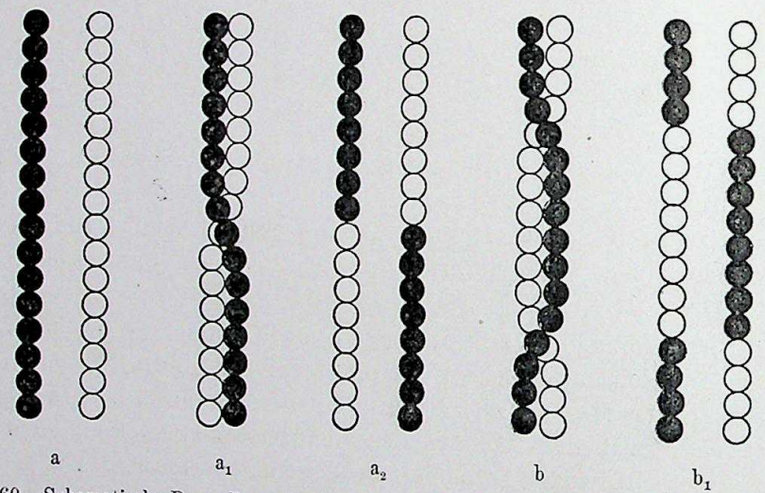


Fig. 60. Schematische Darstellung des Chromosomenaustausches zwischen zwei homologen Chromosomen. a, a_1, a_2 einfacher Austausch (single crossing over), b, b_1 doppelter Austausch (double crossing over).

2. Die anatomische Grundlage (entwicklungsmechanische Ursache) eines mendelnden Grundunterschiedes ist eine chemische oder physikalische Verschiedenheit im Bau zweier einander entsprechender Chromomeren. Um ein ganz einfaches schematisches Beispiel zu geben, beruhe etwa der Unterschied zwischen einer radiär pelorischen (**ee**) und einer zygomorphen (**EE**) Löwenmaulsippe darauf, daß im Chromomer α des Chromosoms Nr. V der e-Sippe ein **OH**-Molekül mehr enthalten sei als im Chromomer α des Chromosoms Nr. V der **E**-Sippe.

3. Das „Mendeln", d. h. die Verteilung der einzelnen Grundunterschiede in den überhaupt möglichen Kombinationen auf die Sexualzellen beruht auf zweierlei Dingen: 1. darauf, daß vor der Reduktionsteilung zwischen zwei homologen Chromosomen der in Fig. 60 abgebildete

Chromomerenaustausch stattfindet und 2. darauf, daß die Chromosomen der beiden verschiedenen Sätze bei der Reduktionsteilung in der in Fig. 59 dargestellten Weise auf die Tochterzellen verteilt werden. An sich würde allein schon der Vorgang des Chromomerenaustausches (Fig. 60) genügen, um sowohl das freie Mendeln wie auch die Koppelungserscheinungen zu erklären. Nach manchen mikroskopischen Beobachtungen scheint aber auch der — theoretisch überflüssige! — Vorgang der Chromosomenverteilung ebenfalls sichergestellt.

4. Aus 3 folgt, wenn man sich daran erinnert, daß immer größere oder kleinere Stücke der Chromomerenkette und nicht etwa jedes einzelne Chromomer frei für sich vertauscht werden, daß zwei Grundunterschiede, die in zwei verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind, frei voneinander mendeln müssen, daß dagegen zwei Grundunterschiede, die im gleichen Chromosom liegen, zwar auch „mendeln", aber Koppelung zeigen müssen. Es folgt daraus ferner, daß wir bei jeder Pflanzen- und Tierart soviele Gruppen von untereinander gekoppelten Erbfaktoren müssen erkennen können, wie diese Spezies haploid Chromosomen hat.

5. Der Chromomerenaustausch erfolgt im allgemeinen so wie es in Fig. 60 schematisch dargestellt ist, d. h. ein Chromosom zerreißt nur in 2—3 Stücke. Daraus folgt, daß je weiter zwei Faktoren in den Chromosomen auseinanderliegen, desto größer die Wahrscheinlichkeit ist, daß zwischen ihnen der Riß durchgeht. Sie werden also häufiger auseinander kommen — d. h. eine schwächere Koppelung zeigen — als Faktoren, die in zwei nahe beisammen liegenden Chromomeren lokalisiert sind. Umgekehrt muß der Grad der Koppelung, den zwei Faktoren zeigen, gewissermaßen einen **Maßstab** abgeben **für den Abstand der beiden Chromomeren,** in denen die beiden Faktoren lokalisiert sind.

Betrachten wir nun einmal im Lichte dieser Vorstellungsweise eine Anzahl Kreuzungsversuche mit *Drosophila*.

Wie gesagt, kennen wir für diese Fliege rund 100 Erbfaktoren. Fünf von diesen Faktoren, **Y**, **W**, **V**, **M**, **R**, die alle untereinander eine Koppelung zeigen, d. h. also nach der Theorie im gleichen Chromosom liegen müssen, sind in der nachstehenden Tabelle XVI mit ihren Wirkungsweisen zusammengestellt. Die wilden *Drosophila*s sind, das sei nebenbei bemerkt, alle **YYWWVVMMRR.**

Die nächste Tabelle XVII gibt an, welche Koppelungen diese fünf Faktoren untereinander zeigen. Der Grad der Koppelung ist dabei folgendermaßen ausgedrückt: Wenn ein aus der Kreuzung **Yw** × **yW** entstandener Bastard, **YyWw** keinen Chromomerenaustausch hätte, dann

würde er — weil **Y** und **W** im gleichen Chromosom liegen — nur die zweierlei Gameten **Y**w und y**W** bilden. Findet aber ein Chromomerenaustausch statt, dann bildet er die viererlei Gameten **YW**, **Y**w, y**W**, yw im Verhältnis $1 : n : n : 1$ aus. Dieses Verhältnis $1 : n$, d. h. die relative Häufigkeit des Chromomerenaustausches (crossing over) gibt unmittelbar einen Gradmesser für die Stärke der Koppelung. In der Tabelle XVII ist in Spalte 2 jeweils der durch Rückkreuzungen (so, wie S. 156 geschildert) gefundene empirische Wert für $1 : n$ und in Spalte 3, der besseren Vergleichbarkeit halber, der Wert dieses Bruches als Dezimalbruch angegeben.

Tabelle XVI

Faktor	Wirkungsweise
Y	**Y** ist Voraussetzung für die normale dunkle Körperfarbe, alle yy-Tiere haben gelbe Körperfarbe.
W	**W** ist Voraussetzung für die normale dunkle Augenfarbe, alle ww-Tiere haben weiße Augen.
V	**V** ist ebenfalls Voraussetzung für die normale dunkle Augenfarbe, alle vv-Tiere haben rote Augen.
M	**M** ist Voraussetzung für normale Flügel, alle **mm**-Tiere haben verkürzte „Miniatur"-Flügel.
R	**R** ist ebenfalls Voraussetzung für normale Flügel, alle **rr**-Tiere haben verkümmerte „rudimentäre" Flügel.

Tabelle XVII

1	2	3
Faktorenpaar	Zeigt in den Versuchen den empirischen Wert 1 : n	Dieser Wert als Dezimalbruch ausgedrückt ist
YW	354/32218	0,011
YV	2117/6221	0,340
YM	1054/3063	0,344
YR	605/1420	0,426
WV	4336/13395	0,324
WM	7591/22910	0,331
WR	894/2136	0,419
VM	50/1640	0,030
VR	183/850	0,215
MR	1562/9295	0,168

Es zeigt also der Faktor **Y** eine sehr schwache Koppelung mit dem Faktor **R**, d. h. es findet Chromomerenaustausch fast in der Hälfte der Fälle statt. Schon stärker ist die Koppelung **YM**, noch stärker **YV** und am stärksten die Koppelung **YW**. Hier findet ein Chromomerenaustausch nur in 1,1 % aller Fälle statt.

Auf Grund der vorhin gehörten theoretischen Vorstellungsweise der MORGANschen Schule müssen wir demnach annehmen, daß in dem Chromosom die Faktoren in der Reihenfolge **YWVMR** liegen.

Zeichnen wir diese fünf Faktoren auf einer Strecke, die das Chromosom darstellen soll, ein und zwar gleich mit Abständen, die den Koppelungswerten entsprechen, die wir zwischen je zwei von diesen Faktoren finden, so bekommen wir folgendes Bild (Fig. 61) von der Verteilung der Faktoren auf dem Chromosom.

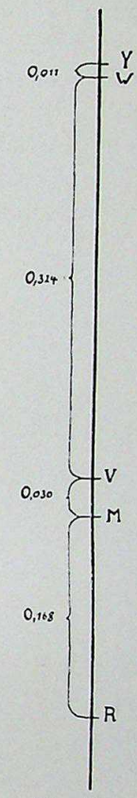


Fig. 61. Schematische Darstellung der räumlichen Verteilung der Erbfaktoren **Y, W, V, M, R** in einem Chromosom von *Drosophila*.

Aus der ganzen theoretischen Vorstellung folgt selbstverständlich, daß, wenn z. B. zwischen **Y** und **W** die Koppelungszahl, d. h. in der Theorie die Entfernung, n und zwischen **W** und **V** die Koppelungszahl, d. h. die Entfernung, m gefunden wird, daß dann die Koppelungszahl **YV** $= n + m$ sein muß! Würde diese Gesetzmäßigkeit nicht ganz allgemein in den Versuchen bestätigt gefunden, d. h. ergäbe die Berechnung der Lage eines Faktors aus seinen verschiedenen Koppelungen mit anderen Faktoren nicht immer den gleichen Punkt auf dem als Strecke gedachten Chromosom, dann könnte die ganze Theorie nicht stimmen. Aber gerade dieser Forderung genügen sämtliche Versuchsergebnisse, und das gibt der ganzen Theorie ihre heutige feste Begründung!

Ein Blick auf die Tabelle XVII zeigt, daß tatsächlich die für die Faktoren **Y** und **V** gefundene Koppelungszahl 0,340 ungefähr gleich der Summe der Koppelungszahlen **YW** (0,011) und **WV** (0,324) ist, auch sonst ist diese Forderung in der Tabelle mit großer Annäherung erfüllt, mit einer Ausnahme, die aber gerade die Regel bestätigt. Diese Ausnahme besteht darin, daß die für zwei Faktoren unmittelbar empirisch gefundenen Koppelungswerte (z. B. der für **YR** gefundene Wert 0,426) immer kleiner sind, als die für die gleichen Faktoren aus ihrer Koppelung mit dazwischen liegenden Faktoren errechnete Zahl (für **YR** die Zahl $0{,}011 + 0{,}324 + 0{,}030 + 0{,}168 = 0{,}533$). Daß die unmittelbar

gefundene Koppelungszahl kleiner sein muß als die auf dem angegebenen Wege errechnete, folgt auch aus der Theorie. Aus ihr folgt sogar noch weiterhin, daß diese Differenz zwischen der gefundenen und der durch Summierung errechneten Zahl um so größer sein muß, je größer absolut genommen die Koppelungszahl ist, d. h. je weiter die beiden Faktoren im Chromosom auseinander liegen. Diese Differenz ist die Folge davon, daß wenn in einem Chromosom ein doppelter Austausch von Teilstücken erfolgt — nach dem Schema von Fig. 60b — daß dann die ganz weit auseinander liegenden Faktoren wieder wie ursprünglich ins gleiche Chromosom zu liegen kommen. Dieser doppelte Austausch von Teilstücken („double crossing over" der amerikanischen Autoren) bedingt also, daß sehr weit auseinander liegende Faktoren kleinere Koppelungszahlen aufweisen, als man zunächst erwarten würde.

Mit Hilfe einer sorgfältigen Durcharbeitung der Koppelungserscheinungen ist es der MORGANschen Schule gelungen, für die vier Chromosomen von *Drosophila* genaue topographische Karten anzufertigen.

Vorläufig ist nur *Drosophila* in dieser Richtung genügend untersucht, und es wird auch nur an wenigen Organismen möglich sein, entsprechende Analysen vorzunehmen, weil man, um einigermaßen brauchbare Zahlen zu bekommen, mit Individuenzahlen arbeiten muß, die in die Hunderttausende gehen. Allein das in Tabelle XVII zusammengestellte Zahlenmaterial beruht auf der Stammbaumzüchtung und Einzeldurchmusterung von mehr als 100000 Fliegen. Bei *Antirrhinum*, dem wohl am zweitbesten in dieser Richtung durchgearbeiteten Organismus, ist heute schon zu sagen, daß die Verhältnisse im wesentlichen ebenso liegen wie bei *Drosophila*. Die insgesamt rund 100 verschiedenen Erbfaktoren, die ich kenne, sind ebenfalls gruppenweise untereinander gekoppelt und zeigen ebenfalls für den einzelnen Fall konstante, für die verschiedenen Faktoren einer solchen Gruppe aber verschiedene Koppelungszahlen. Die ganze Sachlage ist nur dadurch wesentlich verwickelter, daß hier doppelt so viel Chromosomen als bei *Drosophila* vorliegen.

Wir hatten vorhin (S. 156) gehört, daß, wenn ein Bastard **AaBb** aus der Kreuzung **AABB** × **aabb** die Gameten n **AB** : **1 Ab** : **1 aB** : n **ab** ausbildet, daß dann der auf dem anderen Wege **AAbb** × **aaBB** hergestellte Bastard **AaBb** das Gametenverhältnis **1 AB** : n **Ab** : n **aB** : **1 ab** aufweist. Die eben geschilderte Theorie über die Grundlage der Bastardspaltung verlangt auch, daß diese Gesetzmäßigkeit besteht. Es gibt nun aber hiervon eine Ausnahme. Auch wenn es sich bisher nur um einen einzigen Fall handelt, so sei er hier doch kurz erwähnt, weil ein wirklich sicherer nicht anderweitig deutbarer Ausnahmefall genügen würde, um die ganze Theorie umzuwerfen. Der bisher bekannte Ausnahmefall ist der folgende: Wir haben vorhin (S. 154) gehört, daß, wenn man eine Kreuzung vornimmt zwischen einem rot picturatum gefärbten Löwenmäulchen **FFGG** und einem gelben ohne den picturatum-Faktor **ffgg**, der Bastard **FfGg** eine Koppelung von **F** und **G** zeigt mit der Koppelungszahl 0,25. Der auf dem anderen Weg **FFgg** × **ffGG** hergestellte Bastard **FfGg** zeigt nun aber keine Koppelung, sondern hier spalten, wie in dem auf Tafel V dargestellten Falle, **F** und **G** unabhängig voneinander.

Wenn die vorhin geschilderte Theorie von der cytologischen Grundlage des Spaltens richtig ist, dann kann dieser Ausnahmefall vielleicht so zu verstehen sein, daß das Chromosom, in dem **F** und **G** liegen, bei einzelnen Löwenmaulsippen, zu denen die in der letztgenannten Kreuzung verwendeten Pflanzen gehört haben müssen, in zwei Stücke zerfallen ist, wobei **F** und **G** auf die zwei Hälften verteilt worden sind. Diese Sippen müssen also haploid ein Chromosom mehr haben als die anderen Löwenmaulsippen. Ob diese Vermutung zutrifft, kann außer durch mikroskopische Untersuchung auch durch Versuche, die aber noch nicht abgeschlossen sind, geprüft werden.

Ich habe diese noch ungeklärte Frage hier erwähnt, weil der Widerspruch zwischen dem Befund in der auf Tafel IV abgebildeten Kreuzung und der S. 156 genannten Regel vielleicht doch einigen von Ihnen aufgefallen ist.

Außer der bisher nur besprochenen teilweisen Koppelung gibt es auch eine absolute Koppelung von Erbfaktoren. Fälle davon, die in der englischen Literatur als „multiple allelomorphism" bezeichnet werden, kennen wir bei *Drosophila* in großer Zahl und ebenso bei vielen anderen Organismen. Auch bei *Antirrhinum* habe ich eine ganze Reihe von solchen absoluten Koppelungen gefunden. An einem *Antirrhinum*-Beispiel sei diese Erscheinung hier auch geschildert. Es gibt bei *Antirrhinum* außer den roten Rassen auch Rassen, die unregelmäßig rot gestreift sind (vgl. Fig. 23—25 und 33—34, Taf. I). Diese gestreiften Sippen haben die später noch zu besprechende Eigentümlichkeit, daß sie nie völlig konstant sind, sondern in jeder genügend großen Aussaat von Samen geselbsteter gestreifter Pflanzen treten einzelne rote Individuen auf in sehr wechselnder Häufigkeit. Wir wollen hiervon aber zunächst absehen. Die verschiedenen wechselseitigen Kreuzungen zwischen roten, gestreiften, fleischfarbigen (Taf. I, Fig. 5 und 6) und elfenbeinfarbigen Individuen haben das folgende eigenartige Resultat (Tab. XVIII S. 174).

Die Unterschiede zwischen den Rassen elfenbeinfarbig, fleischfarbig und rot beruhen auf den Genen **F** und **M**. Alle **ff**-Pflanzen sind elfenbeinfarbig, einerlei, ob sie **M** oder **m** enthalten. Alle Pflanzen mit **F** und **M** sind rot, alle Pflanzen mit **F** und **m** sind fleischfarbig.

Auf Grund dieser Faktoren sind die Kreuzungen 4, 5 und 6 glatt verständlich, wenn die verwendete elfenbeinfarbige P_1-Pflanze **MM** ist.

Aus Kreuzung 2 wird man weiterhin den Schluß ziehen müssen, daß der Unterschied zwischen „rot“ und „rotgestreift“ auf einem weiteren Gen beruht, das etwa **I** heißen mag. Alle **FFMMIi**-Pflanzen sind dann gestreift, alle **FFMMII**-Pflanzen dagegen rot.

Tabelle XVIII.

1) gestreift, auf elfenbeinfarbigem Grunde × fleischfarbig	2) gestreift, auf elfenbeinfarbigem Grunde × rot	3) gestreift, auf elfenbeinfarbigem Grunde × elfenbeinfarbig	P_1
rot gestreift, auf fleischfarbigem Grunde	rot	rot	F_1
gestreift, auf elfenbeinfarbigem Grunde . . . 1 gestreift, auf fleischfarbigem Grunde . . . 2 fleischfarbig 1	rot . . . . . 3 gestreift, auf elfenbeinfarbigem Grunde . . 1	rot . . . . . 9 gestreift, auf elfenbeinfarbigem Grunde . . 3 elfenbeinfarbig . . . 4	F_2
4) elfenbeinfarbig × rot	**5)** elfenbeinfarbig × fleischfarbig	**6)** rot × fleischfarbig	P_1
rot	rot	rot	F_1
rot . . . . . 3 elfenbeinfarbig 1	rot . . . . . 9 fleischfarbig . . . . 3 elfenbeinfarbig . . . 4	rot . . . . . 3 fleischfarbig 1	F_2

Soweit wäre alles ganz schön, die weitere Überlegung führt nun aber zu Widersprüchen. Ein Widerspruch kommt zunächst aus Kreuzung **2**. Da hier F_1 gestreift und nicht rot ist, muß man schließen, daß die fleischfarbige Pflanze **ii** ist. Damit steht nun aber das Ergebnis von Kreuzung **5** und **6** im Widerspruch, denn wenn die fleischfarbige Pflanze **ii** wäre, dann müßten hier in F_2 auch gestreifte Pflanzen auftreten. Man mag die Faktoren formulieren, wie man will, immer steht das Resultat einer von den Kreuzungen im Widerspruch mit dem Ergebnis von zwei andern Kreuzungen.

Die Resultate werden aber ohne weiteres verständlich, wenn man die Annahme macht, daß zwischen den Faktoren **M** und **i** und ebenso zwischen den Faktoren **m** und **I** eine absolute Koppelung besteht. Der Bastard aus der Kreuzung gestreift a. elfenb. × fleischfarbig (**FFMMii** × **FFmmII**) hätte dann die Formel: **FFMmIi** und würde nur die Gameten **FMi** und **FmI** bilden. Damit stehen — wie ich im einzelnen wohl nicht auszuführen brauche — alle Versuche im Einklang.

Es wäre bei dieser eigentümlichen Sachlage von sehr großem Interesse, den Bastard **FFMmIi** auch auf dem zweiten denkbaren Wege **FMI** × **Fmi** zu machen. Das ist bisher nicht möglich gewesen, weil eine Pflanze von der Formel **FFmmii** bisher nie gefunden worden ist.

Die übergroße Mehrzahl der Fälle von absoluter Koppelung ist auf Grund unserer hier entwickelten theoretischen Vorstellungen so zu verstehen, daß die absolut gekoppelten Faktoren im gleichen Chromomer liegen oder mit anderen Worten, daß hier zwischen den beiden homologen Chromomeren nicht bloß ein, sondern mehrere Unterschiede bestehen. Bei *Antirrhinum* kenne ich unter anderen einen Fall, wo sicher 6 Faktoren untereinander absolut gekoppelt sind, also im gleichen Chromomer liegen.

Eine absolute Koppelung muß auch noch aus einem anderen Grunde zustande kommen können: Wenn aus irgend einem Grunde zwischen zwei homologen Chromosomen jeder Austausch überhaupt unterbleibt, so werden alle in diesem Chromosomenpaar liegende Faktoren absolut gekoppelt vererbt werden. Wir werden in der nächsten Vorlesung hören, daß diese Ursache der absoluten Koppelung in der geschlechtsbegrenzten Vererbung eine gewisse Rolle spielt. Wesentlich ist es jedenfalls, daß wir uns bewußt werden, daß absolute Koppelung mindestens zweierlei ganz verschiedene Ursachen haben kann.

Fassen wir zum Schluß das, was wir über die Ursachen der Koppelungen gehört haben, noch einmal kurz zusammen, so hätten wir folgendes:

1. Faktoren (Grundunterschiede), die in verschiedenen Chromosomen liegen, zeigen miteinander freie Mendelspaltung und freie Kombinationsmöglichkeit.
2. Faktoren (Grundunterschiede), die im gleichen Chromosom, aber in verschiedenen Chromomeren liegen, zeigen untereinander eine teilweise Koppelung.
3. Faktoren (Grundunterschiede), die im gleichen Chromomer liegen, zeigen untereinander absolute Koppelung. Eine solche absolute Koppelung kann außerdem auch dadurch zustande kommen, daß zwischen zwei homologen Chromosomen ein Chromomerenaustausch aus irgend einem Grunde überhaupt unterbleibt.

Solche Faktorenkoppelungen können den Verlauf der Vererbung ganz ungemein verwickelt machen, besonders, wenn gleichzeitig noch andere Störungen mitwirken. Das sei zum Schluß dieser Vorlesung noch an einem sehr schön durchgearbeiteten Versuch gezeigt. Die andere Störung, die hier mitgeteilt wird, von der wir bisher noch nicht gesprochen haben, besteht darin, daß die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen ein und desselben Bastards verschieden sind. Dies ist der Fall bei der Vererbung der Blütenfüllung der Levkoien *(Matthiola annua)*. Hierüber hat Miß E. SAUNDERS mustergültige Versuche durchgeführt.

„Gefüllte“ Blüten kommen bei sehr zahlreichen Pflanzen vor, denken Sie an Rosen, Nelken, Azaleen, Petunien usw. Morphologisch kann die Füllung sehr verschiedener Art sein, kann auf Vermehrung der Zahl der Blumenblätter, auf Umwandlung der Staubblätter in Blumenblätter oder auf anderen Ursachen beruhen. Bei Kreuzung von gefüllten mit einfach blühenden Rassen erfolgt im allgemeinen eine regelrechte Mendelspaltung. Völlig abweichend von dem sonst Gewohnten ist die Vererbung der Blütenfüllung aber bei den Levkoien.

Die Füllung beruht hier darauf, daß an Stelle der Staubgefäße und des Fruchtknotens ein Büschel von blumenblattartigen Gebilden sitzt. Diese gefüllten Blüten sind völlig unfruchtbar.

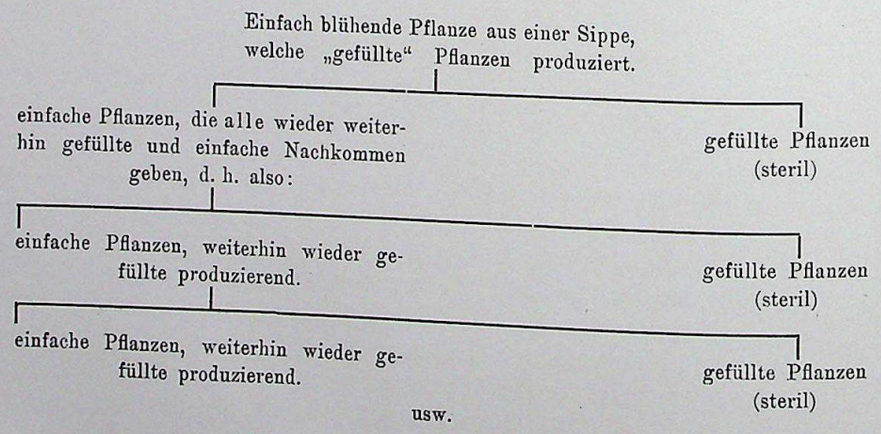
Eine Pflanze hat immer entweder nur ungefüllte oder nur gefüllte Blüten, und man kann nicht etwa durch schlechte Ernährung eine gefüllte Pflanze dazu bringen, daß sie auch einige einfache ungefüllte Blüten bildet, was bei manchen andern gefüllten Sippen leicht möglich ist.

Man kann von einer gefüllten Pflanze nie Samen bekommen, weil sie eben nur Blüten ohne Sexualorgane trägt. Trotzdem bekommt man im Handel Samen von „gefüllten Levkoien“, aber es hat damit eine sehr eigentümliche Bewandtnis. Außer den gefüllten Levkoien gibt es nämlich auch nicht gefüllte und zwar von zweierlei Art:

1. solche, die bei Selbstbefruchtung ganz konstant sind, immer nur wieder ungefüllte Pflanzen geben, und
2. solche, die bei Selbstbefruchtung stets einen gewissen Prozentsatz gefüllter Pflanzen ergeben.

Man kann also von den gefüllten Pflanzen selbst keine Samen bekommen, wohl aber von einer Sippe, die immer neben einfachen auch gefüllte Individuen produziert.

In Form eines Stammbaumes ist die Fortpflanzung der gefüllten Levkoien folgende:



Diese eigentümliche Vererbung der gefüllten Levkoien ist den Gärtnern lange bekannt. Miß SAUNDERS hat nun systematische Kreuzungsversuche gemacht zwischen konstanten einfachen und diesen sonderbaren ständig in „gefüllt“ und „einfach“ spaltenden Rassen.

Man kann wie jede Kreuzung auch diese in doppelter Weise ausführen 1. konstante einfache Rasse als weiblich × spaltende Rasse als männlich und 2. umgekehrt: spaltende Rasse als weiblich × konstante Rasse als männlich. In beiden reziproken Kreuzungen bestand F_1 ganz einheitlich nur aus ungefüllten Pflanzen, aber F_2 zeigte in den beiden Fällen ein verschiedenes Verhalten, das wohl am besten in Form eines Schemas darstellbar ist:

P_1	konstant einfach ♀ × einfach aus spaltender Sippe ♂	einfach aus spaltender Sippe ♀ × konstant einfach ♂
F_1	alle einfach	alle einfach
F_2	alle F_1-Pflanzen haben in ihrer Nachkommenschaft einfache und gefüllte Individuen	ein Teil der F_1-Pflanzen gibt in F_2 nur einfache Individuen, ein anderer Teil gibt einfache und gefüllte Individuen.

Ein solcher Befund wäre zu erwarten, wenn: erstens Einfachheit der Blüten bedingt wäre durch einen mendelnden Faktor, der etwa **E** heißen soll. Alle **EE**- bezw. **Ee**-Pflanzen wären dann einfach, alle **ee**-Pflanzen **gefüllt**, und wenn zweitens alle **Ee**-Pflanzen zwar, wie nach den Spaltungsgesetzen zu erwarten ist, 50% **E**- und 50% **e**-Eizellen, aber **nur ee**-Pollenkörner produzierten. Eine **Ee**-Pflanze, d. h. ein Individuum der „gefüllte produzierenden“ Sippe, würde dann bei Selbstbefruchtung ergeben:

50% Pflanzen **Ee**, d. h. einfache, weiterhin wieder spaltende Pflanzen.

50% Pflanzen **ee**, d. h. gefüllte Pflanzen.

Die Kreuzung einer konstant einfachen, d. h. **EE**-Pflanze, mit einer „gefüllte produzierenden“, d. h. **Ee**-Pflanze, müßte dann, je nachdem, ob die **Ee**-Pflanze als Vater oder als Mutter verwendet wird, verschiedene Resultate geben, nämlich:

[1]) P_1	konstant einfach ♀ **EE**	× einfach „gefüllt produzierend“ ♂ **Ee** (alle Pollenkörner **e**!)
F_1	alle **Ee**, d. h. alle einfach.	
F_2	alle spaltend in einfache und gefüllte.	

[2]) einfach „gefüllte produzierend“ ♀ × konstant einfach ♂
P₁ **Ee** **EE**
(Eizellen teils E, teils e.)

F₁ 50% Pflanzen **EE**
50% Pflanzen **Ee** } d. h. äußerlich alle einfach.

F₂ 50% der F₁-Pflanzen bleiben konstant einfach.
50% der F₁-Pflanzen spalten in einfache und gefüllte.

Also das in den Versuchen Gefundene wäre auf Grund dieser theoretischen Annahme zu erwarten.

Die Sachlage ist aber dennoch wesentlich verwickelter. Auf Grund der eben besprochenen Theorie wäre zu erwarten, daß jede **Ee**-Pflanze zu gleichen Teilen gefüllte und einfache Nachkommen hat, das ist aber nicht der Fall, sondern das gefundene Verhältnis von gefüllt zu einfach ist ziemlich genau — aus sehr großen empirischen Zahlen berechnet — **9 : 7** (genau $9 - x : 7 + x$, wobei $x < 1$).

Miß SAUNDERS nimmt deshalb an, daß Einfachheit der Blüten hier abhängt von zwei Erbfaktoren **X** und **Y**; nur Pflanzen, welche beide Faktoren enthalten, also **X und Y** in ihrer Formel haben, sind einfach, alle andern sind gefüllt. Ferner seien die „gefüllte produzierende“ Sippen **XxYy** und es bestände eine Koppelung derart, daß diese Pflanzen ihre Eizellen in folgendem Verhältnis ausbilden: **7 XY : 1 Xy : 1 xY : 7 xy**, während ihre Pollenkörner alle **xy** sind. Aus Selbstbefruchtung und solchen Pflanzen müssen tatsächlich entstehen:

7 Teile **XxYy** = einfach *(7)*
1 Teil **Xxyy**
1 Teil **xxYy** } = gefüllt *(9)*.
7 Teile **xxyy**

Das ist das in den Versuchen gefundene Verhältnis.

Die konstant einfachen Pflanzen sind nach der Annahme **XXYY**, und die beiden reziproken Kreuzungen zwischen konstant einfach und „gefüllte produzierend“-einfach stellen sich jetzt folgendermaßen dar:

[1]) konstant einfach ♀ × „gefüllte produzierend“ einfach ♂
P₁ (Gameten alle XY.) (Pollen alle xy!)

F₁ alle **XxYy**, d. h. äußerlich einfach.

F₂ alle F₁-Pflanzen spalten.

[2]) „gefüllte produzierend“ einfach ♀ × konstant einfach ♂
P₁ (Eizellen 7 XY, 1 Xy, 1 xY, 7 xy.) (Gameten alle XY.)

F₁ vier Kategorien von Pflanzen, nämlich
7 Teile XXYY
1 Teil XXYy
1 Teil XxYY } alle äußerlich einfach.
7 Teile XxYy

F₂ 7 Teile der F₁-Pflanzen (die **XXYY**) erweisen sich als konstant.
9 Teile (die YXYy, XxYY und XxYy) spalten in gefüllte und einfache Pflanzen.

Es läßt sich also die ganze eigentümliche Vererbungsweise der gefüllten Levkoien in dieser Weise verstehen.

Es spielen bei diesem Falle — einem der verwickeltsten, der bisher analysiert wurde — noch weitere Koppelungen zwischen den Faktoren **X** und **Y** mit einem oder einigen Farbenfaktoren eine Rolle, es würde aber zu weit führen hier alle diese Einzelheiten zu besprechen.

In einem gewissen Gegensatz zu dieser Darstellung der Vererbung der Blütenfüllung der Levkoien steht die bei den Gärtnern allgemein verbreitete Ansicht, daß es möglich ist, durch eine bestimmte Behandlung, oder besser gesagt Mißhandlung der Mutterpflanze den Prozentsatz der gefüllten Nachkommen zu beeinflussen, die eine geselbstete „gefüllte produzierende“ einfache Levkoienpflanze hervorbringt. Das erklärt sich nach den Versuchen von Miß SAUNDERS dadurch, daß die Samen, aus denen gefüllte Pflanzen entstehen, sehr wesentlich widerstandsfähiger gegen allerhand Schädigungen sind als die Samen der gleichen Mutterpflanze, aus denen einfache Pflanzen hervorgehen.

Vorlesung X

Vererbung des Geschlechts. — Verschiedene Arten der Geschlechtstrennung. — Die Vererbung der Geschlechtsunterschiede. — Beispiele von Sexualsymbiose. — Theorie der mendelnden Vererbung des Geschlechtsunterschiedes bei den zweigeschlechtlichen Organismen. — „Faktorenkoppelung“ in der Geschlechtsvererbung. — Beeinflußbarkeit des Geschlechts durch äußere Einwirkungen.

Eine letzte jetzt noch zu besprechende Gruppe von Komplikationen der Spaltung in F_2 hängt mit der Vererbung des Geschlechtes zusammen. Um die auf diesem Gebiete heute schon bekannten Tatsachen übersehen

zu können, müssen wir uns zunächst darüber unterrichten, was über die Vererbung des Geschlechtes selbst bekannt ist.

Eine einigermaßen erschöpfende Besprechung der ganzen Frage der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung hier zu geben ist freilich nicht möglich. Das würde schon den Rahmen dieser Vorlesungen überschreiten.

Bei allen Pflanzen, die eine geschlechtliche Fortpflanzung haben, können wir, wie in der letzten Vorlesung S. 161 besprochen, zwei verschiedene Generationen unterscheiden. Häufig sind diese Generationen sehr deutlich erkennbar, z. B. bei den Farnen, wo der hier Prothallium genannte Haplont (Gametophyt) sehr deutlich von dem Diplonten (Sporophyt), d. h. der Farnpflanze verschieden ist. Der Haplont hat die halbe Chromosomenzahl wie der Diplont und die Generationsfolge ist die, daß aus der befruchteten Eizelle der Diplont (d. i. die Farnpflanze) hervorgeht. Dieser bildet die „Sporen“ und bei der Bildung der Sporen findet die Reduktionsteilung statt. Die Spore ist also die erste Zelle des Haplonten, d. h. hier des Prothalliums, aus dem sich die Sexualorgane entwickeln.

Genau den gleichen Generationswechsel zwischen einem Haplonten (1 x Chromosomen) und einem Diplonten (2 x Chromosomen) haben wir bei allen Pflanzen mit geschlechtlicher Fortpflanzung und auch bei allen sich sexuell fortpflanzenden Tieren. Nur ist bald der Haplont sehr stark reduziert (bei den höheren Pflanzen [Phanerogamen] und fast allen Tieren), bald der Diplont (bei vielen Algen, z. B. *Coleochaete*), bald sind die beiden Generationen ungefähr gleich stark entwickelt (bei manchen Algen, wie *Dictyota*, *Polysiphonia* u. a.).

Morphologisch sind der Regel nach die beiden Generationen sehr stark verschieden, denken Sie an die Unterschiede zwischen einem Farnprothallium und einem Farnkraut, oder an die Sachlage bei den meisten Tieren. Es sind aber auch Fälle bekannt, wo die beiden Generationen morphologisch nicht oder fast nicht verschieden sind, wie bei den eben schon genannten Algen *Dictyota* und *Polysiphonia*.

Geschlechtstrennung kann nun in der einen ebensowohl wie in der anderen Generation vorkommen, aber selbstverständlich sind eine Geschlechtstrennung in der haploden Generation, z. B. in einem getrenntgeschlechtlichen Moose, und Geschlechtstrennung in der diploden Generation ganz verschiedene Dinge. Jede „eingeschlechtliche“ phanerogame Pflanze, etwa eine Löwenmaulpflanze ist immer getrenntgeschlechtlich im Gametophyten, also getrenntgeschlechtlich in dem Sinne wie ein getrenntgeschlechtliches Moos! — Das wird merkwürdig oft durcheinander geworfen. Es wäre deshalb besser, für Geschlechstrennung im Haplonten und für Geschlechtstrennung im Diplonten ganz verschiedene Termini zu gebrauchen, wie BLAKESLEE vorgeschlagen hat.

Alles, was wir über Geschlechtsvererbung wissen, bezieht sich nur auf die Geschlechtstrennung im Diplonten, und wenn im folgenden von Geschlechtstrennung die Rede ist, so bezieht sich das auch immer nur auf Geschlechtstrennung in dieser Generation.

Es schien mir notwendig, um Konfusionen vorzubeugen, hierauf wenigstens mit ein paar Worten einzugehen.

Bei vielen Tieren und vor allem bei sehr vielen Pflanzen werden die beiderlei Geschlechtsorgane auf ein und demselben Diplonten entwickelt. Andere Tiere und Pflanzen haben Diplonten, welche nur männlich, und andere, welche nur weiblich sind. Man heißt diese Organismen dann „Zwitter“.

Zweifellos ist der zwitterige Zustand — d. h. beiderlei Geschlechtsorgane auf dem gleichen Individuum — der ursprüngliche. Von zwitterigen Vorfahren stammen die verschiedenerlei getrennt geschlechtlichen Organismen ab. Die Mehrzahl der Pflanzen befindet sich in diesem primären zwitterigen Zustand. Bei den Tieren finden wir vorwiegend Geschlechtstrennung, und wohl die meistens zwitterigen Tiere sind erst sekundär wieder zwitterig geworden. Wie CORRENS wohl sehr mit Recht betont, ist diese sekundäre Zwitterigkeit der meisten tierischen Zwitter, oder die sekundäre Zwitterigkeit, die wir auch von einzelnen Pflanzen, so nach SHULLS Untersuchungen bei *Melandrium* kennen, etwas ganz anderes als die primäre Zwitterigkeit. Man darf nicht ohne weiteres Schlüsse von der einen auf die andere ziehen.

Die beiden Kategorien — „beiderlei Sexualorgane auf einem Individuum (Hermaphroditen, Zwitter)“ und „Trennung der Geschlechter in Männchen und Weibchen“ — sind nun aber keineswegs die einzigen, die sich unterscheiden lassen. Bei den Tieren kommt man zwar im großen und ganzen mit diesen beiden Kategorien aus[1]), bei den Pflanzen aber durchaus nicht.

Wir kennen unter den Pflanzen Spezies, bei denen es reine Männchen und reine Weibchen und außerdem aber noch ebenso zahlreich oder noch zahlreicher Zwitter gibt, ferner Pflanzen mit Zwitterindividuen und reinen Männchen oder mit Zwitterindividuen und reinen Weibchen. So bei der in Fig. 62 dargestellten *Silene dichotoma*. Hier kommen übrigens neben Zwittern (Fig. 62, A) nicht bloß einerlei, sondern zwei, vielleicht sogar mehrerlei verschiedene Sorten von „Weibchen“ vor (Fig. 62, B, C). Die Zwitterindividuen selbst können bei den

[1]) Es gibt aber auch Tiere mit komplizierterer Geschlechtsverteilung.

Pflanzen sehr verschiedener Art sein, es kann ein Zwitter immer beiderlei Sexualorgane in einer Blüte haben („zwitterblütig“ im engeren Sinne sein), oder er kann männliche und weibliche Sexualorgane zwar auf einem Individuum, aber in verschiedenen Blüten tragen (einhäusige, monözische Pflanzen). Ferner kommt nicht selten der Fall vor, daß die Zwitterindividuen Zwitterblüten und daneben rein männliche und rein weibliche Blüten haben. Alle diese Pflanzen, welche mehr als zweierlei Geschlechtsindividuen haben, heißt man polyözische Pflanzen. In Hinsicht auf die Geschlechtstrennung besteht bei den Pflanzen also eine sehr große Mannigfaltigkeit. Der bei den Tieren fast ausschließlich vorkommende Fall einer Differenzierung von „Männchen“ und

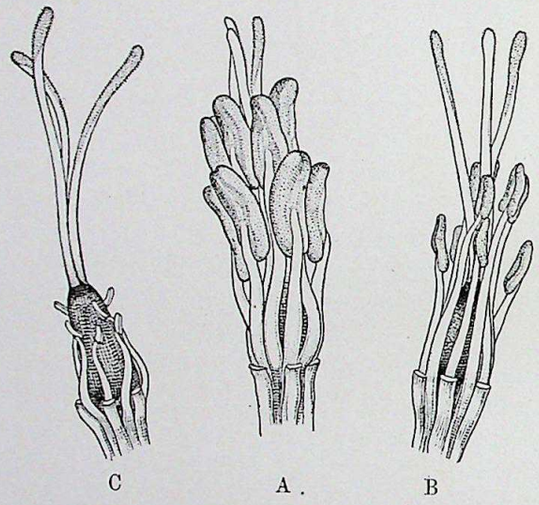


Fig. 62. Drei Geschlechtsformen von *Silene dichotoma* (Blüten ohne Kelch und Blumenblätter gezeichnet). (Nach CORRENS.) A zwitterige Pflanze, B und C weibliche Pflanzen, B hat noch deutlich entwickelte, aber funktionslose Antheren, C hat nur ganz kleine Antherenreste.

„Weibchen“ ist nur ein Spezialfall von den vielen möglichen Arten der Geschlechtstrennung.

Darüber, wie bei den polyözischen Pflanzen die Geschlechtsform vererbt wird, ist in den letzten Jahren ein reiches Tatsachenmaterial zusammengebracht worden. Es liegen hier sehr eigenartige Verhältnisse vor, die aber noch nicht recht verständlich und übersehbar sind. Ich will deswegen über diese Fragen mich sehr kurz fassen, mich darauf beschränken, Ihnen einige der wichtigsten Tatsachen mitzuteilen.

Bei weitem die umfassendsten Versuche über die Vererbung der Geschlechtsformen hat CORRENS ausgeführt, und zu ähnlichen Resultaten wie er ist auch der dänische Botaniker RAUNKJAER gekommen.

Die Versuche von CORRENS ergaben und diejenigen RAUNKJAERS stimmen damit überein, daß jede Geschlechtsform vorwiegend, teilweise sogar fast ausschließlich, wieder sich selbst hervorbringt. Ein Beispiel macht das wohl am besten klar: Von *Satureia hortensis* hatte CORRENS zweierlei Geschlechtsformen zur Verfügung, eine mit nur weiblichen und eine mit weiblichen und zwitterigen Blüten auf einem Stocke. Aus Samen von rein weiblichen Stöcken erhielt er fast ausschließlich Pflanzen, die ebenfalls rein weiblich waren, aus Samen von den Stöcken mit weiblichen und zwitterigen Blüten — und zwar einerlei, ob von deren weiblichen oder deren zwitterigen Blüten stammend — neben einigen rein weiblichen vorwiegend wieder Pflanzen mit diesen beiderlei Blüten. Analoge Verhältnisse fand CORRENS bei *Silene inflata, Silene dichotoma* u. a.

Dabei ist beachtenswert, daß nur die Stöcke mit beiderlei Blüten durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt werden können. Die rein weiblichen Stöcke dagegen müssen immer durch Pollen von den Stöcken mit beiderlei Blüten bestäubt werden. Trotzdem sind, wie gesagt, die Nachkommen dieser weiblichen Stöcke fast ausschließlich rein weiblich.

Die Pflanzen von *Satureia hortensis,* die weibliche und zwitterige Blüten tragen, sind durch Außeneinflüsse in ihrem Geschlecht sehr weitgehend modifizierbar, sie können durch schlechte Ernährung im weitesten Sinne des Wortes veranlaßt werden, nur weibliche Blüten zu produzieren, während umgekehrt allerdings durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse die Bildung von weiblichen Blüten nicht ganz unterdrückt werden konnte, aber das nur, weil es in praxi nicht möglich war, alle Blütenknospen in „besonders günstige“ Ernährungsverhäitnisse zu bringen.

Entsprechende Resultate haben in Versuchen mit *Mercurialis annua (Euphorbiaceae)* BITTER und STRASBURGER gefunden. Man glaubte früher, daß es von dieser Pflanze nur Weibchen und Männchen gebe, später fand man dann aber, daß isolierte Weibchen ziemlich reichlich Samen ergeben, und man dachte da zuerst, daß ein Fall von Parthenogenesis vorliege. BITTER hat aber zeigen können, daß die scheinbar rein weiblichen Pflanzen wohl alle einzelne ganz versteckt liegende männliche Blüten tragen, und daß der Pollen dieser eigenen männlichen Blüten genügt, um eine ganze Anzahl der weiblichen Blüten zu befruchten. Wir haben also bei *Mercurialis annua* keine gewöhnliche zweigeschlechtliche Spezies, sondern die Art besteht aus Männchen und aus nahezu rein weiblichen Hermaphroditen, um einmal diesen Ausdruck zu gebrauchen.

Von Interesse ist es, daß diese Hermaphroditen bei Selbstbefruchtung fast ausschließlich wieder ihresgleichen produzieren. BITTER bekam in seinen Versuchen aus solchen Samen 723 Hermaphroditen und 21 typische reine Männchen. Die gleichen Pflanzen, die bei Selbstbefruchtung fast ausschließlich wieder Hermaphroditen geben, geben bei Befruchtung durch Pollen von rein männlichen Pflanzen 50 % Männchen und 50 % Hermaphroditen (STRASBURGER).

Diese Beobachtung, daß bei *Mercurialis* von den „Weibchen" mindestens ein großer Teil gar nicht rein weiblich ist, sondern einzelne männliche Blüten ausbildet, war für STRASBURGER die Veranlassung, zu untersuchen, ob nicht auch die „Männchen" in entsprechender Weise einzelne weibliche Blüten aufweisen. Es gelang ihm tatsächlich auch, 15 derartige Männchen zu finden. Von diesen „unreinen" Männchen konnte Nachkommenschaft auch aus Selbstbefruchtung gewonnen werden und die so erhaltenen 36 Pflanzen (aus im ganzen 74 ausgesäten Samen) waren alle Männchen, d. h. wahrscheinlich „unreine" Männchen. Auch bei *Mercurialis* vererben danach die beiden durch Selbstbefruchtung fortpflanzbaren Geschlechtsformen sich ganz (die unreinen Männchen nach STRASBURGER) oder doch fast ganz (die unreinen Weibchen nach BITTER) rein weiter. *Mercurialis annua* zeigt also die folgende Geschlechtsvererbung: „Unreine" Männchen selbstbefruchtet geben „unreine" Männchen, „unreine" Weibchen selbstbefruchtet geben fast ausschließlich „unreine" Weibchen, unreine Weibchen × unreine Männchen geben rund 50 % unreine Weibchen, 50 % unreine Männchen.

Allzuweit will ich aber nicht auf diese noch sehr wenig geklärten Fragen der Geschlechtsvererbung bei den polyözischen Pflanzen eingehen, ich muß da auf die Spezialliteratur besonders auf CORRENS und STRASBURGER verweisen. Etwas eingehender müssen wir uns aber mit der Erblichkeit des Geschlechtes bei denjenigen Tieren und Pflanzen befassen, welche rein zweigeschlechtlich sind, nur Männchen und Weibchen haben. Die bisher gemachten Beobachtungen führen zu einer zunächst etwas eigentümlich anmutenden Folgerung. Es ist deswegen vielleicht zweckmäßig, über einige zwar nur im losen Zusammenhang mit der Geschlechtsvererbung stehende Beobachtungen an Pflanzen zu berichten, die aber zu einer ähnlichen Folgerung führen und so das Verständnis der Verhältnisse bei der Geschlechtsvererbung erleichtern. Es sind dies Beobachtungen über die Vererbung der Heterostylie.

Von vielen Pflanzen ohne Geschlechtstrennung, z. B. von den Primeln, die beiderlei Sexualorgane in einer Blüte haben, zwitterig sind, gibt es trotzdem zweierlei Arten von Individuen. Die eine Kategorie von Pflanzen hat Blüten wie die in Fig. 62 a, die zweite Kategorie Blüten wie die in Fig. 62 b dargestellte. Bei der einen Kategorie dieser

Pflanzen sind die Griffel kurz und die Antheren sitzen hoch oben in der Blumenröhre, bei den anderen sind die Griffel lang und die Antheren sitzen unten in der Röhre. Diese Erscheinung bezeichnet man als Heterostylie. Die Primeln werden von Insekten, Hummeln z. B., befruchtet. Eine Hummel, die in einer Blüte vom Typus der Fig. 63 a Honig saugt, pudert sich ihren Rüssel ganz oben am Kopf mit Pollen ein. Wenn jetzt eine solche Hummel zu einer Pflanze vom Typus der Fig. 63 b fliegt und hier Honig holt, dann kommt die mit Pollen bepuderte Stelle ihres Rüssels mit der Narbe des hier langen Griffels in Berührung und bestäubt sie.

Dagegen würde keine Bestäubung erfolgen, wenn die Hummel wieder eine kurzgriffelige Blüte besucht hätte. Umgekehrt wird eine Hummel, die sich in einer langgriffeligen Blüte den Rüssel nahe an der Spitze eingepudert hat, nur eine kurzgriffelige Blüte leicht und sicher bestäuben. Es ist also durch die Anordnung der beiderlei Geschlechtsorgane in den Blüten dafür gesorgt, daß in der Regel eine Befruchtung nur zwischen einer lang- und einer kurzgriffeligen Pflanze erfolgt, aber nicht zwischen zwei Pflanzen vom gleichen Blütentypus. Diese Bestäubung zwischen den ungleichen Pflanzen ist auch noch durch einige andere Einrichtungen gefördert, so passen die Pollenkörner der langgriffeligen Blüten durch ihre Größe nur in die Narbenpapillen der kurzgriffeligen Blüten und umgekehrt. Man kann aber durch künstliche ausgiebige Bestäubung mit dem eigenen Pollen auch bei diesen Primeln Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung bekommen, allerdings bei verschiedenen Primelarten ungleich leicht.

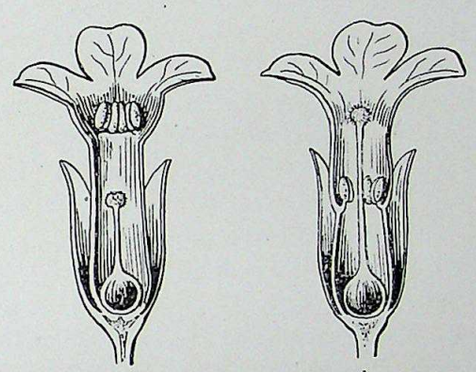


Fig. 63. *Primula officinalis.*
Blüten einer kurzgriffeligen (a) und einer langgriffeligen (b) Pflanze.

Ziemlich leicht erfolgt die Selbstbestäubung bei *Primula sinensis*, und durch Versuche mit dieser Pflanze ist von BATESON und GREGORY folgendes festgestellt worden:

1. Alle langgriffeligen Pflanzen geben geselbstet nur langgriffelige,
2. Kurzgriffelige Pflanzen geben geselbstet teils nur kurzgriffelige, teils kurzgriffelige und langgriffelige im Verhältnis 3 : 1.

3. Die Kreuzung, d. h. die in der Natur allein vorkommende sogenannte „legitime Befruchtung“ zwischen einer lang- und einer kurzgriffeligen Pflanze, gibt entweder nur kurzgriffelige oder aber kurz- und langgriffelige Pflanzen im Verhältnis 1 : 1.

Offenbar wird also der Blütentypus nach den Spaltungsgesetzen vererbt. Alle Pflanzen, die die Erbeinheit für Kurzgriffeligkeit, heißen wir sie etwa **K**, nicht haben, sind langgriffelig, alle, die sie wenigstens einmal enthalten, sind kurzgriffelig.

Die Spezies *Primula sinensis* besteht demnach aus zwei bei Kreuzung miteinander mendelnden Rassen, einer kurzgriffeligen und einer langgriffeligen. Beide Rassen sind in sich konstant. In der Natur besteht aber zwischen diesen beiden Rassen das eigentümliche Verhältnis, daß die eine ohne die andere nicht existieren kann, beide sind auf beständige Kreuzung miteinander angewiesen, leben zusammen in Sexualsymbiose. Bei anderen Arten, so z. B. bei *Lythrum* kennen wir nicht bloß zwei, sondern drei verschiedene in Sexualsymbiose lebende Sippen.

Die Zerlegung einer „Spezies“ in mehrere nur durch ständige gegenseitige Kreuzbefruchtung fortpflanzungsfähige Sippen finden wir nach den Untersuchungen von C. CORRENS auch bei manchen „selbststerilen“ Pflanzen und vielleicht spielt auch bei der Selbststerilität mancher hermaphroditischer Tiere etwas Ähnliches mit.

Bei manchen zwitterblütigen Pflanzen ist es nicht möglich, durch Selbstbestäubung einer Blüte Samen zu erhalten, das rührt in manchen Fällen daher, z. B. bei *Cardamine pratensis*, daß der Blütenstaub auf den Narben des gleichen Individuums sich nicht entwickelt.

Das geht nach meinen eigenen mit verschiedenen *Antirrhinum*-Arten gemachten Beobachtungen so weit, daß, wenn man z. B. Blüten von *Antirrhinum molle* gleichzeitig mit Pollen der gleichen Pflanze und mit dem von einer ganz anderen Art — *A. majus* z. B. — bestäubt, man nur Bastarde erhält. Der eigene Pollen bleibt also auf Blüten der gleichen Pflanze völlig wirkungslos, und das selbst dann, wenn man ihn lange Zeit vor dem artfremden Pollen auf die Narbe bringt.

Bei diesen Pflanzen keimen zwar meistens die auf die Narbe der gleichen Pflanze gelangten Pollenkörner ganz langsam aus, aber sie wachsen nur ein Stück weit in die Griffel hinein, dringen nicht bis zu den Embryosäcken vor. Pollenkörner fast eines jeden anderen Individuums keimen dagegen immer rasch, die Schläuche wachsen bis zum Embryosack, und es erfolgt eine Vereinigung der Sexualzellen. Ganz selten nur stößt man auf Pflanzen, deren Pollen auf den Narben der gerade als Versuchsobjekt dienenden Pflanze ebenso schlecht keimt, wie der eigene Pollen dieses Individuums. Die beiden Pflanzen verhalten

sich in diesem letztgenannten Falle demnach zueinander so wie sonst Teile des gleichen Individuums.

Man kann alles das durch die Annahme deuten, daß hier in den Narben eines jeden Individuums Stoffe enthalten sind, welche die Keimung der Pollenkörner der gleichen Individuen und auch die Keimung der Pollenkörner einzelner anderer (unter vielen Hunderten untersuchter Pflanzen nur weniger) Individuen hemmen, oder daß, was für die theoretische Deutung einerlei wäre, entsprechende die Keimung fördernde Stoffe fehlen.

Eine „Spezies“ bestände danach bei diesen selbststerilen Pflanzen wie *Cardamine pratensis* gewissermaßen aus sehr zahlreichen, durch bestimmte solche Hemmungsstoffe charakterisierten kleinsten systematischen Einheiten, Elementararten, Linien oder wie man sonst sagen will. Individuen, die den gleichen Hemmungsstoff ausbilden, zur gleichen Linie gehören, sind nach dieser Annahme miteinander steril. In der Natur pflanzen sich deshalb diese Linien nur durch Kreuzung fort. Zur Entstehung einer reinen konstanten Linie kann es nicht kommen, weil Angehörige der gleichen Linie miteinander steril sind.

Da nach unseren bisherigen Erfahrungen die Unterschiede zwischen den kleinsten systematischen Einheiten innerhalb einer Spezies fast ausnahmslos auf den verschiedenen Kombinationen einer relativ kleinen Zahl von selbständig nach den Spaltungsgesetzen vererbten, mendelnden „Grundunterschieden“ beruhen, liegt es nahe, anzunehmen, daß auch für diese, die zahlreichen *Cardamine*-Linien unterscheidenden Hemmungsstoffe das gleiche gilt. Dafür sprechen auch einige von CORRENS ausgeführte Versuche, die ersten und bisher einzigen auf diesem Gebiete.

CORRENS konnte feststellen, daß von den Kindern eines Elternpaares ziemlich genau ein Viertel mit Pollen beider Eltern fertil ist, je ein Viertel mit Pollen nur des einen Elters, und ein Viertel endlich ist steril mit den Pollen beider Eltern. Ein solcher Befund wäre zu erwarten, wenn die beiden von CORRENS gekreuzten *Cardamine*-Pflanzen sich in zwei Hemmungsstoffen unterschieden hätten, deren Bildung abhängt vom Vorhandensein je eines mendelnden Faktors, etwa *A* für den einen Hemmungsstoff, *B* für den andern. Die eine von den beiden Ausgangspflanzen müßte dann die Formel *Aabb*, die andere die Formel *aaBb* gehabt haben. Aus der Kreuzung *Aabb* × *aaBb* gehen vier Kategorien von Pflanzen hervor: *AaBb* (steril mit beiden Eltern), *Aabb* (steril mit einem Elter), *aaBb* (steril mit dem andern Elter) und *aabb* (fertil mit beiden Eltern).

Aus dieser Annahme, die, wie wir gesehen haben, die Fertilitätsverhältnisse der Kinder mit den Eltern verstehen läßt, folgt auch eine bestimmte Gesetzmäßigkeit für die Fertilität der Kinder untereinander.

Die viererlei Kategorien von Kindern müßten miteinander teils fertil teils steril sein in ganz gesetzmäßiger, aus den eben genannten Erbformeln leicht ableitbarer Weise. Im großen ganzen stimmen die von CORRENS in seinen Versuchen gefundenen Verhältnisse mit der Theorie, aber manche Befunde sind noch widersprechend. Wie das zu verstehen ist, können erst weitere Versuche zeigen. Völlig verständlich sind jedenfalls alle diese Dinge noch lange nicht, vor allem sind nicht immer die Beziehungen zwischen Eltern und Kindern die eben genannten von CORRENS bei *Cardamine* gefundenen. Bei *Veronica* und auch wohl bei *Antirrhinum* liegen die Verhältnisse nach den Untersuchungen von E. LEHMANN und von mir anders.

Jedenfalls aber zeigt auch die Vererbungsweise der Selbststerilität uns die Zerlegung einer Spezies in eine Anzahl von in Sexualsymbiose lebenden Sippen, die auf ständige gegenseitige Kreuzung unbedingt angewiesen sind.

Wahrscheinlich ist auch die Differenzierung zweier oder mehrerer Geschlechter, d. h. die Geschlechtstrennung selbst in ähnlicher Weise zu deuten, d. h. wahrscheinlich besteht auch eine getrenntgeschlechtliche Spezies aus zwei „Sippen", einer „männlichen" und einer „weiblichen", die sich natürlich nur durch Kreuzung miteinander fortpflanzen können, d. h. auch in Sexualsymbiose leben.

Daran, daß die beiden Geschlechter der diözischen Pflanzen vielleicht nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden, hat schon MENDEL selbst gedacht. Auch weiterhin ist dieses Thema oft von ähnlichen Gesichtspunkten aus behandelt worden, meist freilich mehr theoretisch. Es ist das Verdienst von CORRENS, durch eine Anzahl von Kreuzungsversuchen zwischen monözischen und diözischen Pflanzenarten sicheres Tatsachenmaterial experimentell festgestellt zu haben, das es ihm ermöglicht hat, eine scharf umrissene Theorie der Geschlechtsvererbung aufzustellen. Wir werden sehen, daß diese Theorie auch durch zahlreiche weitere, von anderen Forschern gefundene Tatsachen gestützt wird.

CORRENS arbeitete im wesentlichen mit zwei *Bryonia*-Arten (Zaunrübe, nahe verwandt mit Kürbis und Gurke). Eine Art, *Bryonia alba*, ist monözisch, hat weibliche und männliche Blüten auf der gleichen Pflanze, die andere Art, *Bryonia dioica*, ist dagegen diözisch, hat männliche und weibliche Pflanzen. Diese beiden Arten lassen sich reziprok kreuzen, geben leicht Bastarde. Man findet nun folgendes:

Bryonia dioica-Weibchen befruchtet durch die zwitterige *B. alba* geben ausschließlich **weibliche** Bastarde.

Die reziproke Kreuzung dagegen, zwitterige *B. alba* befruchtet durch *B. dioica*-Männchen geben 50 % Männchen und 50 % Weibchen.

Aus diesen Versuchen folgt zunächt, daß Geschlechtstrennung dominiert über Zwitterigkeit, die Bastarde sind keine Zwitter, sondern getrenntgeschlechtlich.

Um die eigentümliche Art der Geschlechtsvererbung in diesen reziproken Kreuzungen — die eine gab nur Weibchen, die reziproke Männchen und Weibchen zu je 50 % — zu erklären, hat CORRENS die folgende Theorie aufgestellt: Das Geschlecht einer diözischen Pflanze vererbt sich genau wie ein mendelndes Merkmal, man kann quasi sagen, es besteht eine weibliche und eine männliche Sippe. In sich selbst sind diese beiden Sippen natürlich nicht fortzupflanzen, sondern man kann nur durch Kreuzung Nachkommenschaft erzielen. Bei der Kreuzung dominiert das Merkmal männlich. Damit ist gesagt, daß alle Weibchen, weil weiblich das rezessive Merkmal ist, homozygotisch weiblich sind, und ferner muß dann angenommen werden, daß alle Männchen heterozygotisch in bezug auf den Geschlechtsfaktor sind, denn nur durch diese Annahme läßt sich die Tatsache verstehen, daß aus der Befruchtung eines Weibchens durch ein Männchen ganz allgemein 50 % Männchen und 50 % Weibchen hervorgehen.

Wenn die Weibchen alle homozygotisch sind, produzieren sie nur eine Art von Sexualzellen, nur solche, die den Faktor für weiblich übertragen. Wenn die Männchen in punkto Geschlecht immer Heterozygoten sind, dann müssen sie nach den Spaltungsgesetzen auch immer zweierlei Arten von Sexualzellen produzieren, nämlich 50 %, die das Merkmal „männlich", und 50 %, die das Merkmal „weiblich" übertragen.

Wir wollen einmal diese ganze Sache in der Form eines Schemas darstellen, wie wir es schon mehrfach bei Kreuzungen getan haben. Wir können sagen, es liegt hier ein Spalten mit einem geschlechtsbestimmenden Faktor **A** vor. Die Individuen, welche **A** nur heterozygotisch haben, sind männlich, die, welche ihn homozygotisch haben, sind weiblich.

In Form des üblichen Schemas stellt sich nach dem Obengesagten eine Befruchtung zwischen einem Weibchen **AA** und einem Männchen **Aa** folgendermaßen dar:

	Weibchen	×	Männchen
P_1	**AA**		**Aa**
Sexualzellen	alle nur **A**		50 % **A**, 50 % **a**
F_1	50 % **aA** (Männchen),		50 % **AA** (Weibchen).

Es liegt eine Rückkreuzung eines Heterozygoten **Aa** mit einem homozygotischen Individuum **AA** vor. Das Resultat einer solchen Rückkreuzung muß sein:

50 % Individuen mit der Formel **Aa**, also Männchen
50 % „ „ „ „ **AA**, also Weibchen.

Es entstehen wieder Männchen, die alle heterozygotisch **Aa** sind, und Weibchen, die alle homozygotisch **AA** sind, und so fort ad infinitum. Die Tatsache, daß bei geschlechtlicher Fortpflanzung einer diözischen Spezies immer ungefähr gleich viele Männchen wie Weibchen erzielt werden, ist durch diese Theorie ganz plausibel erklärt.

Nun aber die Kreuzungsversuche, von denen wir ausgegangen waren! Nach der Theorie übertragen die Weibchen einer diözischen Pflanze durch ihre Sexualzellen nur das Merkmal weiblich, d. h. alle ihre Sexualzellen müssen die Bezeichnung **A** bekommen, die Männchen dagegen zu 50 % **A** und zu 50 % **a**.

Bei der Kreuzung zwischen einer zwitterigen und diözischen Pflanze kommt aber auch noch ein weiterer Unterschied: Geschlechtstrennung — keine Geschlechtstrennung, hinzu, und es muß demnach nun auch der Unterschied zwischen der zwitterigen Art und der getrenntgeschlechtlichen unserer Gepflogenheit gemäß durch Formelbuchstaben ausgedrückt werden. Das kann folgendermaßen geschehen: Die Diözisten-Weibchen sowohl wie -Männchen enthalten ein Gen, das **Z** heißen mag, und das aus einem Zwitter ein Weibchen macht. Die soweit vervollständigte Formel der beiden Arten wäre also:

zwitterige Art, Männchen und Weibchen **zzAA**
getrennt geschlechtliche Art, Männchen **ZZAa**
getrennt geschlechtliche Art, Weibchen **ZZAA**.

Die beiden reziproken Kreuzungen zwischen diesen Arten lauten in dieser Formelbezeichnung dann folgendermaßen:

1. Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Art **ZZAA** × Pollen aus einer Blüte der zwitterigen Art **zzAA**
gibt Individuen von der Formel **ZzAA**
d. h. ausschließlich Weibchen.

Damit steht das Ergebnis der Kreuzung *B. dioica*-Weibchen × *B. alba* in Übereinstimmung, die Kreuzung hatte ja nur weibliche Bastarde ergeben.

2. Weibliche Blüte der zwitterigen Art **zzAA** × Männchen der getrenntgeschlechtlichen Art **ZZAa**
gibt zweierlei Kategorien von Individuen, nämlich:
50 % von der Formel **ZzAa**, d. h. Männchen,
50 % „ „ „ **ZzAA**, d. h. Weibchen.

Auch hierin stimmt das Versuchsergebnis mit der Theorie überein, die zwitterige *B. alba*, befruchtet durch Männchen von *B. dioica*, gab in allen Versuchen 50 % männliche und 50 % weibliche Bastarde. Also die Theorie steht im Einklang mit dem, was bei der normalen Befruchtung innerhalb einer getrenntgeschlechtlichen Art beobachtet wird, und ebenso auch mit dem, was man bei der Kreuzung einer zwitterigen mit einer getrenntgeschlechtlichen Art gefunden hat.

Es liegt natürlich die Frage nahe, was folgt auf Grund der Theorie für F_2 dieser Bastarde zwischen der getrenntgeschlechtlichen und der zwitterigen Art, und wie stimmen die Folgerungen aus der Theorie mit den Versuchen zusammen?

Diese Frage ist heute noch nicht zu beantworten, weil leider die Bastarde zwischen zwitterigen und getrenntgeschlechtlichen Arten, die man bisher untersucht hat, alle steril sind. Das ist sehr zu bedauern, denn auf Grund der Theorie kann man für F_2 dieser Bastarde sehr bestimmte Schlüsse ziehen. Sollte es sich herausstellen, daß die Befunde in F_2 übereinstimmen mit den Folgerungen aus der Theorie, dann wäre damit natürlich die Theorie außerordentlich befestigt.

Es gibt Pflanzenarten, von denen die eine getrenntgeschlechtlich, die andere zwitterig ist, und die auch fertile Bastarde geben. Eine Kreuzung dieser Spezies muß einen großen Fortschritt in unserem Wissen von der Geschlechtsvererbung mit sich bringen.

Zu der Theorie, daß das Geschlecht nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird, führt auch eine Reihe von wichtigen Beobachtungen über Fälle von Faktorenkoppelung zwischen dem geschlechtsbestimmenden Faktor und einem anderen mendelnden Faktor, die zuerst von DONCASTER, DURHAM and MARRYAT, BATESON and PUNNETT, HAGEDOORN, PEARL and SURFACE und in neuester Zeit besonders von MORGAN und seinen Mitarbeitern untersucht worden sind. Etwas eingehender seien hier zunächst die grundlegenden Versuche von DONCASTER besprochen.

Versuchstier war ein Schmetterling, *Abraxas grossulariata* (Fig. 64), dessen Raupe Stachelbeer- und Johannisbeerblätter frißt, eine überall verbreitete Art. Von dieser Spezies ist eine heller gefärbte Varietät *Abraxas grossulariata var. lacticolor* bekannt, und es ist schon früher aufgefallen, daß diese *lacticolor*-Individuen immer weiblich sind. Die Versuche DONCASTERS ergaben folgendes:

Versuch 1. *lacticolor*-Weibchen befruchtet durch ein normales *grossulariata*-Männchen gaben nur *grossulariata*-Individuen und zwar 45 Männchen und 50 Weibchen.

F_2 dieser Kreuzung — die Bastarde untereinander befruchtet — bestand aus:

14 *grossulariata*-Männchen
4 *grossulariata*-Weibchen
7 *lacticolor*-Weibchen

lacticolor-Männchen mendeln aus dieser Kreuzung nicht heraus.

Daraus folgt zunächst, daß die Varietät *lacticolor* mendelt unter Dominanz von *grossulariata*, aber die Befunde in F_2 werden in irgend einer Weise durch das Geschlecht kompliziert; worin diese Komplikation besteht, zeigen weitere Versuche.

Versuch 2. *lacticolor*-Weibchen wurden befruchtet mit Bastard-Männchen aus F_1 des Versuches 1 und die Kreuzung (eine Rückkreuzung!) ergab

63 *grossulariata*-Männchen
62 *grossulariata*-Weibchen
65 *lacticolor*-Männchen
70 *lacticolor*-Weibchen

In diesen Versuchen traten also jetzt auch männliche *lacticolor*-Individuen auf.

Versuch 3. F_1-Bastarde aus Versuch 1 wurden befruchtet durch die in Versuch 2 erhaltenen *lacticolor*-Männchen und ergaben

145 *grossulariata*-Männchen
130 *lacticolor*-Weibchen

Alle *grossulariata* aus dieser Kreuzung sind Männchen und alle *lacticolor* sind Weibchen!

Versuch 4. *lacticolor*-Weibchen befruchtet mit *lacticolor*-Männchen (aus Versuch 2 erhalten) gaben

lacticolor-Männchen
lacticolor-Weibchen.

Versuch 5. Gewöhnliche *grossulariata*-Weibchen wurden befruchtet mit *lacticolor*-Männchen und gaben in allen Fällen *grossulariata*-Männchen — im ganzen 19 — und *lacticolor*-Weibchen — im ganzen 52. — Das Resultat von Versuch 5 ist somit das gleiche wie das von Versuch 3.

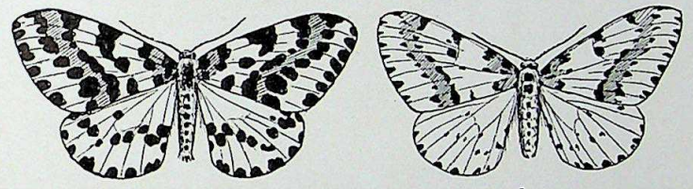
Auf den ersten Blick sehen diese Versuchsergebnisse allerdings „hopelessly confusing“ aus, wie DONCASTER selbst von ihnen sagte. Aber auf Grund einer von ihm aufgestellten Theorie, die später noch

wesentlich vereinfacht worden ist, sind diese eigentümlichen Versuchsergebnisse verständlich. Diese Theorie ist folgende: Das Geschlecht wird von *Abraxas* nach den Spaltungsgesetzen vererbt, „weiblich“ dominiert, alle Weibchen sind heterozygotisch, alle Männchen homozygotisch.

Das ist gerade umgekehrt wie bei *Bryonia*, wo man schließen muß, daß die Weibchen homozygotisch und die Männchen heterozygotisch sind. Wir wollen einmal den geschlechtsbestimmenden Faktor hier **B** heißen, alle Männchen seien **BB**, alle Weibchen **Bb**.

Der Färbungsunterschied zwischen *grossulariata* und *lacticolor* wird durch eine zweite Erbeinheit, die **G** heißen mag, bedingt. Alle Individuen, welche **G** wenigstens einmal haben, zeigen *grossulariata*-Färbung, alle Tiere ohne diesen Faktor zeigen die blasse *lacticolor*-Farbe.

Zwischen den beiden Erbeinheiten **B** und **G** bestehe eine absolute Koppelung, d. h. wenn ein Individuum in diesen beiden Faktoren heterozygotisch ist, **BbGg** als Formel hat, dann bildet es nicht, wie man



a b

Fig. 64. *Abraxas grossulariata* (a) und seine Varietät *lacticolor* (b). Die schraffierten Stellen der Vorderflügel sind gelblich gefärbt.

erwarten sollte, viererlei Arten von Sexualzellen, **BG**, **Bg**, **bG**, **bg**, aus, sondern nur zweierlei, nämlich nur **Bg** und **bG**. Betrachten wir an der Hand dieser Hypothese die beobachteten Tatsachen.

Versuch 1.

lacticolor-Weibchen *grossulariata*-Männchen
Bbgg × **BBGG**
Bg, bg ← Sexualzellen → **BG**

das heißt, es sind zweierlei gleich häufige Kombinationen zu erwarten:

Bg × **BG** = **BBGg**, d. h. *grossulariata*-Männchen,
bg × **BG** = **BbGg**, d. h. *grossulariata*-Weibchen.

Damit stimmen die Versuchsergebnisse, Versuch 1 hatte ja ergeben: 45 *grossulariata*-Männchen und 50 *grossulariata*-Weibchen.

Auch die in F_2 dieses Kreuzungsversuches 1 beobachteten Spaltungen stimmen mit den Folgerungen aus der Theorie:

grossulariata-Weibchen aus F_1 dieser Kreuzung mit der Formel **BbGg** × *grossulariata*-Männchen aus F_1 dieser Kreuzung mit der Formel **BBGg**

BG, bg ← Sexualzellen → **BG, Bg**

das heißt, es sind vier gleich häufige Kombinationen zu erwarten:

BG × BG = BBGG, d. h. *grossulariata*-Männchen,
BG × Bg = BBGg, „ *grossulariata*-Männchen,
bg × BG = BbGg, „ *grossulariata*-Weibchen,
bg × Bg = Bbgg, „ *lacticolor*-Weibchen.

Zu erwarten ist also nach der Theorie, daß F_2 besteht aus **2** *grossulariata*-Männchen : **1** *grossulariata*-Weibchen : **1** *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden im Versuch 1 **14** *grossulariata*-Männchen : **4** *grossulariata*-Weibchen : **7** *lacticolor*-Weibchen!

Versuch 2.

lacticolor-Weibchen *grossulariata*-Männchen aus F_1 von Versuch 1

Bbgg × **BBGg**

Bg, bg ← Sexualzellen → **BG, Bg**

es sind demnach vier Kombinationen in gleicher Häufigkeit zu erwarten:

Bg × BG = BBGg, d. h. *grossulariata*-Männchen,
Bg × Bg = BBgg, „ *lacticolor*-Männchen,
bg × BG = BbGg, „ *grossulariata*-Weibchen,
bg × Bg = Bbgg, „ *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden waren in Versuch 2:

63 *grossulariata*-Männchen,
65 *lacticolor*-Männchen,
62 *grossulariata*-Weibchen,
70 *lacticolor*-Weibchen,

das ist wieder genau das, was auf Grund der Theorie zu erwarten ist.

Versuch 3.

grossulariata-Weibchen aus F_1 von Versuch 1 *lacticolor*-Männchen aus F_1 von Versuch 2

BbGg × **BBgg**

BG, bg ← Sexualzellen → **Bg**

d. h. es sind zwei Kombinationen möglich:

BG × Bg = BBGg, d. h. *grossulariata*-Männchen,
bg × Bg = Bbgg, d. h. *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden:

145 *grossulariata*-Männchen,
130 *lacticolor*-Weibchen.

Versuch 4.

lacticolor-Weibchen *lacticolor*-Männchen aus Versuch 2

Bbgg × **BBgg**

Bg, bg ← Sexualzellen → **Bg**

es sind also zwei Kombinationen zu erwarten:

Bg × Bg = BBgg, d. h. *lacticolor*-Männchen,
bg × Bg = Bbgg, d. h. *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden waren nur *lacticolor*-Männchen und -Weibchen, keine *grossulariata*.

Versuch 5.

grossulariata-Weibchen (gewöhnliche wilde aus verschiedenen Teilen Englands) *lacticolor*-Männchen

BbGg × **BBgg**

BG, bg ← Sexualzellen → **bg**

Es sind zwei Kombinationen zu erwarten:

BG × Bg = BBGg, d. h. *grossulariata*-Männchen,
bg × Bg = Bbgg, d. h. *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden:

19 *grossulariata*-Männchen,
52 *lacticolor*-Weibchen.

Hier ist die Übereinstimmung zwischen dem Versuchsergebnis und der Theorie nicht so weitgehend, wie in allen anderen Versuchen, da theoretisch die beiden Kategorien ja in ungefähr gleicher Zahl hätten gefunden werden müssen.

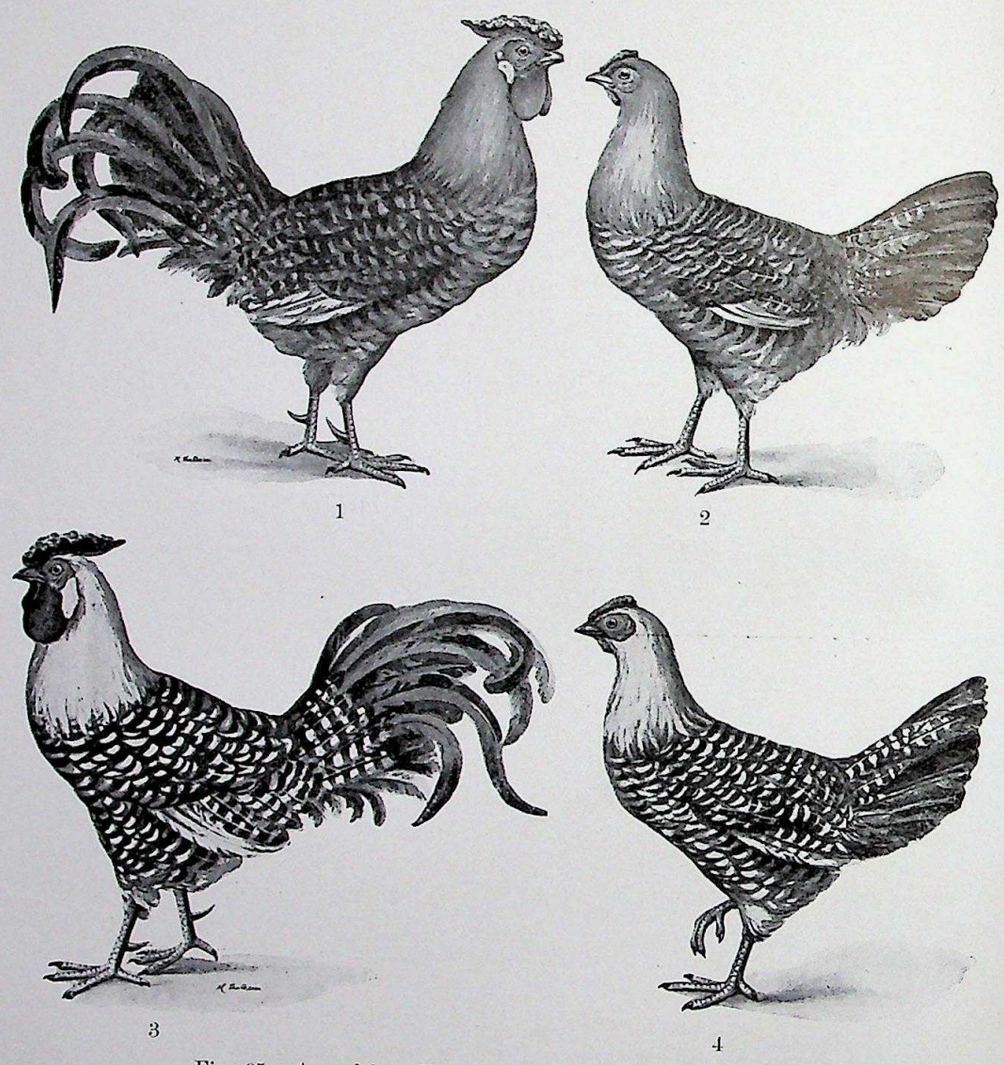
Auch bei andern Tieren hat man sehr zahlreiche ganz entsprechende Beispiele von geschlechtsgekoppelter Vererbung gefunden.

Hier seien zunächst einige entsprechende Beobachtungen von HAGEDOORN[1]) an Hühnern noch besprochen.

Von einer in Holland als „Assendelver“ (nach der Stadt Assendelft) bezeichneten Hühnerrasse gibt es zwei Farbentypen,

[1]) Nach unveröffentlichten, von Herrn Dr. A. L. HAGEDOORN mir zur Verfügung gestellten Versuchsergebnissen.

„golden“ und „silbern“, die in Fig. 65 abgebildet sind. „Silbern“ dominiert über „golden“, aber es besteht auch hier offenbar zwischen dem Faktor, der das Geschlecht bestimmt, und dem, der die Silberfarbe



1 2 3 4

Fig. 65. Assendelver Hühner. 1, 2 „Gold“, 3, 4 „Silber“.
Die Zeichnung der Federn ist in beiden Rassen die gleiche, aber die Grundfarbe ist bei 1 und 2 goldgelb, bei 3 und 4 weiß.

hervorruft, eine gegenseitige Abstoßung genau wie zwischen den entsprechenden Faktoren **B** und **G** bei Abraxas. Auch hier sind ferner offenbar die Männchen homozygotisch, die Weibchen heterozygotisch in

dem geschlechtsbestimmenden Faktor. Wir wollen einmal den Faktor, welcher das Geschlecht bestimmt, wieder **B** heißen, die **BB**-Tiere sind Männchen, die **Bb**-Tiere Weibchen, und den Faktor, welcher die Silberfarbe hervorruft, mit **S**. Diese Tatsachen ermöglichen es, die sehr widerspruchsvollen Beobachtungen über Vererbung von Geschlecht und Farbe bei diesen Hühnern leicht zu verstehen.

Die Beobachtungen sind folgende:

1. 15 „Gold“-Hennen gaben getreten durch einen „Silber“-Hahn:
   162 „Silber“-Hähne
   163 „Silber“-Hennen
   165 „Gold“-Hähne
   160 „Gold“-Hennen

   In der Sprache unserer Formeln ausgedrückt hätten wir demnach:

   „Gold“-Hennen **ssBb** × „Silber“-Hahn **SsBB**
   sB, **sb** ← Keimzellen → **SB**, **sB**

   es sind folgende vier Kombinationen zu erwarten:
   sB × **SB** = **SsBB** d. h. „Silber“-Hähne
   sB × **sB** = **ssBB** „ „Gold“-Hähne
   sb × **SB** = **SsBb** „ „Silber“-Hennen
   sb × **sB** = **ssBb** „ „Gold“-Hennen

   Das war auch im Versuch gefunden.

2. 14 „Silber“-Hennen gaben getreten durch einen „Gold“-Hahn:
   249 „Silber“-Hähne
   243 „Gold“-Hennen

   das wäre in der Theorie:

   „Silber“-Hennen **SsBb** × „Gold“-Hahn **ssBB**
   SB, **sb** ← Keimzellen → **sB**

   Kombinationen:
   SB × **sB** = **SsBB** d. h. „Silber“-Hähne
   sb × **sB** = **ssBb** „ „Gold“-Hennen

   also das, was im Versuch gefunden wurde.

3. 9 „Gold“-Hennen getreten durch einen „Gold“-Hahn gaben:
   53 „Gold“-Hähne
   51 „Gold“-Hennen

   das wäre in der Theorie:

   „Gold“-Hennen **ssBb** × „Gold“-Hahn **ssBB**
   sB, **sb** ← Keimzellen → **sB**

Kombinationen:

sB × sB = ssBB d. h. „Gold"-Hähne
sb × sB = ssBb „ „Gold"-Hennen

4. „Silber"-Hennen getreten durch einen „Silber"-Hahn gaben:

11 „Silber"-Hähne
4 „Silber"-Hennen
0 „Gold"-Hähne
5 „Gold"-Hennen

Der Versuch lautet in der Formelbezeichnung offenbar:

„Silber"-Hennen	×	„Silber"-Hahn
SsBb		**SsBB**
SB, sb	← Keimzellen →	**SB, sB**

Kombinationen:

SB × SB = SSBB d. h. „Silber"-Hähne
SB × sB = SsBb „ „Silber"-Hähne
sb × SB = SsBb „ „Silber"-Hennen
sb × sB = ssBb „ „Gold"-Hennen

d. h. 2 „Silber"-Hähne : 1 „Silber"-Henne : 1 „Gold"-Henne.
Das ist fast genau das auch im Versuch gefundene Verhältnis.

Obwohl die Versuche mit Hühnern lange nicht in so großem Umfange ausgeführt sind, wie die *Abraxas*-Versuche, so besteht trotzdem wohl kein Zweifel mehr, daß in beiden Fällen es sich um eine völlig analoge Erscheinung handelt.

Die Erkenntnis dieser Gesetzmäßigkeiten bei den Assendelver-Hühnern hat eine gewisse praktische Bedeutung deshalb, weil sie es ermöglicht, an den ganz jungen Küken das Geschlecht zu erkennen, was häufig sehr erwünscht ist. Zieht man sich seine jungen Hühnchen einfach nach dem Schema des Versuches 2, was leicht durchführbar ist, dann kann man immer an der Farbe der jungen Hühnchen schon das Geschlecht erkennen. Die silberfarbigen sind dann immer männlich, die goldfarbigen immer weiblich.

Über einen sehr interessanten ähnlichen Fall von Abstoßung zwischen einem Farbenfaktor und dem hypothetischen Geschlechtsfaktor bei Hühnern haben R. Pearl and F. M. Surface berichtet.

Weitere Fälle von solcher geschlechtsbegrenzten Vererbung sind aus dem Tierreich wie gesagt in den letzten Jahren in großer Zahl bekannt geworden. Sie alle werden verständlich durch die Annahme, daß das Geschlecht nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird. Sie ergeben ferner, daß in den verschiedenen Klassen und Familien das eine Mal das weibliche, das andere Mal das männliche Geschlecht das homozygotische sein muß.

So ist z. B. bei der einzigen bisher daraufhin untersuchten Pflanze *Melandrium album* das männliche Geschlecht das heterozygotische, womit die Versuchsergebnisse von Correns mit *Bryonia* ebenfalls im Einklang stehen. Bei *Abraxas* und ebenso bei andern Schmetterlingen, ferner bei den bisher untersuchten Vögeln, ist das weibliche Geschlecht heterozygotisch. Bei *Drosophila*, bei den Säugetieren und auch beim Menschen ist dagegen wieder das männliche Geschlecht heterozygotisch, oder wie man hierfür auch gelegentlich zu sagen pflegt, „digametisch".

Nach dem, was wir in der letzten Vorlesung (IX) über die cytologischen Grundlagen der Bastardspaltung gehört haben, müssen wir annehmen, daß in den bisher besprochenen Fällen von geschlechtsgekoppelter Vererbung jeweils der gekoppelte Faktor mit dem geschlechtsbestimmenden Faktor im gleichen Chromosom liegt. In diesem gleichen Chromosom liegen nun stets außer dem geschlechtsbestimmenden Faktor sehr zahlreiche andere Faktoren, und das Studium der Koppelungsverhältnisse, welche diese andern im „Geschlechtschromosom" liegenden Faktoren aufweisen, führt zu sehr wichtigen Ergebnissen. Das sei an der Hand von Versuchen mit *Drosophila* geschildert.

Bei *Drosophila* ist das männliche Geschlecht das heterozygotische. Das will ich Ihnen ganz kurz zunächst an einem einfachen Versuch (nach Morgan) zeigen. Geschlechtsgekoppelt ist z. B. der schon in der letzten Vorlesung besprochene Faktor **W**, der Voraussetzung für die normale dunkle Augenfarbe ist, alle **ww**-Tiere sind weißäugig.

Kreuzt man ein normales dunkeläugiges Weibchen mit einem weißäugigen Männchen, so besteht die F_1-Generation nur aus rotäugigen Männchen und Weibchen. Die F_2-Generation — erhalten durch Paarung der F_1-Tiere untereinander — besteht aus dunkeläugigen Weibchen und aus dunkeläugigen und aus weißäugigen Männchen. Ziemlich genau die Hälfte der Männchen ist dunkeläugig, die andere Hälfte ist weißäugig. Der weißäugige Großvater hat also seine Augenfarbe vererbt auf die Hälfte seiner Enkel, aber auf keine Enkelin.

In Form eines Schemas stellt sich diese Kreuzung, die in allem der vorhin S. 193 unter Nr. 1 besprochenen *Abraxas*-Kreuzung entspricht, folgendermaßen dar:

P_1	dunkeläugiges Weibchen		weißäugiges Männchen
	XXWW		**XxWw**
Sexualzellen von P_1	alle **XW**		je 50% **Xw**, **xw**
F_1	je 50% **XXWw**	und	**XxWw**
Sexualzellen der F_1-Tiere	dunkeläugige Weibchen je 50% **XW**, **Xw**		dunkeläugige Männchen je 50% **XW**, **xw**

Mögliche Kombinationen dieser F_1-Sexualzellen, d. h. Kategorien von F_2-Tieren

XW × XW = XXWW dunkeläugiges Weibchen
XW × xw = XxWw „ Männchen
Xw × XW = XXWw „ Weibchen
Xw × xw = Xxww weißäugiges Männchen

Es liegt also ein ganz einfaches Beispiel geschlechtsgekoppelter Vererbung vor.

Eine sehr eigenartige bisher noch nicht besprochene Komplikation zeigt sich nun aber, wenn wir eine Kreuzung vornehmen zwischen zwei Rassen, die sich in zwei Faktoren unterscheiden, die beide im Geschlechtschromosom liegen: Wir finden nämlich, daß ein Chromomerenaustausch (crossing over) zwischen zwei homologen Chromosomen, die im Geschlechtsfaktor verschieden sind, nicht statthat. Während in den Weibchen, in denen die beiden homologen Chromosomen sich im Geschlechtsfaktor nicht unterscheiden (die Weibchen sind **XX**) ein Chromosomenaustausch erfolgt, unterbleibt er in den Männchen, die **Xx** sind, d. h. in denen die beiden homologen Chromosomen sich im Geschlechtsfaktor unterscheiden.

Das äußert sich in einem bestimmten Versuch folgendermaßen: Wir kreuzen ein graues dunkeläugiges Weibchen mit einem gelben weißäugigen Männchen. Das graue dunkeläugige Weibchen hat die Formel **XXYYWW**, das gelbe weißäugige Männchen hat die Formel **Xxyyww**. Diese Kreuzung hat — gleich in Form eines Schemas dargestellt — folgendes Ergebnis:

	graues dunkeläugiges Weibchen	gelbes weißäugiges Männchen
P_1	**XXYYWW**	× **Xxyyww**
Sexualzellen der P_1-Tiere	alle **XYW**	50% **Xyw**, 50% je **xyw**
F_1	50% **XXYyWw**	50% **XxYyWw**
	d. h. graue dunkeläugige Weibchen	d. h. graue dunkeläugige Männchen

Bei der Sexualzellbildung dieser F_1-Tiere kommt nun die eben genannte Besonderheit zum Ausdruck. In den Weibchen sind die beiden Geschlechtschromosomen **X**, d. h. sie sind im Geschlechtsfaktor nicht verschieden, und deshalb findet ein Chromosomenaustausch statt. In den Weibchen werden daher die viererlei möglichen Kategorien von Sexualzellen **XYW**, **XYw**, **XyW**, **Xyw** alle ausgebildet, und zwar in diesem Falle in der Häufigkeit **84 : 1 : 1 : 84** [1]). Ganz anders verläuft

[1]) Bei Versuchen mit größeren Zahlen ist für diese Faktoren Y und W der Koppelungswert 0,011 d. h. statt 84 der Wert 91 für *n* gefunden worden. (Vgl. S. 170).

die Sexualbildung in den F_1-Männchen. Hier findet, wie gesagt, kein Chromosomenaustausch statt, weil hier von den Geschlechtschromosomen eines **X**, das andere **x** ist. Diese **XxXyWw**-Männchen bilden infolgedessen nur zweierlei Sexualzellen aus, nämlich **XYW** und **xyw**. Bei der Befruchtung der F_1-Tiere untereinander sind also zwischen den viererlei Eizellen und den zweierlei Spermatozoiden die folgenden acht Kombinationen möglich:

XYW × XYW = XXYYWW d. h. graues dunkeläugiges Weibchen
XYW × xyw = XxYyWw „ „ „ Männchen
XYw × XYW = XXYYWw „ „ „ Weibchen
XYw × xyw = XxYyww „ „ weißäugiges Männchen
XyW × XYW = XXYyWW „ „ dunkeläugiges Weibchen
XyW × xyw = XxyyWw „ gelbes „ Männchen
Xyw × XYW = XXYyWw „ graues „ Weibchen
Xyw × xyw = Xxyyww „ gelbes weißäugiges Männchen

Es sind somit alle Weibchen dieser F_2-Generation grau- und dunkeläugig, die Männchen dagegen treten in allen Kombinationsgruppen grau-dunkeläugig, grau-weißäugig, gelb-dunkeläugig, gelb-weißäugig auf.

Weil nun aber, wie wir gehört haben, die viererlei Eizellen der F_1-Weibchen nicht in gleicher Häufigkeit ausgebildet werden, sondern im Verhältnis **84 XYW : 1 XYw : 1 XyW : 84 Xyw**, treten auch die viererlei Männchentypen, die aus diesen viererlei Eizellen entstehen, in der Häufigkeit 84 grau-dunkeläugig : 1 grau-weißäugig : 1 gelb-dunkeläugig : 84 gelb-weißäugig auf. Insgesamt besteht somit eine solche F_2-Generation aus:

170	grauen	dunkeläugigen	Weibchen *(6080)*
84	„	„	Männchen *(2870)*
1	„	weißäugigen	„ *(36)*
1	gelben	dunkeläugigen	„ *(34)*
84	„	weißäugigen	„ *(2373)*

Die in *( )* beigefügten Zahlen geben an, in welcher Häufigkeit in einem konkreten Versuche (MORGAN) die verschiedenen Kategorien von Tieren gefunden worden sind. Die Übereinstimmung von Theorie und Versuchsergebnis ist so gut, wie sie überhaupt erwartet werden kann.

Das Studium der Koppelung anderer Erbfaktoren mit dem Geschlechtsfaktor gewinnt ein ganz besonderes Interesse durch den Umstand, daß es bei vielen Organismen möglich ist, die **X**- und die **x**-Chromosomen mikroskopisch zu unterscheiden. Z. B. bei *Drosophila* sind die **X**-Chromosomen etwas länger als die **x**-Chromosomen. Die Weibchen von *Drosophila* haben dementsprechend in ihren Körperzellen vier Chromosomenpaare, jedes Paar besteht aus zwei gleich

langen Partnern. Bei den Männchen dagegen besteht ein Paar, — eben das Chromosomenpaar, in dem der Geschlechtsfaktor lokalisiert ist — aus zwei ungleich langen Partnern. Bei manchen Tieren sind diese Unterschiede zwischen den **X**- und den **x**-Chromosomen sehr auffällig, und es kommen zu dem Größenunterschied noch Verschiedenheiten der Form hinzu.

Vielfach finden wir auch, daß die **x**-Chromosomen überhaupt fehlen: Die Eier enthalten bei solchen Tieren n, die Spermatozoiden teils n, teils $n - 1$ Chromosomen. Die Körperzellen der Weibchen haben $2\,n$, die Körperzellen der Männchen $2\,n - 1$ Chromosomen.

Auch dann, wenn die **x**-Chromosomen, so wie bei *Drosophila*, nicht fehlen, sondern nur kleiner sind als die **X**-Chromosomen, sind sie aber anscheinend in manchen Fällen wirkungslos, d. h. Erbfaktoren, die in ihnen lokalisiert sind, kommen nicht zur Geltung. Das gilt z. B. gerade für *Drosophila* selbst.

Die Auffassung, daß der Geschlechtsunterschied als ein selbständiger, unabhängig von den übrigen, mendelnder „Grundunterschied" vererbt wird, gibt auch ohne weiteres den Schlüssel zu der oft zitierten Beobachtung, daß die Kreuzung eines Weibchens einer Art (etwa Fasanenhenne) mit dem Männchen einer anderen Art (etwa Haushahn) männliche Bastarde gibt, die deutlich einzelne Eigenschaften der Männchen der Art aufweisen, zu der die Mutter gehört, und umgekehrt Weibchen mit Eigenschaften, welche die Weibchen der väterlichen Spezies zeigen. Das kann man sich leicht klarmachen, wenn man ein entsprechendes Formelschema aufstellt. Ich brauche dies hier wohl nicht im einzelnen auszuführen. Es ist sonderbar, wie schwer es vielen Leuten fällt, sich in diese einfachen Dinge hineinzudenken.

Man muß sich nur daran erinnern, daß ein und derselbe idioplasmatische Grundunterschied sich in der verschiedenartigsten Weise äußern kann. Der Faktor, welcher den Unterschied zwischen Männchen und Weibchen bedingt, beeinflußt nicht bloß die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane und der Geschlechtszellen, sondern alle möglichen anderen Eigenschaften eines Individuums, ich darf wohl hier auf das in Vorlesung VIII S. 121 bereits Gesagte verweisen.

Ganz besonders schön ist das an allen getrenntgeschlechtlichen Pflanzen nachweisbar. Genau so wie ein Kaninchen, das weiß ist, weil ihm der Faktor **A** (Grundfaktor für Farbe) fehlt, trotzdem die Faktoren **G** (Wildfarbigkeit) oder **K** (Scheckung) enthalten und übertragen kann, obwohl es selber eben wegen des Fehlens von **A** weder Wildfarbigkeit noch Scheckung ausbilden und äußerlich zur Schau tragen kann, ebenso überträgt eine weibliche *Melandrium*-Pflanze, die wegen

des Fehlens des Geschlechtsfaktors **a** keine Antheren ausbilden kann, alle möglichen Faktoren für Farbe, Form usw. der Antheren, die sie selber nicht äußerlich zur Schau trägt.

Sehr instruktiv sind in dieser Hinsicht auch Beobachtungen an Schmetterlingen, die wir vor allem J. C. H. DE MEIJERE verdanken.

Es war den Lepidopterologen schon lange bekannt, daß es von manchen Schmetterlingsarten zwar nur eine Sorte von Männchen, aber mehrere, sehr verschiedene Sorten von Weibchen gibt. Auch das Umgekehrte kommt vor. Eine Spezies kann nur aus einer Sorte von Weibchen, aber aus mehreren Sorten von Männchen bestehen. Sehr auffällig ist ein solcher „Polymorphismus" der Weibchen bei *Papilio Memnon*. Das Männchen und die zugehörigen dreierlei Weibchen dieser Art sind in Fig. 66—69 (S. 204 u. 205) abgebildet. Die Weibchen werden als *forma Laomedon* (Fig. 67), *forma Agenor* (Fig. 68) und *forma Achates* (Fig. 69) bezeichnet. Wie ein Blick auf die Bilder zeigt, sind die Unterschiede sehr beträchtlich. Auch in der Farbe sind die Unterschiede sehr deutlich.

Wie aus den von DE MEIJERE bearbeiteten Zuchtversuchen von JACOBSON hervorgeht, ist die Sachlage hier die, daß die Farbe und Form durch 2 unabhängig mendelnde Erbeinheiten bewirkt werden, die wir etwa **A** und **B** heißen wollen.

Fehlen alle zwei Erbeinheiten, so haben die Weibchen die Form und Farbe von *Laomedon*. Ist nur die eine Erbeinheit **A** vorhanden, lautet die Formel also **AAbb**, so haben die Weibchen die Form und Farbe von Fig. 68, d. h. sie stellen dann die *forma Agenor* dar. Sind beide Erbeinheiten **A** und **B** vorhanden, so zeigen die Weibchen die Form und Farbe von *Achates*, Fig. 69.

In den Männchen dagegen äußern sich diese Erbeinheiten **gar nicht**. Gerade so wie sich in einem **aa**-Kaninchen die Erbeinheiten **G** u. a. nicht äußern. Also ein Männchen von der Formel **aabb** sieht genau ebenso aus wie eines von der Formel **AABB**. Daß aber, obwohl sie äußerlich nicht unterscheidbar sind, auch — entsprechend den verschiedenen Weibchen — verschiedene Männchen vorkommen, geht mit Sicherheit aus JACOBSONS Kreuzungsversuchen hervor, die vollkommen klar und verständlich sind, wenn man diese Annahme macht. Einige von den zahlreichen Versuchen seien hier mitgeteilt.

Versuch 1.

Achates-Weibchen Nr. 1 × Männchen Nr. I **P_1**

11 Männchen, 10 *Agenor*-Weibchen und 10 *Achates*-Weibchen **F_1**

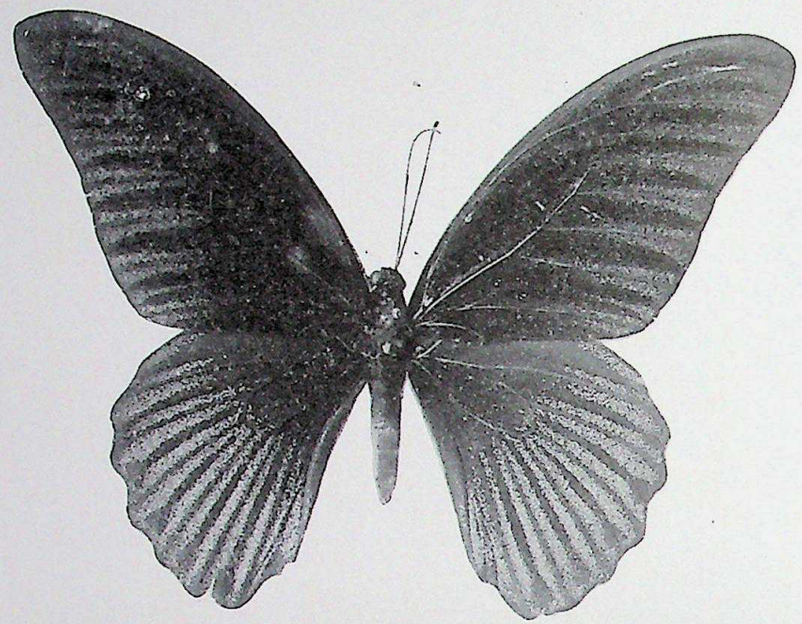


Fig. 66. *Papilio Memnon* ♂ (nach DE MEIJERE).

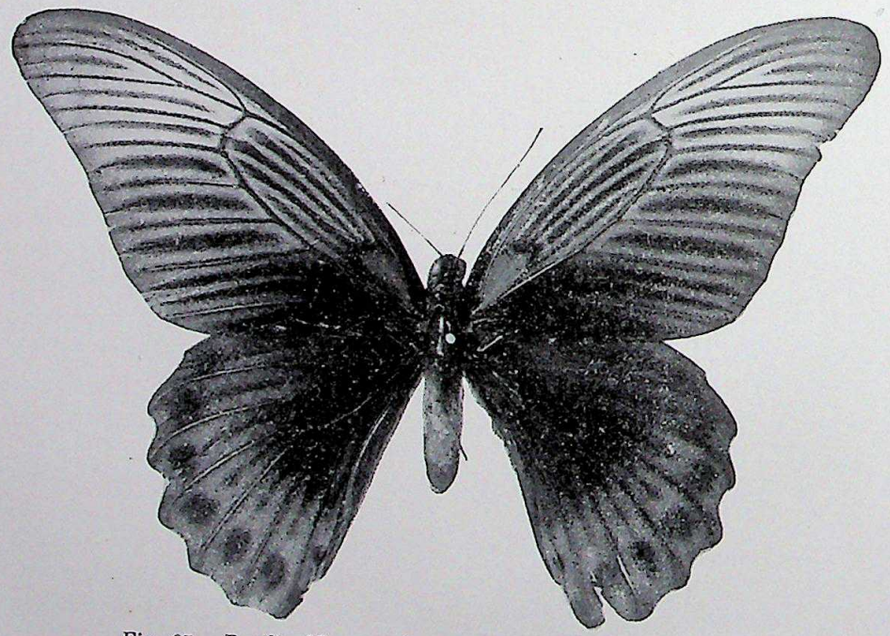


Fig. 67. *Papilio Memnon* ♀, f. Laomedon (nach DE MEIJERE).

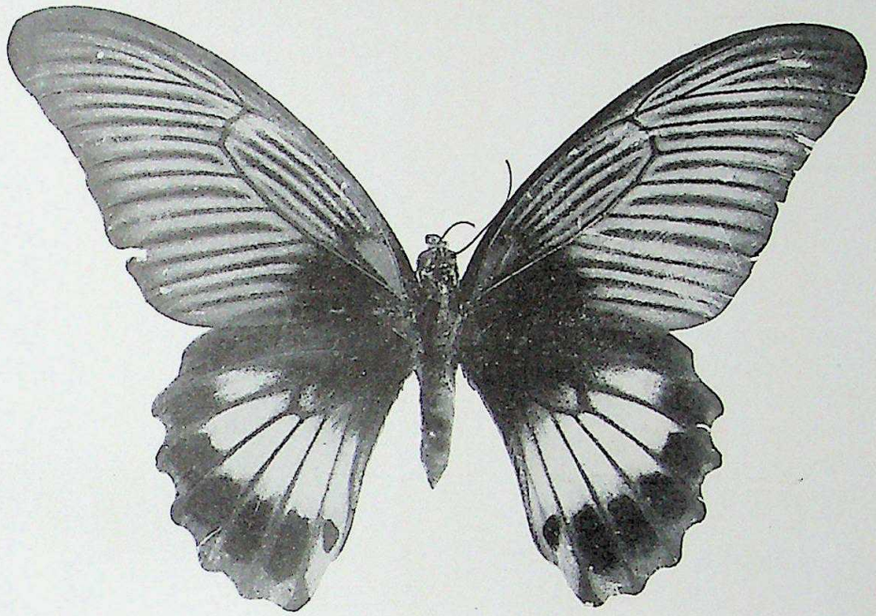


Fig. 68. *Papilio Memnon* ♀, f. Agenor (nach DE MEIJERE).

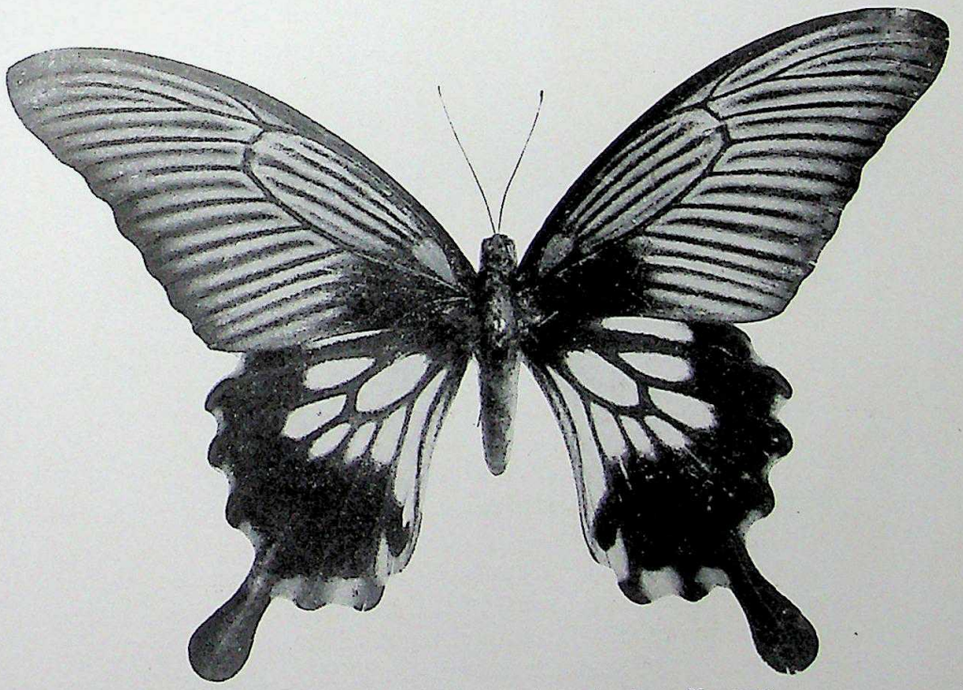


Fig. 69. *Papilio Memnon* ♀, f. Achates (nach DE MEIJERE).

Offenbar war hier das Männchen **AAbb**, das Weibchen aber **AABb**. Eine solche Kreuzung muß *Agenor*-Weibchen und *Achates*-Weibchen in gleicher Zahl ergeben, d. h. 2 Männchen : 1 *Achates*-Weibchen : 1 *Agenor*-Weibchen.

Versuch 2.

Achates-Weibchen Nr. 5 × Männchen Nr. V **P_1**
(aus F_1 von Versuch 1) (aus F_1 von Versuch 1)

3 Männchen, 1 *Agenor*-Weibchen, 4 *Achates*-Weibchen **F_1**

Hier war das Männchen wohl **AABb** und ebenso auch das Weibchen. Männchen und Weibchen von dieser Formel müssen ja auch in F_1 von Versuch 1 entstehen. Aus der Paarung zweier Tiere mit dieser Formel müssen theoretisch *Achates*-Weibchen und *Agenor*-Weibchen im Verhältnis 3 : 1 hervorgehen, d. h. 4 Männchen : 3 Achates-Weibchen : 1 *Agenor*-Weibchen.

Versuch 3.

Agenor-Weibchen Nr. 2 × Männchen Nr. II **P_1**

32 Männchen, 17 *Agenor*-Weibchen, 19 *Laomedon*-Weibchen **F_1**

Danach war das Männchen Nr. II **aabb**, das Weibchen Nr. 2 **Aabb** und zu erwarten wäre 2 Männchen : 1 *Agenor*-Weibchen : 1 *Laomedon*-Weibchen.

Versuch 4.

Laomedon-Weibchen Nr. 17 × Männchen Nr. XVIII **P_1**

20 Männchen, 4 *Laomedon*-Weibchen, 8 *Achates*-Weibchen **F_1**

Offenbar war hier das Männchen **AaBB** und das Weibchen **aaBB**. Zu erwarten wäre auf Grund dieser Formel: 2 Männchen : 1 *Achates*-Weibchen : 1 *Laomedon*-Weibchen. In Anbetracht der sehr kleinen Zahlen ist die Übereinstimmung zwischen den gefundenen Zahlen und den berechneten aber auch hier noch groß genug.

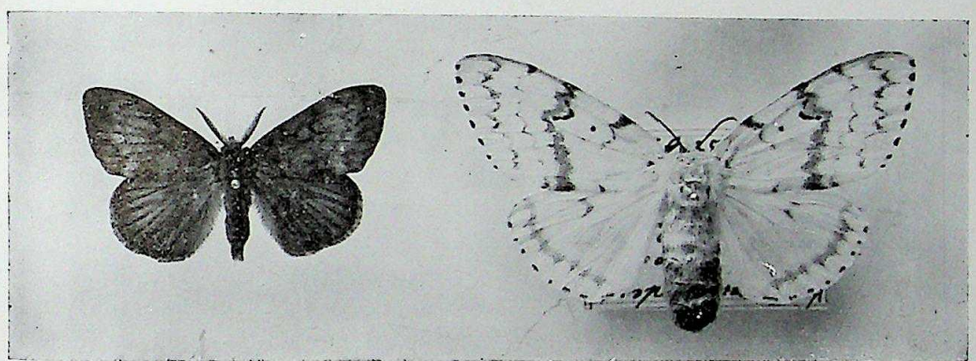
Derartige Versuche hat JACOBSON im ganzen 17 ausgeführt und, wie DE MEIJERE gezeigt hat, stimmen alle dabei gefundenen Tatsachen völlig mit der Theorie überein.

Dafür, daß der Geschlechtsunterschied in irgend einer Weise nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird, sprechen weiterhin auch im einzelnen freilich noch schwer verständliche Kreuzungsresultate, die GOLDSCHMIDT und GOLDSCHMIDT und POPPELBAUM mit dem Dickkopfspanner *(Lymantria dispar)* erhalten haben. Hier sind die beiden Geschlechter, wie Fig. 70

zeigt, sehr verschieden. Es gibt nun eine Rasse, *L. dispar* var. *japonica*, die in beiden Geschlechtern deutlich von der bei uns einheimischen *L. dispar* verschieden ist, in Größe sowohl wie in Färbung. Die reziproken Bastardierungen zwischen den beiden Rassen ergaben folgendes:

L. disp. japonica ♀ × *L. disp. typica* ♂ gibt in ganz normaler Weise teils Männchen, teils Weibchen, die ungefähr intermediär zwischen den beiden P_1-Rassen sind.

L. disp. typica ♀ × *L. disp. japonica* ♂ gibt teils typische Bastardmännchen, die genau wie die Männchen aus der reziproken Kreuzung aussehen, teils aber Weibchen, die äußerlich mehr oder weniger männchenähnlich aussehen, gynandromorph sind, innerlich aber richtige Weibchen sind und als solche auch funktionieren. In einem



a b

Fig. 70. *Lymantria dispar*. a ♂, b ♀ (nach GOLDSCHMIDT).

anderen Versuch, bei dem *dispar*-Weibchen anderer Herkunft als das erste Mal verwendet wurden, bestand F_1 aus 408 reinen Männchen und 71 „Weibchenmännchen". Die als „Weibchenmännchen" bezeichneten Tiere waren sehr männchenähnlich mit einzelnen Weibchencharakteren und ihre Geschlechtsdrüsen enthielten Hoden und Eierstocksgewebe.

Sehr eigenartig ist die Zusammensetzung der F_2-Generation, über die GOLDSCHMIDT aber erst teilweise Angaben veröffentlicht hat. F_2 erhalten durch die Paarung:

1. *(jap. × disp.)* ♀ × *(jap. × disp.)* ♂ besteht aus normalen und gynandromorphen Weibchen, normalen und gynandromorphen Männchen.
2. *(jap. × disp.)* ♀ × *(disp. × jap.)* ♂ besteht aus normalen und gynandromorphen Männchen und aus Weibchen, über deren Beschaffenheit GOLDSCHMIDT keine Angaben veröffentlicht.

3. *(disp. × jap.)* ♀ × *(jap. × disp.)* ♂ gibt lauter normale Männchen und außerdem Weibchen, über deren Beschaffenheit GOLDSCHMIDT nichts veröffentlicht hat.
4. *(disp. × jap.)* × *(disp. × jap.)* gibt normale und gynandromorphe Weibchen und lauter normale Männchen.

Ferner ergaben Rückkreuzungen:

(Gynandrom. ♀ aus der Kreuzung *disp. × jap.*) × *L. dispar* ♂: Nur: normale Männchen und normale Weibchen.

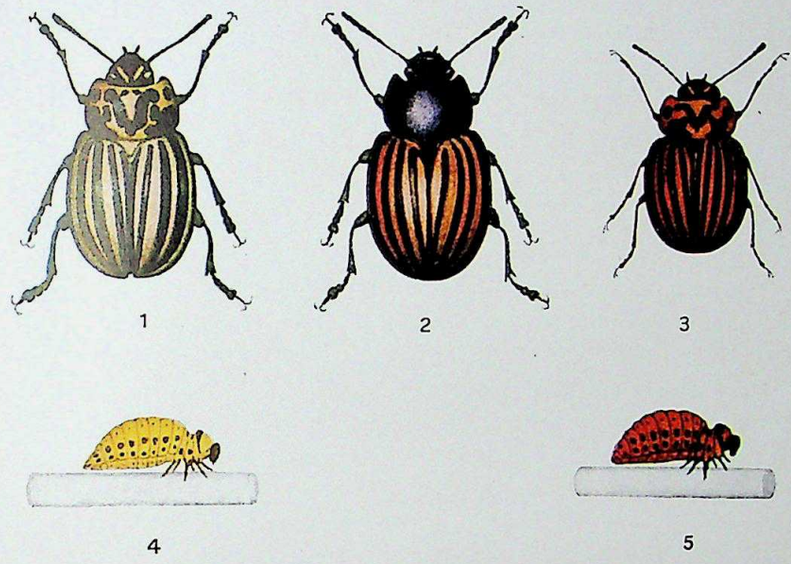
(Normale ♀ aus der Kreuzung *disp. × jap.*) × *L. d. japonic.* ♂: Normale Männchen und normale und gynandromorphe Weibchen.

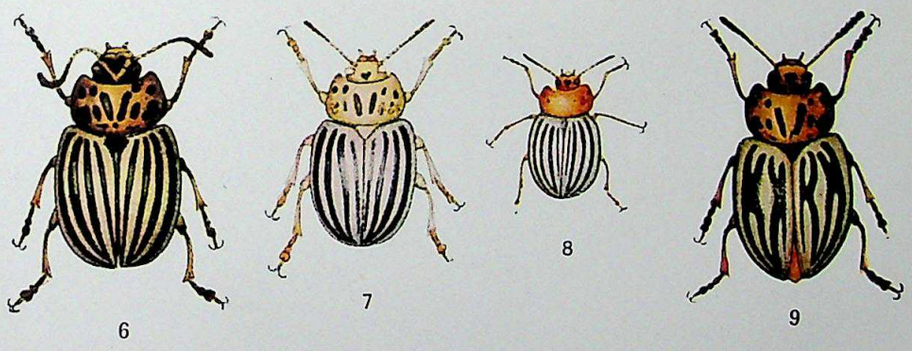
L. dispar ♀ × *(disp. × jap.)* ♂: Lauter normale Männchen und normale und gynandromorphe Weibchen.

GOLDSCHMIDT hat versucht, diese Befunde durch die Annahme zu deuten, daß hier der Faktor für Geschlechtsbestimmung und davon unabhängig mendelnde Faktoren für die sekundären Geschlechtscharaktere in verschiedener „Potenz“ vorkämen. Ich halte diese von CASTLE und GOLDSCHMIDT eingeführte „Hypothese einer verschiedenen Potenz der mendelnden Faktoren“ für ganz unbegründet, kann aber im Rahmen dieser Vorlesungen nicht auf eine Diskussion hierüber eingehen. Daß ich die GOLDSCHMIDTschen *Lymantria*-Versuche so ausführlich mitgeteilt habe, geschah nur, um Ihnen zu zeigen, daß in der Frage der Geschlechtsvererbung noch längst nicht alles so klar und übersichtlich ist, wie es vielleicht nach den zuerst besprochenen Versuchen hätte scheinen können.

Eine sehr eigenartige, vorläufig ebenfalls noch nicht recht verständliche Vererbungsweise der Geschlechtsformen finden wir auch bei den sekundären Zwittern, die ab und zu in sonst rein getrennt geschlechtlichen, d. h. sonst nur aus Männchen und Weibchen bestehenden Arten auftreten.

Genau untersucht ist bisher erst ein solcher Fall, von SHULL bei *Lychnis dioica*. Zu der „Spezies“ *L. dioica* werden von vielen Systematikern die in diesen Vorlesungen sonst als *Melandrium album* und *Melandrium rubrum* bezeichneten beiden Wiesenlichtnelken zusammengefaßt. Normalerweise kommen hier reine Männchen und reine Weibchen vor, und nach dem vorhin besprochenen Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung zu schließen, sind die Männchen heterozygotisch im geschlechtsbestimmenden Gen. SHULL fand nun als „Mutanten“ mehrfach erblich zwitterige Individuen und untersuchte ihre Erblichkeit. Geselbstet gaben diese Zwitter im wesentlichen Weibchen und Zwitter und daneben nur ganz vereinzelte reine Männchen, die wohl am besten ihrerseits selbst wieder als Mutanten zu deuten sind. Kreuzungen





Mutationen in der Gattung Leptinotarsa (nach Tower)

Fig. 1. L. multitaeniata
„ 2. „ „ mut. melanothorax
„ 3. „ „ „ rubicunda
„ 4. „ „ Larve
„ 5. „ „ mut. rubicunda Larve

Fig. 6. L. decemlineata
„ 7. „ „ mut. pallida
„ 8. „ „ „ defectopunctata
„ 9. „ „ „ tortuosa

zwischen reinen Weibchen und Pollen von Zwitterpflanzen gaben reine Weibchen, Zwitter und ebenfalls wieder reine und ganz vereinzelte, wohl in gleicher Weise wie im vorigen Versuche zu deutende Männchen. Kreuzungen zwischen Zwittern und reinen Männchen gaben Weibchen, Männchen und Zwitter.

Es ist vorläufig danach mit Sicherheit nur zu sagen, daß diese sekundären Zwitter gewissermaßen abgeänderte Männchen sind. Wie aber im einzelnen dieser Fall zu verstehen ist, müssen erst die weiteren Untersuchungen SHULLS zeigen.

Im Anschluß an diese Diskussion des Themas Geschlechtsvererbung sei dann hier ganz kurz noch die von der Geschlechtsvererbung ganz unabhängige Frage der Geschlechtsbestimmung besprochen. Wenn wir eine Konfusion vermeiden wollen, dann müssen wir hier zurückgreifen auf einiges, was wir in den Vorlesungen I—III besprochen haben. Wir haben dort festgestellt, daß nie ein Außenmerkmal wie Blütenfarbe, Blattform usw. als solches vererbt wird, sondern vererbt wird immer nur eine bestimmte Reaktionsfähigkeit auf die Außeneinflüsse. Die fertigen, an den Tieren oder Pflanzen sichtbaren, Außenmerkmale sind erst das Resultat dieser Reaktion. Die Außenmerkmale hängen also außer von der ererbten Reaktionsweise sehr wesentlich von Außeneinflüssen ab, die auf das betreffende Individuum einwirken, es modifizieren. Und die Modifizierbarkeit aller Außenmerkmale ist sehr groß, sehr viel größer als man gewöhnlich denkt.

Wir haben in Vorlesung I gehört, daß eine Pflanze aus einer normalerweise roten Primelrasse *P. sinensis rubra* weiße Blüten produziert, wenn man sie sehr warm kultiviert genau wie die Blüten einer weißen Rasse *P. sinensis alba*. Es ist also leicht möglich, ein Individuum der roten Rasse, das „eigentlich rot ist“, so zu modifizieren, daß es äußerlich nicht mehr von einem Individuum der weißen Rasse unterscheidbar ist.

Denkbar wäre es danach auch, daß es möglich wäre z. B. von *Bryonia dioica* ein Individuum, das „eigentlich“ weiblich ist, durch irgend welche Außeneinflüsse so zu modifizieren, daß es männlich wird. Diese nachträgliche Geschlechtsbestimmung wäre dann eine Modifizierung. So weiß man, daß weibliche *Melandrium*-Pflanzen, die von einem Brandpilz *(Ustilago Antherarum)* befallen sind, Antheren ausbilden, diese Antheren werden jedoch vom Pilz durchwuchert und bilden keinen Pollen aus. Vererbungsversuche mit epigam in dem Geschlecht umgeänderten Pflanzen oder Tieren hätten natürlich auf Grund der neueren in dieser Vorlesung auseinandergesetzten theoretischen Vorstellungen das größte Interesse. Eine „eigentlich“ weibliche, epigam aber in männlich

modifizierte Pflanze von *Bryonia dioica* müßte nach der Theorie nur weibliche Nachkommen geben, wenn man mit ihr eine gewöhnliche weibliche Pflanze befruchtet.

Eine nachträgliche — epigame — Veränderung des Geschlechtes könnte außer auf einer „Modifikation" natürlich auch einmal auf einer „Mutation" beruhen. Irgend etwas Näheres ist aber über alle diese Dinge noch nicht bekannt.

Um wieder etwas anderes handelt es sich bei der Frage, ob es möglich ist, durch bestimmte Beeinflussung der Sexualzellen — vor ihrer Vereinigung — d. h. progam, einen Einfluß auf das Geschlecht auszuüben.

Theoretisch scheint uns solche progame Beeinflussung des Geschlechts d. h. eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in verschiedener Weise möglich. Allein dadurch, daß im heterozygotischen Geschlecht die beiden verschiedenen (Männchen- und Weibchen-bestimmenden) Sexualzellen ungleich empfindlich gegen Schädigungen sein könnten, wäre die Möglichkeit gegeben, durch eine Art „Auslese" vor der Befruchtung zu bewirken, daß das eine Geschlecht in geringerer Zahl als normal erzeugt wird. Sicheres Tatsachenmaterial hierüber kennen wir aber noch nicht, so ungeheuer groß auch die Literatur über diese Frage ist. Hier diese wenig geklärten Fragen zu besprechen, würde viel zu weit führen, ich muß da auf die Fachliteratur, zunächst auf die Bücher von CORRENS-GOLDSCHMIDT und von MORGAN verweisen.

Dagegen sei hier, wenn auch nur kurz, auf die Beziehungen zwischen Parthenogenese und Geschlecht eingegangen, die vor allem bei der Geschlechtsvererbung vieler Insekten eine große Rolle spielen.

Wir haben, um gleich ein bestimmtes Beispiel zu wählen, bei der Honigbiene, *Apis mellifica*, die folgende eigentümliche Geschlechtsvererbung: Ein fortpflanzungsfähiges Weibchen, eine „Königin", wird einmal in ihrem Leben von einem Männchen, einer „Drohne", befruchtet. Das Sperma bleibt in einem eigenen Behälter im Leibe der Königin lange Zeit lebensfähig, und die Königin kann willkürlich ein von ihr abgelegtes Ei befruchtet werden lassen, oder aber auch unbefruchtet ablegen; Eier, die sie in „Königinnenzellen" und in „Arbeiterinnenzellen" ablegt, werden befruchtet, Eier dagegen, die sie in „Drohnenzellen" legt, werden von ihr nicht befruchtet. Aus den unbefruchteten Eiern entwickeln sich nur Männchen, d. h. Drohnen, aus den befruchteten Eiern entstehen nur Weibchen d. h. Königinnen und Arbeiterinnen.

Diese merkwürdige Entwicklung ist folgendermaßen zu verstehen: Die Weibchen sind bei den Bienen in ganz normaler Weise diploid und homogametisch, haben also, wenn wir die in den früheren Beispielen z. B. bei *Drosophila* gebrauchte Formulierung beibehalten, die Formel **XX**. Diese Weibchen erzeugen nur einerlei Art Eier, die alle nur einen einfachen Chromosomensatz und dementsprechend auch nur ein **X**-Chromosom enthalten. Diese Eier sind nun imstande, sich ohne Befruchtung „parthenogenetisch" zu entwickeln, und es entstehen auf diese Weise Bienen mit der haploiden Chromosomenzahl in ihren Körperzellen. Diese Tiere sind alle männlich (Drohnen). Diese Männchen können, weil sie haploid sind, ohne Reduktionsteilung ebenfalls nur einerlei Art von Sexualzellen, die alle auch **X** enthalten, ausbilden. Aus Eizellen, die durch solche **X**-Spermatozoiden befruchtet werden, entstehen wieder diploide **XX**-Tiere d. h. die Weibchen (Königinnen und Arbeiterinnen).

Der Umstand, daß bei den Bienen die Männchen haploid sind, hat sehr eigenartige Folgen für den Erbgang bei Kreuzungen verschiedener Bienenrassen. Jede in **n** Faktoren heterozygotische Königin wird 2^n verschiedene Kategorien von Drohnen erzeugen. Die Drohnen sind ja gewissermaßen nur „personifizierte" Sexualzellen.

Noch sehr viel verwickelter sind die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Geschlechtsvererbung bei andern Insekten, z. B. bei den Blattläusen, Schildläusen, Rotatorien u. a., wo besonders mit *Hydatina senta* sehr viel experimentiert worden ist, ferner bei *Daphnia* usw. Aber auch auf diese Fragen, die eine viel größere Wichtigkeit für die Fortpflanzungsphysiologie als für die Vererbungslehre haben, kann ich hier nicht näher eingehen. Sie finden eine Anleitung zum Studium der ungeheuer großen Fachliteratur hierüber in den schon mehrfach genannten Büchern von CORRENS-GOLDSCHMIDT und von MORGAN.

Im Anschluß an diese Vorlesung über die Vererbung des Geschlechts sei noch mitgeteilt, daß wir Fälle kennen, wo die Art, wie in Heterozygoten ein Faktor sich äußert, durch das Geschlecht beeinflußt wird, wo also, um einmal diesen Ausdruck zu gebrauchen, die „Dominanz eines Merkmales" in den beiden Geschlechtern verschieden ist.

Von Schafen gibt es Rassen, welche in beiden Geschlechtern hornlos sind, und andere Rassen, bei welchen beide Geschlechter Hörner tragen. Eine Kreuzung zwischen den beiden Rassen, die WOOD ausgeführt hat, gab eigentümliche Verhältnisse. Er kreuzte ein weibliches, Hörner tragendes Schaf aus der in beiden Geschlechtern gehörnten Dorset-Rasse mit einem hornlosen Widder aus der in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolk-Rasse. Ferner führte er auch die reziproke Kreuzung, Suffolk-Schaf × Dorset-Widder aus. F_1 der beiden Kreuzungen bestand aus gehörnten Männchen und hornlosen Weibchen. Wir haben also die eigentümliche Erscheinung, daß in F_1 die Hörner im

männlichen Geschlecht dominieren, im weiblichen rezessiv sind. Die F_2-Generation, die durch die Paarung dieser F_1-Tiere untereinander erzielt wurde, bestand dann aus **drei** Teilen gehörnten: **einem** Teil hornlosen Männchen und **einem** Teil gehörnten: **drei** Teilen hornlosen Weibchen, wie auf Grund der Spaltungsgesetze zu erwarten war.

Wie fast alle Vererbungsversuche mit höheren Tieren ist freilich auch dieser Versuch in sehr kleinem Maßstabe ausgeführt worden, so daß die Resultate nicht absolut sicher sind, manches spricht dafür, daß es sich doch um eine wesentlich kompliziertere Sachlage handelt, vor allem könnte auch hier ein Fall von geschlechtsgekoppelter Vererbung vorliegen.

Ganz analoge Fälle von ungleicher Dominanz sind auch sonst bekannt. Sehr anschaulich ist ein Fall von Vererbung der Haarfarbe bei Katzen, über den DONCASTER berichtet hat. Kreuzt man eine homozygotisch schwarze Katze mit einer homozygotisch gelben, so sind die F_1-Männchen gelb, die F_1-Weibchen aber schwarz-gelb gescheckt, haben eine Färbung, wie man sie oft bei Meerschweinchen findet. Es dominiert also im männlichen Geschlecht gelb über schwarz, im weiblichen Geschlecht dagegen zeigen die Heterozygoten diese eigenartige neue Färbung. In F_2 erhält man eine ganz regelrechte Spaltung und auch hier sind wieder die weiblichen Heterozygoten gescheckt, die männlichen einfarbig gelb.

Aber auch dieser Fall könnte vielleicht anders, auch als Geschlechtskoppelung, zu verstehen sein.

Vorlesung XI

Die Grenzen der Gültigkeit der Mendelschen Spaltungsgesetze. — Fälle nicht mendelnder Vererbung bei Rassenkreuzungen.

In der ersten Zeit nach der Wiederentdeckung der MENDELschen Spaltungsgesetze der Bastarde hat man geglaubt, daß sie nur ganz ausnahmsweise in Geltung seien, daß im allgemeinen die Vererbung von Rassenunterschieden nach ganz andern, unbekannten, Gesetzen erfolge. Je weiter die wissenschaftliche Arbeit fortgeschritten ist, desto mehr hat sich aber auch der Geltungsbereich der Spaltungsgesetze erweitert. Davon haben Ihnen ja wohl die letzten 10 Vorlesungen einen Begriff gegeben. Man kann heute eher die Frage stellen ob es überhaupt eine Vererbung von Sippenunterschieden gebe, die andern Gesetzen folge, und wenn es eine solche andere Vererbungsweise gebe, wo dann die

Grenzen der MENDEL-Gesetze seien, wo fange das eine an, wo höre das andere auf?

Die Antwort auf diese Frage haben wir in der Vorlesung IX über die Faktorenkoppelung und über die cytologischen Grundlagen der MENDEL-Spaltung schon gehört.

Nach den MENDELschen Gesetzen werden alle diejenigen Sippenunterschiede vererbt, deren idioplasmatische Grundlage eine Verschiedenheit im Bau zweier homologer Chromosomen ist. Sippenunterschiede, deren idioplasmatische Grundlage irgend wie anders, etwa im Bau der Centrosomen, im Protoplasma oder sonst wie bedingt sind, können nicht mendeln. Ebenso werden wir keine Vererbung nach den Spaltungsgesetzen erwarten dürfen, wenn wir Sippen kreuzen, die so große Unterschiede im Kernbau aufweisen, daß der ganze verwickelte Apparat des Chromosomenaustausches und der Reduktionsteilung nicht mehr normal arbeitet.

Von Sippenunterschieden, die nicht mendeln, weil sie nicht auf Unterschieden im Bau der Chromomeren, sondern auf andern idioplasmatischen Verschiedenheiten beruhen, kennen wir heute erst sehr wenige. Die übergroße Mehrzahl aller erblichen Unterschiede innerhalb einer „Art“ beruht wohl auf Verschiedenheiten einzelner Chromomere.

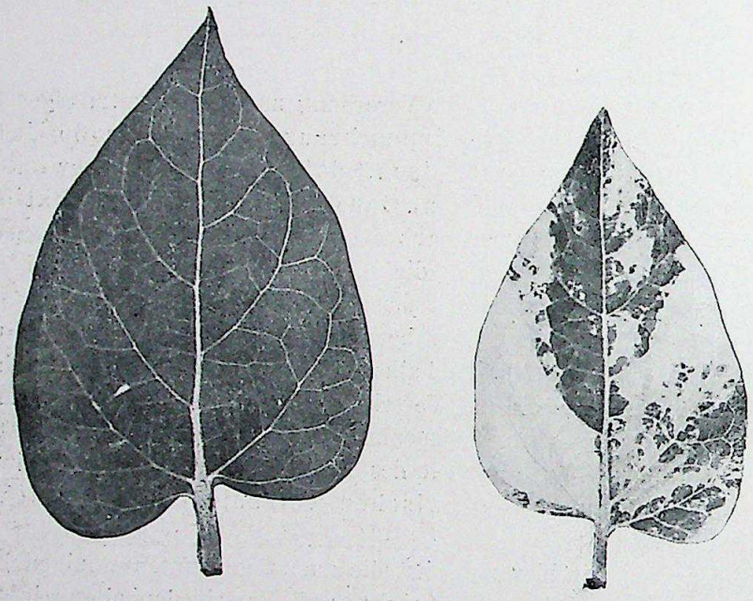
Dagegen stoßen wir auf Sippenunterschiede, die „nicht mendeln“, wegen zu großer Verschiedenheit des Kernbaus der gekreuzten Sippen, sobald wir Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten vornehmen.

Betrachten wir hier zunächst die zuerst genannten wenigen Fälle von Sippenunterschieden, die nicht auf Verschiedenheiten in den Chromomeren beruhen.

Das erste Beispiel davon hat CORRENS bei *Mirabilis*, einer viel kultivierten Gartenblume, gefunden.

Bei *Mirabilis Jalapa* gibt es eine Rasse *Mirabilis Jalapa albomaculata*, die statt normal grüner ganz unregelmäßig gelblich-weiß und grün gescheckte Blätter hat (Fig. 70b). Die einzelnen Pflanzen sind sehr ungleich stark bunt, die Blätter können grün mit weißen Fleckchen oder aber auch weiß mit grünen Fleckchen sein und dazwischen finden sich alle Übergänge. Es kommt ferner auch vor, daß einzelne Blätter dieser Rasse ganz grün und andere ganz gelblich-weiß sind. Typisch für die Rasse ist es ferner, daß sie vegetativ ganz erstaunlich inkonstant ist, es treten beständig Zweige auf, die ganz normal grün sind und es dann auch weiterhin dauernd bleiben, und ebenso treten auch entsprechende rein gelblich-weiße Zweige auf. Anatomisch beruht diese Buntblätterigkeit darauf, daß in den hellen Stellen die Chromatophoren

nicht grün sind, sondern mehr oder weniger stark ausgebleicht. Die Grenze zwischen grünen und weißen Flecken in den Blättern einer solchen bunten Pflanze ist keine scharfe, sondern eine ganz allmähliche, die Zellen an der Grenze können blaßgrüne Chromatophoren haben, und auch innerhalb einer Zelle kann die Farbe der verschiedenen Chromatophoren ungleich sein. Rein grüne Äste an einer solchen Pflanze bleiben, wie eben schon gesagt, für gewöhnlich weiterhin dauernd grün, rein weiße dauernd weiß.



a b

Fig. 71. Blätter von *Mirabilis Jalapa* (a) und *M. J. albomaculata* (b) nach CORRENS.

Ebenso unregelmäßig wie das vegetative Verhalten dieser Pflanzen ist auch ihre Erblichkeit. Grüne Äste haben im allgemeinen rein grüne, auch weiterhin konstant grün bleibende Deszendenz. Weiße Äste geben nur weiße, bald verhungernde Keimpflanzen. Die Blüten auf den bunten Ästen geben teils gelblich-weiße, teils grüne, teils gescheckte Keimpflanzen. Lebensfähig sind nur die grünen und die gescheckten Keimlinge, aber letztere auch nur von einem gewissen minimalen Chlorophyllgehalt an. Die grünen Keimpflanzen aus der Nachkommenschaft von gescheckten Ästen dieser *albomaculata*-Pflanzen bleiben grün und haben auch weiterhin eine grüne Deszendenz.

Die Zahl der grünen, gescheckten und der mehr oder weniger rein weißen Nachkommen aus einer Blüte ist sehr verschieden, je nachdem ob die Blüte auf einem stark oder schwach weiß gescheckten Aste aufsitzt.

Sehr eigenartig ist das Verhalten dieser Buntblätterigkeit bei Kreuzungen. Es zeigt sich nämlich, daß eine Vererbung nur durch die Mutter erfolgt. Die Versuche von CORRENS ergaben folgendes: Bestäubt man eine Blüte auf einem weißen Ast, oder eine, die an einer ganz weißen Stelle eines gescheckten Astes aufsitzt, mit Blütenstaub von einer normalen grünen Pflanze, so bekommt man nur weiße bald sterbende Keimlinge.

Die reziproke Kreuzung aber, d. h. Blüte einer grünen Pflanze bestäubt mit Pollen von einem weißen Ast der bunten Pflanze gibt nur grüne Deszendenten, die sich zwar in allen anderen Merkmalen (z. B. in der Blütenfarbe usw.) als Bastarde erweisen, die aber wiederum in Hinsicht auf dieses *albomaculata*-Merkmal rein nach der — hier grünen — Mutter schlagen, ebenso wie in der reziproken Kreuzung die Keimlinge ja auch alle nach der — dort weißen — Mutter geschlagen hatten. Diese grünen Bastarde aus der Kreuzung grün × weiß bleiben auch in weiteren Generationen völlig konstant grün.



Fig. 72. *Albomaculata*-Pflanze von *Antirrh. majus.*

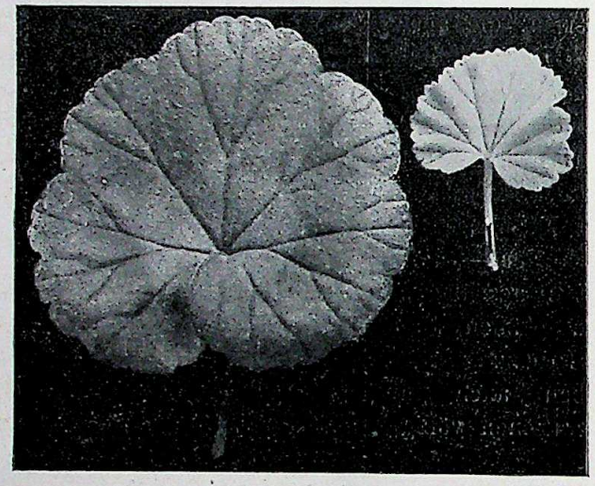
Weitere Versuche zeigten alle in entsprechender Weise, daß die *albomaculata*-Eigenschaft immer nur durch die Mutter vererbt wird. So gibt eine Blüte auf einem gescheckten Aste bei Selbstbefruchtung grüne, gescheckte und weiße Nachkommen, und genau die gleiche Deszendenz geben entsprechende Blüten, die man mit Pollen von einem weißen Aste oder die man mit Pollen von einer rein grünen Pflanze bestäubt.

Wir haben hier demnach ein Merkmal vor uns, das nur durch die Eizelle übertragen wird und das ferner auch nicht spaltet. Außerdem wird aber dieses Merkmal in sehr unregelmäßiger, ganz ungleicher Weise durch die verschiedenen Blüten ein und desselben Individuums vererbt.

Vollkommen analoge *albomaculata*-Sippen mit genau der gleichen Vererbungsweise kommen auch bei *Antirrhinum* (Fig. 72), *Primula sinensis* und bei sehr vielen anderen Pflanzen vor.

Einen zweiten Rassenunterschied, der nach einer anderen Gesetzmäßigkeit vererbt wird, habe ich selbst bei *Pelargonium zonale*, der bekannten Zierpflanze, gefunden.

Es gibt von vielen Pflanzen Rassen, welche rein weißblätterig sind, z. B. bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und anderen. Diese Rassen spalten, gekreuzt mit grünen Rassen, ganz regelrecht auf. F_1 ist grün, F_2 besteht zu $^3/_4$ aus grünen und zu $^1/_4$ aus weißen Pflanzen. Ganz anders ist nun aber die Erblichkeit bei einer von mir untersuchten rein weißen Sippe von *Pelargonium* (Fig. 73 b). In sich ist auch diese Sippe völlig konstant, Sämlinge sind immer rein weißblätterig, und

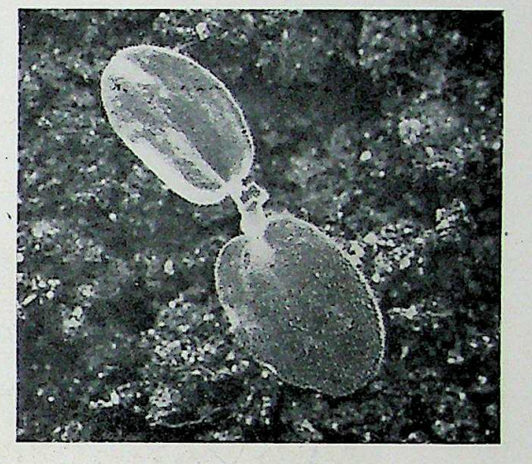


a b

Fig. 73. Blätter einer grünen (a) und einer weißen (b) Sippe von *Pelargonium zonale*.

ebenso ist sie auch ganz konstant bei vegetativer Vermehrung (durch Aufpfropfen weißer Zweige auf grüne Pflanzen, auf deren Kosten die weißen Zweige dann leben). Kreuzungen zwischen der weißen und einer konstant grünen Sippe geben in beiden reziproken Wegen Sämlinge, die in sehr sonderbarer Weise mosaikartig aus grünen und weißen Komplexen zusammengesetzt sind. Vergl. Fig. 74 und 75 (obere Reihe). Im einzelnen sind diese Pflanzen sehr verschieden. Von Pflanzen, die äußerlich betrachtet ganz weiß aussehen und nur bei genauem Zusehen einen oder einige grüne Fleckchen zeigen, bis zu grünen mit nur ganz vereinzelten weißen Fleckchen finden sich alle Zwischenstadien. Einzelne Pflanzen sind anscheinend ganz weiß, einzelne anscheinend ganz grün, aber sehr wahrscheinlich sind dies nur extreme Fälle, wo die anders gefärbten Zellenkomplexe so klein sind, daß sie nur bei

mikroskopischer Durchmusterung gefunden werden könnten. Diese mosaikartig zusammengesetzten Pflänzchen zeigen nun eine sehr eigenartige Weiterentwickelung, die ganz verschieden ist, je nach der Beschaffenheit der Stelle, aus welcher der Vegetationskegel sich entwickelt.



Sitzt der Vegetationskegel in einem grünen Mosaikstück, so geht daraus eine weiterhin rein grüne Pflanze hervor, die dann auch nur grüne Deszendenz hat (Fig. 75 a).

Sitzt der Vegetationskegel in einem weißen Mosaikstück, so geht daraus eine rein weiße Pflanze hervor, Fig. 75 c und Fig. 76, die rasch Hungers stirbt, wenn man sie nicht auf eine grüne Pflanze aufpfropft.

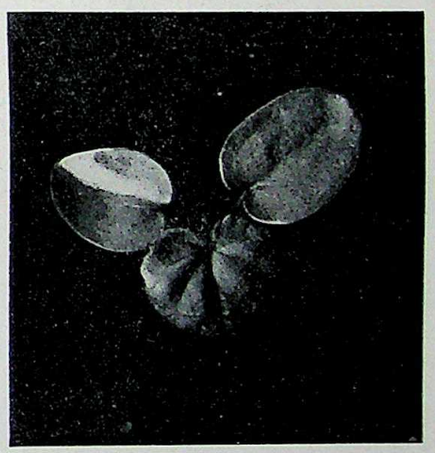


Fig. 74. Keimpflanzen von Bastarden zwischen einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium zonale*.

Sitzt endlich der Vegetationskegel gerade auf der Grenze eines grünen und eines weißen Mosaikstückes, so geht daraus eine Pflanze hervor, die auf der einen Seite weiß, auf der anderen grün ist (Fig. 75 b u. 77). Die Blätter, die auf der weißen Seite entstehen, sind rein weiß, die auf der grünen Seite entstehenden rein grün, und Blätter, die auf der Grenze aufsitzen, sind halb grün, halb weiß. Diese Pflanzen haben offenbar einen auf der einen Seite grünen, auf der anderen Seite weißen Vegetationskegel, sie sind „Sektorialchimären“ [1]), wie der Terminus technicus heißt. Zweige, die auf einer solchen längsgeteilten Sektorialchimäre im grünen Teil

[1]) Der Name „Chimäre“ ist von H. Winkler vorgeschlagen worden für Pflanzen, deren Vegetationspunkt zum Teil aus Zellen einer, zum Teil aus Zellen einer anderen Sippe besteht.

entstehen, sind rein und konstant grünblätterig, Zweige, die im weißen Teil entstehen, sind rein und konstant weißblätterig.

Wir haben also den sonderbaren Fall, daß schon in der F_1-Pflanze, im Bastard selbst, vegetativ eine Aufspaltung erfolgt, die Bastardpflanze selber erweist sich als zusammengesetzt aus grünen und aus weißen Mosaikstücken.

Diese vegetative Aufspaltung betrifft aber **nur die Blattfarbe,** wenn man nämlich eine weißblätterige Sippe und eine grünblätterige Sippe verwendet, die sich abgesehen von der Blattfarbe auch

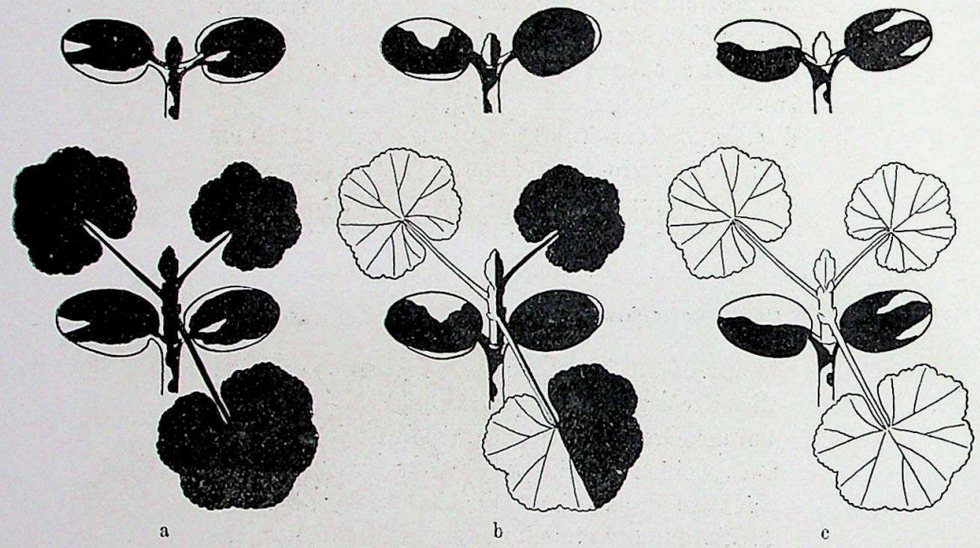


Fig. 75. Keimpflanzen von Bastarden zwischen einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium* (Schema).

in anderen Merkmalen unterscheiden, etwa in der Blütenfarbe, dann mendeln die anderen Merkmale ganz regelrecht. Kreuzen wir eine weißblätterige rotblühende Rasse mit einer grünblätterigen weißblühenden Rasse, dann sind die Bastarde hinsichtlich der Blattfarbe mosaikartig zusammengesetzt, wie eben beschrieben, aber hinsichtlich der Blütenfarbe sind sie mendelnde Bastarde. sie haben blaßrote Blüten. Eine grün-weiße Sektorialchimäre, die aus einer solchen Bastardpflanze hervorgegangen ist, hat im weißen Teil sowohl wie im grünen blaßrote Blüten, und wenn man aus den Blüten des grünen Teiles durch Selbstbefruchtung Samen gewinnt, so bekommt man daraus eine F_2-Generation, die hinsichtlich der Blütenfarbe in rotblühende und weißblühende Pflanzen aufmendelt!

Es gibt ferner bei *Pelargonium* auch **mendelnde** Rassen, die sich durch die Blattfarbe unterscheiden, z. B. gibt es eine gelbblätterige

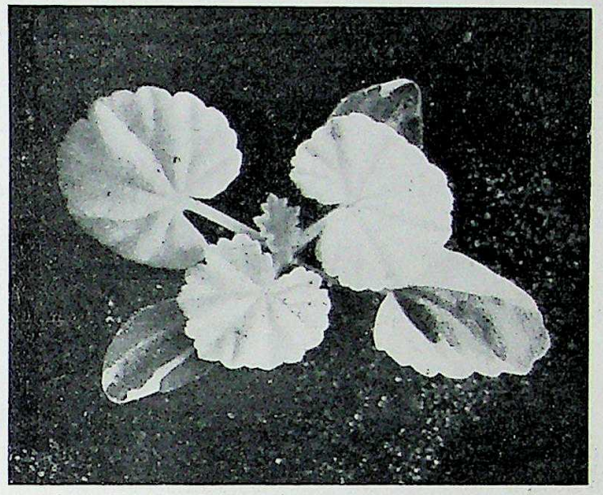


Fig. 76. Rein weißblätterige, aus einem Mosaiksämling entstandene junge *Pelargonium*-Pflanze.

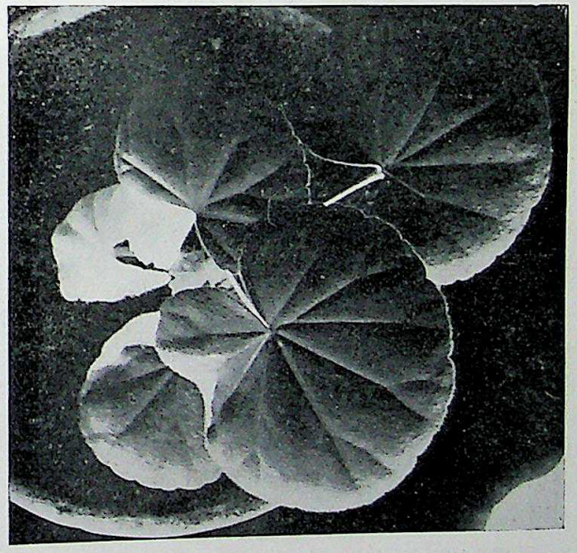


Fig. 77. Grün-weiße Sektorialchimäre, entstanden aus einem Mosaiksämling nach dem Typus von Fig. 74 b. — Bei a ein ganz in dem weißen Sektor inseriertes rein weißes Blatt.

(heterozygotisch aureafarbige) Rasse, die der früher (S. 150) beschriebenen *Antirrhinum*-Rasse völlig homolog ist. Homozygotisch gelb-

blätterige Pflanzen sind auch hier für sich allein nicht lebensfähig, und die aureafarbigen Bastarde zwischen einer gelben und einer grünen Rasse mendeln bei Selbstbefruchtung auf in $^1/_4$ homozygotische gelbe bald sterbende, $^2/_4$ heterozygotische aureafarbige und $^1/_4$ homozygotische grüne Pflanzen. Kreuzt man eine Aureapflanze mit einer grünen, so bekommt man ganz der Regel nach (vergl. S. 150) 50 % grüne und 50 % aureablätterige Pflanzen.

Man kann auch eine Kreuzung vornehmen zwischen der eben beschriebenen weißen, nicht mendelnden Sippe und einer Aureapflanze. Man bekommt dann 50 % Pflanzen, die weiß-aurea Mosaikpflanzen, und 50 %, die weiß-grün Mosaikpflanzen sind. Daraus folgt, daß die weiße Sippe den mendelnden Grünfaktor enthält und daß dieser Faktor für Grün **mendelt**, ungestört durch die sonderbare Mosaikspaltung[1]).

Über eine dritte Kategorie von Buntblätterigkeit bei Pflanzen, die ebenfalls keine Mendelsche Vererbung zeigt, hat IKENO berichtet. Es gibt auch vom spanischen Pfeffer, *Capsicum annuum*, eine buntblätterige Sippe. Hier besteht aber die Nachkommenschaft einer selbstbefruchteten bunten Pflanze nur aus bunten Sämlingen. Rein grüne oder rein weiße Sämlinge wie bei den eben genannten Fällen von *Mirabilis* oder *Antirrhinum* treten hier nicht auf. Ferner ist für diese *Capsicum*-Sippe bezeichnend, daß die Kreuzung grün ♀ × bunt ♂ und ebenso auch die Kreuzung bunt ♀ × grün ♂ nur bunte Sämlinge gibt und daß in F_2 keine Spaltung erfolgt, sondern daß alle F_2-Pflanzen ebenfalls bunt sind.

Über eine vierte ebenfalls nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbte Kategorie von Buntblätterigkeit hat erst kürzlich WINGE wichtige Beobachtungen veröffentlicht. WINGE fand, daß eine buntblätterige als Zierpflanze viel angebaute Sippe von *Humulus japonicus*, dem japanischen Hopfen, ähnlich wie das buntblätterige *Capsicum* IKENOS bei Selbstbefruchtung nur bunte, aber keine rein grüne oder rein weiße Sämlinge gab, daß aber ähnlich wie bei den vorhin genannten bunten Sippen von *Mirabilis* und *Antirrhinum* eine Vererbung nur durch die Mutter erfolgt, also bunt ♀ × grün ♂ gibt bunte weiterhin auch in F_2 konstant bunte Sämlinge, grün ♀ × bunt ♂ gibt grüne, auch in den weiteren Generationen grün bleibende Nachkommenschaft.

Man kann diese vier Arten von nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbter Buntblätterigkeit nach zwei Einteilungsgrundsätzen zusammenfassen, einmal danach, ob die Vererbung nur durch die Eizellen oder aber ob sie durch die beiderlei Geschlechtszellen erfolgt und zweitens

[1]) Eigene anderweitig nicht veröffentlichte Versuche.

danach, ob in der Nachkommenschaft einer bunten Pflanze neben bunten immer auch ganz farblose und ganz grüne Sämlinge auftreten oder ob alle Sämlinge bunt sind.

Wir haben also:

Ia. Vererbung nur durch die Eizelle, nur bunte Sämlinge (*Humulus*).

Ib. „ „ „ „ „ bunte, weiße und grüne Sämlinge (*Mirabilis, Antirrhinum* u. a).

IIa. Vererbung durch beiderlei Geschlechtszellen, nur bunte Sämlinge (*Capsicum*).

IIb. Vererbung durch beiderlei Geschlechtszellen, bunte, weiße und grüne Sämlinge (*Pelargonium*).

Es ist nicht leicht, sich eine theoretische Vorstellung zu machen über die cytologischen Grundlagen des sehr verschiedenen Erbganges der Buntblätterigkeit dieser vier Kategorien.

Eine Hypothese, für die manches spricht, hat in Ausgestaltung von CORRENS und mir schon früher ausgesprochener Hypothesen kürzlich WINGE aufgestellt, sie sei hier kurz mitgeteilt:

Daß in den Chromatophoren normale grüne Farbe gebildet wird, hängt zunächst ab vom Vorhandensein bestimmter in den Chromomeren lokalisierter „Erbfaktoren". Auf derartigen Erbfaktoren beruhen die sehr zahlreichen heute schon bekannten regelrecht nach den Spaltungsgesetzen vererbten Buntblätterigkeiten.

Die Ausbildung normaler grüner Chromatophoren hat aber ferner auch gewisse außerhalb des Zellkerns, also irgendwo im Cytoplasma lokalisierte idioplasmatische Voraussetzungen.

Wenn man nun die Annahme macht, daß bei einer Gruppe von Pflanzen (zu der z. B. *Antirrhinum* und *Primula sinensis* gehört) Cytoplasma durch die männlichen Sexualzellen nicht übertragen wird, daß dagegen bei einer anderen Gruppe von Pflanzen, zu der *Pelargonium* gehört, Cytoplasma auch durch die männlichen Sexualzellen bei der Befruchtung in die Eizelle gelangt, so ergibt sich die Erklärung für die vorhin unter **1** genannte Gruppierung der Buntblätterigkeiten. Wenn man ferner annimmt, daß die idioplasmatische Grundlage für nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbte Buntblätterigkeit entweder im Protoplasma oder aber in den Chromatophoren zu suchen sein kann, so ergibt sich die Erklärung für die unter **2** genannte Gruppierung: Idioplasmatische Unterschiede, die im Protoplasma lokalisiert sind, werden ohne vegetative Spaltung (d. h. in unserem Fall ohne Entstehung rein grüner oder rein weißer Keimlinge) vererbt *(Humulus. Capsicum)*, idioplasmatische Unterschiede, die in den Chromatophoren lokalisiert sind, werden mit einer vegetativen Spaltung *(Mirabilis, Pelargonium)* vererbt.

Ob diese theoretischen Vorstellungen aufrecht gehalten werden können, müssen weitere Versuche zeigen. Die ganze Theorie steht und fällt damit, ob sich zeigt, daß bei ein und derselben Pflanze nicht vielleicht eine Buntblätterigkeit nach Modus I (nur durch die Mutter) und eine andere nach Modus II (durch Eizelle und männliche Geschlechtszelle) vererbt wird. Finden sich z. B. buntblätterige *Pelargonium*-Sippen, die nach dem *Mirabilis*- (Ib) oder *Humulus*-Typ (Ia) vererbt werden, so ist die Theorie falsch.

Immerhin ist aber mit dem Studium der buntblätterigen Pflanzen ein guter Anfang für ein besseres Verständnis derjenigen Vererbungsvorgänge bei Rassenkreuzungen gemacht, bei denen die Spaltungsgesetze nicht gelten.

Die zweite Hauptgruppe von nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbten Rassenunterschieden innerhalb einer „Art", wobei das „Nichtspalten" wahrscheinlich darauf beruht, daß der ganze Apparat des Chromomerenaustausches nicht ungestört arbeitet, kennen wir bisher ebenfalls nur in beschränkter Zahl, aber daran, daß solche Fälle vorkommen, besteht kein Zweifel. So finden wir bei Kreuzungen von verschiedenen Rassen einer „Großart" in der Gattung *Veronica* (Ehrenpreis) und ebenso in der Gattung *Cucurbita* (Kürbis) nach den Untersuchungen von E. LEHMANN und von O. DRUDE ganz zweifellos Vererbungsvorgänge, die ganz denen entsprechen, die sonst bei Artkreuzungen so häufig gefunden werden. Wir wollen diese Fälle deshalb auch erst in der nächsten Vorlesung im Anschluß an eine Besprechung der Art-Bastarde näher betrachten.

Vorlesung XII

Speziesbastarde. — Pseudogamie.

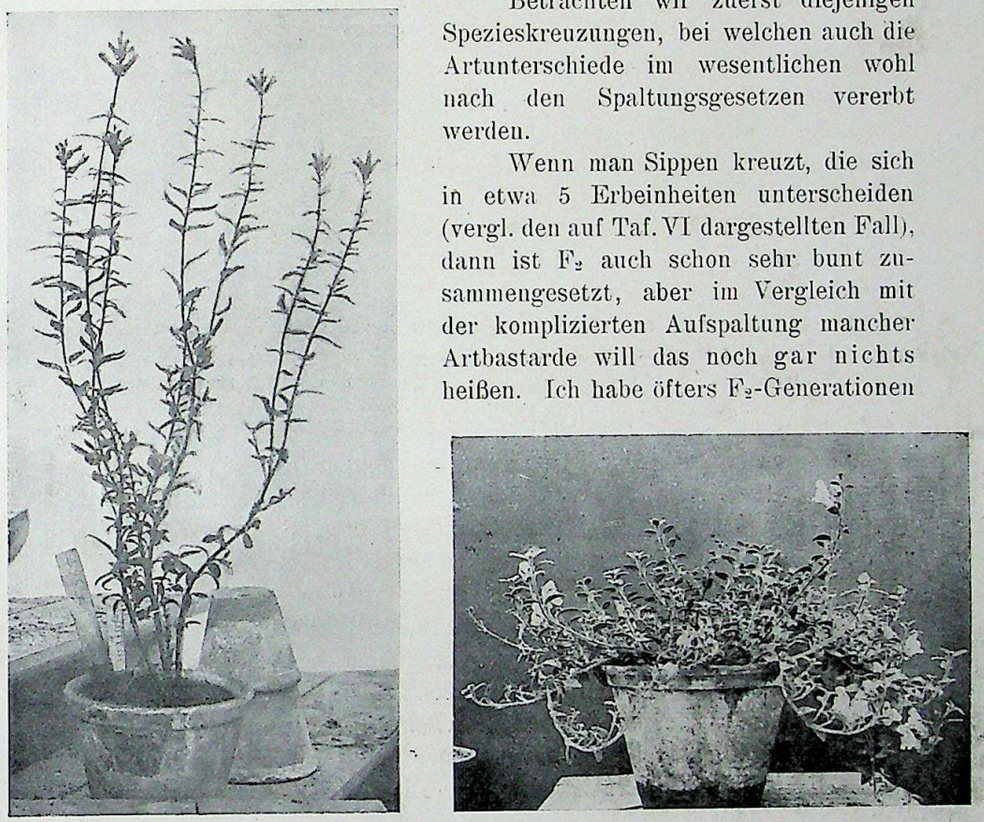
Vererbung nach andern Gesetzmäßigkeiten als den MENDELschen finden wir in großem Umfange bei der Kreuzung von verschiedenen „Arten". Damit soll aber etwa nicht gesagt sein, daß wir bei Speziskreuzungen überhaupt keine Vererbung nach den Spaltungsgesetzen finden.

Es gibt jedenfalls Arten, die bei Kreuzungen zunächst in F_1 eine Kompromißbildung ergeben, und die dann in F_2 in ganz ungemein komplizierter Weise aufspalten. Freilich ist in allen bisher untersuchten Fällen die Spaltung so kompliziert, es liegen so viele Erbfaktoren vor, daß eine vollständide zahlenmäßige Analyse noch nicht möglich war.

In anderen Fällen von Speziskreuzungen finden wir aber völlig abweichende Vererbungserscheinungen, besonders ein anderes Verhalten der F_2-Generationen, und in einer dritten Kategorie von Fällen entstehen zwar noch F_1-Bastarde, aber diese sind ganz oder teilweise steril, d. h. nicht fortpflanzungsfähig.

Betrachten wir zuerst diejenigen Speziskreuzungen, bei welchen auch die Artunterschiede im wesentlichen wohl nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden.

Wenn man Sippen kreuzt, die sich in etwa 5 Erbeinheiten unterscheiden (vergl. den auf Taf. VI dargestellten Fall), dann ist F_2 auch schon sehr bunt zusammengesetzt, aber im Vergleich mit der komplizierten Aufspaltung mancher Artbastarde will das noch gar nichts heißen. Ich habe öfters F_2-Generationen



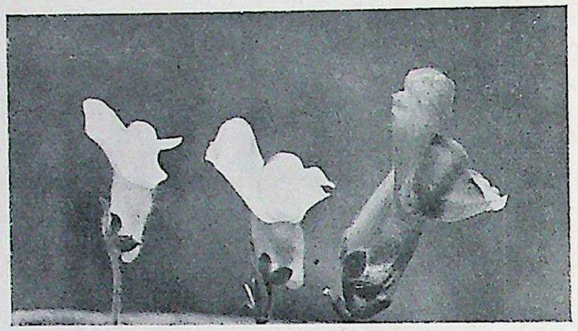
a b

Fig. 78. Habitusbilder von *Antirrhinum majus* (a) und *A. molle* (b).

von Artkreuzungen beobachtet, wo es nicht möglich war, unter hunderten von Pflanzen auch nur zwei zu finden, die sicher einander einigermaßen gleich waren, in ein und dieselbe Kategorie gehören konnten. Dabei bleiben die in F_2 auftretenden verschiedenen Typen nicht bloß innerhalb der Grenze der beiden gekreuzten Elternformen, sondern sehr häufig gehen sie weit darüber hinaus.

Betrachten wir einmal eine Spezies-Kreuzung bei *Antirrhinum*. Es gibt in dieser Gattung morphologisch sehr stark verschiedene Arten,

die sich sehr leicht kreuzen lassen und völlig fertile Bastarde geben. Das gilt z. B. für die beiden Arten *A. majus* und *A. molle*. Diese letztere Art ist sehr deutlich von *A. majus* verschieden. Die Pflanze ist



a b c

Fig. 79. Blüten von *A. molle* (a), *A. majus* (c) und von deren Bastard (b). Man beachte: *A. molle* hat einen langen Blütenstiel, *A. majus* einen kurzen, der Bastard einen ungefähr intermediären, und ebenso ist in allen übrigen Merkmalen der Bastard ungefähr intermediär, so in Größe, in Form der Kelchzipfel usw.

stark verzweigt, die Stengel sind niederliegend, fast am Boden hinkriechend, die Blätter sind viel kleiner und rundlicher und Stengel und Blätter sind dicht graufilzig behaart. Die Blüten sind nur etwa $^1/_3$ so groß als bei *A. majus*. Eine Vorstellung vom Aussehen der beiden Arten mögen die Fig. 78 a und 79 a und c geben.



Fig. 80. F_1-Bastard zwischen *A. molle* und *A. majus* (Fig. 71).

Die F_1-Pflanzen sind ausgesprochene Kompromißbildungen zwischen den Eltern (vergl. Fig. 79 und 80). Die reziproken Kreuzungen *A. majus* × *A. molle* und *A. molle* × *A. majus* geben die gleichen Resultate.

Die verschiedenen F_1-Pflanzen sind einander zwar sehr ähnlich, aber nicht völlig gleich, das liegt, soviel ich heute übersehen kann, daran, daß die zu der Kreuzung verwendeten Individuen von *A. molle* nicht in jeder Hinsicht homozygotisch, sondern ziemlich kompliziert heterozygotisch sind. *A. molle* besteht, wie alle überhaupt untersuchten Pflanzen- oder Tier-„Spezies“ aus einer Unmenge kleinster Unterarten [1]), aber da *A. molle* sich immer nur durch Fremdbestäubung fortpflanzt [2]), sind die Unterarten bunt durcheinandergekreuzt. Die morphologischen Unterschiede zwischen diesen Unterarten sind nicht sehr groß, beeinflussen die Stärke der Behaarung, bedingen kleine Unterschiede in der Blütenfarbe, in der Größe der Blätter usw.

Die F_1-Pflanzen der Kreuzung *A. majus* × *A. molle* und *A. molle* × *A. majus* sind völlig fertil und zwar auch mit eigenen Pollen, so wie der *majus*-Elter. F_2 ist in jeder Hinsicht erstaunlich verschiedenartig. Das gilt für Wuchsform, für Blattform, für Behaarung, Blütengröße, Blütenform, ferner auch für physiologische Eigenschaften, wie Selbstfertilität, Brüchigkeit der Stengel usw.

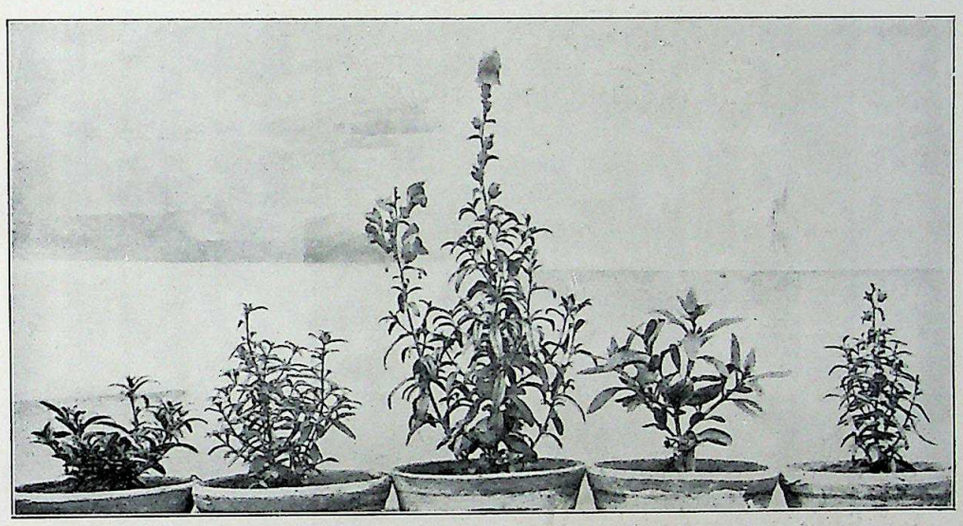


Fig. 81. Einige herausgegriffene Pflanzen aus F_2 der Kreuzung *A. majus* × *A. molle*. Sehr große Verschiedenheiten in Wuchs, Verzweigung, Blattgröße usw.

Einige verschiedene Wuchstypen aus einer solchen F_2-Generation stellt Fig. 81 dar, einige verschiedene Blütenformen Fig. 82 und 83. Besonders die Abb. 82 zeigt deutlich, wie sehr die Formenmannigfaltigkeit die Grenze der beiden Stammarten überschreitet. Blütenformen wie die in Fig. 82 g—m dargestellten kommen weder bei *A. majus* noch bei *A. molle*, ja sogar überhaupt bei keiner anderen *An-*

[1]) *A. „molle“* und *A. „glutinosum“*, die häufig als verschiedene Spezies bezeichnet werden, sind nur ganz künstlich gegeneinander abgrenzbar.

[2]) Die Spezies ist streng selbststeril. Bestäubung der Narben mit eigenen Pollen gibt nie Fruchtansatz. Wenn man gleichzeitig mit eigenen Pollen und mit Pollen ganz anderer Spezies bestäubt, bekommt man nur Bastarde.

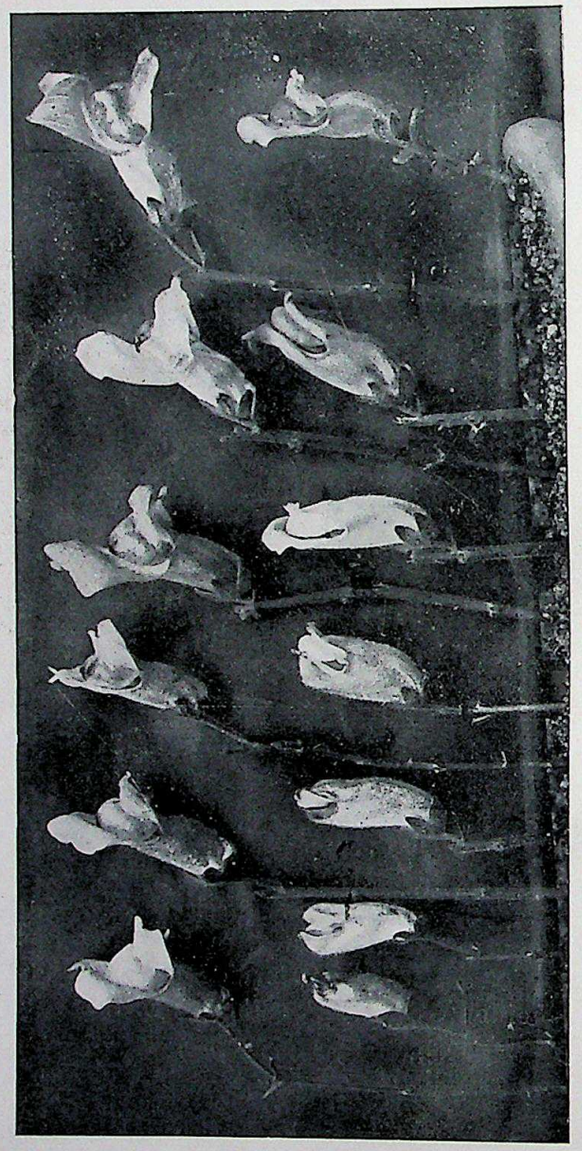


Fig. 82. Einige verschiedene Blütentypen aus F_2 der in Fig. 70 abgebildeten Kreuzung *A. majus* × *A. molle*. Jede Blüte ist von einer anderen Pflanze genommen. (Die Blüten ein und derselben Pflanze sind untereinander gleich.) Man sieht sehr schön, wie Blütenform und Stiellänge unabhängig mendeln. Die Länge des Blütenstiels hängt ferner hier sicher von mehreren Faktoren ab, die voneinander unabhängig sind, es treten kurze (d, e, m) und lange (a), sowie sehr verschieden lange, quasi intermediäre Stiele auf. Eine ungefähre Auszählung eines Beetes ergab, daß sehr kurze und sehr lange Blütenstiele selten vorkommen, mittellange aber viel häufiger. Danach liegen hier die Verhältnisse wohl ähnlich wie bei der S. 138 ff besprochenen Ohrlänge der Kaninchen.

tirrhinum-Spezies vor, und wir finden ähnliche Formen nur in ganz anderen *Scrophulariaceen*-**Gattungen.**

Die in Fig. 82 und 83 dargestellten verschiedenen Typen von Blütenformen sind längst nicht alle in einer solchen Generation vorkommende, und irgendwie scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Kategorien sind nicht erkennbar. Durchsucht man ein F_2-Beet genau, so ist es leicht, Individuen zu finden mit einer Blütenform, die z. B. ziemlich genau intermediär zwischen Fig. 82 k und 82 l ist usw.

Je nach der Beschaffenheit der für eine solche Kreuzung verwendeten Rasse von *A. majus* ist natürlich im einzelnen sowohl das Aussehen der F_1-Generation, als vor allem auch die Zusammensetzung der F_2-Generation sehr verschieden. Eine Kreuzung zwischen einer pelorischen Rasse von *A. majus* und *A. molle* ist in den Fig. 84 und 85 dargestellt. Die F_1-Pflanzen haben hier völlig normale Blüten, aber in F_2 mendeln hier nun neben allen den anderen Unterschieden in der Blütenform auch noch pelorische Blüten heraus, und zwar ziemlich genau die Hälfte aller F_2-Pflanzen hat radiär pelorische Blüten, die untereinander freilich in Größe, Farbe und in Einzelheiten der Form — Länge der Röhre z. B. — sehr ungleich sind.



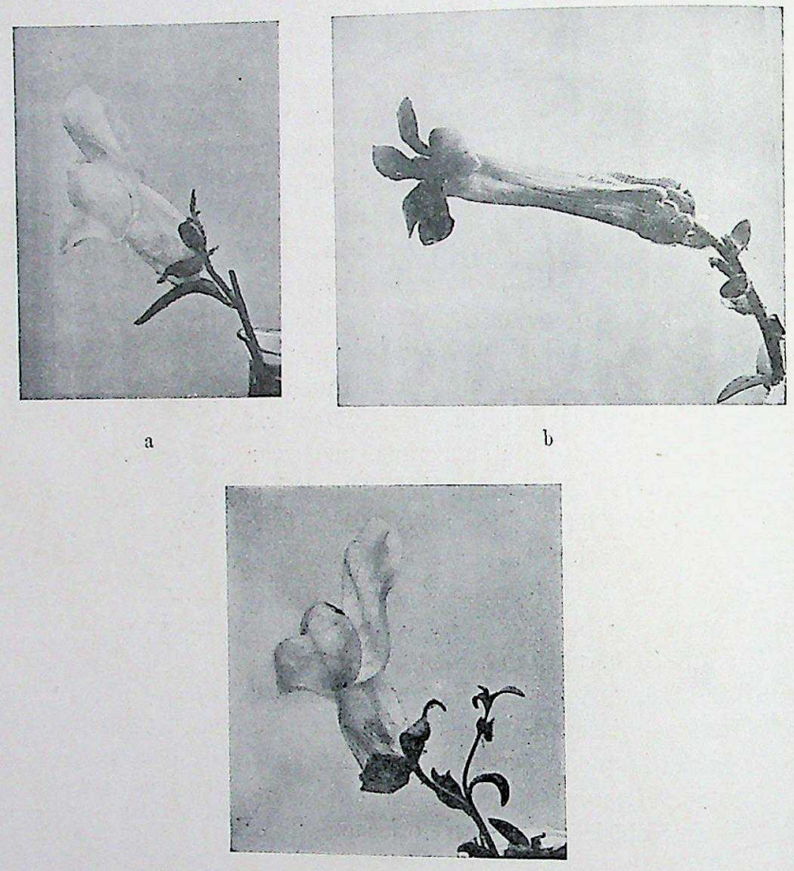
Fig. 83. Blüte einer Geschwisterpflanze von den in Fig. 81 abgebildeten. Sonderbare bartartige Fortsätze an der Unterlippe, die sonst bei keiner *Antirrhinum*-Spezies vorkommen.

Worauf es beruht, daß hier nicht, wie es theoretisch zu erwarten wäre, $^1/_4$ sondern $^1/_2$ aller F_2-Pflanzen pelorische Blüten hat, weiß ich noch nicht. Auch in den Versuchen LOTSYS mit dem gleichen Bastard hat sich diese sonderbare Spaltung hinsichtlich der pelorischen Form ergeben.

Man kann jedenfalls daraus in bezug auf den Faktor **E**, der normale Blütenform bedingt (vergl. Vorlesung VII) sehen, daß eine irgendwie komplizierte Mendelspaltung erfolgt. *A. molle* hat nach dem Ergebnis dieses Kreuzungsversuches ganz offenbar **EE** in seiner Erbformel.

Wenn man in ähnlicher Weise andere bekannte Faktoren von *A. majus* betrachtet, z. B. den Faktor **A** (der das eosinrot zu fuchsinrot macht), so findet man, daß dieser Faktor in dieser Artkreuzung regelrecht mendelt, und zwar ist offenbar *A. molle* **AA**. Wenn man eine **aa**-*majus*, d. h. eine eosinrote Pflanze mit *A. molle* kreuzt, dann haben die F_1-Pflanzen den fuchsinroten Ton, aber in F_2 spalten wieder ungefähr $^1/_4$ eosinrote Pflanzen heraus. Im einzelnen ist freilich die

Verteilung der Farbe in den Blumenblättern und die Zeichnung sehr verschieden, homogen gefärbt, picturatum, geadert usw., aber eben wenn wir nun den Farbenton betrachten, dann haben $^1/_4$ der Pflanzen den Farbenton, der für **aa** charakteristisch ist, also eosinrot, und $^3/_4$ der Pflanzen den für **Aa** und **AA** charakteristischen Farbenton des fuchsinrot.



a b c

Fig. 84. a Blüte von *A. molle*, b von einer pelorischen (cc) Rasse von *A. majus*, c Bastard zwischen a und b.

Man kann auf diese Weise für eine ganze Reihe von Faktoren, die für *A. majus* schon bekannt sind, feststellen, ob sie in *A. molle* enthalten sind oder nicht. Ich weiß, daß *A. molle* sicher **BBDDFFHEE** in seiner Formel hat, und es ist wohl nur eine Frage der Zeit, daß auf diese Weise eine Analyse der Spezies *A. molle* durchführbar ist. Aber freilich lange Zeit und sehr viele Arbeit wird eine solche Analyse kosten.

Interessant ist es, daß auch die Selbstfertilität nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird: *A. majus* ist selbstfertil, *A. molle* ist selbststeril, F_1 ist selbstfertil, und F_2 besteht aus selbstfertilen und selbststerilen Pflanzen ungefähr im Verhältnis **15 : 1**.

Ebenso wie der Artbastard *A. majus* × *A. molle* im wesentlichen aufspaltet, ebenso vererben sich auch die Unterschiede zwischen zahlreichen anderen von mir gekreuzten wilden *Antirrhinum*-Arten, so

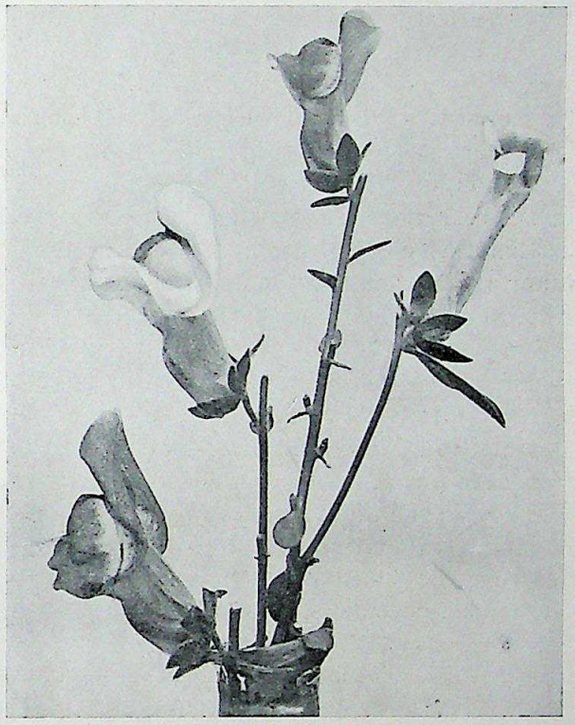


Fig. 85. Einige Blütentypen aus F_2 der in Fig. 73 abgebildeten Kreuzung. Ungefähr ein Viertel aller F_2-Pflanzen hat pelorische Blüten.

A. majus × *A. latifolium*, *A. majus* × *A. Ibanyezii*, *A. majus* × *A. sempervirens* usw. im wesentlichen nach den Spaltungsgesetzen.

Nicht spaltende Unterschiede zwischen den beiden Spezies werden sich wohl auch einige finden, aber eine größere Rolle spielen nicht spaltende Unterschiede nach meiner Erfahrung hier nicht und ebenso wenig auch in vielen anderen Spezies und Gattungen, mit denen ich eigene Erfahrung gesammelt habe, wie *Dianthus* (Nelken), *Aquilegia* (Akelei), *Melandrium* usw. So spaltet ferner wohl der Bastard *Mirabilis Jalapa* × *Mirabilis longiflora*, über den besonders CORRENS

experimentiert hat, nach allem, was man heute weiß, vollständig auf. Über sehr hübsche Beobachtungen, die zeigen, daß auch Bastarde zwischen *Lappa officinalis* und *L. tomentosa* (Kletten) sehr verwickelt aufspalten, hat HERIBERT-NILSSON berichtet. Und dem gleichen Autor verdanken wir sehr weit durchgeführte Analysen von Artbastarden in der Gattung *Salix* (Weide), die ebenfalls zeigen, daß hier die Artunterschiede auf nach den Spaltungsgesetzen vererbten Erbfaktoren beruhen.

Man hat zwar bisher in keinem einzigen Falle von solchen Artkreuzungen in F_2 Pflanzen gefunden, die völlig mit dem einen Elter übereinstimmen. Theoretisch ist ja zu erwarten, daß, wenn eine regelrechte Spaltung erfolgt, dann auch wieder neben vielen anderen Kombinationen von Merkmalen diejenigen Kombinationen herausmendeln, welche in den P_1-Pflanzen gegeben waren. Aber wenn eine Spaltung mit sehr vielen selbständig mendelnden Erbeinheiten vorliegt, dann ist natürlich die Zahl der in F_2 möglichen Neukombinationen eine ungeheuer große, und nur wenn man mit einem riesigen Material arbeitet, wird man erwarten können, daß auch alle diese möglichen Kombinationen im Versuche gefunden werden. Wenn wir nun annehmen, daß *A. majus* und *A. molle* sich in 20 Faktoren unterscheiden — welche Zahl wohl eher zu niedrig geschätzt ist als zu hoch — so werden in F_2 über eine Million Millionen Kombinationen möglich sein, und nur **eine** davon wäre genau die in dem einen Elter verkörperte! Daß man in F_2-Generationen nach Artkreuzungen die reinen Stammarten nicht wiederfindet, ist demnach durchaus nicht wunderbar. Pflanzen, die dem einen oder dem anderen Elter sehr ähnlich sind, findet man dagegen öfters. Z. B. aus der Kreuzung zwischen einem gelben *A. majus* und *A. molle* habe ich in F_2 Pflanzen bekommen, die ich anstandslos als reines *A. majus* hätte passieren lassen, wenn ich nicht ihre Herkunft gekannt hätte. Wie weit diese Pflanzen aber in F_3 konstant bleiben, ist eine andere, noch nicht entschiedene Frage.

Daß viele Speziesbastarde in F_2 ganz auffällig „inkonstant" sind, daß hier allerhand verschiedene Typen auftreten, welche verschiedenerlei Kombinationen der Merkmale der gekreuzten Arten verkörpern, ist übrigens auch schon früher manchen Botanikern aufgefallen. Ganz interessant sind in dieser Hinsicht heute noch Kreuzungsversuche zwischen *Linaria vulgaris* und *Linaria purpurea*, die anfangs der 60er Jahre des vergangenen Jahrhunderts der französische Botaniker NAUDIN angestellt hat. NAUDIN ist mit seinen Versuchen der Entdeckung der Spaltungsgesetze sehr nahe gekommen, er hat aber die Gesetzmäßigkeit nur „geahnt", für eine genaue Analyse waren diese Spezieskreuzungen viel zu kompliziert.

Aufspaltende Speziesbastarde von Pflanzen findet man gelegentlich auch in der Natur, so besonders häufig äußerst vielgestaltige Bestände von dem Bastard *Melandrium album* × *Melandrium rubrum*, der in manchen Alpentälern, wo sich die Verbreitungsgebiete der beiden Arten überschneiden, in großer Individuenzahl gefunden wird[1]).

Speziesbastarde aus dem Tierreich, von denen man mit ähnlicher Sicherheit wie von den eben genannten Löwenmaulbastarden sagen kann, daß sie höchst wahrscheinlich aufspalten, kennen wir heute erst in sehr beschränkter Zahl. Das liegt aber nur daran, daß noch sehr wenige Artkreuzungen bei Tieren genügend untersucht sind. Ganz interessant sind in dieser Hinsicht Untersuchungen von GERSCHLER über Artkreuzungen mit Fischen. Die F_1-Bastarde zwischen *Xiphophorus strigatus* und *Platypoecilius maculatus* sind analoge Kompromißbildungen wie die eben geschilderten Pflanzenbastarde (vergl. Fig. 86, 5, 6). Die F_1-Generation der Kreuzung *Platyp.* ♀ × *Xiph.* ♂ war in diesem Versuch nicht uniform, F_1 der reziproken Kreuzung war dagegen nahezu uniform. Ob das daran liegt, daß bei der ersten Kreuzung zwei stärker heterozygotische Tiere verwendet worden sind, ist unentschieden. In F_2 erfolgte eine sehr bunte Spaltung, von der die in Fig. 87 abgebildeten drei F_2-Männchen eine Vorstellung geben mögen.

Man findet nun in der Literatur ungemein häufig die Angabe, daß Kreuzungen zwischen verschiedenen Spezies eine ungefähr intermediäre F_1-Generation geben, die dann in allen späteren Generationen konstant bleibt. Diese Angabe ist aber in ihrer Verallgemeinerung sicher falsch, basiert nur auf ganz ungenügenden Beobachtungen. So soll die Kreuzung zwischen den beiden bei uns einheimischen wilden Nelkenarten *Dianthus Armeria* und *Dianthus deltoides* nach einer viel zitierten Angabe von GÄRTNER einen intermediären, weiterhin konstanten Bastard geben. Wenn man F_2 in wenigen, etwa 30—40 Individuen zieht, dann könnte man vielleicht zu einer derartigen Auffassung kommen, aber in Wirklichkeit erfolgt auch hier eine ganz regelrechte Spaltung.

Fig. 88 zeigt die beiden Stammarten und den F_1-Bastard. F_1 ist hier eine ganz ausgesprochene Kompromißbildung zwischen den beiden P_1-Arten, das zeigt besser als viele Worte ein Blick auf die Figuren. F_2 der Kreuzung besteht nach den Untersuchungen von G. WICHLER aus einer unübersehbaren Anzahl von verschiedenen Kombinationen zwischen den Merkmalen der Eltern. Blütenform, Blütenfarbe, Verzweigungstypus, der Winkel, in dem die Seitenzweige abgehen, Blattlänge, Blattbreite, Behaarung usw., alles spaltet unabhängig und ergibt

[1]) Z. B. bei Heiligenblut in Kärnthen.

eine so große Zahl von Neukombinationen, daß man durch Isolation einzelner Typen Dutzende von Arten fabrizieren könnte, wenn man wollte, die ebenso sehr voneinander verschieden sind wie eine

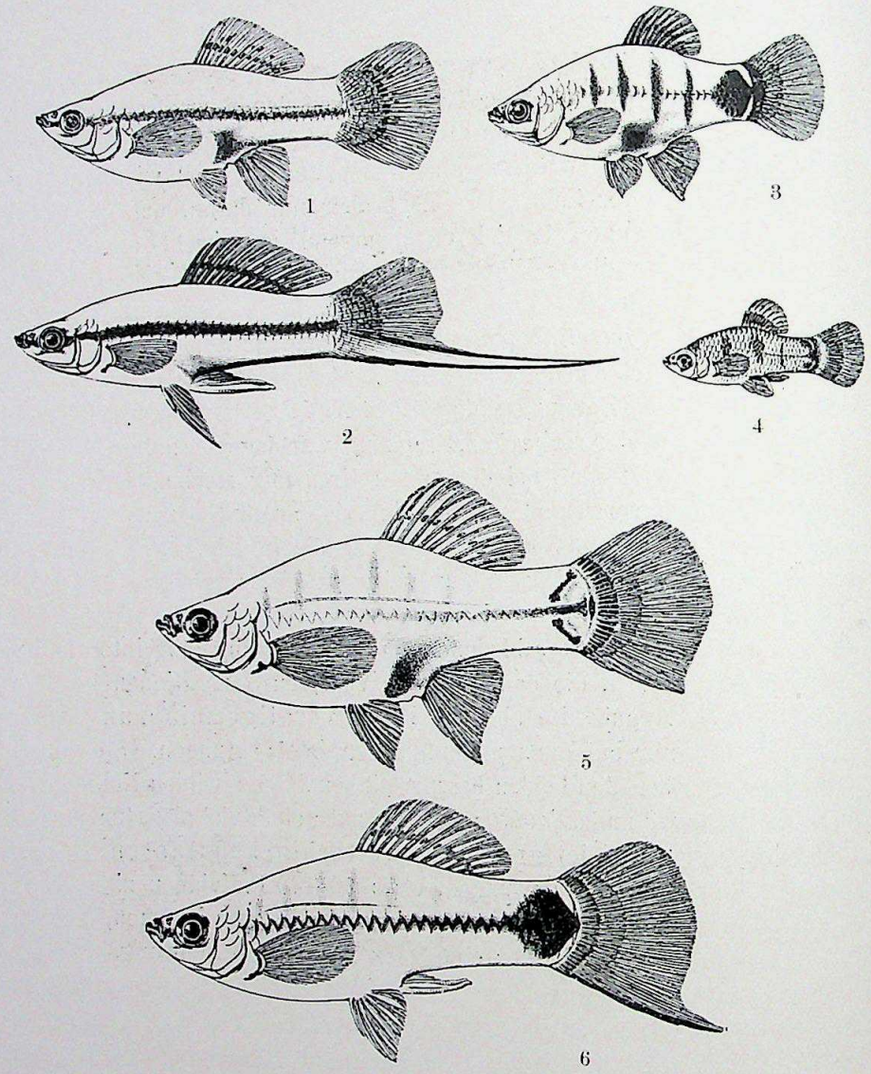


Fig. 86. 1 *Xiphophorus strigatus* ♀, 2 *Xiph. strig.* ♂, 3 *Platypoecilius maculatus* ♀, 4 *Pl. mac.* ♂, 5 F_1 ♀, 6 F_1 ♂ (nach Originalbildern von W. GERSCHLER).

ganze Reihe wilder „guter" *Dianthus*-Arten. Einige solche junge F_2-Pflanzen, verglichen mit P_1 und F_1 im gleichen Alter, zeigt Fig. 89. Ein ganzes Beet von F_2-Pflanzen zeigt Fig. 90. Die Blütenumrisse verschiedener F_2-Pflanzen zeigt Fig. 91 und in der Fig. 92

sind die Habitusbilder einiger herausgegriffener F_2-Pflanzen wiedergegeben. Freilich die übergroße Mehrzahl dieser in F_2 zu findenden Kombinationen sieht sehr ähnlich aus wie die F_1-Pflanzen, und wenn man F_2 in geringer Individuenzahl zieht, gewinnt man leicht

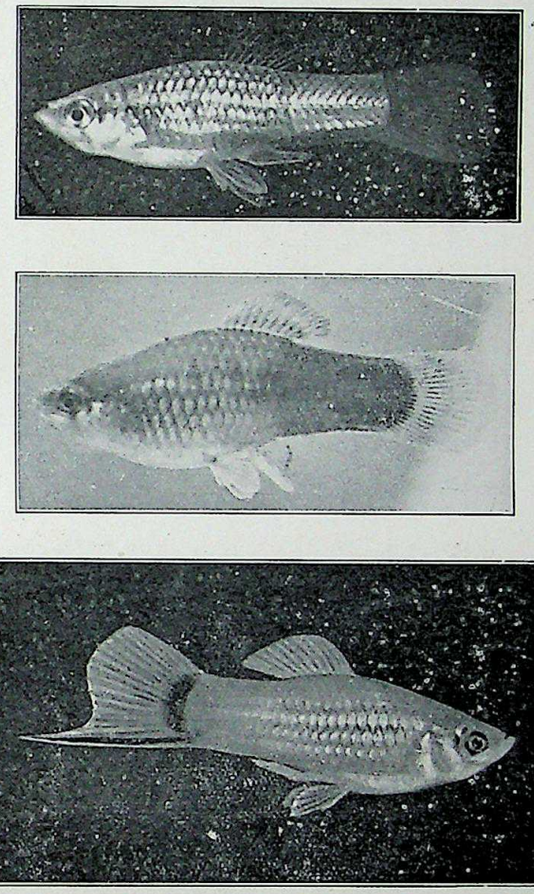
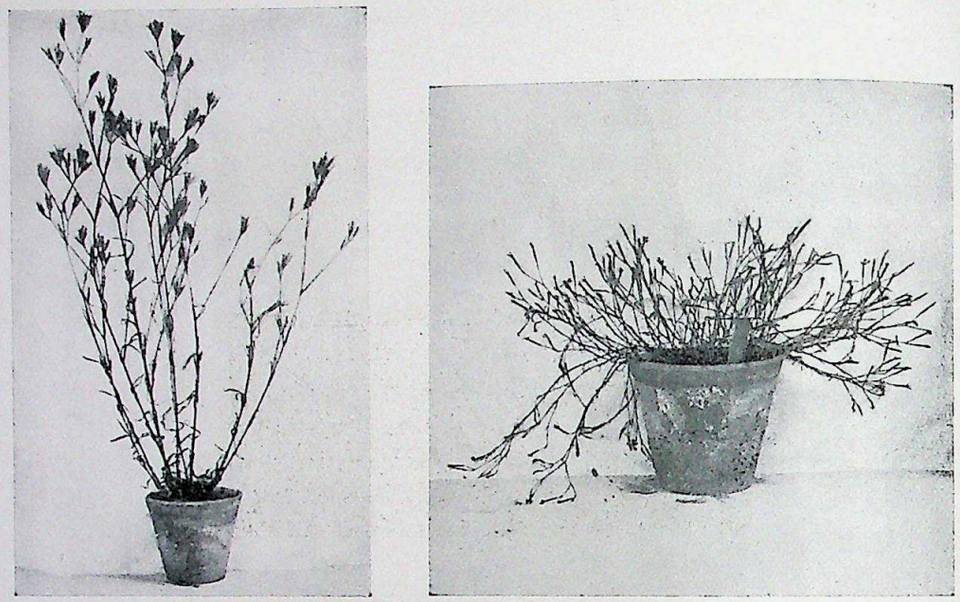


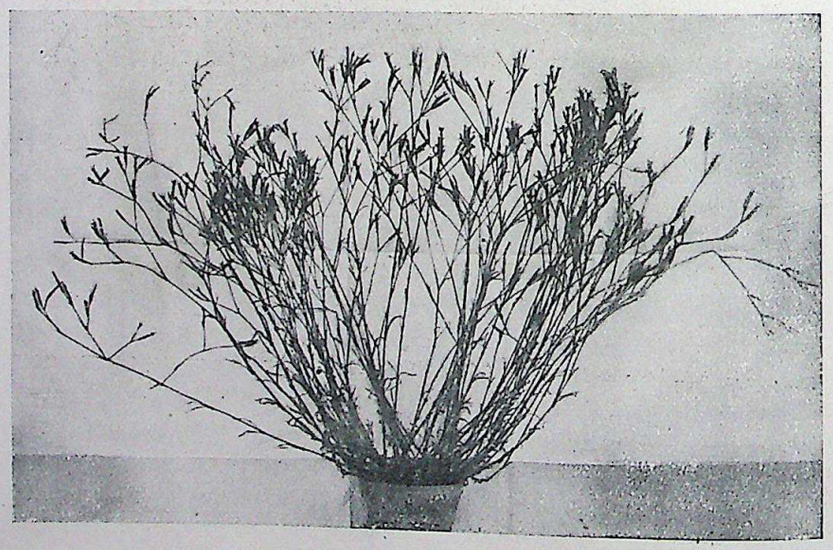
Fig. 87. 3 verschiedene Typen von ♂ aus F_2 der in Fig. 77 abgebildeten Kreuzung (nach GERSCHLER).

den Eindruck, als ob F_2 genau so aussähe wie F_1, d. h. als ob hier ein konstanter Bastard vorläge.

Sieht man zu, auf was für Versuchen alle die älteren Angaben über konstante intermediäre Bastarde beruhen, so wird man erkennen, daß heute kaum eine einzige von diesen Angaben noch Beweiskraft hat. Wenn F_2 nicht in sehr großer Individuenzahl — einige 1000 Individuen — gezogen ist, dann ist ein Urteil,



a b

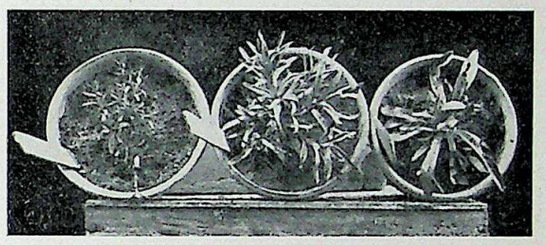


c

Fig. 88. *Dianthus Armeria* (a), *D. deltoides* (b) und der Bastard (c).

daß **keine** Spaltung vorliege, nicht zulässig. Vor allem der Umstand, daß die **Zahl der spaltenden Grundunterschiede** sehr **groß** sein kann auch bei nur **kleinen morphologischen Unterschieden** zwischen den gekreuzten Spezies, kann die Erkennung einer Spaltung fast unmöglich machen.

In dieser Hinsicht sind die vorhin schon erwähnten schönen Untersuchungen von HERIBERT-NILSSON besonders lehrreich. Gerade manche von diesen Weidenbastarden haben lange Zeit als besonders sichere Fälle von „konstanten" Artbastarden gegolten. Dabei spielen aber bei vielen Weiden-Artbastarden sogar verhältnismäßig wenig Erbfaktoren



a b c



Fig. 89. Obere Reihe: *Dianthus deltoides* (a), *D. Armeria* (c), *Dianthus Armeria* × *D. deltoides* (b).
Untere Reihe: Verschiedene in F_2 dieser Kreuzung auftretende Typen.

mit, so daß auch schon in kleineren F_2-Generationen die Spaltung unverkennbar ist.

Wir müssen deshalb alle Angaben über sofort konstante, d. h. nicht spaltende Speziesbastarde mit der größten Skepsis aufnehmen.

Ganz besonders gilt das für die vielen Literaturangaben über angeblich sofort konstante tierische Speziesbastarde. Auch hier kenne ich keinen einzigen auch nur einigermaßen sichergestellten Fall!

Diese Skepsis gegenüber pflanzlichen und tierischen „konstanten" Artbastarden wird noch berechtigter dadurch, daß einige wirklich nicht spaltende Speziesbastarde in den letzten Jahren eine überraschende Erklärung gefunden haben, quasi Ausnahmen sind, welche die Regel bestätigen. Solche sicher nicht spaltende Speziesbastarde gibt es z. B. in

der Gattung *Hieracium* (Habichtskräuter, aus der Familie *Compositae*). Diese *Hieracien* haben nach den Untersuchungen von OSTENFELD,

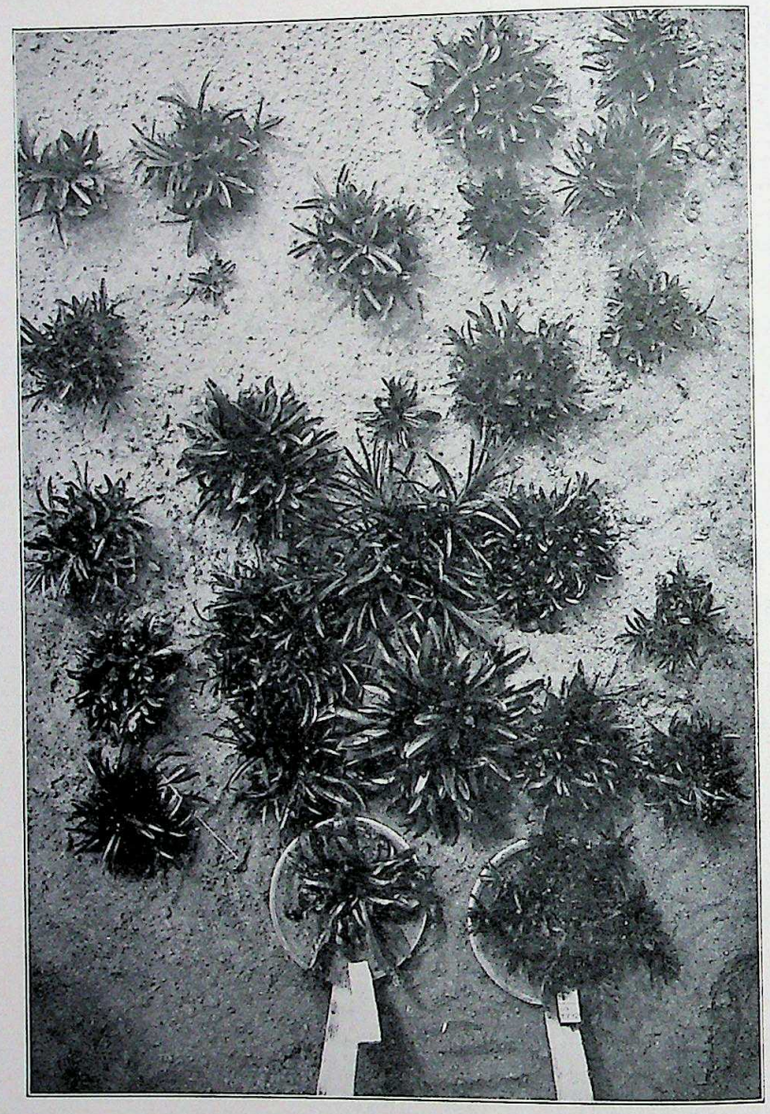


Fig. 90. Freilandbeet mit einer F_2-Generation des Bastardes *Dianthus Armeria* × *D. deltoides*. (Unten in den Töpfen die P_1-Arten zum Vergleich.) (Nach WICHLER.)

ROSENBERG u. a. zum Teil sehr eigenartige Fortpflanzungsverhältnisse. Manche Spezies bilden zweierlei Arten von Eizellen aus, nämlich normale mit reduzierter Chromosomenzahl, die sich nur entwickeln, wenn

sich mit ihnen ein männlicher Kern vereinigt hat, und eine zweite Art von Eizellen mit nicht reduzierter, diploder Chromosomenzahl, die sich parthenogenetisch, d. h. ohne Befruchtung, ohne Verschmelzung mit einer männlichen Sexualzelle entwickeln.

Diese Verhältnisse haben eigenartige Konsequenzen. Kastriert man bei einer solchen Spezies, z. B. *Hieracium pilosella* alle Blüten eines Blütenköpfchens, d. h. schneidet man vor der Bestäubung alle Antheren und Narben ab, so bekommt man trotzdem Samen, die gut keimen und reines *H. pilosella* ergeben. Bestäubt man aber eine solche Spezies künstlich mit Pollen einer anderen Art, so bekommt man zweierlei Sämlinge, erstens reine *H. pilosella*, die offenbar aus den

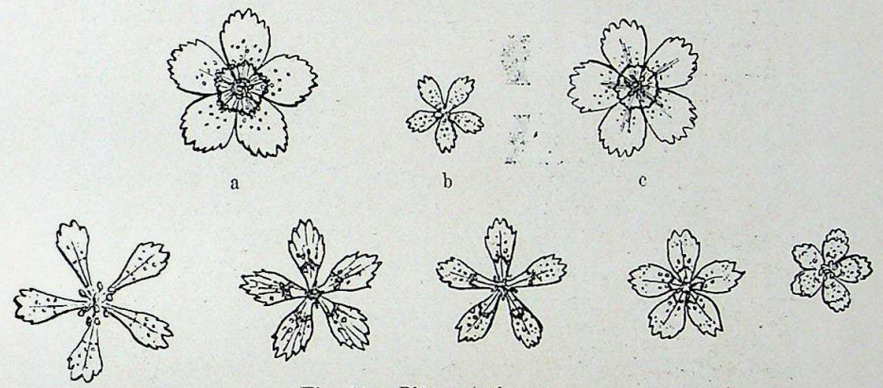


Fig. 91. Blütenumrisse von:
a *Dianthus deltoides*, b *Dianthus Armeria*, c F_1, d—h F_2 (nach WICHLER).

parthenogenetischen diploden Eiern hervorgegangen sind, und zweitens Bastarde aus den normalen haploden Eiern.

Diese Bastarde sind nun weiterhin völlig konstant. Eine genaue Untersuchung hat aber gezeigt, daß diese Bastarde überhaupt **nur** parthenogenetische, diplode entwicklungsfähige Eizellen entwickeln, sich also ausschließlich nur aus diesen fortpflanzen. Daß dann keine Mendelspaltung erfolgt, ist nicht wunderbar, da nach allem was wir wissen, die Spaltung bei der Reduktionsteilung vor sich geht. Es liegt bei den *Hieracium*-Bastarden gewissermaßen ein Spezialfall einer vegetativen Vermehrung vor, und bei vegetativen Vermehrungen sind ja alle sonst spaltenden Bastarde konstant. Man kann die kompliziertesten Heterozygoten bei *Antirrhinum*, *Pelargonium* usw. vegetativ, durch Stecklinge massenhaft vermehren, eine Spaltung erfolgt dabei nie.

Die vorhin genannten beiden *Antirrhinum*-Arten, *A. majus* und *A. molle* ebenso aber auch *A. majus* und *A. latifolium*, *A. majus* und

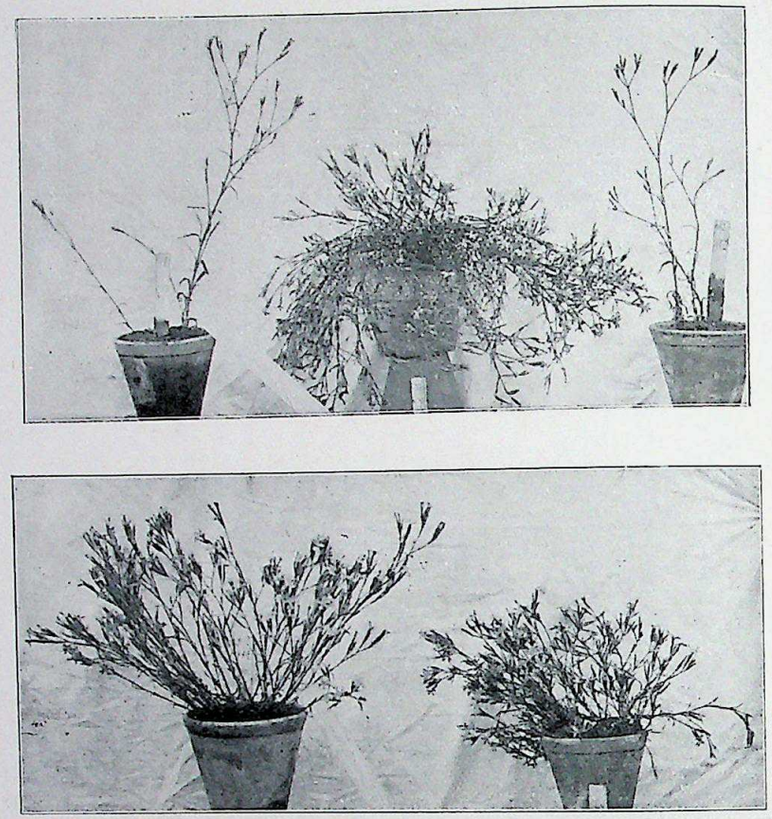




Fig. 92. Einige F_2-Pflanzen aus der Kreuzung *Dianthus Armeria* × *D. telloides* (nach WICHLER).

A. Ibanyezii, ferner die Nelkenarten *Dianthus Armeria* und *D. deltoides*, die von HERIBERT-NILSSON untersuchten Weidenarten *(Salix)* und viele mehr oder weniger genau untersuchte andere Pflanzen- und Tier-Arten vererben nach dem eben Gehörten also wohl im wesentlichen ihre Unterschiede nach den Spaltungsgesetzen.

Andere Arten zeigen aber bei der Kreuzung völlig abweichende, heute noch durchweg unverständliche Vererbungserscheinungen. Das sei an einigen Beispielen gezeigt. Besonders merkwürdige Fälle kennen wir aus der Gattung *Oenothera*, deren Arten H. DE VRIES, DAVIS, ATKINSON, RENNER u. a. in großem Umfang untereinander gekreuzt haben.

Betrachten wir zunächst ein noch verhältnismäßig einfaches Beispiel einer solchen *Oenothera*-Artkreuzung, die Kreuzung von *Oenothera biennis* und *Oenothera muricata*. Beides sind nordamerikanische Nachtkerzenarten, die aber seit einigen Jahrzehnten bei uns besonders an Eisenbahndämmen wild vorkommen. *Oenothera biennis* bildet hier geradezu Massenbestände.

Die Kreuzung dieser beiden Arten gibt in den beiden reziproken Kreuzungen sehr stark verschiedene Bastarde.

Der Bastard *biennis* × *muricata* ähnelt sehr der *Oe. muricata*, der Bastard *muricata* × *biennis* ähnelt sehr der *Oe. biennis*; diese Bastarde sind also beide stark patroklin, d. h. vaterähnlich.

Beide Bastarde sind weiterhin bei Selbstbefruchtung zwar nicht völlig, aber ziemlich weitgehend konstant. Junge Rosetten der beiden Arten und der beiden reziproken Bastarde sind in Fig. 93—96 nach DAVIS, der diese Kreuzungen ebenfalls gemacht und DE VRIES' Angaben bestätigt hat, wiedergegeben. Das Merkwürdigste ist nun aber das Resultat einer Kreuzung der beiden reziproken Bastarde miteinander. Man kann auch diese Kreuzungen wieder in zwei reziproken Wegen ausführen und erhält dabei:

(Oe. biennis × *Oe. muricata)* × *(Oe. muricata* × *biennis)* gibt nur Pflanzen, die kaum von reiner ***Oe. biennis*** unterscheidbar sind.

(Oe. muricata × *Oe. biennis)* × *(Oe. biennis* × *Oe. muricata)* gibt nur Pflanzen, die kaum von reiner ***Oe. muricata*** unterscheidbar sind.

Ferner ergeben die Kreuzungen:

(Oe. biennis × *Oe. muricata)* × *Oe. biennis*: nur Pflanzen, die kaum von ***Oe. biennis*** unterscheidbar sind.

(Oe. muricata × *Oe. biennis)* × *muricata*: Pflanzen, die kaum von ***Oe. muricata*** unterscheidbar sind.

Gaben in dem eben besprochenen Beispiel die beiden reziproken Kreuzungen zwar verschiedene Typen, so waren dort immerhin die

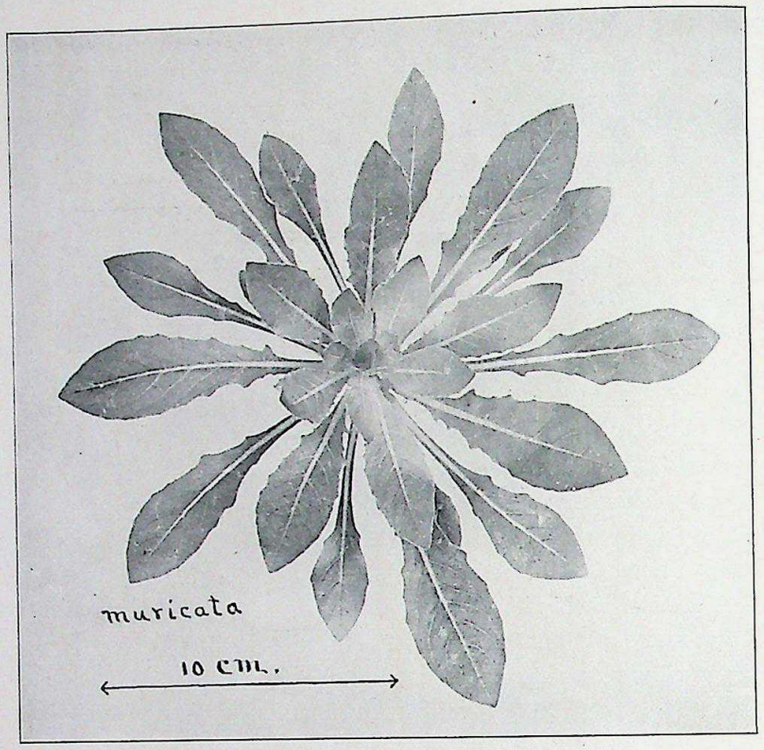


Fig. 93. *Oenothera muricata* (nach DAVIS).

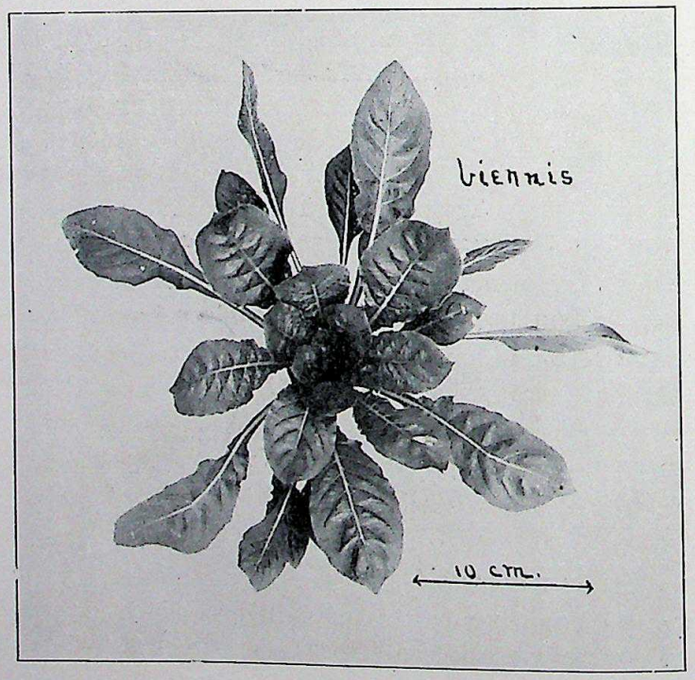


Fig. 94. *Oenothera biennis* (nach DAVIS).

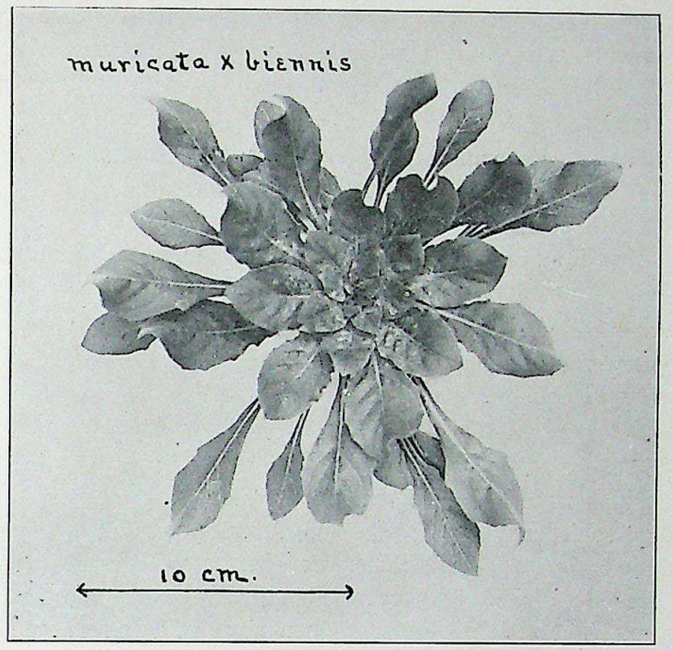


Fig. 95. *Oenothera muricata* × *biennis* (nach DAVIS).

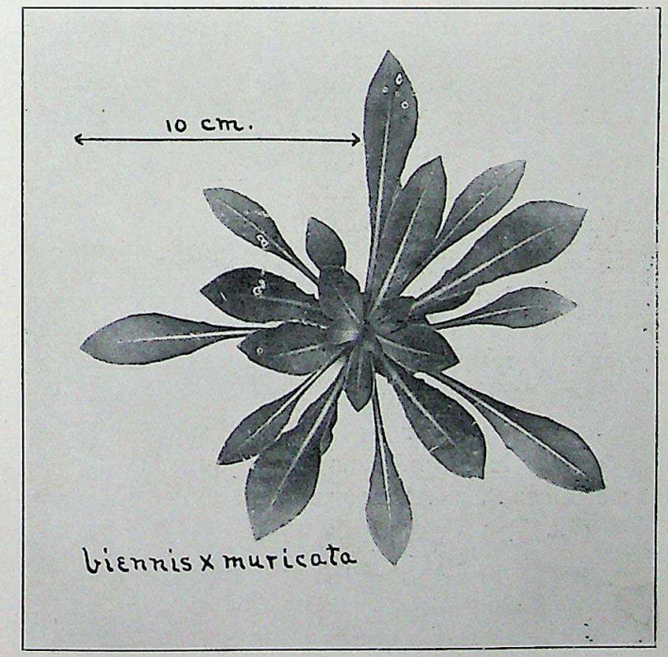


Fig. 96. *Oenothera biennis* × *muricata* (nach DAVIS).

Geschwisterpflanzen aus der gleichen Kreuzung nicht voneinander verschieden. Bei andern Artkreuzungen ist aber schon die F_1-Generation nicht einheitlich.

So gibt die Kreuzung *Oenothera biennis* × *Oe. Lamarckiana* zwei deutlich verschiedene Typen, die DE VRIES als *Oe. laeta* und *Oe. velutina* bezeichnet. Beide Typen erweisen sich weiterhin als konstant. Die reziproke Kreuzung gibt nur einen, von *laeta* und *velutina* verschiedenen Typ: sehr schwächliche und mangelhaft fertile Pflanzen, von denen eine weitere Generation noch nicht gezogen worden ist.

Noch wesentlich verwickelter ist das Ergebnis einer Kreuzung von zwei andern *Oenothera*-Arten, die beide in die nächste Verwandtschaft von *Oenothera biennis* L. gehören: *Oe. nutans* Atkins. et Bartl. und *Oenothera pycnocarpa* Atkins. et Bartl.

Hier gibt zunächst die Kreuzung *nutans* × *pycnocarpa* in F_1 vier deutlich verschiedene Typen, die von ATKINSON als *nutella*, *pycnella* *tortuosa* und *tortuella* bezeichnet werden. Von diesen 4 Typen ist *nutella* eine deutliche „Kompromißbildung" zwischen den beiden Ausgangsarten. Alle *nutella*-Pflanzen haben zwar völlig normal ausgebildete Sexualzellen, sind aber sowohl mit eigenen Pollen wie mit dem Pollen von allen andern *nutella*-Pflanzen steril. Sie können aber mit allen möglichen andern *Oenothera*-Arten befruchtet werden, und ebenso ist es möglich, mit ihrem Pollen alle möglichen andern Arten erfolgreich zu bestäuben. Die *pycnella*-, die *tortuosa*- und die *tortuella*-Pflanzen gleichen in einzelnen Eigenschaften nur jeweils dem einen Elter, zeigen in andern Eigenschaften aber doch deutlich Bastardcharakter. Die *pycnella*- und *tortuosa*-Pflanzen erweisen sich weiterhin als völlig konstant und dabei sehr gut fertil, *tortuella* dagegen spaltet in den weiteren Generationen in sehr verwickelter Weise auf, läßt eine Menge von neuen Typen aus sich entstehen.

Die reziproke Kreuzung *pycnocarpa* × *nutans* hat bisher nur drei von den oben genannten Typen, nämlich nur *nutella*, *pycnella* und *tortuella* ergeben. Diese drei Typen stimmen in allem mit den entsprechenden aus der reziproken Kreuzung überein, die *nutella*-Pflanzen aus beiden reziproken Kreuzungen sind miteinander steril.

Die Rückkreuzungen der F_1-Bastarde[1]) mit den Eltern und die Kreuzungen der verschiedenen Bastardtypen untereinander[2]) geben zum Teil wieder die reinen Stammrassen, zum Teil wieder einen oder mehrere von den F_1-Typen.

[1]) Mit Ausnahme von *tortuella*, die noch nicht daraufhin untersucht ist.

[2]) Wieder mit Ausnahme von *tortuella*.

Wieder anders ist das Ergebnis der Kreuzungen zwischen andern Arten, z. B. *Oenothera strigosa* und *Oenothera Hookeri*. Hier sind die beiden reziproken Bastarde voneinander nicht unterscheidbar und völlig konstant.

Ich will auf weitere Einzeltatsachen nicht eingehen, und nur noch mitteilen, wie man vor allem auf Grund der Arbeiten von DE VRIES und RENNER diese ganzen sonderbaren Befunde zu deuten versucht hat. Zunächst hat schon vor einer ganzen Reihe von Jahren DE VRIES die Hypothese aufgestellt, daß bei manchen *Oenothera*-Arten, so bei *Oe. muricata* und *Oe. biennis* Pollenkörner und Eizellen immer erblich völlig verschieden seien, daß also hier jedes Individuum ein Bastard sei, der immer diese Verschiedenheiten zwischen Eizellen und Pollenkörner aufweise. Bei andern Arten, wie *Oe. strigosa* und *Oe. Hookeri*, dagegen hätten nach DE VRIES' Annahme Pollenkörner und Eizellen die gleiche erbliche Beschaffenheit.

Diese Theorie ist dann von DE VRIES selbst und vor allem von RENNER weiter ausgebaut worden, und stellt sich heute nach RENNERS letzten Arbeiten etwa folgendermaßen dar: Die *Oenothera*-Arten sind großenteils „permanente Bastarde", wobei „Bastard" im Sinne von „durch Vereinigung zweier verschiedener haploider Idioplasmen entstandener diploider Organismus" gebraucht wird. Am besten kann diese theoretische Vorstellung wohl an der Hand eines Beispieles auseinandergesetzt werden.

Oenothera Lamarckiana ist nach RENNER zusammengesetzt aus zwei verschiedenen haploiden Idioplasmen, die als *„velans"* und *„gaudens"* bezeichnet werden. Zwischen diesen zweierlei Idioplasmen findet im allgemeinen keinerlei Austausch statt, bei der Keimzellbildung entstehen nur wieder reine *„velans"*- und reine *„gaudens"*-Keimzellen. Bei Selbstbefruchtung von *Oe. Lamarckiana* sind zwischen den zweierlei Eizellen und den zweierlei Pollenkörnern vier Kombinationen möglich: 1. *velans* × *velans*, 2. *velans* × *gaudens*, 3. *gaudens* × *velans*, 4. *gaudens* × *gaudens*. Die Kombinationen 1. und 4. führen aber zu lebensunfähigen Homozygoten d. h. zu **tauben** Samen. Tatsächlich ist bei selbstbefruchteter *Oe. Lamarckiana* und bei Befruchtung verschiedener *Lamarckiana*-Individuen untereinander ungefähr die Hälfte der Samen taub. Die Kombinationen 2. und 4. führen wieder zu dem Dauerbastard *velans* × *gaudens* d. h. geben *Oe. Lamarckiana*.

Oenothera biennis ist nach dieser Theorie ebenfalls ein Dauerbastard zwischen zwei haploiden Idioplasmen, die RENNER als *albicans* und *rubens* bezeichnet. *Oe. biennis* hat dazu noch die Besonderheit, daß sie zwar *albicans*- und *rubens*-Eizellen in ungefähr gleicher Zahl ausbildet, aber nur ***rubens***-Pollenkörner, d. h. die *albicans*-Pollen-

körner verkümmern. Auch hier ist wieder die bei der Befruchtung von *biennis* mit *biennis* entstehende homozygote Kombination *rubens* × *rubens* nicht lebensfähig, führt zu tauben Samen.

Oe. muricata ist nach der Theorie ein Dauerbastard zwischen den Idioplasmen *curvans* und *rigens* und hat die Besonderheit, daß alle *curvans*-Pollen „taub" sind und ebenso alle *rigens*-Eizellen.

In ähnlicher Weise werden auch sonst sehr viele *Oenothera*-Arten als Dauerbastarde aufgefaßt und mit dieser Theorie wird versucht, sowohl den ganzen großen Wust von Tatsachen zu erklären, welchen wir hier bei der Kreuzung dieser Arten finden, wie auch die bei diesen *Oenothera*-Arten in eigentümlicher Gesetzmäßigkeit vorkommenden tauben Pollenkörner und tauben Samen usw.

Sehr vieles ist freilich noch ungeklärt, und ich möchte deshalb hier auf Einzelheiten nicht eingehen, sondern ich habe die paar Tatsachen und die Theorie hier nur mitgeteilt, damit Sie ungefähr eine Vorstellung davon bekommen, wie verwickelt alle diese Erscheinungen sind. Daß viele *Oenothera*-Arten Dauerbastarde in dem eben gehörten Sinne sind, daß hier bei Artkreuzungen die zweierlei zusammengebrachten Idioplasmen völlig anders aufeinander reagieren als wir es von mendelnden Bastarden her gewohnt sind, ist wohl keine Frage. Hier findet weder ein regelmäßiger Chromosomenaustausch noch bei der Reduktionsteilung eine Verteilung der beiderelterlichen Chromosomen auf die Sexualzellen statt. Größere „Idioplasmakomplexe" d. h. entweder Gruppen von Chromosomen oder auch ganze Chromosomensätze und vielleicht auch andere Idioplasma enthaltende Zellbestandteile bleiben dauernd fest zusammen. Völlige Klarheit wird über dies alles wohl erst ein Zusammenarbeiten von Cytologie und Experiment bringen.

Ähnliche durchaus nicht mit den MENDELschen Spaltungsgesetzen zusammenstimmende Vererbungserscheinungen finden sich bei Artkreuzungen sehr häufig, wir finden sie auch wohl gelegentlich bei Kreuzungen zwischen „Kleinarten", die manche Systematiker zu einer Art zu rechnen geneigt sind, so z. B. anscheinend bei Kreuzungen der Kleinarten von *Erophila verna* (Rosen), ferner nach E. LEHMANNS Untersuchungen bei Kreuzungen von Kleinarten aus der Gattung *Veronica* (Ehrenpreis) und sehr auffällig nach den Untersuchungen von O. DRUDE bei den Kürbissen *(Cucurbita)*. Während aber für die Erscheinungen bei den *Oenothera*-Bastarden immerhin schon ein gewisses Verständnis angebahnt ist, sind wir davon bei *Cucurbita* noch weit entfernt.

Daß allgemein gültige Gesetzmäßigkeiten für den Erbgang bei Spezieskreuzungen gefunden werden, ist höchst unwahrscheinlich; es wird sich wohl herausstellen, daß fast für jede Artkreuzung, bei der

nicht einfach die MENDELschen Gesetze gelten, eine andere Gesetzmäßigkeit vorliegt.

Sehr zahlreiche ältere Angaben über Artbastarde bei Tieren sind von ACKERMANN gesammelt und übersichtlich zusammengestellt worden. Eine analoge Zusammenstellung von fremden und eigenen Beobachtungen über Artbastarde bei Pflanzen hat FOCKE gegeben. Ferner sei hier auch auf das noch immer lesenswerte ähnliche ältere Buch von GÄRTNER verwiesen. Heute liegt der Hauptwert dieser Bücher darin, daß sie zu systematischen Versuchen anregen und wertvolle Fingerzeige geben, mit was für Objekten man mit Aussicht auf Erfolg arbeiten kann.

Hier liegt ein unübersehbar großes aussichtsreiches Gebiet für experimentelles Arbeiten offen.

Spezieskreuzungen sind, wie allgemein bekannt, überhaupt nur innerhalb gewisser Grenzen möglich. Eine allgemeine Regel dafür aufzustellen, was alles noch miteinander gekreuzt werden kann, ist also nicht möglich.

Spezies, die einander morphologisch sehr ähnlich sind, die also von den Systematikern als „nahe verwandt" bezeichnet werden, sind meist miteinander kreuzbar.

Spezies, die sich morphologisch fern stehen, etwa in verschiedene Sektionen einer Gattung gerechnet werden, oder gar verschiedenen Gattungen angehören, sind meistens wohl nicht kreuzbar. Fälle von erfolgreichen Kreuzungen zwischen Arten, die zu ganz verschiedenen Familien gestellt werden, kennen wir nur sehr wenige. Von dieser Regel, daß die Stellung im System, d. h. die Verwandtschaft im Sinne der Systematiker maßgebend dafür ist, ob eine Kreuzung zwischen zwei Arten erfolgreich ist oder nicht, gibt es nun aber zahlreiche Ausnahmen.

Vor allem kennen wir sehr viele verschiedene Gattungen, welche leicht untereinander gekreuzt werden können. Unter den Pflanzen kennt man bei den Orchideen sehr zahlreiche Gattungs-Bastarde, und unter den Tieren bei den Fasanen, Enten und Hühnern (vergl. Fig. 101 bis 105), umgekehrt wieder gibt es in vielen Gattungen, bei Pflanzen und Tieren, Spezies, die zu einer Gattungssektion gerechnet werden und die dennoch nicht kreuzbar sind. So gelingt zwar die Kreuzung *Raphanus sativus* (Rettich) × *Brassica oleracea* (Kohl) leicht, aber die Kreuzung *Brassica oleracea* × *Brassica Napus* (Kohlrübe) und auch die reziproke Kreuzung ist mir trotz sehr vieler Versuche nie gelungen.

Prüft man eine größere Anzahl von Arten einer Gattung daraufhin, ob sie sich untereinander kreuzen lassen oder nicht, dann findet man

häufig, daß gewisse Arten, sei es in einem, sei es in beiden Geschlechtern, besonders leicht bastardierungsfähig sind. So sind z. B. die Eier von *Fundulus majalis* (einem südamerikanischen Zahnkarpfen) nur durch das Sperma weniger anderer Arten befruchtbar, dagegen die Eier von *Fundulus heteroclitus* durch das Sperma zahlreicher anderer Arten (NEWMAN).

Spezies-Bastarde finden sich in der Natur nicht gerade häufig, auch nicht zwischen Spezies, die sich künstlich leicht kreuzen lassen. Das hat im einzelnen sehr verschiedene Ursachen, es seien hier nur wenige davon genannt. Bei den Schmetterlingen z. B. finden die Männchen die begattungsbedürftigen Weibchen durch den Geruch, und offenbar sind diese Düfte der Weibchen auch bei nahe verwandten Arten sehr verschieden. Die Männchen der einen Art finden also die Weibchen der anderen Art für gewöhnlich nicht, ja sie werden unter Umständen sogar durch den fremden Geruch direkt abgeschreckt, obwohl, wie der Versuch zeigt, eine Begattung erfolgen kann und auch Nachkommenschaft ergibt. Hübsche Beobachtungen hierüber hat z. B. STANDFUSS mitgeteilt. Auch bei Säugetieren spielen wohl in ähnlicher Weise ausgelöste instinktive Abneigungen zwischen den Angehörigen zweier Spezies eine große Rolle. Man kann aber künstlich, durch Injektion von Sperma in die weiblichen Genitalien Bastarde zwischen Tieren bekommen, die sich selbst aktiv nicht begatten wollen, z. B. zwischen Maus und Ratte (IWANOFF). Ferner können Unterschiede in der Form der Sexualorgane eine Kopulation unmöglich machen, z. B. bei Käfern. Bei Pflanzen können ungleiche Blütezeit — eine Spezies blüht am Tage, die andere nachts, die eine im April, die andere im Juli — die Ursache sein, daß natürliche Bastarde fast nie gefunden werden.

Behebt man in allen diesen Fällen das erst einmal erkannte Hemmnis künstlich, dann ist es oft gar nicht sehr schwierig, doch Bastarde zu erzielen. Im einzelnen wird natürlich der modus procedendi in jedem Falle verschieden sein. Sehr häufig wird sich aber ergeben, daß es auch künstlich auf gar keine Weise möglich ist, Bastarde zwischen zwei Spezies zu erzielen, freilich darf man die Flinte nie zu früh ins Korn werfen, man hat oft nach vielen vergeblichen Versuchen doch auf einmal noch ganz unerwartet Erfolg. So habe ich zwischen *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum siculum* nur ein einziges Mal einen Bastard erzielen können trotz sehr zahlreicher — etwa 100 — Kreuzungen.

Sehr häufig beobachtet man auch, daß eine Spezieskreuzung nur in der einen von den beiden denkbaren reziproken Weisen gelingt. So ist es leicht, den Bastard *Raphanus sativus* (Rettich) ♀ × *Brassica oleracea* (Kohl) ♂ zu erzeugen, aber die reziproke Kreuzung: *Brassica oleracea* ♀ × *Raph. sativus* ♂ ist mir nie gelungen trotz sehr vieler Versuche. Ebenso gelingt nach THURET zwar die Kreuzung von *Fucus vesiculosus* (Blasentang) × *Fucus serratus* leicht, dagegen die reziproke Kreuzung nie. Woran dieser verschiedene Befund in den beiden reziproken Kreuzungen liegt, ist in keinem Falle bekannt.

Welches die Ursachen für die Unmöglichkeit einer Kreuzung trotz aller künstlichen Hilfsmittel sind, wissen wir nicht. Vielleicht sind es häufig Kleinigkeiten, die eine Vereinigung der Sexualzellen verhindern, etwa kleine chemische Verschiedenheiten, die es bedingen, daß die Spermatozoiden nicht in die Eimembranen eindringen können, oder daß die Pollenschläuche den Weg zu den Eizellen nicht finden usw. So gelingt z. B. nach FALKENBERG eine Bastardierung zwischen den beiden sich sehr nahe stehenden Braunalgen-Arten *Cutleria adspersa* und *Cutleria multifida* nicht, obwohl man hier eine Bastardierung für möglich halten sollte. Setzt man in einen Wassertropfen befruchtungsfähige Eier der einen Art und Spermatozoiden der anderen Art, so schwärmen, wie man unter dem Mikroskop leicht sehen kann, die Spermatozoiden ziellos herum. Sobald man aber in einen solchen Wassertropfen ein Ei von der Spezies bringt, von der auch die Spermatozoiden stammen, schießen sofort alle Spermatozoiden auf dieses Ei los.

In anderen Fällen erfolgt zwar noch eine Vereinigung der beiden verschiedenartigen Sexualzellen, aber der Bastardembryo stirbt schon in einem ganz frühen Entwicklungsstadium ab. Das ist z. B. der Fall bei der Kreuzung von Kröte und Frosch und auch schon bei Kreuzungen verschiedener Froscharten. Die Bastarde *Bufo vulgaris* × *Rana fusca* und *Rana esculenta* × *Rana fusca* sterben regelmäßig auf dem Keimblasenstadium (PFLÜGER, BORN). Ebenso sterben nach G. und P. HERTWIG Bastarde zwischen den Fischgattungen *Crenilabrus* und *Gobius* (Meergrundel) durchweg als Larven, vielfach schon auf dem Blastulastadium. Ein ganz ähnliches Absterben der Bastardembryonen in einem bestimmten Entwicklungsstadium hat BALTZER bei Seeigelbastarden beobachtet, bei bestimmten Gattungskreuzungen starb der größte Teil der Embryonen während der Gastrulation ab. Analoge Verhältnisse hat FEDERLEY bei Schmetterlingskreuzungen gefunden, die Embryoentwicklung verläuft zunächst ganz normal, aber in einem ganz bestimmten Stadium gehen fast gleichzeitig alle Bastardembryonen plötzlich zugrunde.

Auch bei Pflanzen hat man solche Fälle gefunden, so sterben z. B. nach meinen eigenen Beobachtungen die Bastarde *Melandrium album* × *Melandrium noctiflorum* als junge Embryonen in den etwa 8 Tage alten Samen.

Bastardembryonen, die sich bis zur Samenreife leidlich normal entwickeln, dann aber absterben, bekommt man nach WINGE durch die Bestäubung von *Humulus lupulus* (Hopfen) mit Pollen der kleinen Brennessel *Urtica urens*, weniger gut entwickelte Embryonen bekommt man durch Blütenstaub der großen Brennessel *Urtica dioica* oder von Hanf *Cannabis sativa*.

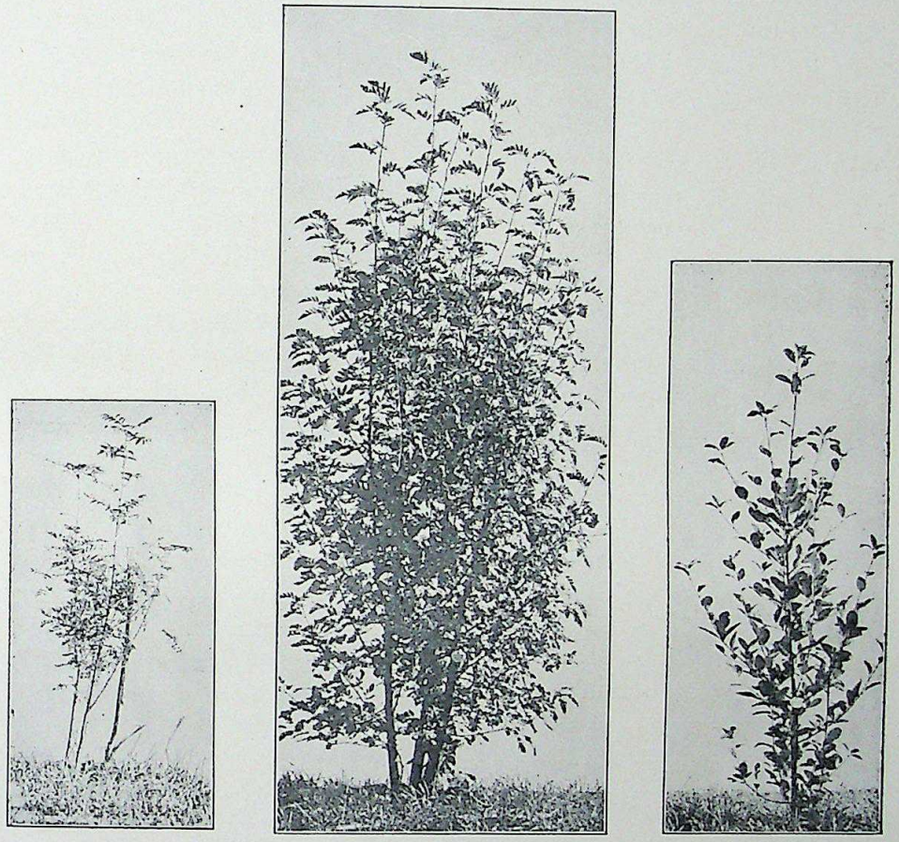
Daß dieses Absterben der Bastardembryonen daher rührt, daß die beiden verschiedenen Entwicklungsrichtungen sich nicht vereinigen lassen, daß die beiden verschiedenartigen Idioplasmen sich „nicht vertragen", hat G. HERTWIG durch sehr interessante Versuche gezeigt. Er wiederholte die vorhin genannten PFLÜGERschen Kreuzungsversuche zwischen Kröte und Frosch und fand ebenfalls, daß die ganz jungen Bastardembryonen stets abstarben. Wenn er jedoch das zur Befruchtung benutzte Froschsperma durch Radiumbestrahlung soweit schädigte, daß zwar noch die Befruchtung erfolgte, aber der „radiumkranke" Spermakern bald nach der Befruchtung ausgestoßen wurde, so entwickelten sich Larven, die jetzt allerdings rein mütterlicher Art waren und nur die haploide Chromosomenzahl aufwiesen.

Daß die Bastarde sich nicht über ein gewisses Stadium hinaus entwickeln, kann, wie in den eben besprochenen Fällen, auf die „Unverträglichkeit" der beiden verschiedenen Idioplasmen zurückgeführt werden, in anderen Fällen können aber auch viel weniger tief liegende Ursachen mitspielen. In dieser Hinsicht ist z. B. die Beobachtung von Interesse, daß der Bastard Hausrind ♀ × Bisonstier ♂ nur sehr schwer zu erhalten ist, weil die mit Bastardkälbern trächtigen Kühe zunächst sehr leicht Amnionwassersucht bekommen und daß sie vor allem die Bastardkälber nur sehr schwer gebären können wegen deren stark ausgesprochenen Buckels, für den die Geburtswege der Kuh zu eng sind. Bei der reziproken Kreuzung fällt dieses Geburtshindernis weg (BOYD, GOODNIGHT).

Auch wenn eine Spezies-Kreuzung Erfolg hat, d. h. lebende Nachkommenschaft ergibt, so sind gelegentlich die Bastarde nicht kräftig und voll entwickelt. Das liegt auch wohl daran, daß die heterogenen Merkmale nicht recht harmonisch zusammenpassen. Ich habe aus der Kreuzung zwischen manchen *Abutilon*-Arten (Malvaceae), z. B. *Abutilon striatum* und *Abutilon arboreum* sonderbare verkümmerte langsam wachsende Pflanzen mit absonderlich gekrümmten unsymmetrischen Blättern bekommen. Auch die vorhin besprochenen beiden reziproken Bastarde zwischen *Oenothera biennis* und *muricata* sind schwächlicher als die reinen Rassen.

Sehr häufig ist diese Erscheinung aber nicht. Wenn überhaupt lebende Nachkommenschaft aus einer Spezies-Kreuzung hervorgeht, dann

sind die Bastarde meist mindestens ebenso kräftige Organismen wie die Eltern, oft sogar sind sie ganz auffällig kräftig und widerstandsfähig gegen allerhand Schädlichkeiten. Das gilt für fertile ebenso gut wie für sterile Bastarde.



a c b

Fig. 97. *Sorbus aucuparia* (a), *Sorbus aria* (b) und der Bastard *aucuparia* × *aria* (c). a und b Sämlinge aus Selbstbefruchtung der beiden Elternpflanzen des Bastardes. Alle drei Bäume genau gleich alt und stets genau gleich behandelt. (Früchte vom Sommer 1914. Keimlinge 1915, photographiert 1919.)

Wie sehr oft auch völlig fertile Speziesbastarde die Stammarten an vegetativer Üppigkeit übertreffen, zeigt sehr schön die in Fig. 97 abgebildete Kreuzung zweier *Sorbus*-Arten.

Artbastarde erweisen sich häufig als unfähig zur geschlechtlichen Fortpflanzung, sie produzieren keine normalen Sexualzellen,

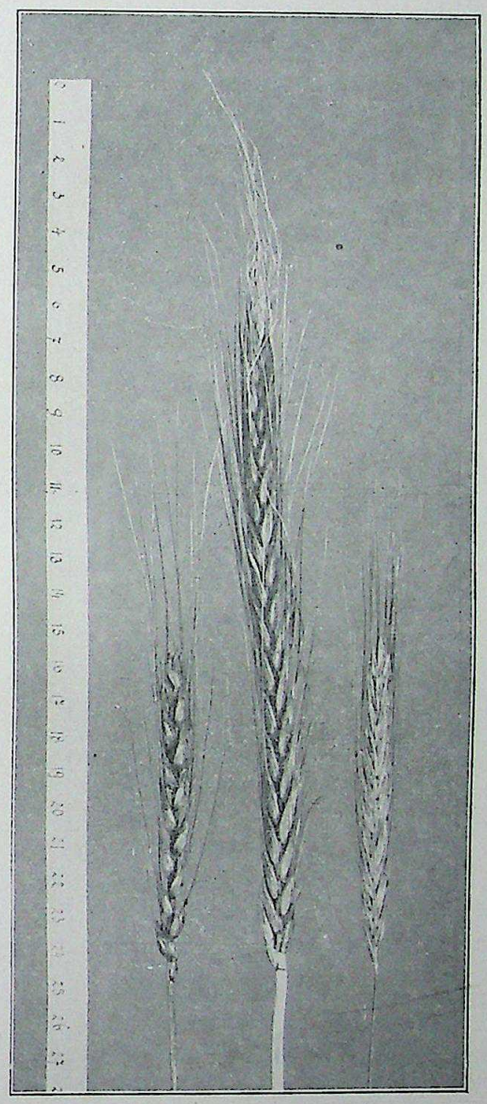
sie sind ganz oder teilweise steril. Auch wenn die F_1-Individuen aus einer Spezieskreuzung nur teilweise fertil sind, kann trotzdem in der F_2-Generation eine deutliche Spaltung erkennbar sein, irgend welche Gesetzmäßigkeiten der Spaltung haben sich bisher aber noch nicht erkennen lassen.

Die Sterilität bei Spezies-Bastarden ist eine längst bekannte Erscheinung, ich erinnere nur an den wohl immer sterilen Bastard zwischen Pferd und Esel, aber ihre Ursachen sind wenig bekannt. Zunächst besteht zwischen der Sterilität der Bastarde und der systematischen Verwandtschaft der gekreuzten Arten eine deutliche Beziehung. Nächst verwandte, d. h. morphologisch sehr ähnliche Spezies geben im allgemeinen fertile Bastarde, wenig verwandte Spezies dagegen geben teilweise oder ganz sterile Bastarde. Aber auch von dieser Regel gibt es sehr viele Ausnahmen. Die zytologische Untersuchung steriler Bastarde gibt über die Ursachen der Störung bei der Geschlechtszellenbildung keinen Aufschluß. Man findet, daß in den verschiedenen Fällen in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung der Sexualzellen Störungen auftreten. Speziell fällt der Eintritt der Störung durchaus nicht immer mit der Reduktionsteilung zusammen, wie man aus theoretischen Gründen hätte denken können (TISCHLER). Bei tierischen Bastarden scheint nach den Untersuchungen von POLL eine auffällige Beziehung zu bestehen zwischen systematischer „Verwandtschaft“ und dem Auftreten der Störung in früheren oder späteren Stadien der Entwicklung der Sexualzellen, je ferner sich die Eltern der Bastarde stehen, in desto früheren Stadien der Ovo- und Spermio-Genese setzt die Störung ein. Doch eine Besprechung dieser ja schon rein zytologischen Dinge würde uns hier viel zu weit abseits führen. Sehr eingehend sind diese Fragen in neuester Zeit von FEDERLEY, HAASE-BESSELL und BALLY behandelt worden.

Die Sterilität ist häufig in den beiden Geschlechtern ungleich; z. B. ist der Bastard zwischen *Antirrhinum siculum* und *A. majus* im weiblichen Geschlecht völlig steril, hat aber fertilen Pollen, und man kann mit diesem Pollen *A. majus* befruchten. Dabei zeigt sich, daß der Bastard offenbar kompliziert spaltet. Merkwürdigerweise gelingt es aber nicht, durch den Bastardpollen die andere P_1-Art, *A. siculum*, zu befruchten. Umgekehrt ist nach den schönen Untersuchungen von RIMPAU und besonders von JESENKO der Bastard zwischen Weizen und Roggen (*Triticum sativum* × *Secale cereale*, Fig. 98) im männlichen Geschlecht steril, hat aber wenigstens teilweise funktionsfähige Eizellen. Durch Bestäubung der Bastarde mit Roggen- oder Weizenpollen bekommt man eine — allerdings nicht sehr zahlreiche — Nachkommenschaft. Auch hierbei ist aber in der so gewonnenen F_2-Generation eine Spaltung unverkennbar. Teilweise sind diese Rückkreuzungsprodukte

nun in beiden Geschlechtern fertil, nach JESENKOS Untersuchungen um so fertiler, je mehr sie der zur Rückkreuzung verwendeten P_1-Art gleichen. Einige solche F_2-Pflanzen sind in Fig. 99 abgebildet.

Im weiblichen Geschlecht ziemlich gut fertil, im männlichen dagegen völlig steril ist auch der in Fig. 100 abgebildete viel besprochene Bastard von *Triticum sativum* (Weizen) und *Aegilops ovata*. Die beiden Stammarten sind hier morphologisch sehr stark verschieden, und auch cytologisch bestehen, wie BALLY gezeigt hat, sehr große Verschiedenheiten. Weizen hat haploid **8**, *Aegilops ovata* haploid **16** Chromosomen, und auch in der Form der Chromosomen sind sehr deutliche Unterschiede vorhanden. Dieser Bastard hat wie gesagt, mindestens zum Teil, fertile Eizellen und kann mit Pollen von *Triticum sativum* (Weizen) befruchtet werden. Die so erhaltene Rückkreuzungsgeneration ist im Gegensatz zu dem vorhin von dem Weizen-Roggen-Bastard gesagten sehr weitgehend einheitlich und noch mehr weizenähnlich als die F_1-Generation. Wie dieser Befund gedeutet werden kann, ist noch nicht bekannt. BALLY konnte aber zeigen, daß die F_1-Bastarde bei der Reduktionsteilung sehr viele Störungen zeigen. Man kann in den Pollenmutterzellen der F_1-Bastarde leidlich gut die von dem einen Elter herrührenden *Triticum*-Chromosomen und die von



a c b

Fig. 98.
a Roter galizischer Weizen
b Petkuser Roggen
c Bastard a × b.
(Nach JESENKO.)

dem andern Elter herrührenden *Aegilops*-Chromosomen unterscheiden. Es zeigt sich auch, daß infolge der gestörten Reduktionsteilung ge-

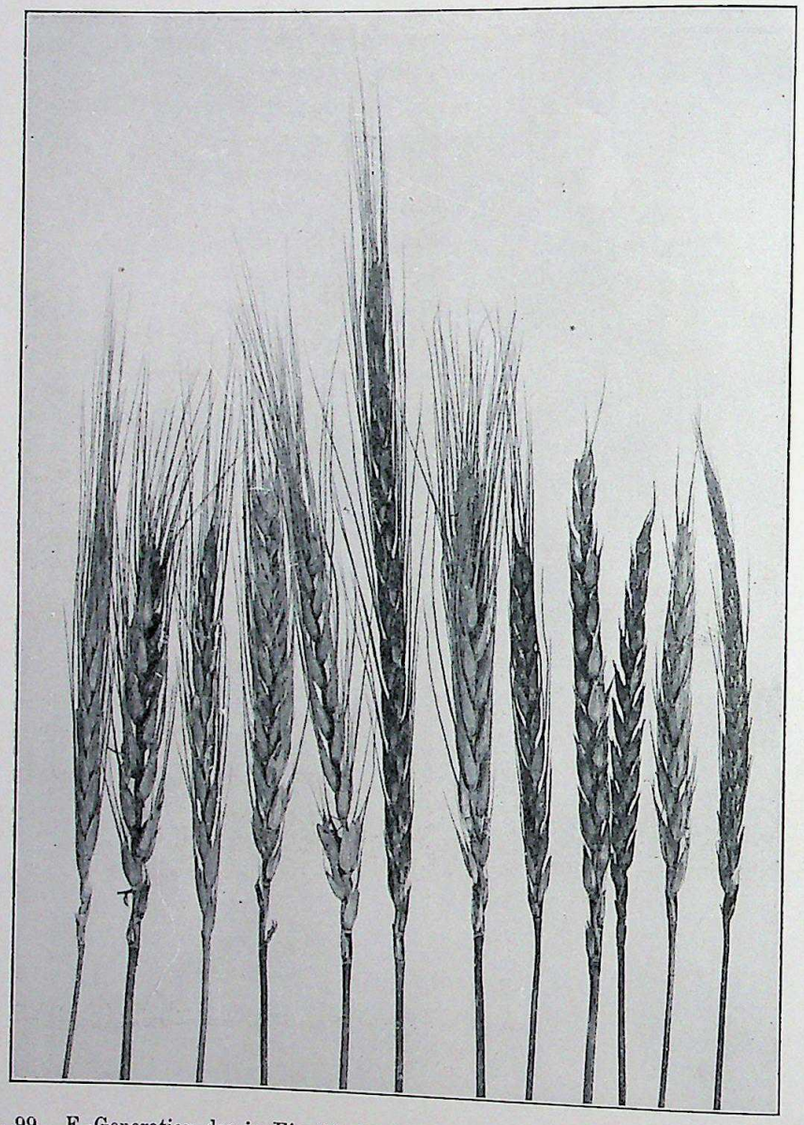


Fig. 99. F_2-Generation des in Fig. 96 abgebildeten Weizen-Roggen-Bastardes, erhalten durch Bestäubung der F_1-Pflanzen mit Pollen von rotem galizischen Weizen.

legentlich Sexualzellen entstehen können, die nur *Triticum*-Chromosomen enthalten, und vielleicht sind es derartige Eizellen, die dann, durch reinen *Triticum*-Pollen befruchtet, die weizenähnliche, sehr ein-

heitliche Rückkreuzungsgeneration liefern. Damit würde in Einklang stehen, daß diese Generation nun in beiden Geschlechtern fertil und weiterhin auch fast völlig konstant ist. Daß auch diese Rückkreuzungsbastarde noch einzelne von *Aegilops* stammende Eigenschaften aufweisen, könnte darauf beruhen, daß in die *Triticum*-Chromosomen hinein einzelne *Aegilops*-Chromomeren auf dem Wege des Austausches

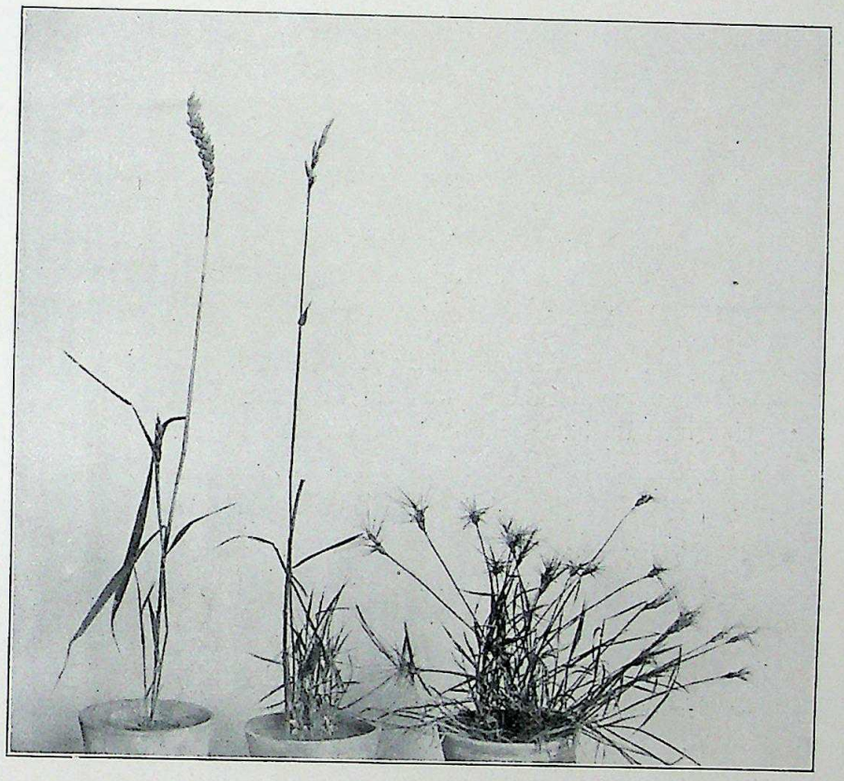


Fig. 100. *Triticum vulgare* (links), *Aegilops ovata* (rechts) und ihr Bastard *Aegilops triticoides* in der Mitte (nach BALLY).

gelangt sein können. Wie weit diese Vermutungen zutreffen, muß eine genaue cytologische Untersuchung der durch die Rückkreuzung erhaltenen zweiten Bastardgeneration ergeben.

Die Erscheinung, daß Speziesbastarde in den beiden Geschlechtern ungleich fertil sind, finden wir auch im Tierreich. Die Kreuzung des Hausrindes *(Bos taurus)* und des Bison *(Bison americanus)* gibt nach IWANOFF, BOYD und GORDALE sterile Stiere und fertile Kühe. Über ähnliche Beobachtungen an Speziesbastarden bei Schmetterlingen hat besonders STANDFUSS zahlreiche Mitteilungen gemacht. Ferner ist

es sehr häufig, daß die Sterilität von Bastarden nur eine teilweise ist, ein Teil der beiderlei Sexualzellen ist funktionsfähig. Man bekommt

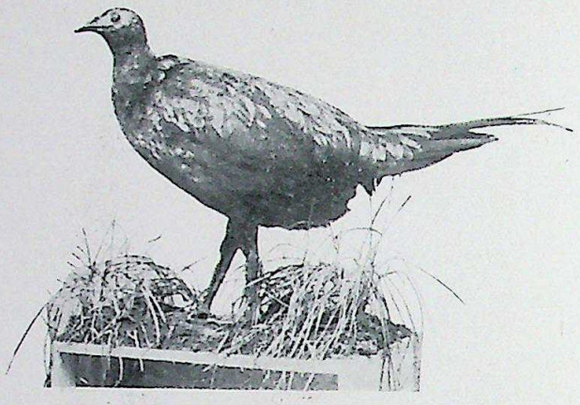


Fig. 101. Bastard zwischen Haushuhn und Fasanenhahn (nach POLL).
Gallus gallus ♀ × *Phasianus colchicus* ♂.

Nachkommenschaft, aber in beschränkter Anzahl. Woher alle diese Sterilitätserscheinungen rühren, was die Ursachen des besonderen Verhaltens einzelner Bastarde sind, wissen wir, wie gesagt, noch nicht.

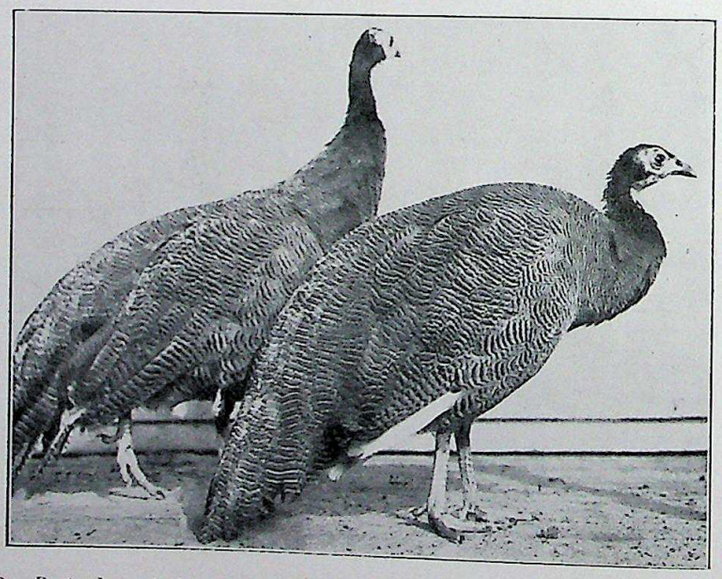


Fig. 102. Bastarde zwischen Pfau und Perlhuhn (nach einer Originalphotographie von Prof. H. POLL).

Vegetativ sind auch diese sterilen Bastarde häufig ungemein kräftig und üppig, übertreffen oft an Größe die Stammarten ganz beträchtlich,

und von irgend welchen sonstigen Störungen oder Mißbildungen ist bei ihnen nicht die Rede. Taf. VIII zeigt einige solche völlig sterile Pflanzenbastarde. Vegetativ ganz besonders üppige, dabei sexuell in beiden Geschlechtern völlig sterile Pflanzen sind die Bastarde zwischen Radieschen *(Raphanus sativus)* und Rotkohl *(Brassica oleracea capitata)*, die ich selbst mehrfach hergestellt habe. Auch bei Tieren sind sehr häufig die sterilen Bastarde sehr kräftige gesunde Individuen. Auch Bastarde zwischen sehr weit im System getrennten Tieren, z. B. zwischen Fasan und Haushuhn oder Pfau und Perlhuhn sind körperlich nicht im geringsten mißbildet (vergl. Fig. 101 und 102). Körperlich völlig normale, kräftige Tiere sind z. B. auch die in Fig. 103—105 abgebildeten sterilen Fasanenbastarde. Vegetativ, durch Stecklinge, Ausläufer usw. lassen sich viele Pflanzenbastarde leicht vermehren und tun es auch vielfach spontan. Dabei scheint es vorzukommen, daß anfänglich sterile Bastarde später doch fertil werden. Einen solchen Fall hat v. WETTSTEIN bei *Sempervivum* beobachtet.

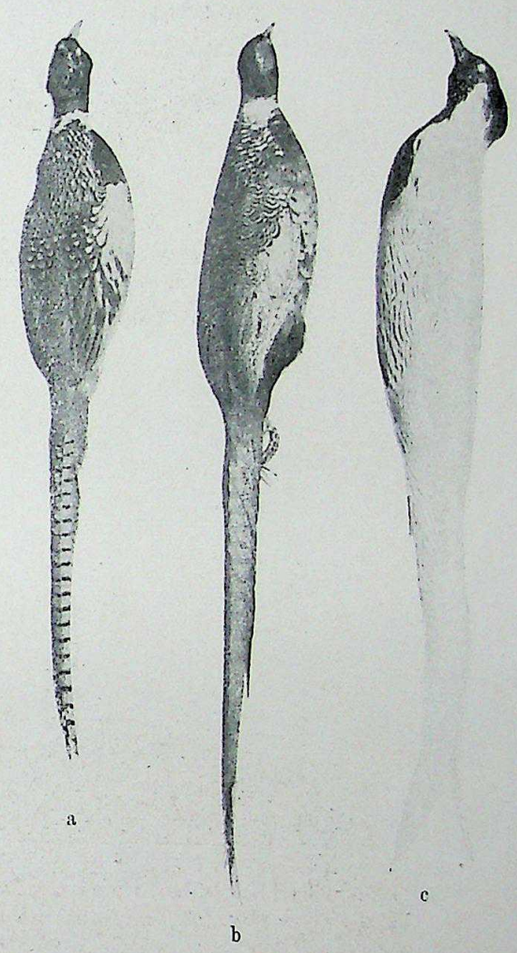


Fig. 103. a Ringfasanenhahn *(Phasianus torquatus)*.
b Männlicher Bastard zwischen Ringfasanenhenne und Silberfasanenhahn.
c Silberfasanenhahn *(Gennaeus nycthemerus)*.
(Nach Photographien von Prof. H. POLL.)

Teilweise Sterilität von Speziesbastarden kann, wie BELLING für Bastarde von verschiedenen *Stizolobium*-Arten (Leguminosen, ähnlich wie Bohnen) gezeigt hat, auch bei verhältnismäßig nahe miteinander verwandten Arten vorkommen, die sich im wesentlichen durch mendelnde Faktoren unterscheiden. So ist z. B. bei dem Bastard *Stizolobium*

deeringianum × *Stizolobium niveum* stets ziemlich genau die Hälfte der Pollenkörner und die Hälfte der Samenanlagen „taub“, dieser Bastard ist „semisteril“. Von den F_2-Pflanzen hat die eine Hälfte ausschließlich völlig fertile Pollenkörner und Samenanlagen, die andere Hälfte dagegen ist wie die F_1-Pflanzen semisteril, d. h. ihre Pollenkörner und Samenanlagen sind zu etwa 50 % taub. Alle so herausspaltenden völlig fertilen Pflanzen haben nur fertile Nachkommenschaft, alle „semisterilen“ spalten dauernd auf in 50 % fertile und 50 % semisterile Nachkommen. Diese ganze sonderbare Semisterilität kann nach BELLING durch die

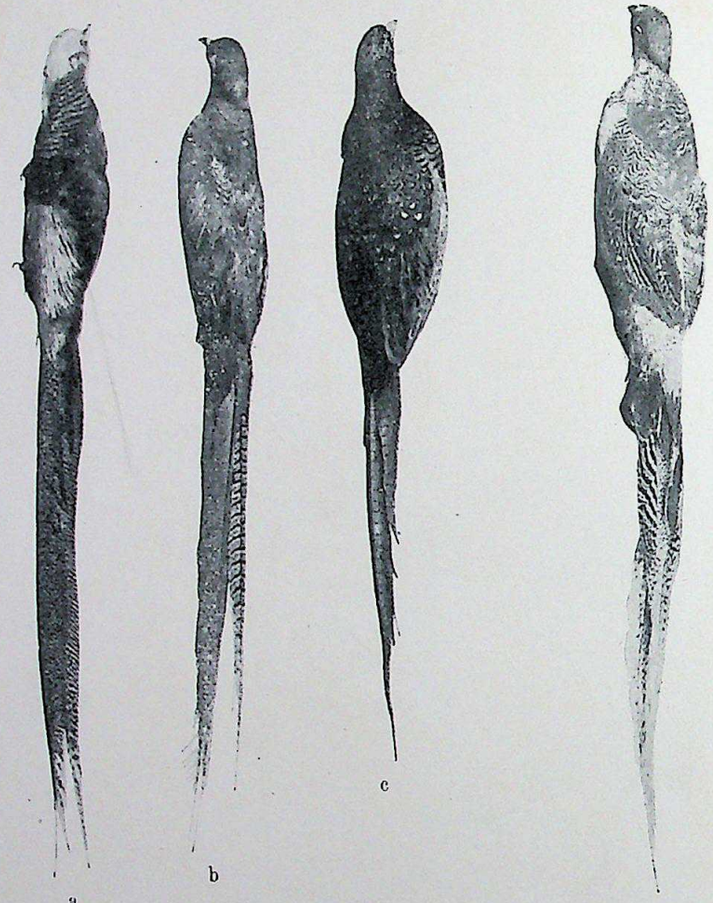
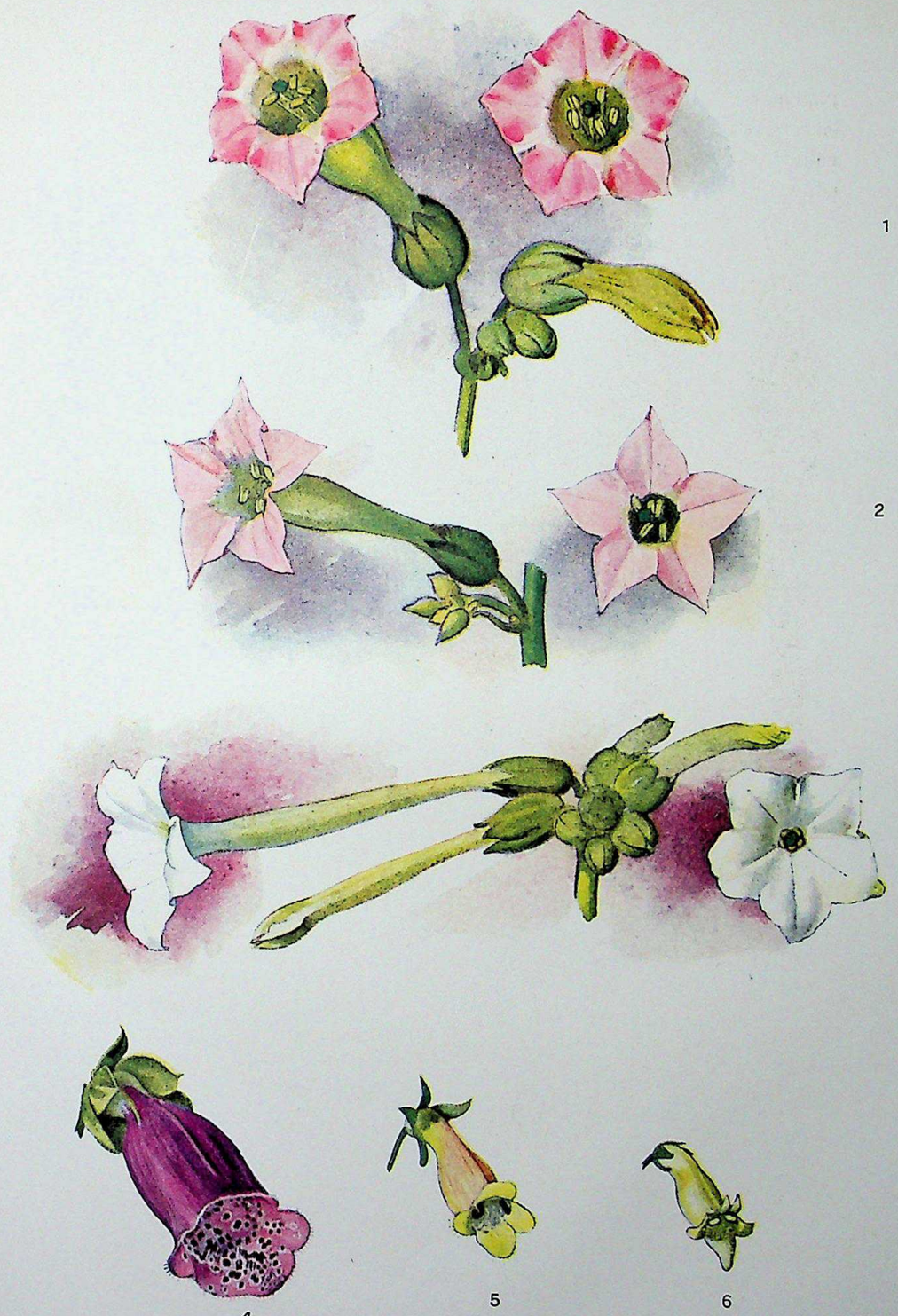


Fig. 104. a Goldfasanenhahn *(Chrysolophus pictus)*. b Männlicher Bastard zwischen Jagdfasanenhenne und Goldfasanenhahn. c Jagdfasanenhahn *(Phasianus colchicus)*. (Nach Photographien von Prof. H. POLL).

Fig. 105. Männlicher Bastard zwischen Goldfasanenhenne und Silberfasanenhahn (vergl. Fig. 104 c und 104 a). (Nach einer Photographie von Prof. H. POLL).



Sterile Speziesbastarde

1. Nicotiana Tabacum
2. Nicotiana Tabacum × silvestris
3. Nicotiana silvestris
4. Digitalis purpurea
5. Digitalis purpurea × lutea
6. Digitalis lutea

Annahme erklärt werden, daß für die Ausbildung von normalen Gameten bei *Stizolobium deeringianum* ein bestimmter Erbfaktor **K** und bei *Stizolobium niveum* ein entsprechender Faktor **L** Voraussetzung sei. Gameten, welche diese beiden Faktoren enthalten, also **KL** sind, gehen nach der BELLINGschen Theorie früh zugrunde. Nach dieser Theorie ist der Bastard *St. deeringianum* × *niveum* **KkLl** und bildet die viererlei Gameten **KL**, **Kl**, **kL**, **kl**, von diesen gehen **KL** und **kl** früh zugrunde, d. h. geben die tauben Pollenkörner und Samenanlagen der F_1-Pflanzen, und aus der Kombination der übrig bleibenden zweierlei Gameten **Kl** und **kL** gehen folgende viererlei Kategorien von F_2-Pflanzen hervor **KKll**, **KkLl**, **KkLl** und **kkLL**. Von diesen sind die beiden Kategorien **KKll** und **kkLL** völlig und weiterhin konstant fertil, dagegen die beiden Kategorien **KkLl** verhalten sich wieder wie die F_1-Pflanzen. Diese Theorie erklärt also den ganzen sonderbaren Befund in befriedigender Weise.

Mit der sonstigen Sterilität der Speziesbastarde hat diese „Semisterilität“ nichts zu tun, ist durchaus eine Sache für sich.

Bei der Ausführung von Spezieskreuzungen stößt man gelegentlich auf eine eigentümliche Art von Parthenogenesis, die als **Pseudogamie** bezeichnet wird. Was man darunter versteht, soll uns ein Versuch von LIDFORSS zeigen. LIDFORSS machte Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen *Rubus*-Arten (Brombeeren), z. B. wurde *Rubus nemoralis* Aresch. var. *acuminatus* Lindeb. sorgfältig kastriert und dann bestäubt mit Pollen von *Rubus caesius* L.

Das Ergebnis waren 7 Nachkommen, und zwar 3 sicher keine Bastarde, sondern ganz rein und typisch *Rubus nemoralis* var. *acuminatus* und 4 typische Bastarde zwischen den beiden Arten.

Ein derartiges Ergebnis muß zunächst immer den Verdacht erwecken, daß nicht sorgfältig genug kastriert worden war, und daß neben der Fremdbefruchtung auch noch eine ungewollte Selbstbefruchtung stattgefunden hat.

Dieser Verdacht ist aber in den Versuchen von LIDFORSS ganz unbegründet. Er hat zur Kontrolle zahlreiche Blüten nur kastriert und nicht mit Pollen von anderen Arten befruchtet. Keine von diesen Blüten gab einen Fruchtansatz, wohl aber gaben alle kastrierten und weiterhin mit artfremden Pollen bestäubten Blüten reichlich Nachkommenschaft, die immer aus einem Gemisch von Bastarden und von reinen mütterlichen Individuen bestand!

Die Bastarde erwiesen sich auch in F_2 als typische Bastarde, spalteten in eine unübersehbare Zahl von Neukombinationen auf. Die rein mütterlichen Individuen erwiesen sich weiterhin als konstant rein mütterlich.

Es ist nun die Frage, wie sind wohl die rein mütterlichen Individuen zu verstehen, die aus solchen Artkreuzungen hervorgehen? Man wird natürlich in Erinnerung an die Sachlage bei *Hieracium* (S. 236) vermuten, daß auch hier zweierlei Eizellen vorkommen, solche, die sich parthenogenetisch entwickeln, und solche, die befruchtungsbedürftig sind; die ersteren geben die rein mütterlichen Pflanzen dieser Versuche, die letzteren die Bastarde. Aber die Sache liegt doch anders, denn wie wir gehört haben, geben die kastrierten und nicht bestäubten Blüten überhaupt keinen Samen. Nun wissen wir aber aus anderen Fällen, daß parthenogenetische Entwicklung von pflanzlichen Eizellen durch die Bestäubung der Narbe mit Pollen ausgelöst wird. Es löst also hier der Bestäubungsreiz erst die Parthenogenese aus. Diese Erscheinung, daß scheinbar eine Befruchtung erfolgt, daß aber in Wirklichkeit nur eine durch den Bestäubungsreiz ausgelöste parthenogenetische Entwicklung der Eizellen vorliegt, bezeichnet man als Pseudogamie. Der Name ist von FOCKE vorgeschlagen worden. Sehr wahrscheinlich liegt bei *Rubus nemoralis* und anderen *Rubus*-Arten, die analoge Resultate bei Kreuzungen geben, die Sache so, daß zweierlei Eizellen ebenso wie bei *Hieracium* vorkommen, nämlich normale befruchtungsbedürftige, aus denen bei Fremdbestäubung Bastarde hervorgehen, und zweitens parthenogenetische Eizellen, die sich pseudogam entwickeln, nur auf den Bestäubungsreiz hin, und die natürlich auch bei Fremdbefruchtung rein mütterliche Nachkommen ergeben. Eine cytologische Untersuchung, die ja die sichere Entscheidung bringen muß, ist bei *Rubus* noch nicht ausgeführt.

Pseudogame Entwicklung der Eizellen scheint nach PELLEW und DURHAM neben rein parthenogenetischer Entwicklung auch bei manchen *Primula*-Arten vorzukommen, so bei *P. verticillata* und *P. floribunda*. Das Eigentümliche auch bei diesen Primeln ist aber, daß daneben auch regelrechte Befruchtung vorkommen kann. So gibt die Kreuzung der beiden Arten zwar im allgemeinen Pflanzen, die völlig der Mutter gleichen, ausnahmsweise aber auch einen sterilen Bastard, der als *Primula Kewensis* bekannt ist. Aus dem sterilen Bastard ist dann — das sei hier gleich mit erwähnt — auf vegetativem Wege eine fertile Pflanze entstanden — als Sproß des Bastardes — welche die tetraploide Chromosomenzahl aufweist. *P. verticillata*, *P. floribunda* und die sterile *P. Kewensis* haben haploid 9, diploid 18 Chromosomen, die fertile *P. Kewensis* dagegen hat haploid 18, diploid 36 Chromosomen. Diese tetraploide *P. Kewensis* zeigt anscheinend ebenfalls vorwiegend pseudogame Entwicklung der Eizellen, und nur vereinzelt scheint auch bei ihr, wie bei *P. verticillata* und *floribunda*, eine richtige Befruchtung vorzukommen.

Wahrscheinlich ist die Erscheinung der Pseudogamie verbreiteter, als man denkt, denn ohne ganz sorgfältige Kreuzungsversuche ist eine Fortpflanzung durch Pseudogamie gar nicht von gewöhnlicher sexueller unterscheidbar. So wird von den Gärtnern vielfach angegeben, daß man bei gewissen Gattungskreuzungen bei den Orchideen ausschließlich mütterliche Pflanzen bekommt. Ein Teil dieser Angaben ist wohl sicher richtig, es gibt eine ganze Anzahl beglaubigter Fälle, z. B. gibt *Zygopetalum Mackayi* nach HURST rein mütterliche Pflanzen, wenn man es mit Pollen von *Odontoglossum*- oder *Oncidium*-Arten bestäubt, setzt aber ohne Bestäubung keine Samen an.

Entsprechende Fälle von Pseudogamie kommen auch bei Tieren vor. Aber während es sich in den bisher besprochenen pflanzlichen Beispielen um eine durch den Befruchtungsreiz ausgelöste parthenogenetische Entwicklung von Eizellen handelt, die — wenigstens sehr wahrscheinlich — schon die diploide Chromosomenzahl haben, handelt es sich bei den jetzt zu besprechenden tierischen Fällen um Parthenogenese von haploiden Eizellen. So konnte z. B. PRZIBRAM bei der Gottesanbeterin *Sphodromantis bioculata* künstlich eine „pseudogame" Entwicklung der Eier dadurch auslösen, daß er ihr ein Spermatophor einer anderen Art, *Mantis religiosa*, einführte. Um analoge Erscheinungen handelt es sich wohl auch bei manchen „Bastardierungen" zwischen sehr verschiedenen Tiergattungen, so wohl zweifellos bei der Befruchtung der Eier eines Seeigels *(Echinus)* durch Sperma der Miesmuschel *(Mytilus)*. Seeigeleier, die sich normalerweise erst nach der Verschmelzung mit einem Spermatozoid der gleichen Spezies weiter entwickeln, können künstlich durch sehr verschiedene Reize, Einwirkung von Salzlösungen usw. zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden und können zu fertig ausgebildeten Tieren heranwachsen. Solche Stoffe, welche eine parthenogenetische Entwicklung der Seeigel anregen, sind offenbar auch im Sperma der Miesmuschel und übrigens wohl auch im Sperma mancher anderen Tiere vorhanden. Ein wirklicher Sexualakt, eine Verschmelzung von Eikern und Spermakern findet bei der Besamung von Seeigeleiern durch Muschelsperma gar nicht statt.

Rein mütterliche „Pseudo-Bastarde" sind bei Seeigeln auch sonst vielfach beobachtet worden, auch bei Kreuzungen von Spezies, die einander ziemlich nahe stehen; so bekam HAGEDOORN aus den beiden reziproken Kreuzungen von zwei Seeigelarten *Strongylocentrotus purpuratus* und *Str. franciscanus* nur rein mütterliche Larven und ebenso aus Kreuzungen von *Strongylocentrotus purpuratus* und *Asterias ochracea*. Auch die Eier von *Strongylocentrotus* können durch verschiedene Reize zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden, ob überhaupt bei diesen „Bastardierungen" ein regelrechter Sexualakt stattfindet, ist ganz unsicher.

Man kennt aber auch Fälle, wo sicher ein Sexualakt stattfindet, wo man mikroskopisch festgestellt hat, daß das Spermatozoid sich mit dem Ei vereinigt, und wo trotzdem Bastarde von rein mütterlichem Charakter entstehen. Die neuesten Untersuchungen dieser Seeigel-Gattungsbastarde — HERBST, KUPELWIESER, BALTZER, GODLEWSKI, SHEARER, DE MORGAN and FUCHS, DONCASTER and GRAY u. a. — haben aber ergeben, daß hier in manchen Fällen der Spermakern überhaupt nicht an der Entwicklung des Bastardembryos beteiligt ist, sondern sehr früh eliminiert wird. In anderen Fällen wird ein Teil des Spermakerns eliminiert, es entstehen also Gebilde, die entweder überhaupt nur oder doch vorwiegend mütterliches Idioplasma erhalten.

BALTZER z. B. konnte feststellen, daß bei der Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ ein regelrechter Sexualakt stattfindet, der männliche Zellkern wird nicht eliminiert und die so erhaltenen Bastardembryonen sind ausgesprochene Mittelbildungen zwischen den beiden P_1-Arten. In der reziproken Kreuzung, die nur sehr viel schwieriger gelingt, werden dagegen die Spermakerne eliminiert und dementsprechend entstehen rein mütterliche Larven.

Von großem Interesse sind auch die Experimente von HERBST. HERBST gab Eiern von einem Seeigel *Sphaerechinus*, durch Behandlung mit einem chemischen Agens (Valeriansäure z. B.) einen „Anstoß" zur parthenogenetischen Entwicklung, und befruchtete noch nachträglich diese Eier dann mit Spermatozoiden von einer anderen Gattung, *Strongylocentrotus*. Es findet auch noch eine wirkliche Befruchtung statt, aber da der Eikern zur Zeit des Eintrittes des Spermakerns ins Ei schon in den ersten Stadien der Teilung begriffen ist, verläuft die Verschmelzung der beiden Kerne nicht regelrecht, sondern es entstehen allerhand Störungen. Es kann z. B. vorkommen, daß der Spermakern nur mit dem einen Tochterkern des schon geteilten Eikerns verschmilzt, es ergeben sich dadurch Larven, die in der einen Hälfte ihrer Zellen — den aus der unbefruchteten Eihälfte hervorgegangenen — mütterliche Kerne und rein mütterliche Eigenschaften haben, in der anderen Hälfte — die aus der befruchteten Eihälfte hervorgegangen ist — aber Bastardnatur haben. In dieser oder jener Weise spielt wohl eine ganz oder teilweise parthenogenetische Entwicklung der Eier immer mit, wenn wir irgendwo rein mütterliche Bastarde bekommen.

Alle diese Seeigel-Bastarde sind bisher leider nicht über F_1 hinausgezogen worden, meist wurden sogar nur die Jugendstadien der F_1-Tiere erhalten. Es ist zu erwarten, daß, wenn einmal ein solcher durch mehr oder weniger maskierte Pseudogamie entstandener rein mütterlicher „Bastard" bis F_2 gezogen wird, diese F_2-Generation rein von der Art der Mutter des Bastardes sein wird.

Wie KOEHLER wahrscheinlich gemacht hat, hängt das Aussehen der Bastardlarven dieser Seeigel auch bei ganz regelrecht erfolgter Befruchtung sehr stark von dem relativen Alter bezw. Reifezustand der verwendeten Eier und Spermatozoiden ab. Es liegen also hier sehr verwickelte Verhältnisse vor, die uns zur größten Vorsicht bei Schlußfolgerungen zwingen.

Auf in gewisser Hinsicht ähnlichen Vorgängen beruht nach den Untersuchungen von A. ERNST vielleicht die Entstehung parthenogenetischer Sippen bei *Chara crinita* (Armleuchter-Algen). Von *Chara crinita* gibt es zunächst Rassen, die in ihren Zellen[1]) die Chromosomenzahl 12 haben. Diese Rassen zeigen eine regelrechte Befruchtung mit Reduktionsteilung schon vor der Keimung der Früchtchen. Außerdem gibt es aber rein weibliche, sich stets parthenogenetisch fortpflanzende Rassen mit der doppelten Chromosomenzahl (24) in den Zellen des Haplonten. A. ERNST macht es wahrscheinlich, daß diese diploiden Pflanzen ursprünglich entstanden seien durch Befruchtung eines normalen, d. h. befruchtungsbedürftigen *crinita*-Weibchens durch Sperma einer anderen ebenfalls 12-chromosomigen Art. Da äußerlich die diploiden parthenogenetischen *crinita*-Pflanzen nicht von den haploiden unterscheidbar sind, müßte, wenn die Deutung von A. ERNST zutrifft, der väterliche Kernanteil formativ völlig wirkungslos sein, aber durch alle weitere Generationen bei der parthenogenetischen Vermehrung des Bastardes mitgeschleppt werden. Ob diese ganze Annahme zutrifft, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Um ähnliche Vorgänge handelt es sich wohl auch in einigen Beispielen von Artkreuzungen, wo die Bastarde zwar äußerlich ganz oder fast ganz der Mutter gleichen, aber durch ihre Sterilität und andere Eigenschaften ihre Bastardnatur bekunden. Solche rein mütterliche Bastarde hat MILLARDET z. B. in der Gattung *Fragaria* gefunden. Hier fand er auch als Gegenstück den Fall, daß Bastarde ganz dem Vater gleichen. So ist z. B. der Bastard *Fragaria virginiana* × *Fr. elatior*, den außer MILLARDET auch SOLMS-LAUBACH hergestellt hat, kaum von *Fragaria elatior* zu unterscheiden, ist aber fast ganz steril. Wie diese Fälle von stark Vater- oder Mutter-ähnlichen Art-Bastarden, die man als „Monolepsis"[2]) bezeichnet hat, zu deuten sind, ist unbekannt, eine neuere gründliche Untersuchung wäre sehr notwendig.

---

[1]) Die *Chara*-Pflanze ist der Haplont.

[2]) Der Ausdruck Monolepsis wird in der englischen Literatur auch für Pseudogamie gebraucht.

Vorlesung XIII

Pfropfbastarde. — Xenien.

Alle Bastarde, von denen wir bisher gesprochen haben, entstehen ausschließlich durch die Vereinigung zweier Sexualzellen. Es wird Sie vielleicht wundern, daß ich überhaupt darauf hinweise. Aber so ganz selbstverständlich ist es durchaus nicht, daß nicht auch noch auf andere Weise Bastarde zwischen zwei Spezies oder Rassen entstehen könnten. Es gibt über diese Frage eine sehr große Literatur, und völlig entschieden ist der Streit heute noch nicht, ob nicht auch durch Vereinigung zweier vegetativer Zellen Bastarde entstehen können, und ob nicht auch etwa auf dem Wege der Pfropfung Merkmale einer Art auf eine andere Art übertragbar sind. Angaben über vegetative Merkmalsübertragungen durch Pfropfung und über die Entstehung von Bastarden aus Pfropfungen finden sich in der Literatur in Menge.

Man hat unter der Bezeichnung Pfropfbastardierung dreierlei ganz verschiedene Dinge zusammengeworfen, zunächst die Erscheinung, daß aus der Verwachsungszone von zwei Pfropflingen Adventivsprosse hervorgingen, die sich in mancher Hinsicht wie Bastarde zwischen den beiden zusammengepfropften Arten verhielten. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist der *Cytisus Adami*. Diese Pfropfbastarde wollen wir weiterhin als „Pfropfbastarde im engeren Sinne“ bezeichnen.

Zweitens gebrauchte man den unklaren Terminus „vegetative Bastardierung“ auch für die oft sehr ausgesprochene formative Beeinflussung, die vielfach zwei zusammengepfropfte Pflanzen aufeinander ausüben. Heute ist man sich aber wohl ganz allgemein klar darüber, daß diese formative Beeinflussung im Grunde genommen nur eine bestimmte Art von Ernährungsmodifikationen ist, die mit Bastardierung nichts zu tun hat, und die in keiner Weise etwa den modifizierten Pfropfling in seinen erblichen Eigenschaften ändert.

Eine dritte Gruppe von Erscheinungen, die man hierhergezogen hat, ist die Übertragung von einer bestimmten Kategorie von Buntblätterigkeit, die man jetzt meist als infektiöse Chlorose bezeichnet.

Mit diesen 3 Gruppen von Erscheinungen wollen wir uns heute beschäftigen.

1. Die Pfropfbastarde im engeren Sinne.

Der älteste, viel untersuchte derartige Pfropfbastard ist *Cytisus Adami*. Er entstand im Jahre 1829. Ein Gärtner ADAM transplantierte Knospen von *Cytisus purpureus* (Fig. 106 c) auf Stämmchen von *Laburnum*

vulgare (Goldregen) (Fig. 106 a). Diese Operation wird oft vorgenommen, weil *Cytisus purpureus* selbst keinen Stamm bildet, immer nur ein niedriger Strauch bleibt. Er wächst aber auf Stämmchen von Goldregen, transplantiert sehr gut, fast besser, als auf eigenen Wurzeln. Man kann also leicht auf diese Weise „Hochstämme“ von *Cytisus purpureus* machen.

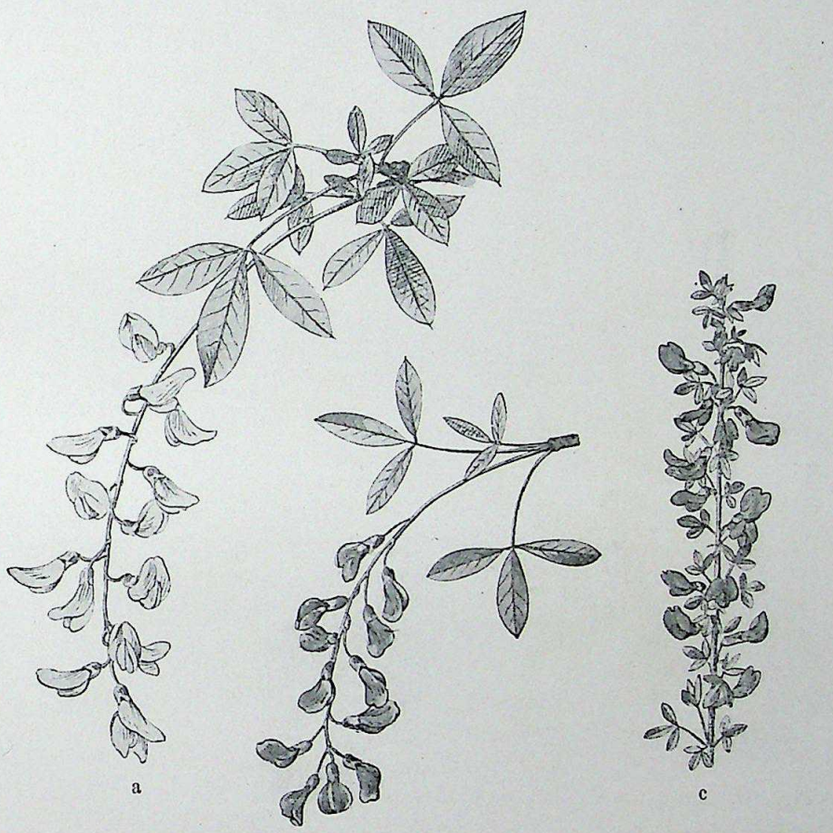


Fig. 106. *Laburnum vulgare* (a), *Cytisus purpureus* (c) und *Laburnum Adami* (b). *Laburnum vulgare* hat gelbe, *Cytisus purpureus* rote Blüten. *Laburnum Adami* hat schmutzigrote Blütenfarbe.

Eines von diesen transplantierten *purpureus*-Augen ADAMS wuchs nun aber nicht, wie es sonst immer geschah und seitdem in tausend Fällen immer wieder geschehen ist, zu einem *purpureus*-Zweig aus, sondern ergab einen Zweig, der aussah, wie man es von einem Bastard zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* erwarten mußte. (Fig. 106 b und Taf. X Fig. 2.) Dieser offenbar vegetativ entstandene

„Bastard“ wurde durch Pfropfen und Okulieren massenhaft vermehrt, und der *„Laburnum Adami“* fehlt heute in keinem Botanischen Garten. Er hat nun noch eine sonderbare Eigenschaft, er spaltet ziemlich häufig vegetativ in seine Stammpflanzen auf, d. h. es entstehen auf ihm Zweige, die rein *Lab. vulgare*, und Zweige, die rein *Cyt. purpureus* sind. Diese Spaltung kann auch innerhalb eines Blattes oder einer Blüte erfolgen, es kann z. B. eine Blüte halb Goldregen, *Laburnum vulgare*, halb *Cytisus Adami* sein usw.



Fig. 107. Zweig von *Crataegomespilus Asnieresii*, an dem ein reiner *Crataegus*-Zweig entstanden ist.

Die Blüten des *Cyt. Adami* sind fast ausnahmslos steril. Nur einige wenige Samen sind bisher aus *Adami*-Blüten erhalten worden, und diese haben alle reine *Laburnum vulgare*-Keimlinge ergeben.

Weitere Pfropfbastarde, die diesem *Cytisus Adami* ganz analog sind, gibt es zwischen Mispel und Weißdorn, *Mespilus germanica* und *Crataegus monogyna*. Die Entstehungsweise ist hier nicht genau bekannt, aber in ihrem ganzen Verhalten sind diese, *Crataegomespilus Dardari* und *Crataegomespilus Asnieresii* genannten Pfropfbastarde völlig analog dem *Cyt. Adami*. *Crataegomespilus Asnieresii* ist mit seinen Eltern auf Taf. IX abgebildet.

Fig. 107 stellt einen Zweig von *Crataegomespilus Asnieresii* dar, an welchem gerade ein reiner *Crataegus*-Sproß entstanden ist.

Man hat lange gezweifelt, daß diese Pfropfbastarde, speziell der *Cytisus Adami* wirkliche **Pfropf**bastarde seien. Man hat geglaubt, daß der Gärtner ADAM vielleicht unbewußt kein reines *purpureus*-Auge transplantiert hat, sondern ein Auge von einem gewöhnlichen sexuellen Bastard zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*. Aber dieser Einwand ist unbegründet, weil es sexuelle Bastarde zwischen diesen beiden Spezies gar nicht gibt. Die beiden Arten haben trotz zahlloser Versuche sich nie sexuell kreuzen lassen. Alle Zweifel an der Möglichkeit, daß auf vegetativem Wege solche merkwürdigen bastardähnlichen Organismen wie der *Cytisus Adami* entstehen können,

sind vor einigen Jahren durch WINKLER beseitigt worden. Es gelang ihm nämlich mit ganz anderen Pflanzen, der Tomate, *Solanum lycopersicum*, und dem Nachtschatten, *S. nigrum*, auf vegetativem Wege als Adventivsprosse aus Pfropfstellen Pflanzen zu erzeugen, die in jeder Hinsicht dem *Cytisus Adami* und den *Crataegomespili* entsprechen. WINKLERS Versuchsanordnung war folgende: Es wurden auf Tomatenpflanzen Reiser von Nachtschatten gepfropft (so wie in Fig. 108). Nachdem die Verwachsung erfolgt war, wurde quer durch die Pfropfstelle hindurchgeschnitten und es entstand auf der Wundfläche eine

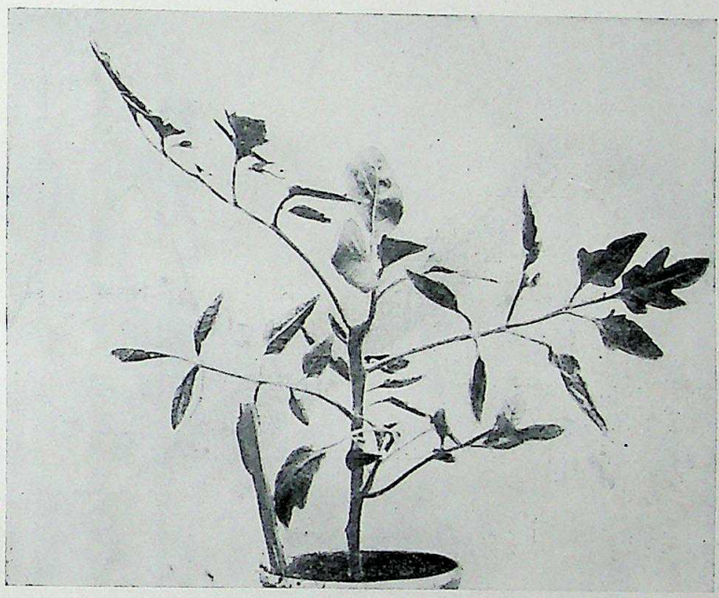


Fig. 108. Pflanze von *Solanum lycopersicum* (Tomate), auf welche ein Zweig von *S. Melongena* (Eierfrucht) gepfropft ist. *S. lycopersicum* ist kenntlich an den Fiederblättern, während *S. Melongena* ungeteilte Blätter hat.
(Nach einer Versuchspflanze von W. HEUER.)

Gewebewucherung, und aus diesem Wundgewebe — Callus — differenzierten sich neue Vegetationspunkte (Fig. 109). Die große Mehrzahl der aus diesen Vegetationspunkten entstehenden Sprosse war rein einelterlich, d. h. entweder rein Tomate oder rein Nachtschatten, je nachdem, ob sie aus Tomaten- oder aus Nachtschatten-Gewebe hervorgegangen waren. In einigen Fällen erhielt WINKLER aber auch Sprosse, die gerade auf der Verwachsungsstelle aufsaßen, und die eigentümliche Doppelwesen waren, auf der einen Seite Tomate, auf der anderen Seite Nachtschatten. Diese Sprosse hatten offenbar einen Vegetationspunkt,

der auf der einen Seite aus Zellen von *Solanum lycopersicum*, auf der anderen Seite aus Zellen von *S. nigrum* besteht. Sie sind ganz analog den Gebilden, die wir in Vorlesung XI schon bei den Pelargonien kennen gelernt haben. Für diese Pflanzen mit einem aus zweierlei verschiedenartigen Zellen zusammengesetzten Vegetationspunkt hat WINKLER den heute allgemein angenommenen Terminus Chimären vorgeschlagen.

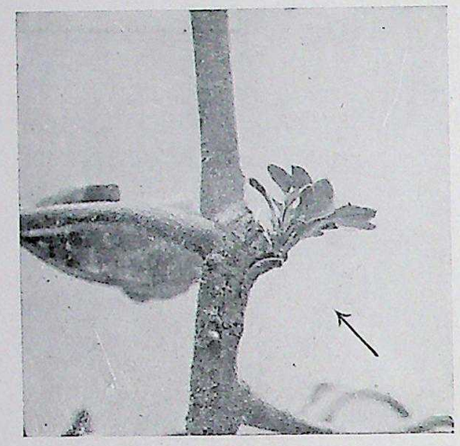
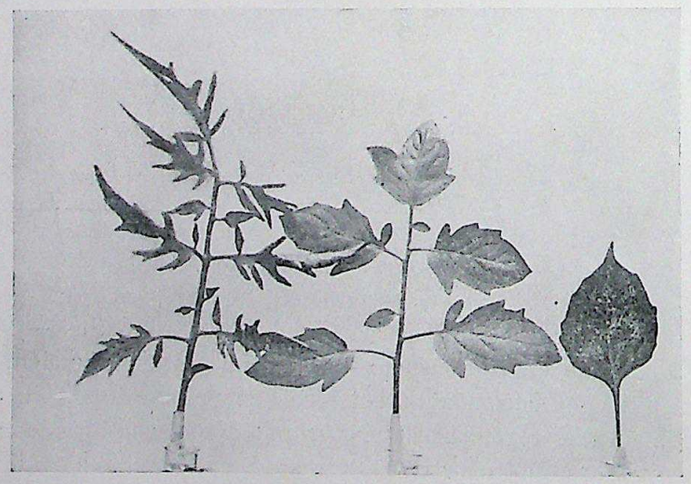


Fig. 109. Adventivsprosse aus der quer durch die Verwachsungszone einer Pfropfstelle geführten Schnittfläche. (Versuchspflanze von W. HEUER.)

Außer solchen Chimären bekam WINKLER auch mehrfach Sprosse, die ganz ausgesprochene Zwischenformen zwischen Tomate und Nachtschatten darstellen. Im ganzen traten 5 verschiedene Formen auf, die alle eigenartige, im einzelnen verschiedene Kombinationen der Eigenschaften der Stammarten aufwiesen (Fig. 110). Der erste derartige experimentell erzeugte Pfropfbastard wurde von WINKLER als *S. tubingense*, die späteren als *S. Koelreuterianum*, *S. Gaertnerianum* usw. beschrieben.



a b c

Fig. 110. Blätter von: a *S. lycopersicum* (Tomate); c *S. nigrum* (Nachtschatten); b einem Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten, *S. Koelreuterianum*. (Versuchspflanzen von W. HEUER.)

Die alte Streitfrage, ob auf dem Wege der Pfropfung bastardähnliche Mittelbildungen zwischen den gepfropften Spezies entstehen können, war durch diese Versuche WINKLERS im bejahenden Sinne entschieden.

Unentschieden war aber noch immer die Frage, wie diese Pfropfbastarde zustande kommen. Am nächsten lag der Gedanke, daß zwei benachbarte vegetative Zellen miteinander verschmelzen und so eine „Bastardzelle“ erzeugen, aus der dann weiterhin der Pfropfbastard hervorgehe. Diese Vermutung ist nicht richtig.

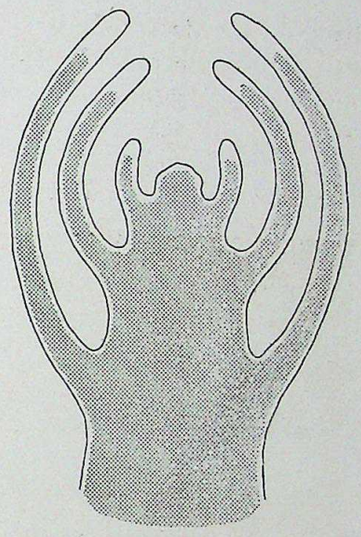
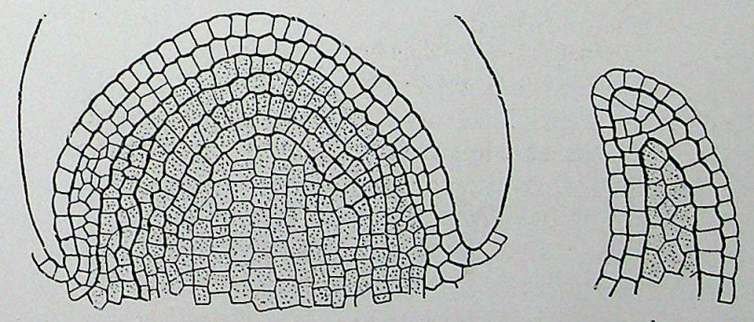


Fig. 111. Schematischer Längsschnitt durch eine Periklinalchimäre von *Pelargonium*, die aus zwei weißen Zellschichten außen und im übrigen grünen Zellschichten innen besteht. (Grünes Gewebe punktiert.)

Den Schlüssel zum Verständnis der Pfropfbastarde haben ziemlich genau gleichzeitig mit der Erzeugung der neuen Pfropfbastarde durch WINKLER im Sommer 1909 meine in Vorl. XI besprochenen *Pelargonium*-Chimären geliefert. Wir hatten gehört, daß bei *Pelargonium* Chimären zwischen einer weißen und einer grünen Sippe vorkommen. Wenn man solche Chimären mit sektorial geteiltem Vegetationspunkte, „Sektorialchimären“, längere Zeit beobachtet, dann findet man, daß gelegentlich auf der Grenze zwischen der grünen und weißen Komponente Blätter und weiterhin Sprosse entstehen, die gebaut sind, wie in Fig. 111 u. 112 schematisch dargestellt ist. Es sind

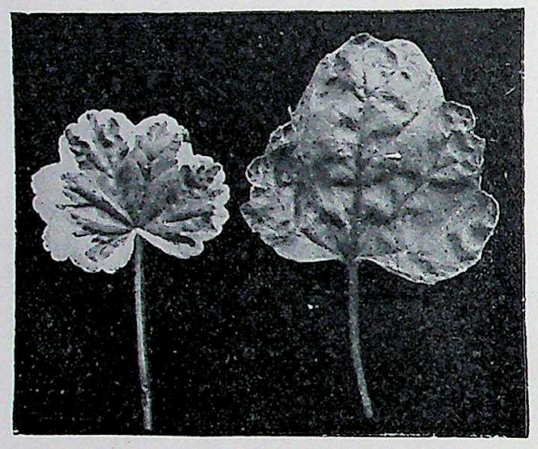


a b

Fig. 112. a Schnitt durch den Vegetationskegel einer Periklinalchimäre von *Pelargonium zonale* mit zwei weißen Zellschichten außen. b Schnitt durch den Rand eines jungen Blattes der gleichen Pflanze. (Grünes Gewebe punktiert.)

ebenfalls Chimären, aber Chimären, bei denen der Vegetationskegel **periklinal** geteilt ist, wo z. B., wie in Fig. 112 abgebildet, die zwei peripherstenZellagen weiß, alle anderen aber grün sind. In natura sieht ein Blatt einer solchen außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre aus wie Fig. 113a. Im Schnitt ist ein solches Blatt in Fig. 114 und 115 abgebildet.

Wie diese Periklinalchimären entstehen, ist leicht verständlich, wenn man sich einen Querschnitt durch den Stengel einer Sektorialchimäre betrachtet. Man findet nämlich, daß sehr oft die Grenze zwischen dem grünen und weißen Gewebe nicht radiär nach innen verläuft, wie in Fig. 116a, sondern daß z. B. eine oder zwei Schichten weißes Gewebe ein Stück weit das grüne Gewebe überlagern so wie in Fig. 116b. Und man kann ferner feststellen, daß überall, wo an einer solchen Stelle, an der weißes Gewebe das grüne überlagert, ein Blatt inseriert (Fig. 117) ist, dieses Blatt aussieht wie das in Fig. 113a. Seitenvegetationspunkte, die gerade auf einer solchen Grenze entstehen, sind periklinal geteilt, wie in Fig. 112a abgebildet ist.



a b

Fig. 113. Blätter von Periklinalchimären von *Pelargonium zonale*, von einer Pflanze mit zwei weißen peripheren Zellschichten, b von einer Pflanze mit einer weißen peripheren Zellschicht.

Ich besitze mehrere verschiedene Periklinalchimären, u. a. eine, bei der nur die alleräußerste Zellage der weißen, alles andere aber der grünen Sippe angehört. Ein Blatt einer solchen Pflanze ist in Fig. 113b abgebildet. Wir haben hier also verbo tenus eine grüne *Pelargonium*-Pflanze, welche in der — ihr hier deutlich zu engen — Haut einer weißen steckt. Ich besaß ferner eine Periklinalchimäre, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige weiß, ferner eine, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige bis auf einen grünen Strang im Plerom weiß hat, und endlich eine vierte, bei welcher nur die Epidermis grün ist — man kann das nur mikroskopisch an den Schließzellen der Spaltöffnungen feststellen — während alles andere weiß ist.

Vegetativ, durch Stecklinge, sind diese Periklinalchimären zwischen der weißen und der grünen *Pelargonium*-Sippe leicht zu vermehren. Es kommen aber doch gelegentlich Störungen in der Verteilung der Kom-

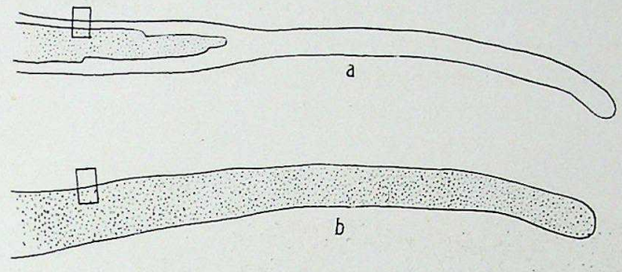


Fig. 114. Schnitte durch den Blattrand: a einer Periklinalchimäre mit zwei peripheren weißen Zellschichten, b einer ganz grünen Pflanze. (Grünes Gewebe punktiert.) Die in den Figuren eingezeichneten kleinen Rechtecke sind in Fig. 115 noch einmal bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

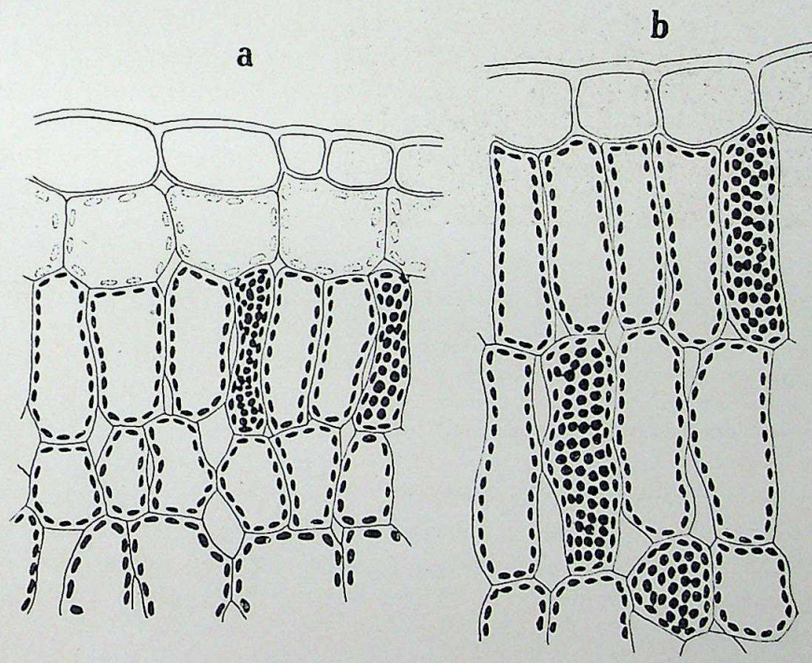


Fig. 115. Die kleinen Rechtecke aus Fig. 114 bei stärkerer Vergrößerung. (Farblose Chromatophoren punktiert, grüne schwarz gezeichnet.)

ponenten am Vegetationskegel vor, meist wohl infolge von kleinen Verletzungen. Das hat dann je nach der Art der Störung verschiedene Folgen. Es können z. B. bei einer außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre vom Typus der Fig. 113a die äußeren weißen Zellschichten

verletzt sein und von der grünen dritten Schicht her regeneriert werden, es schaut dann quasi die grüne Pflanze durch ein Loch in der weißen Haut heraus, und wenn ein solches Loch gerade über einem Seitenvegetationspunkt liegt, dann entsteht ein rein grüner Sproß. Es erfolgt eine „vegetative Aufspaltung" der Chimäre. Öfters kommt es auch vor, daß ein Vegetationskegel in einer Blattachsel nur aus den äußersten zwei Schichten entsteht, das hat dann natürlich die Entstehung eines rein weißen Astes zur Folge.

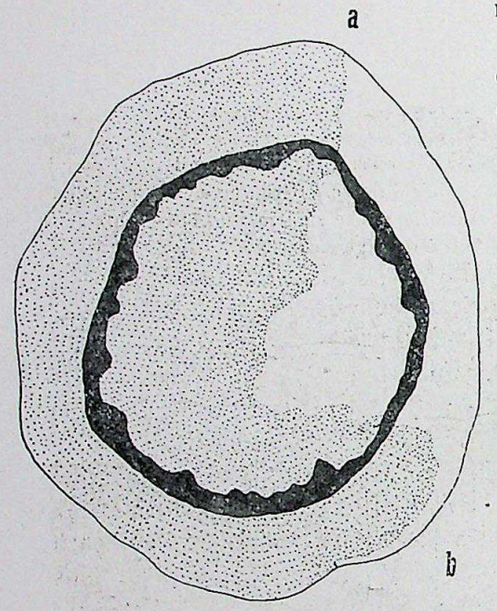


Fig. 116. Schnitt durch den Stamm einer Sektorialchimäre. Bei a verläuft die Grenze radiär nach innen, bei b überlagert weißes Gewebe ein Stück weit das grüne. (Grünes Gewebe punktiert.)

Die sexuale Deszendenz der Periklinalchimären zeigt ein aufs erste merkwürdiges Verhalten, das aber aus ihrer Anatomie völlig verständlich wird. Wir wissen, daß die Sexualzellen der Angiospermen wohl immer entwicklungsgeschichtlich von Zellen der zweitäußersten Zellschicht des Vegetationskegels abstammen. Danach ist zu erwarten, daß bei den Periklinalchimären die sexuelle Deszendenz immer völlig rein derjenigen Sippe angehören muß, von welcher in der betreffenden Chimäre die zweitäußerste Zellschicht gebildet wird. Damit steht das Verhalten der Sämlinge meiner Periklinalchimären von *Pelargonium* vollkommen im Einklang. Alle Chimären, bei denen die erste subepidermale Zellschicht der grünen Sippe angehört, haben nur rein und konstant grüne Sämlinge. Alle diejenigen Chimären dagegen, bei welchen die zweitäußerste Zellage der weißen Sippe angehört, haben rein weiße Sämlinge.

Bei der Untersuchung dieser Periklinalchimären von *Pelargonium* hatte sich mir schon im Sommer 1909 immer mehr der Gedanke aufgedrängt, daß am Ende die bisher so rätselhaften alten Pfropfbastarde *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* nichts weiter seien als Periklinalchimären zwischen ihren beiden vermutlichen Stammarten. Und auch das damals gerade von WINKLER neu

erzeugte *Solanum tubingense* sah nach WINKLERS Beschreibung genau so aus und verhielt sich so wie eine Periklinalchimäre mit *Solanum lycopersicum* außen und *Solanum nigrum* innen. Das ganze Verhalten der alten sowohl wie der neuen WINKLERschen Pfropfbastarde und vor allem aber die Anatomie des *Cytisus Adami* und der *Crataegomespili* steht im Einklang damit.

Ich habe auf Grund dieser Beobachtungen die Theorie, daß die bisher bekannten „Pfropfbastarde" Periklinalchimären seien, schon im Jahre 1909 ausgesprochen, bin aber zunächst auf sehr lebhaften Widerspruch gestoßen, besonders von seiten H. WINKLERS. Heute ist diese Anschauung aber allgemein anerkannt.

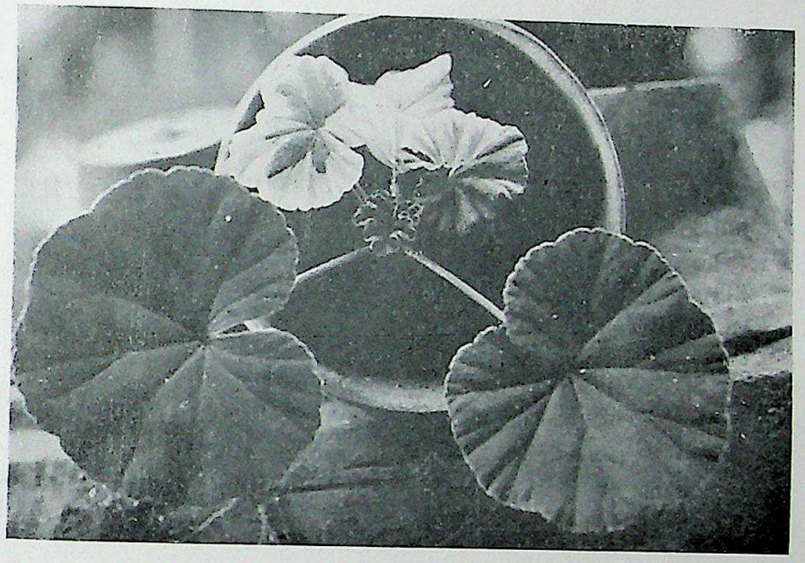


Fig. 117. Sektorialchimäre von *Pelargonium*, welche eben auf der so wie in Fig. 116 bei b verlaufenden Grenze (links oben im Sinne des Beschauers) ein Weißrandblatt (zwei periphere weiße Zellschichten) gebildet hat. Ein auf der anderen, so wie in Fig. 106 bei a verlaufenden Grenze aufsitzendes Blatt (nach rechts oben gerichtet) ist genau median in eine weiße und eine grüne Hälfte geteilt. Das völlig im weißen Sektor inserierte Blatt (nach oben gerichtet) ist rein weiß, die völlig im grünen Sektor inserierten (untern drei) Blätter sind rein grün. Aus der Achsel des Weißrandblattes ging später ein typischer weißrandblätteriger Zweig hervor.

Zunächst finden die ziemlich häufig bei den Pfropfbastarden auftretenden vegetativen „Rückschläge" in die Stammformen nach dem Obengesagten ja ihr vollständiges Analogon bei den Periklinalchimären von *Pelargonium*. Störungen in der Verteilung der Komponenten, d. h. also Produktion von rein weißen oder von rein grünen Zweigen, Blättern

oder Blatteilen kommen bei den Weißrandpelargonien ungefähr ebenso häufig vor wie die analogen Erscheinungen bei den Pfropfbastarden.

Die Sexualzellen stammen entwicklungsgeschichtlich immer von Zellen der zweitäußersten Zellenlage des Vegetationspunktes ab. Daraus folgt, daß alle Periklinalchimären eine sexuelle Deszendenz ergeben müssen, die derjenigen Art angehört, welche in ihnen die zweitäußerste Zellenlage bildet. Ganz genau so verhalten sich tatsächlich die Pfropfbastarde.

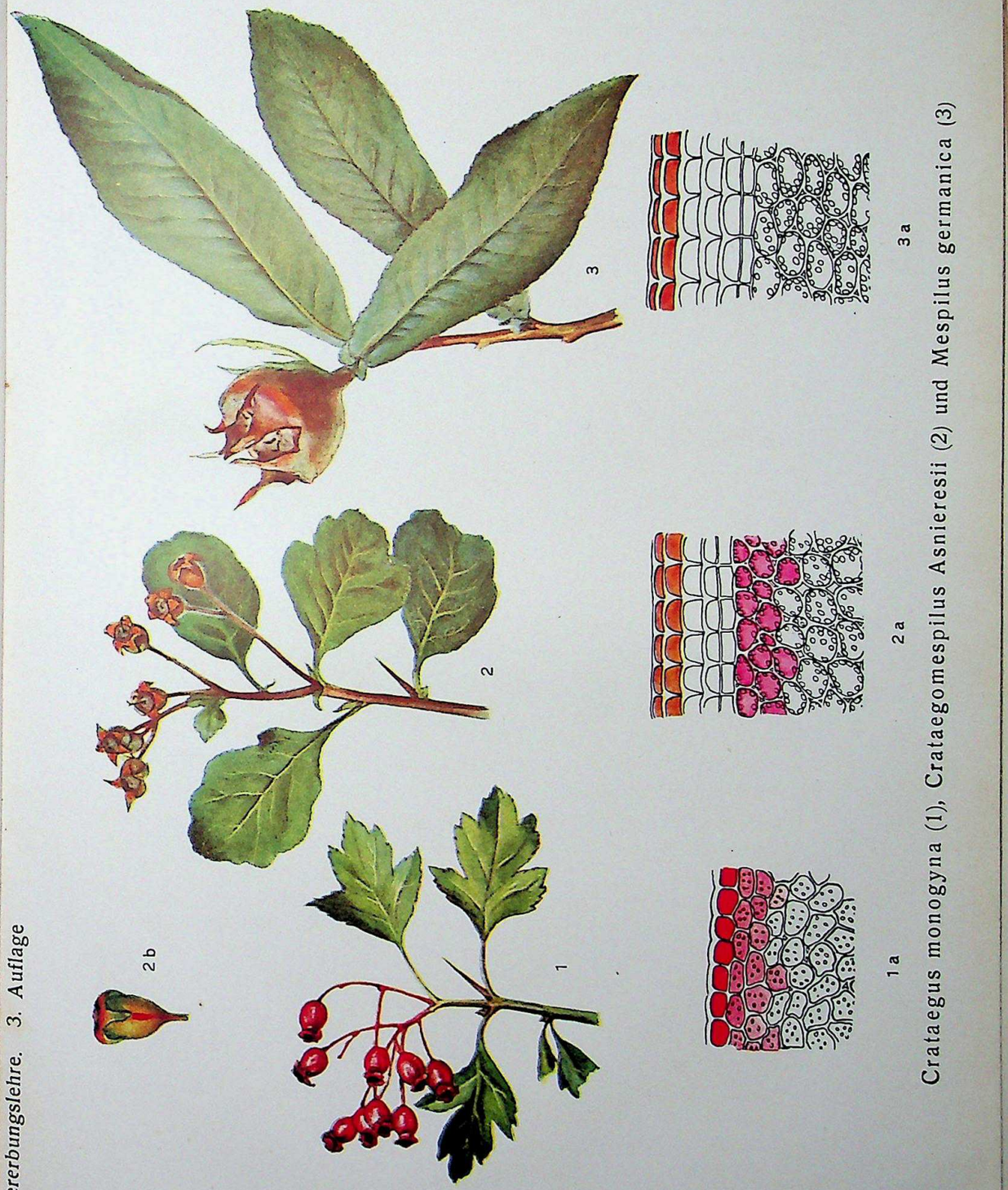
Cytisus Adami z. B. ist nach seiner Anatomie zu schließen ein *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und damit steht in Einklang, daß seine Sämlinge rein *Laburnum vulgare* sind.

Das WINKLERsche *Solanum tubingense* ist seinem ganzen Aussehen nach ein *S. nigrum* (Nachtschatten) in einer Epidermis von *S. lycopersicum* (Tomate). Damit steht im Einklang, daß seine Deszendenz rein *S. nigrum* ist, und in gleicher Weise stehen auch die Befunde bei den übrigen WINKLERschen *Solanum*-Pfropfbastarden, wie BUDER zuerst ausgeführt hat, im Einklang mit meiner Theorie, daß sie Periklinalchimären seien.

Die sichere Entscheidung mußte natürlich eine genaue anatomische Untersuchung bringen.

Bei den Pelargonien ist es leicht, des auffallenden Farbenunterschiedes wegen, an einem Blatt zu sehen, welche Zellen der einen, welche der anderen Komponente angehören. Bei den „Pfropfbastarden" ist das nicht so leicht, und vor allem ist es schwer, die Unterschiede im Bild zu demonstrieren, aber immerhin sind die Befunde noch deutlich genug. Zunächst bei *Crataegomespilus Asnieresii*, dessen Blätter ich oft geschnitten und mit denjenigen der Eltern verglichen habe, ist mit aller Sicherheit zu sagen, daß die Blattepidermis vollkommen derjenigen von *Mespilus* gleicht. Glücklicherweise ist die Blattepidermis von *Crataegus* sehr von der von *Mespilus* verschieden, vor allem sehr verschieden behaart. Das ganze Blattinnere des auf Taf. IX abgebildeten Pfropfbastardes zwischen *Crataegus* und *Mespilus*, des *Crataegomespilus Asnieresii*, ist nicht von dem von *Crataegus* zu unterscheiden und deutlich von demjenigen von *Mespilus* verschieden. Ein sicheres Urteil bekommt man freilich nur, wenn man eine große Zahl von Schnitten vergleicht. Die *Crataegomespili* sind ja in allen botanischen Gärten zu finden und es kann jedermann leicht versuchen, sich selber ein Urteil zu bilden. Was für die Anatomie der Blätter gilt, das gilt auch mutatis mutandis für die Frucht. Der Bau der Fruchtepidermis ist bei *Crataegus* und *Mespilus* sehr verschieden. *Mespilus* läßt aus seiner Epidermis, wie Taf. IX Fig. 3a zeigt, ein dickes Periderm entstehen, bei *Crataegus* bleiben die Epidermiszellen ungeteilt und enthalten einen

Tafel IX



Crataegus monogyna (1), Crataegomespilus Asnieresii (2) und Mespilus germanica (3)

Baur, Vererbungslehre. 3. Auflage

dunkelroten Zellsaft (Fig. 1a Taf. IX). Das Fruchtfleisch ist bei *Mespilus* ganz ungefärbt, bei *Crataegus* enthalten die äußeren 3—4 Zellschichten des Fruchtfleisches einen blaßroten Zellsaft. Der *Crataegomespilus Asnieresii* (Taf. IX Fig. 2a) hat, wie die Bilder zeigen, eine ganz typische *Crataegus*-Frucht, die aber in einer *Mespilus*-Epidermis steckt! Die Anatomie der übrigen Teile gibt wenig Anhaltspunkte, weil *Crataegus* und *Mespilus* in dem mikroskopischen Bau

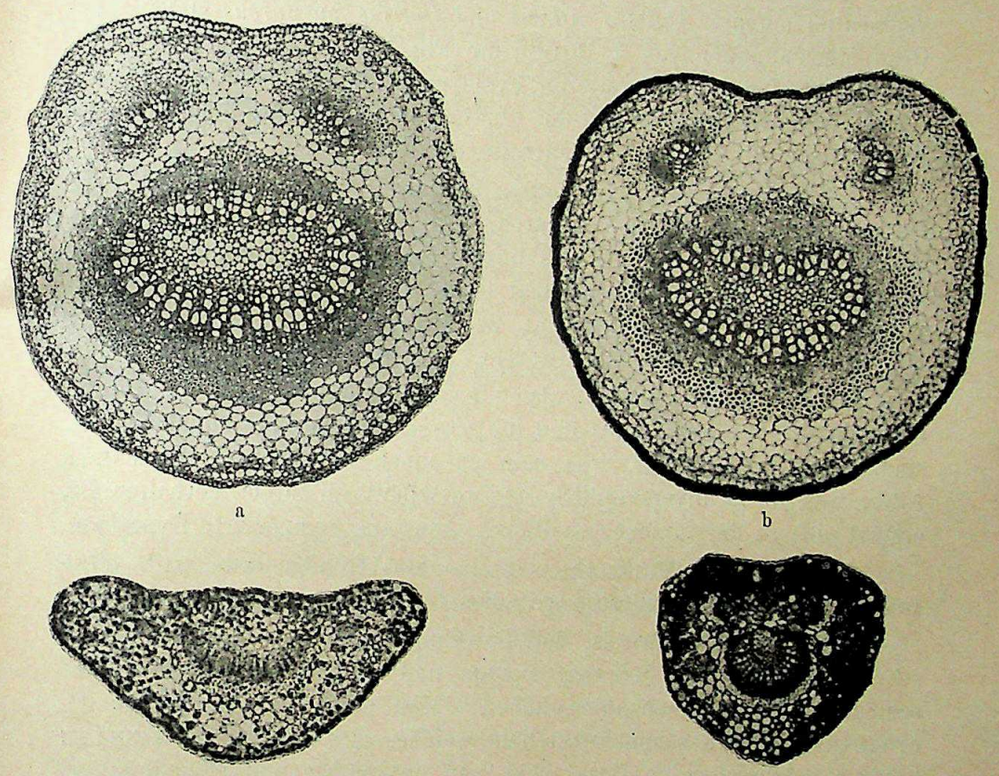


Fig. 118. Mit Kaliumbichromat behandelte Blattstielquerschnitte von: a *Laburnum vulgare* (gerbstofffrei), b *Laburnum Adami* (Epidermiszellen geschwärzt, d. h. gerbstoffhaltig), c und d *Cytisus purpureus*. Alle Zellen geschwärzt (bei den angeschnittenen weißen Zellen ist der Niederschlag herausgefallen). c = Kurztrieb, d = Langtriebblatt.

des Holzes, der Rinde usw. sich ungemein ähnlich sehen. Eine genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Pfropfbastardes und damit verglichen seiner Eltern dürfte aber wohl noch mancherlei Anhaltspunkte liefern.

Eine sehr sorgfältige und erschöpfende Darstellung der Anatomie der *Crataegomespili* finden Sie in einer Abhandlung von J. Meyer.

Laburnum Adami ist nach der Blattanatomie zu schließen *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und nach den Untersuchungen von BUDER geht aus der Anatomie der Blumenblätter, speziell aus der Farbenverteilung in den verschiedenen Zellschichten mit Sicherheit hervor, daß nur die Epidermis dem *Cytisus purpureus*, alles andere aber dem *Laburnum vulgare* angehört.

Querschnitte durch ein Blumenblatt, die Fahne (Vexillum), von *Laburnum vulgare*, *Cytisus Adami* und *Cytisus purpureus* stellen nach Originalzeichnungen von J. BUDER die Fig. 1, 2, 3 auf Taf. X dar. Die Bilder bedürfen keiner weiteren Erklärung, die Epidermis des *Cytisus Adami* ist ganz identisch mit der von *C. purpureus*, alles innere Gewebe ist identisch mit dem von *Laburnum vulgare*.

Laburnum vulgare und *Cytisus purpureus* unterscheiden sich nach BUDER auch sehr deutlich dadurch, daß *C. purpureus* reichlich Gerbstoffe in seinen Zellen führt, was durch Behandlung von mikroskopischen Querschnitten mit Kaliumbichromat leicht nachweisbar ist, *Lab. vulgare* ist gerbstoffarm. *Lab. Adami* hat, wie aus Fig. 118 sehr schön zu sehen ist, eine gerbstoffhaltige Epidermis, aber sonst gerbstoffarme Zellen.

Summa summarum steht also mit meiner Deutung, daß die „Pfropfbastarde" *Laburnum Adami* und die *Crataegomespili* Periklinalchimären sind, alles in Einklang, was man an ihnen hat beobachten können. Alles, was sonst unverständlich und rätselhaft an ihrem Verhalten ist, erklärt sich in der einfachsten Weise ohne jede komplizierte Hypothese.

Auch für die WINKLERschen *Solanum*-Pfropfbastarde trifft diese Erklärung zu, zum mindesten gilt dies für 4 davon.

Hier ist der Nachweis, daß Periklinalchimären vorliegen, dadurch sehr erleichtert, daß *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum* ganz verschiedene Chromosomenzahlen haben. Man kann also direkt für die einzelnen Zellen schon feststellen, welches ihre Natur ist. WINKLER hat die entsprechenden Untersuchungen ausgeführt und gefunden, daß meine Deutung auch für diese *Solanum*-Pfropfbastarde zutrifft, d. h. daß auch hier Periklinalchimären vorliegen. *S. tubingense* ist z. B. ein *S. nigrum* (Nachtschatten) in einer Epidermis von *S. lycopersicum* (Tomate). *S. Koelreuterianum*, von dem ein Blatt in Fig. 110b dargestellt ist, hat nur die Epidermis von *S. nigrum* und alles übrige von *S. lycopersicum*. *S. Gaertnerianum* ist ein *S. lycopersicum* mit zwei Zellschichten von *S. nigrum* außen usw.

Noch nicht genügend untersucht ist der Bau des 5. WINKLERschen Pfropfbastardes, des *S. Darwinianum*.

WINKLER selbst verficht eifrig die Ansicht, daß bei *S. Darwinianum* die subepidermale Zellschicht entstanden sei aus der Verschmelzung einer Tomatenzelle mit einer Nachtschattenzelle, daß also diese Zellschicht einen „wirklichen" vegetativ entstandenen Bastard darstelle, einen „Burdo", wie WINKLER diese vorläufig rein hypothetischen Gebilde heißt.

Der Tatbestand ist der folgende: *Solanum nigrum* hat die Chromosomenzahl 72 (reduziert 36), *Solanum lycopersicum* hat die Chromosomenzahl 24 (reduziert 12), *Solanum Darwinianum* hat in seinen Pollenmutterzellen in einem Stadium, wo die reduzierte Chromosomenzahl zu erwarten wäre, 24 Chromosomen (d. h. also die diploide Chromosomenzahl von *S. lycopersicum*). In den übrigen Zellschichten hat *S. Darwinianum* 72 Chromosomen, alle diese übrigen Zellschichten gehören demnach zu *S. nigrum*.

WINKLER nimmt an, daß die in der subepidermalen Zellschicht gefundene Chromosomenzahl 24 die reduzierte Chromosomenzahl sei von 48 Chromosomen. Es hätte nach dieser Deutung die subepidermale Zellschicht 48 Chromosomen, und diese Zahl könnte man sich nach WINKLER zustande gekommen denken durch Verschmelzung einer vegetativen Tomatenzelle (24 Chromosomen) mit einer vegetativen Nachtschattenzelle (72 Chromosomen). Die Verschmelzungszelle müßte haben 72 + 24 = 96 Chromosomen, und wenn dann eine einmalige Reduktion erfolgt, so ergäbe sich eine Chromosomenzahl von 48 Chromosomen. Diese Zahl nimmt WINKLER auf Grund der in den Pollenmutterzellen gefundenen 24 Chromosomen tatsächlich für die subepidermale Schicht von *S. Darwinianum* an. Mir scheint diese ganze gekünstelte Deutung der gefundenen Chromosomenzahl 24 wenig einleuchtend. Was die zweite Zellschicht von *Solanum Darwinianum* dargestellt hat, ist unbekannt. Die Existenz von wirklichen Pfropfbastarden im engsten Sinne des Wortes ist nicht erwiesen.

Auch zwischen anderen *Solanum*-Arten, z. B. *S. lycopersicum* (Tomate) und *S. melongena* (Eierfrucht) haben zahlreiche auf meine Veranlassung hin angestellte Versuche von W. HEUER Periklinalchimären ergeben. Manche *Solanum*-Arten sind für diese Versuche ganz außergewöhnlich geeignete Objekte.

Aus Pfropfungen zwischen *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* bekommt man ganz besonders leicht Periklinalchimären. Nach den unter meinen Augen ausgeführten Versuchen von W. HEUER zu schließen, kann man darauf rechnen, daß unter sechs Pfropfungen mindestens eine die eine oder die andere Periklinalchimäre ergibt. Man muß nur sehr junge Stengel pfropfen und muß sich so einrichten, daß die Regeneration in die Monate Juni—Juli fällt, d. h. man muß im Januar schon aussäen, Anfang Mai pfropfen und Ende Mai durch die Pfropfstelle hindurch abschneiden.

In analoger Weise wie bei *Solanum nigrum*, *S. lycopersicum* und anderen Solaneen kann man leicht die verschiedenartigsten Periklinal- und Sektorialchimären bei Pappeln erzeugen, z. B. zwischen *Populus nigra* und *Populus trichocarpa*. Man okuliert hier am besten im August die eine Art auf die andere, läßt das Auge im nächsten Jahre austreiben und schneidet dann im Juli quer durch die Okulationsstelle. In dem reichlichen Wundkallus differenzieren sich zahlreiche Vegetationspunkte, von denen fast in jedem Versuch einige Chimären sind. Ich habe selbst eine große Zahl von Chimären erhalten.

Wie die „alten" Pfropfbastarde, *Cytisus Adami* usw. entstanden sind, ist unbekannt. Sehr wahrscheinlich sind sie nicht so wie die WINKLERschen als Adventivsprosse aus dem Wundkallus hervorgegangen, denn Adventivsprosse aus dem Wundkallus entstehen bei *Laburnum*, *Cytisus*, *Crataegus* und *Mespilus* nach meiner Erfahrung nicht oder doch nur äußerst selten. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme, daß diese alten Pfropfbastarde direkt entstanden sind, dadurch, daß beim Okulieren, d. h. bei der Transplantation einer Knospe, die Knospe selbst verletzt, „ausgehöhlt" worden war, und daß Kallus der Unterlage in diese Höhlung hineinwucherte. Auf diese Weise muß ja direkt eine Periklinalchimäre entstehen.

2. „Modifizierungen" eines Pfropfsymbionten durch den andern, infektiöse Chlorose und andere als vegetative Bastardierung gedeutete Erscheinungen.

Darüber, daß ein Pfropfreis, das kürzere oder längere Zeit mit einer fremden Spezies in Verbindung ist, von diesem anderen Pfropfsymbionten gewisse Merkmale annähme, gibt es eine unendliche Fülle von Gärtnermärchen. Ich habe selbst mit einer großen Anzahl von Sträuchern und von krautigen Pflanzen zahlreiche Pfropfversuche durchgeführt. Die Versuche haben gezeigt, daß an der Übertragung einer gewissen Art von Buntblätterigkeit von einem Pfropfling auf den andern etwas Wahres ist, wir werden nachher noch einiges darüber hören, von allen den vielen anderen Angaben darüber, daß einzelne Merkmale, wie rote Blattfarbe, bestimmte Blütenfärbung, Art der Behaarung usw. auch in ähnlicher Weise von dem einen auf den andern Pfropfsymbionten übertragen werden können, hat sich aber keine einzige bei der Nachuntersuchung als stichhaltig erwiesen. Auf Einzelheiten will ich hier nicht eingehen, ich will nur einige wenige Beispiele herausgreifen und zeigen, in welcher Weise die Fehlschlüsse zustande kommen können. So gibt es zahlreiche Angaben, daß beim Pfropfen eines Zweiges einer rein grünblätterigen Rasse auf eine andere mit rot gefärbten Blättern (etwa grüne Hasel auf Bluthasel) die Rotfärbung auch den grünen Pfropfling infiziere. Fälle, die ein kritikloser Beobachter so deuten könnte, sind nicht selten. Die Sache hat aber andere Ursachen. Die Fähigkeit zur Bildung von mehr oder weniger Anthocyan in den Zellen der Blätter usw. besitzen auch sehr vielfach die grünen Rassen, aber die Menge des gebildeten Anthocyans wird sehr stark modifiziert von Außenfaktoren, speziell Ernährungsbedingungen. Im allgemeinen gilt die Regel, daß Wassermangel verbunden mit intensiver Belichtung den Anthocyangehalt vermehrt. Pfropfreiser haben nun vielfach, besonders in der ersten Zeit nach der Verwachsung eine relativ schlechte Wasserversorgung und werden dunkler gefärbt als sonst für gewöhnlich. Diese dunklere Färbung tritt aber, ihrer oben genannten Ursache entsprechend, auf, einerlei ob man die helle Rasse auf eine dunkle gepfropft hat, oder auf eine helle. Also wenn beim Pfropfen einer hellen Rasse auf eine dunklere eine Änderung der Färbung des Pfropfreises zu beobachten ist, so handelt es sich nur um eine Ernährungsmodifikation des Pfropfreises, aber nicht etwa um eine „Übertragung eines Merkmales auf vegetativem Wege" von der einen auf die andere Pflanze.

In dieser oder jener meist sehr einfachen Weise sind alle ähnlichen Fälle von scheinbarer Merkmalsübertragung zu verstehen gewesen, die ich habe beobachten können. Diese Ernährungsmodifikationen, welche Pfropfreiser aufweisen, sind dabei allerdings oft ziemlich weitgehend. Z. B. ist es häufig der Fall, daß Pfropfreiser auf ganz artfremder Unterlage, etwa *Cytisus hirsutus* auf *Laburnum vulgare* ein ganz auffällig üppiges Wachstum zeigen, viel üppiger als auf eigenen Wurzeln. Okuliert man von zwei gleichwertigen Augen von *Cytisus hirsutus* das eine wiederum auf einen *Cytisus hirsutus*, das andere auf *Laburnum vulgare*, dann wird das Auge auf *Cytisus hirsutus* in zwei Jahren höchstens zu einem $^1/_4$ cm dicken, etwa $^1/_4$ m langen Zweig auswachsen, das auf *Laburnum* okulierte Auge dagegen entwickelt sich in der gleichen Zeit zu einem 1—$1^1/_2$ cm dicken, ungefähr meterlangen reich verzweigten Aste[1]).

Ernährungsmodifikationen haben wohl auch vorgelegen bei den Versuchen von DANIEL, der beim Zusammenpfropfen von Tomate mit Eierfrucht sehr eigentümliche Erscheinungen beobachtete. So soll nach DANIEL eine Rasse von Eierfrucht, die sonst ungefähr birnenförmige, ungelappte Früchte hat, ganz ausgesprochen tomatenartig gelappte Früchte bekommen, wenn sie als Pfropfreis auf einer Tomatenunterlage wächst. Ich habe im Jahre 1904 eine große Zahl von entsprechenden Pfropfungen ausgeführt, aber nie eine derartige weitgehende Beeinflussung beobachtet. Ich kann mich des Verdachtes nicht erwehren,

[1]) Anderweitig nicht veröffentlichte eigene Versuche.

daß DANIEL mit einer Eierfruchtsorte experimentiert hat — es gibt solche —, welche gelegentlich mehr oder weniger tomatenähnliche Früchte bildet, auch wenn sie nicht auf Tomate gepfropft wird.

DANIEL hat dann ferner auch über Versuche berichtet, wo zwar nicht das Pfropfreis selbst gewisse Merkmale von der Unterlage angenommen haben soll, wo aber die Sämlinge des Pfropfreises eine derartige Beeinflussung erkennen lassen sollen. Über ähnliche Beobachtungen hat kürzlich auch EDLER berichtet. EDLER hat beobachtet, daß, wenn man helle Rübensorten (Zuckerrüben) *Beta vulgaris* auf rote Salatrüben pfropft und von diesen Zuckerrübenreisern Samen erntet, ein Teil der Sämlinge deutlich rote Färbung zeigt. Diese Versuche sind aber ebenso wie die entsprechenden von DANIEL nicht einwandfrei. Es ist nicht festgestellt worden, ob in dem Falle von EDLER die betreffende helle Rübenpflanze nicht auch, ohne daß man sie auf eine rote Rübe pfropft, einzelne rote Sämlinge produziert. Daß eine helle Rübe einen größeren oder kleineren Teil roter Sämlinge ergibt, kommt häufig vor und kann sehr verschiedene Ursachen haben.

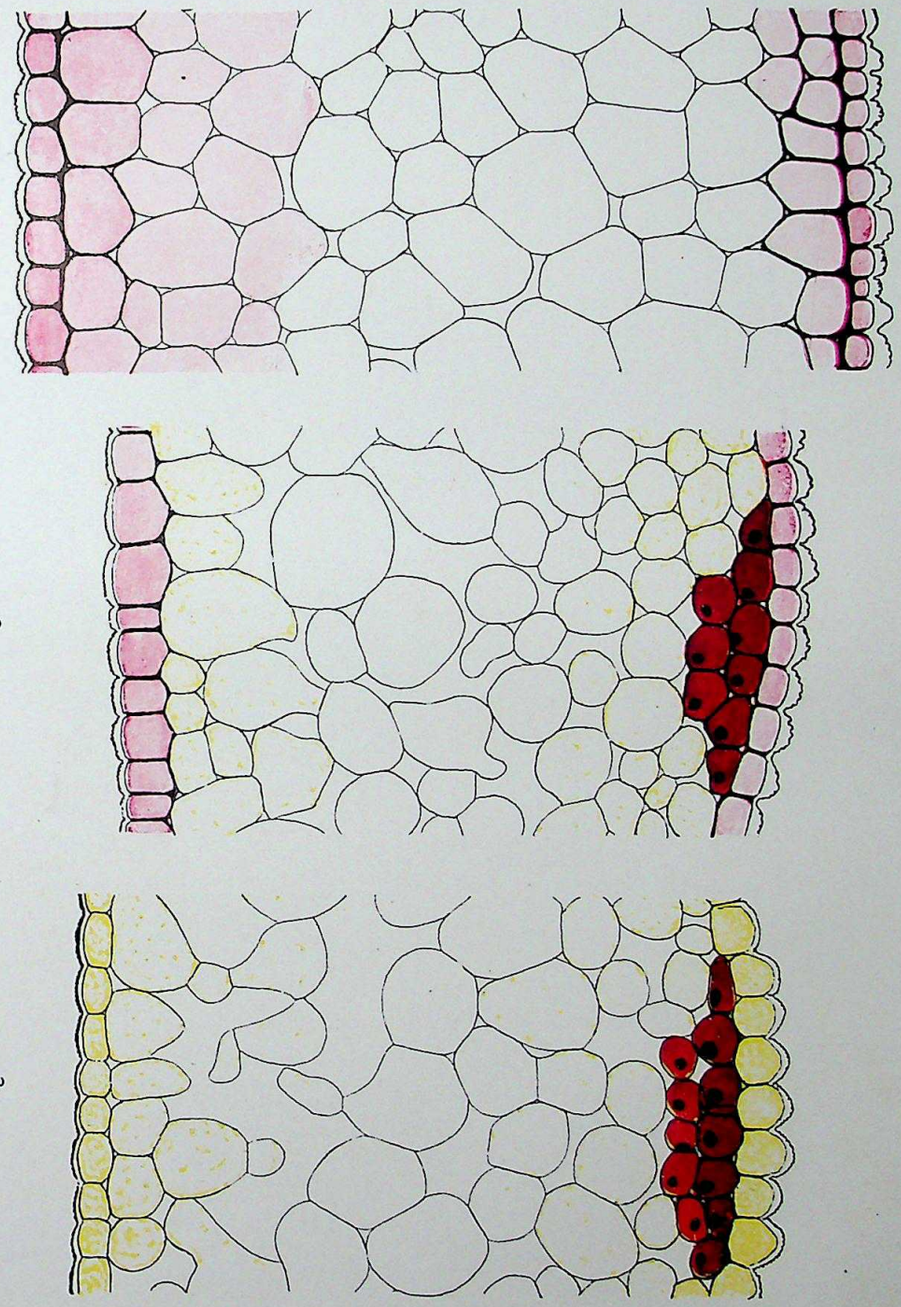
Vor allen Dingen muß hier an eine Fremdbefruchtung durch Pollen einer roten Sorte gedacht werden. Der Rübenpollen stäubt so leicht und dringt so sehr durch alle Ritzen, daß eine sichere Isolierung einer Rübenpflanze, eine sichere Selbstbestäubung ganz ungemein schwierig ist.

Die einzigen Angaben über „Merkmalsübertragungen", welchen etwas anderes zugrunde liegt als bloße Ernährungsmodifikationen, betreffen die Übertragung der Buntblätterigkeit von einem Pfropfsymbionten auf den anderen.

Hierüber existiert heute schon eine sehr große eigene Literatur, weitaus am besten untersucht ist eine in der Malvaceengattung *Abutilon* zuerst aufgetretene derartige Buntblätterigkeit.

Diese Buntblätterigkeit oder, wie man sie heute meistens nennt, diese infektiöse Chlorose ist ganz zweifellos eine Infektionskrankheit [BAUR], allerdings eine Infektionskrankheit von höchst sonderbarer Art. Die buntblätterigen Individuen bleiben nur deshalb dauernd buntblätterig, weil von den alten bunten Blättern aus die neuentstehenden fortwährend neu infiziert werden. Man kann, wie ich gezeigt habe, diese Autoinfektion auch in sehr verschiedener Weise verhindern und so die bis dahin bunte Pflanze zu einer weiterhin konstant grünblätterigen machen. Mit einer „Vererbung" oder mit einer „Übertragung von Merkmalen" von einem Pfropfling auf den anderen hat diese Infektion aber nicht das Geringste zu tun.

Gebilde, bei denen man viel eher als bei den Periklinalchimären oder bei der Übertragung der infektiösen Chlorose den Ausdruck „Pfropfbastarde" anwenden könnte, hat in neuester Zeit in einer durch



Anatomie des Cytisus Adami (nach J. Buder)

1 Cytisus purpureus 2 Cytisus Adami 3 Laburnum vulgare

ihre Einfachheit imponierenden Versuchsanstellung H. BURGEFF mit Mucorineen *(Phycomyces nitens)* erzielt. Bei diesen Pilzen ist das Mycelium nicht in einzelne „Zellen“ gegliedert, sondern die ganze Mucorpflanze stellt eine sehr große Zelle dar mit tausenden von Zellkernen. BURGEFF ist es nun gelungen, Protoplasma und zahlreiche Zellkerne einer Rasse von *Phycomyces nitens* hineinzuquetschen in ein Mycelstück einer erblich deutlich verschiedenen anderen Rasse und so quasi ein Gemisch des Protoplasmas und der Zellkerne der beiden Rassen in einer Pflanze herzustellen. Die so erzielte Pflanze war eine Art Kompromißbildung zwischen den Ausgangsrassen und spaltete vegetativ langsam wieder in diese Ausgangsrassen auf. Je nachdem, ob ein vegetativer Nachkomme dieses „Mischproduktes“ herstammt von einem Mycelstück mit beiderlei oder nur je einerlei Zellkernen, ist dieser Nachkomme rein ein-elterlich oder er ist selber noch ein Mischprodukt. Weiteren Versuchen mit diesen sonderbaren Mischzellen, über die BURGEFF erst zwei kurze Mitteilungen veröffentlicht hat, müssen wir mit dem größten Interesse entgegensehen.

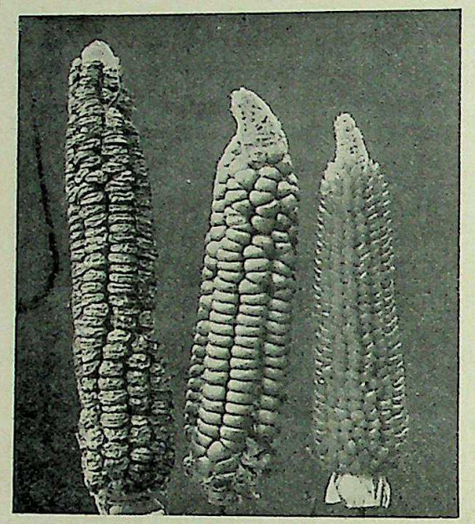
Man hat auch in anderer Weise versucht, zwei Zellen verschiedener Organismen zur Vereinigung zu bringen, so hat man versucht, durch starkes Zentrifugieren die Eier von zweierlei Seeigelarten zur Vereinigung zu bringen (Literatur bei BIERENS DE HAAN) und man hat auch auf diese Weise sehr eigentümliche chimärenartige Organismen erzeugen können.

Für Pfropfbastarde im engsten Sinne des Wortes, d. h. Organismen, die entstanden wären aus der Verschmelzung zweier vegetativer Zellen und der Vereinigung der Kerne dieser Zellen zu einem Kern, hat H. WINKLER den Terminus „Burdonen“ vorgeschlagen. Es scheint mir höchst überflüssig, einen Namen für etwas zu machen, von dem man noch gar nicht weiß, ob es existiert.

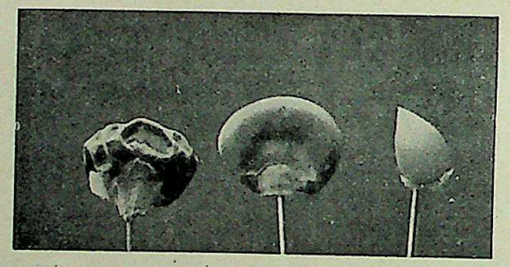
Im Anschluß an die Pfropfbastarde wollen wir dann heute noch eine Erscheinung besprechen, die lange Zeit bekannt und trotzdem unverständlich geblieben ist, die man aber heute völlig klargelegt hat. Das ist die Erscheinung der Xenienbildung.

Was man darunter versteht, soll uns ein Beispiel bei Mais (*Zea Mays*) zeigen. Wenn man eine bei Inzucht konstante Zuckermaisrasse mit runzeligen Samen bestäubt mit Pollen von einer Maissorte mit stärkehaltigen, glatten, prallen Samen, dann bekommt man schon auf der ursprünglichen Zuckermais-Mutterpflanze Kolben, die genau die gleiche Körnerform zeigen wie die als Vater dienende Stärkemaisrasse (Fig. 119). Dabei rührt die Form der Körner nicht etwa von den darin liegenden Embryonen her, sondern die Form rührt her vom Endosperm.

Diese Erscheinung, daß auch außerhalb des Bastard-Embryos liegende Teile der Frucht bei einer Bastardierung Merkmale der väterlichen Rasse annehmen, bezeichnet man seit FOCKE als Xenienbildung. Derartige Fälle sind in großer Zahl mehr oder weniger ausführlich beschrieben worden, darunter auch sehr merkwürdig anmutende Beispiele; so soll, um nur eines anzuführen, ein gelbfrüchtiger Apfelbaum auf Zweigen, die durch Pollen eines rotfrüchtigen Apfelbaumes bestäubt waren, rote Äpfel getragen haben.



a b c



a_1 b_1 c_1

Fig. 119. a Kolben von Zuckermais befruchtet mit Pollen von Zuckermais. — b Kolben von Zuckermais befruchtet mit Pollen von Stärkemais. — c Kolben von Stärkemais befruchtet mit Pollen von Stärkemais. — a_1 b_1 c_1 einzelne Früchte der Kolben a—c, etwas vergrößert.
(Nach Originalexemplaren von Prof. C. CORRENS.)

Die Untersuchungen von CORRENS haben diese Dinge völlig aufgeklärt. Es hat sich gezeigt, daß in allen Fällen von solcher Xenienbildung, die bei einer Nachprüfung sich als stichhaltig erwiesen, der väterliche Einfluß zwar über den Embryo hinaus im Endosperm noch nachweisbar war, aber Fälle, wo andere Teile der Frucht durch den Vater irgendwie beeinflußt wurden, sind nicht bekannt.

Daß aber auch das Endosperm der angiospermen Pflanzen väterliche Merkmale aufweist, ist nicht auffällig, denn wir wissen heute, daß das Endosperm der Angiospermen hervorgeht aus einer Art von Sexualakt, es entsteht aus der Vereinigung des von der Mutter stammenden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten generativen Kern, der völlig homolog dem männlichen Sexualkern ist, der die Eizelle befruchtet. Wir können quasi das Endosperm

als einen zweiten Embryo auffassen, der dem anderen Embryo zur Nahrung dient.

Wenn wir eine Maisrasse, die ein zuckerhaltiges Endosperm hat, befruchten mit einer anderen, die ein stärkehaltiges Endosperm hat, so hat schon das in den Samen der P_1-Pflanze entstehende Endosperm Bastardnatur, muß also das hier dominierende väterliche Merkmal „Stärkeendosperm“ aufweisen. Ein sehr instruktives Beispiel einer derartigen Xenienbildung bei Mais ist in Fig. 119 nach Originalexemplaren von CORRENS dargestellt.

In dieser Weise erklären sich alle sichergestellten Fälle von Xenienbildung bei Pflanzen, und alle die vielen anderen Angaben über weitergehende Einwirkung des väterlichen Einflusses auf Teile der Mutterpflanze haben sich bei der Nachuntersuchung als unrichtig erwiesen.

Auffällig und einer eingehenden Untersuchung wert sind aber einige nur kurz veröffentlichte Beobachtungen von E. v. TSCHERMAK, der fand, daß bei Kreuzungen zwischen Gurken und Melonen schon die Bastardfrüchte, also zweifellos Teile der Mutterpflanze, in ihrem Zuckergehalt von den aus Selbstbestäubung erhaltenen Früchten verschieden waren.

Auch bei Tieren hat man öfters solche Fälle von Einwirkung des Vaters auf die Mutter oder Teile der Mutter zu finden geglaubt. Bei Hundezüchtern z. B. ist es ein verbreiteter Aberglaube, daß eine Rassehündin, die einmal von einem nicht rassereinen Hunde gedeckt worden sei, weiterhin nicht mehr völlig rassige Tiere produzieren könne, auch wenn sie später durch völlig rassereine Rüden gedeckt wird (Telegonie). Beglaubigt ist im Tierreich aber nicht ein einziger derartiger Fall. Plausibler scheint die Angabe, daß bei Vögeln die Farbe der Eischale von einem Bastardembryo her beeinflußt wird. Hierüber hat A. v. TSCHERMAK eine vorläufige Notiz veröffentlicht. Von HOLDEFLEISS, R. A. WALTHER u. a. ist weiterhin in neuester Zeit diese Frage mehrfach diskutiert worden.

Ganz klargelegt sind in mancher Hinsicht ähnliche Erscheinungen bei Insekten. TOYAMA konnte zeigen, daß die Eifärbung zum Teil lokalisiert ist in der von der Mutter stammenden Eischale, zum Teil aber ihren Sitz hat in der Serosa des Eies, also einem Teil des befruchteten Eies selbst. In der Schale sitzen z. B. die roten, bläulichen usw. Färbungen. Die Farbe der Eischale hängt nur von der Erbformel der Mutter ab, die Farbe des Einnern von der Formel der Eizelle und des mit ihr verschmolzenen Spermatozoids. Diese Sachlage ermöglicht sehr verschiedene Kombinationen von Eifärbungen und TOYAMA konnte so alle auf den ersten Blick ganz unverständlichen Tatsachen der Vererbung der Eifärbung des Seidenspinners *(Bombyx Mori)* klarlegen.

Vorlesung XIV

Die Mutationen

Die Vererbung ist nie ganz vollkommen, wir finden vielmehr stets, daß sowohl die Kinder von den Eltern wie die Kinder untereinander verschieden sind. Man sagt hierfür: die Nachkommen „variieren". Dieses „Verschiedensein", diese Variation der Nachkommen hat ganz verschiedene Ursachen und wir können dementsprechend auch ganz verschiedene Kategorien von Variationserscheinungen unterscheiden. Wir haben bisher zwei von diesen Kategorien eingehend besprochen: 1. die Modifikationen (Vorl. I—IV) und 2. die Variation infolge von Bastardierung, für welche wir vielfach auch die kürzere zuerst von SCHINZ vorgeschlagene Bezeichnung Kombinationen gebraucht haben.

Zu diesen beiden Kategorien der Variation kommt nun noch eine dritte, von der wir bisher weniger gesprochen haben, das ist das, was man als „Mutation", „Heterogenesis" (KORSCHINSKY), „Idiovariation" bezeichnet, d. h. das Entstehen von **erblichen** Verschiedenheiten in der Weise, daß einzelne oder auch viele Nachkommen andere Eigenschaften haben als die Eltern und zwar **nicht durch Bastardspaltung,** sondern aus anderen, meist unbekannten Ursachen.

Vielleicht kann ich noch einmal den prinzipiellen Unterschied zwischen Modifikation, Variation infolge von Bastardierung (Kombination) und Mutation an einem Beispiel aus der Chemie, das wir schon einmal herangezogen hatten, klarmachen:

Gewisse Gemische von verschiedenen Kohlenwasserstoffen der Reihe C_nH_{2n+2} bezeichnet man als Paraffine. Derartige Paraffine gibt es eine ganze Anzahl, die alle verschiedene Schmelzpunkte haben. Ein solches Paraffinum, das Paraffinum durum des Handels z. B. ist ein Gemisch, das bei 50° C flüssig wird und bei niederen Temperaturen eine feste weiße Masse darstellt. Andere solche Gemische sind schon bei niederen Temperaturen flüssig, so z. B. das Paraffinum liquidum.

Wenn man ein Paraffinum durum auf 60° erhitzt, so wird es so „modifiziert", daß es das Aussehen der anderen Paraffinart, des Paraffinum liquidum bekommt. Der Schmelzpunkt selber, d. h. die *„Art auf die Temperatur zu reagieren"*, wird dadurch nicht geändert, das Paraffinum durum bleibt P. durum, auch wenn man es schmilzt, ebenso wie eine *Primula sinensis rubra*, die im Warmhaus weiß blüht, damit nicht *Primula sinensis alba* geworden ist. Man kann aber aus den

gleichen Bestandteilen, aus den gleichen Kohlenwasserstoffen, welche das Paraffinum durum und das Paraffinum liquidum zusammensetzen, eine ganze Reihe von verschiedenen Kombinationen herstellen, die sehr verschiedene Schmelzpunkte haben. Das wäre ein Vorgang, der etwa die „Variation durch Neukombination" veranschaulichen könnte.

Und wenn wir drittens endlich durch chemische Reagenzien das Paraffinum durum in seiner Zusammensetzung ändern, etwa einen Teil der in ihm enthaltenen Kohlenwasserstoffe zerstören und auf diese Weise ein Paraffin erzeugen, das von dem Ausgangsmaterial ganz verschieden ist, einen höheren Schmelzpunkt, von 65° C, oder einen niedrigeren, von 30° C z. B., habe, dann wäre dies ein Prozeß, der eine „Mutation", d. h. eine Veränderung des Idioplasmas veranschaulichen könnte.

Selbstverständlich soll das alles nur ein Sinnbild sein, nicht mehr.

So scharf im Prinzip die 3 verschiedenen Kategorien der Variation getrennt sind, und so sicher sich durch das Experiment im einzelnen Falle entscheiden läßt, was vorliegt, so schwer ist es, bloß dem Augenscheine nach zu sagen, ob eine Mutation, eine Variation durch Neukombination, oder eine Modifikation vorliegt, wenn irgend ein Individuum von seinen Geschwistern abweicht.

Wenn in einer im Sinne der Züchter reinen, einheitlichen Zucht von Kaninchen, etwa von langohrigen mit einer durchschnittlichen Ohrlänge von 200 mm, die Ohrlänge der einzelnen Tiere variiert von 180 bis 220 mm, so kann dieses Variieren verschiedene und vor allem auch gleichzeitig mehrere Ursachen haben.

Es kann sich um reine Modifikationen handeln, die Ohrlänge wird ja durch eine ganze Reihe von Außenfaktoren, wie Temperatur, Ernährung u. a., modifiziert.

Es kann sich auch um Variationen durch Neukombination handeln. Z. B. brauchten nur etwa 5 unabhängig mendelnde Faktoren der Ohrlänge, die sich in ihrer Wirkung summieren, in dieser Kaninchenzucht heterozygotisch vorzukommen, dann hätte dies ebenfalls schon ein „Variieren" zur Folge.

Es kann sich aber auch um eine gleichzeitige Wirkung von Modifikationen und von Variationen durch Neukombination handeln, und das wird wohl meistens der Fall sein.

Was wirklich vorliegt, ist nur durch Vererbungsversuche festzustellen, die übrigens hier, wo es sich um obligat allogame Tiere handelt (wegen der Geschlechtstrennung), sehr mühsam sind.

Handelt es sich nur um Modifikationen, dann wird die durch mehrere Generationen durchgeführte Selektion von extrem kurzohrigen und extrem langohrigen Pärchen aus dieser Zucht nicht die geringste

Verschiebung in der durchschnittlichen Ohrlänge der Nachkommenschaft ergeben. Hat eine Selektion aber eine, wenn auch nur geringe, Veränderung der durchschnittlichen Ohrlänge zur Folge, so liegen nicht bloß Modifikationen vor, sondern dann ist zunächst an Variation durch Neukombination zu denken. Eine genaue Analyse der Spaltung kann freilich ganz ungemein schwierig sein, wenn die einzelnen Typen transgredierende Modifizierbarkeit zeigen.

Ebensowenig, wie man nach dem **bloßen Aussehen** entscheiden kann, ob eine Modifizierung oder eine Variation durch Neukombination vorliegt, ebensowenig kann man auch auf diese Weise entscheiden, ob eine Mutation vorliegt oder nicht.

Wenn in meinen *Antirrhinum*-Kulturen in einer mir genau bekannten konstanten reinen Sippe, etwa in einer dunkelroten, die unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen eine ganz typische Modifikationsbreite der Färbungsintensität aufweist, als Mutante ein Individuum auftritt, das eine Kleinigkeit heller gefärbt ist als die Stammrasse, so werde ich das wohl meist nicht bemerken, weil zahlreiche extrem blaß modifizierte Individuen der Stammrasse ebenfalls eine ganz helle Blütenfarbe haben können, ähnlich wie die neu aufgetretene Mutante, die vielleicht selber gerade extrem dunkel modifiziert ist. Ich werde eine derartige Mutante nur dann entdecken können, wenn ich sie — zufällig vielleicht — als Stammpflanze ausgewählt habe. ich werde dann nämlich finden, daß diese Pflanze eine im Durchschnitt blassere Deszendenz hat, als es für die Stammsippe die Regel ist.

Oder in einem anderen Beispiel, indem wir an die in Vorl. III schon kurz erwähnten Käferversuche von TOWER denken. Es kann in einer Zucht von *Leptinotarsa decemlineata*, in der ja sehr verschiedene Färbungsmodifikationen vorkommen, als Mutante ein zufällig etwas dunkel modifiziertes Individuum der Varietät *L. d. pallida* Taf. VII Fig. 7 auftauchen, aber wir werden diese Mutation dann wohl nicht bemerken, weil die Modifikationskurven von *Leptinotarsa decemlineata* und *L. decemlineata var. pallida* übereinandergreifen. Ein zufällig etwas dunkel modifiziertes Individuum von *L. d. var. pallida* ist äußerlich von einem hellmodifizierten von *L. decemlineata* nicht verschieden.

Also die Größe des äußerlichen Unterschiedes zwischen einem abweichenden Individuum und der Stammsippe gibt meist nicht das geringste Kriterium dafür ab, was vorliegt.

Wenn freilich in einer in mehrjähriger Kultur als konstant befundenen dunkelroten Löwenmaulsippe eine Pflanze auftritt, die rein weiße Blüten hat, ohne daß dieses Individuum unter ganz außergewöhnlichen Kulturbedingungen gezogen worden wäre, oder wenn aus Samen einer sonst ganz konstanten Sippe von *Melandrium* plötzlich ein

auffällig schmalblätteriges Individuum (Fig. 120) auskeimt, dann kann man mit der größten Wahrscheinlichkeit schon dem Aussehen nach auf einen Fall von Mutation schließen, — wenn man wirklich völlige Garantie hat, daß keine Verunreinigung vorliegt! So auffällige Mutationen kommen vor, aber doch wohl nur sehr selten und bilden, wenn ich meine Erfahrungen verallgemeinern darf, nur den kleinsten Teil der überhaupt vorkommenden Mutationen. **Die große Mehrzahl aller Mutationen dürfte immer nur durch eine sehr sorgfältige Vererbungsuntersuchung, durch umfangreiche Stammbaumkulturen gefunden und erkannt werden können, weil sie mit den Stammsippen transgredieren.**

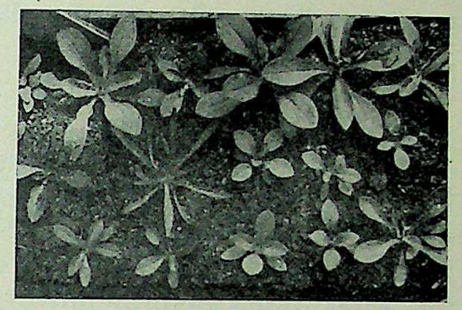


Fig. 120. Als Mutante aufgetretenes schmalblättriges *Melandrium album* unter seinen Geschwistern.

Also äußerlich sind die drei hier unterschiedenen prinzipiell scharf getrennten Kategorien von Variationen meistens nicht ohne weiteres unterscheidbar.

Mit diesen Mutationen wollen wir uns heute etwas näher befassen.

Unter einer Mutation wollen wir dabei ausschließlich die Erscheinung verstehen, daß aus irgend welchen, meist unbekannten Ursachen die Nachkommen eines Elters oder eines Elternpaares neue **erbliche** Eigenschaften, d. h. eine andere Reaktionsweise auf die Außeneinwirkungen aufweisen als die Eltern, wobei die neuen Eigenschaften nicht bloß auf einer Neukombination von Grundunterschieden beruhen.

Die Größe des Unterschiedes zwischen Ausgangssippe und dem neuen Typus ist ganz unwesentlich für die Definition. Wir können auch sagen, unter Verwendung des Begriffs „Idioplasma“: „Eine Mutation ist eine Änderung des Idioplasmas, die auf etwas anderem als auf einer Neukombination von Grundunterschieden beruht“.

Wenn wir das Wort „Mutation“ in diesem Sinne gebrauchen, so wenden wir es freilich in einem anderen Sinne an, als es ursprünglich HUGO DE VRIES getan hat.

Es scheint vielleicht nicht ganz zweckmäßig, den Namen Mutation für den anders gefaßten Begriff beizubehalten, es sind auch verschiedentlich andere Namen wie „Transmutation“, „Heterogenesis“, „Idiovariation“ u. a. vorgeschlagen worden.

Wenn ich selbst vorläufig den Namen Mutation beibehalte, so geschieht das im wesentlichen deshalb, weil besonders in der botanischen Nomenklatur sich dieser neue Sprachgebrauch allmählich eingebürgert hat und vor allem, weil unter dem Begriff Mutation in der oben gegebenen neuesten Definition als „erbliche Änderung aus unbekannten Ursachen“ noch ganz heterogene Dinge zusammengefaßt sind, denen man wohl in absehbarer Zeit wird besondere Namen geben müssen, ein „Sammelname“ für alle diese Dinge wird vielleicht bald unnötig sein[1]).

In welcher Weise und aus welchen Ursachen treten — außer durch Bastardspaltung — erblich von der Ausgangsrasse abweichende Individuen auf, d. h. was wissen wir über die „Mutationen“ näheres? — Wenn wir kritisch zusehen, dann nur sehr wenig, denn der absolut sichere Nachweis, daß in einem gegebenen Falle wirklich eine Mutation vorliegt, ist ganz ungemein schwer zu erbringen. Fälle, die „vielleicht“ oder sogar auch „wahrscheinlich“ Mutationen sein mögen, sind in großer Zahl beschrieben worden, aber völlig sichergestellt und genügend genau untersucht sind die wenigsten.

Immerhin können wir doch schon die bisher beobachteten Fälle von Mutationen in gewisse Kategorien gruppieren und wir wollen diese verschiedenen mehr oder weniger scharf umgrenzten Kategorien getrennt besprechen.

Eine bei Pflanzen und Tieren bekannte **erste Kategorie** von Mutationen, wohl die häufigste Kategorie, beruht darauf, daß aus unbekannten Ursachen Individuen auftreten, welche gegenüber der Ausgangsrasse **einen** mendelnden Grundunterschied aufweisen.

Eine **zweite Kategorie** wird gebildet durch die berühmt gewordenen DE VRIESschen Mutationen, die bisher nur bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten genauer untersucht worden sind.

Eine **dritte Kategorie** beruht auf dem Auftreten von neuen Eigenschaften, die weiterhin nur durch die Mutter vererbt werden. Mutationen dieser Art sind bisher nur bei höheren Pflanzen bekannt, sind hier aber sehr häufig.

Eine **vierte Kategorie** bilden die eigenartigen Mutationserscheinungen, welche an den „gestreiften“ Rassen vieler Blütenpflanzen und an den *variegata*-blätterigen Rassen von *Mirabilis* gefunden worden sind.

Eine **fünfte Kategorie** bilden die Mutationserscheinungen, die auf einer Veränderung — meist auf einer Vervielfachung — der Chromosomenzahl eines Organismus beruhen.

---

[1]) In einem ganz anderen Sinne wird das Wort „Mutation“ in der Palaeontologie gebraucht, es genügt wohl, darauf ganz kurz hinzuweisen.

Als eine **sechste Kategorie** wollen wir — vorläufig — die großenteils heute erst schwer zu deutenden Mutationserscheinungen bei Bakterien und sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Pilzen zusammenfassen.

Eine **siebente Kategorie** von — allerdings wenig geklärten — Mutationserscheinungen bilden eigentümliche „krankhafte“ Veränderungen des Idioplasmas, die durch sehr starke Reize, wie heftige Vergiftungen u. ä. erzielt werden können.

Es ist wahrscheinlich, daß wir bald — wenn erst etwas mehr exaktes Beobachtungsmaterial vorliegt — noch viel mehr „Mutations“-Kategorien werden unterscheiden können. Die experimentelle Arbeit hierüber ist ja noch immer in den ersten Anfängen.

Es ist auch wahrscheinlich, daß man später einmal diese Mutationen nach den ihnen zugrunde liegenden cytologischen Vorgängen wird einteilen können, heute sind wir aber dazu noch längst nicht imstande.

Mutationen der Kategorie 1.

Bei jedem Organismus, der in genügend großer Zahl in Stammbaumkulturen genau beobachtet wird, finden wir ab und zu Individuen, die von der Ausgangsrasse in einem mendelnden Erbfaktor verschieden sind, einen neuen Grundunterschied aufweisen. Ich selbst habe in meinen *Antirrhinum*-Versuchen bisher schon über 40 solche Mutationen gefunden, MORGAN und seine Mitarbeiter haben bei *Drosophila* sogar schon rund 100 beschrieben. Wenn man bedenkt, daß z. B. bei *Antirrhinum* die ganz unübersehbar große Zahl von alten Handelssorten nur auf im ganzen etwa 40 Grundunterschieden beruht, so scheint die Zahl der durch Mutation bei mir neu aufgetretenen Unterschiede sehr beträchtlich. Waren früher 2^{40} erblich verschiedene Sippen theoretisch möglich, so sind es heute 2^{80}.

Meist verhält sich bei Kreuzung der neu entstandenen Sippe mit der Stammrasse die Eigenschaftsausbildung der neuen Sippe rezessiv. Aber auch von „dominanten“ Mutationen sind völlig einwandsfreie Fälle in großer Zahl bekannt.

Wie im einzelnen diese Mutationen in Erscheinung treten, sei zunächst, ehe wir allgemeinere Fragen besprechen, an einigen Beispielen gezeigt. Betrachten wir zunächst einen Fall von Mutation der Blattfarbe von *Melandrium album* der gemeinen Wiesenlichtnelke, den ich selbst habe beobachten können. Das normale Grün der Blätter hängt auch bei *Melandrium* ab von einer Reihe von mendelnden Faktoren. Fehlt ein gewisser Grundfaktor **X**, dann ist die Pflanze weißblätterig, auch wenn alle anderen Faktoren für grün vorhanden sind. Ich besaß nun eine Pflanze, die **Xx**, d. h. heterozygotisch in diesem Faktor war. Die Pflanze war ein Weibchen (*Melandrium album* ist getrennt-ge-

schlechtlich), und mit ebenfalls heterozygotischen Männchen befruchtet gab sie, ganz wie erwartet, $^3/_4$ grüne und $^1/_4$ weiße Keimpflanzen. Auf dieser **Xx**-Pflanze, die ich übrigens als „wilde" Pflanze in der Nähe von Berlin gefunden habe, trat aus unbekannten Gründen an einem Aste ein rein weißer Sektor auf, und die ganze vegetative und sexuelle Deszendenz dieses Sektors erwies sich als **xx**. Es muß also im Vegetationspunkte dieses Astes mindestens eine Zelle zu **xx** geworden sein, d. h. es muß eine Mutation erfolgt sein.

In dieser Weise ist wohl auch ein von FRUWIRTH beschriebener Fall zu deuten. FRUWIRTH kreuzte einen begrannten und einen unbegrannten Weizen. F_1 war, wie erwartet werden mußte, unbegrannt und in F_2 erfolgte eine Spaltung nach drei unbegrannt: ein begrannt. Eine der F_2-Pflanzen hatte eine unbegrannte und zwei begrannte Ähren. Die unbegrannte Ähre gab eine Nachkommenschaft von 15 unbegrannten und 4 begrannten Pflanzen, die begrannten Ähren dagegen gaben nur begrannte Nachkommen. Es war also, wenn **O** Grannenlosigkeit bedingt, die Pflanze mit den zweierlei Ähren ursprünglich wohl **Oo**, und auf ihr entstanden zwei Äste (die beiden begrannten Ähren), welche **oo** waren.

Über einen völlig analogen Fall hat BATESON berichtet. Auf einer *Lathyrus odoratus*-Pflanze, welche heterozygotisch in dem Faktor **B** war, welcher das rot in violett umwandelt, entstand ein Sproß, welcher nicht mehr **Bb** (violett) war, sondern **bb** d. h. rot. Eine lange Reihe analoger Fälle habe ich selbst im Laufe der letzten Jahre bei *Antirrhinum* beobachtet. Mutationen dieser Art kommen sehr häufig vor. Ein großer Teil der als „vegetative Bastardspaltung" bei Pflanzen beschriebenen Erscheinungen gehört hierher.

Von einem gewissen Interesse ist dabei, daß, wenn eine Pflanze heterozygotisch in mehreren Genen ist, die Mutation jeweils nur eines davon betrifft. Ich habe verschiedene solche Fälle beobachtet.

„Vegetative" Mutationen wie die eben geschilderten können, wie eine einfache Überlegung zeigt, nur in Ausnahmefällen sofort gefunden werden, meist werden sie unbeachtet bleiben. Wenn, um bei dem *Melandrium*-Beispiel zu bleiben, in einer Zelle einer **XX**-Pflanze der eine Kernanteil zu **x** mutiert ist, so sieht man von dieser Mutation, weil **X** über **x** dominiert, gar nichts. Das gleiche gilt für den Fall von *Lathyrus*, wenn dort in einer **BB**-Pflanze eine Vegetationspunktzelle und weiterhin ein Sproßsektor zu **Bb** wird, so sieht man das nicht. Man wird überhaupt eine solche Mutation nur dann erkennen, wenn entweder — was aber selten ist — das neue Merkmal dominant ist, oder aber, wenn, wie in den geschilderten Fällen, die Mutation zufällig

in einem Individuum erfolgt, welches schon in dem **gleichen** Erbfaktor heterozygotisch ist.

Tritt eine „rezessive" Mutation in einem homozygotisch dominantem Individuum auf, erfolgt etwa die Entstehung einer **Xx**-Zelle (**xx**-Pflanzen sind weißblätterig) im Vegetationspunkt eines homozygotischen weiblichen[1]) **XX**-*Melandriums*, dann werden wir folgenden Verlauf erwarten dürfen: Aus der **Xx**-Zelle möge ein — ganz normal grünblätterig aussehender — Ast mit mehreren Blüten hervorgehen. Die Blüten bilden dann **X**- und **x**-Eizellen. Diese Eizellen werden, wenn nicht zufällig auch in einer männlichen Pflanze gleichzeitig die gleiche Mutation erfolgt ist, nur durch **X**-Pollen befruchtet werden. Es wird also die Nachkommenschaft der vegetativ mutierten Pflanze aus **XX** und aus **Xx**-Pflanzen bestehen. Äußerlich sehen diese beiderlei Nachkommen ganz normal grün aus, und nur, wenn weiterhin eine weibliche **Xx**-Pflanze durch eine männliche **Xx**-Pflanze befruchtet wird, werden homozygotisch mutierte, d. h. weißblätterige **xx**-Pflanzen entstehen.



Fig. 121.
Antirrhinum majus var. globosa.

Spielt sich der gleiche Vorgang in einem eingeschlechtlichen aber allogamen[2]) Organismus ab, dann ist derselbe Befund zu erwarten wie in dem eben geschilderten *Melandrium*-Beispiel. Und das ist auch der Fall, wenn die vegetative Mutation in einem autogamen Organismus erfolgt, wobei aber nur ein Teil einer Blüte — z. B. nur eine Anthere — aus der mutierten Zelle hervorgeht. Nur wenn bei einem autogamen Organismus beiderlei Geschlechtsorgane wenigstens teilweise von der mutierten Zelle abstammen, ist zu erwarten, daß in der Nachkommenschaft homozygotisch mutierte Individuen auftreten.

Es ist also auf Grund dieser Überlegung zu erwarten, daß in unsern Kulturen homozygotisch mutierte Individuen sehr viel seltener auftreten als heterozygotisch mutierte. Das ist auch tatsächlich der Fall und sei an einigen Beispielen gezeigt.

[1]) *Melandrium album* ist zweigeschlechtlich.
[2]) D. h. durch Fremdbefruchtung sich fortpflanzend.

Als heterozygotische Pflanze trat z. B. bei mir auf die als *A. majus var. globosa* bezeichnete, nur rein weibliche Sippe von *Antirrhinum majus*, Fig. 121, von der ein blühender Zweig in Fig. 122 abgebildet ist. Daß ein *Antirrhinum* vorliegt, kann man der Pflanze nicht ansehen, wenn man nicht ihre Entstehungsgeschichte kennt, man würde sogar wohl kaum die Familie so leicht erkennen können. Da, wo sonst eine Blüte sitzt, sehen wir hier überall einen ganzen Zweig, der zahlreiche Blüten trägt, aber die Blüten sind hier völlig anders als sonst, die Einzelblüte besteht aus einer Anzahl spiralig angeordneter dichtgedrängter kelchblattartiger Schuppen, von denen die innersten 4—5 eine Andeutung von Blumenblattcharakter haben. Antheren fehlen meist völlig. Bisher sind erst zweimal am Rande der kelchblattartigen Schuppen stark verbildete Staubbeutel gefunden worden, die aber funktionsfähige Pollenköner enthielten. Im Zentrum der Blüte sitzt ein aus 4—6 Karpellen gebildeter Fruchtknoten, mit langem Griffel. Öfter sind diese Fruchtknoten ganz oder teilweise mißbildet, aber meist sind sie gut fertil, d. h. setzen nach Bestäubung mit Pollen der gleichen Sippe oder von anderen normalen Pflanzen gut Samen an. Diese sonderbare Sippe entstand folgendermaßen: 1908 wurden zwei völlig normale Löwenmaulpflanzen, die ganz normale Vorfahren hatten und auch aus Selbstbefruchtung beide eine ausschließlich normale Nachkommenschaft ergaben, miteinander gekreuzt, um die Vererbung der Blütenfarbe zu untersuchen. F_1 (1909) bestand ebenfalls ausschließlich aus ganz normalen Pflanzen. Von diesen F_1-Pflanzen wurden zwei zu Stammpflanzen gemacht, d. h. sie wurden geselbstet, und Samen von ihnen wurden 1910 ausgesät. Die eine von diesen Pflanzen gab ebenfalls eine Nachkommenschaft mit ausschließlich normalen Blüten, die andere, die wir „Pflanze X“ heißen wollen, aber gab eine Deszendenz, die aus 135 normalen Pflanzen und aus 46 mit dieser neuen sonderbaren Blütenform bestand. Ganz zweifellos liegt hier eine Mendelspaltung vor. 135 : 46 ist fast genau das Verhältnis 3 : 1, und zwar müssen die Individuen mit der neuen Blütenform eine Erbeinheit — heißen wir sie einmal **K** — nicht haben, die in den normal blühenden Individuen enthalten ist. Die Mutterpflanze dieser Generation, die „Pflanze X“, muß also **Kk** gewesen sein.

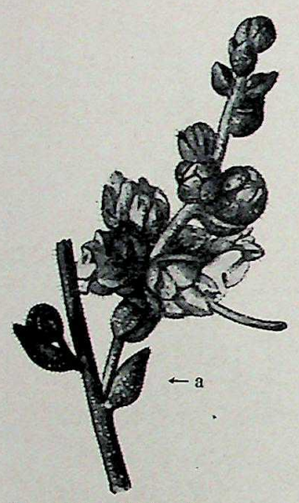
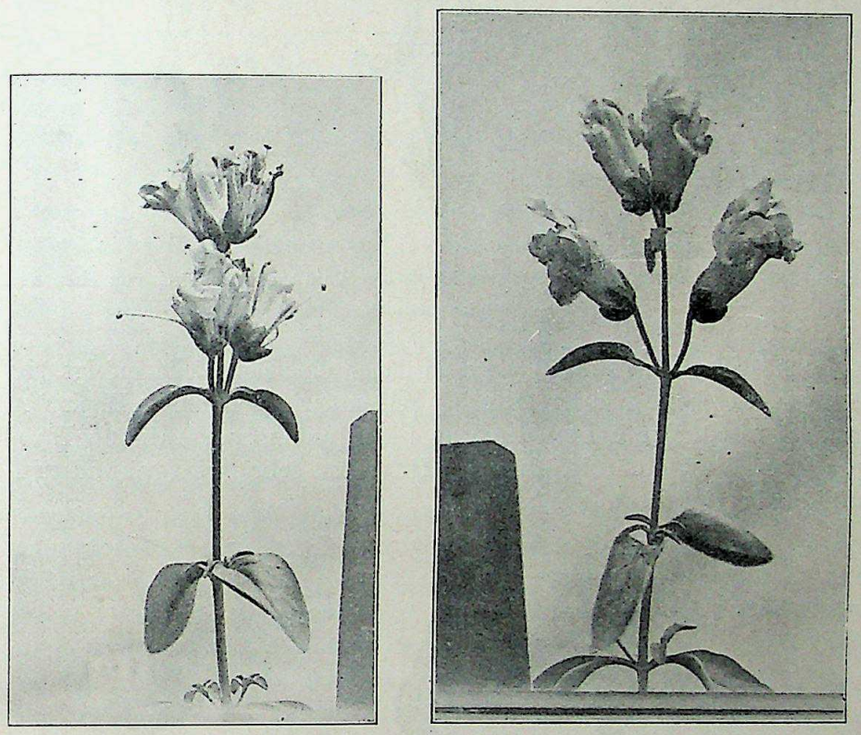


Fig. 122. *Antirrhinum majus var. globosa.* Zweig mit zahlreichen rein weiblichen Blüten, der an Stelle einer normalen Einzelblüte gebildet wird, bei a das Hochblatt, in dessen Achsel bei *Antirrhinum* sonst eine Blüte inseriert ist.

In entsprechender Weise sind in meinen *Antirrhinum*-Kulturen sehr zahlreich Mutanten entstanden. Einige davon sind in Fig. 123 bis 124 dargestellt.

Als Homozygoten aufgefundene Mutanten besitze ich ebenfalls in großer Zahl, aber immerhin ist doch die Häufigkeit der als Heterozygoten gefundenen sehr viel größer. Unter je 1000 *Antirrhinum*-Sämlingen sind nach meinen Beobachtungen wenigstens **2** heterozygotisch mutierte aber nur **0,05** homozygotisch mutierte. Als homozygotische Pflanze ist z. B. die in Fig. 123 abgebildete *Antirrhinum*-Rasse aufgetreten.



a b

Fig. 123. a *Antirrhinum majus var. choripetala;* b *A. majus var. reflexa.*

Weitere Einzelheiten über das Auftreten von diesen Mutationen der ersten Kategorie mitzuteilen, ist wohl nicht nötig.

Wesentlich ist für diese Kategorie:

1. daß sie in allen bisher bekannten Fällen auf dem Entstehen eines mendelnden Grundunterschiedes, d. h. nach den in Vorlesung IX entwickelten theoretischen Vorstellungen auf dem Entstehen eines Unterschiedes im Baue zweier homologer Chromosomen beruhen, und

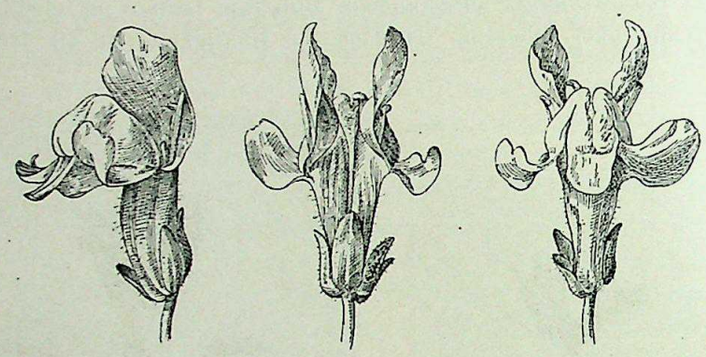
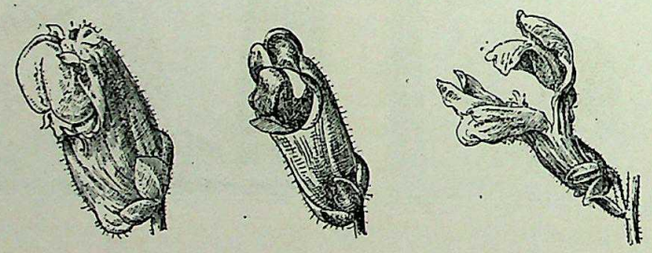


Fig. 124. *Antirrhinum majus var. graminifolia.* Blüte von der Seite, von oben und unten gesehen.

2. daß, wenn die Mutation in einer diploiden Zelle erfolgt, im allgemeinen immer nur der eine der beiden darin vereinigten Haplonten mutiert wird. Die beiden in einem Diplonten vereinigten Idioplasmen sind also in dieser Hinsicht **sehr** weitgehend unabhängig voneinander.



a b c

Fig. 125. Blüten von: a *A. majus var. acroxantha,* b *A. majus var. flexuosa,* c *A. majus var. salviaeflora.*

Es ist selbstverständlich denkbar, daß durch einen Zufall einmal gleichzeitig zwei verschiedene Mutationen sich in einem Chromosomen abspielen, und es ist auch denkbar, daß durch einen Zufall dieselbe Mutation in den beiden, in einem Diplonten vereinigten Haplonten auftritt, aber das ist dann nur ein äußerst seltenes zufälliges Zusammentreffen von zwei voneinander unabhängigen Prozessen.

Nicht für wesentlich halte ich dagegen die Feststellung, daß die Mehrzahl dieser Mutationen sich bei Kreuzung mit der Stammsippe als rezessiv erweist. Ich habe bei *Antirrhinum* jedenfalls auch einige ganz sichere und klare Fälle von dominanten Mutanten dieser Kategorie gefunden und ebenso haben MORGAN und seine Mitarbeiter für *Drosophila* schon eine große Zahl von dominanten Mutanten beschrieben.

Mutationen dieser Kategorie sind, wie gesagt, bei Pflanzen und Tieren in großer Zahl bekannt, man stößt auf sie, sobald man mit irgend einem Versuchstier oder einer Versuchspflanze in größerem Maßstabe zu arbeiten beginnt. Auf Mutationen dieser Kategorie gehen wohl weitaus die meisten Grundunterschiede zurück, die in immer wieder anderen Kombinationen der großen Mannigfaltigkeit der Rassen unserer Kulturpflanzen und Haustiere zugrunde liegen.

Theoretisch von großer Wichtigkeit ist, daß wir bei allen unseren Versuchspflanzen und Versuchstieren stets ganz merkwürdige „homologe Reihen“ von Mutationen beobachten. Dieselbe Mutation, die wir bei einer Art kennen, tritt in durchaus homologer Weise auch auffallend häufig bei verwandten Arten auf.

Es ist kein Zweifel, daß die in Vorlesung VII S. 116 geschilderten Grundunterschiede, welche die Haarfarbe der Kaninchen bestimmen, auf je eine Mutation unserer Kategorie 1 zurückzuführen sind. Genau die homologen Grundunterschiede finden wir nun aber auch bei den andern zu Versuchen benutzten Nagern, ja sogar auch noch bei ganz andern Säugetieren, so den Hunden und Ziegen z. B. Wir kennen ganz so wie bei den Kaninchen auch weiße, gelbe, hell- und dunkelbraune, blaue, schwarze, schwarzlohfarbige, wildfarbige usw. Mäuse, und wir können einfach die gleichen Formeln, die wir für die Kaninchen herausgearbeitet haben, auch für die Mäuse, wahrscheinlich aber auch für die Hunde und Ziegen und andere Säugetiere verwenden.

Es scheint also, daß das „Musterlager“ der möglichen Mutationen der Kategorie 1 irgendwie beschränkt ist, d. h. daß stets bestimmte Mutationen in ganz homologer Weise bei ganz verschiedenen in einen gewissen Verwandtschaftskreis gehörenden Organismus besonders häufig auftreten.

Ich bin fest überzeugt, daß, wenn wir heute irgend einen wilden Nager, etwa die Feldmaus *(Microtus arvalis)* in größerem Maßstabe in Kultur nehmen, daß wir dann nach einer Reihe von Jahren im wesentlichen ganz die gleichen verschiedenen Farbenrassen, weiß, schwarz, blau, schwarzlohfarbig usw. durch Mutationen bekommen werden, die wir heute für Kaninchen, Mäuse usw. schon kennen.

Die Regel, daß immer dieselbe, homologe Reihe von Mutationen gefunden wird, gilt freilich nicht ausnahmslos, wir kennen z. B. bei den Kaninchen Grundunterschiede — z. B. den, der die „Russen"-Färbung bedingt — für welche wir bei den Mäusen noch nichts Homologes gefunden haben. Es ist aber wahrscheinlich, daß früher oder später auch „russisch gefärbte" Mäuse einmal auftreten werden. Im großen und ganzen gilt jedenfalls die Regel, daß wir „homologe Reihen" von Mutationen bei miteinander verwandten Organismen vorfinden.

Das gilt auch für Pflanzen. Man kennt z. B. fast von jedem in größerem Umfange kultivierten Laubbaum eine Trauerrasse *(var. pendula)*, eine Pyramidenrasse *(var. fastigiata, var. pyramidalis* usw.*)*, eine geschlitztblätterige Rasse *(var. laciniata)*, eine schmalblätterige Rasse *(var. lorea, var. graminifolia* usw.*)*, eine Rasse mit schüsselförmigen Blättern *(var. cucullata)*, eine Rasse mit krausen Blättern *(var. crispa)*, eine Rasse mit roten Blättern *(var. sanguinea, var. atropurpurea* usw.).

Wie dieses eigentümliche „homologe Mutieren" zu erklären ist, weiß man nicht. Es liegt natürlich nahe, an Analogien aus der Chemie zu denken. Wir haben dort ganz ähnliche „homologe Reihen", so als Abkömmlinge des

Methans: Chlormethyl, Methylalkohol, Formaldehyd, Ameisensäure.
Aethans: Chloraethyl, Aethylalkohl, Acetaldehyd, Essigsäure.
Propans: Chlorpropyl, Propylalkohol, Propionaldehyd, Propionsäure.

Ebenso, wie wir hier annehmen, daß homologe Veränderungen verschiedener Ausgangskörper diesen homologen Reihen zugrunde liegen, ebenso müssen wir wohl auch annehmen, daß homologe Veränderungen im Bau der Chromosomen, bei den Organismen den homologen Mutationen zugrunde liegen.

Über die Ursachen der Mutationen der Kategorie 1 weiß man fast nichts. Die große Mehrzahl tritt „spontan" d. h. ohne bekannte Ursache auf, es scheint aber so, als ob es möglich wäre, durch tiefgehende Außeneinwirkungen wie extreme Temperaturen, Behandlung mit Giften, mit Radiumstrahlen usw. den Prozentsatz der Mutationen zu vermehren.

Über sehr zahlreiche Versuche dieser Art, die freilich in letzter Zeit nicht mehr allgemein für beweiskräftig gehalten werden, weil das Ausgangsmaterial nicht genügend einheitlich war, hat der amerikanische Zoologe TOWER berichtet. Er experimentierte mit dem Kolorado-Käfer und einigen verwandten Arten, also mit Käfern aus der Familie der *Chrysomeliden*-Gattung *Leptinotarsa*.

Wir wollen hier des näheren TOWERS Versuche mit *L. decemlineata* betrachten. Wie wir schon in Vorlesung III gehört haben, ist die Farbe dieser Käfer ziemlich weitgehend modifizierbar durch Temperatur- und andere Außeneinwirkungen. Diese Modifikationen sind aber nicht erblich.

Wenn man diesen Käfer in sehr großer Individuenzahl kultiviert, dann findet man auch einzelne Mutationen. TOWER hat eine ganze Reihe davon beobachtet und beschrieben, einige sind auf Taf. VII abgebildet. Diese Mutationen treten freilich ziemlich selten auf, höchstens eine Mutation auf 6000 unmutierte Tiere, wahrscheinlich ist die Häufigkeit sogar noch geringer. Auch hier sind alle, soweit sie daraufhin untersucht sind, Mutationen der eben besprochenen Kategorie 1.

Das Auftreten der Mutation kann hier nun nach TOWERS Angaben durch bestimmte Außeneinflüsse ausgelöst werden. Ich beschreibe direkt einen von TOWER angestellten Versuch:

Aus einer sonst konstanten Zucht von *Leptinotarsa decemlineata* wurden 4 Männchen und 4 Weibchen für einige Zeit bei einer sehr hohen Temperatur (35° C), großer Trockenheit (45% relative Feuchtigkeit) und niederem Luftdruck (20 inches) gehalten. Die 4 Pärchen produzierten in dieser Kulturperiode dreimal Eier[1]). Daraufhin wurden dieselben 4 Pärchen wieder in die normalen Kulturbedingungen zurückgebracht und legten hier auch noch zweimal Eier ab. Der ganze Reifungsprozeß, die Befruchtung und Ablage der ersten 3 Serien von Eiern hatten sich also unter den extremen Kulturbedingungen vollzogen, während die letzten beiden Serien von Eiern unter normalen Bedingungen sich entwickelt hatten.

Aus den Eiern, die unter normalen Bedingungen gebildet waren, gingen ganz ausschließlich reine typische *L. decemlineata* hervor, die auch weiterhin konstant waren.

Aus den Eiern aber, die sich unter den extremen Bedingungen entwickelt hatten, gingen 96 Käfer hervor und davon gehörten 82 zu der Mutation *L. d. pallida* (Taf. VII, Fig. 7), 2 zu der Mutation *L. d. immaculothorax* und 14 waren typische unveränderte *L. decemlineata* (Fig. 6, Taf. VII). Diese Mutanten starben unglücklicherweise größtenteils an einer bakteriellen Infektionskrankheit, es blieben nur 2 *pallida*-Männchen übrig. Diese gaben gekreuzt mit normalen *decemlineata*-Weibchen in F_1 Bastarde mit *decemlineata*-Aussehen, und diese Bastarde gaben nach gegenseitiger Paarung dann aber in F_2 eine regelrechte Spaltung in 10 *pallida* und 30 *decemlineata*. Diese so erhaltenen herausgemendelten *pallida*-Individuen erwiesen sich dann bei Inzucht als konstant. Ähnliche Versuche auch mit anderen *Leptinotarsa*-Arten hat TOWER in großer Zahl gemacht.

---

[1]) *Leptinotarsa* legt Eier portionsweise, mit längeren Zwischenpausen.

Es ist dadurch sicher gestellt, daß es möglich ist, durch außergewöhnliche Reize, die auf die Keimzellen einwirken, Mutationen auszulösen. Diese Mutationen sind die gleichen, die auch sonst „spontan", d. h. aus unbekannten Ursachen auftreten, TOWER hat in seinen Versuchen immer nur die gleichen Mutationen bekommen, die auch sonst ab und zu, freilich sehr viel seltener, auftreten.

Das macht es sehr wahrscheinlich, daß die gleiche Mutation, etwa die Entstehung von *pallida* aus *decemlineata*, durch ganz verschiedene Reize ausgelöst wird. Und auch das Umgekehrte gilt wohl: durch dieselben Reize können verschiedene Mutationen ausgelöst werden, so entstanden in dem oben beschriebenen Versuch die Mutationen *pallida* und *immaculothorax* gleichzeitig.

Eine **zweite Kategorie von Mutationen** wird gebildet durch die Mehrzahl der berühmt gewordenen DE VRIESschen Mutationen von *Oenothera Lamarckiana*. Es kommen jedoch auch bei *Oenothera Lamarckiana* Mutationen der ersten Kategorie und der fünften vor.

Oenothera Lamarckiana ist ursprünglich in Nordamerika einheimisch, aber genau bekannt ist ihre ursprüngliche Heimat nicht, und ebenso weiß man nicht sicher, wann sie nach Europa eingeführt ist. Seit langer Zeit ist sie jedenfalls als Zierpflanze im Handel und ist häufig aus Gärten verwildert.

Es ist eine allogame, d. h. für gewöhnlich durch Fremdbefruchtung sich fortpflanzende Art aus einer *Oenothera*-Sektion, zu der in den Vereinigten Staaten eine große Zahl von gegeneinander sehr schwer abgrenzbaren Arten gehören, die auch im Naturzustand sich leicht kreuzen.

Eine Kolonie von verwilderter *Oe. Lamarckiana* beobachtete H. DE VRIES im Jahre 1886 auf einem brachliegenden Felde in Hilversum bei Amsterdam und auf diesem Platze fand er neben sehr zahlreichen typischen auch einige deutlich abweichende Individuen. DE VRIES verpflanzte darauf eine Anzahl typischer *Lamarckiana*-Pflanzen von diesem Felde in seinem Garten, bestäubte sie miteinander und zog aus den so erhaltenen Samen 15000 Nachkommen. Es zeigte sich, daß von diesen 15000 Pflanzen die übergroße Mehrzahl reine *Oe. Lamarckiana* war, aber 10 Pflanzen waren deutlich verschieden und zwar waren 5 auffällig breitblätterig und hatten taube Antheren in den Blüten (weiterhin *Oe. lata* genannt) und die 5 anderen waren auffällig klein, fast zwergig (Fig. 126), weiterhin *Oe. nanella* genannt.

In ähnlicher Weise wurden auch in den nächsten Jahren Samen von *Lamarckiana*-Pflanzen in großer Zahl ausgesät und stets war das Resultat ungefähr das gleiche. Neben einer großen Zahl von typischen

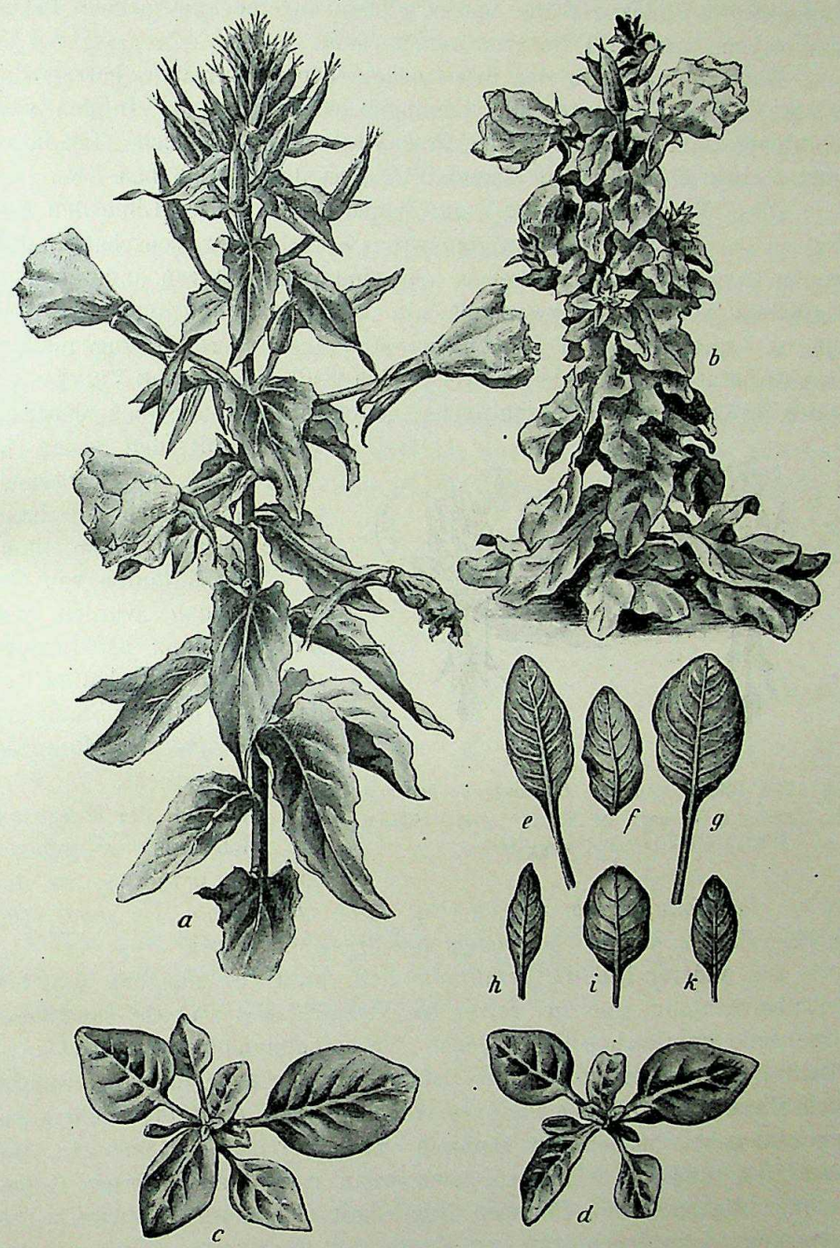
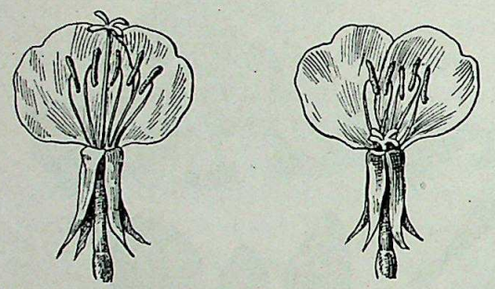


Fig. 126. a Zweig von *Oenothera Lamarckiana*. — b *Oe. nanella*, ganze Pflanze, im gleichen Maßstabe wie Fig. a. — c Ältere Keimpflanze von *Oe. gigas*. — d Desgl. *Oe. Lamarckiana*. — c—k Entsprechende Blätter von: e *Oe. Lamarckiana*, f *Oe. nanella*, g *Oe. gigas*, h *Oe. rubrinervis*, i *Oe. lata*, k *Oe. scintillans*.
(a nach einer Photographie von R. R. GATES, b—k nach DE VRIES.)

Lamarckiana-Pflanzen traten immer wieder einzelne abweichende Typen auf, im ganzen etwa 1 Dutzend verschiedene.

Die Häufigkeit, in der diese neuen Typen auftraten, betrug ungefähr 1½%, d. h. unter 200 Sämlingen waren etwa 3. In den verschiedenen Jahren war aber der Prozentsatz sehr ungleich. Im Jahre 1888 betrug er noch nicht einmal 0,1%, im Jahre 1896 fast 5%.

Diese Versuche von DE VRIES haben mit in erster Linie den Anstoß zu der ungeheuren Entwicklung der Vererbungswissenschaft in den letzten zwei Jahrzehnten gegeben. Sie sind auch bald von anderer Seite wiederholt worden, und zwar teils mit *Oe. Lamarckiana* aus der Kultur von DE VRIES, teils mit *Oe. Lamarckiana* aus anderen Bezugsquellen. Das Resultat war das gleiche wie in den Kulturen von DE VRIES. Es traten in ähnlicher Weise zahlreiche „Mutanten" auf, die teils identisch waren mit den schon in Amsterdam aufgetretenen, teils aber auch allerhand neue Formen darstellten.



a b

Fig. 127. Blüten von *Oe. Lamarckiana* (a) und *Oe. brevistylis* (b) nach DE VRIES. (Die vorderen Blumenblätter sind weggelassen.)

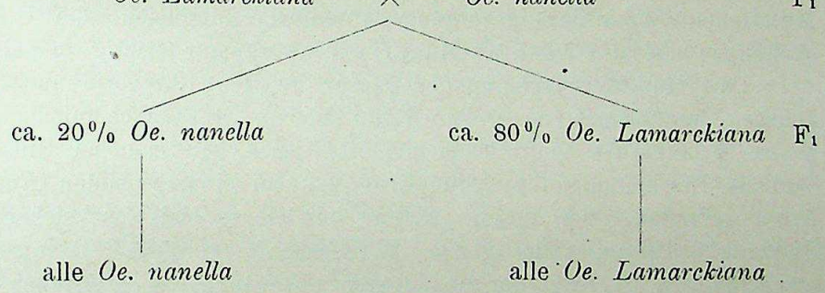
Die Mutanten von *Oe. Lamarckiana* wurden auf ihre Konstanz bei Inzucht und auf ihr Verhalten bei Kreuzung mit der Stammart und mit anderen Mutanten genau untersucht.

Ein Teil der Mutanten hat sich als weitgehend konstant erwiesen, so die als *Oe. laevifolia*, *Oe. brevistylis* (Fig. 127), *Oe. nanella*, *Oe. gigas*, *Oe. rubrinervis*, *Oe. albida*, *Oe. oblonga* beschriebenen Typen.

Ein anderer Teil, *Oe. scintillans* z. B. ist nicht konstant, gibt bei Selbstbefruchtung eine aus reiner *Oe. Lamarckiana* und *Oe. scintillans* bestehende gemischte Deszendenz. Die so entstandenen *Lamarckiana*-Pflanzen sind weiterhin konstant, abgesehen von den Mutanten, welche auch diese *Lamarckiana*-Pflanzen abgeben, alle *scintillans*-Individuen dagegen geben immer ein Gemisch von *Oe. scintillans* und *Oe. Lamarckiana*, und das bleibt so, auch wenn man durch mehrere Generationen die *scintillans*-Pflanzen immer mit sich selbst bestäubt. Die Inkonstanz ist danach, wie DE VRIES sagt, konstantes Merkmal der *Oe. scintillans*. Das Zahlenverhältnis, in welchem die *scintillans*- und *Lamarckiana*-Individuen in der Nachkommenschaft einer geselbsteten *Oe. scintillans* auftreten, ist sehr verschieden, schwankt von etwa 1 *scintillans* : 3 *Lamarckiana* bis zu 4 *scintillans* : 1 *Lamarckiana*.

Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Mehrzahl der Mutanten bei Kreuzung mit der Stammart. Ein Teil der Mutanten z. B. *Oe. brevistylis* mendelt bei der Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana* regelrecht auf. F_1 ist reine *Lamarckiana* und F_2 besteht aus ¾ *Lamarckiana* und ¼ *brevistylis*. Danach beruht der Unterschied zwischen *Oe. brevistylis* und *Oe. Lamarckiana* nur auf einem Erbfaktor, es handelt sich also nur um eine Mutation der uns schon bekannten Kategorie 1.

Ein anderer Teil, und zwar die Mehrzahl der Mutanten, zeigt bei der Kreuzung mit der Stammart ein völlig anderes Verhalten. Wenn DE VRIES kreuzte *Oe. nanella* × *Oe. Lamarckiana* oder reziprok, dann bestand F_1 aus ungefähr 20% *Oe. nanella* und im übrigen aus *Oe. Lamarckiana*. Im einzelnen schwankte in den verschiedenen Versuchen der Prozentsatz der *Oe. nanella* sehr stark, von 1—50%. Alle diese *Oe. nanella* erwiesen sich weiterhin als konstant und ebenso alle *Lamarckiana*. In Form eines Schemas sieht die Kreuzung also folgendermaßen aus:



Wie sind nun alle diese sonderbaren Erscheinungen zu verstehen? Wohl nur auf Grund dessen, was wir in Vorlesung XII über die Artbastarde in der Gattung *Oenothera* gehört haben.

Oe. Lamarckiana ist danach wohl als ein Dauerbastard aufzufassen, dessen Idioplasma aus zwei verschiedenen Haplonten „velans" und „gaudens" zusammengesetzt ist. Zwischen den beiden Haplonten findet im allgemeinen keinerlei Austausch statt, es werden daher nur immer wieder reine *velans*- und reine *gaudens*-Keimzellen gebildet. Von den zwischen diesen Keimzellen möglichen vier Kombinationen geben nur die heterozygotischen Kombinationen *velans* × *gaudens* und *gaudens* × *velans* lebensfähige Embryonen d. h. immer wieder den Dauerbastard *Oe. Lamarckiana*. Die Mutationen könnten auf Grund dieser theoretischen Vorstellung dann so gedeutet werden, daß gelegentlich zwischen den beiden Idioplasmakomplexen *velans* und *gaudens* doch ein

teilweiser Austausch von Bestandteilen stattfindet, wodurch neue „Komplexe“ entstehen. In einem gewissen Sinne wären dann allerdings diese Mutationen von *Oe. Lamarckiana* „Neukombinationen nach einer Bastardierung“, würden also gar nicht zu den „Mutationen“ in der vorhin (S. 285) gegebenen Definition gehören.

So scharf aber in der Theorie der Unterschied zwischen *„Variation infolge von Neukombination vorhandener Unterschiede bei einer Bastardierung“* und *„erbliche Variation aus andern Ursachen“* auch ist, so gehen trotzdem diese beiden Kategorien von Variation fließend ineinander über. Von einem ganz typischen Chromomeren- und Chromosomenaustausch, wie wir ihn etwa bei den Rassenkreuzungen von *Antirrhinum* und *Drosophila* kennen gelernt haben, bis zu einer ausnahmsweisen ganz unregelmäßigen Auswechselung größerer Idioplasmakomplexe, wie wir sie für die Mutationen von *Oenothera* annehmen müssen, gibt es wohl alle Übergänge. Die Entscheidung, wo Bastardspaltung aufhört und die Mutation anfängt, ist ganz willkürlich.

Es wäre auch völlig verkehrt, deshalb, weil bei diesen *Oenothera*-Mutationen Bastardierungsvorgänge irgendwie mitspielen, die Untersuchungen über die *Oenothera*-Mutationen für weniger wichtig zu halten.

Daß Mutationserscheinungen dieser zweiten Kategorie auch bei anderen Organismen eine größere Rolle spielen, ist wahrscheinlich, aber etwas Sicheres ist heute noch nicht zu sagen. In mancher Hinsicht ähnliche Erscheinungen hat nur LIDFORSS bei einigen wilden *Rubus*-Arten gefunden. Bei diesen „Arten“ handelt es sich fast sicher um Speziesbastarde. Die ganze Wissenschaft von den Mutationserscheinungen ist trotz der ungeheuren Literatur, die es darüber seit DE VRIES' ersten Veröffentlichungen schon gibt, noch in den ersten Anfängen. Vor allem ist die Zahl der untersuchten Arten noch sehr klein.

Eine **dritte Kategorie** von Mutationen bildet die bisher nur von höheren Pflanzen bekannte Entstehung von weiß—grün gescheckten aus rein grünblätterigen Sippen, wobei die neu aufgetretene Buntblätterigkeit nur durch die Mutter weiter vererbt wird. Bei *Antirrhinum majus* ist diese Mutation die häufigste, unter rund 1000—2000 Pflanzen einer sonst konstant grünen Sippe ist nach meiner Erfahrung mindestens eine derartige gescheckte — *albomaculata* — Pflanze. Das gleiche gilt für *Beta vulgaris, Brassica oleracea, Barbarea vulgaris*. Da fast in jedem größeren Bestande irgend einer Pflanzenart einzelne solche *albomaculata*-Pflanzen zu finden sind, z. B. in jedem großen Rübenfeld, ist anzunehmen, daß diese *albomaculata*-Rassen sehr häufig neu entstehen. Worauf die Entstehung beruht, ist unbekannt.

Eine **vierte Kategorie** wird durch die merkwürdigen freilich noch wenig untersuchten Erscheinungen der Inkonstanz der *variegata*-Rassen von *Mirabilis* (CORRENS) und der „gestreift“ blühenden Rassen von *Antirrhinum, Mirabilis* und vielen anderen Phanerogamen gebildet.

Betrachten wir zunächst die *variegata*-Sippen von *Mirabilis*, wo die Verhältnisse noch ziemlich einfach liegen: Von *Mirabilis* gibt es außer grünen und gelblich-grünen Rassen, die völlig konstant sind, auch Rassen mit grün-gelblichgrün-marmorierten Blättern.

Variegata-Individuen ergeben zwar im wesentlichen wieder *variegata*-Nachkommen, aber außerdem immer einzelne grüne Pflanzen. Ebenso entstehen auf allen *variegata*-Pflanzen immer einzelne rein grüne Äste.

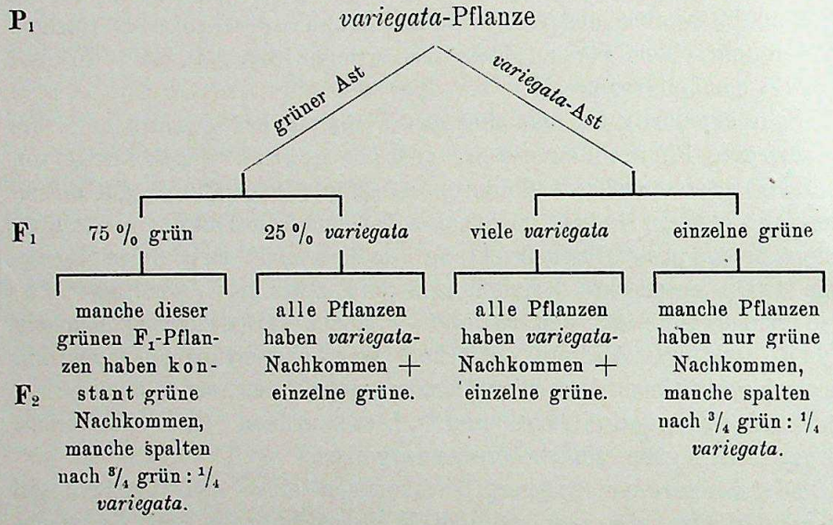
Kreuzt man eine *variegata*-Pflanze mit einer grünen, so ist F_1 grün und F_2 besteht aus rund $^3/_4$ grünen und $^1/_4$ *variegata*-blätterigen Pflanzen (mit einem kleinen Zuviel von grünen Pflanzen). Also grün × *variegata* mendelt regelrecht.

Sehr eigenartig ist nun aber das Verhalten der grünen Äste, die aus *variegata*-Pflanzen entstehen, und der grünen Nachkommen von selbstbefruchteten *variegata*-Pflanzen. Bestäubt man Blüten auf diesen Ästen mit eigenen Pollen, zieht also Nachkommenschaften von diesen grünen Ästen aus Selbstbefruchtung, so bekommt man immer teils grüne teils gescheckte Keimpflanzen und zwar im Verhältnis 3 : 1. Diese grünen Äste auf den *variegata*-Pflanzen verhalten sich demnach genau so, wie sonst Bastarde zwischen einer konstant grünen Sippe und einer *variegata*-Sippe, d. h. wie Pflanzen, welche den mendelnden Grünfaktor heterozygotisch enthalten. Diese grünen Äste sind nicht homozygotisch grün, sondern heterozygotisch.

Die vereinzelten grünen Nachkommen einer selbstbefruchteten *variegata*-Pflanze erweisen sich bei Weiterzucht zum Teil als homozygotisch grün, d. h. geben ihrerseits nur grüne Nachkommenschaft, zum Teil erweisen sie sich als Heterozygoten, spalten auf in grüne und *variegata*-Pflanzen. In Form eines Schemas stellt sich das Verhalten dieser *varieguta*-Pflanzen dar, wie auf S. 302 angegeben.

Eine Deutung dieser Befunde ist vorläufig schwer zu geben. Man kann die Sache sich so vorstellen, daß wir es zu tun haben mit einer ursprünglich gelblichgrünen und einer grünen Rasse, die sich in einem Faktor unterscheiden, die gelblichgrüne Rasse heiße etwa **gg**, die grüne **GG**. Wenn man nun die Annahme macht, daß eine an sich gelblichgrüne Rasse die erbliche Eigenschaft hat, daß ständig einzelne von ihren Zellen zu **Gg** würden, so wäre der ganze Tatsachenkomplex erklärt. Die grünen Flecken der *variegata*-Pflanzen wären dann aufzufassen als Abkömmlinge je einer solchen zu **Gg** gewordenen Zelle. Tatsächlich sind auch häufig die grünen Flecke einer *variegata*-Pflanze entwicklungs-

geschichtlich auf eine Ausgangszelle mit Sicherheit zurückführbar. Wenn in einer ursprünglich gelblichgrünen Pflanze immer einzelne Zellen grün werden und in ihrer vegetativen Deszendenz grün bleiben, muß eine gelblichgrün-grüngescheckte Pflanze sich ergeben, genau so wie sie in den *variegata*-Pflanzen vorliegen. Daß die Pflanze selber gelblichgrün-grüngescheckt ist, daß sie einzelne grüne Äste produziert, daß die grünen Äste bei Selbstbefruchtung eine Nachkommenschaft von 75 % grünen, 25 % *variegata*-Pflanzen ergeben, daß die in der Nachkommenschaft jeder *variegata*-Pflanze auftretenden grünen Pflanzen teils konstant grün sind, teils weiterhin in $^3/_4$ grün : $^1/_4$ *variegata* aufmendeln, ist alles auf Grund dieser Vorstellungsweise verständlich.



CORRENS selbst deutet seine Befunde etwas anders, ich will aber hier auf Einzelheiten nicht näher eingehen.

Ganz entsprechend den *variegata*-Sippen verhalten sich die gestreift blühenden Sippen von *Mirabilis*. Alle gestreiften Pflanzen bilden einzelne rotblühende Äste, die weiterhin bei Selbstbefruchtung aufmendeln in $^3/_4$ rot : $^1/_4$ gestreift und alle gestreiften Pflanzen geben bei Selbstbefruchtung immer einzelne rote Nachkommen, die in ihrem ganzen Verhalten den grünen Nachkommen der *variegata*-Pflanzen völlig entsprechen.

„Gestreifte" Rassen gibt es auch bei *Antirrhinum*, wir haben schon früher davon gehört (S. 173). Eine je nach ihrer übrigen Erbformel irgendwie rot gefärbte Pflanze kann die rote Farbe statt gleichmäßig verteilt nur in einzelnen Flecken und Streifen zeigen. Eine genaue Untersuchung der Pflanzen zeigt, daß nicht bloß in der Blüte die

Anthocyanbildung auf einzelne Flecken beschränkt ist, sondern die ganzen Pflanzen sind gefleckt. Anthocyan wird nicht bloß in der Blüte, sondern auch in der Epidermis der Laubblätter, besonders deutlich auf der Unterseite gebildet. Ob eine Pflanze rot oder rot gestreift blühen wird, kann man deshalb schon an ganz jungen Keimpflanzen erkennen, die einen haben gleichmäßig rote Blattunterseiten, die anderen rotgefleckte.

Die Flecken sind auch hier entwicklungsgeschichtlich ableitbar aus je einer Zelle. Eine ursprüngliche elfenbeinfarbige Pflanze, in der einzelne Zellen die Fähigkeit zur Anthocyanbildung plötzlich bekommen und auf ihre vegetative Deszendenz vererben, muß genau aussehen wie eine „gestreifte" Pflanze. Macht die einmal rot gewordene, oder besser gesagt, zu Anthocyanbildung befähigt gewordene Zelle noch eine große Zahl von Teilungen durch, so entsteht daraus ein großer Zellkomplex, d. h. ein großer roter Fleck, macht sie nur noch wenige Teilungen durch, so entsteht ein kleiner Fleck. Erfolgt die Umwandlung einer Zelle schon im Vegetationspunkt, so geht daraus ein ganzer roter Sektor und daraus unter Umständen ein ganzer roter Ast hervor.

Der ganze Aufbau der gestreiften *Antirrhinum*-Pflanzen, die Umgrenzung und Verteilung der Flecken ist derart, daß ich nicht daran zweifle, daß die eben geschilderte Auffassung richtig ist[1]).

Das, was vorhin nach den Untersuchungen von CORRENS für die Vererbungsweise der gestreift blühenden *Mirabilis* mitgeteilt wurde, gilt im wesentlichen auch für das Verhalten des gestreiften *Antirrhinum*, doch ist die Sachlage hier zunächst kompliziert dadurch, daß hier die Blütenfarbe in der Epidermis sitzt. Eine homogen rote Blütenfärbung sagt also bei *Antirrhinum* nicht, daß auch die subepidermale Zellschicht, aus der die Sexualzellen stammen (vergl. Vorl. XIII), homogen rot, oder besser gesagt, zur Anthocyanbildung befähigt ist. Damit hängt zusammen, daß gelegentlich homogen rotgefärbte Blüten oder Äste auf gestreiften Pflanzen eine gestreifte Nachkommenschaft ergeben. Diese Blüten oder Zweige sind dann offenbar Periklinalchimären mit „roter" Epidermis und „gestreiftem" Inneren.

Eine weitere Komplikation bei *Antirrhinum* besteht darin, daß alle gestreiften Pflanzen außer homogen roten Individuen auch — freilich nur sehr selten — rein elfenbeinfarbige und rein fleischfarbige Blüten und Äste und ebenfalls auch solche Nachkommen aus Samen hervorbringen. Die so entstandenen elfenbeinfarbigen bezw. fleischfarbigen Pflanzen sind weiterhin völlig konstant.

Wir haben somit in dem gestreiften *Antirrhinum majus* eine Rasse vor uns, die dauernd einzelne andere Farbenrassen mit einer gewissen

[1]) Eine ausführliche Darstellung werde ich an anderer Stelle geben.

Regelmäßigkeit aus sich entstehen läßt, die auch bei langdauernder Reinzucht nie konstant wird, so wie sonst alle anderen Farbenrassen konstant werden können.

Man hat für solche unbeständige Rassen vielfach den Ausdruck „eversporting varieties" gebraucht. Ich möchte den Ausdruck lieber vermeiden, weil auch ganz andere Dinge, so die ständig umschlagenden Rassen (wie *Dipsacus silvestris tortus*) (vergl. S. 30) und die ständig spaltenden Rassen, wie die „gefüllte produzierenden Levkoien" (vergl. S. 176) mit diesem Ausdruck bezeichnet werden.

Eine **fünfte Kategorie** von Mutationen beruht darauf, daß Individuen entstehen, die gegenüber der Ausgangsrasse eine veränderte, meist vervielfachte Chromosomenzahl aufweisen. Mutationen dieser Kategorie sind unter anderen auch bei *Oenothera Lamarckiana* gefunden worden. So hat die eine als *Oenoth. Lam. lata* bezeichnete Mutante ein Chromosom mehr als die typische *Lamarckiana*. Ferner hat eine ausgesprochene Riesenform von *Oe. Lamarckiana*, die *Oe. Lam. gigas*, doppelt so viele Chromosomen (haploid 14, diploid 28) als *Oe. Lamarckiana* (haploid 7, diploid 14). Die ähnliche Mutante *Oe. Lam. semigigas* endlich hat statt 14 21 Chromosomen im Diplonten. Auch bei *Drosophila* sind Mutanten mit einem überzähligen Chromosom gefunden worden. Man hat lange gezweifelt, ob die veränderte Chromosomenzahl wirklich die Ursache der veränderten Eigenschaften der Mutanten sei, oder ob die veränderte Chromosomenzahl auch nur eine Äußerung, auch nur eine Folge der idioplasmatisch vielleicht ganz anders bedingten Mutation sei. Vielleicht sind beide Anschauungen richtig, d. h. in dem einen Falle gilt die eine, im anderen Falle die andere Deutung.

Jedenfalls ist es mehrfach gelungen, künstlich Sippen zu machen, die mehr Chromosomen haben als die Stammrasse. Dabei hat sich gezeigt, daß durch eine Verdoppelung der Chromosomenzahl stets auch eine Änderung in den Eigenschaften des ganzen Organismus bedingt wird.

Einen Weg zur künstlichen Erzeugung von Sippen mit vervielfachter Chromosomenzahl haben für die Laubmoose El. und Em. Marchal gezeigt. Bei den Laubmoosen entsteht, wie wir früher schon besprochen haben (S. 162 Fig. 55), aus der Spore ein (haploider) Vorkeim (Protonema) und daraus unmittelbar durch Sprossung die (ebenfalls haploide) Moospflanze. Die Moospflanze trägt die Sexualorgane (Archegonien und Antheridien), in diesen entstehen die Eizellen und Spermatozoiden. Aus der befruchteten Eizelle entsteht das als „Moosfrucht" oder „Sporogon" bezeichnete Gebilde, das in Wirklichkeit der Moos-Diplont ist, der hier gewissermaßen als ein Parasit im Moos-Haplonten wächst. Wenn man nun junge Moos-Diplonten in Stücke schneidet, so regenerieren sie sehr leicht, es gehen aus dem Wundkallus zunächst ein Protonema und aus diesem dann Moospflanzen hervor. Während aber sonst das Protonema und die Moospflanzen haploid sind, haben das so künstlich aus dem diploiden Sporogon erzeugte Protonema und die daraus sprossenden Moospflanzen die diploide Chromosomenzahl. Ebenso haben auch die auf diesen diploiden Moospflanzen entstehenden Geschlechtszellen die diploide Chromosomenzahl, und aus deren Vereinigung entsteht ein tetraploides Sporogon. In diesem findet bei der Sporenbildung eine Reduktionsteilung statt, und man kann aus den so erhaltenen diploiden Sporen diese neue Moosrasse mit der verdoppelten Chromosomenzahl weiter ziehen und beliebig vermehren.

Diese Moosrassen mit der verdoppelten Chromosomenzahl sind deutlich von der Normalrasse verschieden, vor allem sind die ganzen Pflanzen größer, aber auch in der Form zeigt sich eine ganze Reihe von Unterschieden.

Einen andern Weg, Sippen mit vermehrter Chromosomenzahl auch bei Phanerogamen künstlich herzustellen, hat H. Winkler gezeigt. In tierischen sowohl wie in pflanzlichen Gewebezellen finden wir häufig Zellen mit überzähligen Chromosomen und auch mit vervielfachten Chromosomensätzen. Winkler konnte zeigen, daß Adventivsprosse aus dem Wundkallus von Tomaten *Solanum lycopersicum* und ebenso von Nachtschatten *Solanum nigrum* gelegentlich aus solchen Zellen entstehen können, er erhielt mehrfach, von Tomate sowohl wie von Nachtschatten, Sprosse und daraus ganze Pflanzen mit verdoppelter Chromosomenzahl. Der Nachtschatten hat für gewöhnlich haploid 36, diploid 72 Chromosomen, die neu erzeugte *„gigas"*-Sippe hat entsprechend 72 und 144.

Mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl geht eine Vergrößerung aller Zellen und damit auch aller Organe der ganzen Pflanze einher, ebenso aber auch eine Reihe von kleinen Änderungen in der Form. Die *gigas*-Nachtschatten sind — wenn auch viel schlechter als normale Sippen — fertil, und die Sämlinge[1]) — bei Bestäubung durch *gigas*-Pollen — sind alle wieder *gigas*-Pflanzen. Insofern verhält sich diese künstlich erzeugte *gigas*-Rasse ganz wie die spontanen *gigas*-Mutanten bei *Oenothera Lamarckiana* und anderen *Oenothera*-Arten.

Als eine **sechste Kategorie** von Mutationserscheinungen wollen wir vorläufig die Mutationen zusammenfassend besprechen, die bei nur

[1]) Ob die Embryonen auf einen wirklichen Sexualakt zurückzuführen sind, oder ob es sich um Pseudogamie handelt, an die man bei solchen tetraploiden Sippen immerhin denken muß, ist noch nicht festgestellt.

ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Bakterien und Pilzen gefunden worden sind.

Sehr lehrreiche Versuche mit einem Fadenpilz *(Aspergillus niger)* hat z. B. Frl. E. SCHIEMANN ausgeführt, es gelang hier, durch Einwirkung von sehr hohen Temperaturen und von Giftlösungen auf reine, von einer Ausgangszelle stammende Kulturen das Auftreten von weiterhin konstant bleibenden, deutlich von der Ausgangsrasse verschiedenen Rassen zu erzielen.

Versuche mit Bakterien, *Bacillus prodigiosus* u. a., die z. B. WOLF ausgeführt hat, haben ergeben, daß es hier ebenfalls möglich ist, durch verschiedene Außeneinwirkungen, Behandlung der Kultur mit schwachen Giftlösungen usw., Mutationen auszulösen.

Bei allen Versuchen mit Bakterien und vielleicht auch bei dem sich nur ungeschlechtlich fortpflanzenden *Aspergillus niger* muß freilich mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß diese „Mutationen" ganz oder teilweise keine Mutationen in unserem Sinne, sondern „induzierte Modifikationen" sind (S. 57).

Um induzierte Modifikationen handelt es sich sehr wahrscheinlich bei der großen Mehrzahl der als „Mutationen" bei den Bakterien beschriebenen Erscheinungen, so, um nur ein Beispiel herauszugreifen, bei den Mutationen des *Bacterium coli mutabile*, das in den letzten Jahren so viel genannt worden ist. Es ist wohl gut, zunächst die Tatsachen mitzuteilen: Es gibt Rassen von *Bact. coli*, die nicht befähigt sind, Milchzucker durch Laktaseproduktion zu vergären, aber wenn man diese Rassen — auch einzelne Klone, d. Einzell-Kulturen — auf Milchzucker-haltigen Nährböden zieht, bekommen sie nach kurzer Zeit die Fähigkeit, Laktase zu bilden und Milchzucker zu vergären. Man kann, wie NEISSER und MASSINI, R. MÜLLER, BURK, BAERTHLEIN u. a. gezeigt haben, das Auftreten der Laktase bildenden Individuen leicht demonstrieren, wenn man eine Kultur des *Bact. coli mutabile* auf einem neutralen Nähragar zieht, der Fuchsin und Milchzucker enthält („Endo-Agar"). Bakterienkolonien, die Laktase erzeugen und deshalb aus Milchzucker Milchsäure bilden, färben den Agar in ihrer Nähe rot. Überträgt man *Bact. coli mutabile* frisch auf Endo-Agar (am besten durch Impfen in den noch flüssigen Nährboden, so daß isolierte Kolonien entstehen), so sind die Kolonien zunächst alle weiß (keine Laktasebildung), später treten in den Kolonien einzelne Individuen und davon abstammende Sekundärkolonien („Knöpfe") auf, welche Laktase bilden und den Agar rot färben. Isolierte Individuen aus solchen roten „Knöpfen" behalten die Fähigkeit zur Laktasebildung bei, diese bilden auf Endo-Agar nur rote Kolonien. Die Fähigkeit, Laktase zu bilden, wird aber weiterhin nicht konstant vererbt, es treten in den Laktase bildenden Stämmen

immer einzelne Individuen und daraus hervorgehende Kolonien auf, welche keine Laktase bilden, und wenn man einen Laktase bildenden Stamm auf karbolhaltigen Nährböden zieht, verlieren alle Zellen sehr rasch die Fähigkeit zur Laktasebildung.

Analoge Veränderungen sind in den letzten Jahren in großer Zahl für Bakterien beschrieben worden.

Ebenso wie in unserem Beispiele das Auftreten und Wiederverschwinden der Laktasebildung beobachtet worden war, traten in andern Fällen andere neue für längere Zeit bestehende Eigenschaften bei Bakterien auf. So bekam ein Stamm von Paratyphus-Bakterien, der auf Malachitgrün-haltigem Nährboden kultiviert war, die Fähigkeit zur Rohrzucker-Vergärung.

Aus der Harnblase eines Diabetikers, der an Pneumaturie (Gärung des zuckerhaltigen Harnes in der Harnblase) litt, war ein Bakterienstamm isoliert, der Zucker vergärte, später hörte die Pneumaturie auf, und die Untersuchung des Urins ergab zwar noch immer Bakterien in der Harnblase, die mit den früher isolierten übereinstimmten, aber keinen Zucker vergärten. Aus diesen nicht gärungsfähigen Bakterien entstanden dann aber später in Reinkulturen ganz analog wie aus *Bact. coli mutabile* wieder gärungsfähige Stämme und auch in der Blase des betreffenden Patienten schien sich ein analoger Prozeß abgespielt zu haben, die Pneumaturie trat später wieder auf.

So wie in diesen Beispielen die Gärfähigkeit, so war in anderen Fällen die Resistenz gegen Antitoxine veränderlich, und es spielen zweifellos diese induzierten Modifikationen, Dauermodifikationen, oder wie man diese Dinge sonst heißen will, eine große Rolle in der Lehre von den bakteriellen Infektionskrankheiten. Eine genauere Untersuchung aller dieser Bakterienmutationen ist von großem theoretischen und praktischen Interesse, nur muß man sich hüten, diese Vorgänge mit den sonst als Mutationen bei den höheren Organismen bezeichneten Erscheinungen zu identifizieren oder gar Schlüsse von dem einen auf das andere zu ziehen, etwa daraus, daß diese „Dauermodifikationen" leicht künstlich auslösbar sind, das gleiche generell von den „Mutationen" auszusagen.

Über die Mutationen der **siebenten Kategorie** können wir uns sehr kurz fassen.

Es ist zunächst durch die Versuche von O., G. und P. HERTWIG festgestellt, daß es möglich ist, Keimzellen, z. B. Spermatozoiden des Frosches durch Giftlösungen gerade eben soweit zu schädigen, daß sie noch imstande sind, die Befruchtung zu vollziehen, aber dann keine normalen, sondern verbildete großenteils früh absterbende Embryonen

ergeben. Ob auf diesem Wege aber weiterhin erbliche Mißbildungen erzielt werden können, ist noch nicht entschieden. Etwas weiter sind in dieser Hinsicht Versuche gediehen, die STOCKARD über den Einfluß von Alkoholvergiftung auf die Nachkommenschaft von Meerschweinchen angestellt hat.

STOCKARD ließ seine Meerschweinchen regelmäßig Alkoholdämpfe einatmen und erzielte so sehr hochgradige chronische Alkoholvergiftungen. Die mit Alkohol vergifteten Meerschweinchen haben eine stark geschwächte Fortpflanzungsfähigkeit, von 41 Paarungen zwischen schwer alkoholischen Tieren gaben 20 einen frühen Abort, 4 gaben nur totgeborene Junge, und die übrigen gaben zusammen noch weitere 8 totgeborene und 12 bald nach der Geburt gestorbene Junge, nur 14 lebende Junge waren das Ergebnis der 41 Paarungen, während zum Vergleich vorgenommene 90 Paarungen gesunder Tiere insgesamt 99 lebende Junge ergeben hatten. Die Nachkommen der alkoholisierten Tiere waren teilweise schwächlich und verbildet. Diese „zweite Generation" wurde nun nicht weiter mit Alkohol behandelt. Trotzdem ergaben 95 Paarungen von Tieren dieser zweiten Generation untereinander wiederum sehr viele Aborte und totgeborene Junge und im ganzen nur 52 überlebende Junge, die wieder großenteils stark pathologisch waren, d. h. allerhand Mißbildungen aufwiesen. Auch noch in der nächsten Generation ist die Wirkung der Alkoholvergiftung der Urgroßeltern deutlich nachweisbar. Es muß also durch den 'Alkohol doch wohl das Idioplasma irgendwie dauernd geschädigt worden sein, und diese Schädigung äußert sich darin, daß die Lebensfähigkeit der Sippe herabgesetzt ist und daß eine große Neigung zur Ausbildung der allerverschiedenartigsten Mißbildungen besteht.

Ob man derartige Idioplasmastörungen zweckmäßig als „Mutationen" bezeichnet, mag dahingestellt bleiben, mit den sonst als Mutationen bezeichneten Vorgängen haben sie nur wenig gemeinsam.

Daß diese Versuche von sehr großer praktischer Wichtigkeit für die menschliche Pathologie und für die Rassenhygiene sind, brauche ich wohl nicht erst im einzelnen zu zeigen.

Vorlesung XV

Die Wirkung der verschiedenen Kategorien der Variation auf die Beschaffenheit einer gegebenen „Population". — Die Wirkung von Auslesevorgängen.

Wir haben bis jetzt dreierlei grundsätzlich verschiedene Ursachen dafür kennen gelernt, daß die Vererbung keine vollkommene ist, sondern daß die Nachkommen sowohl untereinander als von den Eltern verschieden sind, d. h. „variieren". Es ist vielleicht zweckmäßig, wenn wir diese drei Hauptkategorien der Variation noch einmal einander gegenüber stellen. Wir hatten unterschieden:

1. Die Modifikationen (Vorlesung I—IV)

Die endgültige Ausgestaltung eines Organismus, seine äußerlich sichtbaren Merkmale, hängen sehr stark ab von den Außeneinflüssen, welche auf die Organismen einwirken, dafür haben wir zahlreiche Belege kennen gelernt. Wir haben gesehen, daß einfach dadurch, daß die einzelnen Geschwister nicht unter den gleichen Konstellationen von Außenbedingungen aufwachsen, schon mehr oder weniger große Unterschiede bewirkt werden. Daß dieses „Verschiedensein durch ungleiche Modifizierung" sehr oft eigenartige Gesetzmäßigkeiten erkennen läßt, haben wir eingehend besprochen: Extrem in der einen Richtung modifizierte Individuen sind sehr selten und ebenso extrem in der anderen Richtung modifizierte, aber die ungefähr eine Mittelstellung einnehmenden Individuen sind besonders häufig, und je weniger extrem eine Modifikation ist, desto häufiger kommt sie vor, und zwar steigt die Häufigkeit in einer Kurve, die mit der Zufallskurve mehr oder weniger übereinstimmt. Alle diese Modifikationen sind nicht erblich, vererbt wird nur die für eine Sippe charakteristische Modifizierbarkeit.

2. Die Variationen durch Neukombination (Kombinationen) (Vorlesung V—XIII)

Bei allogam sich fortpflanzenden Organismen kommt zu der eben genannten Ursache von Verschiedenheiten in der Nachkommenschaft eines Elternpaares nun noch eine zweite Ursache hinzu. Hier findet bei jeder Paarung eine mehr oder weniger komplizierte Neukombination von mendelnden Faktoren statt.

Fast jedes Individuum einer solchen Sippe ist in einer großen Zahl von Faktoren heterozygotisch. Das hat natürlich zur Folge, daß

die einzelnen Geschwister, die aus einer Paarung hervorgehen, sehr verschiedene Erbformeln und dementsprechend ein ganz verschiedenes Aussehen, ganz verschiedene Eigenschaften haben. Mit jeder geschlechtlichen Fortpflanzung ist hier ein ständiges kaleidoskopartiges Entstehen und Vergehen von Kombinationen der vorhandenen Grundunterschiede verbunden. Da meist eine „Eigenschaft“ von sehr zahlreichen Erbfaktoren beeinflußt wird, die sich ganz zufällig kombinieren, spiegelt auch sehr oft diese Kategorie von Variationen diese Zufallskurve wider. (Vorlesung VIII S. 145.)

3. Die Mutationen

Unter Mutation verstehen wir eine Veränderung des Idioplasmas, die nicht auf einer einfachen Bastardspaltung beruht, nicht bloß eine neue Kombination schon bestehender Grundunterschiede darstellt.

In Form eines Schemas können wir also diese 3 Kategorien etwa folgendermaßen zur Darstellung bringen:

„Modifikationen“	**nicht erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe, verursacht dadurch, daß allerhand Außeneinwirkungen, Licht, Wärme, Ernährung usw. die einzelnen Individuen ungleich beeinflussen. Spiegeln häufig die Zufallskurve wider.
„Kombinationen“	**erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe und auch zwischen den Nachkommen eines Elternpaares, verursacht durch Bastardspaltung und Neukombination der Erbeinheiten. Spiegeln häufig die Zufallskurve wider.
„Mutationen“	**erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Eltern und ihren Nachkommen — auch den vegetativ entstandenen — welche nicht auf Bastardspaltung beruhen, sondern welche andere Ursachen haben.

Diese drei Kategorien sind dem bloßen Aussehen nach nicht zu erkennen und zu unterscheiden. Worauf das „Variieren“ irgend eines abweichenden Individuums beruht, ist meistens nur durch sorgfältige Vererbungsversuche feststellbar. Nimmt man nur solche Versuche als Kriterium für die Unterscheidung, dann ist die Trennung der drei Kategorien fast immer sicher durchführbar.

Es ist nun die Frage, wie wirken diese drei Kategorien des Variierens auf die Beschaffenheit einer Population von Organismen ein?

Für die Modifikationen können wir uns ganz kurz fassen, wir hatten schon in den Vorlesungen III und IV gehört, daß die Modifikationen nicht erblich sind, daß durch sie eine dauernde, oder sich steigernde Änderung einer Rasse nicht erreicht wird. Trotzdem ist unter Umständen die Einwirkung äußerer Faktoren auf die Beschaffenheit einer Rasse sehr groß. Zwei erblich nicht verschiedene Sippen irgend einer Pflanzenart, deren eine im Tiefland, deren andere im Gebirge lebt, werden häufig ein so verschiedenes Aussehen haben, daß man sie für ganz verschiedene Arten halten könnte. Oder ein und dasselbe Volk wird, je nach dem Kulturzustand, in dem es lebt, körperlich und geistig sehr verschieden beschaffen sein können.

Dagegen haben wir für die anderen beiden Kategorien der Variation diese Fragen noch nicht berührt.

Die Hauptfrage lautet zunächst für die Variation durch Bastardierung etwa so:

Was wird aus einem Bestand von Bastarden, den wir sich selbst zur Vermehrung überlassen? Die Antwort ist sehr einfach, wenn es sich um eine normalerweise autogame Spezies handelt, Gerste z. B. oder Bohnen. Es werden dann nach wenigen Generationen die heterozygotischen Individuen prozentualiter sehr stark zurücktreten gegenüber den homozygotischen. Das rührt daher, daß die einmal abgespaltenen homozygotischen Individuen weiterhin konstant bleiben, während die Heterozygoten immer wieder aufspalten.

Nehmen wir einmal an, wir hätten einen in einem Faktor mendelnden Bohnenbastard zwischen einer schwarz- und einer weißsamigen Rasse. Wir wollen ferner die Annahme machen, daß jede Bohne in einer Generation 40 Nachkommen hätte. Die Zusammensetzung der verschiedenen Bastardgenerationen ist dann folgende:

	homozygotisch schwarz	homozygotisch weiß	Bastarde
F_1	—	—	**1** = 100%
F_2	**10**	**10**	**20** = 50%
F_3	400 + 200 = **600**	400 + 200 = **600**	**400** = 25%
F_4	24000 + 4000 = **28000**	24000 + 4000 = **28000**	**8000** = 12,5%

Prozentualiter treten also die Heterozygoten gegenüber den Homozygoten schon nach wenigen Generationen stark zurück. Dasselbe gilt,

wie ich im einzelnen wohl nicht zu demonstrieren brauche, für kompliziertere Heterozygoten. Nach einer längeren Reihe von Generationen werden relativ nur sehr wenige Heterozygoten mehr übrig sein.

Nicht so leicht ist die Frage für die allogamen Organismen zu beantworten. Wir wollen die Frage an der Hand eines Beispiels besprechen. Wir wollen ein weißes Kaninchen aus einer homozygotischen Sippe kreuzen mit einem schwarzen Kaninchen aus einer konstanten schwarzen Sippe. Die beiden Rassen sollen sich nur in einem mendelnden Faktor unterscheiden. Die eine Rasse soll sein **AABBCCDDEEFFgg** . . .[1]) usw., also schwarz, die andere Rasse soll sein **aaBBCCDDEEFFgg** . . . usw., also weiß. Da die beiden Rassen nur in der Erbeinheit **A** verschieden sind, wollen wir weiterhin die schwarze Rasse einfach **AA**, die weiße **aa** heißen. Die aus dieser Kreuzung entstehenden Bastarde haben dann die Formel **Aa**, und wenn man sie sich miteinander paaren läßt, bekommt man eine F_2-Generation, die zu $^3/_4$ aus schwarzen und zu $^1/_4$ aus weißen Tieren besteht.

Wir wollen nun eine Anzahl solcher F_1-Tiere, d. h. lauter schwarze aber heterozygotische **Aa**-Kaninchen in einen großen Käfig stecken und sich spontan unter möglichst günstigen Bedingungen vermehren lassen bei ganz unbeschränkter Paarung, und das soll eine Reihe von Generationen so weitergehen, wir wollen also auf diese Weise ein großes Volk von Kaninchen heranziehen. Die Frage ist nun, wie wird ein solches Kaninchenvolk zusammengesetzt sein?

Die Antwort lautet: Es werden immer ziemlich genau $^1/_4$ aller Tiere weiß und $^3/_4$ schwarz sein. Warum dies der Fall sein wird, ist leicht zu zeigen. Wir wollen einmal annehmen, wir hätten nur ein weibliches und ein männliches solches F_1-Tier in den Käfig gesteckt. Die von diesen beiden erzeugte Nachkommenschaft, also die F_2-Generation, wird dann aus $^3/_4$ schwarzen und $^1/_4$ weißen Kaninchen bestehen. Nehmen wir etwa an, diese Generation bestehe aus 8 Tieren und zwar aus:

1 homozygotischen	schwarzen	Männchen	**AA**,	weiterhin als Männchen I
2 heterozygotischen	„	„	**Aa**,	„ „ „ II u. III
1 homozygotischen	weißen	„	**aa**,	„ „ „ IV
1	„	schwarzen Weibchen	**AA**,	„ „ Weibchen α
2 heterozygotischen	„	„	**Aa**,	„ „ „ β u. γ
1 homozygotischen	weißen	„	**aa**,	„ „ „ δ

Zwischen diesen Tieren sind 16 verschiedene Paarungen möglich und gleich wahrscheinlich, können daher als gleich oft vorkommend in Rechnung gestellt werden, nämlich:

[1]) Wegen der Formeln vgl. S. 116.

Weibchen	α ×	Männchen	I	wird ergeben	$^1/_4$ n[1])	**AA**-Tiere
„	α ×	„	II	„ „	$^2/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere
„	α ×	„	III	„ „	$^2/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere
„	α ×	„	IV	„ „	$^4/_4$ n	**Aa**-Tiere
„	β ×	„	I	„ „	$^2/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere
„	β ×	„	II	„ „	$^1/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-, $^1/_4$ n **aa**-Tiere
„	β ×	„	III	„ „	$^1/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-, $^2/_4$ n **aa**-Tiere
„	β ×	„	IV	„ „	$^2/_4$ n	**Aa**-, $^2/_4$ n **aa**-Tiere
„	γ ×	„	I	„ „	$^2/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere
„	γ ×	„	II	„ „	$^1/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-, $^1/_4$ n **aa**-Tiere
„	γ ×	„	III	„ „	$^1/_4$ n	**AA**-, $^2/_4$ n **Aa**-, $^1/_4$ n **aa**-Tiere
„	γ ×	„	IV	„ „	$^2/_4$ n	**Aa**-, $^2/_4$ n **aa**-Tiere
„	δ ×	„	I	„ „	$^4/_4$ n	**Aa**-Tiere
„	δ ×	„	II	„ „	$^2/_4$ n	**Aa**-, $^2/_4$ n **aa**-Tiere
„	δ ×	„	III	„ „	$^2/_4$ n	**Aa**-, $^2/_4$ n **aa**-Tiere
„	δ ×	„	IV	„ „	$^4/_4$ n	**aa**-Tiere
Sa.					$^{16}/_4$ n	**AA**, $^{32}/_4$ n **Aa**, $^{16}/_4$ n **aa**-Tiere
d. h.					**4**n	**AA** : **8**n **Aa** : **4**n **aa**-Tiere

Die Ergebnisse aller dieser 16 einzelnen möglichen, in gleicher Häufigkeit zu erwartenden Paarungen sind in dieser Tabelle gleich mit angegeben. Es ist ferner in der Tabelle ausgerechnet, was in Summa alle 16 möglichen Paarungen ergeben müssen, und das Resultat ist, daß die Nachkommenschaft eines solchen durch freie Paarung sich vermehrenden F_2-Generation von 1 Teil **AA**-, 2 Teilen **Aa**-, und 1 Teil **aa**-Kaninchen wieder ebenfalls aus 1 Teil **AA**- : 2 Teilen **Aa**- : 1 Teil **aa**-Kaninchen bestehen wird, d. h. eine auf diese Weise entstandene F_3-Generation wird genau die gleiche prozentuale Zusammensetzung zeigen, wie die F_2-Generation. Das gleiche gilt auch für die nächsten Generationen und gilt auch, wenn sich nicht bloß die Tiere einer Generation untereinander paaren, sondern auch, wenn die Individuen der verschiedenen Generationen sich paaren, was ja tatsächlich in einem solchen Versuche der Fall sein wird. Die gleiche Berechnung läßt sich auch anstellen, wenn die F_1-Bastarde sich in mehreren Merkmalen unterscheiden, und komplizierter, etwa nach 9 : 3 : 3 : 1 oder 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 aufspalten; auch dann werden die folgenden Generationen, die bei einer analogen Versuchsanordnung erzeugt werden, immer ungefähr die gleiche Zusammensetzung zeigen wie die F_2-Generation. Also wenn bei einem allogamen Organismus eine Population aus einer sich panmiktisch vermehrenden F_2-Generation nach einer Kreuzung hervorgeht, dann wird

[1]) n = Durchschnittszahl der Jungen, die aus einer Paarung hervorgehen.

diese Population immer die Zusammensetzung zeigen, welche die ursprüngliche F_2-Generation schon aufwies.

Der Fall, daß eine ganze Population — etwa die sämtlichen Kaninchen einer Insel — nur von einer einzigen einheitlichen F_1-Generation abstammt, wird nun freilich in der Natur selten vorkommen, aber dieses Gesetz gilt auch noch viel weiter.

Wir können z. B. den eben beschriebenen Versuch etwas ändern, und wir wollen einmal als Anfangstiere in den großen Vermehrungskäfig, als Stammtiere für das neue Kaninchenvolk, folgende Tiere nehmen: 2 homozygotisch schwarze **AA**-Männchen (I. u. II genannt), 2 homozygotisch schwarze **AA**-Weibchen (α u. β genannt), 1 heterozygotisches schwarzes **Aa**-Männchen (III genannt) und 1 heterozygotisches schwarzes **Aa**-Weibchen (γ genannt). Wenn wir diese 6 Tiere sich beliebig oft ganz panmiktisch paaren lassen, dann bekommen wir eine nächste Generation, die aus homozygotisch schwarzen, heterozygotisch schwarzen und weißen Tieren besteht im Verhältnis 25 : 10 : 1.

Die Berechnung gibt die folgende Tabelle:

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben
$^4/_4$n schwarze **AA**-Tiere.
Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben
$^4/_4$n schwarze **AA**-Tiere.
Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben
$^2/_4$n schwarze **AA**, $^2/_4$n schwarze **Aa**-Tiere.
Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben
$^4/_4$n schwarze **AA**-Tiere.
Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben
$^4/_4$n schwarze **AA**-Tiere.
Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben
$^2/_4$n **AA**, $^2/_4$n **Aa**-Tiere.
Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben
$^2/_4$n **AA**, $^2/_4$n **Aa**-Tiere.
Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben
$^2/_4$n **AA**, $^2/_4$n **Aa**-Tiere.
Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben
$^1/_4$n **AA**, $^2/_4$n **Aa**, $^1/_4$n **aa**-Tiere.

Ergebnis **aller** möglichen Paarungen: Sa. $^{25}/_4$n **AA**, $^{10}/_4$n **Aa**, $^1/_4$n **aa**-Tiere.

Da alle Paarungen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, wird sich als Ergebnis einer sehr großen Anzahl derartiger Paarungen eine Population ergeben müssen, in der die Kategorien **AA**, **Aa** und **aa** im Verhältnis von **25 : 10 : 1** stehen.

[1]) n = Durchschnittszahl der Jungen.

Man kann die Berechnung noch etwas einfacher gestalten, wenn man unmittelbar die Wahrscheinlichkeit der verschiedenen möglichen Kombinationen von Sexualzellen berechnet.

Die Weibchen α und β produzieren nur Sexualzellen **A**. Das Weibchen γ 50% **A** und 50% **a**. Es werden daher sein $^5/_6$ aller von allen 3 Weibchen zusammen produzierten Sexualzellen **A** und $^1/_6$ **a**. Aus den gleichen Ursachen müssen sein $^5/_6$ der von allen 3 Männchen zusammen produzierten männlichen Sexualzellen **A** und $^1/_6$ **a**. Wir haben also 5 n Eier **A** und 1 n Eier **a**, ebenso 5 n Spermatozoen **A** und 1 n Spermatozoen **a**. Zwischen diesen 5 n Eiern **A** und 1 n Eiern **a** und den 5 n Spermatozoen **A** und 1 n Spermatozoen **a** sind 36 Kombinationen möglich und von diesen 36 Kombinationen sind:

$5 \times 5 = \mathbf{25}$ die Kombination **A** × **A**, ergeben daher **AA**-Tiere
$5 \times 2 = \mathbf{10}$ „ „ **A** × **a** „ „ **Aa**- „
$1 \times 1 = \mathbf{1}$ „ „ **a** × **a** „ „ **aa**- „

Wir kommen also auch auf diesem Wege zu dem Resultat, daß die nächste Generation aus **AA**-, **Aa**- und **aa**-Tieren im Verhältnis **25 : 10 : 1** bestehen muß.

Überlassen wir nun eine Population von dieser Zusammensetzung sich zur weiteren panmiktischen Vermehrung, so werden alle folgenden Generationen das gleiche Zahlenverhältnis zwischen den weißen (**aa**) und den beiden Sorten (**AA** und **Aa**) von schwarzen Tieren aufweisen müssen. Man kann so leicht für jedes beliebige Ausgangsmaterial berechnen, welche Zusammensetzung eine daraus hervorgehende Population haben wird, wenn man nur die genaue Erbformel der ursprünglichen Tiere kennt.

Voraussetzung ist dabei natürlich immer, daß keine neuen Kreuzungen mit Individuen anderer Herkunft, keine Zufuhren von fremdem Blut stattfinden, und daß die verschiedenen Kategorien gleich lebensfähig sind, daß also nicht ein Selektionsprozeß eingreift.

Eine ganz andere Zusammensetzung der Nachkommenschaft eines allogamen Bastardes finden wir, wenn keine freie panmiktische Fortpflanzung stattfindet, sondern wenn jeweils nur Geschwister gepaart werden. Es nimmt auch in diesem Falle, worauf zuerst R. PEARL hingewiesen hat, die relative Häufigkeit der Homozygoten zu, nach einer längeren Reihe von Generationen wird eine durch Geschwisterpaarung erzeugte Nachkommenschaft einer oder mehrerer ursprünglicher Bastardpärchen fast ausschließlich aus homozygotischen Individuen bestehen, die Heterozygoten nehmen relativ ab.

Das ist besonders für manche tierzüchterische Fragen und auch für das Problem der „Inzuchts"-Erscheinungen so wichtig, daß es sich wohl lohnt, kurz auf die Ableitung einzugehen.

Wir gehen aus von einem Paar heterozygotischer Tiere, die wir als ♂ **Aa** und als ♀ **Aa** bezeichnen wollen. Wir machen ferner die Annahme, daß jede Paarung 8 Nachkommen ergebe, 4 ♂ und 4 ♀.

Die **F_2-Generation** besteht dann aus:

1 AA ♂ 2 Aa ♂ 1 aa ♂
1 AA ♀ 2 Aa ♀ 1 aa ♀

d. h. aus 50% Homozygoten und 50% Heterozygoten.

Zwischen den 4 Weibchen und 4 Männchen sind folgende (Tab. XIX) 16 Paarungen möglich und werden (8 Nachkommen pro Paarung angenommen) ergeben müssen:

Tabelle XIX

Mögliche Paarungen	Deren Ergebnis			Weiterhin bezeichnet als Familie
	AA	Aa	aa	
AA × AA	8			1
AA × Aa	4	4		2
AA × aA	4	4		3
AA × aa		8		4
Aa × AA	4	4		5
Aa × Aa	2	4	2	6
Aa × aA	2	4	2	7
Aa × aa		4	4	8
aA × AA	4	4		9
aA × Aa	2	4	2	10
aA × aA	2	4	2	11
aA × aa		4	4	12
aa × AA		8		13
aa × Aa		4	4	14
aa × aA		4	4	15
aa × aa			8	16
Sa.	32	64	32	

D. h. auch in der so erzielten **F_3-Generation** ist das Verhältnis der Homozygoten zu den Heterozygoten noch 1 : 1.

Tabelle XX

Familie	Familien der 3. Generation und ihre Zusammensetzung			Ergeben bei freier Geschwisterpaarung eine F_4-Generation		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
1	8			128		
2	4	4		72	48	8
3	4	4		72	48	8
4		8		32	64	32
5	4	4		72	48	8
6	2	4	2	32	64	32
7	2	4	2	32	64	32
8		4	4	8	48	72
9	4	4		72	48	8
10	2	4	2	32	64	32
11	2	4	2	32	64	32
12		4	4	8	48	72
13		8		32	64	32
14		4	4	8	48	72
15		4	4	8	48	72
16			8			128
			Sa.	**640**	**768**	**640**

Dieses Verhältnis verschiebt sich nun aber von der nächsten, der F_4-Generation an. Wir wollen — um das noch einmal zu betonen — diese Generation erzeugen durch Geschwisterpaarung. Von den **16** „Familien", aus denen die F_3-Generation besteht, muß also jede in sich weiter gezogen werden. Die Zusammensetzung der 16 Familien und die Zusammensetzung der F_4-Generation jeder einzelnen Familie (16 Paarungen pro Familie und 8 Nachkommen pro Paarung wieder vorausgesetzt) ist in vorstehender Tabelle mitgeteilt.

Weshalb die einzelnen Familien gerade die in den drei rechten Spalten der Tabelle angegebene Nachkommenschaft haben müssen, ergibt sich auf Grund der S. 314 beschriebenen Rechnungsweise.

Es ist also in der durch Geschwisterpaarung erzielten F_4-Generation das Verhältnis der Homozygoten zu den Heterozygoten schon 1280 : 768, d. h. von der auf diese Weise erzielten Population sind schon 62,5% Homozygoten. Führt man die Berechnung in analoger Weise fort, so ergeben sich für die F_5-Generation 68,75% Homozygoten, für die F_6-Generation 75% und für die F_{10}-Generation schon 89,26%. Konsequente Geschwisterpaarung führt also — auch bei Ausschluß jeder Selektionswirkung — zu einer relativen Verminderung der Zahl der Heterozygoten. Zu dem gleichen Ergebnis führt, wenn auch langsamer, jede dauernde Verwandtschaftszucht.

Wesentlich anders liegen die Dinge, wenn irgend ein Auslese-prozeß eingreift d. h. wenn z. B. bestimmte Kombinationen nicht zur Fortpflanzung gelangen, oder sonst irgendwie ausgemerzt werden. Diese Frage der Selektionswirkung auf eine mendelnde Population ist für das große Problem der Evolution, der Entstehung und Entwicklung der Lebewesen von so großer Wichtigkeit, daß wir sie hier ausscheiden müssen.

Wirkt eine Auslese auf eine nur in wenigen Erbfaktoren heterozygotische mendelnde Population ein, so ist ihre Wirkung sehr ausgesprochen und leicht zu berechnen. Das sei zunächst an einem Beispiel gezeigt. Wir wollen annehmen, wir hätten auf irgend einem räumlich isolierten Gebiete, etwa einer Insel, eine Population von Kaninchen, die aus verschiedenfarbigen Individuen besteht, etwa aus braunen und gelben[1]). Setzt in einer solchen Population ein Auslese-prozeß ein, der z. B. die gelben Tiere begünstigt, etwa weil diese die beste Schutzfärbung hätten, dann wird der Ausleseprozeß ziemlich rasch dahin führen, daß nur noch gelbe Kaninchen übrig bleiben, weil **alle** gelben Tiere homozygotisch sind und nur gelbe Nachkommen erzeugen. Werden alle dunkelgefärbten Tiere ausgemerzt, dann bleibt bald nur ein Bestand von homozygotisch gelben Tieren übrig.

Wesentlich anders wird der Verlauf des Selektionsprozesses sein, wenn nicht die hellsten sondern die dunkelsten Kaninchen einer solchen Population am besten angepaßt sind, wenn also die hellen Tiere durch natürliche Auslese ausgemerzt werden. Hier wird die Selektion nur sehr langsam wirken und nicht zu einer konstanten homozygotischen braunen Rasse führen. Die Ursache davon ist die, daß, wenn auch alle gelben Tiere ausgemerzt werden, die hetero-

[1]) Der Unterschied zwischen braun und gelb beruht auf einem Erbfaktor (vgl. Vorlesung VII S. 116), braun dominiert über gelb.

zygotisch braunen Tiere, die in ihrer Nachkommenschaft wieder gelbe Tiere geben, nicht eliminiert werden. Durch ein viele Generationen hindurch wirkendes Ausmerzen aller hellen Tiere wird zwar bald bewirkt, daß die übergroße Mehrzahl aller übrigbleibenden Tiere dunkelgefärbt ist, aber weiter, d. h. bis zu einer völligen Reinzucht einer ausschließlich aus homozygotisch dunklen Tieren bestehenden Rasse wird es wohl nie kommen. Das liegt daran, daß, wenn nur noch sehr wenige Heterozygoten unter sehr vielen homozygotisch dunklen Tieren sich befinden, es nur selten vorkommt, daß zwei Tiere, die zufällig beide heterozygotisch sind, sich paaren, und daher jetzt sehr selten helle Tiere entstehen, die weiterhin eliminiert werden. Meistens werden vielmehr die heterozygotischen sich mit homozygotisch dunklen Tieren paaren und eine nur aus dunklen Tieren bestehende Nachkommenschaft ergeben, die freilich zur Hälfte aus Heterozygoten besteht.

In diesem Falle wird also ein auch noch so scharfer Selektionsprozeß nur dazu führen, daß eine Population entsteht, die in der großen Mehrzahl aus homozygotischen braunen Tieren besteht, die aber noch einen gewissen Prozentsatz von heterozygotischen Tieren aufweist. Es werden auch nach einer viele Generationen lang wirksamen Selektion immer wieder ab und zu einige gelbe Tiere auftauchen, immer dann nämlich, wenn einmal zufällig zwei Heterozgoten sich paaren.

Sehr viel langsamer verläuft die Auslesewirkung, wenn es sich — wie in der Natur stets — um eine Population handelt, in der eine größere Zahl von Erbfaktoren heterozygotisch vorkommt. Wir wollen auch hier wieder ein schematisches Beispiel verwenden: Wir bringen auf eine Insel zwei weibliche blaue Angora-Kaninchen von der Formel **AAXXBBCCddggvv**[1]) und zwei glatthaarige wildfarbige Männchen von der Formel **AAXXBBCCDDGGVV**. Die F_1-Generation besteht dann aus —[2]) **DdGgVv**-Tieren, die alle glatthaarig und wildfarbig sind. Die F_2-Generation besteht aus den nachstehend aufgezählten verschiedenen Kategorien von Tieren mit der in ( ) beigefügten theoretischen Häufigkeit

— **DGV** wildfarbig glatt (27)
— **DGv** „ Angora (9)
— **DgV** schwarz glatt (9)
— **Dgv** „ Angora (3)
— **dGV** blauwildfarbig glatt (9)
— **dGv** „ Angora (3)
— **dgV** blau glatt (3)
— **dgv** „ Angora (1)

[1]) Vgl. wegen der Formel Vorlesung VII S. 116.

[2]) Der — soll weiterhin zur Vereinfachung der Formel für die uns hier nicht weiter interessierenden homozygotischen Faktoren AAXXBBCC verwendet werden.

Ohne Auslese wird sich das auf diese Weise entstandene Kaninchenvolk in dieser bunten Zusammensetzung und in der Häufigkeit der einzelnen Kategorien dauernd erhalten, wie wir vorhin gehört haben (S. 312). Nehmen wir nun aber einmal an, es würden bestimmte Kombinationen etwa alle blauwildfarbigen Angora-Tiere (d. h. alle Kombinationen mit den Formeln — **ddGGvv** und — **ddGgvv**) vor der Fortpflanzung dauernd ausgemerzt. Diese Auslese wird jetzt nur sehr langsam die Zusammensetzung des Kaninchenvolkes ändern. Auch wenn ganz ausnahmslos alle blauwildfarbigen Angora-Tiere vor der Fortpflanzung getötet werden, so werden trotzdem immer wieder Tiere dieser Kategorie in unserm Kaninchenvolk geboren werden, weil Tiere mit dieser Erbformel in einer solchen Zucht auch von ganz anders aussehenden Eltern erzeugt werden. Immerhin wird aber die Zahl der blauwildfarbigen Angora-Tiere in der nächsten Generation infolge der Auslese etwas kleiner sein als ohne Auslese. Diese nächste Generation enthält nun aber nicht bloß weniger blauwildfarbige Angora-Tiere, sondern auch in dem Häufigkeitsverhältnis aller andern Kategorien ist durch die Ausmerzung der einen Kategorie eine Veränderung erfolgt. Im einzelnen zeigt die nachstehende Tabelle XXI die Wirkung der Auslese.

Tabelle XXI

Ohne Selektion müßte die F_3-Generation die nachstehenden Kategorien aufweisen:	Im Verhältnis:	In % ausgedrückt	Die Ausmerzung aller blauwildfarbigen Angora-Tiere ergibt ein Verhältnis (auch in % ausgedrückt):	D. h. Zunahme oder Abnahme in %
wildfarbig glatt	27	42,18	44,44	+ 2,26
wildfarbig Angora	9	14,06	13,82	— 0,24
schwarz glatt	9	14,06	14,67	+ 0,61
schwarz Angora	3	4,69	4,46	— 0,23
blauwildfarbig glatt	9	14,06	13,82	— 0,24
blauwildfarbig Angora	3	4,69	3,19	— 1,50
blau glatt	3	4,69	4,46	— 0,23
blau Angora	1	1,56	1,12	— 0,44

Die Berechnung ist etwas umständlich und zeitraubend, ich gebe sie daher hier nicht wieder.

Es hat, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, nicht bloß die relative Häufigkeit der blauwildfarbigen Angora-Tiere abgenommen, sondern es haben sich auch im gegenseitigen Häufigkeitsverhältnis der übrigen Kategorien Verschiebungen ergeben.

Wird eine solche Ausmerzung einer Kategorie darch eine lange Reihe von Generationen hindurch vorgenommen, so wird schließlich die ausgemerzte Kategorie sehr selten werden und es wird auch die in der Tabelle XXI schon erkennbare Verschiebung in der Häufigkeit der einzelnen Kategorien langsam in der angedeuteten Richtung weiter gehen. Je nachdem, ob die ausgemerzte Kategorie mehr auf dominanten oder mehr auf rezessiven Faktoren beruht, wird die Wirkung der Auslese schneller oder langsamer sein.

Wird nicht bloß eine Kategorie sondern werden mehrere ausgemerzt, so kann sich die Wirkung dieser nebeneinander herlaufenden Auslesen steigern, es kann aber auch sich so treffen, daß zwei sich gleichzeitig abspielende Auslesen sich gerade gegenseitig aufheben. Es wird ferner die Wirkung von solchen Auslesevorgängen sehr stark kompliziert, wenn Faktorenkoppelung vorliegt. Der Verlauf und die schließliche Wirkung einer Auslese ist in jedem von diesen Fällen wieder anders.

Hier für alle diese möglichen Fälle die Berechnungen zu geben, würde viel zu weit führen. Es muß genügen, darauf hinzuweisen, daß Auslesevorgänge mendelnde Populationen sehr stark verändern und daß im einzelnen die Wirkung einer Auslese sehr verschieden sein kann.

Wie wirkt endlich die Mutation auf die Zusammensetzung einer Population?

Nehmen wir auch hier zunächst an, daß keine Auslese stattfindet. Eine einfache Überlegung ergibt da, daß, wenn eine im übrigen konstante Population in irgend einer Häufigkeit, sagen wir etwa zu $^1/_{1000}$, weiterhin konstante Mutanten erzeugt, daß dann, wenn die Mutanten die gleiche Vermehrungsfähigkeit wie die Ausgangssippe haben, nach einer längeren Reihe von Generationen die Population zum größten Teil aus Mutanten besteht. Also wenn beim Menschen unter 10000 Geburten immer ein Kind wäre, das durch Mutation eine erbliche Veranlagung zu Diabetes (Zuckerharnruhr) hätte, und wenn die Diabetiker genau die gleiche Erhaltungswahrscheinlichkeit und die gleiche Fortpflanzungsfähigkeit hätten wie normale Menschen, dann würde nach einer genügend langen Reihe von Generationen fast die ganze Menschheit aus Diabetikern bestehen, normale Menschen wären dann nur noch seltene Ausnahmen.

Wenn also nicht die Mutanten durch einen Auslesevorgang ausgemerzt werden, erfolgt, auch bei sehr geringer Mutationshäufigkeit, durch die Mutationen eine sehr deutliche Änderung in der erblichen Zusammensetzung einer jeden Population.

Vorlesung XVI

Wirkung der Inzucht — Sinn der Sexualität.

Mit der Fortpflanzung, der Erzeugung von Nachkommen, ist sehr häufig, aber nicht immer, irgendwie ein Sexualakt verbunden. Es gibt große Organismenklassen — die Bakterien und die blaugrünen Algen z. B. — ohne jede Sexualität, und es gibt auch in Klassen und Familien, die sonst im allgemeinen eine Sexualität aufweisen, einzelne Familien oder Gattungen ohne Sexualität, so, um nur ein Beispiel zu nennen, die Gattung *Caulerpa* unter den *Siphoneen* (Algen).

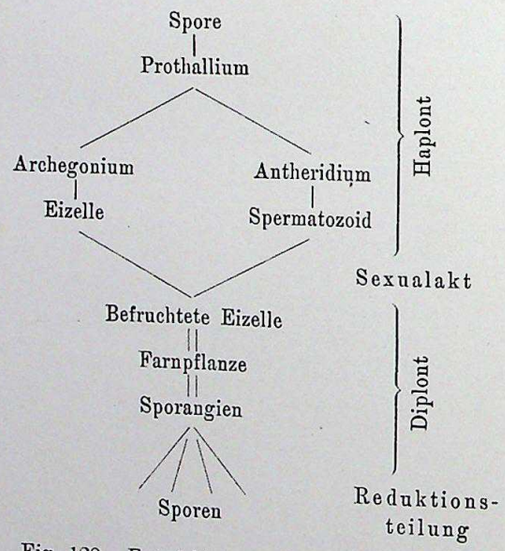


Fig. 128. Entwicklungskreis eines Farnkrautes.

Die Einschaltung eines Sexualaktes in den Entwicklungsgang ist also durchaus nichts Naturnotwendiges. Daß wir aber so weit verbreitet im Organismenreich Sexualität finden, legt die Frage nahe, was denn überhaupt der Sinn der Sexualität ist. Wir stehen heute dieser Frage noch ziemlich ratlos gegenüber.

Man hat aber verschiedentlich versucht, diese Frage auf dem Wege des Experiments zu lösen. Ein Angriffspunkt für Versuche ist dadurch gegeben, daß die beiden verschiedenen Vorgänge: Fortpflanzung (Propagation) und Sexualakt bei sehr vielen Organismen ganz unabhängig voneinander sind. So, wie bei den höheren Tieren, wo wir jede Fortpflanzung an einen Sexualakt gebunden finden, ist die Sachlage nur selten. Wie verwickelte Verhältnisse wir da im einzelnen oft finden, und wie weitgehend Sexualitäts- und Propagationsvorgänge voneinander unabhängig sind, sei an einigen Beispielen gezeigt.

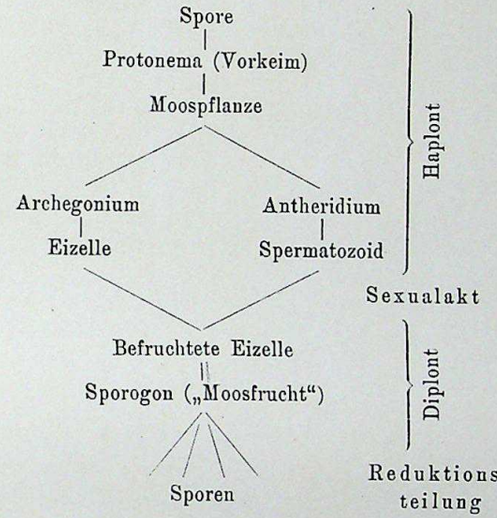


Fig. 129. Entwicklungskreis eines monözischen Mooses.

Wir haben schon früher gehört, daß man bei allen Organismen, die einen Sexualakt in ihrem Entwicklungsgang aufweisen, zwei Generationen unterscheiden kann, den Haplonten und den Diplonten. In Fig. 128 ist nochmal der schon früher einmal besprochene Entwicklungsgang eines Farnkrauts gezeigt, und in entsprechender Weise ist für einige andere Pflanzen und Tiere in den Fig. 129 bis 131 der Entwicklungsgang schematisch dargestellt. In diesen Enlwicklungsgang kann, wie ein Blick auf die Figuren zeigt, eine Propagation an sehr verschiedenen Stellen und vor allem auch an mehreren Stellen zugleich eingeschaltet sein.

Bei den Farnkräutern z. B. Fig. 128 dienen als Propagationsorgane im wesentlichen die Sporen, d. h. die ersten Zellen mit der haploiden Chromosomenzahl.

Bei den Moosen (Fig. 129) dienen ebenfalls die Sporen zur Propagation, aber außerdem finden wir noch, wenigstens bei vielen Moos-

arten, eine Propagation dadurch, daß auf dem Haplonten, der Moospflanze „Brutsporen" entstehen, die wieder neue Haplonten aus sich hervorgehen lassen.

Bei den Uredineen (Rostpilzen) Fig. 130 sind zunächst einmal wieder die ersten haploiden Zellen, die hier „Sporidien" genannt werden, Propagationsorgane. Als eine zweite Art von Propagationsorganen dienen hier außerdem auch die ersten diploiden[1]) Zellen, die Aecidiosporen. Die aus den Aecidiosporen entstehende „Uredogeneration" bildet in den Uredosporen eine dritte Art von Propagationszellen aus, die lange Reihen von Generationen hindurch immer wieder neue Uredogenerationen aus sich hervorgehen lassen können. Auf der Uredogeneration entstehen noch als eine vierte Art von Propagationszellen, die gleichzeitig als Dauerorgane dienen, die Teleutosporen. Wir haben hier also eine Propagation an vier Stellen des Entwicklungskreises.

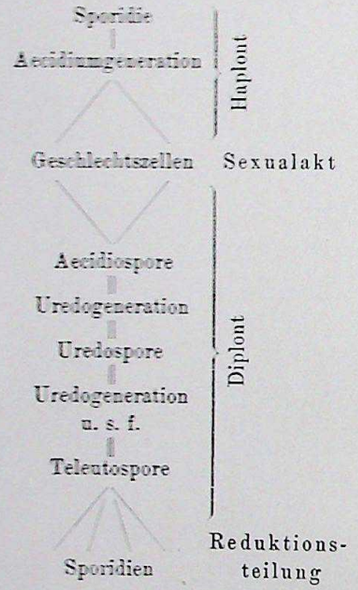


Fig. 130. Entwicklungskreis eines Rostpilzes (*Puccinia graminis* z. B.).

Bei der in Fig. 131 dargestellten Pflanzenlaus (Phylloxera) entstehen aus den befruchteten Eiern nur ungeflügelte Weibchen. Diese erzeugen in großer Zahl als reine Propagationsorgane Eier mit unreduzierter Chromosomenzahl, die sich parthenogenetisch zu geflügelten Weibchen entwickeln. Die so entstandenen geflügelten Weibchen sind zweierlei Art, die eine Art von Weibchen erzeugt — wiederum parthenogenetisch — winzig kleine Weibchen, die andere Art von Weibchen erzeugt nur winzig kleine Männchen. Diese Zwergweibchen erzeugen nur je ein Ei mit reduzierter Chromosomenzahl, die Zwergmännchen erzeugen Spermatozoiden und aus der Vereinigung dieser beiden Sexualzellen entstehen dann wieder die ungeflügelten Weibchen, mit denen wir die Besprechung des Kreislaufes begonnen haben. Also auch hier ist die Propagation völlig von dem Sexualakt getrennt, die Hauptpropagation besteht ja in der — parthenogenetischen — Erzeugung der geflügelten Weibchen.

[1]) Diploid sind die Aecidiosporen nur in sofern, als die beiderlei Kernanteile nebeneinander in der gleichen Zelle liegen, sich gleichzeitig „konjugiert" teilen usw. Die eigentliche Kernverschmelzung erfolgt bei den Uredineen erst sehr viel später, in der Teleutospore.

Die Trennung von Propagation und Sexualakt macht es häufig möglich, den Sexualakt aus dem Entwicklungskreis für beliebig lange Reihen von Generationen auszuschalten und auf diese Weise zu prüfen, welches die Bedeutung der Sexualität ist.

Man kann eine beliebig lange Reihe von Generationen hindurch ein Moos nur durch die Brutsporen des Haplonten weiterziehen, der Diplont wird dann gar nicht gebildet, oder man kann auch den Haplont ausschalten, z. B. wenn man eine Kartoffelsippe immer nur durch Knollen fortpflanzt.

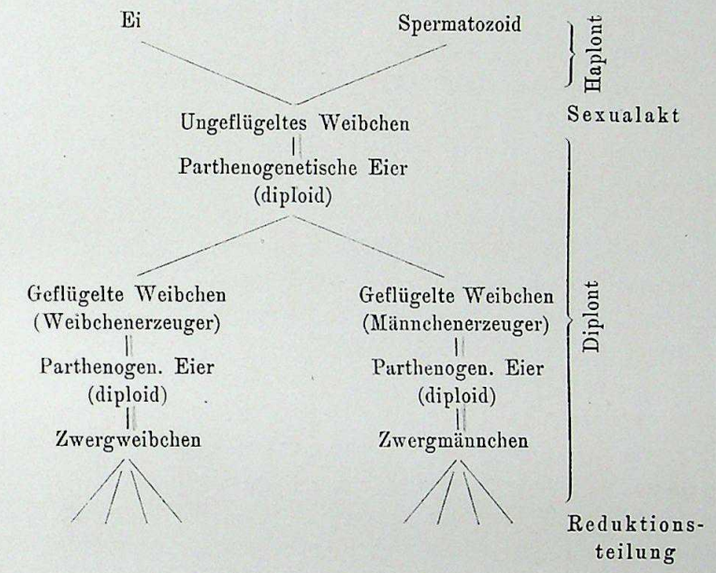


Fig. 131. Entwicklungskreis einer *Phylloxera*.

Jede Fortpflanzung unter Ausschluß des Sexualaktes bezeichnet man gewöhnlich als vegetative Fortpflanzung. Man muß aber immer im Auge behalten, daß vegetative Vermehrung eines Mooses etwas ganz anderes ist als vegetative Vermehrung einer Kartoffel. Das eine Mal ist der Diplont, das andere Mal der Haplont aus dem Entwicklungskreis ausgeschaltet.

Man hat nun vielfach die Frage aufgeworfen, ob eine solche künstliche Ausschaltung der Haplonten oder des Diplonten aus dem Entwicklungskreis, d. h. die Ausschaltung des Sexualaktes, auf die Dauer diejenigen Organismen irgend wie schädigt, bei denen normalerweise ein Sexualakt in den Entwicklungskreis fest eingefügt ist. Vor allem mit niederen Organismen ist hierüber sehr viel experimentiert worden. So hat man mit einer Reinkultur von *Paramaecium* durch bestimmte Versuchsanordnung erreicht, daß bis über 3000 Generationen hintereinander

die Vermehrung nur durch Teilung, aber ohne Sexualakt erfolgte (WOODRUFF, WOODRUFF and ERDMANN). Eine Schädigung war nicht nachweisbar.

Mit vielzelligen Organismen sind bisher kaum in dem nötigen Umfang Versuche angestellt worden. Es wird nur in der gärtnerischen Literatur vielfach behauptet, daß bei dauernder vegetativer Vermehrung der höheren — phanerogamen — Pflanzen eine „Degeneration" einträte. Vor allem für die Kartoffeln ist das behauptet worden und ebenso für unsere meist nur vegetativ vermehrten Obstarten. Wahrscheinlich treffen die Angaben nicht zu. Wenn eine Degeneration vorliegt, so ist sie nicht auf die vegetative Vermehrung als solche zurückzuführen, sondern darauf, daß bei vegetativer Vermehrung sehr viele Krankheiten, auch Stoffwechselkrankheiten, ferner aber auch unliebsame induzierte Modifikationen u. ä. auf die Nachkommen übertragen werden.

Auf diesem Wege der künstlichen Ausschaltung des Sexualaktes ist also vorläufig die Frage nach der Bedeutung der Sexualität ihrer Lösung nicht näher zu bringen gewesen.

Man hat diese Frage auch von einer anderen Seite her angefaßt: Mit Hilfe von Versuchen über die Wirkung der Inzucht. Es gibt zwar eine große Zahl von Organismen, vor allem von Pflanzen, die dauernd durch engste Inzucht sich fortpflanzen. Ich erinnere hier nur an die *Uredineen*, wo überhaupt immer nur Zellkerne im Sexualakt sich vereinigen, die von einem und demselben Kern abstammen, wo also der Sexualakt keinerlei „Vermischung verschiedener Erbmassen" bedeutet. Dasselbe gilt auch für die vielen mehr oder weniger autogamen höheren Pflanzen (Erbsen, Bohnen, Gerste usw.), bei denen fast ausschließlich der Blütenstaub der gleichen Blüte die Befruchtung vollzieht.

Es ist aber andererseits eine allen Tier- und Pflanzenzüchtern bekannte Erscheinung, daß bei Organismen, die sich für gewöhnlich durch Fremdbefruchtung fortpflanzen, dauernde enge Verwandtschaftszucht, besonders Paarung innerhalb der engsten Familie einen schlechten Einfluß auf die Beschaffenheit der Nachkommen hat. Das gleiche gilt für erzwungene Selbstbefruchtung bei zwitterigen Organismen, die sich normalerweise durch Fremdbefruchtung fortpflanzen.

Die Furcht vor der Inzuchtsdegeneration spielt eine große Rolle in der Tier- und Pflanzenzüchtung und eine noch größere in der Ehegesetzgebung aller Kulturvölker.

Gibt es nun wirklich eine Inzuchtsdegeneration, und wenn ja, worauf beruht sie?

Die erste Frage ist zu bejahen. Wir wissen aus sehr vielen Versuchen, daß sehr häufig — nicht immer — enge Verwandtschaftszucht

mißbildete oder schwächliche Nachkommenschaft gibt, während die gleichen Individuen bei Fremdpaarung völlig normale Nachkommen erzeugen. Wir wissen ferner aber, daß diese Degenerationserscheinungen nach Inzucht auf zwei ganz verschiedenen Ursachen beruhen.

Ein Teil beruht nur auf dem „Herausmendeln" von rezessiven mißbildeten Typen. Wenn von einem dem Augenschein nach völlig gesunden und normalen Rattenpärchen das eine Tier heterozygotisch in dem Grundfaktor **A** für Pigmentbildung ist, dann werden von den Kindern dieses Pärchens 50% wieder **Aa**, d. h. ebenfalls heterozygotisch sein. Wenn man nun in dieser Rattenfamilie enge Inzucht durch Geschwisterpaarung oder durch Paarung von Vetter und Kusine treibt, dann wird es sich relativ häufig treffen, daß zwei **Aa**-Tiere zusammenkommen und dann werden jeweils albinotische Kinder (¼ der Gesamtzahl) sich ergeben müssen. Wenn man diese Rattenfamilie durch Paarung mit Tieren aus anderen Zuchten, in denen keine **Aa**-Tiere vorkommen, weiterzieht, dann werden keine Albinos auftreten. Ein sehr großer Teil der Inzuchtserscheinungen gerade beim Menschen und bei den höheren Tieren beruht auf einem solchen durch die Inzucht begünstigten Herausmendeln von rezessiven Typen.

Alle Inzuchtswirkungen sind aber nicht so zu erklären.

Wir wissen seit den klassischen Versuchen von CH. DARWIN über die Wirkung der Fremd- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, daß Inzucht sich auch noch in einer anderen Weise äußert: Die durch Selbstbefruchtung erzielte Nachkommenschaft von normalerweise allogamen Pflanzen — z. B. *Ipomoea*- und *Digitalis*-Arten — ist durchweg ganz wesentlich schwächlicher, als durch Fremdbefruchtung erhaltene.

Sehr ausgesprochen ist diese Erscheinung auch bei *Antirrhinum*, und ich will deshalb zuerst an diesem Beispiel einmal die leicht zu beobachtenden Tatsachen mitteilen.

Bestäubt man hier eine Pflanze mit eigenem Pollen, so ist die Nachkommenschaft im Durchschnitt meist kleiner und schwächlicher als Nachkommenschaft der gleichen Pflanze aus Fremdbefruchtung. Setzt man die Selbstbestäubung auch in der nächsten Generation fort, so ist die so erhaltene 2. Inzuchtsgeneration wiederum im Durchschnitt schwächlicher als die vorhergehende 1. Inzuchtsgeneration. Und so geht das bei fortgesetzter Selbstbestäubung auch in den folgenden Generationen weiter, aber die Abnahme der Kräftigkeit wird von Generation zu Generation kleiner, und von der 5.—6. Inzuchtsgeneration an ist im allgemeinen keine weitere Abnahme zu verzeichnen, die Sippe hat damit ein gewisses „Inzuchtsminimum" erreicht. Dieses Inzuchtsminimum liegt bei den verschiedenen Sippen von *Antirrhinum majus* sehr ver-

schieden tief. Ich besitze Sippen, bei denen die Pflanzen im Inzuchtsminimum noch groß, kräftig und gut fertil sind, sich in dieser Hinsicht nur ganz wenig von fremdbefruchteten Pflanzen der gleichen Sippe unterscheiden. Ich besitze ferner Sippen, die im Inzuchtsminimum durchschnittlich nur etwa halb so groß sind wie entsprechende nicht ingezüchtete Pflanzen gleicher Rasse, und die auch eine starke Störung der Fortpflanzungsfähigkeit zeigen. Es gibt ferner auch Sippen, bei denen die Pflanzen im Inzuchtsminimum kaum mehr existenzfähig und durch Samen nur ganz ausnahmsweise fortpflanzbar sind. Es gibt endlich auch Löwenmaulsippen, bei denen das Minimum noch tiefer liegt — unter dem Existenzminimum, — diese Sippen sterben bei Inzucht in einigen Generationen trotz aller Mühe aus.

Die Inzuchtsschwächung äußert sich in einer allgemeinen Schwächlichkeit und in einer Verringerung der Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Meist, aber nicht immer, ist die Bildung der männlichen Sexualzellen stärker gestört als die der weiblichen.

Kreuzt man zwei solche, im Inzuchtsminimum befindliche Sippen miteinander, so bekommt man mit einem Schlage wieder vollkommen kräftige große und gut fruchtbare Nachkommen. Kreuzung verschiedener Individuen der gleichen Sippe bringt dagegen keine Kräftigung, auch dann nicht, wenn ihr Stammbaum erst 4—5 Generationen zurück auf das gleiche Individuum führt.

Diese durch eine Kreuzung erzielte Kräftigung geht, wenn nun von neuem eine Inzucht einsetzt, in der vorhin geschilderten Weise langsam wieder verloren. Ein solcher Versuch ist in der nachstehenden Tabelle XXII dargestellt.

Tabelle XXII

Zahl der Individuen mit diesen Höhen

	0–3	3–6	6–9	9–12	12–15	15–18	18–21	21–24	24–27	27–30	30–33	33–36	36–39	39–42	42–45	45–48	48–51	51–54	
	9	22	41	24	19	10	11	5	6	4	2								F_2
								3	4	2	7	6	2	6	7	3	4	2	F_1
	1	2	2	1	—	—	—	—											P_1 a
	4	7	5	7	3	1	2												P_1 b

Höhe der Pflanzen in cm[1])

Durchschnittsgröße von P_1 a = **10** cm
" " P_1 b = **9,7** "
" " F_1 = **36,9** "
" " F_2 = **12,8** "

Ähnlich wie bei *Antirrhinum* ist die Inzuchtswirkung wohl auch bei vielen andern Pflanzen. Im einzelnen zeigen sich hier aber, wie

[1]) Gleich alte, gleichbehandelte Pflanzen am 4. Juli 1914.

schon aus den mustergültigen Versuchen DARWINS hervorgeht, sehr große Verschiedenheiten, und viele sehr eigentümliche Erscheinungen. So kommt es nach DARWIN vor — auch bei *Antirrhinum* habe ich es gefunden — daß in Sippen, die ein ziemlich tiefes Inzuchtsminimum haben, einzelne Pflanzen entstehen (Mutanten?), die ein sehr hohes Minimum haben, quasi „Inzuchts-immun" sind.

Auch bei Pflanzen, die wie Erbsen, Bohnen u. a. normalerweise Selbstbefruchtung zeigen, ist die Nachkommenschaft aus künstlicher Kreuzung zweier Pflanzen, die nicht zur gleichen reinen Linie gehören, — nicht eine und dieselbe Pflanze als nahe Stammutter haben — häufig kräftiger, als Pflanzen aus Selbstbefruchtung. Freilich müssen solche



Fig. 132. Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei Mais. Links die beiden P_1-Rassen (beide durch Inzucht geschwächt), rechts davon die F_1-Generation, weiter rechts F_2 und F_3 wieder aus Selbstbefruchtung. Dargestellt ist jeweils die Ernte einer gleichen Zahl von Pflanzen nach SHULL).

Beobachtungen sehr kritisch betrachtet werden, es kann sich dabei auch um einfache Neukombinationen von Erbfaktoren handeln, also um einen Vorgang, der mit Inzuchtswirkung nichts zu tun hat.

Es scheint eben für alle höhere Pflanzen zu gelten, was vorhin für *Antirrhinum* gesagt wurde, daß es überall ein Inzuchtsminimum gibt und daß nur die Lage dieses Minimums eine sehr verschiedene sein kann.

Wie auffällig die vorhin für *Antirrhinum* geschilderte Wirkung der Inzucht beim Mais ist, zeigen wohl ohne weitere Beschreibung die Fig. 132 und 133.

Selbstbefruchtung ist der höchste Grad von Inzucht. Dementsprechend ist auch die Wirkung einer bloßen Verwandtschaftszucht eine sehr viel schwächere. Genügend großes Tatsachenmaterial, um

die Wirkung der Verwandtschaftszucht bei Pflanzen klar erkennen zu können, gibt es noch nicht. Es scheint aber, bei *Antirrhinum* wenigstens, Verwandtschaftszucht (Geschwisterpaarung) ganz ähnlich wie Selbstbefruchtung, nur langsamer, auch zu dem Inzuchtsminimum zu führen.

Weniger als für Pflanzen weiß man über diese zweite Kategorie von Inzuchtsschädigung bei Tieren. Versuche über die Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei Zwittern sind meines Wissens noch nicht in größerem Umfange ausgeführt worden, dagegen zeigen die Ver-

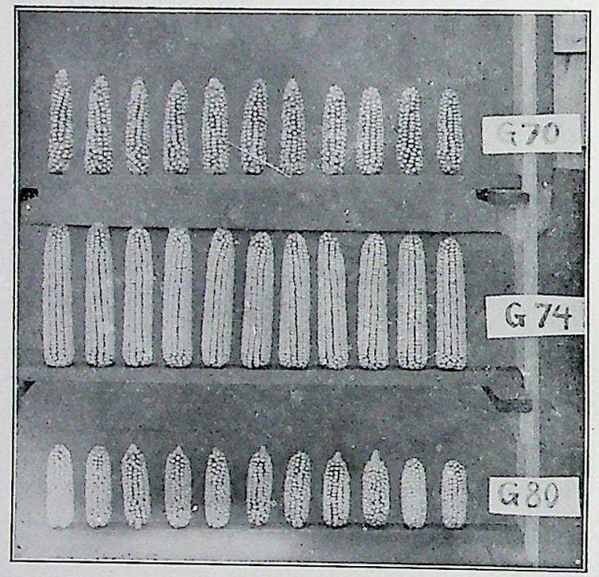


Fig. 133. Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei Mais. Oben und unten die P_1-Rassen, in der Mitte die F_1-Generation. Dargestellt sind die elf besten Kolben von je einer Aussaat der 3 Typen (nach SHULL).

suche mit engster Verwandtschaftszucht ähnliche Ergebnisse wie bei den Pflanzen.

Die umfangreichsten Inzuchtsversuche sind mit der schon so oft genannten kleinen Obstfliege *Drosophila ampelophila* von HYDE und MOENKHAUS angestellt worden. Eine vegetative Schwächung scheint hier nicht, oder doch wenigstens lange nicht so auffällig wie bei *Antirrhinum* zu erfolgen, dagegen nimmt auch hier die Fortpflanzungsfähigkeit stark ab. Es war die Durchschnittszahl der fertig entwickelten lebenden Nachkommen eines Pärchens zu Beginn der Inzucht 368 Fliegen, die nächste Generation brachte es nur auf 209, die dritte auf 199 und die 13. auf 156 Nachkommen.

Mäuse hat WEISMANN durch 29 Generationen in strengster Inzucht gezogen, auch hier nahm langsam die Fertilität ab, und die Tiere wurden schwächlicher.

Auch bei Kaninchen, mit denen ich selbst Versuche laufen habe, ist die Wirkung engster Verwandtschaftszucht sehr deutlich. Die Fertilität, besonders der Männchen, ist schon in der 3. Inzuchtsgeneration meist sehr stark geschwächt, und die Tiere bleiben trotz bester Pflege klein und zierlich. Auch bei den Kaninchen behebt eine Fremdpaarung mit einem Schlage die ganze Inzuchtsschwächung.

Vielleicht ist auf eine Inzuchtswirkung auch zurückzuführen, daß wir auf Inseln häufig Zwergformen von Arten finden, die auf dem benachbarten Festlande leben.

Ganz unübersehbar groß ist die Zahl der Veröffentlichungen über Wirkungen der Inzucht in der tierzüchterischen Literatur. Viel anzufangen ist damit aber für wissenschaftliche Zwecke nicht.

Einen Versuch, diese zweite Kategorie von Inzuchtsgenerationen zu erklären, haben G. H. SHULL, EAST und HAYES gemacht. Sie stellen die Theorie auf, die Degeneration beruhe auf der durch jede Inzucht (vgl. S. 318) zunehmenden Homozygotie. Je heterozygotischer ein Individuum sei, desto kräftiger sei es. Ich kann nicht finden, daß diese auf den ersten Blick durch ihre Einfachheit bestechende Theorie den Tatsachen gerecht wird. Vor allem, daß das Inzuchtsminimum der verschiedenen Sippen einer Art so ungleich hoch liegt, und daß es nicht möglich ist, die Inzuchtsdegeneration durch eine Auslese der kräftigsten Individuen wesentlich zu verlangsamen, spricht dagegen. In jeder F_2-Generation ist doch eine Anzahl von Individuen wieder genau ebenso heterozygotisch wie die Elterngeneration, es müßte also nach der SHULL-EASTschen Theorie möglich sein, die Inzuchtsdegeneration zu verhindern, oder doch stark zu verlangsamen, indem man immer nur die kräftigsten Individuen aus den einzelnen Generationen auswählt. Diese Auswahl ist aber nach meiner Erfahrung, bei *Antirrhinum* jedenfalls, erfolglos.

Wir hatten die ganze Frage der Inzucht angeschnitten, weil sich hier vielleicht ein Weg zu bieten scheint, um festzustellen, welches die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung sei. Vorläufig ist für diese Ausgangsfrage aus dem Studium der Inzuchtserscheinungen freilich noch nichts herausgekommen.

Daß von einer ganz anderen Seite her wenigstens etwas Licht auf diese Frage fällt, werden wir am Schluß der nächsten Vorlesung sehen.

Vorlesung XVII

Die Evolutions- und Artbildungstheorien im Lichte der experimentellen Forschung.

Ich habe es bisher ganz absichtlich vermieden, darauf einzugehen, welche Tragweite die einzelnen Fortschritte der Vererbungswissenschaft für das ganze große Problem der Evolution haben. Er scheint mir richtiger, das alles jetzt einmal im Zusammenhang zu besprechen.

Ehe wir uns dieser Frage zuwenden, ist eine Vorfrage zu erledigen. Wir müssen uns vorher darüber einigen, was wir unter einer „Spezies", unter einer „Art" verstehen wollen, sonst reden wir aneinander vorbei und verstehen uns nicht.

Bei den sich nur ungeschlechtlich oder nur autogam (geschlechtlich, aber stets Selbstbefruchtung) fortpflanzenden Organismen ist eine „Spezies" nichts anderes als eine oft recht willkürliche Zusammenfassung einer mehr oder weniger großen Zahl von erblich wenig verschiedenen Typen oder Linien unter einem gemeinsamen Namen. Man heißt z. B. eine große Zahl von peritrich begeißelten durch eine Reihe gemeinsamer Züge gekennzeichneten, aber dabei doch auch untereinander deutlich verschiedenen Bakteriensippen *Bacterium coli*. Eine andere Gruppe von Bakteriensippen, die ebenfalls eine Anzahl gemeinsamer Züge aufweisen, heißt man *Bacterium typhi*. Eine dritte, wiederum durch gemeinsame Züge gekennzeichnete Gruppe ähnlicher Bakterien heißt man *Bacterium enteritidis*. Eine irgendwie scharfe Grenze zwischen den drei Gruppen gibt es aber nicht. Ob man einen aus Darminhalt oder aus Wasser oder aus einer alten Wurst isolierten Bakterienstamm der „*Coli*-Gruppe" *Bacterium coli*, oder *Bact. enteritidis* oder *Bact. typhi* heißen soll, ist häufig reine Geschmackssache. Die Zusammenfassung je einer Anzahl der zahllosen erblich verschiedenen Stämme zu einer „Art" ist ganz willkürlich. Eine „Spezies" ist also bei diesen Organismen eine bloße Abstraktion, man gibt einer großen Zahl deutlich verschiedener Sippen je einen gemeinsamen Sammelnamen. Eine irgendwie natürlich begrenzte systematische Einheit ist also hier die „Spezies", die „Art" nicht.

Gelegentlich bestehen zwischen solchen Spezies allerdings auch deutliche Grenzen, d. h. Lücken im Bestand der vielen Sippen, weil gerade zufällig Linien oder Sippen, welche diese Lücken ausfüllen könnten, nicht existieren oder noch nicht gefunden sind.

Was für diese Bakterien-„Arten" gilt, das gilt auch für die „Arten" der ungeschlechtlichen Cyanophyceen, der apogamen und der autogamen

Pilze. Man zerlegt z. B. die große Flechtengattung *Cladonia* (Becherflechten, Renntierflechten u. a.) in eine große Zahl von „Arten". Scheinbar bestehen auch, wenn man sich auf die *Cladonien* eines eng begrenzten Gebietes beschränkt, ganz deutliche natürliche Artgrenzen, d. h. zwischen bestimmten größeren oder kleineren Gruppen von Elementararten, Linien oder wie man sonst sagen will, gibt es keine Zwischenformen. Aber die an einem Ort gerade zufällig fehlenden Zwischenformen leben häufig irgendwo anders, und ich glaube, daß es unschwer möglich sein dürfte, wenn man nur Europa, Nordasien und Nordamerika in Betracht zieht, eine Kollektion aller beschriebenen Arten von *Cladonien* zusammenzubringen und sie dann in einer langen Reihe so auszulegen, daß kein Mensch mehr eine Artgrenze erkennen kann. So ungünstig für die ordnungsliebenden Systematiker, ein solches „crux et scandalum botanicorum", sind freilich nur wenige Gattungen.

Was für Speziesgrenzen bei den autogamen oder asexuellen Organismen gilt, gilt auch für die Gattungsgrenzen. „Natürliche" Gattungsgrenzen beruhen auf größeren Lücken im Bestand, sehr viele Gattungsgrenzen sind aber ebenso willkürlich festgesetzt wie hier die meisten Artgrenzen, man denke nur, um ein Beispiel herauszugreifen, an die gegenseitige Abgrenzung der Flechtengattungen *Lecidea*, *Lecidella*, *Biatora* usw.

Bei den asexuellen und autogamen Organismen sind also, um es nochmals zu betonen, die „Arten" und die „Gattungen" Abstraktionen, es sind — für Systematik, Pflanzengeographie und zahlreiche andere Disziplinen absolut unentbehrliche — Sammelbezeichnungen für zahlreiche mehr oder weniger willkürlich zusammengefaßte Gruppen der eigentlichen systematischen Einheiten, der einzelnen „Linien", „Elementararten", oder wie man sich sonst ausdrücken will. Wenn „natürliche" Grenzen bestehen, so beruhen sie hier auf zufälligen Lücken im Bestande der „Linien".

Wesentlich anders ist die Sachlage bei den allogamen Organismen, d. h. den Pflanzen und Tieren, die sich geschlechtlich durch regelmäßige oder doch gelegentliche Fremdbefruchtung fortpflanzen.

Erblich einheitlich ist auch hier keine einzige „Spezies", jede ist vielmehr zusammengesetzt aus einer großen Zahl erblich verschiedener Typen, die aber sich ständig kreuzen und deren gegenseitige Unterschiede bei jeder geschlechtlichen Fortpflanzung kaleidoskopartig sich neu kombinieren.

„Natürliche", oft sehr augenfällige Artgrenzen finden wir auch hier, sie beruhen hier aber nicht bloß auf „Lücken im Bestand", sondern hier kommen noch andere Ursachen für natürliche Artgrenzen hinzu,

die wir bei den asexuellen oder autogamen Organismen nicht gefunden haben: Zwei Gruppen von Elementararten, die zwischen sich keine deutliche Bestandlücke aufweisen, die sich aber nur jede in sich sexuell fortpflanzen, werden den Eindruck zweier ganz scharf getrennter Arten machen.

Daß zwei Gruppen von Elementararten sich nicht geschlechtlich mischen und deshalb „natürlich" begrenzte Arten bilden, kann sehr verschiedene Ursachen haben. Zunächst kommen irgendwelche kleine Unterschiede im Bau oder in der Funktion der Sexualorgane — ungleiche Blütezeit bei vielen *Phanerogamen*, verschiedene Duftstoffe bei den Schmetterlingen, verschiedener Bau der Sexualorgane bei den Käfern usw. — in Betracht, die zwar die Paarung innerhalb einer Gruppe von Linien ermöglichen, aber keine Paarung mit Individuen der anderen Gruppe von Linien.

Eine sehr große Rolle spielt bei der Erzeugung deutlicher Artgrenzen bei allogamen Organismen die durch Zufälligkeiten bedingte räumliche Isolierung. Wenn eine Gruppe von Sippen in einem Tale lebt, eine andere Gruppe, die durch keinerlei Bestandslücken von der ersten Gruppe abgegrenzt ist, in einem anderen Tale, so wird jede so zufällig isolierte Gruppe eine Population bilden, die ganz den Eindruck einer von der anderen Gruppe deutlich verschiedenen „Art" macht.

Die ziemlich deutlichen Grenzen zwischen einer Anzahl in Spanien endemischer *Antirrhinum*-Arten beruhen nur darauf, daß eine Gruppe von Elementararten in einem Gebiete, eine andere in einem anderen durch Gebirge und dergl. abgetrennten Gebiete wohnt. Jede so isolierte Gruppe von Sippen kreuzt sich wegen dieser Isolierung nur in sich, und jede Gruppe bildet so ein ganz einheitlich aussehendes, in sich mendelndes Gemisch, eben eine Spezies.

„Natürliche" Artgrenzen entstehen also bei den allogamen Organismen, außer durch Lücken im Bestande, auch dadurch, daß gewisse Gruppen von Elementararten quasi Paarungsgenossenschaften bilden. Die Entstehung von Paarungsgenossenschaften kann durch kleine Unterschiede in Bau und Funktion der Sexualorgane, durch räumliche Isolierung und durch allerhand andere Ursachen bedingt sein. Für jede einzelne, natürlich abgegrenzte Spezies sind die Ursachen, aus denen sie „natürlich abgegrenzt" ist, wieder andere.

Von dieser Frage nach der Entstehung von Artgrenzen ganz verschieden ist die Frage, aus welchen Ursachen die heute lebenden Organismen sich entwickelt haben, vor allem, aus welchen Ursachen die tausenderlei zweckmäßig anmutenden Einrichtungen entstanden sind. Sonderbarerweise werden freilich sehr oft diese zwei ganz verschiedenen

Fragen: „Entstehung von Artgrenzen" und „Evolution" durcheinandergeworfen und gleichzeitig zu beantworten versucht.

Paläontologie und vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte in erster Linie lehren uns, daß in früheren Perioden der Erdgeschichte andere Organismen als heute die Erde bevölkerten, und daß die heutigen Organismen sich aus den früher vorhandenen entwickelt haben müssen. Ein Vergleich der Organismen aus den ältesten Erdperioden mit denen aus späteren Perioden zeigt auch, daß im Laufe der Erdgeschichte zuerst nur sehr primitive Organismen und erst später höher entwickelte aufgetreten sind. Von manchen Organismen, besonders von manchen Tieren haben wir ein so zahlreiches paläontologisches Material, daß wir ganz deutliche Entwicklungsreihen erkennen können.

Daran, daß die Organismen im Laufe der Erdgeschichte sich langsam entwickelt haben, an der Tatsache der Evolution, kann heute kein Zweifel bestehen, aber darüber wie, aus welchen Ursachen die Evolution vor sich gegangen ist und noch heute vor sich geht, wissen wir sehr wenig.

Theorien der Evolution gibt es in großer Zahl, es kommt heute weniger darauf an, neue Theorien aufzustellen, als zu prüfen, wie weit die Voraussetzungen der alten Theorien mit den Ergebnissen der neueren Vererbungsforschung sich vertragen.

Mehr als eine solche Kritik wird uns freilich in absehbarer Zeit das Vererbungsexperiment nicht ermöglichen, aber schon eine solche Kritik kann einen großen Fortschritt bedeuten.

Im Grunde genommen sind es nur zwei Erklärungsversuche, die allen ernsthafteren Artbildungstheorien zugrunde liegen.

Das eine Erklärungsprinzip ist die Darwinsche **Selektionstheorie,** das andere ist die Lamarcksche Lehre von der **Vererbung erworbener Eigenschaften.**

Sehen wir zunächst einmal zu, wie weit die Voraussetzungen der Lamarckschen Theorie von der Vererbung erworbener Eigenschaften mit den Ergebnissen der Vererbungsversuche zusammenstimmen.

Darüber, wie im einzelnen dieses „Erwerben" neuer Eigenschaften, vor allem neuer nützlicher Eigenschaften vor sich geht, gibt es innerhalb des Lamarckismus eine ganze Anzahl weiterer Theorien, die man als „Funktionslamarckismus", „Psycholamarckismus" usw. bezeichnet hat. Was aber allen diesen verschiedenen lamarckistischen Theorien gemeinsam ist, das ist die Voraussetzung, daß „erworbene" Eigenschaften, also Veränderungen, die an einem Individuum infolge von allerhand Außeneinflüssen auftreten, immer, oder doch wenigstens meistens, vererbt werden. Sehen wir zu, wie weit diese Voraussetzung im Einklang steht mit den bekannten Tatsachen.

Die Frage lautet: hat die neue experimentelle Arbeit uns Tatsachen kennen gelehrt, die als Vererbung erworbener Eigenschaften im Sinne dieser Theorie gedeutet werden müssen? Diese Frage haben wir ja in Vorlesung III und IV eingehend besprochen und wir müssen sie rundweg verneinen. Alle unsere experimentelle Erfahrung geht vielmehr dahin, daß erworbene Eigenschaften, d. h. Modifikationen in unserer Terminologie, nicht vererbt werden.

Es ist wahrscheinlich, daß sehr häufig Unterschiede zwischen Lokalrassen oder einander sehr nahe stehenden „Arten", die unter ganz verschiedenen Bedingungen leben, ganz oder größtenteils auf Modifikationen beruhen, daß diese „Arten" also gar nicht erblich voneinander verschieden sind, und daß es also dementsprechend möglich sein wird, durch Kultur unter gleichen Bedingungen die beiden Sippen einander gleich zu machen, sei es — wie bei den Pflanzen wohl meistens — schon in einer Generation, sei es — wie vielleicht bei den höheren Tieren die Regel ist — erst in zwei oder mehreren Generationen. Über ein ganz instruktives Beispiel der Differenzierung einer solchen wohl im wesentlichen nur auf Modifikationen beruhenden Lokalrasse bei einer Felchenart hat A. THIENEMANN ausführliche Mitteilungen veröffentlicht. Zur Differenzierung von Lokalrassen — die nicht konstant sind — mögen diese Modifikationen führen, aber zu einer irgendwie **fortschreitenden Differenzierung,** zur Ausbildung wirklich neuer Merkmale **führen sie nicht.**

Es bliebe also den unentwegten Lamarckianern nur der Einwand übrig, daß Modifizierungen, die **sehr** viele Generationen hindurch immer in gleicher Weise eingewirkt haben, schließlich zu erblichen Änderungen, d. h. zu einer Änderung der Modifizierbarkeit führen. Daß so sehr viele Botaniker und Zoologen dieser Anschauung zuneigen, rührt daher, daß eine Fülle von Tatsachen so gedeutet werden können. Aber alle diese Tatsachen können ebenso gut auch anders gedeutet werden. Das sei kurz an einem Beispiel demonstriert. Eine ganz ausgesprochen nützliche Eigenschaft sehr vieler phanerogamer Pflanzen besteht darin, daß ihr Wuchs sehr stark von Temperatur und Lichtintensität beeinflußt wird. Daß eine Löwenzahnpflanze im alpinen Klima einen gedrungenen Wuchs zeigt, ist für sie sehr nützlich, sie würde sonst erfrieren und vertrocknen. Es ist nun auffällig, daß, wenn von einer „Spezies" einzelne Sippen im Tiefland, andere im alpinen Klima zu Hause sind, daß dann fast immer die Sippen aus dem alpinen Klima stärker auf dieses Klima durch gedrungenen Bau reagieren als Tieflandsippen, die man in alpine Verhältnisse bringt, sowie daß auch unter den klimatischen Verhältnissen des Tieflandes gezogene „alpine" Sippen einen etwas gedrungeneren Bau haben als Tieflandsippen, die

unter den genau gleichen Verhältnissen gehalten werden. So stellt Fig. 133 nebeneinander zwei genau gleich behandelte Sippen von *Melandrium rubrum* aus Norwegen dar, beide aus Samen in Berlin groß gezogen. Die Pflanze links stammt aus einer Höhenlage von etwa 1000 m (Finse auf der Hardanger Vidde), die andere (rechts) vom Meeresstrand (Sognefjord).

Das kann man sich so zurechtlegen, als ob die im alpinen Klima durch viele Generationen „gedrungen modifizierte" Sippe von Finse auch in ihrer Modifizierbarkeit verändert worden sei. Ich finde, daß man mit demselben Rechte aber hier auch an einen Selektionserfolg denken kann, etwa der Art, daß in dem Klima von Finse durch „natürliche Zuchtwahl" eine Sippe entstehen mußte, welche besonders stark mit gedrungenem Wuchs auf das alpine Klima reagiert. Jede Sippe, die in dem schon fast arktischen Klima von Finse nicht typischen Polsterwuchs zeigt, wird sich dort auf die Dauer nicht halten können.



a b

Fig. 133. Unter genau gleichen Verhältnissen im Friedrichshagener Versuchsgarten aus Samen großgezogene Pflanzen von *Melandrium rubrum*. Die Pflanze a aus einer Sippe von Finse (Hardanger Vidde in etwa 1000 m ü. M.). Die Pflanze b aus einer Tieflandsippe (von Amble am Sognefjord).

Deuten kann man diese Beobachtungen also ebensogut „darwinistisch" wie „lamarckistisch". Ein Beweis für die Richtigkeit der einen oder der anderen Deutung ist aber nicht zu erbringen. Wer also will, kann heute noch mit der Vererbung erworbener Eigenschaften als einem wesentlichen Faktor der Artbildung rechnen, nur muß er sich klar sein, daß er dann mit einer völlig unbewiesenen Voraussetzung arbeitet.

In ähnlicher Weise hat man auch vielfach die Zahmheit unserer Haustiere als eine „erworbene und weiterhin vererbte Eigenschaft“ gedeutet. Daß die Haustiere zahm sind und schon zahm geboren werden, kann aber auch einfach die Folge einer Auslesewirkung sein. Wer einmal wilde junge Tiere zu zähmen versucht hat, der wird finden, daß die eingefangenen jungen Wildlinge (z. B. sehr deutlich bei Wildkaninchen) sehr ungleich „wild“ sind. Von 10 jungen Wildkaninchen brechen sich sicher einige besonders ungebärdige im Käfig den Hals und einige weitere reißen bei irgend einer Gelegenheit doch schließlich aus, und nur schon von vornherein etwas zahmere — vielleicht auch dümmere — Tiere kommen in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung. Bei jeder Zähmung einer wilden Art spielen also unbeabsichtigte Auslesevorgänge mit. Auch dieses Tatsachenmaterial kann vorläufig ebenso gut darwinistisch wie lamarckistisch gedeutet werden.

Eine zweite Voraussetzung, die wenigstens ein großer Teil der im weitesten Sinne lamarckistischen Theorien macht, ist die, daß die Organismen die Fähigkeit besäßen, **direkt** „nützliche“ neue Eigenschaften anzunehmen, daß das „Bedürfnis“ nach einer neuen nützlichen Eigenschaft diese „direkt bewirke“, um hier einen Ausdruck von NAEGELI zu gebrauchen. Diese Fähigkeit sei eine weiter nicht zu erklärende Eigenschaft aller Organismen.

Viel Befriedigung gewährt diese Erklärung nicht, gerade das, was erklärt werden soll, wird ja hierbei als Erklärungsprinzip angenommen, und die Ansicht, daß wirklich ganz allgemein die Organismen die Fähigkeit hätten, durch „direkte Bewirkung“ von allerhand Außeneinflüssen direkt nützliche neue Eigenschaften anzunehmen, ist sicher unrichtig. Es ist merkwürdig, mit welcher Zähigkeit vielfach auch heute noch an dieser Ansicht festgehalten wird. Wahrscheinlich liegt das an einem sehr oft gezogenen unberechtigten Schluß aus einer an sich richtigen Beobachtung.

Es ist eine allen Botanikern geläufige Tatsache, daß bei vielen Pflanzen durch allerhand Außeneinflüsse nützlich erscheinende Änderungen im anatomischen Bau usw. hervorgerufen werden.

Zieht man Mangrovepflanzen in gewöhnlichem salzfreiem Boden und versorgt sie reichlich mit Wasser, so bilden sie Blätter aus mit dünner Cuticula und mit nicht eingesenkten Spaltöffnungen, während sie auf ihrem natürlichen Standort im salzigen Meerwasser, wo die Wasserzufuhr stark erschwert ist, durch dicke Cuticula und stark eingesenkte Spaltöffnungen gegen zu starken Wasserverlust geschützt sind. Wir sehen also, daß tatsächlich durch die veränderten Außeneinflüsse — reichliche Wasserversorgung — diese Pflanzen in direkt vorteilhafter Weise verändert werden. Solche Beispiele ließen sich leicht zu hunderten

aufzählen, und daraus sind dann oft die Schlüsse gezogen worden, daß eben diese direkte Anpassungsfähigkeit eine ganz allgemeine, allen Organismen inhärente, nicht weiter erklärbare Eigenschaft sei, und genau so wie in unserem Beispiel durch den Einfluß der veränderten Lebenslage ganz direkt in der Mangrovepflanze eine neue nützliche Eigenschaft — dünne Cuticula — hervorgerufen werde, genau ebenso seien überhaupt die zahlreichen nützlichen Eigenschaften, das „Angepaßtsein“ der Organismen zustande gekommen.

Diese Schlußfolgerung hat viele Mängel; für uns ist sie unannehmbar, weil wir in der geschilderten Veränderung, welche die Mangrovepflanze erleidet, gar keine „Entstehung eines neuen Merkmales“ sehen können, sondern nur eine Modifizierung. Vererbbares und charakteristisches Merkmal unserer Mangrovepflanze ist nicht eine bestimmte Dicke der Cuticula und eine bestimmte Form der Spaltöffnungen, sondern nur eine typische Art und Weise, auf die verschiedenen Außeneinflüsse innerhalb gewisser Grenzen mit einer bestimmten Cuticuladicke und einer bestimmten Form der Spaltöffnungen zu reagieren.

Das „nützliche Merkmal“ besteht nicht in einer bestimmten Cuticuladicke, sondern in der Fähigkeit, je nach der Wasserzufuhr usw. eine mehr oder weniger dicke Cuticula auszubilden, und speziell in der Fähigkeit, unter Umständen eine sehr dicke Cuticula zu produzieren, eine dickere als viele andere Pflanzen.

Genau in gleicher Weise sind überhaupt alle nützlichen Merkmale im Grunde genommen immer nur bestimmte **„vorteilhafte Modifizierbarkeiten“.** Vor allem bei Pflanzen, die bald unter diesen, bald unter jenen voneinander sehr verschiedenen Verhältnissen zu leben gezwungen sind, z. B. bei den amphibischen Pflanzen ist das sehr auffällig. Kultiviert man einen Wasserhahnenfuß *Ranunculus aquatilis* im Wasser, so bildet er Blätter aus, die ganz ausgesprochen vorteilhaft für ein Leben unter Wasser gebaut sind, bei Kultur auf dem Lande dagegen bildet er Blätter, die ganz vorteilhaft für ein Leben in der Luft eingerichtet sind. Das nützliche Merkmal dieser *Ranunculus*-Art ist also nicht eine bestimmte Blattform, sondern auch wieder seine „Reaktionsweise“, seine typische Modifizierbarkeit. Hier in diesem Beispiele ist dies ja sehr augenfällig, aber im Grunde genommen ist diese Sache überall die gleiche. Ein „Angepaßtsein“ eines Organismus besteht nicht in einer bestimmten Form, Farbe, Struktur usw., sondern immer nur darin, daß er durch die Außenbedingung, unter denen er lebt, in vorteilhafter Weise modifizierbar ist.

Wenn wir also fragen und erklären wollen, wie die vorteilhaften Eigenschaften der Organismen entstanden sind, so lautet im Grunde

genommen die Frage immer: Wie ist die vorteilhafte **Modifizierbarkeit** entstanden? Auf diese Frage, die uns allein interessiert, geben aber die Theorie der „direkten Bewirkung", der „Psycholamarckismus" usw. keine Antwort. Diese Theorien machen alle gerade das zur Voraussetzung, was erklärt werden soll.

Wir können somit in den verschiedenen LAMARCKschen Theorien keine Erklärung und keinen Fortschritt unserer Erkenntnis erblicken. Auf diesem Wege ist das Rätsel der Evolution nicht zu lösen.

Wie steht es nun mit den Voraussetzungen der anderen Theorie, der Selektionstheorie?

Die in voller Klarheit zuerst von DARWIN ausgesprochene reine Selektionstheorie hat zwei Voraussetzungen, erstens die, daß alle Organismen beständig erblich „variieren", und dann die zweite, daß sehr viel mehr Organismen erzeugt werden, als am Leben bleiben können. Daraus folgt der „struggle for life" und daraus dann „survival of the fittest", d. h. eine natürliche Selektion der Varianten, die besser sind als die Stammrasse. Ein solcher Prozeß muß zu einer fortschreitenden Differenzierung und zu immer besserem Angepaßtsein der Organismen führen, wenn nur die Häufigkeit und die Mannigfaltigkeit der erblichen Variationen groß genug ist.

Was die Einfachheit und die geringe Zahl von Voraussetzungen und Hilfshypothesen angeht, so ist diese DARWINsche Selektionstheorie geradezu das Ideal einer Theorie, die einen so ungeheuer komplizierten Prozeß wie den der Evolution und vor allem der Entstehung der oft ja so ungemein „zweckmäßigen" Eigenschaften erklären will.

Eine andere Frage ist, ob — angenommen die Voraussetzungen seien richtig — die Selektionstheorie wirklich genügt, um zu erklären, was sie erklären soll. Darüber gehen die Meinungen bekanntlich sehr auseinander; es gibt manche Botaniker und viele Zoologen, welche diese Frage rundweg verneinen, die erklären, daß es nicht möglich sei, sich vorzustellen, wie bloß durch natürliche Zuchtwahl aus völlig „richtungslosen" Variationen so komplizierte Gebilde wie etwa die Augen der Wirbeltiere oder die spezialisierte Zunge eines Spechtes entstehen könnten. Zu entscheiden ist diese Frage heute nicht, dazu wären sehr langwierige Versuche nötig, an die sich bisher niemand gewagt hat. Unsere Aufgabe kann es zunächst nur sein, zu prüfen, ob die Voraussetzungen der Theorie zutreffen.

Von den beiden Voraussetzungen ist die eine, daß sehr viel mehr Organismen erzeugt werden, als am Leben bleiben können, daß ein „Kampf ums Dasein" stattfindet, zweifellos zutreffend. Die andere Voraussetzung, daß alle Organismen „erblich variieren", ist zwar eben-

falls zweifellos richtig, aber als Auslesematerial können solche Variationen nur dann genügen, wenn sie nicht allzu selten auftreten und vor allen Dingen, wenn sie in sehr großer Mannigfaltigkeit entstehen. DARWIN selbst war der bestimmten Ansicht, daß die Zahl und Mannigfaltigkeit der erblichen Variationen als Auslesematerial genüge. Seit DARWIN ist aber das, was er als hereditary variations, als Auslesematerial im Kampf ums Dasein angesehen hat, sehr weitgehend analysiert worden. DARWINS hereditary variation ist nur ein Sammelname für ganz verschiedene Dinge, und wir wissen heute, daß die Auslese von solchen Variationen ein sehr verschiedenes Ergebnis haben muß, je nachdem, um welche Kategorie der Variationen es sich handelt.

Was DARWIN unter „erblichen Variationen" verstand, ist dreierlei, nämlich:

1. Bei autogamen Organismen, zu denen bei den Pflanzen auch sehr viele „wilde" Spezies gehören, und ebenso bei den sich nur ungeschlechtlich fortpflanzenden Organismen ist Variation im Sinne DARWINS zum Teil nur ein Ausdruck dafür, daß das, was wir als eine Spezies mit einem Namen bezeichnen, in Wirklichkeit besteht aus einem Gemenge von zahlreichen kleinsten systematischen Einheiten. Wenn wir sehen, daß die Individuen eines Rasens einer blaugrünen Alge *Oscillaria sancta*, z. B. sehr deutlich „erblich variieren", so rührt dies daher, daß dieser Bestand aus einem Gemenge verschiedener Klone besteht. Isolieren wir ein Individuum — einen einzelnen Faden — und ziehen uns daraus einen neuen Bestand heran, so fehlt auf einmal, abgesehen von einzelnen Mutationen, die vorher auffällige erbliche Variation gänzlich.

2. Bei allogamen Organismen beruht der größte Teil der erblichen Variationen auf dem, was wir Variation durch Neukombination genannt haben, d. h. also in der Hauptsache auf dem beständigen Entstehen und Vergehen von Kombinationen mendelnder Faktoren.

3. Bei allogamen und autogamen Organismen besteht ein kleiner Teil der erblichen Variationen im Sinne DARWINS aus dem, was wir Mutationen genannt haben, d. h. aus erblichen Variationen, welche nicht bloß auf der Neukombination schon bestehender Verschiedenheiten beruhen, sondern wo Verschiedenheiten aus anderen meist unbekannten Ursachen neu entstehen.

Es ist deshalb die Frage, wie wirkt die natürliche Zuchtwahl auf diese drei unterscheidbaren Kategorien von erblicher Variation ein?

Wir wollen uns das an konkreten Beispielen klarmachen.

Wir gehen aus von einem Bestand von Hafer, der aus einer großen Zahl von verschiedenen Linien besteht. Unsere gewöhnlichen, nicht weiter durch sorgfältige Züchtung gereinigten Landhafersorten, also der Hafer, den Landwirte aussäen, die nicht irgendwoher einheitliches reines

Saatmaterial beziehen, oder sich selbst welches gezüchtet haben, stellen ein solches Gemisch von sehr zahlreichen, oft von hunderten von Linien dar. Diese Linien sind sehr ungleich widerstandsfähig gegen allerhand Pilzkrankheiten, Rost etwa, von wenig empfänglichen Linien bis zu ganz hochgradig empfänglichen gibt es eine lange Reihe von Abstufungen der Empfänglichkeit.

Wenn nun in der Gegend, wo diese Haferpopulation angebaut wird, mehrere Jahre hindurch Rost sehr stark auftritt — infolge der Witterungsverhältnisse etwa — dann wird in der Haferpopulation ein Ausleseprozeß erfolgen. Die Individuen, welche den stark empfänglichen Linien angehören, werden größtenteils getötet werden, die, welche den ganz oder fast ganz immunen Linien angehören, werden sich nahezu unvermindert entwickeln und fortpflanzen. Die Folge wird sein, daß nach einigen Jahren infolge dieses Selektionsprozesses die stark rostempfänglichen Linien ausgestorben sind, und daß die Population jetzt nur aus den ganz wenig empfänglichen Linien zusammengesetzt ist. Die Population ist somit durch die natürliche Auslese stärker immun gegen Rost geworden, Soweit wird also die Selektion Erfolg haben, aber auch nur soweit. Denn hier bewirkt die Selektion nur eine Auslese der am wenigsten rostempfänglichen unter den ursprünglich schon **vorhandenen** Linien, und wenn erst einmal diese Isolierung erreicht ist, dann wird auch eine noch so lange fortgesetzte Selektion wirkungslos bleiben, — wenn nicht zufällig durch eine **Mutation** eine noch weniger rostempfängliche reine Linie entsteht.

Etwas anders ist der Verlauf eines natürlichen Selektionsprozesses, wenn Variation durch Neukombination das Auslesematerial liefert.

Wir hatten schon früher in Vorlesung XV S. 312 gehört, daß eine auch noch so bunt zusammengesetzte Population, innerhalb der eine freie „Panmixie“ besteht, in ihrer bunten Zusammensetzung sich dauernd gleich bleibt, solange keine Auslese stattfindet. Wird dagegen irgend eine bestimmte Kombination, d. h. irgend ein bestimmter herausmendelnder Typ dauernd ausgemerzt, oder werden bestimmte Typen stärker vermehrt als andere, so erfolgt eine Veränderung in der Zusammensetzung der Population, die ausgemerzten Typen werden langsam seltener (Vorlesung XV S. 318). Ebenso wie es künstlich möglich ist, aus einem solchen mendelnden Gemische jede beliebige Kombination, d. h. jeden beliebigen Typus rein heraus zu züchten, ebenso wirkt auch, freilich sehr langsam, jede natürliche Auslese auf eine mehr oder weniger vollständige Reinzucht bestimmter in dem Gemisch vorkommender Typen hin. Weiter als bis zur Isolierung eines schon von vornherein in der Population vorhandenen Typus wirkt aber die Auslese auch hier nicht.

Damit ist nun freilich keineswegs gesagt, daß nicht doch auf diesem Wege bis zu einem gewissen Grade eine Evolution möglich sei. Wenn man bedenkt, wie ungeheuer groß die Zahl der Kombinationen ist, die schon eine einfache Rassenkreuzung oft ergibt, so wird man finden, daß damit ein großes Selektionsmaterial gegeben ist, aber eine dauernde, fortschreitende Evolution ist auf diesem Wege nicht möglich, Ferner müssen wir uns auch immer daran erinnern, daß es große Organismenklassen gibt, die keine geschlechtliche Fortpflanzung haben, bei denen somit auch die ganze Variation infolge von Bastardspaltung ausgeschlossen ist!

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß von den verschiedenen Arten von erblicher Variation einzig und allein die Mutationen ein Auslesematerial für eine fortschreitende Entwicklung darbieten.

Die Selektionstheorie steht und fällt also damit, ob es sich zeigt, daß die Mutationen wirklich häufig genug und in genügender Mannigfaltigkeit vorkommen, um einen wirksamen Selektionsprozeß zu ermöglichen, oder ob dies nicht der Fall ist. —

Leider wissen wir heute über diese Frage noch sehr wenig. Abgesehen von *Oenothera Lamarckiana*, für die als Dauerbastard besondere Verhältnisse vorliegen, und von der aus man allgemeine Schlüsse kaum ziehen darf, wissen wir über die Häufigkeit von Mutationen und über ihre Mannigfaltigkeit nur bei *Antirrhinum* und *Drosophila* einigermaßen Bescheid. Wenn aber bei *Antirrhinum* auf 1000 Individuen mindestens eines kommt, das in irgend einer Richtung mutiert ist, so gibt das für einen natürlichen Selektionsprozeß schon ein sehr großes Material. Zumal, wenn man bedenkt, daß jede Mutation, die auf dem Entstehen eines mendelnden Grundunterschiedes beruht, bei den sich amphimiktisch fortpflanzenden Organismen ohne weiteres die Zahl der bis dahin möglichen Kombinationen, d. h. der möglichen verschiedenen erblichen Sippen verdoppelt, gewinnt die Wichtigkeit dieser Mutationen an Bedeutung. Auch das, was man über die Häufigkeit von Mutationen bei vielen anderen Organismen weiß, läßt die Häufigkeit genügend groß dafür erscheinen, daß die Mutationen als Auslesematerial bei der natürlichen Zuchtwahl dienen. Es bliebe zunächst nur noch der Einwand übrig, daß die Mutationshäufigkeit bei kultivierten Organismen ungewöhnlich groß sei. Anhaltspunkte dafür, daß dies der Fall sei, haben wir aber nicht.

Eine ganz anddre Frage ist aber, ob die Mannigfaltigkeit der Mutationen auch so groß ist, daß damit ein Auslesematerial in genügender Reichhaltigkeit geboten wird. Auslesematerial für eine Weiterentwicklung der Art liefern von den früher (Vorlesung XIV S. 286)

von uns unterschiedenen Kategorien von Mutationen im wesentlichen wohl nur die Kategorien 1 und 2, d. h. 1. die Mutationen, die auf dem Entstehen eines neuen mendelnden Grundunterschiedes beruhen und 2. die Mutationen vom Typus der *Oenothera Lamarckiana*.

Darüber, wie weit verbreitet Mutationserscheinungen von diesem *Oenothera*-Typ auch sonst vorkommen, wissen wir, wie schon früher gesagt, fast nichts, sie kommen jedenfalls bei sehr vielen — wohl der Mehrzahl aller — Orgsnismen nicht vor. Wo sie aber vorkommen, da liefern sie ganz zweifellos ein sehr reichhaltiges Auslesematerial für eine natürliche Zuchtwahl.

Für die große Mehrzahl aller Organismen kommen als Auslesematerial nach dem heutigen Stande unseres Wissens nur die Mutationen der Kategorie 1 in Betracht. In dieser Frage, ob Mutationen der Kategorie 1 in genügender Mannigfaltigkeit auftreten, um ein Auslesematerial zu liefern, auf dem die fortschreitende Entwicklung der Organismen beruhen könnte, hat die „Presence-Absence-Theorie“ eine ganz verhängnisvolle Rolle gespielt. Wir haben gehört, daß bei der Mehrzahl der einwandsfrei festgestellten Mutationen der neuaufgetretene Typus rezessiv ist gegenüber der Merkmalsausbildung der Stammform. In der Presence-Absence-Theorie ausgedrückt heißt das: „Die Stammrasse **hat** eine Eigenschaft, welche die neue Rasse **nicht hat**.“ Daraus hat man weiterhin gefolgert, alle oder doch die Mehrzahl der sicher festgestellten Mutationen beruhe auf einem „Verlust einer Eigenschaft“ und es sei doch widersinnig anzunehmen, daß eine Weiterdifferenzierung der Organismen nur durch einen fortschreitenden Verlust von Eigenschaften erfolgen soll.

Nun ist aber die ganze Ausdrucksweise von „Verlust“ bezw. „Gewinn“ einer Eigenschaft eine sehr schiefe, wie in Vorlesung VII S. 104 dargelegt worden ist.

Die Tatsache ist nur die, daß die in den Versuchen neu aufgetretenen Typen bei Kreuzung meist rezessiv sind gegen die Ausgangsrasse. Damit ist aber nicht gesagt, daß dieser neuen Rasse irgend etwas „fehlt“, was in der Stammrasse enthalten ist. Die ganze Unterscheidung von positiven und negativen Eigenschaften, von „Verlust“- und „Gewinn“-Mutationen ist unbegründet, beruht nur auf einer Infizierung unserer Denkweise durch die sprachliche Formulierung der Rassenunterschiede.

Genau für ebenso undurchführbar wie die Unterscheidung von „positiven“ und „negativen“ Mutationen halte ich auch die Unterscheidung von „progressiven“ und „regressiven“ Mutationen. Meist wird progressiv einfach im Sinne von „positiv“ der Presence-Absence-Theorie gebraucht. Häufig spricht man von progressiv und regressiv aber auch in dem

Sinne, daß, wenn der neue durch Mutation entstandene Typ quasi auf einer Entwicklungsstufe stehen bleibt, welche die Stammrasse in ihrer Ontogenie durchläuft, eine regressive Mutation vorliegt. Eine regressive Mutation in diesem Sinne wäre dann z. B. bei *Antirrhinum* die Entstehung einer radiär pelorischen Rasse aus einer zygomorphen. Prüft man die heute genau bekannten Mutationen daraufhin durch, ob sie progressiv oder regressiv in diesem Sinne sind, so ergibt sich, daß sie teils progressiv teils regressiv sind, meistens wird sich die Frage überhaupt nicht entscheiden lassen, ich wüßte z. B. nicht, ob die Angora-Form der Haare bei den Kaninchen als progressiv oder regressiv gegenüber der kurzen Behaarung der Stammform bezeichnet werden sollten.

Ich finde somit, daß wir zunächst am besten tun, gar keine Bewertung der Mutationen, gar keine Einteilung in positive und negative oder progressive und regressive zu versuchen. Wir schaffen uns damit bloß eingebildete Schwierigkeiten.

Jedenfalls wäre es völlig falsch, bloß deshalb, weil die Mehrzahl der in unseren Versuchen gefundenen Mutanten der Kategorie 1 rezessiv ist, alle diese Mutanten für bedeutungslos für die Artbildung zu halten.

Dafür, daß Mutationen dieser Art eine große Rolle bei der Artbildung und Evolution spielen, spricht vor allem, daß wir immer wieder finden, daß wildlebende verschiedene Rassen ein und derselben Art im allgemeinen untereinander nur mendelnde Unterschiede aufweisen, also gerade die Unterschiede, die durch diese Mutationen der Kategorie 1 entstehen.

Dafür spricht, daß auch vielfach nahe miteinander verwandte Arten nur solche Verschiedenheiten aufweisen.

Dagegen spricht aber, daß die Mehrzahl der Spezies-Unterschiede und erst recht die Unterschiede zwischen den Gattungen und noch höheren systematischen Einheiten anderer Art sind, und nicht bloß als Summierung von solchen kleinen durch je eine Mutation entstandenen Grundunterschieden aufgefaßt werden können. Darüber, wie diese andern Unterschiede entstehen, wissen wir aus unsern Vererbungsversuchen noch gar nichts.

Ich kann mir zwar ganz gut vorstellen, daß allein durch Selektion von Mutanten der Kategorie 1 aus der gleichen Stammart *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum latifolium* entstanden seien. Aber schon die Differenzierung von *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum Orontium* aus einer Ausgangsart ist auf diesem Wege nicht denkbar.

Nun ist aber, wie ich immer wieder betonen will, unser Wissen über die Mutationen noch sehr lückenhaft. Es ist möglich, daß die

großen Versuche, die zur Klärung der Mutationsfrage jetzt an vielen Stellen im Gang sind, schon sehr bald uns noch neue Kategorien von Mutationen werden kennen lehren, Kategorien, durch welche auch solche tiefgreifenden Unterschiede entstehen, wie wir sie zwischen höheren systematischen Einheiten vorfinden.

Heute können wir die Frage, ob die Mutationen ein genügendes Auslesematerial liefern, um darauf die Selektionstheorie aufzubauen, weder verneinen noch bejahen. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß wir in wenigen Jahren diese Frage werden glattweg bejahen können, und ich sehe in der reinen Selektionstheorie, die heute fester steht als je, vorläufig jedenfalls den einzigen ernsthaften Versuch zu einer Erklärung der Evolution.

Wenn wir in dem Entstehen von erblichen Variationen die Grundlage für die natürliche Zuchtwahl und damit für die Evolution sehen, so gewinnt dadurch die Frage nach dem Sinn der geschlechtlichen Fortpflanzung, von der wir in der letzten Vorlesung gesprochen hatten, ein ganz anderes Aussehen.

Entsteht in einer sich ungeschlechtlich oder autogam fortpflanzenden Spezies in einem Individuum ein neuer Grundunterschied, so ist damit nur eine einzige erbliche Variation als neues Auslesematerial gegeben, aber in einer geschlechtlich und allogam sich fortpflanzenden Art ist durch Kombination des neuen Grundunterschieds mit allen vorhandenen alten gleich eine sehr große Zahl neuer Variationen gegeben. Im Grunde genommen wird damit die Zahl der schon vorhandenen Variationen einfach verdoppelt. Vor allem hängt nun ferner aber auch ein Außenmerkmal, z. B. eine bestimmte Blütenfarbe, so gut wie immer von mehreren Faktoren ab. Es könnte z. B. rote Blütenfarbe für eine autogame Spezies, etwa für Bohnen, vorteilhaft sein. Wir hätten nun eine Population von Bohnen, die weiße Blüten hat, und zwar sollen ihnen 3 Faktoren der roten Farbe fehlen. Es kann nun durch Mutation in einer solchen weißen Bohnenpopulation in einer Pflanze der eine Faktor für rote Farbe, in einer anderen Pflanze der zweite Faktor und in einer dritten Pflanze der dritte Faktor „entstehen", d. h. je eine idioplasmatische Voraussetzung erfüllt werden. Keine von diesen Mutationen wird eine Veränderung der Blütenfarbe hervorrufen. Hätten wir aber den gleichen Vorgang in einer allogamen Art, dann würden durch die Kreuzung und die Neukombinationen der Erbeinheiten sehr rasch die 3 Faktoren, auch wenn sie in ganz verschiedenen Individuen entstanden sind, auch einmal in einem Individuum zusammenkommen. Bei der autogamen Spezies würde dagegen eine rote Blütenfarbe nur dann entstehen, wenn einmal in der gleichen

Sippe gleichzeitig oder hintereinander alle 3 Mutationen erfolgen. Daß da die allogamen Organismen bessere Aussichten haben, daß ein solches neues Merkmal auftritt, daß ihre Variationsmöglichkeit viel größer ist, ist klar.

Ferner müssen nun aber auch allogame Organismen, wenn sie unter natürlicher Zuchtwahl stehen, eine sehr viel größere **„Plastizität"** zeigen. Was wir darunter verstehen wollen, werden wir gleich hören. Haben wir eine große Population von zahlreichen reinen Linien einer **auto**gamen Pflanze, etwa von Bohnen, mit verschiedener Blütenfarbe, so wird ein hier einsetzender scharfer Selektionsprozeß etwa auf rote Blütenfarbe hin sehr rasch zu einer Isolierung von reinen Linien mit roter Blütenfarbe führen, die konstant bleiben, außer wenn durch Mutationen farblose Individuen auftreten. Ändern sich nun die Außenbedingungen, erfolgt eine scharfe Selektion in einer anderen Richtung, etwa auf weiße Blüten hin, so bieten die allein übrig gebliebenen roten Linien **keinerlei** Auslesematerial, die Art stirbt vielleicht aus. Ganz anders ist der Hergang in einem Bestand eines **allo**gamen Organismus. Ein auch noch so scharfer Selektionsprozeß führt hier im allgemeinen auch nach jahrelanger Wirkung nicht zur völligen Reinzucht, nicht zur Isolierung reiner **homo**zygotischer Rassen. Erinnern Sie sich an den Selektionsversuch mit braunen und gelben Kaninchen, den wir früher (S. 318) besprochen haben. Auch wenn jahrzehntelang alle gelben Tiere vernichtet werden, wenn also ganz scharf auf braune Haarfarbe hin selektiert wird, dann bleiben doch immer noch heterozygotische Tiere übrig; und sollten sich die Bedingungen ändern und nun die gelben Tiere im Vorteil sein, so könnte durch natürliche Selektion aus dem vorher äußerlich nahezu homogenen braunen Kaninchenvolk eine gelbe Rasse hervorgehen. Nur wenn die selektierte Eigenschaft ausschließlich auf rezessiven Faktoren beruht, dann führt auch bei allogamen Organismen ein natürlicher Selektionsprozeß unter Umständen zu einer ganz konstanten Rasse, aber dies ist nur ein sehr seltener Spezialfall.

Beruht die ganze Evolution im wesentlichen auf natürlicher Zuchtwahl, dann sind die sich geschlechtlich und allogam fortpflanzenden Organismen so sehr viel günstiger gestellt, daß hierdurch allein schon die Ausbildung und Erhaltung der Sexualität erklärt sein könnte.

Wir haben eingangs dieser Vorlesung betont, daß die Vererbungsforschung vorläufig den Artbildungstheorien gegenüber nur in einer Art von Kritiker-Stellung sich befindet und selbst wenig zur Lösung

dieser Grundfrage der ganzen Biologie tun kann. Es fehlt vor allem noch immer an dem nötigen zuverlässigen Beobachtungsmaterial für selbständige Schlußfolgerungen.

Gerade für die Artbildungslehre gilt darum heute ganz besonders der Satz, den JOHANNSEN vor einigen Jahren für die Vererbungslehre ausgesprochen hat, und den wir als Schlußsatz und als Programm für die Zukunft hier an das Ende unserer Betrachtungen über dieses Thema stellen wollen:

„Treatment — mathematical, philosophical and fantastical — may be disputable; what we want in much higher degree than commonly admitted — are well analysed pure and clear elementary premises.“

Also: Viel mehr Experimentieren und weniger Theoretisieren ist die Parole für die nächste Zeit!

Vorlesung XVIII

Die Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Medizin, Anthropologie und Rassenhygiene.

In den bisherigen Vorlesungen haben wir die Beispiele für Vererbungserscheinungen aus den allerverschiedensten Organismengruppen entnommen, ich habe auch immer wieder betont, daß die heute erkannten Gesetzmäßigkeiten eine ganz allgemeine Gültigkeit haben. Bei der Vererbung der Rassenunterschiede zweier Schnecken gelten dieselben Gesetze wie bei der Vererbung der Rassenunterschiede bei Käfern und Vögeln und Pflanzen. Genau die gleichen Gesetze gelten auch für den Menschen.

Noch immer ist freilich gerade über Vererbung beim Menschen ganz merkwürdig wenig bekannt, und wenn auch beim Menschen jede Möglichkeit zu experimentieren d. h. jede Möglichkeit zu willkürlicher Paarung fehlt, und wenn auch durch die geringe Zahl der Kinder eine weitere große Schwierigkeit entsteht, so könnten wir dennoch viel weiter sein, als wir heute sind, wenn man nur endlich einmal durch exakte, dem heutigen Stand der Wissenschaft entsprechende Stammbaumaufnahmen einwandsfreies Material sammeln wollte.

Was wir heute als eine Menschenrasse bezeichnen, ist eine sehr gemischt zusammengesetzte „Population“. Wenn wir etwa drei bis vier stark verschiedene, aber miteinander fertile und weiterhin aufmendelnde *Antirrhinum*-Arten zusammenkreuzen und die Bastarde dann

bei völliger Panmixie sich zu einem nach Millionen zählenden Bestand vermehren lassen, in welchem ferner sehr zahlreiche Mutanten auftreten und erhalten bleiben, dann bekommen wir ein *Antirrhinum*-Volk, das vielleicht ungefähr so bunt zusammengesetzt ist wie etwa heute die Bevölkerung des deutschen Reiches. Jedes einzelne Individuum in einer solchen Population ist ein komplizierter Heterozygot und jede sexuelle Fortpflanzung ist eine neue Kreuzung zwischen zwei solchen Heterozygoten. Es ist nicht zu erwarten, daß unter Millionen von Individuen auch nur zwei einander erblich gleich wären.

Ein solcher Heterozygotenbestand bleibt, wie wir S. 312 gehört haben, in seiner charakteristischen Buntscheckigkeit bestehen, so lange kein Selektionsprozeß eingreift.

Eine einigermaßen genaue Bastardanalyse, entsprechend den für *Antirrhinum* und für die Nagetiere in Vorlesung VII mitgeteilten Bastardanalysen, ist für den Menschen dem eben Gesagten entsprechend sehr schwierig und sie ist auch noch längst nicht durchgeführt. Man hat nur begonnen einzelne Unterschiede zwischen zwei Individuen zu studieren und ihre Vererbungsweise zu verfolgen.

Ehe wir auf die Besprechung der auf diesem Wege heute schon erkannten Gesetzmäßigkeiten eingehen, ist es vielleicht gut, kurz auf einen sehr häufig begangenen Fehler hinzuweisen. Es wird so oft vergessen, daß das Aussehen eines Individuums abhängt von zwei Dingen: **1.** von der ererbten Reaktionsweise, der ererbten „Anlage“ und **2.** von der zufälligen Bedingungskonstellation, unter der dieses Individuum sich gerade entwickelt hat. Mit andern Worten: Man darf die weitgehende Modifizierbarkeit aller Organismen nicht vergessen. „Individuelle“ Unterschiede zwischen zwei Menschen beruhen wie bei allen allogamen Organismen (vergl. S. 283) meist gleichzeitig auf ererbten Unterschieden und auf ungleicher Modifizierung.

Wie weit individuelle Unterschiede nur auf ungleicher Modifizierung beruhen können, ist freilich gerade für den Menschen nur sehr schwierig feststellbar, weil es nicht möglich ist, etwa mehrere erblich völlig gleiche Individuen unter stark verschiedenen Bedingungen aufwachsen zu lassen. Erblich gleich sind im allgemeinen beim Menschen nur Individuen, die aus der gleichen befruchteten Eizelle abstammen, d. h. „eineiige“ Zwillinge. Daß, wohl nur durch ungleiche Außeneinflüsse, derartige erblich gleiche Individuen deutlich verschieden sein können, zeigt ein Blick auf Fig. 134 u. 135, in der zwei Paare eineiiger Zwillinge abgebildet sind. Die Zwillingsgeschwister sind, obwohl sie unter sehr gleichartigen Verhältnissen aufgewachsen sind, doch deutlich verschieden.

Man darf also auch beim Menschen nie vergessen, daß immer nur eine gewisse Modifizierbarkeit vererbt wird, oder, um es populär aus-

zudrücken, eine gewisse Anlage. Was aus einem Individuum wird, hängt außer von dieser Anlage auch ab von den Bedingungen, unter denen es aufwächst. Wenn ein Individuum die „Anlage“ zu einem Leistenbruch

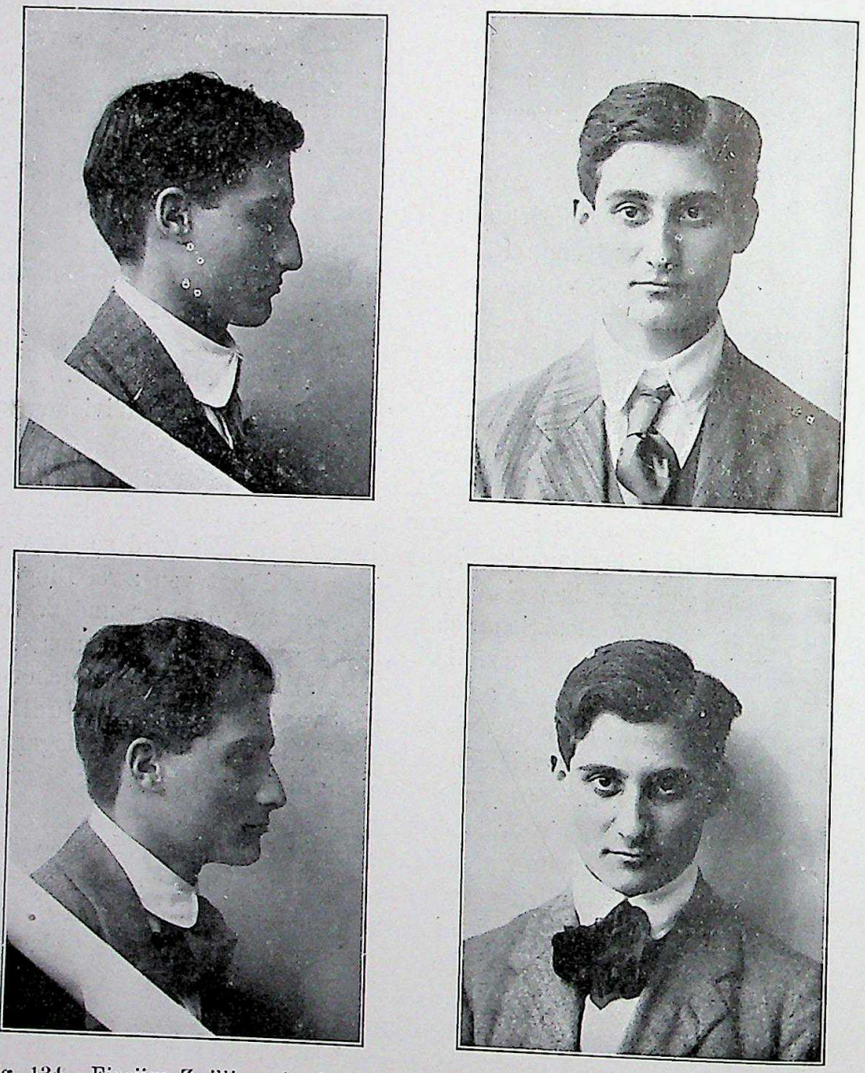


Fig. 134. Eineiige Zwillinge (nach einer von Prof. H. Poll erhaltenen Photographie).

ererbt hat, so kann, wenn dieses Individuum zufällig nie seine Leistengegend einer stärkeren Belastung unterworfen hat, bei ihm kein Leistenbruch auftreten, die „Anlage“ wird es aber trotzdem weiter vererben. Oder ein Individuum, das unter bestimmten schlechten Verhältnissen

aufgewachsen und deshalb zu einem Säufer und Gewohnheitsverbrecher geworden ist, wäre ein ganz brauchbarer Mensch geworden, wenn es in einer anderen Umgebung aufgewachsen wäre.



Fig. 135. Eineiige Zwillinge.

Alle diese, Ihnen jetzt am Schlusse dieser „Vorlesungen“ hoffentlich geläufigen Dinge werden in der medizinischen Vererbungslehre sehr oft nicht bedacht.

Was weiß man nun im einzelnen über die Vererbung individueller Unterschiede beim Menschen.

Am leichtesten einer Analyse zugänglich sind immer Fälle, in denen ein sehr auffälliger Unterschied zwischen zwei gekreuzten Individuen auf nur einem mendelnden Grundunterschied beruht. Erbliche individuelle Unterschiede, die durch mehrere mendelnde Grundunterschiede bedingt werden, sind sehr viel schwieriger einer Erblichkeits-

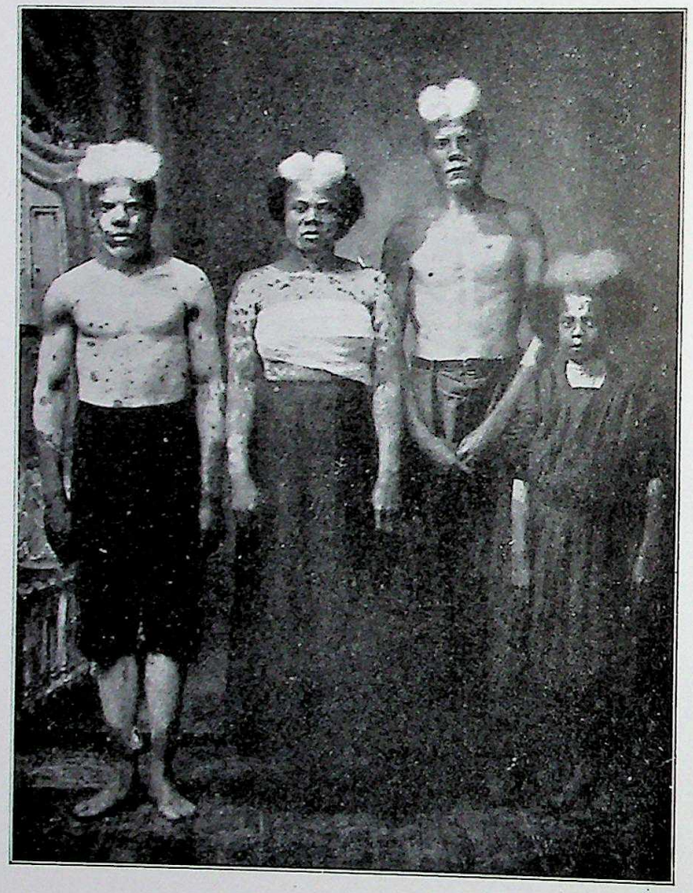


Fig. 136. Eine Familie gescheckter Neger (nach SIMPSON and CASTLE).

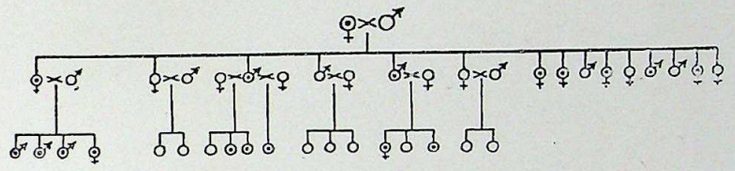
analyse zu unterziehen. Dementsprechend hat man denn auch bisher beim Menschen besonders die Vererbungsweise einer Anzahl solcher nach dem „Ein-Faktor-Schema“ mendelnder Rassenunterschiede untersucht.

Nach diesem einfachen Schema vererbt sich offenbar die Scheckung der in Fig. 136 abgebildeten Neger. Der Stammbaum einer gescheckten Familie, aus der die in Fig. 136 abgebildeten Individuen stammen, ist in Fig. 137 wiedergegeben. Ein Blick zeigt, daß hier die Scheckung als „dominantes Merkmal“ vererbt wird, genau wie die durch den

Faktor K bedingte Scheckung der Kaninchen (S. 117 u. Fig. 26 b). Ähnliche dominante Scheckungen, die einfach mendeln, kommen auch bei Europäern ziemlich häufig vor.

Als ein „rezessives einfach mendelndes Merkmal“ vererbt sich eine gewisse Pigmentlosigkeit, der „Albinismus“ des Menschen, von dem wohl jeder von Ihnen schon einige Fälle gesehen hat.

Alle Individuen, welche einen gewissen „Faktor“, der **A** heißen möge, enthalten, sind gefärbt (im einzelnen je nach ihrer übrigen Formel), dagegen alle **aa**-Individuen sind pigmentlos und rotäugig. **Aa**-Individuen sind gefärbt, und nur wenn zufällig zwei **Aa**-Individuen sich heiraten, entstehen albinotische Kinder (theoretisch $^1/_4$ der Gesamtzahl). Aus der Ehe zweier albinotischer (**aa**-)Individuen gehen nur albinotische Kinder hervor. Die über die Vererbung dieses Albinismus bekannten Tatsachen entsprechen dem allem völlig.



♂♀ gescheckte männliche und weibliche Individuen.
♂♀ ungescheckte „ „ „ „
⊙ ○ gescheckte und ungescheckte Individuen ohne bekanntes Geschlecht.

Fig. 137. Stammbaum einer Familie gescheckter Neger (nach SIMPSON and CASTLE).

Ganz interessant, aber für jeden, der sich an die S. 116 genannten „Faktoren“ der Haarfarbe der Kaninchen erinnert, verständlich ist dabei die Tatsache, daß ein weißer d. h. albinotischer (**aa**-)„Neger“, abgesehen von dem Grundfaktor **A** für Pigmentbildung, alle anderen Faktoren für schwarze Hautfarbe, die **X**, **Y**, **Z** usw. heißen mögen, enthält (als „kryptomere“ Faktoren). Damit stimmt überein, daß, als unangenehme Überraschung für die Betroffenen, aus der Ehe eines solchen „weißen Negers“ (**aaXXYYZZ** . . .) mit einer nicht albinotischen hellhäutigen Europäerin (**AAxxyyzz** . . .) typische dunkelhäutige Mulatten hervorgehen. Dieser Fall entspricht sehr weitgehend der Kreuzung eines „albinotischen“ rotäugigen weißen Kaninchens mit einem blauäugigen weißen (vergl. S. 72 u. 100).

Als ein weiteres Beispiel der Vererbung einer Eigenschaft nach dem Einfaktor-Schema sei die besonders von DRINKWATER untersuchte Brachydaktylie genannt (Fig. 138). Kurzfingerigkeit dominiert hier über Langfingerigkeit.

Weitere Beispiele dieser Art ließen sich heute schon in großer Zahl anführen. Eine große Zahl erblicher Mißbildungen beruht beim Menschen im wesentlichen auf nur einem mendelnden Grundunterschied. So mendeln nach diesem einfachen Schema offenbar gewisse Typen der Pigmentdegeneration der Retina, der Nachtblindheit (Krankheit rezessiv), ferner verschiedene Formen von Linsenkatarrakt, dem grauen Star (Krankheit dominant), manche Formen von Diabetes, der Zuckerkrankheit (Krankheit dominant), manche Psychosen, z. B. gewisse „Dementia praecox"-Formen, gewisse Formen des „manisch-depressiven-Irreseins" (Krankheit rezessiv) usw.

Auch die vielbesprochene Bluter-Krankheit (Haemophilie) wird nach diesem Schema, aber offenbar mit zwei eigentümlichen Komplikationen,



a b

Fig. 138. Röntgenbilder der Hand eines normalfingerigen (a) und eines brachydaktylen (b) Menschen (nach DRINKWATER).

vererbt. Die Haemophilie beruht darauf, daß dem Blute das Gerinnungsvermögen fehlt, und daß deshalb bei solchen „Blutern" schon kleine Wunden zu lebensgefährlichen Blutungen führen können, daß jede größere Wunde unbedingt zum Tode durch Verblutung führt.

Die eigentümliche Vererbung dieser Haemophilie ist an der Hand des in Fig. 139 wiedergegebenen von LOSSEN genau untersuchten Stammbaumes der bekannten Bluterfamilie Mampel leicht zu übersehen: An der Krankheit leiden nur die Männer, vererbt wird die Krankheit aber nur durch die äußerlich völlig gesunden Frauen auf einen Teil ihrer Söhne. Durch Männer dagegen wird die Krankheit nicht vererbt, auch nicht durch kranke Männer.

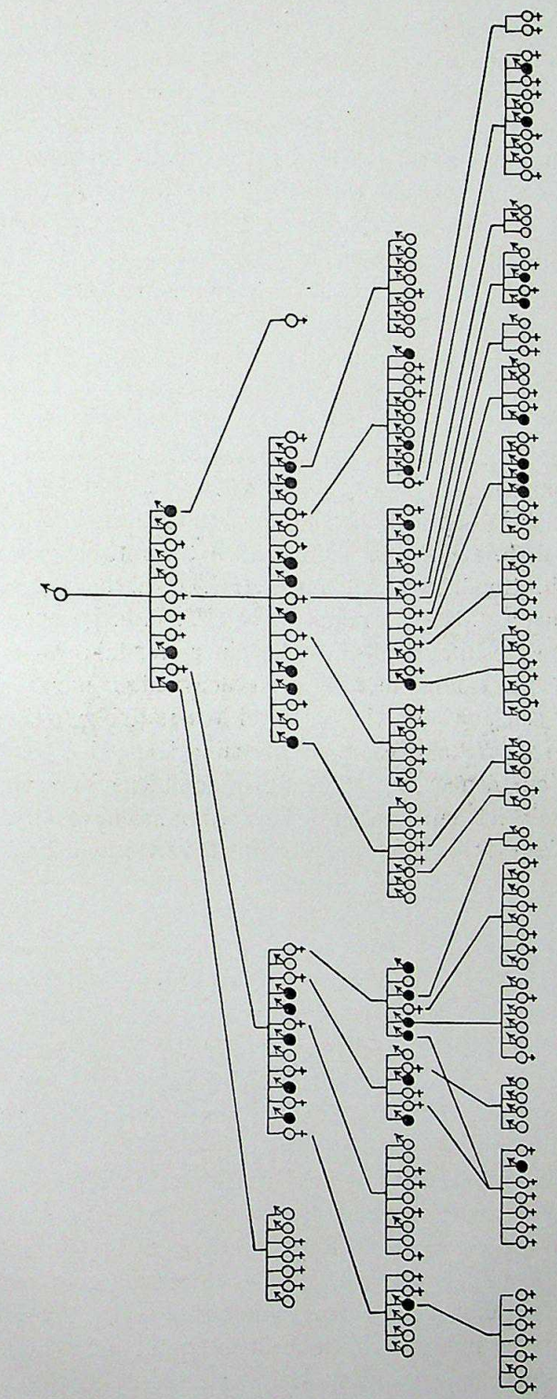


Fig. 139. Stammbaum der Bluterfamilie Mampel (nach LOSSEN). Individuen mit der Bluterkrankheit sind schwarz bezeichnet. Mit einer aus dem Stammbaum ersichtlichen Ausnahme stammen die Ehegatten der hier verzeichneten Personen nicht aus der Familie Mampel. Sie sind alle keine Bluter gewesen und deshalb in den Stammbaum, der Übersichtlichkeit halber nicht eingezeichnet.

Man hat diese Tatsache in der verschiedenartigsten Weise zu deuten versucht (Literatur bei LENZ und BULLOCH and FILDES), so unter anderem auch als einen Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung. Mir scheint vorläufig die einfachste und den sicher festgestellten Tatsachen am besten entsprechende Deutung, die von LENZ zuerst ausgesprochene zu sein, daß **1.** die Haemophilie im männlichen Geschlecht dominiere, im weiblichen rezessiv sei, sowie daß **2.** Spermatozoiden, welche Haemophilie übertragen, nicht lebensfähig seien. Bezeichnen wir Gameten, welche Haemophilie übertragen als **h**, Gameten, welche normale Blutbeschaffenheit übertragen als **H**, dann ist eine Frau von der Formel **Hh** nicht haemophil, aber 50% ihrer Eier übertragen weiterhin die Haemophilie. Dagegen ein Mann von der Formel **Hh** ist ein Bluter, aber da seine **h**-Spermatozoiden nicht lebensfähig sind, produziert er nur Spermatozoiden **H** d. h. überträgt nur normale Blutbeschaffenheit auf seine Nachkommen.

Die Ehe einer **Hh**-Frau (die man als Konduktorin bezeichnet) mit einem normalen, d. h. **HH**-Mann muß danach theoretisch geben: 50% **Hh**-Mädchen d. h. Konduktorinen, 50% **HH**, d. h. normale Mädchen und 50% **Hh**-Knaben d. h. Bluter und 50% **HH**, d. h. gesunde Knaben, Genau das gleiche Resultat muß die Ehe einer Konduktorin mit einem Bluter (**Hh** ♀ × **Hh** ♂) ergeben — weil der Bluter nur **H**-Gameten erzeugt. — Eine solche Ehe zwischen zwei **Hh**-Individuen (Vetter und Kusine) kommt in dem Stammbaum der Familie Mampel (Fig. 139) vor.

Die ganze, auf den ersten Blick unverständliche Vererbungsweise der Bluterkrankheit ist mit diesen beiden Annahmen erklärt. Gegen die in neuester Zeit besonders von MORGAN vertretene Ansicht, daß hier eine einfache geschlechtsbegrenzte Vererbung vorliege — entsprechend unserem *Abraxas*-Beispiel (S. 191) ist vor allem einzuwenden, daß wir keinen absolut sicheren Fall kennen, wo ein Bluter aus der Ehe mit einer Nichtkonduktorin (**HH** ♀) Bluter-Enkel bekommen hätte, was auf Grund der Annahme einer einfachen Geschlechtskoppelung erwartet werden müßte. Die ♂ Bluter der Familie Mampel haben selber keine Bluter in ihrer Nachkommenschaft außer in einem Falle, wo aber die Frau auch aus der Familie Mampel stammte und demnach eine Konduktorin sein konnte.

Sehr wahrscheinlich durch eine Geschlechtskoppelung kompliziert ist dagegen die Vererbung mancher Typen von Farbenblindheit, so der häufigsten Form, der Protanopie (Rotblindheit). Schon im Jahre 1876 war von HORNER auf Grund umfassender Stammbaumaufnahmen für diese Farbenblindheit die folgende Vererbungsregel erkannt worden: „Die weiblichen Mitglieder einer erblich belasteten Familie bleiben frei, während die Söhne von dem Leiden befallen werden. Es haben daher

die Söhne von Töchtern, deren Väter farbenblind sind, die meisten Aussichten, farbenblind zu werden".

Genau nach dem gleichen Schema, nach der gleichen HORNERschen Regel werden auch noch eine ganze Reihe anderer „erblicher" Krankheiten vererbt, so eine eigentümliche angeborene Nachtblindheit (Hemeralopie), von der nach CUTLER in Fig. 140 ein Stammbaum abgebildet ist.

In relativ einfacher Weise werden auch noch zahlreiche andere Mißbildungen vererbt, aber die Vererbung wird unübersichtlich dadurch, daß die Mißbildungen eine große Modifikationsbreite haben. Das gilt z. B. offenbar für gewisse „erbliche Dispositionen" zum Leistenbruch. Vererbt, und zwar anscheinend als dominant vererbt, wird die „Disposition", ob aber ein Individuum den Bruch bekommt, ob die Disposition manifest wird, hängt von vielen Zufälligkeiten ab, zweifellos wird die Disposition etwas auch noch durch einige andere mendelnde

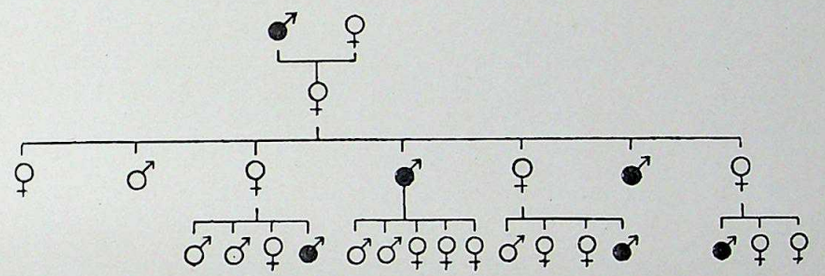


Fig. 140. Stammbaum einer Familie mit angeborener Hemeralopie (Nachtblindheit). Nach CUTLER aus LENZ. Hemeralope Individuen sind schwarz bezeichnet.

Faktoren beeinflußt. Daß in allen solchen Fällen die Vererbung sehr viel schwieriger verfolgbar ist, als wenn die Modifikationsbreite nicht so groß ist, leuchtet wohl ohne weiteres ein. „Anlage" zu gewissen Typen von Fettleibigkeit, zu gewissen Nierenerkrankungen, zu verschiedenen Herzerkrankungen usw. vererbt sich in dieser Weise. Es handelt sich zwar hier sehr häufig um relativ einfache Spaltungen d. h. es spielen wenige mendelnde Faktoren dabei eine ausschlaggebende Rolle, aber die Modifikationsbreite ist groß und deshalb kann ein Individuum, das die „Anlage" ererbt hat und auch weiter vererbt, als extrem nach der einen Richtung hin modifiziert, die Mißbildung selber nicht zeigen.

Es ist im höchsten Grade bedauerlich, daß im allgemeinen unsere Ärzte noch so sehr wenig von den Vererbungsgesetzen wissen, und daß vor allem die junge Generation von Medizinern heute davon auf den Universitäten noch fast nichts lernt. Vor allem für die Diagnosestellung, besonders von Stoffwechselkrankheiten, vieler Herzleiden, sehr vieler Nervenkrankheiten und Psychosen, aber auch sehr oft für die Therapie

wäre eine genauere Kenntnis der Vererbungsgesetze im allgemeinen und der speziellen Vererbungsweise der einzelnen Krankheiten von der größten Wichtigkeit. Was auch in den besten unserer medizinischen Studentenlehrbücher über „Hereditäre Krankheiten“ und unter ähnlichen Rubriken gesagt wird, mutet meist geradezu kläglich an.

Bei der Untersuchung über die Erblichkeit von Mißbildungen u. dergl. beim Menschen spielen heute wegen der eben genannten ungenügenden Vorbildung der meisten Beobachter, allerhand Mißverständnisse eine große Rolle. Neben der genannten starken „Modifizierbarkeit“ auch des Menschen ist eine Hauptquelle von Mißverständnissen die, daß ganz ähnliche Mißbildungen idioplasmatisch in verschiedener Weise bedingt sein können, daß, um es einmal so auszudrücken, eine Eigenschaft in gleicher Weise durch verschiedene Faktoren bedingt sein kann. Man denke daran, daß es weiße Kaninchen gibt, die weiß sind, weil ihnen der Faktor **A** fehlt und andere, die weiß sind, weil der Faktor **X** fehlt. So gibt es offenbar mehrere in ganz verschiedener Weise vererbte Typen von Farbenblindheit, mehrere übrigens auch klinisch und anatomisch etwas verschiedene Typen von Pigmentdegeneration der Retina usw.

Einem an der Hand von Versuchen mit Pflanzen und Tieren geschulten Beobachter wird diese Fehlerquelle nicht gefährlich, aber in der menschlichen Vererbungsliteratur spielt sie eine große Rolle.

Sehr viel weniger als über die Vererbung von einzelnen Mißbildungen, von einzelnen „erblichen Krankheiten“, die im wesentlichen auf nur einem mendelnden Grundunterschied beruhen und darum einfach mendeln, weiß man über die Vererbung von Rassenunterschieden, die stets von zahlreichen Grundunterschieden gleich stark beeinflußt werden.

Der sehr auffällige Unterschied zwischen einem gescheckten Neger und einem normalen Neger beruht nur auf einem idioplasmatischen Unterschied und ist deshalb leicht zu verfolgen, aber schon bei dem Unterschied in der Haarfarbe und der Augenfarbe zwischen einem blonden blauäugigen und einem dunkelhaarigen braunäugigen Menschen spielt meist eine ganze Reihe von Faktoren mit. So wie die Rassenverschiedenheiten in der Haarfärbung der Kaninchen bedingt werden durch eine lange Reihe mendelnder idioplasmatischer Grundunterschiede, die in nur immer wieder anderen Kombinationen den hunderten von leicht unterscheidbaren Farbenrassen (schwarz, blau, braun, wildfarbig, gelb, gelbwildfarbig, schwarzloh usw.) zugrunde liegen, genau so werden auch die Unterschiede in der Haarfarbe, Augenfarbe, Haarform, Nasenform usw. beim Menschen bedingt durch eine relativ kleine Zahl von

Grundunterschieden. Etwas Sicheres weiß man aber über die einzelnen Faktoren noch nicht. Wohl jeder, der auf Grund umfassender Pflanzen- und Tierversuche seinen Blick geschärft hat und mit den Spaltungsgesetzen vertraut ist, sieht, wenn er die Vererbung in seiner eigenen Familie und in anderen bekannten Familien verfolgt, daß z. B. gerade Haar- und Augenfarbe, Nasenform und dergl. meist relativ einfach mendeln, so daß eine ziemlich weitgehende Analyse der Grundunterschiede hier nicht allzuschwer fallen dürfte. Bisher ist aber, wie gesagt, nur wenig über diese Dinge gearbeitet worden.

Rassenunterschiede, die wie die eben zuletzt genannten, wenig durch Ernährungseinflüsse und dergl. modifiziert werden, sind natürlich sehr viel leichter verfolgbar als die Rassenunterschiede, die wie Körperlänge u. a. eine große Modifikationsbreite haben.

Über Haar- und Augenfarbe weiß man z. B., daß braun über blond, dunkeläugig über helläugig „dominiert“ und daß die verschiedenen Abstufungen von braun und blond, von braun- und blauäugig offenbar durch eine Reihe von selbständig mendelnden Faktoren bedingt werden. Für die Haarform läßt sich auf Grund der Beobachtungen von G. und C. Davenport und von E. Fischer sicher sagen, daß schlichtes glattes Haar rezessiv ist gegen kraushaariges, doch liegt keine volle Dominanz vor, die Heterozygoten sind deutlich lockig. Stärkere Grade der Kraushaarigkeit sind dabei wieder dominant über schwächere Grade. Ebenso ist spiralig gedrehtes Haar dominant über schlichtes. Es ist möglich, die Vererbungserscheinungen der Haarform im wesentlichen auf zwei Grundunterschiede zurückzuführen (E. Fischer), die etwa folgendermaßen formuliert werden können:

S ermöglicht spiralige Drehung des Haares,
C ermöglicht wellige Biegung des Haares.

Ein Mensch von der Formel **SSCC** hätte dann engstes Kraushaar, ein Mensch mit der Formel **sscc** hätte schlichtes Haar, und durch die verschiedenen homo- und heterozygotischen Kombinationen wären dann die vielerlei anderen Haarformen gegeben.

Sehr wenig Genaues weiß man auch noch über die Vererbung von Rassenunterschieden bei der Kreuzung sehr stark verschiedener Menschenrassen. Viel untersucht sind vor allem Kreuzungen zwischen Europäern und Negern. Man hat lange geglaubt, daß hierbei — mindestens in der Hautfarbe — konstante, intermediäre Bastarde entstünden. Davon ist nach den neueren genauen Untersuchungen (Literatur bei Eug. Fischer und Davenport) gar keine Rede.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die schwarze Hautfarbe auf einer Reihe von sich summierenden Faktoren beruht, ganz analog den Verhältnissen, die wir bei der roten Kornfarbe des Weizens kennen gelernt

haben (vergl. S. 128). Dementsprechend kommen aus der Ehe zweier F_1-Mulatten gar nicht so sehr selten Kinder, die genau so schwarz sind wie „reinblütige“ Neger, und andere Kinder, die der Hautfarbe nach glatt als Europäer passieren könnten. Damit steht ferner in Einklang, daß häufig aus der Ehe zweier relativ hell gefärbter F_2- oder F_3- usw. Nachkommen von Mulatten Kinder hervorgehen, die viel dunkler sind, als beide Eltern, das ist ein Fall, der völlig der Entstehung von Schlaffrispenhafer aus der Kreuzung zweier Steifrispenhafer (vergl. S. 135) entspricht.

Darauf, daß sehr verschiedene Faktoren hier mitspielen, hat E. Fischer sehr ausdrücklich hingewiesen. Er betont, daß unter Umständen sogar bei der Kreuzung Hottentott × Europäer der hellhäutige Europäer eine Art von Verdunkelungsfaktor mitbringen kann: Hottentotten dunkeln unter dem Einfluß der Sonnenbestrahlung nicht nennenswert nach, während wir bei Europäern dieses „Einbrennen“ oft sehr stark ausgeprägt finden. Es kann dementsprechend in der späteren Nachkommenschaft einer solchen Kreuzung auch die Kombination Hottentottenfarbe + Nachdunkelung verwirklicht werden, d. h. ein Individuum entstehen, welches viel dunkler ist als ein reiner Hottentotte.

Hautfarbe mendelt, wie aus der ganz ausgezeichneten Untersuchung Eug. Fischers über die Rehobother Bastarde und aus zahlreichen neueren amerikanischen Arbeiten hervorgeht, unabhängig von Haarfarbe, Haarform, Gesichtsform usw.

Überhaupt ist es auch hier, wie in allen Kreuzungen zwischen stark verschiedenen Sippen, möglich, einzelne leicht erkennbare Rassenunterschiede herauszugreifen, ihren Erbgang zu verfolgen und so langsam die Bausteine für eine Bastardanalyse zusammenzutragen.

Für anthropologische Studien ist da ein gewaltiges Arbeitsgebiet geöffnet.

Eine genauere Durchforschung der Vererbungsgesetze am Menschen wäre außer für die Medizin und Anthropologie vom größten Interesse auch für die Soziologie und Rassenhygiene. Sehr viele wichtige Fragen, so die der Veränderlichkeit der Rassen, des Emporkommens und Verfallens einzelner Völker werden durch die Vererbungsforschung in ein ganz neues Licht gerückt. Ich kann hier im Rahmen dieser einführenden Vorlesungen nicht viel auf Einzelheiten eingehen, sondern ich will auch hier nur durch ein paar herausgerissene Beispiele zeigen, ein wie ganz neues Licht auf viele alte Probleme fällt.

Wir können, wie schon vorhin betont, mit großer Wahrscheinlichkeit heute damit rechnen, daß, wie bei jeder allogamen Spezies, so auch

beim Menschen die „erbliche Variation“ im wesentlichen auf der bei jedem Sexualakt stattfindenden Neukombination mendelnder Grundunterschiede beruht. Was wir ein „Volk“ heißen, etwa die „Deutschen“, ist, wie schon zu Beginn dieser Vorlesung gesagt wurde, ein buntes mendelndes Gemisch, das entstanden ist aus der Kreuzung einer ganzen Reihe von „Rassen“, die übrigens auch in sich ursprünglich nicht einheitlich waren, aber immerhin relativ einheitlich gegenüber dem Gemische, das heute das deutsche Sprachgebiet bewohnt. Dem verschiedenen Ausgangsmaterial entsprechend, ist das Gemisch in den einzelnen Teilen Deutschlands verschieden zusammengesetzt. Aus diesem Gemisch mendeln unter vielen anderen Kombinationen auch immer wieder einzelne heraus, die einer der ursprünglich verschmolzenen reinen Rassen entsprechen, strichweise sitzen noch relativ einheitliche Bestände zusammen, an anderen Stellen, vor allem in den großen Städten, ist die Mischung sehr viel stärker.

Ein solches mendelndes Gemisch bleibt bei freier Panmixie, wie wir S. 312 gehört haben, in seiner bunten Zusammensetzung konstant, falls kein Selektionsprozeß eingreift. Sowie aber eine Selektion etwa durch Ausscheidung bestimmter herausmendelnder Typen erfolgt, muß sich, wenn auch nur langsam, die durchschnittliche Zusammensetzung ändern (vergl. S. 318).

Es scheint heute so, als ob auf einer solchen Selektionswirkung zum großen Teil der so häufig in der Geschichte beobachtete Rückgang alter Kulturvölker, z. B. der Griechen und Römer beruhe, und es scheint, daß auch in den heutigen Kulturvölkern ein ähnlicher Prozeß in bedrohlichem Umfange einsetzt.

Diese verhängnisvolle Selektionswirkung beruht darauf, daß mit einer gewissen Kulturhöhe immer eine mehr oder weniger starke willkürliche Regelung, d. h. zunächst Einschränkung der Kinderzahl einsetzt, und daß die einzelnen Teile der Bevölkerung diese Einschränkung der Kinderzahl ungleich stark durchführen.

Das sei an ein paar Beispielen klar gemacht. Es ist heute ganz ernsthaft damit zu rechnen, daß in absehbarer Zeit in dem Rassengemisch Mitteleuropas ein Bestandteil, der sich im wesentlichen unvermischt lange gehalten und vermehrt hatte, die Juden[1]), sehr stark zurücktreten wird, weil bei ihm im Gegensatz zu der früher üblichen, vor allem durch religiöse Vorschriften gebotenen großen Kinderzahl heute das Ein-Zwei-Kindersystem so eingebürgert ist, daß ihre Zahl abnimmt. Wenn auch dieser Verlust vorläufig noch durch Zuwanderung von Juden ans dem Osten, wo entsprechend dem tieferen Kulturzustande die Ein-

[1]) Als Rasse, nicht als Konfession betrachtet.

schränkung der Geburtenzahl noch nicht so weit gediehen ist, ausgeglichen wird, so ist dieser Ausgleich nicht mehr lange möglich, weil auch bei den Juden Osteuropas die extreme Einschränkung der Geburtenzahl sich rasch ausbreitet (vergl. hierzu THEILHABER).

Ein ähnlicher Prozeß vollzieht sich in Nordamerika. Die alte Yankee-Bevölkerung, die vorwiegend englischer, deutscher, holländischer, irischer, skandinavischer Abstammung ist, hat heute bereits eine so geringe Kinderzahl, daß sie nicht mehr zunimmt, sondern langsam abnimmt. Den Ersatz liefert die Einwanderung, die heute vorwiegend aus Ost- und Südeuropa erfolgt, also eine völlige Verschiebung der Rassenzusammensetzung in den Vereinigten Staaten bedingen muß.

Ebenso, wie durch Unterfruchtigkeit eines Volkes und Zuwanderung von außen die „Rasse“ verändert wird, ebenso wird sie aber nach dem, was wir in Vorlesung XV gehört haben, auch geändert, wenn in einem Mischvolke — und bunte Mischvölker sind alle heutigen Kulturvölker — einzelne Teile der Bevölkerung sich ungleich vermehren.

Für ein Volk bedrohlich werden die durch ungleiche Fruchtbarkeit seiner Teile bedingten Veränderungen in seiner Zusammensetzung immer nur dann, wenn minderwertige Bevölkerungselemente sich stärker vermehren, als die ihren erblichen Rasseeigenschaften nach hochwertigen Bestandteile des Volkes. Das ist aber in allen Kulturländern der Fall.

So ist heute in Deutschland und in allen Kulturländern die Geburteneinschränkung am weitesten gediehen bei den sozial höher stehenden Schichten, jeder soziale Aufstieg einer Familie vergrößert innerhalb gewisser Grenzen die Gefahr ihres Aussterbens. Wir beobachteten ferner ein starkes Zuströmen der Bevölkerung vom Lande nach den Städten und es sind im allgemeinen gewiß nicht gerade die intellektuell und körperlich höher stehenden Elemente, die auf dem Lande bleiben. In den Städten ist die Beschränkung der Kinderzahl heute sehr viel größer als auf dem Lande, die Städte stellen dadurch geradezu Fallen dar, in denen die besten Elemente gefangen und an einer genügenden Fortpflanzung gehindert werden.

Solange man glaubte, daß ein solcher fortdauernder Ausleseprozeß, der gerade die besten „Varianten“ ausmerzt, die Variationsmöglichkeit des Ausgangsmateriales nicht ändere, konnte man unbesorgt sein, man sah in den sozial tiefer stehenden Schichten und in der Landbevölkerung eine unversiegbare Quelle, aus der immer wieder genügendes Material von führenden Elementen hervorgeht.

Diese Anschauung ist aber unbedingt falsch. Wenn die Variation im wesentlichen auf Neukombination mendelnder Unterschiede beruht, wird eine dauernde Ausmerzung bestimmter Typen, d. h. bestimmter

Kombinationen, sehr rasch zu einer Veränderung in der Zusammensetzung des Ausgangsmateriales führen. Wenn nur einige hundert Jahre lang gerade die besten Elemente aus dem Volk ausgelesen und an der genügenden Fortpflanzung gehindert werden, dann wird das Volk im Durchschnitt rasch schlechter, wird vor allem nicht mehr die zur Erhaltung seiner Kulturstufe nötige Anzahl tüchtiger führender Elemente hervorbringen.

Glücklicherweise geht dieser Ausleseprozeß, wie wir in Vorl. XV S. 321 gehört haben, sehr langsam vor sich, vor allem sind es — man muß wieder sagen glücklicherweise — durchaus nicht bloß die rassenhygienisch betrachtet besten Elemente, die sozial aufsteigen und deshalb aussterben, das Aussterben so mancher typischer Berlin-WW-Familien wird z. B. rassenhygienisch kaum als ein Verlust zu buchen sein! Andererseits steckt auch in unseren sozial tiefer stehenden Volksschichten noch viel Tüchtigkeit, aber die übertriebene Einschränkung der Kinderzahl ist auch noch innerhalb der heute sozial tiefer stehenden Schichten gerade bei den intelligentesten und auch sonst rassenhygienisch besten Familien viel weiter verbreitet als bei den zweifellos minderwertigen Familien. Im großen und ganzen bringt also doch unsere heutige Entwicklung eine solche unerfreuliche Ausscheidung der Besten mit sich.

Ein Volk, in dem ein solcher Prozeß eine lange Reihe von Generationen sich ungestört vollzieht, wird zwar vielleicht seinen Namen und seine Sprache und seine Volkszahl erhalten, an Zahl sogar vielleicht zunehmen, es wird aber dennoch nicht das gleiche „Volk“ bleiben, sondern es wird „verfallen“.

Zu einem sehr großen Teil ist der Verfall der alten Kulturvölker, so der Griechen und Römer, auf ähnliche Vorgänge zurückzuführen. Ein Volk, das seine Fortpflanzung im wesentlichen auf das Proletariat (*proletarius* = Nachkommenschaft erzeugend) im Sinne der römischen Kaiserzeit stützt, und dessen führende Elemente[1]) sich nicht genügend vermehren, muß verfallen, und das besonders rasch, wenn zu der Ausmerzung der besten Elemente innerhalb des Volkes eine starke Zuwanderung von durchschnittlich minderwertigen fremden Rassen erfolgt, wie durch die Sklaven im alten Griechenland und in Rom.

Eine Beachtung aller ähnlichen sich auch bei uns abspielenden Prozesse und, wenn möglich, die Schaffung eines Ausgleiches ist heute eine der wichtigsten innerpolitischen Aufgaben.

---

[1]) Die natürlich keineswegs ohne weiteres die wohlhabenderen zu sein brauchen!

Gegenüber dieser Aufgabe, zu verhindern, daß der eben geschilderte „negative Ausleseprozeß“ weitergeht, müssen alle anderen rassenhygienischen Aufgaben unbedingt zurücktreten.

Man hat, besonders in manchen Staaten Nordamerikas, ja vielfach versucht, die Resultate der Vererbungsforschung rassenhygienisch auch in anderer Weise auszunutzen. So hat man versucht, Individuen, die erblich mißbildet, vor allem mit erblichen Geisteskrankheiten, erblichen verbrecherischen Neigungen und dergl. behaftet sind, von Staats wegen zu kastrieren und so die Fortpflanzung zu verhindern. Ich muß gestehen, ich verspreche mir davon sehr wenig, zunächst, weil die „Modifikationsbreite“ aller dieser Mißbildungen so groß ist, daß längst nicht in allen Individuen, die die erbliche „Anlage“ haben, die betreffende Anlage auch manifest wird. Vor allem aber wird durch die Anwendung derartiger kleiner Mittelchen, die als Gegengewicht gegen unsere weitgehende — vom rassenhygienischen Standpunkt aus vielleicht schon zu weitgehende — Pflege der Krüppel, Geisteskranken und Schwachsinnigen freilich eine gewisse Bedeutung haben, nur zu leicht die Aufmerksamkeit abgelenkt von der großen Gefahr, die der viel ausgiebigere, mit unserer heutigen sozialen Gliederung verbundene „negative“ Selektionsprozeß in sich birgt. Es wäre taktisch besser, sich zunächst auf die Bekämpfung der Hauptgefahr zu beschränken.

Vorlesung XIX

Bedeutung der Vererbungslehre für die Pflanzen- und Tierzüchtung.

Was wir in unseren wissenschaftlichen Vererbungsversuchen beobachten, das hat eine sehr große praktische Bedeutung für die Pflanzen- und Tierzüchtung. Ein Züchter, der über die neu erkannten Vererbungsgesetze unterrichtet ist, wird sehr viel rationeller und viel erfolgreicher arbeiten können, als ein anderer, welcher diese Kenntnis nicht besitzt.

Schon heute ist die praktische Züchtung eine eigene Wissenschaft geworden, welche zu der Vererbungslehre ungefähr die gleichen Beziehungen hat wie die Technologie zu der Chemie. Wir können daher in diesen Vorlesungen nur ganz kurz einige prinzipielle Fragen der Züchtung besprechen. Wer sich eingehend mit der Praxis der Züchtung vertraut machen will, der sei vor allem auf das Lehrbuch der Pflanzenzüchtung von FRUWIRTH und das KRONACHERsche Buch über Tierzüchtung hingewiesen.

Aufgabe der Züchtung — in kürzester Fassung ausgedrückt — ist es, von unseren Kulturpflanzen und Haustieren Rassen zu liefern, die für ihre spezielle Verwendung so gut als möglich geeignet sind, und die ihre für uns vorteilhaften Eigenschaften auch konstant vererben.

Eine gewisse, freilich größtenteils unbewußte Züchtung beginnt wohl immer, wenn überhaupt ein Tier oder eine Pflanze in Kultur genommen wird, aber eine planmäßige Züchtung mit der bewußten Absicht, die Tier- oder die Pflanzenrasse zu verbessern, ist immer nur von Völkern mit höherer Kultur ausgeführt worden. Die Tierzüchtung ist wohl meist auf viel früheren Kulturstufen begonnen worden als die Pflanzenzüchtung. Trotzdem ist heute die Pflanzenzüchtung schon sehr viel mehr auf wissenschaftlichen Grundsätzen aufgebaut als die Tierzüchtung.

Der Grundgedanke einer jeden Züchtung ist es, aus den vielerlei „Variationen“ der zu veredelnden Rasse die geeignetsten auszulesen und möglichst rein und konstant zu züchten. Es wird also immer darauf ankommen, daß man „Variationen“ für die Weiterzucht auswählt, die sich als erblich erweisen. Wir wissen nun aber, daß ein Variieren auf mindestens drei ganz verschiedenen Vorgängen beruht, nämlich auf Modifikationen, Bastardspaltungen und Mutationen. Die Selektion von Modifikation ist erfolglos, also nur mit Selektion von Variationen der beiden letzten Kategorien — Kombinationen und Mutationen — darf man bei einer künstlichen Züchtung arbeiten.

Freilich muß dieser Satz cum grano salis verstanden werden. Zunächst muß bei vegetativer Vermehrung auch innerhalb eines „Klons“ damit gerechnet werden, daß induzierte Modifikationen (vergl. S. 57) mitspielen, so geben „Stecklinge“ von „blühreifen“ und Stecklinge von „nicht blühreifen“ Teilen eines Baumes sehr verschiedene Nachkommenschaft. Manche Selektionserfolge innerhalb eines Klons von Weinreben sind vielleicht so zu deuten.

Sehr zu beachten ist auch, daß zahlreiche Infektionskrankheiten, wahrscheinlich auch manche noch wenig bekannte Stoffwechselkrankheiten bei vegetativer Vermehrung meistens auf die Nachkommen übergehen. Allein aus diesem Grunde schon ist es erforderlich, auch innerhalb eines reinen Klons, von Kartoffeln z. B., immer wieder von neuem eine Auslese der gesündesten Pflanzen zu treffen.

Ferner werden zwar Modifikationen, individuelle Vorteile z. B., welche nur darauf beruhen, daß das betreffende Individuum sich unter besonders günstigen Ernährungsverhältnissen entwickelt hat, nach allem was wir wissen, nicht vererbt, und es wird nicht möglich sein, durch Auslese von solchen Modifikationen irgend eine Rasse zu ändern, aber trotzdem wird man wenn möglich immer nur kräftige, gut ernährte, gesunde Individuen zu Weiterzucht verwenden, schon wegen der zahl-

reicheren Nachkommenschaft. Auch damit, daß mancherlei Außeneinflüsse, welche die Eltern — bei Tieren besonders die Mutter — beeinflussen, auch, wenigstens eine Generation weit, oft noch sehr stark und deutlich „nachwirken“ (Vorlesung IV), wird man bei der Züchtung immer zu rechnen haben. **Weiter** aber auf der Vererbung von Modifikationen, oder wie man meistens sagt, auf der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ in der Züchtungspraxis zu fußen, ist nach dem heutigen Stand unserer Kenntnis durchaus verkehrt.

Von den drei Kategorien von Variationen, die wir unterscheiden, kommen somit nur die Kombinationen und Mutationen als Lieferanten von Auslesematerial in Frage, ferner haben wir bei allen autogamen Pflanzen ein Auslesematerial gegeben in den zahllosen nebeneinander existierenden „Linien“, aus denen sie alle bestehen.

Je nach der Art, wie ein Organismus sich fortpflanzt, muß der Selektionsprozeß ganz verschieden verlaufen, je nachdem nämlich, ob es sich handelt um:

1. immer oder doch fast ausschließlich autogame Organismen, die sich wie die Bohnen, Gerste usw. ganz oder vorwiegend durch Selbstbefruchtung fortpflanzen, oder um:
2. Organismen, die für gewöhnlich nur vegetativ vermehrt werden,
3. allogame Organismen, die sich aber künstlich auch durch Selbstbefruchtung fortpflanzen lassen, oder um:
4. immer allogame Organismen, bei denen wegen der Geschlechtstrennung oder auch wegen Selbststerilität eine Selbstbefruchtung unmöglich ist.

Am einfachsten ist die planmäßige Züchtung bei Gruppe 1 und 2, zu denen eine große Anzahl wichtiger Kulturpflanzen gehören, am schwierigsten ist die Züchtung bei Gruppe 4, zu der alle unsere Haustiere und auch manche Kulturpflanzen z. B. Hanf und andere gehören.

Betrachten wir zunächst den Verlauf der:

1. Züchtung der Organismen der Gruppe 1

Wenn wir hier irgend eine gewöhnliche Kulturrasse etwa bei Bohnen untersuchen, so finden wir, daß sie aus einer großen Anzahl von reinen Linien besteht, deren jede in sich, von einzelnen Mutationen abgesehen, konstant ist (Vorlesung III). Wenn wir uns die Aufgabe stellen, aus einer gewöhnlichen, nicht weiter gereinigten Handelsware eine Sorte zu züchten, die etwa besonders ertragreich ist, besonders reichlich fruchtet, so müssen wir so vorgehen, daß wir eine große Anzahl von Samen aussäen, die Pflanzen unter möglichst gleichen Kulturbedingungen groß ziehen und dann uns diejenigen Bohnenpflanzen markieren, welche die größte Zahl von Hülsen getragen haben. Wir wollen etwa aus einigen 1000 Pflanzen 50 besonders reichfruchtende auswählen und deren Samen getrennt ernten, ferner wollen wir dann weiterhin die Samen von jeder einzelnen von diesen Pflanzen auf ganz getrennten Beeten auspflanzen und bekommen auf diese Weise zahlreiche reine Linien. Wir werden nun finden, daß von diesen reinen Linien einzelne eine durchschnittlich größere Zahl Hülsen tragen, andere eine kleinere, und diejenige von diesen reinen Linien, welche die größte durchschnittliche Hülsenzahl hat, werden wir weiterhin ausschließlich als Saatgut vermehren.

Warum sind wir gerade so vorgegangen? Wir taten das, weil wir wußten, daß die ursprüngliche ungereinigte Handelsware aus einem Gemische von sehr zahlreichen Linien bestand. Wir mußten ferner erwarten, daß diese Linien auch verschieden ertragreich sind. Es kam also nur darauf an, aus diesem großen Gemische diejenige reine Linie herauszuholen, welche die ertragreichste ist. Wenn wir einfach aus einer großen Anzahl von Bohnenpflanzen nur die am reichsten fruchtende Pflanze auswählen, so könnte es möglich sein, daß wir damit auch gleich die ertragreichste Linie isolieren, aber es ist dieser Erfolg keineswegs sicher. Wenn die verschiedenen reinen Linien hinsichtlich ihres Ertragreichtums transgredierend modifizierbar sind — und das ist in praxi immer der Fall — so könnte ja auch zufällig die ertragreichste Bohnenpflanze einer solchen nicht einheitlichen Population nur ein extrem reichfrüchtiges **Individuum** einer im Durchschnitt keineswegs besonders reich fruchtenden **Linie** sein. Um erkennen zu können, welche von den ausgelesenen 50 besonders reich fruchtenden Pflanzen der gesuchten „besten reinen Linie“ angehört, müssen wir deshalb ihre **Nachkommenschaften** vergleichen. Diejenigen von ihnen, welche die durchschnittlich am reichsten fruchtende Nachkommenschaft hat, ist ein Individuum der gesuchten ertragreichsten von allen den vielen Linien, welche in der Ausgangspopulation enthalten waren.

Eine solche Art der Auslese, die im Grunde genommen einfach die Isolierung einer bestimmten schon in der Ausgangspopulation enthaltenen Linie bezweckt, bezeichnet man als **Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft.**

Hat man bei diesen autogamen Pflanzen erst einmal eine reine Linie isoliert, dann wird eine weitere Auslese innerhalb dieser Linie keinen Zweck haben, es sei denn, daß Mutationen auftreten. In praxi wird es sich aber doch auch bei Selbstbefruchtern, bei Bohnen, Weizen usw. empfehlen, bei der Erzeugung des Saatgutes im großen wenigstens

von Zeit zu Zeit immer wieder Individualauslesen anzuwenden. Das ist notwendig, weil schlechtere Mutationen aufgetreten sein können, und vor allem, weil eben auch bei allen diesen Pflanzen doch gelegentlich spontane Kreuzungen mit anderen Rassen vorkommen, die das Saatgut verunreinigen. Ein von Zeit zu Zeit wiederholtes Ausleseverfahren bei Selbstbefruchtern hat den Vorteil, daß wir, um mit den Worten eines unserer besten praktischen Züchter (BESELER) zu sprechen: „den Rückgang der Rasse in ihren wertvollen Eigenschaften verhindern können, indem wir aus der Ernte des Zuchtbeetes und auch des Vermehrungsfeldes alles Minderwertige ausscheiden, unliebsame Variationen[1]), oder Produkte natürlicher Kreuzung, welche uns die ganze Rasse verderben können".

Je bunter ein Ausgangsmaterial zusammengesetzt ist, je „unreiner" es ist, desto größer ist die Aussicht, in ihm eine Linie von gerade der gesuchten Beschaffenheit zu finden. Aus einem gewöhnlichen, rohen Bauernlandweizen lassen sich hunderte von reinen Linien mit sehr verschiedenen Eigenschaften isolieren, aus einem schon ziemlich weitgehend rein gezüchteten Saatmaterial nur viel weniger, aus einer reinen Hochzuchtsorte nur eine einzige. Diese Erkenntnis ist von einer großen praktischen Wichtigkeit. Wir haben in unsern alten „Landsorten" von Weizen, Gerste, Hafer usw. ein großes wertvolles Auslesematerial, einen Vorrat von sehr vielerlei verschiedenen Linien, die später einmal besonders für Kreuzungszüchtungen sehr wertvoll werden können. Alle diese alten Landsorten, d. h. diese bunten „Liniengemische" verschwinden heute in bedrohlicher Weise, an ihrer Stelle werden ertragreichere reine Hochzuchtsorten, d. h. einzelne hochwertige reingezüchtete Linien oder Gemische ganz weniger Linien angebaut.

Es ist eine dringende Aufgabe, die alten Landsorten, die das beste Ausgangsmaterial für weitere Züchtungen abgeben, vor dem drohenden Aussterben zu bewahren.

In Form eines Schemas ist das richtige Selektionsverfahren bei Selbstbefruchtern, d. h. eine Individualauslese mit Beurteilung der Individuen nach der Nachkommenschaft in Fig. 141 dargestellt. Wir haben zunächst oben (1) das bunte Liniengemisch. Daraus suchen wir eine Anzahl dem Zuchtziel am nächsten kommender Pflanzen aus und ziehen von jeder die nächste Generation auf einem gesonderten Beet (2). Die Beete, die im Durchschnitt dem Zuchtziel am nächsten kommen, werden allein erhalten, alle anderen (die in der Figur gestrichenen) werden ausgeschieden. Aus jedem der 3—4 besten Beete wird eine Anzahl Stammpflanzen genommen, und wenn — was meist der Fall sein wird

[1]) Das Wort Variation wird hier von BESELER für die Erscheinung gebraucht, die wir in diesen Vorlesungen als Mutation bezeichnen.

— jeweils die Stammpflanzen aus dem gleichen Beete auch eine untereinander gleichartige Nachkommenschaft (3) ergeben, ist damit gesagt, daß das ganze Beet schon eine reine Linie darstellt, die nun ohne weiteres im großen angebaut und auf ihre Leistungsfähigkeit geprüft werden kann.

Um ein möglichst reichhaltiges Auslesematerial zu gewinnen, empfiehlt es sich nun sehr häufig, mit solchen für gewöhnlich autogamen Pflanzen künstlich Kreuzungen vorzunehmen. Besonders seit wir wissen, daß mindestens die große Mehrzahl aller Rassenunterschiede nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird, werden wir mit großer Aussicht auf Erfolg durch Kreuzung mit nachfolgender Aufspaltung versuchen können, eine gewisse Kombination von Rassenunterschieden,

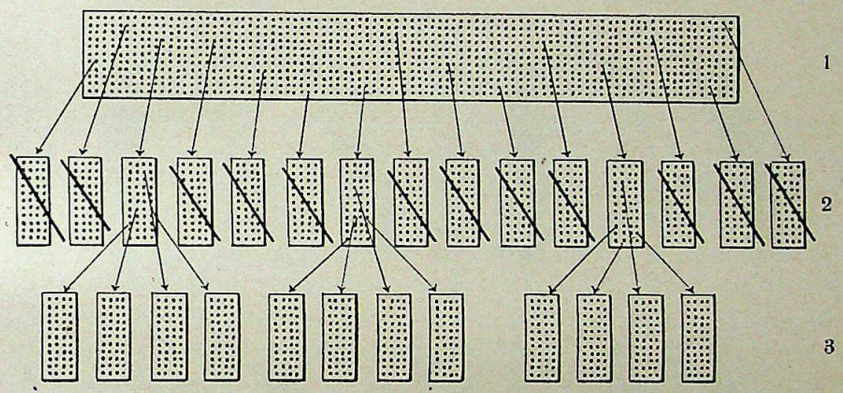


Fig. 141. Schematische Darstellung einer Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft.

die in dem vorhandenen Linienbestand noch nicht verkörpert ist, künstlich zu machen. Das hat E. v. TSCHERMAK schon frühzeitig betont.

Nur um noch einmal daran zu erinnern, eine wie große Zahl von neuen Kombinationen, d. h. neuen erblich konstant züchtbaren Sorten, schon bei Kreuzung zweier Rassen herausmendeln, die nur wenige Grundunterschiede aufweisen, sei auf den in Fig. 142 dargestellten Kreuzungsversuch mit Gerste hingewiesen. Vor allem empfiehlt eine Kreuzung sich dann, wenn wir finden, daß gewisse Sorten eine schätzenswerte Eigenschaft haben, andere Sorten eine andere, wenn es aber gerade erwünscht wäre, eine Sorte mit diesen beiden Eigenschaften zu bekommen. Wie die F_1-Generation einer solchen Kreuzung beschaffen ist, das ist völlig gleichgültig, es kommt nur darauf an, daß recht viele F_1-Pflanzen mit sich selbst bestäubt werden und daß man eine möglichst individuenreiche F_2-Generation bekommt. Mit einer

solchen F_2-Generation als Ausgangsmaterial muß dann eine „Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft“ durchgeführt werden, wie wir sie vorhin besprochen haben. Aber jetzt muß eine solche Individualauslese unter Umständen sehr oft hinter-

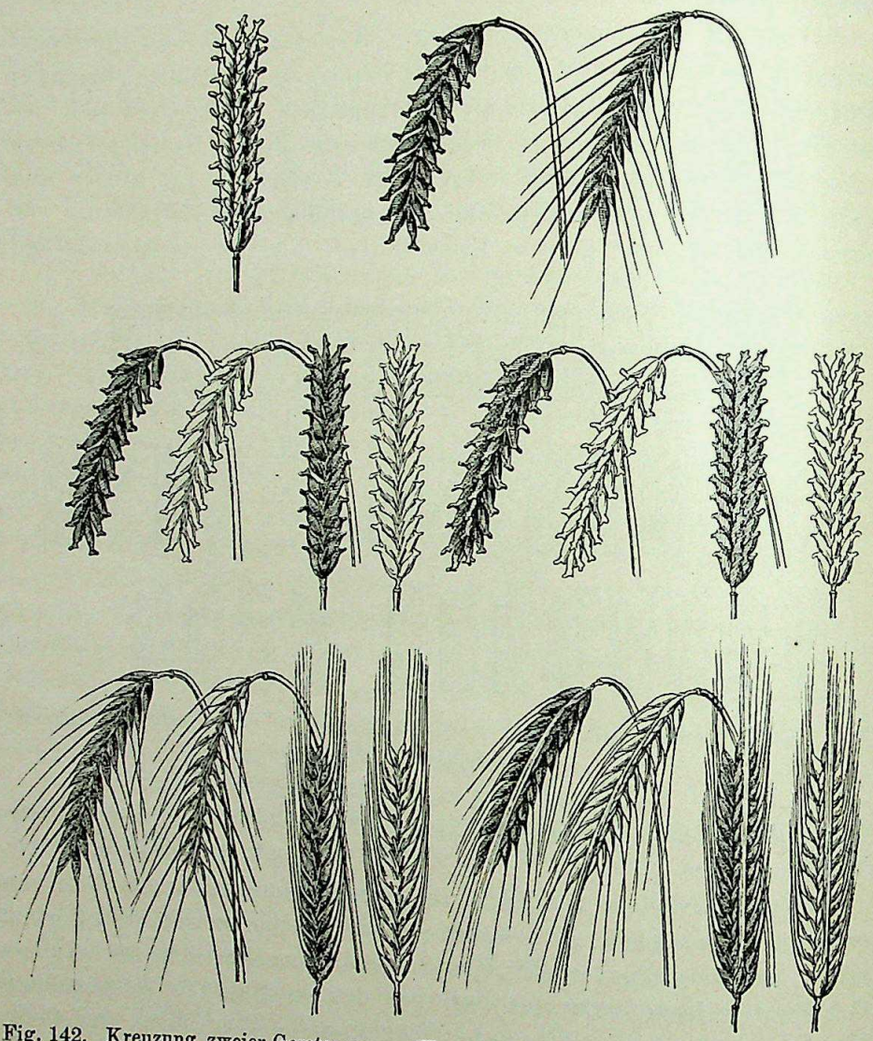


Fig. 142. Kreuzung zweier Gerstenrassen *(Hordeum vulgare)*, die vier mendelnde Unterschiede aufweisen.
Oben in der Mitte der Bastard, seitlich die beiden P_1-Rassen.
Die eine P_1-Rasse (links) ist: aufrecht („erectum“-Gerste); *Kapuzen tragend, vierzeilig, weißspelzig.
Die andere P_1-Rasse (rechts) ist: *hängend („nutans“-Gerste); begrannt, *zweizeilig, *schwarzspelzig.
Die dominante Eigenschaftsausbildung ist mit * bezeichnet.
In der F_2-Generation erfolgt eine entsprechende Spaltung. Dargestellt sind die 16 möglichen homozygotischen Typen.

einander, mehrere Generationen lang, durchgeführt werden. Beruht eine gewünschte Kombination von Eigenschaften nur auf rezessiven Faktoren, dann hat, wie Ihnen eine einfache Überlegung sagen wird, **jedes** Individuum, das diese Eigenschaften aufweist, eine konstante Deszendenz, ist **homo**zygotisch. Beruhen aber die gesuchten Eigenschaften ganz oder teilweise auf dominanten Faktoren, dann wird man erwarten müssen, daß nach einer solchen Kreuzung in F_2 die meisten Individuen mit der gesuchten Kombination noch Heterozygoten sind. Um da Individuen zu erhalten, welche Homozygoten sind, muß man auf gut Glück eine große Zahl von Individuen mit der gesuchten Kombination auswählen, mit sich selbst befruchten und ihre Nachkommenschaften jede getrennt für sich groß ziehen. Tut man dies, so wird man finden, daß ein Teil der ausgewählten Pflanzen wieder heterozygotisch ist, wieder spaltet, aber wenn man mit einigermaßen großen Zahlen arbeitet, wird man bald auch homozygotische Pflanzen finden.

Wenn die gewünschten Eigenschaften von dem Vorhandensein einer größeren Zahl von Faktoren abhängen, dann kann eine Reinzucht sehr viel Mühe machen. Wenn, um einen noch ziemlich einfachen Fall zu wählen, den wir früher eingehend besprochen haben, die rote Kornfarbe des Weizens von drei unabhängig sich äußernden Faktoren **R, S** und **T** abhängig, und es darauf ankommt, eine konstante möglichst dunkelrote Sorte zu erzielen, also eine, welche alle drei Faktoren homozygotisch enthält, so kann es eine sehr große Mühe kosten, diese konstante dunkelrote Sorte aus einer F_2-Generation herauszufinden. Vor allem muß man in solchen Fällen die Nachkommenschaften der einzelnen ausgewählten Pflanzen in ziemlich großen Individuenzahlen — mindestens 100 — ziehen, um ein sicheres Urteil über die Konstanz zu gewinnen.

Meistens hängen nun aber praktisch wichtige Eigenschaften unserer Kulturpflanzen ab von sehr zahlreichen Grundunterschieden zweier gekreuzter Rassen. Wenn es z. B. darauf ankommt, die hohe Ergiebigkeit einer gewissen Weizenlinie zu vereinigen mit der hohen Winterfestigkeit einer anderen, wird es viele Jahre lange Arbeit kosten, bis es gelingt, Individuen mit der gewünschten Kombination zu finden.

Über ganz mustergültig durchgeführte „Kombinationszüchtungen“, dieser Art hat NILSSON-EHLE ausführliche Mitteilungen veröffentlicht.

Wenn es darauf ankommt, aus einer Kreuzung zweier Rassen, die eine sehr große Zahl von verschiedenen Neukombinationen in F_2 ergeben, eine gewünschte Kombination homozygotisch zu erhalten, ist es häufig zweckmäßig, nicht schon in der F_2-Generation mit einer Individualauslese zu beginnen, sondern erst später.

Wir haben früher, S. 311, gehört, daß, wenn man bei autogamen Pflanzen eine Bastardpopulation sich einige Generationen durch Selbstbefruchtung vermehren läßt, daß dann die Zahl der Heterozygoten sehr rasch relativ kleiner wird. Es empfiehlt sich daher, in solchen Fällen von Kreuzung zweier Rassen einer autogamen Spezies wie Weizen, Hafer usw. zunächst die ganze bunte F_2-Generation feldmäßig anzubauen und diesen Anbau 4—5 Jahre fortzusetzen und dann erst aus der so erhaltenen Population, die jetzt großenteils schon aus homozygotischen Typen besteht, die geeignete Kombination durch eine mehrmalige Individualauslese nach dem Schema von Fig. 141 zu isolieren.

Jedenfalls darf man aber nicht glauben, daß eine Kombinationszüchtung eine einfache Sache wäre! Nur systematisches Arbeiten nach streng wissenschaftlichen Prinzipien, und vor allem nur in sehr großem Maßstabe durchgeführte Versuche führen hier zum Ziel.

Sehr viel geringer, als wohl heute von den meisten praktischen Züchtern geglaubt wird, sind die Schwierigkeiten, die aus der sogenannten „Korrelation" zweier Eigenschaften entstehen.

Man spricht in der züchterischen Literatur von Korrelation schon dann, wenn die statistische Untersuchung einer großen Zahl von Sorten ergibt, daß gerade zwei Merkmale immer beisammen sind. Das ist ein Mißbrauch des Wortes, wir dürfen von Korrelation im züchterischen Sinne nur reden, wenn wir sehen, daß zwei oder mehrere Eigenschaften bei Rassenkreuzungen immer zusammen vererbt werden. „Korrelation" wäre auch dann immer noch ein gemeinsamer Ausdruck sowohl dafür, daß zwei oder mehrere Außenmerkmale von einem Grundunterschied beeinflußt werden, sowie dafür, daß infolge von Faktorenkoppelung gewisse Grundunterschiede nicht unabhängig voneinander mendeln.

Eine Korrelation aus der erstgenannten Ursache besteht z. B. zwischen weißer Blütenfarbe und geringer „Wüchsigkeit" bei *Antirrhinum* oder zwischen der Dackelbeinigkeit der Hunde in der hinteren und der vorderen Körperhälfte (man bekommt aus der Kreuzung eines Dackels mit einem langbeinigen Hund in F_2 keine Tiere, die etwa vorne Dackelbeine und hinten lange Beine haben!)

Von allen den vielen Korrelationen der züchterischen Literatur sind aber die wenigsten Korrelationen in diesem Sinne, d. h. die meisten angeblichen Korrelationen können durch Kreuzungen „gebrochen" werden. Aber auch Korrelationen, die darauf beruhen, daß ein Grundunterschied sich in zwei verschiedenen Außeneigenschaften äußert, können sehr häufig gebrochen werden und zwar deshalb, weil eine Außeneigenschaft immer von vielen Grundunterschieden beeinflußt wird und nicht alle

Grundunterschiede, welche z. B. die Blütenfarbe beeinflussen, brauchen gleichzeitig dieselben anderen Eigenschaften beeinflussen. Es würde aber zu weit führen, hier auf diese doch schon allzusehr rein technischen Fragen einzugehen.

2. Züchtungsverfahren bei Organismen, die für gewöhnlich nur vegetativ fortgepflanzt werden

Bei diesen Pflanzen, deren landwirtschaftlich für Deutschland wichtigste die Kartoffel ist, stellt jede Landsorte ein Gemisch von zahlreichen Klonen (Vorlesung I S. 20) dar. Die erste zu lösende züchterische Aufgabe ist bei der Verbesserung einer Landsorte daher immer die, den besten vorhandenen Klon herauszuholen und weiterhin allein an Stelle des Gemisches anzubauen. Diese Isolierung des besten Klons wird, wie im einzelnen wohl nicht begründet zu werden braucht, am sichersten auch nach dem in Fig. 141 dargestellten Schema vorgenommen, d. h. sie verläuft im Prinzip genau so wie eine Linienisolierung aus einem Liniengemisch bei Organismen der Gruppe 1. Nur muß hier, wie schon vorhin betont worden ist, immer damit gerechnet werden, daß allerhand krankhafte Erscheinungen, die eine Staude zeigt, auf ihre vegetative Nachkommenschaft übergehen. Es muß also eine Einzelauslese von völlig gesunden Stauden dauernd, am besten alljährlich, erfolgen.

Hat man erst einmal sich einen erblich einheitlichen Klon — d. h. vegetative Nachkommenschaft eines Ausgangsindividuums isoliert, so bewirkt diese weitere Staudenauslese innerhalb des Klons freilich im allgemeinen keine Verbesserung, sondern hält nur den Klon, die Sorte auf der Höhe. Eine weitere Verbesserung würde nur erfolgen, wenn man gerade zufällig eine Mutation fände, die besser als die Stammrasse wäre. Das kommt gelegentlich vor, ist aber doch recht selten.

Um ein reichhaltiges Ausgangsmaterial für einen solchen Selektionsprozeß zu bekommen, wird es sich also empfehlen, auch Sämlingszuchten zu machen. Man muß dabei im Auge behalten, daß so gut wie jede Kartoffelpflanze bunt heterozygotisch ist. Bei Selbstbefruchtung einer Pflanze und ebenso bei Kreuzung zweier Pflanzen, die zu verschiedenen Klonen gehören, bekommt man eine verwickelte Spaltung unter Umständen in hunderte von verschiedenen Typen. Aus einem Beet von Sämlingspflanzen kann man dann durch einmalige Selektion mit Beurteilung nach der vegetativen Nachkommenschaft den besten Klon isolieren, es ist ja für die Praxis, weil die Kartoffeln nur durch Knollen vermehrt werden, ganz einerlei, ob die Ausgangspflanze eines Klons homo- oder heterozygotisch ist.

Genau entsprechend liegen die Verhältnisse bei den meisten Obstsorten, vor allem auch bei den Weinreben. Was wir eine „Sorte“ heißen, ist, genau besehen, eine einzige, vegetativ durch Pfropfreiser und dergl. vermehrte Pflanze, d. h. ein Klon. Alle Obst-„Sorten“ sind Heterozygoten, spalten bei Fortpflanzung durch Samen entsprechend auf, d. h. sie „arten aus“, wie die Gärtner sagen. Großenteils sind die herausmendelnden Typen minderwertig, aber davon, daß etwa alle schlechter seien als die Mutterpflanze, ist gar keine Rede. Daran, daß gerade auf dem Gebiete der Obst- und Rebenzüchtung durch ein rationelles Arbeiten noch sehr große Fortschritte erzielbar sind, dürfte niemand zweifeln, der über die Fortpflanzungsverhältnisse der Obstsorten und gleichzeitig über die Gesetze der Vererbung einigermaßen unterrichtet ist. Die praktischen Obstzüchter sind heute noch ganz merkwürdig rückständig in dieser Hinsicht. Vor allem in der Gattung *Prunus* (Pflaumen, Zwetschen, Mirabellen usw.) ist auf dem Wege der Kreuzung und nachfolgenden Aufspaltung noch sehr viel zu erreichen.

3. Züchtungsverfahren bei normalerweise allogamen Organismen, die sich aber künstlich durch Selbstbefruchtung fortpflanzen lassen

Wir wissen, daß bei allogamen Organismen die große Mehrzahl aller Individuen mehr oder weniger kompliziert heterozygotisch ist. Im Grunde genommen geht hier deshalb ein jeder Ausleseprozeß unter denselben Bedingungen vor sich, wie eine Auslese bei autogamen Pflanzen **nach einer künstlichen Kreuzung,** die wir eben des nähern besprochen haben. Es kommt darauf an, aus einem Ausgangsbestande ein Individuum herauszufinden, welches in den gewünschten Eigenschaften homozygotisch, d. h. erblich konstant ist.

Man muß, um das zu erreichen, aus einer möglichst großen Zahl von Individuen sich eine Anzahl, etwa 50, herausgreifen, die am besten den gestellten Anforderungen genügen, und muß jede von diesen 50 Pflanzen mit sich selbst bestäuben und von jeder die Nachkommenschaft getrennt großziehen. Hat man Glück, so stellt sich vielleicht schon zufällig eine von diesen Pflanzen als homozygotisch in den gewünschten Eigenschaften heraus, meist wird es aber nicht der Fall sein, und es muß jetzt in der Nachkommenschaft einzelner von diesen 50 Pflanzen eine neue Individualauslese stattfinden. Man wählt aus den 50 Beeten, welche die Nachkommenschaften der ersten ausgewählten 50 Pflanzen enthalten, ein Beet aus, welches besonders zahlreiche Pflanzen mit den gesuchten Eigenschaften und relativ wenig andere enthält, und entnimmt diesem Beet wiederum 50 Individuen mit den gewünschten Eigenschaften, läßt jede von diesen Pflanzen mit sich selbst befruchten

und zieht ihre Nachkommenschaft auf getrennten Beeten groß. Auch von diesen 50 Pflanzen wird die Mehrzahl wohl noch sich als heterozygotisch erweisen, aber wenn man nicht ganz besonders Pech hat, dann werden doch auch einige davon eine konstante Deszendenz ergeben, und damit wird erreicht sein, was sich durch Auslese erreichen läßt.

Auch hier kommt es vor allem darauf an, daß man **Individual-Auslese** treibt und die Individuen nach der Beschaffenheit ihrer **Nachkommenschaft** bewertet.

Vielleicht ist es zweckmäßig, den Verlauf einer solchen Züchtung bei allogamen aber fakultativ autogamen Pflanzen an einem einfachen Beispiele im einzelnen zu besprechen.

Wir hätten z. B. bei Löwenmäulchen eine ganz unreine Rasse, in der Pflanzen mit schwarzroten, roten, fleischfarbigen und weißen Blüten vorkommen. Säen wir Samen, die von einem solchen Beete geerntet sind, aus, so bekommen wir immer wieder ein buntes Gemisch von diesen Blütenfarben. Wir wollen aber eine Rasse haben, welche ganz einheitlich schwarzrote Blüten hat. Wir gehen zu diesem Zwecke so vor, daß wir eine ganze Anzahl, etwa 50 schwarzrote Pflanzen aus einem solchen Beete jede für sich in einen Gazebeutel stecken, damit wir nur Samen aus Selbstbestäubung bekommen, und wir säen die Samen von diesen 50 Pflanzen auf getrennten Beeten aus. Wir werden dann finden, daß fast alle diese Beete neben schwarzroten Pflanzen auch anders gefärbte enthalten. Manche Beete werden enthalten schwarzrote und weiße Pflanzen im ungefähren Verhältnis **3** schwarzrot : **1** weiß, andere werden enthalten schwarzrote, rote und fleischfarbige Pflanzen im Verhältnis **9 : 3 : 4**, wieder andere werden gar alle ursprünglichen Farbenkategorien enthalten, schwarzrote, rote, fleischfarbige und weiße im Verhältnis **27 : 9 : 12 : 16**; aber neben diesen Beeten mit verschiedenerlei Pflanzen werden wir doch wohl auch einige Beete finden, welche nur schwarzrote Pflanzen enthalten, und wir brauchen jetzt nur von diesen schwarzroten Pflanzen aus einem einheitlichen Beete Samen durch Selbstbefruchtung zu gewinnen, um damit ein Saatmaterial zu bekommen, daß weiterhin ganz ausschließlich und rein schwarzrote Pflanzen gibt, wir haben damit dann die gesuchte reine schwarzrote Rasse gezüchtet.

Man kann also hier immer, wenn man nur eine große Zahl — in diesem Falle etwa 50 — Individuen mit dem gewünschten Merkmale herausgreift und ihre Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung untersucht, erreichen, daß mit einer einzigen Auslese, in einer einzigen Generation eine konstante Rasse gewonnen wird. Die Zahl der für ein solches einmaliges Ausleseverfahren zu isolierenden Individuen mit

den gewünschten Eigenschaften hängt ab davon, wie kompliziert die Ausgangspopulation zusammengesetzt ist. In unserem Beispiel könnte man theoretisch erwarten, daß unter 27 schwarzroten Individuen mindestens eines völlig homozygotisch schwarzrot sein muß, weil die Ausgangspopulation offenbar in 3 Erbeinheiten der Farbe heterozygotisch war. Wenn wir 50 schwarzrote Pflanzen herausgreifen, so können wir mit genügender Sicherheit erwarten, daß eine oder einige homozygotische darunter sind. Ist die Ausgangspopulation komplizierter zusammengesetzt, so muß man mit entsprechend größeren Zahlen arbeiten. Es ist noch gut durchführbar, mehrere Hundert Individuen zu isolieren und ihre Nachkommenschaft getrennt zu ziehen.

Sehr oft aber ist es vorteilhafter, die Auslese auf mehrere Generationen zu verteilen. Warum und wann dies vorteilhafter ist, kann auch an diesem einfachen schematischen Beispiele leicht gezeigt werden. Wenn etwa zunächst nur 15 schwarzrote Individuen ausgewählt worden sind, vielleicht weil nicht mehr vorhanden waren, oder aus irgend welchen anderen Gründen, so werden wir wahrscheinlich keine konstant schwarzrote darunter finden, aber wir werden sehen, daß einzelne von diesen 15 spalten in alle ursprünglichen Farbenkategorien, einzelne nur in drei, einzelne vielleicht nur in zwei. Wir werden jetzt nur aus der Nachkommenschaft dieser am wenigsten kompliziert spaltenden Pflanzen wieder eine Anzahl schwarzroter Zuchtpflanzen auswählen, denn hier können wir erwarten, daß schon unter **drei** schwarzroten **eine** homozygotisch schwarzrot sein muß. Wenn wir daher nur etwa 10 Pflanzen hieraus entnehmen, können wir mit genügender Sicherheit darauf rechnen, daß wenigstens eine homozygotische Pflanze dabei ist.

Ist die Ausgangspopulation ganz besonders bunt zusammengesetzt, dann wird man mit einer einmaligen Selektion nur ausnahmsweise schon zum Ziele kommen, man muß dann unter Umständen durch mehrere Generationen eine solche Selektion ausführen, indem man immer nur Pflanzen mit dem gesuchten Eigenschaftskomplex, die möglichst wenig kompliziert aufspalten, zu Stammpflanzen für die weitere Individualauslese macht. Wenn man aber in dieser Weise zielbewußt vorgeht, wird man auch aus den unreinsten Ausgangspopulationen im Verlauf weniger Generationen jede beliebige Kombination von Merkmalen homozygotisch, d. h. konstant herausholen können.

Ganz wesentlich einfacher ist auch hier bei den gewöhnlich allogamen aber fakultativ autogamen Organismen die Züchtung, wenn es sich darum handelt, eine konstante Rasse mit Eigenschaften zu ziehen, die nur auf rezessiven Faktoren beruhen. In dem vorhin besprochenen Beispiel wird **jede** weiße Pflanze der Ausgangspopulation bei Selbstbefruchtung eine konstante weiße Deszendenz ergeben.

Wenn man nach diesem Schema arbeitet, wird man sehr häufig stark unter einer Inzuchtsdegeneration (siehe Vorlesung XVI S. 327) zu leiden haben, man erhält zwar die gewünschte homozygotische Rasse, aber als eine sehr schlechtwüchsige, oft auch mangelhaft fruchtbare Sippe. Damit ist dem Züchter natürlich nicht gedient. Um dieser Inzuchtswirkung zu begegnen, gibt es aber ein sehr einfaches Mittel, man braucht nur mehrere verschiedene homozygotische Sippen mit den gewünschten Eigenschaften sich herauszuzüchten und kreuzt dann zum Schluß diese Sippen untereinander.

Merkwürdigerweise wird vor allem in der Blumen- und Gemüsezucht vielfach noch sehr wenig rationell gearbeitet. Wenn heute ein Blumenzüchter vor die vorhin besprochene Aufgabe gestellt wird, aus einem Gemisch von schwarzroten, roten, fleischfarbigen und weißen Löwenmäulchen eine konstante schwarzrote Sorte zu züchten, was durch eine einmalige Selektion in einem Jahre leicht ausführbar ist, so geht er meist so vor, daß er aus einem Beete mit diesem Gemische alle nicht schwarzroten Pflanzen, bevor sie völlig aufgeblüht sind, ausreißt und so nur von den schwarzroten Pflanzen Samen erntet. Diese Samen werden aber nicht von jeder Pflanze gesondert geerntet und gesondert gesäet, sondern durcheinander. Man erhält auf diese Weise, weil viele schwarzrote Pflanzen Heterozygoten sind, im nächsten Jahre wieder eine Population, die aus allen vier ursprünglichen Farbenkategorien besteht, wenn auch die schwarzroten in der Majorität sind. Auch jetzt werden wieder alle nicht schwarzroten Pflanzen vor der Blütezeit ausgerissen und so setzt man diese Vernichtung aller andersfarbigen Individuen mehrere Jahre hindurch fort. Man bekommt dadurch schließlich nach 3—4 Jahren bestenfalls eine Population, die zum größten Teil aus schwarzroten Pflanzen besteht, aber eine konstante nur aus homozygotisch schwarzroten Individuen bestehende reine Rasse bekommt man auf diese Weise nicht, oder nur vielleicht einmal durch einen günstigen Zufall. Diese Selektion muß deshalb vom Saatzüchter dauernd fortgesetzt werden, damit er ein einigermaßen reines Saatgut verkaufen kann.

Daß diese Züchtungsmethode unnötig viel Zeit und Arbeit kostet und deswegen ganz unwirtschaftlich ist, brauche ich wohl nicht noch weiter darzulegen.

4. Züchtung bei obligat allogamen Organismen

Sehr viel umständlicher ist eine Auslese-Züchtung bei allen Organismen, bei denen man nicht von einem einzigen Individuum aus Selbstbefruchtung Nachkommen bekommen kann, sondern nur durch Paarung

zweier Individuen. So liegen die Verhältnisse bei allen Haustieren und auch bei manchen Kulturpflanzen.

Auch bei diesen Organismen sind fast alle Individuen einer jeden Rasse, die nicht schon sehr weitgehend rein gezüchtet ist, kompliziert heterozygotisch. Auch hier kommt es ganz ausschließlich darauf an, eine Rasse zu gewinnen, welche homozygotisch alle die gewünschten Eigenschaften aufweist, aber hier ist das ungemein schwierig.

Um uns verständlich zu machen, wie viel schwieriger ein rationelles Ausleseverfahren bei Tieren ist, als bei spontan allogamen, aber fakultativ autogamen Pflanzen, wollen wir wieder einen schematischen Versuch besprechen.

Nehmen wir an, wir hätten eine Population — eine unreine Zucht — von schwarzen, braunen, gelben und weißen Kaninchen, und es sei die Aufgabe, eine absolut konstante schwarze Rasse zu züchten. Das Vorkommen der verschiedenen Farbenkategorien sagt uns, daß auch hier drei Erbeinheiten heterozygotisch vorhanden sind (vergl. S. 116). Wir können demnach, wie in dem vorhin besprochenen *Antirrhinum*-Beispiel (S. 375) auch hier erwarten, daß unter je 27 schwarzen Tieren wenigstens ein homozygotisch schwarzes sein wird. Weiterhin ergibt sich aber eine Schwierigkeit dadurch, daß man Nachkommenschaft nur durch Paarung von je zwei Tieren bekommen kann, und wenn auf 27 schwarze Tiere nur ein homozygotisch schwarzes kommt, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß von einem herausgegriffenen schwarzen Pärchen **beide** Tiere homozygotisch schwarz sind, sehr gering. Unter 729 ($= 27^2$) herausgegriffenen Pärchen wird nur ein einziges aus zwei homozygotischen Tieren bestehen. Während man bei einer genau ebenso komplizierten Ausgangspopulation von fakultativ autogamen Organismen unter 27 isolierten Zuchtindividuen ein homozygotisches erwarten kann, müßte man bei obligat allogamen Organismen 729 Pärchen isolieren, um die gleiche Wahrscheinlichkeit für eine Isolierung einer reinen Rasse durch eine einmalige Selektion zu haben.

Da bei Züchtungsaufgaben die Ausgangspopulationen meist noch sehr viel komplizierter zusammengesetzt sind, ergibt es sich ohne weiteres, daß man bei obligater Fremdbefruchtung fast nie durch eine einmalige Selektion etwas erreichen wird, auch nicht wenn man mit einer sehr großen Individuenzahl arbeitet.

Der Erfolg einer einmaligen Selektion wird aber auch noch durch andere Ursachen illusorisch gemacht. Wenn nämlich, um wieder in unserm Kaninchen-Beispiel zu bleiben, auch eines der ausgesuchten Pärchen eine einheitlich schwarze Deszendenz ergibt, so ist damit noch nicht gesagt, daß beide Elterntiere homozygotisch schwarz sind, denn **nur** schwarze Kinder werden wir auch bei allen den Pärchen

erwarten müssen, von welchen wenigstens das **eine** Tier homozygotisch schwarz ist.

Wenn man in einem solchen Falle meint, man hätte eine völlig schwarze Familie und wenn man deswegen durch Inzucht diese Familie weiter vermehrt, so wird man in der nächsten Generation unter Umständen doch wieder schwarze, braune, gelbe und weiße Tiere herausmendeln sehen. Mit einer Selektion von Pärchen wird man demnach sehr wenig Freude erleben.

Nun gibt es aber einen ganz sicheren Weg um zu prüfen, ob ein bestimmtes Tier homo- oder heterozygotisch schwarz ist, man braucht nämlich nur das zu untersuchende schwarze Tier mit einem braunen, mit einem gelben und mit einem weißen zu paaren. Um festzustellen, ob ein schwarzes Männchen homozygotisch schwarz ist, läßt man es je ein braunes, gelbes und weißes Weibchen begatten; gibt es mit allen dreien nur schwarze Kinder, so ist es homozygotisch schwarz. Kennt man die „Formel“ einiger Tiere schon, dann genügt eine Kreuzung mit einem solchen „Reagenz“-Tier, um die Formel des zu prüfenden Tieres zu finden. Die gleiche Probe kann man auch mit einem Weibchen machen. Man kann auf diesem Wege, indem man eine große Zahl Männchen und eine große Zahl Weibchen prüft, homozygotische Männchen und homozygotische Weibchen finden, und braucht jetzt nur diese beiden zu paaren, um eine sofort konstante Rasse zu bekommen.

Ein solches Verfahren kostet aber eine sehr große Anzahl Tiere und sehr viel Zeit. Man kann in dieser Weise, die zweifellos die rationellste ist, nur arbeiten, wenn man sehr viele Tiere gleichzeitig zur Verfügung hat.

Worauf es aber auch hier unter allen Umständen ankommt, das ist, daß man seine Zuchttiere nicht auf Grund ihres **Aussehens,** sondern nur auf Grund ihrer **Nachkommenschaft** auswählt.

Wenn die Ausgangspopulation sehr unrein, sehr kompliziert zusammengesetzt war, dann wird es auch hier meist nicht gelingen, sofort ganz homozygotische Zuchttiere zu finden. Auch hier muß dann so vorgegangen werden, daß man die am wenigsten heterozygotischen unter den untersuchten Tieren als Zuchttiere verwendet, und so durch konsequentes Arbeiten während mehrerer Generationen schließlich zu rein homozygotischen Tieren zu gelangen sucht.

Sehr leicht ist es auch hier wieder, eine Rasse mit bestimmten Eigenschaften rein zu züchten, wenn die Eigenschaften nur auf dem Fehlen von Faktoren beruhen. **Jedes** weiße Kaninchen aus der Ausgangspopulation des eben besprochenen Versuches hat eine konstante weiße Nachkommenschaft.

Eine Kreuzungszüchtung ist bei den Tieren in allen Fällen angezeigt, wo erwünschte Eigenschaften auf zwei Rassen verteilt sind, wo es darauf ankommt, diese Eigenschaften in einer Rasse zu vereinigen. Da so gut wie alle, bisher bei den Haustieren untersuchten Rassenunterschiede „mendeln", ist eine Kombinationszüchtung auch hier möglich. Wie vorgegangen werden muß, ist für jeden mit den Spaltungsgesetzen vertrauten Züchter selbstverständlich, ich brauche hier wohl nicht im einzelnen darauf einzugehen. Bedauerlicherweise arbeiten aber die wenigsten Tierzüchter nach den Prinzipien, die sich aus der Vererbungswissenschaft ergeben, oder sie tun es nur ganz unbewußt. Daß man Bastarde aufmendeln lassen muß, um eine gewünschte Kombination von Eigenschaften zu schaffen, daß es höchst einerlei ist, wie die F_1-Tiere selbst aussehen, daß man F_2 im großen Maßstabe durch Paarung der F_2-Tiere ziehen muß und tausend ähnliche Dinge, die eigentlich selbstverständlich sind, das alles wird kaum von einem praktischen Tierzüchter bewußt, von manchen Tierzüchtern — und gerade den erfolgreichsten! — freilich quasi gefühlsmäßig berücksichtigt.

Auch bei der Züchtung von Tieren, die wie die Kaninchen z. B. durch ihre starke Vermehrungsfähigkeit ohne weiteres eine ganz regelrechte Kombinationszüchtung ermöglichen würden, und wo auch auf diesem Wege eine ganze Anzahl lohnender Aufgaben zu lösen wären, wird meist noch in ganz unglaublich rückständiger Weise gearbeitet[1]).

Daß die Tierzüchter so wenig von Vererbungswissenschaft wissen wollen, ist allerdings teilweise entschuldbar. Gerade die Rassenunterschiede, auf die es dem Praktiker ankommt, beruhen auf sehr vielen Faktoren, die Spaltung ist eine ungemein komplizierte.

Eigenschaften, wie etwa die Milchergiebigkeit der Kühe oder die Wollbeschaffenheit der Schafe, hängen ganz bestimmt ab von einer sehr großen Zahl von Erbfaktoren. Die Unterschiede zwischen der Wolle eines lang- und grobwolligen Leicester-Schafes und eines hochgezüchteten Merino-Schafes sind z. B. sicher durch sehr viele Faktoren bedingt, das folgt schon daraus, daß zwischen diesen beiden extremen Typen eine lange Reihe von Zwischenstufen vorkommen, die alle als erblich gefestigte Rassen züchtbar sind. Bei Kreuzungen zwischen den beiden extremen Rassen muß also die Vererbung ungefähr nach dem Schema vor sich gehen, das wir früher (S. 143) für die Kreuzung zwischen kurz- und langohrigen Kaninchen kennen gelernt haben: F_2 wird im großen und ganzen wieder so wie F_1 aussehen. Rein praktisch gesehen sind derartige Rassenbastarde sehr weitgehend „konstant". Zeigt

[1]) Z. B. eine von der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde noch kürzlich verbreitete Flugschrift über Kaninchenzüchtung könnte vor 20 Jahren gut gewesen sein heute ist sie einfach schädlich.

sich also bei einer derartigen Kreuzung, daß schon der Typ der F_1-Tiere eine Verbesserung bedeutet, so kann man in diesem Falle einfach durch Ausscheidung der in F_2, F_3 usw. vorkommenden stärker abweichenden Tiere sich eine Zucht herstellen, die, praktisch genommen, in allen weiteren Generationen der F_1-Generation gleich ist.

Je mehr Faktoren einem Unterschiede zwischen zwei Rassen zugrunde liegen, desto weniger wird man in F_2 von einer Spaltung erkennen können. Wenn also die Tierzüchter so ganz allgemein die Ansicht verfechten, daß durch Rassenkreuzung mehr oder weniger intermediäre, bei Inzucht konstante Bastarde entstehen, wenn sie heute noch immer von Halbblut, Dreiviertelblut usw. reden, so ist das zwar in gewissem Sinne erklärlich und vom Standpunkte des Praktikers aus auch teilweise berechtigt, aber trotz alledem falsch.

Eine wirklich rationelle Züchtung ist bei der großen Mehrzahl unserer Haustiere und Kulturpflanzen deswegen sehr schwierig, weil wir nur äußerst wenig über die den Rassenunterschieden zugrunde liegenden „Grundunterschiede" unterrichtet sind. Wenn man eine Pflanze so genau kennt, wie ich *Antirrhinum majus* und einige nächstverwandte Arten kenne, dann ist es nicht allzu schwer, für irgend eine beliebige Züchtungsaufgabe, etwa Herstellung einer bestimmten Wuchsform mit Blüten von ganz bestimmter Form, Farbe und Größe usw. anzugeben, ob sie überhaupt lösbar ist und — wenn ja — in welcher Zeit und auf welchem Wege sie am einfachsten gelöst werden kann. Von unseren Kulturpflanzen ist noch keine so weitgehend analysiert, aber es ist wohl nur eine Frage der Zeit, daß Erbsen, Weizen, Gerste und andere Pflanzen noch sehr viel besser bekannt sein werden, es wird jetzt an der Analyse dieser Arten von zahlreichen Forschern sehr eifrig gearbeitet. Eine genaue und gründliche hybridologische Analyse wird immer die Basis bleiben für eine erfolgreiche Weiterzüchtung. Noch weniger kennt man in dieser Hinsicht unsere Haustiere.

Daß unsere Kulturpflanzen und Haustiere ganz systematisch durchgearbeitet, genau analysiert werden, das ist die wichtigste Aufgabe der „angewandten" Vererbungslehre, eine Aufgabe freilich, die nur gelöst werden kann in zweckentsprechenden staatlichen Instituten. Die eigentliche Züchtung selbst wird wohl immer die Aufgabe der Berufszüchter bleiben. Gerade so wie unsere chemischen Institute die wissenschaftlichen Grundlagen liefern, auf denen die chemischen Fabriken weiter arbeiten, gerade so muß sich auch das Verhältnis zwischen den Instituten für Vererbungslehre und den praktischen Züchtern gestalten.

Literatur

I. Allgemeines

In den letzten Jahren hat die Zahl der wissenschaftlichen Arbeiten über alle Fragen, die in diesen Vorlesungen besprochen werden, einen ganz unübersehbaren Umfang angenommen. Allein aus diesem Grunde ist es für den Anfänger sehr schwer, sich zurechtzufinden. Dazu kommt noch, daß auch über so viele grundsätzliche Fragen noch ein wilder Streit der Meinungen tobt. Schon um über diese grundsätzlichen Meinungsverschiedenheiten einen Überblick zu bekommen, muß jeder Anfänger, der tiefer in diese Dinge eindringen will, oder der selber wissenschaftlich arbeiten möchte, zunächst auch andere Lehrbücher vornehmen. Abgesehen davon, daß jedes Lehrbuch der Vererbungslehre die eine oder die andere Frage besonders gründlich und sachkundig behandelt, vertritt auch jedes immer wieder eine etwas andere Gesamtauffassung. Die wichtigsten anderweitigen Lehrbücher sind:

Deutsch:

Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig (Engelmann) 1913.

Haecker. Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig (Vieweg) 1913.

Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena (Fischer) 1913.

Lang. Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena (Fischer) 1914.

Plate. Vererbungslehre. Leipzig (Engelmann) 1913.

— Selektionsprozeß und Probleme der Artbildung. 4. Aufl. Leipzig (Engelmann) 1913.

Ziegler. Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie. Jena (Fischer) 1918.

Englisch und amerikanisch:

Bateson. Mendels Principles of Heredity 3 d. impression. Cambridge (University Press) 1913.

Castle. Heredity in Relation to Evolution and Animal Breeding. New York 1911.

Darbishire. Breeding and the Mendelian Discovery. London (Cassell and Cie.) 1911.

Walter. Genetics. An Introduction to the Study of Heredity. New York (Mac Millan) 1913.

Einzelarbeiten sind vor allem in den nachstehenden Fachzeitschriften veröffentlicht:

Deutsch:

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Berlin u. Leipzig. Borntraeger.

(Bringt laufend Literaturlisten über alle Neuerscheinungen auf dem Gebiete der Vererbungslehre.)

Bibliotheka Genetica. Berlin u. Leipzig (Borntraeger).

Englisch:

The Journal of Genetics. Cambridge (University Press).

Amerikanisch:

Genetics. A Periodical Record of Investigations Bearing on Heredity and Variation. Princeton U. S. A. (Princeton University Press).

Holländisch:

Genetica. Nederlandsch Tijdschrift voor Erfelijkheids- en Afstammingsleer. s'Gravenhage (M. Nijhoff).

Außer in diesen besonderen Fachzeitschriften sind in unser Gebiet einschlagende Abhandlungen in größerer Zahl in den folgenden Zeitschriften zu finden:

Deutsch:

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen.
Archiv für mikroskopische Anatomie. Abt. II.
Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie.
Archiv für Zellforschung.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft.
Biologisches Centralblatt.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.
Zeitschrift für Botanik.
Zeitschrift für Pflanzenzüchtung.
Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere.

Englisch:

Annals of Botany.
The Quarterly Journal of Microscopical Science.

Amerikanisch:

The American Naturalist.
The Botanical Gazette.
The Journal of Experimental Zoology.
Science.

Französisch:

Archives de Zoologie expérimentale et générale.
Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique.

II. Besondere Literaturhinweise

Vorlesung I—IV

a) Den Anstoß zu dem großen Aufschwung der Vererbungswissenschaft gaben die Arbeiten:

Mendel, Gregor. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandl. d. Naturf.-Vereins in Brünn, **10**, 1865. (Abgedruckt in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 121.)

Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig (Veit), 1901—03.

Correns, C. G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Botan. Gesellschaft, **18**, 1900, S. 158.

Tschermak, E. v. Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zschr. f. d. landwirtsch. Versuchswesen in Österreich, **3**, 1900.
Vries, H. de. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **18**, 1900, S. 83.

Das Zitat von Punnett stammt aus:
Punnett, R. C. Mendelism 2 d. Edit. Cambridge 1907.

---

b) Im Text genannte Abhandlungen:

Babák, Edward. Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. A. f. Entwmech., **21**, 1906, S. 611.
Blaringhem, L. Les transformations brusques des êtres vivants. Paris (Flammarion) 1911.
— Mutation et traumatismes. Etude sur l'évolution des formes végétales. Paris 1908, 8°, S. 248.
Bonnier, C. Recherches expérimentales sur l'adaption des plantes au climat alpin. Ann. d. science nat. Botanique, Ser. 7, T. 20, 1895.
— Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue gén. de Botan., **7**, 1896.
Detto, C. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem usw., Jena 1904.
Dorfmeister, G. Über Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark, 1863/64.
— Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda, 1864.
— Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Ebenda, 1879.
East, E. M. The Transmission of Variations in the Potato in asexual reproduction. Connect. Agric. Expt. Station Report, 1909—1910, S. 120.
Ehrlich, P. Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Ztschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten, **12**, 1892, S. 183.
Ehrlich, P. und **Gonder, S.** Chemotherapie. In Kolle-Wassermanns Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, 2. Aufl., **3**. Bd., Jena (Fischer) 1913.
Engelmann, Th. W. Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillarien. Nach Versuchen von N. Gaidukov. Verhandl. physiol. Gesellsch., Berlin 1902/03.
Federley, H. Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschrift für Palmèn, Helsingfors 1905.
Fischer, E. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, **6**, 1901, S. 49—51, 363—381.
— Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, **4**, 1907, S. 761—792.
Fruwirth, C. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zschr. f. Pflanzenzüchtung, **3**, 1916, S. 173, 395, 413.
Galton, Francis. Natural Inheritance, London, Macmillan 1889.
Gates, R. R. An Onagraceous Stem without Internodes. New Phytolog., 11, 1912, S. 50.
Hagedoorn, A. L. and **A. C.** Studies on variation and selection. Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, **11**, 1914, S. 145.
Jennings, H. S. Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. 1. Journ. expt. Zoology, **5**, 1908, S. 577—632.

Jennings, H. S. Heredity and Variation in the simplest Organisms. American Naturalist, **43**, 1909, S. 322—337.
— Heredity, variation and evolution in Protozoa II. Heredity and variation of size and form in Paramaecium, with studies of growth, environmental action and selection. Proc. American Philos. Soc., **47**, 1908, S. 393—546.
— Experimental evidence on the effectiveness of selection. American Naturalist, **44**, 1910, S. 136—145.
Johannsen, W. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903 (Fischer).
Jollos, V. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Centralbl., **33**, 1913, S. 222.
— Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre **12**, 1914, S. 14.
Jordan, A. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Bull. Ass franç. Avanc. des Sciences, Lyon 1873.
Kammerer, Paul. Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 1. u. 2. Mitt.: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. A. f. Entwm., **25**, 1907.
— Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 3. Mitt.: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstreticans. A. f. Entwm. **28**, 1909, S. 447—545.
— Vererbung erzwungener Farbveränderungen. 4. Mitt.: Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Arch. f. Entwicklungsmech., **36**, 1913, S. 1.
— Vererbung erzwungener Formänderung. I. Mitt.: Die Brunstschwiele des Alytes-Männchen aus „Wassereiern". (Zugleich: Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, V. Mitteilung.) Arch. Entwicklungsmech. d. Org., **45**, 1919, S. 323.
Klebahn, H. Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin 1904.
Klebs, G. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
— Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., **24**, 1904, S. 257.
— Über Blütenvariationen. Jahrb. f. wiss. Bot., **42**, 1905.
— Studien über Variation. Archiv f. Entwicklungsmechanik, **24**, 1907, S. 29.
— Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitz.-Ber d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., 1909.
Lehmann, E. Über Zwischenrassen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 145.
Mathuse, O. Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Beihefte z. Botan. Centralbl., 1. Abt., **20**, 1906, S. 174.
Mayenburg, O. H. v. Lösungskonzentration und Turgorregulation bei Schimmelpilzen. Jahrbücher f. wiss. Botanik, **36**, 1909.
Nägeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
Nordhausen, M. Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **21**, 1903, S. 30.
Pearl, R. The Mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl. Am. Natural., **46**, 1912, S. 697.
— Inheritance of fecundity in the domestic fowl. Americ. Natural., **45**, 1911, S. 321.
— The Mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. Journ. Expt. Zoology **13**, 1912, S. 153.

Pearl, Raymond and **Surface Frank, M.** Is there a cumulative Effect of Selection? Zschr. Abst. u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 257–275.

Pulst, C. Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. Pringsh. Jahrb. wissensch. Botan., **37**, 1902, S. 205.

Przibram, H. Versuche an Hitzeratten. Verhandlungen d. Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Versammlung Salzburg 1909.

Reichenbach, H. Die Vererbung erworbener Eigenschaften bei einzelligen Lebewesen. Arch. f. soziale Hygiene, **8**, 1913, S. 323.

Schindler, B. Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zschr. f. Botanik, **5**, 1913, S. 497.

Schübeler, F. C. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873.

— Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften". Leipzig (Engelmann) 1912.

Shull, G. H. „Genotypes", „Biotypes", „Pure Lines" and „Clones". Science, N. S., **35**, 1912.

Standfuß, M. Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Insektenbörse, **11**, 1894.

— Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomologische Zeitschrift 1895.

— Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler. 2. Aufl. S. 392. Jena (Fischer) 1896.

— Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamte Naturwissenschaft, **36**, 1898, S. 1—40.

— Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente. Insektenbörse, **19**, 1902, S. 163.

— Die Resultate 30jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. schweiz. naturforsch. Gesellsch., Luzern, 88, 1906.

Stockard, Ch. R. The effect on the Offspring of Intoxicating the Male Parent and the Transmission of the Defects to subsequent Generations. American Naturalist, **47**, 1913, S. 641—682.

— Injuries to Germ Cells. The Journal of Heredity, **5**, 1914, S. 58.

— A further Analysis of the Hereditary Transmission of Degeneracy and Deformities by the Descendants of alcoholiced Mammals. The Americ. Natural., **50**, 1916.

Stockard, C. R. and **M. Craig, D.** An experimental study of the influence of alcohol on the germ cells and the developing embryos of Mammals. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, **35**, 1913.

Sumner, Francis, B. Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of exp. Zool., **7**, 1909, S. 97—155.

— The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications Amer. Nat., **44**, 1910, S. 5–18.

— An experimental study of somatic modifications and their reappearance in the offspring. Arch. f. Entwicklungsmech., **30**, II, 1910, S. 317.

Tammes, T. Ein Beitrag zur Kenntnis von Trifolium pratense quinquefolium de Vries. Bot. Ztg., **62**, 1904, S. 211.

Tower, W. L. An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution of Washington, Publ. No. 48, 1906, 320 S.

Vogler, P. Versuche über Selektion und Vererbung bei vegetativer Vermehrung von *Allium sativum*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre, **11**, 1914, S. 192.

Vries, H. de. Die Mutationstheorie. 2 Bände. Leipzig 1901—03. Veit u. Co.

Weismann, August. Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zoologische Jahrbücher, Abteil. für Syst., 8, 1895.

Wille, A. Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Zentralblatt, **25**, 1905, S. 561.

Wolf, Franz. Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei Bacillus prodigiosus und anderen Schizophyten. Zschr. Abst. u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 90—132.

Woltereck, R. Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1908, S. 234—239.

— Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1909, S. 110—172.

— Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Intern. Revue der ges. Hydrobiologie u. Hydrographie, **4**, 1911.

— Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften": Transmutation und Praeinduktion bei Daphnia. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1911, S. 142.

Vorlesung V—VIII

a) Die grundlegenden Arbeiten, mit denen der ganz ungeheure Aufschwung der Bastardierungslehre beginnt, sind:

Mendel, G. Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Vereins in Brünn, **10**, 1865 (und Oswalds Klassiker der exakt. Wissensch. Nr. 121).

Correns, C. G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **17**, 1900, S. 158.

Tschermak, E. v. Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österr., **3**, 1900.

Vries, H. de. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., **17**, 1900, S. 83.

Seither sind über diese Fragen tausende von Abhandlungen erschienen. Dem Anfänger, der selbst weiter arbeiten will, empfehle ich, die vorstehend genannten Abhandlungen und dann vielleicht noch die ersten Arbeiten BATESONs und seiner Mitarbeiter (Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C., Durham, F. M., Doncaster, L., Marryat, D. C. E. u. a. Reports to the Evolution Commitee of the Royal Society, London, Harrison a. Sons, 1902—1909) zu lesen und dann sofort die besondere Literatur über die Frage und über den Gegenstand der von ihm geplanten Versuche sich zusammenzusuchen. Das geschieht am besten mit Hilfe der Listen der „neuen Literatur", die laufend in der Zeitschrift für Abstamm.- u. Vererbungslehre erscheinen. Im allgemeinen läßt ja schon der Titel meist erkennen, worüber die Arbeit handelt. In den größeren neueren Arbeiten ist meist die ältere Literatur ziemlich vollständig zitiert.

Eine sehr dankenswerte Zusammenstellung der Literatur vor 1914 nach dem Objekt gibt für Tiere das große LANGsche Handbuch:

Lang, A. Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena (Fischer) 1914 (bisher nur 1. Hälfte erschienen). Eine ähnliche Zusammenstellung für Pflanzen gibt es nicht.

---

b) Im Text zitierte Bücher und Abhandlungen:

Adametz. Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets. Bibliotheca Genetica, **1**, 1918.

Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C., Durham, F. M., Doncaster, L., Marryat, D. C. E. u. a. Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, London, Harrison a. Sons, 1902—1909.

Castle, W. E. Heredity, in relation to evolution and animal breeding. New York and London (Appleton) 1911.

— The inconstancy of Unit-Characters. Am. Natural., **46**, 1912, S. 352.

Castle, W. E. and **Little, C. C.** On a modified mendelian ratio among yellow mice. Science, N. S., **32**, 1910, S. 768.

Castle, W. E. in collab. with. **Walter, Mullenix** and **Cobb.** Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie-Institution-Publications, Washington, No. 114, 1909.

Correns, C. Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **20**, 1902, S. 594.

— Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ebenda, **20**, 1902, S. 159.

East, E. M. A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. The Americ. Natural., **44**, 1910, S. 65—82.

Emerson, E. A. and **East, E. M.** The inheritance of quantitative characters in Maize. Bull. No. 2 Agric. Expt. Station of Nebraska, Lincoln Nebraska 1913.

Fischer, Eugen. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena 1913 (Fischer).

Hurst, C. C. Experimental Studies on Heredity in Rabbits. Linn. Soc. Journ. Zool., **29**, 1905, S. 283.

— Mendelian Characters in Plants and Animals. Rep. Conf. on Genetics, R. Hortic. Soc., London 1906, S. 114.

Jacobson, Edw. Beobachtungen über den Polymorphismus von Papilio Memnon. Tijdschr. voor Entomolog., **52**, 1909, S. 125—157.

Lang, A. Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Gesellsch., Luzern 1906.

— Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **4**, 1910, S. 1.

Ludwig, F. Die pflanzlichen Variationskurven. Botan. Zentralbl., **73**, 1898.

Morgan, Th. M. Heredity and Sex. New York (Columbia University Press), 1914.

Nilsson-Ehle, H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund 1909.

— Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II., Lund, Universitets Årskrift, N. F., Afd. 2, Bd. **7**, Nr. 6, 1911.

— Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **9**, 1913, S. 289.

Punnett, R .C. Mendelism. 2. Edit., Cambridge 1907.

— The inheritance of coat colour in rabbits. Journal of Genetics, **2**, 1912.

— Further Experiments on the Inheritance of Coat-Colour in Rabbits. Journ. of Genetics, **5**, 1915, S. 37.

Saunders, E. R. *(Matthiola)*, siehe unter Bateson (Rep. Evol. Comm.).

Shull, G. H. Duplicate Genes for capsule-form in *Bursa bursa*-pastoris. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 97.

— A new Mendelian ratio and several types of latency. American Naturalist, **42**, 1908, S. 433.

Tammes, T. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. Trav. Botan. Néerland., **11**, 1914, S. 54.

Vorlesung IX

a) Zur Einführung in die Fragen der Faktorenkoppelung empfehle ich zunächst die ersten Arbeiten über Koppelungen zu lesen, etwa BATESON and PUNNETT: On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. of Genetics, **1**, 1911, S. 293 und BATESON and PUNNETT: Reduplication of terms in series of gametes. Rapp. 4ième Conf. Internat. Génétique, Paris 1911 (Paris 1913), S. 99, und dann sich an ein Studium der Koppelungserscheinungen bei *Drosophila* zu machen. Einen guten Wegweiser hierzu gibt das Sammelreferat von NACHTSHEIM: Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren cytologische Grundlage. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **20**, 1919, S. 118.

Zur Einführung in die Cytologie sei vor allem auf die S. 382 zitierten Lehrbücher von GOLDSCHMIDT und HAECKER verwiesen, in denen diese cytologischen Fragen besonders eingehend behandelt werden.

---

b) Im Text zitierte Bücher und Abhandlungen:

Bateson, W. and **Punnett, R. C.** On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. of Genetics, **1**, 1911, S. 293.

— Reduplication of terms in series of gametes. Rapp. 4ième Conf. Int. Génétique, Paris 1911, Paris 1913, S. 99.

Baur, E. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum II. Faktorenkoppelung. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **6**, 1912, S. 201.

Boveri, Th. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie, München, **5**, 1889.

— Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. A. f. Entwm., **2**, 1896, S. 393—443.

— Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. A. f. Entwm , **16**, 1903, S. 340.

— Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. (Zellen-Studien, Heft 6), Jena (Fischer) 1907.

— Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-Ber. Phys. Med. Gesellsch., Würzburg 1908/09.

— Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. Phys. Med. Gesellsch., Würzburg, N. F., **43**, 1914.

Godlewski, E. jun. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft **9** der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik von Roux. Leipzig, Engelmann, 1909.

— Studien über die Entwicklungserregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas verschiedener Tierklassen. Arch. f. Entwicklungsmechanik, **33**, 1911.

Hertwig, O. Allgemeine Biologie, 4. Aufl., Jena (Fischer) 1912.

Morgan, Th. H. Siehe das oben genannte Sammelreferat von Nachtsheim.

Naegeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.

Saunders, E. R. Further experiments on the inheritance of doubleness and other characters in stocks. Journ. of Genetics, **1**, 1911, S. 303.

— A suggested explanation of the abnormally high record of doubleness quoted by growers of stocks. Journ. of Genetics, **5**, 1916, S. 137.

Strasburger, E. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena (Fischer) 1905.
Weismann, A. Das Keimplasma. Jena (Fischer) 1892.

Vorlesung X

a) Für weitere Einzelheiten sei vor allem auf die nachstehenden Lehrbücher verwiesen:

Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin (Gebr. Borntraeger) 1913.
Morgan, Th. H. Heredity and Sex. 2. Edit., New York (Columbia University Press) 1914.

---

b) Im Text zitierte Bücher und Abhandlungen:

Bateson, W. and **Gregory, R. P.** On the inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. B., **76**, 1905, S. 581.
Bateson, W. and **Punnett, R. C.** The Heredity of Sex. Science, N. S., **27**, 1908, S. 785—787.
Baur, E. Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung von *Melandrium album*. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, 8, 1912, S. 335.
— Über Selbststerilität und über Kreuzungsversuche einer selbstfertilen und einer selbststerilen Art in der Gattung *Antirrhinum*. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **21**, 1919, S. 48.
Bitter, G. Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von Mercurialis annua durch Isolation weiblicher Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **27**, 1909, S. 120.
Blakeslee, A. F. The biological significance and control of sex. Science, N. S., **25**, 1907, S. 366.
Correns, C. Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **22**, 1904, S. 506.
— Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **23**, 1905, S. 452.
— Die Vererbung der Geschlechtsformen bei gynodiöcischen Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **24**, 1906, S. 459.
— Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. Wiss. Bot. **44**, 1907, S. 124.
— Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin u. Leipzig, Borntraeger, 1907.
— Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., **45**, 1908, S. 661.
— Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **26a**, 1908, S. 686.
— Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. d. mediz. naturw. Gesellsch. i. Münster i. W. zur 84. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte, 1912.
— Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsberichte Akad. Wiss., Berlin, Math. Phys. Klasse, 1917, S. 685.
Doncaster, L. On the Inheritance of Tortoiseshell and Related Colours in Cats. Proc. Camb. Phil. Soc., **13**, 1904, S. 35.
— Sex inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its variety lacticolor. Rep. Evol. Comm. IV, 1908.
— Sammelreferat: Recent american and english paper on sex limited inheritance in Vertebrates. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 353.

Doncaster, L. Sex limited inheritance in cats. Science, N. S., **36**, 1912, S. 144.
— On sex limited inheritance in cats and its bearing on the sex-limited transmission of certain human abnormalites. Journ. of Genetics, **3**, 1913, S. 11.
Durham, T. M. and **Marryat, D. C. E.** Inheritance of sex in Canaries. Rep. Evol. Comm. IV, 1908.
Goldschmidt, R. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechtes. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **7**, 1911, S. 1.
Goldschmidt, R. und **Poppelbaum.** Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **11**, 1914, S. 280.
Lehmann, E. Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **21**, 1919, S. 1.
de Meijere, J. C. H. Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **3**, 1910, S. 161—181.
Pearl and **Surface.** On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. f. Entwicklungsmech., **30**, 1910, S. 45.
Raunkiaer. Om talforholdene mellem könnene hos tvebo planter og om talforholdet mellem hunlige op tvekönnede individer i afkommet af hunplanter og tvekönnede planter hos gynodioecister. Botanisk Tidskrift, **26**, 1905, S. LXXXVI.
Shull, G. H. The inheritance of sex in Lychnis. The Botanic Gazette, **49**, 1910, S. 111—125.
— Reversible Sex-Mutants in Lychnis dioica. The Botanic Gazette, **52**, 1911, S. 329.
— Hermaphrodite Females in Lychnis dioica. Science, N. S., **36**, 1912, S. 482.
— Sex-limited inheritance in Lychnis dioica L. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 265.
Strasburger, E. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan., **48**, 1910, S. 427.
Wood, T. B. Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agric. Science, A, **3**, 1906, S. 364.

Vorlesung XI

a) Zur ersten Einführung in die Spezialliteratur empfehle ich vor allem die unten genannte Abhandlung von O. WINGE.

---

b) Im Text zitierte Abhandlungen:

Baur, E. Untersuchungen über die Erblichkeitsverhätnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **25**, 1907, S. 442, und Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, I, 1908, S. 124.
— Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort" von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, **1**, 1909, S. 330—351.
— Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **4**, 1910, S. 81.
Correns, C. Vererbungsversuche mit blaß-(gelb)grünen und buntblätterigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, **1**, 1909, S. 291—329.
— Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 331.

Correns, C. Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblätterigen und gestreift blühenden *Mirabilis*-Sippen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., **28**, 1910, S. 418.

Drude, O. Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit *Cucurbita Pepo*. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **35**, 1914, S. (26).

Lehmann, E. Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **13**, 1914, S. 88.

Winge, O. Om den ikke mendelnde arvelighed hos brogetbladede planter. Meddedels. Carlsberg Laborat., **14**, 1909, S. 1. (Kjöbenhavn, Hagerup 1919.)

Vorlesung XII

a) Zur ersten Einführung in die Literatur über mendelnde Speziesbastarde eignet sich vor allem die unten zitierte Abhandlung von HERIBERT-NILSSON über *Salix*-Bastarde. Zur Einführung in die Literatur über die Cytologie und die Ursachen der Sterilität von Artbastarden empfehle ich die unten genannten Abhandlungen von TISCHLER und POLL. Sehr viele Literaturhinweise enthält auch das Buch von ERNST über *Chara crinita*.

---

b) Im Text zitierte Abhandlungen:

Ackermann, A. Tierbastarde, Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen. Abhandlungen und Berichte des Vereins für Naturkunde in Kassel. I. Wirbellose. Bd. **42**, 1896/1897, S. 103—121. II. Wirbeltiere. Bd. **43**, 1897/1898, S. 1—79.

Atkinson, G. F. Sorting and blending of unit characters in the zygote of Oenothera. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **16**, 1916, S. 193.

Bally, W. Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Arten. Vererbung und Cytologie. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **20**, 1919, S. 177.

Baltzer. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. Zellforsch., **5**, 1910, S. 497.

— Über die Chromosomen der *Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca* und der sogenannten einseitigen Bastarde *T. hortensis* × *T. austriaca*. Arch. Zellforsch. **11**, 1913, S. 151.

Belling. The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 303.

Bierens de Haan, J. A. Über homogene und heterogene Keimverschmelzungen bei Echiniden. Arch. Entwicklungsmechanik der Organismen, **36**, 1913, S. 473.

Born. Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, **32**, 1883.

Boyd, M. Crossing Bison and Cattle. Journ. of Heredity, **5**, 1914, S. 184.

Correns, C. Vererbungsversuche mit blaßgelbgrünen und buntblätterigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **1**, 1909, S. 312.

Davis, B. M. Genetical studies in Oenothera I—IV. Americ. Naturalist, **44**, 1910, S. 108; **45**, 1911, S. 193; **46**, 1912, S. 377; **47**, 1913, S. 449 u. 547. V. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 169.

— Hybrids of *Oenothera biennis* and *Oe. franciscana* in the first and second generations. Genetics, **1**, 1916, S. 197.

— *Oenothera Neolamarckiana* hybrid of *Oe. franciscana* Bartl. × *Oe. biennis* L. Americ. Naturalist, **50**, 1916, S. 688.

Drude, O. Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit *Cucurbita Pepo*. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **35**, 1914, S. (26).

Ernst, A. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena (Fischer) 1918.

Falkenberg, P. Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. Mitt. Zool. Station, Neapel, **1**, 1879, S. 420.

Federley, H. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **9**, 1913, S. 1.

Focke, W. O. Die Pflanzenmischlinge. Berlin (Borntraeger) 1881.

Gärtner, C. F. v. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.

Gerschler, M. W. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 73.

Giard, A. Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Comptes rend. de la société de biolog., **25**, 1903.

Godlewski, E. Studien über die Entwicklungserregung I u. II. Arch. f. Entwicklungsmech. d. O., **33**, 1911.

Goodnight, Ch. Experience with Bison Hybrids. Journ. of Heredity, **5**, 1914, S. 197.

Haase-Bessell, G. Digitalis-Studien I. Zeitschr. Abst. u. Vererbungsl., **16**, 1916, S. 392.

Hagedoorn, H. L. On the purely motterly character of the hybrids produced from the eggs of *Strongylocentrotus*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. O., **27**, 1901, S. 1.

Herbst, Curt. Vererbungsstudien I—VII. Arch. f. Entwicklungsmech., **21**, **22**, **24**, **27**, **34**, 1906—1912.

— Vererbungsstudien. VIII. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. IX. Der Einfluß der Behandlung der Geschlechtsproduhte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wissensch., math.-nat. Kl., Abt. B, 1913.

Heribert-Nilsson, N. Jaktagelser öfver deszendenterna af en spontan artbastard (*Lappa officinalis* L. × *tomentosa* L.). Botaniska Notiser 1910, S. 265—302.

— Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Årskrift N. F., Avd. 2, Bd. 12, 1915.

— Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildnug und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets Årsskrift N. F., Avd. 2, **14**, Nr. 28. Lund (Gleerup) 1918.

Hertwig, G. Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Arch. Mikrosk. Anatomie, Abt. II, **81**, 1913.

— Kreuzungsversuche an Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie, **91**, 1918.

Hertwig, G. u. P. Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. f. mikrosk. Anatomie, **84**, 1914, S. 49.

Hurst, C. C. Notes on some Experiments in Hybridization and Cross-Breeding. Journ. Roy. Hort. Society, **24**, 1900, S. 90.

Jesenko, F. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **10**, 1913, S. 311.

Iwanow, E. J. Über künstliche Befruchtung von Säugetieren. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl. **23**, 1903, S. 640.

— Die Fruchtbarkeit der Hybriden des *Bos taurus* und des *Bison americanus*. Biol. Centralbl., **31**, 1911, S. 21.

— Die künstliche Befruchtung der Haustiere. Hannover (Schaper) 1912.

Iwanow, E. und **Philiptschenko, J.** Beschreibung von Hybriden zwischen Wisent und Hausrind. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **16**, 1916, S. 1.

Köhler, O. Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **15**, 1916, S. 1.

Kupelwieser, Hans. Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. A. f. Entwm., **27**, 1908, S. 434—462.

— Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma. Arch. Zellforsch., 8, 1912.

Lehmann, E. Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **13**, 1914, S. 88.

Lidforss, B. Studier öfver Artbildningen inom släktet *Rubus*. I u. II. Arkiv för Botanik, **4**, 1905 und 1907.

— Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Ztschr. Abst. u. Vererbungsl., **12**, 1914, S. 1.

Loeb, Jacques. Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Archiv, **99**, 1904.

— Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen. Pflügers Archiv, **104**, 1904.

— Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). Archiv f. Entwm., **26**, 1908, S. 476—482.

Lotsy, J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena (Fischer) 1906—1908.

— Hybrides entre espèces d'*Antirrhinum*. Rapports 4. Confér. internat. de Génétique, Paris 1911, Paris 1913, S. 416.

— Versuch über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 325.

— La theorie du croisement. Arch. Néérland. Scienc. exactes et Naturelles. Sér. III B, **2**, 1914, S. 178.

— La théorie du croisement. Arch. Néerland., Ser. III B, **2**, 1914.

— Antirrhinum rhinantoides mihi une nouvelle espèce linnéenne, obtenue expérimentalement. Arch. Néerl. Scienc. Exact. et Naturelles **3**, 1916, S. 195.

Millardet. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. scienc. phys. et nat. de Bordeaux, 4. Sér., **4**, 1894.

— Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de Viticulture de P. Viala, 1901.

Naudin, Ch. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Annales des Sciences Nat., Sér. 4, T. 8, 1881.

— De l'hybridité comme cause de variabilité. Annales des Scienc. Nat. Botan., Sér. 5, T. **3**, 1865, S. 158.

Newman, H. H. Development and heredity in heterogenic Teleost-hybrids. The Journ. Expt. Zoology, **18**, 1915, S. 511.

Ostenfeld, C. H. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **22**, 1904, S. 376.

— Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk., **27**, Kjöbenhavn, 1906, S. 225.

— Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **3**, 1901, S. 241—285.

Pellew, C. and **Durham, Fl. M.** The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. Journ. of Genetics, **5**, 1916, S. 159.

Pflüger. Die Bastarderzeugung bei den Batrachiern. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, **29**, 1882.

Poll, H. Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von *Cairina moschata* L. ♂ und *Anas boschas* var. *dom* L. ♀. Sitzungsberichte der Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin, 1906.

— (und Walter Tiefensee). Mischlingsstudien 2. Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Ebenda, 1907, S. 157.

— Mischlingsstudien 3. System und Kreuzung. Ebenda, 1909, S. 127.

— Mischlingsstudien 4: Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verh. Anat. Gesellsch., 24. Versamml. Brüssel, **24**, 1910. (Ergänz.-Heft zu Bd. 37 des Anat. Anzeigers.)

— Mischlingsstudien V, VI. Arch. f. mikrosk. Anatomie, II. Abt., **77**, S. 210 u. **78**, S. 63.

Przibram, H. Paarungsversuche an Gottesanbeterinnen. Verh. Morph. phys. Ges. Physiol. Centralbl., **21**, 1907.

Renner, O. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **18**, 1917, S. 121.

— Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Ztschr. f. Botanik, **11**, 1919, S. 305.

Rosen, F. Über Bastarde zwischen elementaren Spezies der *Erophila verna*. (Vorläufige Mitteilung.) Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., **28**, 1910, S. 243—250.

— Die Entwicklung der elementaren Arten bei *Erophila verna*. Beiträge z. Biolog. der Pflanzen, **10**, 1911.

— Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. Beiträge z. Pflanzenzucht, 1913, S. 89.

Rosenberg, O. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **21**, 1903, S. 10.

— Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ebenda, **22**, 1904, S. 47.

— Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. Meddel. f. Stockholms Högsk. Bot. Inst., 1904.

— Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **24**, 1906.

— Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Bot. Studien. Kjellmanfestschrift. Uppsala 1906, S. 237.

— Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidskrift, **28**, 1907.

— Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk. Botan. Tidskr., **3**, 1909, S. 150—162.

— Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kungl. Svenska Vet. Ak. Handl., **43**, 1909, Nr. II, S. 65.

Solms-Laubach, H. Graf zu. Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botanische Zeitung, **65**, 1907, S. 45.

Standfuß, M. Die Resultate 30jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verh. Schweiz. Naturforsch. Gesellsch. Luzern, 88, 1906.

Thuret, G. Recherches sur la fécondation des Fucacées. Ann. Sciences. Botan., Sér. 4, **2**, 1854.

Tischler, G. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **24**, S. 83.

— Über die Entwicklung der Pollen und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Bot., **42**, 1906, S. 545.

— Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **25**, 1907, S. 376.

— Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. Zellforschung, **1**, 1908, S. 35.

— Chromosomenzahlen. Progr. Rei Botan., **5**.

Wettstein, R. v. Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, S. 368.
Wichler, G. Untersuchungen über den Bastard *Dianthus Armeria* × *D. deltoides* nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen in der Gattung Dianthus Ztschr. Abst. u. Vererbungslehre, **10**, 1913, S. 177.
Winge, Ö. The pollination and fertilization processes in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* Sieb. et Zucc. Compt. rend. d. Trav. d. Labor. de Carlsberg, **11**, 1914, S. 1.
— The Chromosomes. Their numbers and general importance. Compt. rend. d. Trav. d. Labor. de Carlsberg, **13**, 1917, S. 131.

Vorlesung XIII

Die wichtigsten neueren Arbeiten über Pfropfbastarde sind:

Baur, E. Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsber. Kgl. preuß. Akad. Wissensch. Berlin, 1906, S. 11.
— Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum*, *Laburnum*, *Fraxinus*, *Sorbus* und *Ptelea*. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **25**, 1907, S. 310.
— Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae" hort. von *Pelargonium zonale*. Ztschr. Abst. u. Vererbungslehre, **1**, 1909, S. 330.
— Pfropfbastarde, Periclinalchimären und Hyperchimären. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **27**, 1909, S. 603—605.
— Pfropfbastarde. Biolog. Zentralblatt, **30**, 1910, S. 497—514.
Buder, J. Studium an *Laburnum Adami*. Ber. Deutsche Botan. Ges., **28**, 1910, S. 188—192.
— Studien an *Laburnum Adami*. II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Zeitschr. Abst. und Vererbungslehre, **5**, 1911, S. 209.
Burgeff, H. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kuntze. I. Flora, N. F., **7**, 1914, S. 259; II., ebenda **8**, 1915, S. 1.
Edler, W. Ein Beitrag zur Frage des Vorkommens von Pfropfmischlingen. Fühlings Landw. Zeitschr., **57**, 1908, S. 170.
Heuer, W. Pfropfbastarde. Gartenflora, **59**, 1910, S. 434—438.
Meyer, H. Die Crataegomespili von Bronvaux. Zeitschr. Abst. und Vererbungslehre, **13**, 1914, S. 193.
Strasburger, E. Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. Deutsche Botan. Ges., **27**, 1909, S. 511—528.
Winkler, H. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **25**, 1907, S. 568.
— *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., **26a**, 1908, S. 595—608.
— Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Ztschr. f. Botanik, **1**, 1909, S. 315—345.
— Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Ztschr. f. Botan., **2**, 1910, S. 1—38.
— Über das Wesen der Pfropfbastarde (Vorl. Mitteilung). Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **28**, 1910, S. 116—118.
— Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena (Fischer), 1912.

Die Hauptarbeit über Xenienbildung ist:

Correns, C. Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibliotheca botanica, Heft **53**, 1901.

Zur Einarbeitung in die Literatur über Telegonie und ähnliche Erscheinungen seien genannt:

Castle, W. E., and **Philipps, J. C.** On germinal transplantation in Vertebrates. Publ. **144**, Carneg. Instit. of Washington, 1911.
Klatt, B. Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, **22**, 1919, S. 1.
Magnus. Transplantation af Ovarier med saerligt hensyn til afkommet. Norsk Magaz. Laegevidensk., 1907.
Toyama, K. Maternal inheritance and mendelism. Journ. of Genetics, **2**, 1913, S. 351.
Walther, A. R. Über den Einfluß der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier. Landw. Jahrbücher, 1914, S. 89.
Tschermak, A. v. Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Arch. ges. Physiologie, **148**, 1912, S. 367.

Vorlesung XIV

a) Die grundlegenden Beobachtungen von De Vries sind niedergelegt in:

Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig (Veit & Cie.), 1901—1903.

Ein Studium dieses Werkes und dann aber vor allem auch der beiden klassischen Bücher von

Darwin, Ch. Die Entstehung der Arten. Deutsch von Carus. Stuttgart 1876 und
— Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Deutsch von Carus. 4. Aufl., Stuttgart 1906

ist für jeden Anfänger unerläßlich.

Die Zahl der Einzelarbeiten über die Mutationserscheinungen ist ganz ungeheuer groß, zusammenfassende Darstellungen gibt es wenige. Ich kann auch hier nur wieder auf die Literaturliste der Zeitschrift für Abstammungs- und Vererbungslehre verweisen.

---

b) Im Text zitierte Einzelarbeiten und Bücher:

Baur, E. Mutationen von *Antirrhinum majus*. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, **19**, 1918, S. 177.
Correns, C. Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreift blühenden Mirabilis-Sippen. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **28**, 1910, S. 418.
Bork, A. Mutation bei einem der Koligruppe verwandten Bakterium. Arch. f. Hygiene, **65**, 1908, S. 235.
Dobell, C. Some recent work on mutation in Microorganisms. Journ. of Genetics, **2**, 1912, S. 201.
Fruwirth, C. Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. Arch. Rass. Ges. Biol., **6**, 1909, S. 433—469.
Heribert-Nilsson, N. Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Ztschr. Abst.- und Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 89.
— Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **34**, 1916, S. 870.
Hertwig, P. Beeinflussung der Geschlechtszellen und der Nachkommenschaft durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen. Sammelreferat, Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, **17**, 1917, S. 254.

Hertwig, P. Keimesschädigung durch physikalische und chemische Eingriffe. Sammelreferat, Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, **19**, 1918, 79.
Korschinsky. Heterogenesis und Evolution. Flora. Ergänzungsbd., 1901, S. 240.
Lidforss, Bengt. Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus I. Arkiv för Botanik, **4**, 1905.
— Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus II. Arkiv för Botanik, 1907.
— Resumé seiner Arbeiten über Rubus. Ztschr. Abst. u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 1.
Marchal, El. et Em. Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. acad. R. Belgique, Classe Sciences, 1907.
Müller, R. Bakterienmutationen. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, 8, 1912, S. 305.
Pellew, C., and **Durham, F. M.** The genetic behaviour of the hybrid Primula Kewensis and its allies. Journ. of Genetics, **5**, 1916, S. 145.
Schiemann, E. Mutationen bei *Aspergillus niger*. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 1.
Stockard, Ch. R. The effect on the Offspring of Intoxicating the Male Parent and the Transmission of the Defects to subsequent Generations. American Naturalist, **47**, 1913, S. 641—682.
— Injuries to Germ Cells. The Journal of Heredity, **5**, 1914, S. 58.
— A further Analysis of the hereditary transmission of Degeneracy and Deformities by the Descendants of alcoholiced Mammals. The Americ. Natural, **50**, 1916.
Stockard, Ch. R. and **M. Craig, D.** An experimental study of the influence of alcohol on the germ cells and the developing embryos of Mammals. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, **35**, 1913.
Tower, W. L. An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Instit. of Washington. Publ. Nr. **48**, 1906.
Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig (Veit & Cie), 1901—1903.
— Arten und Varietäten. Berlin (Borntraeger), 1907.
— Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Berlin (Borntraeger), 1913.
Winkler, H. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Ztschr. f. Botan.. **8**, 1916, S. 417.
Wolf, F. Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 90.

Vorlesung XV und XVI

Einigermaßen erschöpfende neuere Darstellungen der in diesen beiden Vorlesungen gestreiften Fragen gibt es nicht. Die zitierten Einzelarbeiten sind:

Darwin, Ch. Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Deutsch von Carus. 2. Aufl., Stuttgart.
East, E. M. and **Hayes, H. K.** Heterozygosis in evolution and in plant breeding. Bull. **243**, N. S. Dpt. Agricult., Washington, 1912.
Hyde, R. R. Fertility and sterility in Drosophila ampelophila. Journ. Expt. Zoolog. **17**, 1914.
Moenkhaus, W. J. Effects of inbreeding in Drosophila ampelophila. Journ. of Morphology, **22**, 1911.
Pearl, R. A contribution towards an analysis of the problem of inbreeding. Americ. Natural. **47**, 1913, S. 577.

Pearl, R. On the results of inbreeding a mendelian population. Americ. Natural., **48**, 1914, S. 37.
— The probable error of a difference and the selection problem. Genetics **2**, 1917, S. 78.
Shull, G. H. A pure line method in corn breeding. Rpt. Americ. Breeders Assoc. **9**, 1909, S. 51.
Weismann, A. Das Keimplasma. Jena (Fischer), 1892.
Woodruff, L. Dreitausend und dreihundert Generationen von *Paramaecium* ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biol. Centralbl., **33**, 1913, S. 34.
Woodruff, L. L. and **Erdmann, Rh.** A normal periodic nuclear reorganization without cell-fusion in Paramaecium. Journ. Expt. Zool., **17**, 1914.

Vorlesung XVII

a) Über das große Problem der Evolution, das im Rahmen dieser Vorlesungen über experimentelle Vererbungslehre nur ganz kurz erörtert werden konnte, gibt es eine große Zahl von neueren zusammenfassenden Werken, so z. B.:

Hertwig, O. Das Werden der Organismen. Jena (Fischer), 1918.
Plate, L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., Leipzig, 1913.
Weismann. Vorträge über Deszendenztheorie. Dritte umgearbeitete Auflage. Jena, 1913.
Bateson, W. Problems of Genetics. New Haven (U. S. A.), Yale University Press. London, Oxford University Press, 1913.

---

b) Im Text zitierte Einzelabhandlungen:

Darwin, Ch. Die Entstehung der Arten. Deutsch von Carus. 1876.
Lamarck, J. B. A. de. Philosophie zoologique. Paris, 1809.
Thienemann. A. Die Silberfelchen des Laacher Sees. Die Ausbildung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von 40 Jahren. Zool. Jahrbüch. Abt. Syst., **32**, 1912, Heft 2.

Vorlesung XVIII

a) Eine eingehende Darstellung der Vererbungswissenschaft in ihren Beziehungen zur Medizin und Rassenhygiene gibt:

Schallmayer, W. Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung. 3. Aufl., Jena, 1919.

Weiter empfehle ich zur weiteren Einführung in das Gebiet der menschlichen Vererbungslehre ein gründliches Studium etwa der nachstehender Bücher und Abhandlungen:

Bauer, J. Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. Berlin (Springer), 1917.
Castle, W. E., Coulter, J. M., Davenport, C. B., East, E. M. and **Tower, W. L.** Heredity and Eugenics. A course of lectures summarizing recent advances in knowledge of variation, heredity, and evolution and its relation to plant, animal, and human improvement and welfare. University of Chicago Press, 1912.
Estabrook, A. H. and **Davenport, C. B.** The Nam family. A study in cacogenics. Mem. **2**, Eugenics. Rec. Office. Cold Spring Harbor, 1912.
Fischer, E. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena (Fischer), 1913.

Goddard, H. H. The Kallikak family. A study in the heredity of feeblemindedness. New York 1912 (Macmillan & Co.).

Haecker, O. Der Familientypus der Habsburger. Ztschr. Abst.- und Vererbungslehre. **6,** 1911.

Lundborg, H. Medizinisch-biologische Familienforschung innerhalb eines 2232 köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden. Jena (Fischer), 1913.

Rüdin, E. Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der *Dementia praecox*. (Monogr. a. d. Ges. Gebiet der Neurologie und Psychiatrie, Heft 12), Berlin (Springer) 1916.

Siemens, H. W. Die biologischen Grundlagen der Rassenhygiene und Bevölkerungspolitik. München (Lehmann) 1917.

Eine Zusammenstellung aller für Medizin, Anthropologie, Soziologie und Rassenhygiene wichtigen Arbeiten bringt in Form von Literaturlisten und Referaten fortlaufend das „Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie".

---

b) Im Text zitierte Abhandlungen und Bücher:

Bulloch, W. and **Fildes, P.** Haemophilia. Treasury of Human Inheritance, **5, 6,** 1911.

Davenport, C. B. Heredity of skin color in Negro-white crosses. Carnegie Institution of Washington. Publ. Nr. 188, 1913.

Davenport, C. B. and **Davenport, G. C.** Heredity of Eye-Colour in Man. Science, N. S. **26,** 1907, S. 589.

— — Heredity of Hair-form in Man. Amer. Nat., **42,** 1908, S. 341.

— — Heredity of skin pigmentation in man. Americ. Natural., **44,** 1910, S. 641 und S. 705.

Davenport, C. B., Laughlin, H. H., Weeks, D. F., Johnstone, E. R. and **Goddard, H. H.** The study of human heredity; methode of collecting, charting, and analyzing data. Bull., **2,** Eug. Rec. Office. Cold Spring Harbor, 1911.

Drinkwater, H. An account of a Brachydactylous Family. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **28,** 1908, S. 35.

— Study of a brachydactylous family (minor brachydactyly). Rapp. 4ième Confér. Internat. Génétique, Paris 1913, S. 549.

— Account of a family showing minor bractydactylie. Journ. of Genetics, **2,** 1912.

Fischer, E. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena (Fischer), 1913.

Hansemann, D. v. Deszendenz und Pathologie. Berlin, 1909.

Lenz, F. Über die krankhaften Erbanlagen des Mannes und die Bestimmung des Geschlechtes beim Menschen. Jena (Fischer), 1912.

Morgan, Th. H. Heredity and Sex. 2 d. Ed., New York, Columbia University Press, 1914.

Simpson, Q. J. and **Castle, W. E.** A family of spotted negros. Americ. Natural., **47,** 1913, S. 50.

Theilhaber, F. Der Untergang der deutschen Juden. München, 1911.

Vorlesung XIX

Zur Einführung in die spezielle Pflanzen- und Tierzüchtung und als Nachschlagewerke für die züchterische Literatur sind zu nennen:

Fruwirth, C. Handbuch der landwirtsch. Pflanzen-Züchtung. 3. Aufl., Berlin, Parey, 1919.

Kronacher, C. Allgemeine Tierzucht. Berlin (Parey), 1916.

Register

Aberrationen, Kälte — Wärme — bei Schmetterlingen 11
Abraxas, geschlechtsgekoppelte Vererbung 191
Abutilon, infektiöse Chlorose 278
Schwächlichkeit von Artbastarden 248
Ackermann 245
Adam 262
Adametz 144
Aegilops, Gattungsbastard 250
Albinismus beim Menschen 353
albomaculata-Rassen 213
Alkoholismus, Einwirkung auf Nachkommen 55, 308
Allelomorph = synonym mit Gen
Allelomorphisme multiple 173
Allogamie vorteilhaft für Evolution 347
Alter der Eizellen, Einfluß auf Beschaffenheit der Artbastarde 261
alternative Vererbung = mendelnde Vererbung
Amnionwassersucht bei Bastarden von Hausrind × Bison 248
Angepaßtsein 339
Antirrhinum, absolute Koppelung 173
albomaculata-Sippen 215
Artbildung 345
aurea-Sippen 68, 149
Bastardatavismus 96
einfache Mendelspaltungen 64 ff.
Erbfaktoren 106
Faktorenkoppelung 154
gestreifte Sippen 301
homozygotisch nicht lebensfähige Sippe 149
Inzuchtswirkung 327
Kreuzung zweier Rassen mit zwei Unterschieden 78
Antirrhinum, Mutationen 289
Mutationen als Auslesematerial für Evolution 343
radiäre Sippen 73
Selbstfertilität 186
Sippen mit radiären und zygomorphen Blüten 101
Spezies-Bastarde 223
teilweise sterile Artbastarde 250
Vererbung bei Kreuzung transgredierend modifizierbarer Sippen 90
Verhalten der var. radialis bei Artkreuzungen 227
Wuchsformen 85
Antitoxine, Übertragung von Mutter auf Kind 56
Apis, Geschlechtsvererbung
Araucaria, induzierte Modifikationen 59
Artbastarde, Grenzen der Bastardierungsmöglichkeit 245
Kreuzung nicht immer in beiden reziproken Wegen möglich 246
leicht und schwer bastardierungsfähige Arten 246
Schwächlichkeit mancher 248
Sterilität 249 ff.
Ursachen, die das Zustandekommen von A. verhindern 246
vegetative Üppigkeit 249
Artbegriff 332
Artgrenzen, Zustandekommen von 332
Aspergillus, Mutationen von 306
Assendelfer Hühner 195
Asterias, Spezieskreuzungen 259
Atavismus 102
Atkinson 239
Augenfarbe, menschliche 359
Aurea-Sippen von *Antirrhinum* 68, 149

Ausarten von Obstsorten bei Sämlingszucht 374
Auslesevorgänge, Wirkung der 318
Autogamie nachteilig für Evolution 346
Avena, natürliche Zuchtwahl bei 341
Rispenform 133
Spelzenfarbe 92, 133
Bacillus prodigiosus, Modifizierbarkeit 37
Mutationen 306
Nachwirkung von Modifikationen 50
Bacterium coli, Artgrenzen bei 332
coli mutabile 306
radicicola, Gewöhnung an neue Wirtspflanzen 61
Baerthlein 306
Bally 251
Baltzer, 247, 260
Barbarea, buntblätterige Sippen 300
Bastarde, konstante, intermediär 141
dauernde 242
Mittelstellung zwischen den Eltern 68
rein mütterliche 260
scheinbar nicht spaltende 139
Bastardembryo, Absterben in frühen Entwicklungsstadien 247
Bastardatavismus 102
Bastardierungsmöglichkeit, Grenzen der 245
Bastards, Rehobother 360
Bastardspaltung, vegetative 288
Bateson, W. 96, 119, 151, 153, 158, 185, 191
Befruchtung, künstliche zur Erzeugung von Artbastarden 246
Beseler 368
Bestäubungsreiz, Auslösung von Parthenogenesis durch 257
Beta vulgaris, buntblätterige Sippen 300
Pfropfversuche 278
Bewirkung, direkte 338
Biene siehe *Apis*
Bierens de Haan 279
Bison, Sterilität von Artbastarden 253
Bitter, G. 183
Blakeslee 181
Blaringhem, L. 48
Blattfarbe, Vererbung der, bei *Mirabilis* 213
Blühreife 58
Blüten, gefüllte 175
Bluterkrankheit 354
Bombyx, Farbe der Eischale 281
Bonnier, G. 4, 6
Bos, Artkreuzungen 248
Einfluß des Klimas auf Körperform 13
Sterilität von Artbastarden 253
Boveri 159, 160
Boyd 248, 253
Brachydaktylie 353
Brassica, Gattungsbastarde 246
buntblätterige Sippen 300
Brombeere siehe *Rubus*
Bryonia, Geschlechtsvererbung 188
Buder 274
Bufo, Bastarde mit *Rana* 247
Befruchtung durch radiumkranke Froschspermatozoiden 248
Bulloch 356
Buntblätterigkeit, infektiöse 278
Kategorien der 220
Buntblätterige Sippen, Entstehung von 300
Burdo 275
Burgeff, H. 279
Burk 306
Caltha, Modifizierbarkeit der Blumenblattzahl 25
Cannabis, Bastarde mit *Humulus* 248
Capsella, gleichsinnige Faktoren 157
Capsicum, buntblätterige Sippe 220
Cardamine, Selbststerilität 186
Castle, W. E. 83, 119, 138, 144, 146, 150, 151, 352
Chara, Parthenogenesis 261
Cavia 83, 84
Chimären 266
Chlorose, infektiöse 278
Chromatophoren als idioplasmatische Grundlage nichtmendelnder Sippenunterschiede 221
Lokalisierung von Idioplasma in den 160
Chromomeren 168
Chromomerenaustausch, Fehlen des im Geschlechtschromosom 200
Chromosomen als Träger der mendelnden Rassenunterschiede 165
Unterscheidbarkeit der beiderelterlichen im Bastard 252
Chromosomenaustausch, gestörter bei Artbastarden 244
Chromosomentopographie 169
Chromosomenzahl 162
künstliche Vermehrung der 304
Chrysolophus, Gattungsbastarde 256

Cladonia, Artgrenzen 333
Correlation 125, 372
Correns, C. 2, 63, 96, 125, 147, 148, 149, 181, 182, 186, 210, 211, 213, 214, 215, 229, 280, 301, 302, 303
Crataegomespilus 264
Crenilabrus 247
Cucumis, Xenien 281
Cucurbita, nicht mendelnde Rassenunterschiede 222, 244
Cuénot 96, 151
Crossing over 169
Cutler 357
Cutleria, Verhalten der Spermatozoiden artfremden Eiern gegenüber 247
Cytisus Adami 264
hirsutus, Verhalten beim Pfropfen 277
Cytologie 159
Dackelbeinigkeit 372
Daniel 277
Daphniden, Versuche mit 53
Darwin 327, 335, 340, 341
Dauerbastarde bei *Oenothera* 243, 249
Dauermodifikationen 307
Davenport 359
Davis 239
Detto 56
Diabetes 354
Dianthus, mendelnde Artbastarde 231
Digitalis, Artbastarde 255
Inzuchtswirkung 327
Diplont 161
Dipsacus, umschlagende Sippen 30
direkte Bewirkung 338
Dominanz 70
Beeinflußbarkeit der, durch Außeneinflüsse 74
Beeinflußbarkeit durch andere Erbfaktoren 75
Beeinflussung durch das Geschlecht 211
ungleich in verschiedenem Alter 73
Doncaster, W. 191, 212, 260
Dorfmeister 11
Draba verna, Elementararten 44
Drinkwater 353
Drohnen 210
Drosophila, cytologische Basis der Faktorenkoppelung 167
dominante Mutationen 293
gestörte Zahlenverhältnisse 149
Drosophila, Inzuchtswirkung 330
Koppelungen 158
Mutationen als Auslesematerial für Evolution 343
Drude 222, 244
Durham 191, 258
East 39, 40, 89, 140, 331
Echinus, Pseudogamie 259
Edelweiß siehe *Gnaphalium*
Edler 278
Efeu siehe *Hedera*
Ehrlich, P. 56, 61
Eifarbe, Veränderung durch den Bastardembryo 281
Eigenschaft, erworbene 62
Eigenschaften, erworbene, Bedeutung für Evolution 335
Eizellen, zweierlei bei *Hieracium* 257
Befruchtung von kernlosen 159
Embryonen, früh absterbende, bei Artbastarden 247
haploide, bei Verwendung von radiumkrankem Sperma 248
Emerson 89
Endosperm, Bastardcharakter des, bei Xenien 280
Engelmann 49
epistatisch 93
Erbeinheit 99
Erbeinheiten, keine definitive „Einheiten“ 114
Erbfaktor 99
Erbfaktoren, gleichsinnige 128
Lokalisierung in den Chromosomen 169
Erbsen siehe *Pisum*
Erdmann 326
Erophila 244
Ernst 261
eversporting varieties 307
Evolution, Ursachen der 335
F_1-, F_2-Generation 65
F_2-Generation, Verhalten einer sich selbst überlassenen 311
Faktor 99
Faktoren, gleichsinnige 128
Faktorengruppen 167
Faktorenkoppelung 151
absolute 173
cytologische Basis der 167
und Geschlechtsvererbung 191

Falkenberg 247
Fasan siehe *Phasianus, Gennaeus* und *Chrysolophus*
Farne, Entwicklungskreis 161
Federley 11, 247, 250
Fehlen von Erbanlagen 104
Feldmaus siehe *Microtus*
Felis, ungleiche Dominanz in den beiden Geschlechtern 211
Fellkaninchenzucht 119
Fertilität, Zunahme der, bei anfänglich sterilen Artbastarden 255
Ficus, induzierte Modifikationen 58
Fildes 356
Fische, mendelnde Artbastarde bei 231
Fischer 11
Fischer Eugen 74, 359
Focke 245, 258
Fortpflanzung geschlechtliche, Sinn der 346
Fragaria, rein mütterliche oder väterliche Bastarde 261
Frosch siehe *Rana*
Fruwirth, C. 39, 364
Fuchs 260
Fucus, Artbastarde 247
Funktionslamarckismus 335
Fundulus 246
Gaidukow 49
Gallus, Andalusier-Hühner 77
  Assendelfer Hühner 195
  Bastarde mit Fasan 254
  geschlechtsgekoppelte Vererbung 195
  Kammformen 119
Galton 22
Gamet 64
Gärtner 245
Gates, R. R. 7
Gattungsbastarde 245
Gattungsgrenzen 333
Geisteskrankheiten 354
Gen 99
Gennaeus, Gattungsbastarde 255
Gerschler 231
Geschlechtsbestimmung 209
  -epigame 210
  -progame 210
Geschlechtschromosomen 199
  mikroskopisch unterscheidbar 201
Geschlechtsgekoppelte Vererbung 191
Geschlechtstrennung, Arten der 181
Geschlechtsvererbung 179
Geschwisterpaarung, Wirkung dauernder 311
Gewinn-Mutationen 344
Giftfestigkeit, Vererbung der, bei *Paramaecium* 59
Gnaphalium, Modifizierbarkeit 5
Gobius 247
Godlewski 160, 260
Goldschmidt 146, 208, 210, 211
goneoklin = dem einen Elter sehr ähnlich oder gleich
Goodale 253
Goodnight 248
Gray 260
Gregory 185
Grenzen der Gültigkeit der Spaltungsgesetze 213
Grundlage, cytologische, der Mendelspaltung 159
Grundunterschiede 95
Grundunterschied, Äußerung eines G. in vielen Eigenschaften 98
Gurke siehe *Cucumis*
Haarfarbe, menschliche 359
Haarform, menschliche 359
Haecker 382
Hämophilie 354
Hafer siehe *Avena*
Hagedoorn 41, 191, 259, 195
Halbblut 144, 381
Haplont 161
Haubenratten 146
Hayes 331
Hedera, induzierte Modifikationen 57
Helix 73
Hemerallopie 354
Hemmungsstoffe der Pollenkeimung 187
Herbst 160, 260
Heribert-Nilsson 230, 235
Hermaphroditen 184
Hertwig, G. 247, 248, 307
Hertwig, O. 159, 307
Hertwig, P. 247, 307
Heterogenesis 282
Heterostylie 184
Heterozygoten 64
  transgredierend über die P_1-Sippen 73
Heterozygotie als Ursache vegetativer Üppigkeit 331
Heuer, W., 265

Hieracium, Speziesbastarde 236
  zweierlei Eizellen 258
Hirtentäschel siehe *Capsella*
Holdefleiss 281
Homozygoten 64
Homozygotie als Ursache von Inzuchtsdegeneration 331
Hopfen siehe *Humulus*
Hordeum, Kombinationszüchtung 369
Hormone 122
Hornersche Regel 356
Hottentotten-Bastarde mit Europäern 360
Huhn siehe *Gallus*
Humulus, buntblätterige Sippe 220
  früh sterbende Gattungsbastarde 248
Hurst 119
Hyalodaphnia, Modifizierbarkeit 53
Hyde 330
hypostatisch 93
Jacobsen 203
Idioplasma, Definition 3
  Lokalisierung des 159
Idiovariation 285
Jennings 21, 24, 35, 40, 47, 49
Jesenko 250
Ikeno 220
Immunität, Übertragung von Mutter auf Kind 56
Inkonstanz, vegetative der albomaculata-Sippen 213
Individualauslese 367
Individualstoffe 187
induzierte Modifikationen bei Bakterien 307
Inselformen, Zwergwuchs bei 331
Inzucht 326
Inzuchts-, immune Sippen 329
Inzuchtsminimum 327
Johannsen, W. 4, 35, 38, 40, 88, 348
Jollos 37, 57, 60
Jordan 44
Ipomoea, Inzuchtswirkung 327
Jugendform 58
Jwanow 253
Kammerer 55
Kampf ums Dasein 340
Kaninchen siehe *Lepus*
Kapuzengerste 370
Kartoffeln siehe *Sol. tuberosum*
Kernbau, große Unterschiede im, als Ursache nichtmendelnder Vererbung 213
Klebahn 62
Klebs, G., 4, 6, 24
Klon 120
Knöllchenbakterien, Umgewöhnung 61
Koehler 261
Kohl siehe *Brassica*
Koloradokäfer siehe *Leptinotarsa*
Kombinationszüchtung 371
Konductorin 356
Konstellationswert 17
Koppelung 151
  absolute 173
  Intensität der 169
Korrelation 125, 372
Korrelationstabelle 4
Korschinski 282
Kröte siehe *Bufo*
Kronacher, C., 364
Kulturvölker, Untergang der 361
Küpelwieser 260
Kurzfingerigkeit, erbliche 353
Laburnum Adami 262
Lamarck 335
Lang, A., 73, 140
Lappa, Speziesbastarde 230
Lathyrus, Faktorenkoppelung 151
  Mutation von 288
Laubmoose, Sippen mit verdoppelter Chromosomenzahl 301
Lecidea, Gattungsgrenzen
Lehmann, E., 31, 188, 222, 244
Lein siehe *Linum*
Leistenbruch, Vererbung der Anlage zum 91, 350
Lenz, F., 356
Leptinotarsa, Mutationen 294
  Selektionsversuche 39
Lepus, Beeinflussung der Ohrlänge durch Temperatur 12
  Belgisches Riesen-Kaninchen 75
  Dominanz bei 69, 71, 72
  Dominanz der Ohrform 75—76
  Französische Widder 75
  Holländer Kaninchen 76, 147
  Inzucht bei 331
  Liste von Erbfaktoren 116
  Ohrlänge 139
  russisch gefärbte 117
  Zähmung von wilden Kaninchen 338
Levkojen siehe *Matthiola*

Lichtblätter 33
Lidforss, B., 257, 300
Linaria, Speziesbastarde 230
Linie, reine 20
Linum, gestörte Zahlenverhältnisse 151
Little 150
Lossen 354
Lotig 227
Löwenzahn siehe *Taraxacum*
Ludwig 145
Lymantria, Geschlechtsvererbung 208
Modifizierbarkeit durch Futter 11
Mais siehe *Zea*
Malaria, Vererbung erworbener Chinin-Resistenz 48
Mangrove-Pflanzen, Angepaßtsein der 338
Mantis, Pseudogamie 259
Marryat 191
Marchal, El. u. E., 304
Massini 306
Matthuse, G,, 34
Matthiola, Behaarung 125
Blütenfüllung 175
matrokline Bastarde bei Verwendung von radiumkrankem Sperma 248
Maultiere 250
Maus siehe *Mus*
Meerschweinchen siehe *Cavia*
Meijere, J. C. H. de, 203
Melandrium, geschlechtsgekoppelte Vererbung 199
Geschlechtsverhältnisse 208
Hochlands- und Tieflandssippen 337
schmalblätterige Mutante 285
spontane Speziesbastarde 231
Sterben der Embryonen aus Artkreuzungen 247
Umwandlung der ♀ in ♂ durch *Ustilago* 209
weißblätterige Mutante 287
Mendel, G., 1, 63, 65, 67, 77, 78
mendeln 84
Mendelsche Theorie, Kernpunkt der 66
Mendelspaltung, Allgemeine Formel für Zahlenverhältnisse 87
Menschenrasse 348
Mercurialis, Geschlechtsvererbung 183
Merkmal, nützliches 339
Merogonie 159
Metazoen Entwicklungskreis 163
Meyenburg, v. 56
Meyer 273
Microtus 293
Millardet 261
Mirabilis, Bastardatavismus 96
variegata-Sippe 301
Vererbung der Buntblätterigkeit 214
Mißbildungen, erbliche 354
infolge von Alkoholvergiftung der Eltern 55, 308
Mixochimären 279
Modifikation, Definition 9
Erblichkeit der 34
Nachwirkung 49
transgredierende 46
Vortäuschung einer durch Kombinationen 57
Zeitdauer 6
Modifikationskurve 16
Moenkhaus 330
Monolepsis 261
Moose, Entwicklungskreis 162
Morgan, de 260
Morgan 149, 167, 210, 211, 293, 356
Mulatten 359
Müller 306
multiple Allelomorphism 173
Mus, Abhängigkeit der Schwanzlänge von Temperatur 12
gelbe homozygotisch nicht lebensfähige Sippen 150
Haubenratten 146
Inzuchtswirkung 331
künstliche Befruchtung 246
Vererbung von Modifikationen der Schwanzlänge 53
Mutation, Definition 10, 285
Mutationen bei Bakterien 306
dominante 293
genügende Mannigfaltigkeit für Evolution 343
Mutation, Gewinn-, Verlust-, progressive, regressive 344
Mutationen, homologe Reihen von 293
Mutation infolge vermehrter Chromosomenzahl 304
Kategorien der 286
schwere Erkennbarkeit 285
Transgression mit Stammrasse 285

Mutation, Wirkung auf die Zusammensetzung einer Population 321
Mytilus 259
Nachtblindheit 354
Nachtschatten siehe *Solanum*
Nachwirkung von Modifikationen 49, 366
Naegeli 3, 9, 159, 338
Nathusius, S. v., 12
Naudin 230
Neger, albinotische 353
Bastarde mit Europäern 359
gescheckte 352
Neisser 306
Neumann, E., 12, 15
Newman 246
nicht mendelnde Eigenschaften, idioplasmatische Grundlage für 221
Nicotiana Artbastarde
Nilsson-Ehle, H., 40, 92, 124, 128, 130, 133, 135, 136, 140, 143, 371
Nordhausen, M., 33
Obstarten, Degeneration bei vegetativer Vermehrung 326
Odontoglossum, Pseudogamie 259
Oncidium, Pseudogamie 259
Oenothera, Artbastarde 239
Modifikation des Wuchses im Warmhause 6
Mutationen 296
Mutationen als Auslesematerial für Evolutionen 343
Schwächlichkeit von Artbastarden 248
Sippen mit vermehrter Chromosomenzahl 304
Orchideen, Gattungsbastarde 245
Pseudogamie 259
Oscillaria, Farbänderungen 49
Selektionswirkung 341
Ostenfeld 236
Ovis, Rassenunterschiede 144
Vererbung der Behörnung 211
P_1-, P_2-Generation 65
Paarungsgenossenschaften 334
Papaver, Kritische Periode 31
Papilio Memnon, Polymorphismus der Weibchen 203
Parallelmutationen bei verschiedenen Arten 294
Paramaecium, Erblichkeit der Modifikationen 35
Paramaecium, induzierte Modifikationen 59
Korrelation von Länge und Breite 21
Modifizierbarkeit 24
Nachwirkung von Modifikationen 49
rein ungeschlechtliche Vermehrung 325
Vererbung der Giftfestigkeit 59
Paratyphusbakterien, Mutation bei 307
Parentalgeneration 65
Parthenogenesis bei *Apis* 211
bei *Chara* 261
bei *Daphnia* 211
bei *Hydatina* 211
künstliche 259
künstliche vor Befruchtung durch artfremdes Sperma 260
patrokline Bastarde bei Oenothera 239
Pavo, Gattungsbastard 254
Pearl, R., 40, 191, 198, 311
Pelargonium, aurea-Sippe 219
Chimären 217
Periclinalchimären 267
vegetative Aufspaltung in F_1 218
weißblätterige Sippen 216
Pellew 258
Penicillium, Gewöhnung an Gifte 56
Periclinalchimäre 268
Herstellung von 275
Periode, kritische 32
permanente Bastarde 243
Pfau siehe *Pavo*
Pfropfbastarde 262 ff.
Pfropfung, Übertragung von Eigenschaften durch 276
üppiges Wachstum der Edelreiser 277
Phanerogamen, Entwicklungskreis 163
Phaseolus, Bastardatavismus 102
Modifikationskurven 16
Phasianus, Artbastarde 255
Gattungsbastarde 255
Phycomyces, Mixochimären 279
Phylloxera, Entwicklungskreis 325
Pisum, Zahlenverhältnisse bei einfachen Kreuzungen 77
Plate 382
Platypoecilius, Artbastarde 231
Poll, H., 250, 254, 255, 256
Pollenkörner, taube bei Oenothera 243
Polyoecie 182
Population Definition 42
Populus, Chimären 276

Potentilla, Modifizierbarkeit 6
Potenz der Erbfaktoren 208
Presence-Absence-Theorie 105
unnötige Schwierigkeiten aus der, für Erklärung der Evolution 344
Primula, albomaculata-Sippen 215
Artbastarde 258
Heterostylie 185
kritische Periode der Blütenfarbe 32
Modifizierbarkeit 6
Pseudogamie 258
tetraploide Sippen 258
Propagation, unabhängig von Sexualakt 323
Protanopie 356
Protoplasma als idioplasmatische Grundlage nichtmendelnder Sippenunterschiede 221
Lokalisierung von Idioplasma im 160
PRZIBRAM, H, 12, 259
Pseudo-Bastarde 259
Pseudogamie 257
Psycholamarckismus 335
PULST 56
PUNNET 2, 119, 153, 191
RABL 52
Radies siehe *Raphanus*
radiumkranke Spermatozoiden 242
Rana, Artbastarde 247
Befruchtung von Kröteneiern durch radiumkranke Spermatozoiden von 248
Modifizierbarkeit der Darmlänge 11
Ranunculus, Angepaßtsein 339
Raphanus, Bastarde mit *Brassica* 246
Gattungsbastard 255
Nachwirkung einer Modifikation 51
Rassenhygiene 360
Ratte siehe *Mus*
RAUNKJAER 182
Reduktionsteilung 161
Regression, GALTONsche 43
REICHENBACH 57
RENNER, O., 239
Rettich siehe *Raphanus*
regessiv 70
Roggen siehe Secale
Rosen 244
ROSENBERG, O., 236
Rostpilze, Spezialisierung für Wirtspflanzen 62
Rübe siehe *Beta*
Rüdin 400
Rubus, Mutationen 300
Pseudogamie bei 257
Rückkreuzung 67
Salix, Speziesbastarde 230, 235
Samen, taube, bei *Oenothera* 243
Samenanlagen, taube, bei *Stizolobium* 256
Satureja, Geschlechtsvererbung 183
SAUNDERS, E. R., 125, 175
Schaf siehe *Ovis*
Schattenblätter 33
Scheckung beim Menschen 352
SCHIEMANN, E., 306
SCHINDLER 49
Schmetterlinge, Sterilität von Artbastarden 253
SCHÜBELER 47
Schwein siehe *Sus*
Secale, Gattungsbastard 250
Seidenspinner siehe *Bombyx*
Selbstfertilität 186
Vererbung der 88
Vererbung der bei Artkreuzungen 229
Selbststerilität 186
Vererbung der, bei Artkreuzungen 229
Selektionstheorie 340
Selektionsverfahren 368
Semisterilität 255
SEMON, R., 40
Sempervivum, Modifizierbarkeit 24
Zunahme der Fertilität b. Artbastarden 255
Sexualakt, Ausschaltung des, aus dem Entwicklungskreis 324
Sinn der 322
Vorteil für Evolution 347
Sexualzellen, personifizierte, bei den Bienen 211
SHEARER 260
SHULL, G. H., 20, 40, 101, 105, 137, 181, 208, 331
Siemens 400
Silene Geschlechtsverteilung 181
SIMPSON 352
Solanum Darwinianum 275
Gaertnerianum 266
Koelreuterianum 266
Lycopersicum Eigenschaftsübertragung beim Pfropfen 277
gigas-Sippen 305
melongena Chimären 275
nigrum Pfropfbastarde 265

Solanum tuberosum, Selectionswirkung 39
tubingense 266
SOLMS-LAUBACH 261
Sonnenblätter 33
Sorbus, Artbastard 249
Sortenabbau bei vegetativer Vermehrung 326
Spaltung „unreine" 93
vegetative in F_1 bei *Pelargonium* 218
Spaltungsgesetze, Ableitung 62
Geltungsbereich 213
Spermakern, Eliminierung des, bei Artkreuzungen 260
Spermatozoiden, Anlockung nur durch Reizstoffe der gleichen Spezies 247
Spezies, Definition 332
Speziesbastarde 222 ff.
mendelnde bei *Dianthus*, *Aquilegia*, *Melandrinum* mirabilis 229
sofort konstante 236
Sphaerechinus, Artbastarde 260
Sphodromantis 259
Squarehead-Weizen 137
STANDFUSS 11, 253
Star, grauer 354
Sterilität der Artbastarde 249 ff.
teilweise, von Artbastarden 250
Stizolobium, Semisterilität bei 255
STOCKARD, Ch. R., 55, 308
Stoffwechselkrankheiten 357
pflanzliche, Übertragung bei vegetativer Fortpflanzung 326
STRASBURGER 159, 183
Strongylocentrotus 259
Artbastarde 260
SUMNER 12, 53
SURFACE 191, 198
Sus, Modifizierbarkeit durch Art der Fütterung 12
System und Bastardierbarkeit 245
Tabak siehe *Nicotiana*
TAMMES, T., 151
Taraxacum, Modifizierbarkeit 4
Telegonie 281
Temperatur, Einfluß auf Blütenfarbe 7
Einfluß auf Färbung der Schmetterlinge 11
Tetraploide Sippen von Laubmoosen 301
von *Primula* 258
THIENEMANN 336
TISCHLER, G., 250
Tomate siehe *Solanum*
TOWER 11, 39, 40, 294
TOYAMA 281
Transformation 57
Transgression der Modifikationskurven 46
Transmutation 285
Trifolium, umschlagende Sippe 31
Triticum, Ährenform 137
Gattungsbastarde 250
gleichsinnige Faktoren der Ährenform 137
gleichsinnige Faktoren der Kornfarbe 129
Kornfarbe 129
Modifizierbarkeit der Reifezeit 47
Trunksucht, Einwirkung auf Nachkommen 55
Trypanosomen, Vererbung der Giftfestigkeit 61
TSCHERMAK, E. v., 2, 63, 96, 369
A. v., 281
Unverträglichkeit der Idioplasmen bei Artkreuzungen 248
Uredineen, Entwicklungskreis 324
Gewöhnung an bestimmte Wirtspflanzen 62
Urtica, Bastarde mit Humulus 248
Ustilago antherarum 209
Vanessa cardui, Aberrationen 11
Variation, Kategorien der 282, 309
fluktuierende 145
Variationskurven, halbe 26
einschenkelige 26
mehrgipfelige 27
Variationsstatistik 14
vegetative Vermehrung, Konstanz der Bastarde bei 237
Nachteile von rein 326
Vererbung, alternative = mendelnde V.
Definition 2
Grundlage der 3
Verlust-Mutationen 344
Vermehrung, vegetative Übertragung von Infektionskrankheiten bei 365
Veronica, nicht mendelnde Rassenunterschiede 222, 242
Selbstfertilität 188
Verwandtschaft, systematisch und Grad der Sterilität der Bastarde 250
Verwandtschaftszucht 318
VILMORIN, L. DE, 39
VOGLER, P., 39
VRIES, H. DE, 1, 2, 30, 33, 63, 239, 296, 297
Wahrscheinlichkeitskurve 18
WALTHER 281

Weiden siehe *Salix*
Weissmann 11, 159, 331
Weizen siehe *Triticum*
Wettstein, v. 255
Wichler 231
Wille 47
Winge 220, 221, 248
Winkler 217, 265, 266, 267, 271, 274, 279, 305
Wolf 37, 306
Woltereck 40, 53
Wood 211
Woodruff 326
Xenien 279
Xiphophorus, Artbastarde 331
Zähmung von Wildtieren 338
Zea, gestörte Zahlenverhältnisse 147
Inzuchtswirkung 329
Vererbung der Kolbengröße 89
Vererbung von Verletzungen 48
Xenien 279
Zuchtwahl, natürliche 340
Zufallskurve 19
Zufallskurven in F_2-Generationen 144
Zwergformen infolge von Inzucht 331
Zwillinge, eineiige 349
Zwischenrassen 31
Zwitterigkeit, primäre und sekundäre 181
Zygopetalum, Pseudogamie 259

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von **Prof. Dr. C. Correns.** Mit 9 Textabbildungen. Geh. 2 Mk. 50 Pfg.

Die neuen Vererbungsgesetze von **Prof. Dr. C. Correns.** Mit 12 z. T. farbigen Abbildungen. Zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der „Vererbungsgesetze". Geh. 4 Mk.

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts von **Prof. Dr. C. Correns**, Berlin, und **Prof. Dr. R. Goldschmidt**, München. Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 zum Teil farbigen Textabbildungen. Geb. 10 Mk.

Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Dr. Hugo de Vries.** Ins Deutsche übertragen von Professor Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geh. 26 Mk. 50 Pfg.

Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas von **Dr. Hugo de Vries**, Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam. Geh. 2 Mk. 60 Pfg.

Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera von **Dr. Hugo de Vries**, Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln. Geb. 40 Mk.

Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie von **Prof. Dr. H. Klebahn.** Mit zahlreichen Textabbildungen. Geb. 8 Mk.

Die wirtswechselnden Rostpilze. Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse von **Prof. Dr. H. Klebahn.** Mit 8 Tafeln. Geh. 33 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, herausgegeben von **E. Baur** (Berlin), **C. Correns** (Münster), **V. Haecker** (Stuttgart), **G. Steinmann** (Bonn), **R. v. Wettstein** (Wien), redigiert von **E. Baur** (Berlin).

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre" erscheint in zwanglosen Heften, von denen 3—4 einen Band bilden. Der Abonnementspreis des Bandes beträgt 45 Mk. Die abgeschlossen vorliegenden Bände kosten je 40 Mk. Es sind vollständig: Band I—XXI.

BIBLIOTHECA GENETICA herausgegeben von **Prof. Dr. Baur,** Band I: **Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets** von Hofrat **Prof. Dr. L. Adametz.** Mit 32 Abbildungen auf 16 Tafeln. Vorzugspreis für die Abnehmer der „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre" 25 Mk.

Wandtafeln zur Vererbungslehre, herausgegeben von **Prof. Dr. E. Baur** (Berlin) und **Prof. Dr. R. Goldschmidt** (Berlin).

Diese Tafeln sind in Farbendruck ausgeführt und haben ein Format von 120 : 150 cm. Den Tafeln wird eine Erklärung in deutsch und englisch beigegeben.

Die „Wandtafeln zur Vererbungslehre" gelangen in zwei Serien von je sechs Tafeln zur Ausgabe: eine zoologische und eine botanische Serie umfassend.

Die Tafeln werden einzeln abgegeben zum Preise von 24 Mark für die zoologische Wandtafel und 20 Mark für die botanische Tafel.

Es liegen vor:

Zoologische Serie Tafel 1,
Botanische Serie Tafel 8 und 10.

Preis der Erklärung . . . . . 1 Mark 50 Pfg.

Weitere Tafeln erscheinen nach Friedensschluß.

Ausführliche Prospekte inbetreff dieser Wandtafeln mit verkleinerter Wiedergabe der einzelnen Tafeln stehen kostenlos zur Verfügung.

Diskussionsabend der Biologen in Jena am 11. November 1948

„Wir können von der Natur keine Geschenke erwarten; unsere Aufgabe ist es, sie ihr zu entreißen!“ (Mitschurin)

Heute veröffentlichen wir in gekürzter Fassung das Stenogramm der Diskussion bedeutender Jenaer Biologen über die Lehre Mitschurins und Lyssenkos, die eine neue Etappe in der Entwicklung der Biologie darstellt.

Obwohl die Redaktion mit einzelnen im Laufe der Diskussion vorgebrachten Thesen nicht einverstanden ist, stellt sie dem Bericht über die Diskussion ihre Spalten um so bereitwilliger zur Verfügung, als die reaktionäre Westpresse es zu verheimlichen sucht, daß die fortschrittlichen Wissenschaftler aller Länder, auch die deutschen, die Lehre Mitschurins und Lyssenkos, die die Genetik aus der Sackgasse des Mendelismus und Morganismus herausführt, mit großem Interesse studieren, wodurch sie zeigen, daß ihnen der Fortschritt der Wissenschaft am Herzen liegt.

In der nächsten Beilage wird die Redaktion auf diese Frage zurückkommen und ihre eigene Meinung über eine Reihe aktueller Probleme der modernen Biologie darlegen, die in der Diskussion aufgeworfen wurden.

Die Grundideen der Lehre Mitschurins und Lyssenkos

Fräulein Lux:

Ich freue mich, Sie im Namen der Gesellschaft zum Studium der Kultur der Sowjetunion in Jena hier begrüßen zu dürfen. Vor allen Dingen sind wir darüber sehr erfreut, daß Sie so zahlreich unserer Einladung nachgekommen sind.

Es wird heute ein sehr wichtiges Problem behandelt, nämlich die Vererbung erworbener Eigenschaften, die in Rußland zu einer großen und bedeutenden Diskussion geführt hat. Herr Professor Dr. Schwarz wird heute abend das Referat übernehmen, und wir hoffen, daß Sie sich an einer recht angeregten Diskussion beteiligen werden.

Prof. Dr. Schwarz:

Das Problem, um das es sich bei unserer Diskussion handeln wird, ist ein Problem, das in der Welt seit nunmehr über hundert Jahren immer wieder und wieder auftaucht und das man auf den verschiedensten Wegen und mit den verschiedensten Methoden zu lösen versucht hat. Das Problem ist plötzlich außerordentlich aktuell geworden von einer Seite her, die uns Deutschen speziell recht unerwartet erschienen ist, unerwartet deswegen, weil wir fast 20 Jahre, nicht nur erst seit 1933, von den Ergebnissen der wissenschaftlichen Forschung in der Sowjetunion abgeschnitten waren.

Es handelt sich dabei um den großen Vortrag des Präsidenten der Landwirtschaftlichen Wissenschaftlichen Akademie der Sowjetunion, Professor Dr. Lyssenko, der bereits 1939, dann aber 1948 in besonders klarer und polemisch sehr scharfer Weise die Fragestellung der Vererbung überhaupt und damit die Frage der Entwicklung der Lebewelt neu zur Diskussion gestellt hat.

Was ist eigentlich Darwinismus?

Der Angriff ist in erster Linie gerichtet gegen jene wissenschaftliche Richtung, die gemeinhin als Mendelismus-Morganismus bezeichnet wird, d. h. diejenige Richtung, die bisher ausschließlich in der Erforschung der Vorgänge in den Keimzellen und der Uebertragung der Eigenschaften von den Eltern auf die Nachkommen mittels der Keimzellen das Problem zu lösen versucht hat. Es ist eine grundsätzliche Forderung derjenigen Forscherkreise, die sich als Darwinisten bezeichnen, daß sie sagen: Die Vererbung der Eigenschaften geschieht ausschließlich in den Keimzellen, ausschließlich läuft der gesamte Entwicklungsprozeß — womit ich nicht den individuellen **einem hohen Maße abhängig und werden in hohem Maße auch deshalb im Widerspiel, in dem der Körper sich im Verhältnis zu seiner Umwelt befindet, gestaltet.**

Dies ist jene Gruppe, die man und die sich selbst als Darwinisten bezeichnen. Ihnen gegenüber steht die Gruppe der Lamarckisten und Neolamarckisten, die von dem entgegengesetzten Standpunkt ausgehen, daß also die Keimzellen Produkte des Körpers seien, der Körper unter den Einflüssen der Umwelt bestimmte Eigenschaften erwerbe und diese Eigenschaften nun auf die Keimzellen, die nichts anderes seien als eben die Träger dieser erworbenen Eigenschaften vom Individuum zu dem folgenden Individuum, das mit ihm in unmittelbarem Abstammungsverhältnis steht, übertrage.

Organismen und Umwelt

Bei Darwin selbst, wenn man ihn aufmerksam liest, muß man feststellen, daß er keineswegs diesen engen Standpunkt der Darwinisten vertreten hat. Genau so wie ein Karl Marx einmal gesagt hat: „Moi je ne suis pas marxiste!“, genau so dürfte Darwin gesagt haben, wenn er es erlebt hätte: Ich bin kein Darwinist; denn in seinem berühmten Werk „Origin of species“ ist wiederholt erklärt, daß **er praktisch der Auffassung ist, daß die Eigenschaften durch die Einflüsse des Milieus erworben werden und dementsprechend dann auch diese Eigenschaften auf die Nachkommenschaft übertragen werden.**

Daß Lyssenko ein Darwinist im vollen Umfange des Wortes ist, das ist nicht zu bezweifeln.

Es handelt sich, um wenigstens einmal darauf hinzuweisen, um zwei Umstände, die hier eine Rolle spielen. Das ist einmal **eigentlich unmöglich scheinen möchte.** Denn wenn ein unmittelbarer Sprung von einem Tetraploiden vor sich geht, so wird er sich regelmäßig vollziehen als ein Sprung in die Oktoploidie und nicht in die Hexaploidie. Aus einem vierzelligen Chromosomensatz kann nur ein acht- und nicht ein sechszelliger werden nach der Auffassung der Mendelisten.

Vegetative Hybridisierung

Dies wären zwei besonders kritische Punkte, auf die ich ausdrücklich hinweise. Ein weiterer wichtiger Punkt ist jener, den Lyssenko als **vegetative Hybridisierung** bezeichnet.

Die bisherige Forschung der westlichen Botanik hat eine derartige vegetative Hybridisierung, d. h. eine gänzliche Durchdringung der Elemente zweier verschiedener Pflanzen, bisher nicht feststellen zu können geglaubt, sondern ihrer Auffassung nach ist bei Pfropfungen zweier verschiedener Pflanzentypen, die ich miteinander zur Verwachsung bringe, unter Umständen wohl eine Mischung ihrer Elemente möglich, aber nur in der Weise, daß die Gewebepartien der einzelnen Pfropfpartner noch als solche in ihrer erblichen Struktur ihrem gesamten Artcharakter nach unverändert bleiben.

Von Lyssenko wird an Hand eines umfangreichen Materials, schon bei einer Pfropfung zweier verschiedener Typen, die an sich äußerlich keine Mischung gewisser Gewebeteile aufweisen, sondern sich an der Pfropfstelle ganz normal trennen, doch festgestellt, daß die Unterlage auf das aufgepfropfte Reis ganz bestimmte Einflüsse ausübt, die sich in der Nachkommenschaft des Reises in ganz bestimmter Beziehung bemerkbar machen. Es hat in dieser Hinsicht bereits Mitschurin eine Methode entwickelt, durch Pfropfung, sei es als Unterlage, sei es als Reis in die Krone von Obstbäumen usw., ganz bestimmte Eigenschaften, die den betreffenden Bäumen abgehen, zu übertragen.

Er nennt diese Methode die Mentormethode, die beispielsweise so arbeitet, daß ein nicht genügend frostresistenter Apfel in seine Krone Zweige eines hochgradig frostresistenten Apfels eingepfropft bekommt und nun im Laufe weniger Jahre der Einsatz dieser Pfropfreiser auf den Apfel dahin führt, daß dieser Apfel-

sind vom Zufall abhängig. Es ist vielmehr an einem Punkt eine Labilität eingetreten, und diese steigert sich. Das ist objektiv festgestellt.

Prof. Dr. Uhlmann:

Diese Veränderungen sind oft ohne Selektionswert. Das ist das Eigenartige.

Prof. Dr. Schwarz:

Sehr richtig! Wenn wir nun von einer ganz anderen Seite her die Dinge betrachten, ob im Pflanzenreich oder im Tierreich, so sehen wir doch sowohl, geologisch betrachtet, eine stufenweise Verkomplizierung, die eindeutig immer in bestimmter Richtung verläuft, als auch gleichzeitig im biologischen System, das doch unabhängig von der geologischen Stufenreihe aufgestellt worden ist, ebenfalls eine stufenweise Verkomplizierung. Man könnte regelrecht von einer gerichteten Verkomplizierung sprechen. Beide Stufenreihen decken sich in wesentlichen Grundzügen.

Prof. Dr. Uhlmann:

Das ist die Bedeutung der Abstammungslehre.

Prof. Dr. Schwarz:

Nun sehe ich nicht, in welchem Maße überhaupt der Mendelismus hier eine Erklärung zu geben vermag. Das kann er einfach nicht. Damit haben wir doch einen ganz wesentlichen Punkt in unserer Diskussion heute abend erreicht, daß wir sagen müssen: Die großen Probleme der gesamten Abstammung sind mendelistisch, aufgebaut auf einer Betrachtung nur der Chromosomen als der sich verändernden Strukturen, nicht als gelöst zu betrachten.

Prof. Dr. Uhlmann:

Das ist der große Kampf, der durch Dezennien geht. Wir können mit der Genetik, wie sie bei uns geführt wird, höchstens Veränderungen innerhalb der Gattungen erklären, aber darüber hinaus nicht.

Prof. Dr. Schwarz:

Dann möchte ich noch auf einen zweiten Punkt aufmerksam machen. Wenn wir die geologische Geschichte betrachten, so sehen wir, daß doch die großen Organismengruppen in den meisten Fällen schlagartig und meistens mit einer Fülle von Erscheinungsformen auftreten. Ich sehe das vor allen Dingen im Pflanzenreich. Die bisher höchste Stufe, die Blütenpflanzen, steht im oberen Teil der unteren Kreide plötzlich mit einer Fülle von Formen da, darunter hohe Bäume, die über eine außerordentliche Differenzierung verfügen. Die Erde ist geologisch so erforscht, daß wir erwarten müßten, wenn hier lange Uebergänge vorhanden wären, daß wir die nachweisbar machten. Aber eines ist dabei von entscheidender Bedeutung, daß diese Blütenpflanzen, wenn ich dieses etwas anfechtbare Wort in die Diskussion werfen soll, in Details auf den unteren Stufen schon erscheinen. Das gilt doch auch für die Zoologie.

Prof. Dr. Uhlmann:

Der einzige Fall, den wir besser verfolgen können, sind die Vertebraten. Aber sonst haben wir es genau so, daß eine neue Gruppe auftritt. Denken Sie an den Anfang der Säuger wie der höheren Wirbeltiere, wie die so explosionsartig auftreten. Deswegen sind wir auch davon abgekommen, einen Stammbaum als Baum darzustellen, sondern wir tun es strauchartig.

Prof. Dr. Schwarz:

Es ist interessant, daß Lyssenko den Standpunkt

-mechanik ausnehmen. Die Chromosomen sind doch im Rahmen der Zelle schließlich kein anderes Gebilde als meinetwegen ein Herz im Körper. Die Chromosomen werden immer nur als fertige Struktur betrachtet, und erst neuerdings geht man daran, das Bild ihrer Struktur und ihrer Veränderlichkeit aufzuzeigen.

Man hat meines Wissens neuerdings ganz generell den Eindruck, daß die Chromosomen auch im Synapsisstadium und als anscheinend vollkommen homogene Kerne doch in ihrer individuellen Struktur verschieden seien. Damit kommt das Problem der Verdoppelung der Chromosomen. Das ist meines Erachtens ein physiologisches Problem. Das ist entscheidend.

Die physiologischen Vorgänge sind doch, genau genommen, Vorgänge, die von der Umwelt gesteuert werden. **Das heißt also, das Chromosom steht in einem bestimmten physiologischen Zusammenhang mit dem Plasma und dieses wiederum mit dem Chromosom.** Hier liegt meines Erachtens der Schlüssel zu der Lösung des gesamten Problems. Was wir brauchen, ist eine, man könnte geradezu sagen, eine Physiologie des Chromosoms.

Prof. Dr. Klitsch:

Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß die Chromosomensätze in den Floren von extremen Gebieten besonders hoch sind. Soweit ich orientiert bin — vielleicht nenne ich teilweise falsche Zahlen —, ist die Zahl der Pflanzen mit mehrfachen Chromosomensätzen unter besonders günstigen Bedingungen, also in den mediterranen Gebieten, sehr gering. Gehen wir aber weiter nach Norden, schon nach Deutschland oder vollends nach Norwegen und Schweden, so sind die Pflanzen mit hohen Chromosomensätzen sehr viel zahlreicher. Ebenso ist es, wenn wir nach dem Süden zu gehen, also allgemein unter extremen Bedingungen. Das läßt folgern, daß die Umweltbedingungen eine störende und bestimmende Bedeutung für die Zahl der Chromosomensätze haben.

Dr. Schneider:

Wir müssen fragen: Wie kommt es zu einer Verdoppelung? Was ist schuld? Natürlich die Außenwelt. So ist es gerade nach den Arbeiten von Mitschurin und Lyssenko. Hier zeigt die Umwelt Kälte, und die Chromosomen verdoppeln sich. Die Pflanze kann sich nur halten, da sich die Umwelt verändert hat, wenn sie jetzt den Chromosomensatz verdoppelt hat. Das wird die Umwelt weiterführen.

Prof. Dr. Herzog:

Bei Kulturpflanzen geht die Ansicht der Genetiker dahin, daß ein Triploid dadurch entsteht, daß ein Haploid und ein Diploid zusammentreten und eine Kreuzung entsteht und das mütterliche Plasma Eigenschaften hat, die vererbt werden können.) (Zuruf: Das Chromosom ist aber doch da!)

Dirigieren — das ist unser Ziel

Prof. Dr. Schwarz:

Die Dinge liegen so, daß Lyssenko keineswegs die Rolle der Chromosomen bei der Vererbung leugnet. Aber sie haben nicht die einzige und nicht die ausschlaggebende Rolle, sondern gerade das ist wichtig, daß das Plasma und damit das Individuum eine ganz wesentliche Rolle spielt. Wenn, was Lyssenko nicht bezweifelt, ein nicht unwesentlicher Teil der Erbeigenschaften durch die Chromosomen oder noch besser durch die Keimzellen übertragen wird, so sehen wir doch in der gesamten Natur, ich möchte geradezu sagen ein Bemühen dieser Keimzellen, das Artbild möglichst konstant zu erhalten im Verhältnis zu den Umwelteinflüssen. Das ist nicht zu leugnen. Wir kennen den Fall der Rückmutation und all diese Dinge. Wir sehen auch immer wieder *die Populationen von bestimmten Typen sich auf einem relativ gleichbleibenden Niveau ausgleichen.*

Die Genetiker haben den Versuch gemacht, Abänderungen herbeizuführen. Und was haben sie getan? Sie beschießen die Chromosomen bzw. die Kerne mit den schärfsten Geschützen, die die Welt überhaupt kennt, mit Röntgenstrahlen, Radiumstrahlen usw., der durchdringendsten Energieform, die wir überhaupt haben. Das sind Außeneinflüsse, das ist nicht zu leugnen. Die Struktur der Chromosomen ist aber durch eine lange historische Entwicklung weitgehend gegen die allzu stark wechselnden Außeneinflüsse abgeschirmt.

Von der Seite sehe ich auch das Problem, wenn wir den Menschen als Umwelt betrachten. Der Mensch stellt auch bestimmte Ansprüche und Forderungen. Er ist auch ein Faktor der Umwelt. Er ist auch Natur. So sind unsere Ansprüche, die wir an die Pflanzen stellen und durch die wir sie bestimmen, wenn wir sie beurteilen, durchaus Umweltansprüche, auf die die Pflanze auch reagiert.

Das ist das Ziel unserer ganzen Arbeit, daß wir in der Lage sind, diese Umwelteinflüsse so zu dirigieren, daß wir das erzeugen, was geeignet erscheint.

Ich glaube, zumindest heuristisch bietet diese Auffassung die Möglichkeit, das an Ergebnissen, was die experimentelle Genetik uns gebracht hat, weiterfortzuführen und positiv zu entwickeln.

Prof. Dr. Grober:

Kann man den Begriff erworbener Eigenschaften in der alten Form noch aufrechterhalten?

Prof. Dr. Schwarz:

Nein, er ist nicht richtig, in diesem Sinne nicht. Konkret wird jede Eigenschaft erst einmal erworben.

Bekenntnis des Genetikers Renner

Prof. Dr. Herzog:

Aus einem Gespräch mit Herrn Professor Renner geht hervor, daß sich die Genetiker dessen zu jeder Zeit bewußt waren. Ich habe ihm gegenüber oft vom systematischen Standpunkt her auf dieselben Dinge hingewiesen, die Sie erwähnten, z. B. auf die aus genetischen Gesichtspunkten kaum erklärbare Orthogenese in der Entwicklung. Professor Renner sagte darauf ohne weiteres, die Orthogenese als solche könnte er nicht von vornherein als gerichtete

Entwicklungsprozeß meine, sondern den der Arten usw. — rein über den Weg der Keimzellen. Der Körper als solcher sei mehr oder weniger der Ernährer, das Substrat, auf dem die Keimzellen vegetieren, und trage zu irgendeiner Veränderung der Keimzellen in keiner Hinsicht unmittelbar bei, sondern die Variationen, die in den Keimzellen vor sich gingen, seien in ihren letzten Ursachen nicht bekannt und unbestimmt und ausschließlich dem Zufall unterworfen. Diese Richtung hat geradezu übersehen, daß die Keimzellen nicht als isolierte, selbständige Organismen, unabhängig von dem Körper, der sie erzeugt, existieren und die Vererbung der Eigenschaften und ihre Uebertragung vermitteln, sondern daß die Keimzellen nichts anderes sind als eben Produkte dieses Körpers in ihrer Entstehung, in ihrer Funktion. **Sie sind körperbestimmt, in**

nachdem diese Reiser entfernt sind und auch die Nachkommenschaft dieses Apfelbaumes weiterhin frostresistent bleibt.

Das wäre eine vegetative Hybridisierung, die aber in den Experimenten, die Lyssenko beziehungsweise seine Schüler mit der Pfropfung von verschiedenen Tomatensorten, von Tabak auf Tomate, von Tomate auf Kartoffel usw., durchgeführt haben, eine solche Mischung der Grenzen eintreten ließ, daß hier vollkommen neue Pflanzentypen entstehen, die gemischt waren aus den Elementen beider Arten und nun in der generativen Vererbung durch Samen diese Mischung auch weiterhin beibehielten. Ich habe das Problem in erster Linie als Botaniker kurz umrissen. Ich glaube, auch von seiten der Zoologie sind sicher gewisse Fragen zu stellen.

DISKUSSION

Was ist vererblich?

Prof. Dr. Uhlmann:

Ich bin kein Pflanzenzüchter. Als Zoologe und Histologe habe ich es dankbar empfunden, wenn Sie sagten, daß Darwin und Häckel **beide Erklärungsprinzipien vertraten und für nötig hielten für die Erklärung der abgestuften Mannigfaltigkeit. Das ist jedem Zoologen von vornherein verständlich.**

Was ist vererblich? Darwin und Häckel war es klar, es kommen nur solche Eigenschaften in Frage, die erblich sind. Sie haben doch unterschieden zwischen erblich und nichterblich. Die großen Zoologen und Botaniker haben doch immer schon eine gewisse Trennung gemacht. Wir stehen immer wieder vor dem Problem: Was ist nun erblich? Was haben wir für ein Kriterium für das, was erblich ist und was nicht. Ich möchte Sie fragen, wie verhält sich die russische Wissenschaft zu diesem Punkt? Was hat die russische Wissenschaft für ein Kriterium für das, was erblich ist und was nichterblich ist?

Prof. Dr. Schwarz:

Das Kriterium ist so, daß in der Akademierede von Lyssenko klar gesagt wird, daß eine scharfe Trennung zwischen erblich und nichterblich nicht möglich ist, sondern daß es sich hier um tatsächliche Uebergangsformen handelt, mit denen wir rechnen müssen, daß es also Stadien gibt, die durchaus nicht fest erblich sind, die schon wieder zurückgehen, oder die längere Dauer haben und dann bis zu solchen Stadien, an denen wir eine tatsächlich feste Vererbung konstatieren.

Prof. Dr. Uhlmann:

Wir müssen doch ein Kriterium dafür haben, was erblich ist. Für die phylogenetische Entwicklung kommen andere Dinge in Frage. Ich weiß, daß solche Dinge sehr schwer auseinanderzuhalten sind. Uns allen ist der Begriff der Dauermodifikation bekannt. Der ist vielleicht nur zu bestimmten Zeiten geeignet und muß überwunden werden.

Ein und dieselbe Veranlagung kann z. B. bei Schweinen große und kleine ergeben, je nach den Umständen.

Das bezieht sich nicht nur auf das Futter, sondern auch auf die Temperatur. Das sind zwei sehr wichtige Dinge.

Aber im allgemeinen stehen wir auf dem Standpunkt, daß das immer ein Schwanken ist um einen Mittelwert und daß dieser Mittelwert derjenige ist, der erblich gegeben ist. Dieser Mittelwert kann sich verschieben. Auf welche Weise, wissen wir noch nicht.

Ich bin auch in dieser Beziehung vollkommen Lamarckist. Ich stehe auf dem Standpunkt, daß die Außenbedingungen entscheiden, besonders die Temperaturschwankungen. Aber es müssen Veränderungen des Mittelwertes eintreten.

Lyssenko stellt richtig

Dr. Schneider:

Lyssenko sagt: „Die Erblichkeit stellt also den Effekt der Konzentrierung der Einwirkung von Umweltbedingungen dar, die von den Organismen in einer ganzen Reihe vorhergehender Generationen assimiliert worden sind."

Prof. Dr. Uhlmann:

Das ist ohne weiteres verständlich. Das ist aber höchstens eine Erklärung, kein Kriterium. Wir haben kein Kriterium für das, was erblich ist und was nicht.

Dr. Schneider:

Also, wenn im Laufe einer ganzen Reihe von Generationen immer dieselben Umweltverhältnisse einwirken, wird sich das allmählich festfahren.

Prof. Dr. Uhlmann:

Ohne weiteres.

Jarowisation und unsere Erfahrung

Prof. Dr. Klitsch:

Wir haben in der Pflanzenbauwissenschaft einen Begriff der Herkunft und verstehen darunter Saaten, die unter der Einwirkung unbeabsichtigter Selektion *ganz bestimmte charakteristische Formen erhalten,* die sich tatsächlich erblich verhalten. Also ich finde darin, wenn auch nicht alle, doch die Mehrzahl von Mitschurins Ideen, doch vergleichbare Erscheinungen in diesem Herkunftsbegriff, der bei uns herrscht.

Man spricht auch irrtümlich von Herkunft, z. B. bei einjährig vermehrten Sorten bei Getreide. Das lehnen wir ab.

Wenn ich die Schrift richtig verstanden habe — ich habe sie nicht so intensiv lesen können —, sagt aber doch Lyssenko, fußend auf den Mitschurinideen, daß diese erblichen Veränderungen, die Veränderungen der erblichen Konstitution, bereits in einem Lebenslauf bzw. in einer befristeten Zahl von Lebensläufen erworben werden. Bei uns ist nach der bisherigen Auffassung die Vorstellung so, daß nur durch eine ganz langjährige Einwirkung derartige Konstitutionen erzielt werden können.

Noch etwas anderes zu der Diskussion. In der Schrift ist mehrfach hingewiesen worden, Herr Professor Schwarz hat es ebenfalls erwähnt, auf die Methode der Jarowisation im russischen Sinne. Ich habe mich etwas näher damit beschäftigt. Da gibt es auch Anklänge bei uns in der landwirtschaftlichen Praxis, z. B. das ganze Frühsaatproblem. Sommerweizen, auch Sommergerste ist jarowisationsfähig. Wenn ich beispielsweise die Sommergerste sehr früh aufs Feld bringe, dann wird sie bis zu einem gewissen Grade jarowisiert. Sie erhält einen generativen Effekt, der sich für ihr ganzes Leben einstellt, und die Folge ist daß sich ein von der Natur selbst ausgelöster Jarowisationseffekt in stark fruktifikativer Einstellung der Pflanzen auswirkt, allerdings nur für diese eine Generation.

Das weicht vielleicht etwas ab, aber die Herkunftsbegriffe, wie wir sie haben, nicht geographisch, sondern züchterisch, haben einen bestimmten Anklang an die Idee Mitschurins.

Von der Modifikation zur Erblichkeit

Prof. Dr. Schwarz:

Einer meiner Kollegen hat folgendes Experiment gemacht: Er hat Weizensorten nach Ungarn geschickt und sie in Ungarn in einem wesentlich kontinentaleren Klima anbauen lassen. Diese Weizensorte hat im eigentlichen Keimling einen höheren Zuckergehalt entwickelt als unser einheimischer Weizen, wegen der dort höheren Konzentration der Bodenfeuchtigkeit, d. h Salzkonzentration des Bodens. Um diese zu überwinden, mußte die erwachsene Pflanze mehr Zucker im Zellsaft gelöst haben und im Samen deponieren, als bei uns notwendig ist. Die Winterhärte kommt hinzu. Diese Samen wurden bei uns angebaut, und der Nachbau klang allmählich erst im Laufe von fünf bis acht Jahren wieder ab. Die Produktion des erhöhten Zuckergehaltes im Keim war nicht mit einem Schlag verschwunden, *sondern nahm stufenweise ab.* **Wir haben hier tatsächlich einen gleitenden Uebergang von der Modifikation zur Erblichkeit.**

Prof. Dr. Uhlmann:

Ich erinnere an die bekannten Tagpfauenaugen, deren Zeichnung bei Kälte verschwindet, so daß ohne weiteres die nordischen Rassen künstlich dargestellt werden können. Da zeigt sich, wenn die Tiere während der Puppenzeit normal gehalten wurden, diese Kälteerscheinung gar nicht. Die Augen traten auf. Aber das hat gerade zu dem Begriff der Dauermodifikation geführt. **Das ist ein fauler Hilfsbegriff.** Wir wissen noch nicht, was dahinter steht. Es traten eben zu 2 oder 3 Prozent auch unter normalen Bedingungen die Kältewirkungen auf. Das ist das wichtige. Man müßte also bei solchen Kälteversuchen zunächst immer einmal die betreffenden Pflanzen und Tiere unter normale Bedingungen zurückführen. Das wäre vielleicht ein Kriterium der Erblichkeit.

Prof. Dr. Herzog stimmt zu.

Mendelismus gab keine Antwort

Prof. Dr. Schwarz:

Ich möchte an diesem Punkt eine bestimmte Einwendung machen. Wir haben uns bisher gewöhnt, die Erbänderungen von der genetischen Seite her als eine Aenderung im Chromosom, an einem bestimmten Punkt des Chromosoms aufzufassen.

Wir kennen die berümte Erscheinung des Rückschlages der sogenannten Mutation in den ursprünglichen Ausgangszustand Wir kennen natürlich ebensogut den gegenteiligen Effekt, daß ein derartiger Rückschlag nicht eintritt.

Eine ganz eigentümliche Erscheinung ist doch diejenige, daß, wenn einmal eine bestimmte Mutation an einem Punkt entstanden ist, dann sehr leicht an diesem Punkt weitere Mutationen entstehen. Es ist also nicht so, daß man sagen könnte: die Mutationen

[illegible] ein fertiges neues Gebilde auftritt, sondern [illegible] dann durch die Kreuzung von einem Auflockern [illegible] Gesamtgefüges des Organismus gesprochen wird, [illegible] nun, um bestimmte Erscheinungen herumpendelt [illegible] woran sich dann bestimmte Festigungen ergeben.

Prof. Dr. Herzog:

Das ist eine bekannte Sache, daß bei vielen Pflanzen durch Kreuzung die Anregung zu starken Mutationen gegeben wird. Aber diese Mutation ist nicht gerichtet. Das ist wesentlich.

Das würde eher darauf hinweisen, daß die Umwelt bei der Prägung dieser Mutationen nicht mitgespielt hat, sondern daß es tatsächlich eine Art von Spiel der Konstitutionsmöglichkeiten im Thallus darstellt.

Ich meine, so könnte man diese Dinge deuten. Ich weiß nicht, wie man solche Mutationen als gerichtet und als Antwort auf Außeneinflüsse deuten könnte.

Prof. Dr. Uhlmann:

Aehnliche Dinge sind auch in der Tauben- und Hühnerzucht bekannt; Rassen, die monströs sind, die sich in der freien Natur nicht halten könnten.

Prof. Dr. Schwarz:

Es besteht meiner Meinung nach erst einmal das Faktum dieser Mutationsfülle von Kreuzungen, nämlich daß, **was Lyssenko behauptet, Kreuzungen das gesamte Erbgefüge der Organismen erschüttern und daß daraus zahlreiche neue Formen entstehen.** Es sagt nichts aus über den Wert der neuen Formen. Ueber ihren Wert entscheidet zweifellos auch nach Lyssenko die Orientierung zur Umwelt. Das Problem dürfte letzten Endes ein physiologisches sein und von der Genetik zu eng gesehen. Hier hätten wir einen Punkt, wo tatsächlich meiner Meinung nach die Vererbung erworbener Eigenschaften einen Anschluß an die moderne Genetik finden kann. Wir dürfen doch nicht so primitiv sein. Das ist Lyssenko keineswegs; er bestreitet die Rolle der Chromosomen bei der Uebertragung nicht.

Er sagt an einer Stelle: „sie übertragen ebenfalls mit." Das ist zweifellos sicher. Aber hier ist doch ganz deutlich die Möglichkeit eines gemeinsamen Arbeitens dieser beiden Richtungen gegeben.

Die Rolle des Plasmas

Dr. Trabert:

Ein Punkt, den man in bezug auf die Dauermodifikationen viel zuwenig beachtet, ist das Plasma. Ich glaube, Lyssenko tut den westlichen Forschern unrecht, wenn er sie alle als reine Mendelisten betrachtet und sich bloß auf die Chromosomen ausgerichtet denkt.

Prof. Dr. Schwarz:

Damit verliert aber sofort der Kern seine dominante Stellung im gesamten Geschehen der Entwicklung. In demselben Maße müssen wir jetzt zugeben: Wir wissen ganz genau, daß das Plasma in wesentlich höherem Maße von Umwelteinflüssen abhängig ist. Im selben Augenblick müssen wir einräumen, daß die Umwelteinflüsse auf das Plasma zu einer Verschiebung des Wechselspiels Kern : Plasma, Zelle : Gewebe usw. führen und also die Vererbung doch nicht gebunden sein kann und ausschließlich erschöpft wird an den Keimzellen, sondern daß wir das gesamte System in den Vordergrund der Betrachtung rücken müssen.

Dr. Trabert:

Die Weißmannsche Keimtheorie ist für uns Botaniker indiskutabel. Ich finde, Lyssenko rennt offene Türen ein.

Prof. Dr. Schwarz:

Bei den Zoologen noch nicht.

Prof. Dr. Uhlmann:

Das gilt nicht allgemein, sondern nur für die extremen Vertreter.

Dr. Schneider:

Bitte, denken Sie an Harms.

Chromosomen — nicht Chromosomen-Theorie

Prof. Dr. Schwarz:

Ich denke da speziell an die Frage: Wir können die Chromosomen nicht von den Gesetzen der Entwicklungsphysiologie und

sorten ist das so dargestellt, und dem ist nie widersprochen worden.

Prof. Dr. Schwarz:

Der Weichweizen hat 28 Chromosomen, der Hartweizen hat 42 Chromosomen. Hier kommt der Fall, den Professor Lyssenko erwähnt. Er hat den 28chromosomigen Weichweizen durch Kultur unter extremen Verhältnissen Sibiriens sprunghaft, und zwar nicht in Einzelfällen, sondern in relativ hoher Zahl, sich umwandeln sehen in den Durum-Weizen, also den Hartweizen mit 42 Chromosomen. Wenn ein Kälteschock eingetreten wäre, hätte eine Chromosomenverdoppelung von 28 auf 56 eintreten müssen. Das ist nicht geschehen, sondern eingetreten ist nicht eine Okto-, sondern Hexaploidie.

Student:

Soweit mir etwas zu sagen zusteht, möchte ich ein sehr interessantes Beispiel aus der Zoologie anführen. Wenn man bei einem Seeigelei, das durch Schütteln zerteilt ist, den Teil befruchten läßt, der keinen Kern enthält, der also chromosomenlos ist, hat das entstehende Tier doch mütterliche Eigenschaften. Das bedeutet, daß das Plasma mütterliche Eigenschaften vererbt hat ohne Chromosom. Das ist immerhin eine sehr einschneidende Sache, die vom Mendelismus bisher völlig totgeschwiegen worden ist.

(Zuruf: Ein hochinteressanter Fall einer Uebertragung erblicher Eigenschaften ohne Mendelsche Spaltung.) (Zuruf: Dadurch ist nur bewiesen, daß

Stellen im Chromosom, wo gewisse Gene lagern, zu einer Modifikation besonders geneigt sind, daß — in der jetzigen Ausdrucksweise — eine Auflockerung da wäre, die es begünstigt, daß immer in derselben Gegend neue Mutationen — gleichgerichtet, weil sie in derselben Gengegend vor sich gehen — entstehen und daß daraus eine Orthogenese entstehen könnte.

Aber er sagte dann: Im übrigen können wir Genetiker uns gar nicht mit diesen Dingen beschäftigen, weil sie nicht exakt faßbar sind. Das ist die bewußte Beschränkung der Genetiker. Wir sind verpflichtet, auf einem Gebiet zu arbeiten, das statistisch erfaßbar ist und wo wir jeden Schritt genau kontrollieren können. Sonst begeben wir uns auf ein Gebiet, wo wir uns nicht mehr sicher fühlen, keinen Beweis mehr bringen können. Infolgedessen müssen wir einstweilen darauf verzichten, diese Dinge zu bearbeiten. Wir müssen froh sein, wenn wir die Mechanik der Vererbung herausbringen; da ist noch unendlich viel zu tun — deshalb die Beschränkung auf die Frage: Was haben die Chromosomen und einzelnen Gene im Chromosom für Eigenschaften, und wie kann ich sie zur Erklärung heranführen? Alles übrige bleibt der Zukunft überlassen. Wir können noch eine Menge Dinge hinzulernen, aber zunächst ist auf dem Gebiet der Chromosomen Forschungsarbeit zu leisten.

Er hat die Plasmavererbung anerkannt. Aber sie ist in wenigen Fällen exakt nachgewiesen, so daß wir nicht sagen können: sie spielt in der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt unbedingt eine entscheidende Rolle. Er hat die Dinge durchaus nicht abgelehnt, sondern gemeint: wir sind noch nicht in der Lage, darüber etwas Schlüssiges zu sagen.

Die Welt soll nicht nur interpretiert, sondern verändert werden

Prof. Dr. Schwarz:

Ich glaube doch, wir sind uns im Prinzip einig geworden, indem wir feststellen, daß die Zusammenhänge zwischen Umwelt und — sagen wir — *eigenschaftserzeugenden Elementen der Pflanze durch die moderne Genetik doch noch nicht erschöpft sind,* daß eine ganze Reihe von Punkten unbedingt noch ungeklärt ist und daß aus den unbedingt wertvollen Anregungen eines Lyssenko sehr wertvolle Methoden zu entwickeln sein dürften, die uns diesem Problem wesentlich näher bringen werden.

Zweitens kann ich aus unserer heutigen Unterhaltung folgern, daß wir uns auch in dem Punkt einig sind, daß die moderne Genetik, wenn sie eine ganze Reihe unserer Eigenschaften nicht erklärt, das eben deshalb getan hat, weil sie die Arbeiten auch der Praxis und die Ergebnisse sehr vieler anderer Wissenschaften nicht gebührend berücksichtigt hat. Sie hat sich in vielen Dingen in einer Isolierung befunden. Die Pflanzengeographie und andere Forschungseinrichtungen sind nicht in ihre Diskussion einbezogen worden. Sie hat rein mechanistisch auf ihrem engsten Gebiet gearbeitet und ist damit zu Verallgemeinerungen gekommen, die sich mit vielen Ergebnissen der anderen Forschungsgebiete durchaus nicht decken oder, besser gesagt, bei denen sie eine ganze Reihe von Fakten der anderen Forschungsgebiete der Biologie nicht erklären kann.

Ich möchte nur noch auf einen Punkt hinweisen, der nicht unmittelbar das Gebiet der Vererbung als solche behandelt, sondern der andere Konsequenzen hat.

Wir als Wissenschaftler sind doch verpflichtet, auch Menschen zu erziehen und Menschen zu unterrichten. Wir dürfen nicht vergessen, die Problematik all dieser Dinge darzustellen. Es gibt eine ganze Reihe wichtiger Lehrbücher, Dobzchanskij, Timofejew, noch einige Amerikaner, Müller, die diese Problematik nicht darstellen, sondern in einer *gänzlich einseitigen, auf der rein experimentellen* Genetik — deren bewußte Beschränkung Sie selbst betont haben — beruhenden Weise diese Fragen der Phylogenese behandeln. Wenn wir das tun, so begehen wir meiner Meinung nach der jungen heranwachsenden wissenschaftlichen Generation gegenüber, ich will nicht zu hart sprechen, mindestens einen Fehler und übersehen die Verantwortung, die wir ihr gegenüber haben. Denn als Wissenschaftler dürfen wir doch nicht vergessen, das Problematische an unserer Arbeit mit hervorzuheben. Daraus ergibt sich der Fortschritt.

Die Wissenschaft ist — das zeigt sich an dem, was ich über Unterricht und Erziehung erwähnte — nicht ein für sich irgendwie und irgendwo existierendes Element, sondern die Wissenschaft will nicht nur die Welt interpretieren, sondern sie wird im wesentlichen auch mit dazu benutzt, die Welt zu verändern in dem für den Menschen günstigsten Sinne. Gerade um diese Veränderungen wirklich planmäßig und geordnet durchführen zu können, müssen wir auch die problematischen Punkte mit hervorheben. Das bedeutet Verantwortung auf beiden Seiten. Auf der einen Seite mit Recht die Forderung, die Problematik klar herauszuheben, aber auf der anderen Seite auch bewußt sich auf das zu beschränken, was exakt bereits bewiesen und vorhanden ist. Eins kann nicht ohne das andere sein. Das sollte uns allen zum Schluß eine wertvolle Ergänzung dieses, wie ich wohl sagen möchte, recht fruchtbaren und interessanten Abends gewesen sein.