

# Genetik und Evolution <sup>1)</sup>

Von

MARTHE ERNST-SCHWARZENBACH (Zürich).

---

(Als Manuskript eingegangen am 19. März 1940.)

---

Alles wissenschaftliche Denken und Streben geht darauf aus, die Fülle der Erscheinungen unserer Umwelt nach bestimmten Grundsätzen zu ordnen und zu deuten. Schon einige der ältesten griechischen Naturphilosophen suchten nach einer auf einem natürlichen, kausalen Zusammenhang begründeten Erklärung der Dinge. Sie erkannten, dass die Welt, in der sie lebten, *kein unveränderliches Gebilde* sei, das sich in ein starres ideelles Schema pressen lasse, sondern in einer langen Entwicklung allmählich geworden sei und sich in Zukunft weiter entwickeln würde. Diese realistische Denkweise musste sich seither immer wieder gegen mannigfache mystisch-metaphysische Strömungen durchsetzen.

Auf dem Gebiete der Biologie wuchs diese Erkenntnis besonders spät heran. Die ungeheure Fülle der Erscheinungen brachte es mit sich, dass noch zur Zeit LINNÉ's und darüber hinaus in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, die Methoden der Biologie rein deskriptive waren: die Zusammenstellung der Beobachtungen an Lebewesen, d. h. das *Katalogisieren* nahm weitaus den grössten Raum der Forschung ein.

Erst im 19. Jahrhundert entstand die eigentliche moderne Biologie, zu deren wichtigsten Erkenntnissen zweifelsohne der Begriff der *Evolution* gehört. Von der Biologie ausgehend, ist er bestimmend geworden für das Geistesleben der ganzen abendländischen Menschheit und dürfte *in seiner realistischen Fassung* wohl einer der Hauptunterschiede des okzidental gegenüber dem orientalischen Denken sein.

---

<sup>1)</sup> Antrittsrede als Privatdozentin, gehalten am 11. November 1939 an der Universität Zürich.

Die Entwicklungs- oder Evolutionslehre vertritt den Standpunkt, dass alles, was ist, nur durch die Art und Weise, wie es entstanden ist, erklärt werden kann. Ein allbekanntes Beispiel nicht-biologischer Art bietet unser Staat, die Schweizerische Eidgenossenschaft, dessen Geist und Struktur nur auf Grund seiner historischen Entwicklung verständlich ist.

Vor nicht allzulanger Zeit wurde Bildung durch Aneignung von viel, wenn auch oft mehr oder weniger zusammenhanglosem Wissen angestrebt. Heute ist das anders geworden: das Verständnis für die Bedeutung der Entwicklung ist zum Kriterium des gebildeten, modernen Menschen geworden. Die höhere Mittelschule z. B. rechnet zu den Grundlagen der geistigen Reife, zu der sie die angehenden Studierenden erziehen will, das funktionelle Denken, d. h. die Fähigkeit, Beziehungen und Abhängigkeiten einzelner Faktoren zu- und voneinander zu erkennen. Sie vermittelt nicht mehr Einzelwissen, sondern Kenntnis der Gesetzmässigkeiten und bis zu einem gewissen Grade auch Einblick in die Methoden des Auffindens der Gesetzmässigkeiten.

In der Biologie besagt die Lehre von der Entwicklung oder Evolution vorerst nichts anderes, als dass die Organismen durch schrittweise Umbildung ihren jetzigen Zustand erreicht haben und daran sind, sich durch weitere solche Umbildungen in einen späteren Zustand zu begeben. Die Lehre stützt sich auf die Tatsache, dass, wie S. TSCHULOK (1922) in seiner grundlegenden Deszendenzlehre sich ausdrückt, die Mannigfaltigkeit der Lebewesen gradweise abgestuft ist, oder nach W. BATESON (1894), dem englischen Genetiker und Entwicklungsforscher: «The forms of living are various and on the whole are discontinuous or specific». Die gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit der Lebewesen erlaubt die verschiedenen Stufen einander unterzuordnen, d. h. ein natürliches System der Tiere und Pflanzen aufzustellen, welches der konzentrierte begriffliche Ausdruck für diese gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit ist.

Eine weitere Tatsache ist, dass die diskontinuellen Formen, welche wir Arten nennen und welche den Stufen der Mannigfaltigkeit entsprechen, im allgemeinen in die Stellen und Umstände passen, in denen sie leben müssen.

Aus diesen Tatsachen können wir zwei Fragestellungen ableiten, welche das Problem der Evolution im Tier- und Pflanzenreich umfassen:

1. Wie sind die diskontinuellen Formen oder Arten entstanden?
2. Wie kommt es, dass diese Formen ihrer Umgebung angepasst erscheinen?

Die T a t s a c h e der Evolution ist völlig abgeklärt, nicht aber die Faktoren der Entwicklung. Die frühere Evolutionsforschung hat verschiedene Theorien aufgestellt darüber, welche Naturvorgänge als Faktoren der Evolution anzusprechen seien. Es sind daraus Streitfragen geworden, die auch ausserhalb der naturwissenschaftlich orientierten Kreise mit viel Schlagworten ausgefochten wurden und in denen weltanschauliche Voreingenommenheiten eine verheerende Rolle gespielt haben.

Erst seit Beginn dieses Jahrhunderts, d. h. seit dem Aufschwung der experimentellen Vererbungslehre und Genetik sowie der Zytologie, haben wir wirklich naturwissenschaftliche Methoden zu unserer Verfügung, welche eine objektive Erforschung der Evolutionsprobleme gestatten.

S. TSCHULOK (1922) gliedert das Grundproblem der Deszendenzlehre in verschiedene Teilprobleme: das Unterproblem der Stammbäume, auf welches wir hier nicht eingehen wollen und das Unterproblem der Entwicklungsfaktoren, in dem wieder zwischen der induktiven Erforschung der Umbildungsvorgänge und der Übertragung der Resultate dieser experimentellen Forschungen auf die in der geologischen Vergangenheit stattgehabten Umbildungen unterschieden werden muss.

Die induktive Erforschung der Evolutionsvorgänge ist es, die in den letzten Jahrzehnten grosse Fortschritte gemacht hat. Bis heute hat sie vier Faktoren der Evolution: Bastardierung, Mutation, Selektion und Isolation festgestellt. Damit eine Evolution, d. h. eine fortschreitende Entwicklung stattfindet, müssen vorerst die vorhandenen Arten irgendwelche erbliche Veränderungen durch Bastardierung oder Mutation erfahren, um das Evolutionsmaterial zu ergeben, auf welches die beiden Faktoren Selektion und Isolation einwirken können. Dem Auffinden des Evolutionsmaterials dient das Studium der Formen Neubildung. Es ist in erster Linie Laboratoriumsarbeit, da nur im Versuch festgestellt werden kann, ob sich ein Organismus erblich verändert hat oder gleich geblieben ist. Die Rolle von Selektion und Isolation dagegen ist bis jetzt vorwiegend in Beobachtungen am Standort untersucht worden, eine Methode, die viel Fehlerquellen birgt und oft zu sehr hypothetischen Schlüssen führt. Durch engere Zusammenarbeit von Klimatologen,

Physiologen, Genetikern und Zytologen dürfte jedoch auch diese Methode bald zu bessern Resultaten kommen.

Über die Art und Weise der Entstehung des Evolutionsmaterials hat die experimentelle Artbildungslehre viele Tatsachen beigebracht, die eine ganze Anzahl allgemeingültiger Schlüsse zulassen. Das Experiment hat vorerst eindeutig ergeben, dass eine kontinuierliche, funktionelle, direkte und erbliche Anpassung an die Umweltfaktoren **nicht** stattfindet. Diese Illusion ist gründlich zerstört worden. Die Organismen besitzen **nicht** die vorschauende Fähigkeit, auf Anforderungen der Umwelt durch angepasste Erbänderungen zu antworten. So einfach und dem Nützlichkeitsprinzip entsprechend arbeitet die Natur **nicht**. Wer in das tiefere Wesen der Biologie keinen Einblick hat, könnte manchmal fast in Versuchung kommen, an die Natur die spöttische Frage des täglichen Lebens zu stellen: «warum eine Sache einfach machen, wenn es auch kompliziert geht?» Die Antwort wird sein: weil das ureigene Wesen des Lebens gerade die **M a n n i g f a l t i g k e i t** ist, das Leben aus einer sprudelnden Vielheit, einem Nebeneinander, manchmal Durcheinander und einer oft unglaublichen Verschwendung besteht. Denken wir nur an die ungeheure Mannigfaltigkeit der Einrichtungen, vegetative und generative, die oft gleichzeitig mit verschiedenen Mitteln und in riesiger Materialvergeudung alle nur auf das **e i n e** Ziel hin wirken: die Erhaltung der Art! Der menschliche Geist sucht Ordnung in diese Vielheit zu bringen, doch verfällt er immer wieder dem Irrtum, der Natur ein anthropomorphes Gepräge geben, ihr das Wesen seiner eigenen kleinen, zufälligen Menschlichkeit aufzwingen zu wollen, weil er immer wieder vergisst, dass er und die Begriffe, die er erfunden hat, nur ein **k l e i n e r** Teil ihres **g e w a l t i g e n G a n z e n** sind. —

Von den bereits genannten vier Evolutionsfaktoren möchte ich heute denjenigen speziell hervorheben, dessen Bedeutung für die Evolution immer wieder bezweifelt worden ist: die **B a s t a r d i e r u n g**. Die Geschichte der Beziehungen von Bastardierungsforschung und Evolutionstheorie ist ein vorzügliches Beispiel dafür, wie eine Theorie entsteht. Zuerst wird eine Erkenntnis intuitiv erfasst, erfährt Kritik und Widerspruch, dann nimmt sie auf Grund von Beobachtungen und Experimenten Schritt für Schritt festere Formen an, rückt dabei eventuell als ganzer Fragenkomplex plötzlich in ein völlig verändertes Licht, oder erhält durch Entdeckungen auf anderen Gebieten Beweise zugespielt, welche die anfängliche Hypothese zur wohl fundierten Theorie auswachsen lassen.

Dass aus Bastardierungen Nachkommen hervorgehen, die meist weder mit dem einen noch mit dem andern der beiden Eltern identisch sind, ist schon im 18. Jahrhundert von den ersten Bastardforschern LINNÉ und KÖLREUTER erkannt worden. Nachdem Mitte des 19. Jahrhunderts GREGOR MENDEL in seinem Klostergarten in Brünn durch zielbewusste Versuche an einem mit glücklicher Hand gewählten Versuchsobjekte die grundlegenden Gesetze der Vererbung entdeckt hatte, wurde der Mechanismus der Übertragung der elterlichen Merkmale auf die Nachkommen, zunächst in bezug auf seine äusserlich feststellbaren Erscheinungen einer Erklärung zugänglich. Durch die MENDEL'schen Gesetze wurde festgestellt, dass die durch Bastardierung erhaltenen neuen Formen meist nicht konstant sind, sondern in ihrer Nachkommenschaft, wie man sagt, aufspalten, d. h. im Laufe der Generationen zu ihren Elternformen zurückkehren. Doch ein kleiner Teil der neuen Formen kann Merkmale der Eltern in neuen Kombinationen weiter vererben. Um nur ein Beispiel zu nennen: Wird eine Erbse, deren Samen gelb und glatt sind, mit einer andern Erbsenrasse gekreuzt, deren Samen grün und runzelig sind, so entstehen als erste Bastardgeneration lauter gelbe, glatte Samen, als zweite Bastardgeneration an  $\frac{9}{16}$  der Individuen der  $F_1$ -Generation gelbe, glatte, an  $\frac{3}{16}$  gelbe, runzelige, an weitem  $\frac{3}{16}$  grüne, glatte und an  $\frac{1}{16}$  grüne, runzelige Samen. Neukombinationen sind die Pflanzen mit gelben, runzeligen und grünen, glatten Samen, von denen je ein Drittel ihrer Individuen diese Eigenschaften konstant weitervererbt.

Von der Jahrhundertwende an erfuhr die Bastardforschung, wie schon erwähnt, einen enormen Auftrieb. Es zeigte sich bald, dass die wiederentdeckten MENDEL'schen Regeln in der Hauptsache für Bastarde aus Kreuzungen zwischen verschiedenen Rassen gültig sind, dass dagegen aus Kreuzbestäubungen zwischen verschiedenen Arten und Gattungen Bastarde hervorgehen, die wenigstens teilweise Gesetzen folgen, die viel komplizierter sind und weniger Allgemeingültigkeit besitzen.

Die erste Periode der Genetik hatte die Grundlagen geschaffen; sie erkannte die Gesetze der ausgeglichenen stabilen Verhältnisse einer konstanten Ordnung. Die zweite Periode der Genetik befasste sich mit einer grossen Zahl von labilen Verhältnissen. Sie entdeckte, dass Kreuzung einander fernstehender Formen eine Unordnung hervorrufen kann, die zum mindesten für die Entstehung und Erhaltung der Nachkommenschaften direkt zur Katastrophe zu werden vermag.

Die Zytologie, ganz besonders das Studium der Zellkerne und der Vorgänge bei ihrer Teilung, brachte die Abklärung der materiellen Grundlagen nicht nur der Mendelistischen Vererbung, sondern auch des eigentümlichen Verhaltens der Art- und Gattungsbastarde.

Wenn die Eltern sich in sehr vielen Merkmalen voneinander unterscheiden, d. h. nicht zur selben Art gehören, differiert häufig auch ihr Chromosomenbestand stark; entweder treten die Chromosomen in verschiedener Zahl auf oder ihre Struktur ist ungleich. Infolgedessen wird in den Bastarden der sehr wesentliche Vorgang der Paarung der Chromosomen bei der Gametenbildung gestört. Einzelne oder alle Chromosomen des einen Elters finden keinen passenden Partner unter den Chromosomen des andern Elters. So wird ihr weiteres Verhalten planlos, zufällig, sie verteilen sich in der Reduktionsteilung nicht regelmässig auf zwei Pole, es entstehen abnorme Gameten, die nicht mehr befruchtungsfähig sind. Die Bastarde werden steril, die neuen Formen sterben aus.

Einige Forscher, zuerst der Oesterreicher A. KERNER VON MARILAUN (1891), dann aber vor allem der Holländer J. P. LOTSY (1916) haben versucht, die Evolution allein auf Grund von Bastardierungen zu erkennen. LOTSY stützte seine Theorie auf drei Tatsachen:

1. auf die Formenneubildung durch Neukombination der elterlichen Merkmale,
2. darauf, dass durch vegetative Vermehrung, d. h. durch Ausläufer- und Stecklingbildung, ferner durch Apogamie, d. h. durch Weiterentwicklung unbefruchteter Eizellen, Rassen- und Artbastarde erhalten bleiben können,
3. sind manche Pollenkörner und Eizellen von Artbastarden trotz ihrer Abnormität funktionsfähig und können zu neuen Formen führen.

Die Fertilität der wenigen, den Gefahren der Artkreuzung entronnenen Formen ist jedoch äusserst gering. Wie kann man sich die Entstehung einer grossen Zahl voll fertiler ausgeglichener Arten aus solchen vermindert fertilen oder sich nur vegetativ vermehrenden Formen erklären? Lotsy fand den Weg noch nicht, denn erst die letzten Jahre haben die Lösung des Problems gebracht.

Es ist hie und da und von verschiedenen Forschern beobachtet worden, dass Artbastarde wieder fertil wurden und

dabei ihre Merkmale nach Selbstbestäubung unverändert auf ihre Nachkommen übertragen. So auch unsere gelbe Winterprimel, *Primula Kewensis*. Um die Jahrhundertwende herum entstand im botanischen Garten zu Kew bei London spontan ein Bastard zwischen den beiden Arten *Pr. floribunda* und *verticillata*, der völlig steril war. In der Folge wurden an verschiedenen Orten ebensolche Bastarde hergestellt, die aber zum Teil fertil waren, d. h. keimfähige Samen lieferten. Im Jahre 1916 gelang Miss C. PELLEW der Nachweis, dass die Sprosse der keimfähige Samen liefernden Bastarde in ihren Zellen eine Veränderung durchgemacht hatten, ihre Kerne enthielten doppelt so viel Chromosomen wie die Kerne der sterilen Teile der Bastarde und wie diejenigen ihrer Eltern. Das Genom, die Chromosomenzahl und damit die Gesamtheit aller Erbanlagen, hatte sich in den fertilen Teilen verdoppelt.

Ähnliches fand der Russe G. D. KARPETSCHENKO (1929), der Rettich und Kohl, also Pflanzen aus verschiedenen Gattungen gekreuzt hatte: der grösste Teil der Bastarde war steril, nur ein kleiner Teil bildete Samen. Diese fertilen Bastarde hatten wiederum doppelt so viel Chromosomen wie die sterilen und wie die Stammeltern. Die fertilen Art- und Gattungsbastarde — in ihren Eigenschaften von den Stammarten stark verschieden — waren zugleich konstant geworden, d. h. aus ihren Samen entstanden Nachkommen, die den direkt aus den Kreuzungen hervorgegangenen Bastarden durchwegs entsprachen.

Die Ursache der Fertilität und Konstanz dieser Bastarde liegt darin, dass infolge der Verdoppelung der Chromosomenzahl die Kernteilungen, durch welche Pollenkörner und Eizellen entstehen, normal verlaufen können: weil die Chromosomensätze der Elternarten alle in doppelter Zahl vorhanden sind, findet jedes Chromosom einen genau gleichen Partner zur Paarung. Nach der Trennung der Paare sind die neuen Kerne in ihrem Bestand an Erbträgern einander alle gleich, daher auch die Nachkommen, die durch Verschmelzung von Gameten mit solchen Kernen entstehen.

Solche Restitutionsvorgänge durch Genom-Vermehrung (Polyploidie) sind bei mehr als 20 Art- und Gattungsbastarden beobachtet oder künstlich erzeugt worden. Es handelt sich somit um eine keineswegs seltene Erscheinung.

Auch andere Restitutionsvorgänge genetischer Natur sind in neuester Zeit beobachtet worden, zum Teil sind sie allerdings noch schwer zu erklären. An einem künstlich erzeugten

polyploiden Moos, das steril war, hat F. v. WETTSTEIN (1938) beobachtet, dass die Fertilität allmählich wieder zunahm und nahezu normal wurde. Zugleich kamen an Stelle der grossen Zellen der polyploiden Rasse wieder die kleineren Zellen normaler Rassen zur Ausbildung — doch die Chromosomenzahl blieb verdoppelt. Hier erfolgte also eine Regulation in dem Sinne, dass die Wiederherstellung der Fertilität mit einem Abbau der sogenannten Gigas-Merkmale der Polyploiden verbunden war. Eine Erscheinung, die wohl entwicklungsphysiologisch erklärt werden muss und insofern für die Evolutionstheorie von Bedeutung ist, als tatsächlich auch in der Natur polyploide Arten beobachtet werden, die keine Gigas-Eigenschaften zeigen.

Andere Restitutionsvorgänge genetischer Art beruhen auf labilen Genen. An einem Beispiel, das A. ERNST (1936) gezeigt hat, handelt es sich um Erbanlagen, die organographische Abnormitäten bedingen. Sie haben aber die Eigentümlichkeit, nicht konstant zu sein, sondern allmählich wieder zur Norm zurückzumutieren. Dadurch werden die erblich abnormen Pflanzen und ihre Nachkommen erblich wieder normal.

Die experimentelle Vererbungslehre ist damit in eine dritte Periode getreten: diejenige der Erforschung der Restitutionsvorgänge. In der Bastardierungslehre findet sie ihren Ausdruck darin, dass erkannt wurde, wie aus der Unordnung, die durch die Zerstörung der primären Ordnung in den Kernteilungen entstand, eine neue Ordnung erwächst. Die erste Gleichgewichtslage wurde gestört, doch ist ein neues Gleichgewicht in einer veränderten Lage wieder gefunden worden. Zusammenfassend heisst dies: von den Erkenntnissen der ersten Periode ausgehend, den Gesetzen der Stabilität in der Vererbung, sind wir zur 2. Periode, derjenigen der Störungen und Abnormitäten gekommen und befinden uns jetzt in der 3. Periode der Genetik, die allmählich zur Kenntnis der Entstehung neuer Stabilitäten gelangt. Unser Wissen um die Möglichkeiten der eigentlichen Formen Neubildung ist in dieser dritten Periode bereits ganz wesentlich erweitert worden.

Der Haupteinwand, der früher gegen jede Theorie der Artbildung durch Bastardierung erhoben wurde, war, dass durch Kreuzung nur Neukombination von schon Vorhandenem, d. h. die Erzeugung intermediärer Formen, nicht aber die Entstehung eines ganz neuen, «noch nie dagewesenen» Typus möglich sei. Der Ein-



wand war und ist auch jetzt noch bis zu einem gewissen Grade berechtigt: durch Bastardierung zweier Formen können nur Neubildungen entstehen, welche die elterlichen Merkmale in anderer Kombination aufweisen. Für die Evolution aber können auch solche *Zwischenformen* von grosser Bedeutung sein. Auf andern Wegen entstandene neue Eigenschaften können nach Kreuzung in den verschiedensten Kombinationen der Wirkung der Selektion ausgesetzt werden, wodurch das Selektionsmaterial viel mannigfaltiger wird und der Selektion mehr Möglichkeiten bietet.

Der zweite Evolutionsfaktor, der zur Formenneubildung führt, ist die *Mutation*. Wir unterscheiden zwischen Genom-, Chromosom- und Gen-Mutation, je nachdem die Gesamtheit der Chromosomen, d. h. das Genom, einzelne Chromosomen oder nur einzelne Gene verändert worden sind.

Bei *Genom-Mutation* wird die Gesamtheit oder ein Teil des Chromosomensatzes einer reinen Art oder, worauf schon bei der Bastardierung hingewiesen wurde, eines Bastardes, vervielfacht. (Es kann dies sowohl in der Natur wie auch im Experiment z. B. durch Einwirkung von Chemikalien geschehen und beruht auf Störungen von Kernteilungen.) Ob aus einer solchen einfachen Vermehrung derselben Erbträger etwas wirklich Neues entstehen kann, erscheint zuerst wieder fraglich. Das Experiment hat aber den Beweis erbracht, dass Rassen mit vermehrter Chromosomenzahl *wirklich neue* Eigenschaften aufweisen. Solche polyploide Formen, wie sie genannt werden, sind z. B. fast durchwegs wesentlich grösser als die Normalform. Ein grosser Teil unserer Zier- und Nutzpflanzen ist polyploid und zeichnet sich in der Üppigkeit ihres Wuchses, der Grösse ihrer Blüten und Früchte oder ihrer Blätter, überhaupt ihrer Ertragsfähigkeit gegenüber den alten Wildsorten wesentlich aus. Die Kultursorten müssen den Wildformen gegenüber als durchaus neue Formen angesprochen werden.

Die Vergrösserung erfasst aber nicht nur das einzelne *Organ*, sondern in verschiedenem Masse auch die *Zellen*, aus welchen die Organe aufgebaut sind. Dabei werden sowohl morphologische, wie auch physiologische Merkmale der Zellen, z. B. ihre osmotischen Eigenschaften verändert. Eine Änderung der osmotischen Werte bewirkt direkt oder indirekt Veränderungen in der Assimilationstätigkeit der Pflanze und in ihrem Wasserhaushalt. Und zwar werden diese in einem Ausmasse verändert, das ausserhalb der Möglichkeiten der Stammpflanze liegt. Solche physiologischen Eigenschaften nun, zu denen auch Veränderungen im Entwick-

lungsrhythmus gehören, sind für die Wirkung der übrigen Evolutionsfaktoren, z. B. die Selektion durch das Klima, von grosser Bedeutung.

Durch Genomvermehrung kann auch eine andere Eigenschaft verändert werden: die Kreuzungsfähigkeit. Wenn eine Art oder ein Bastard polyploid geworden ist, verliert er oft die Fähigkeit, mit seinen Ausgangspflanzen und ihren Verwandten bestäubt, keimfähige Samen zu bilden. Dafür kann dann die polyploide Form mit andern Arten gekreuzt werden, die ihrerseits sich mit deren Stammeltern nicht kreuzen lassen. So ist der polyploid gewordene Bastard *Galeopsis Tetrahit*, den A. MÜNTZING (1930) erzeugt hat, mit seinen Eltern *G. pubescens* und *G. speciosa* nicht mehr kreuzungsfähig, wohl aber mit der Art *G. bifida*, die sich mit den beiden vorgenannten Arten nicht kreuzen lässt. Ferner sind die Rettich-Kohl-Bastarde von KARPETSCHENKO (1929) mit dem abessinischen Senf kreuzungsfähig, der mit r e i n e m Kohl oder Rettich gekreuzt, keine keimfähigen Samen liefert.

Bei den Chromosomen-Mutationen handelt es sich um Veränderungen in der Struktur der Chromosomen, durch welche der Genbestand in seiner Lokalisierung neu kombiniert wird. Auch dieser Vorgang kann Formenneubildung bedingen. Röntgenstrahlen, Giftstoffe und verschiedene andere chemische, physikalische und biologische Einwirkungen können innerhalb einzelner Chromosomen Umstellungen oder Stückverluste hervorrufen. Diese zeigen, dass die Ausseneigenschaften nicht nur vom Vorhandensein einer bestimmten Chromatinmasse bedingt werden, sondern auch von der Art ihrer Aufteilung in Chromosomen. Ja, es kommt sogar für die Beziehungen von Erbanlage zu Ausseneigenschaft, wie zuerst bei der Taufliege *Drosophila* gezeigt worden ist, auf die Anordnung einzelner Gene innerhalb eines Chromosoms an. (Positionseffekt.) Besonders bekannt und für die Rassenbildung von Bedeutung sind die Chromosomen-Mutationen im Pflanzenreich beim Stechapfel (*Datura*), bei der Nachtkerze (*Oenothera*) und bei der kultivierten Erbse. Es ist z. B. nachgewiesen worden, dass die geographischen Rassen von *Datura* durch Chromosomen-Mutationen entstanden sind.

Den wirksamsten Evolutionsfaktor zur Erzeugung von Evolutionsmaterial stellen die Gen-Mutationen dar. (Unter Genen versteht man die kleinsten Einheiten der Vererbung. Man stellt sich vor, dass sie reihenförmig in den Chromosomen angeordnet sind.) Diese Gene können ebenfalls plötzliche Veränderungen erfahren, die daran erkannt werden, dass Eigenschaften, die auf einfach men-

delnden Erbfaktoren beruhen, plötzlich anders werden als bei den Elternpflanzen. Einige Fälle solch spontan entstandener Formen sind schon lange bekannt, so z. B. die Buche mit geschlitzten oder roten, statt der ursprünglich ganzrandigen und grünen Blätter.

ERWIN BAUR (1925), der bekannte wissenschaftliche Pflanzenzüchter, der Zehntausende von Pflanzen derselben Art mit genau bekanntem Erbgut auf seinen Versuchsfeldern herangezogen hat, entdeckte, dass eine besonders wichtige Rolle den sogenannten *Kleinmutationen* zukommt. In Natur und Kultur entsteht dauernd ein gewisser Prozentsatz von Individuen, die von der Stammform nur wenig abweichen und diesen geringen Unterschied auf ihre Nachkommen übertragen. Experimentelle Untersuchungen der letzten Jahre (vergl. H. STUBBE, 1938) haben ergeben, dass die Zahl dieser Mutationen, die sogenannte Mutationsrate, durch künstliche Einwirkungen sehr wesentlich erhöht werden kann. Bestrahlungen mit Röntgen- und andern, z. B. ultravioletten Strahlen, Zentrifugieren, Giftstoffe, extreme Temperaturen oder Temperaturschocks, dann aber auch die physiologischen Vorgänge des Alterns und gewisse Einflüsse des Stoffwechsels durch Ernährungsfaktoren sind solche mutationauslösende Agentien.

Durch Genmutationen sind schon in grosser Zahl *wirklich neue Eigenschaften* entstanden, z. B. morphologischer Art beim Löwenmaul (*Antirrhinum*): abnorm dicht gedrungener oder besonders langgestreckter Wuchs der ganzen Pflanze, schmal-lanzettliche Blätter an Stelle der breitovalen, und sogar radiär statt zweiseitig symmetrische Blüten, ein Merkmal, das in der Systematik zur Abgrenzung sehr grosser Einheiten verwendet wird. Dann Ausfallerscheinungen wie stachellose Brombeeren. Ferner Veränderungen im Stoffwechsel: Lupinen oder Tabakpflanzen, die statt ihres hohen nur noch einen geringen Gehalt an Alkaloiden aufweisen, oder Zuckerrohr- und Zuckerrüben-Rassen, die eine beträchtliche Steigerung ihres Zuckergehaltes erfahren haben. Weiter andere physiologische Eigenschaften, wie stark erhöhte Widerstandsfähigkeit gegenüber klimatischen Einflüssen oder Krankheitserregern. Solche Neubildungen sind sowohl in Kultur als am natürlichen Standort von ausschlaggebender Bedeutung für die Erhaltung der Art.

Die Mutabilität ist aber, wenigstens was die Chromosom- und Genmutationen betrifft, *richtungslos*. Neben den relativ wenigen Mutationen von biologischem Werte entstehen, besonders wenn sie künstlich ausgelöst werden, sehr viel mehr Mutanten, die vermindert lebensfähig oder völlig lebensunfähig sind, eigentliche

Krüppelformen. Die vielumstrittene Rolle der Umweltsfaktoren ist damit weitgehend abgeklärt worden: Die Umweltsfaktoren sind von sehr grossem Einfluss auf die Formenneubildung, doch wirkt sich dieser Einfluss nicht als direkte funktionelle Anpassung aus, sondern nur als nicht spezifischer Reiz, der vorhandene Möglichkeiten auslöst, die in keiner Weise zweckentsprechend oder nützlichkeitsgebunden sind.

Die Mutationen bilden, dem jetzigen Stande unserer Erkenntnis nach, das wichtigste und häufigste Material, das den andern Evolutionsfaktoren: Selektion und Isolation ausgesetzt wird. Erst aus dem Zusammenspiel aller Kräfte der vier Evolutionsfaktoren resultiert der Adaptations- und Differenzierungsprozess, der erklärt, wieso durch Evolution konstante Formen entstehen, die bestimmten Lokalitäten und bestimmten Umständen angepasst erscheinen. Selektion und Isolation wirken aber nicht mehr auf die Einzelindividuen wie die Mutation, sondern auf ganze Populationen. Sie gehören zur Populationsphysiologie, die mit wesentlich andern Faktoren zu rechnen hat als die Individualphysiologie.

Die Wirkung der Selektion liegt in erster Linie darin, dass Mutanten, die unter den Umweltsbedingungen der ursprünglichen Art wertlos waren, unter lokal oder zeitlich veränderten Umweltsbedingungen plötzlich von Bedeutung werden. Es sei hier ein Beispiel aus der Zoologie erwähnt. Ein von A. M. BANTA und T. R. WOOD (1927) untersuchter Wasserfloh, *Daphnia longispina*, lebt normalerweise in Wasser von 12 bis 26° C. Das Optimum liegt bei 17—21°. Eine neue spontan entstandene Rasse dieser *Daphnia* zeichnet sich nun dadurch aus, dass sie Temperaturen von 21—32° bevorzugt mit einem Optimum bei 25—28°. Veränderungen in der Wassertemperatur werden somit selektiv auf die Wasserflöhe einwirken, indem die neue Thermalrasse in wärmerem Wasser bald überwiegen und die andere Rasse in die Regionen kühleren Wassers verdrängen wird. Dass solche Vorgänge stattfinden, zeigen auch Beispiele aus der Pflanzenwelt. Aus zwei Arten von Strandgräsern der Gattung *Spartina*, deren eine an den Küsten des Kanals, die andere in Nordamerika heimisch war, ist spontan ums Jahr 1870 herum ein konstanter Bastard entstanden, dessen Eigenschaften den Bedingungen längst der Westküste Frankreichs, den Küsten des Kanals und Hollands so gut entspricht, dass sein Verbreitungsgebiet viel grösser ist als das der im nördlichen Europa heimischen Art. Andere Bei-

spiele hat die Zytologie aufgedeckt. Systematische Untersuchungen der Chromosomenzahlen bestimmter abgegrenzter Florengebiete (O. HAGERUP, 1932) haben gezeigt, dass sowohl unter den extrem kalten Bedingungen der Arktis als im Wüstenklima von Timbuktu jeweils die Arten mit den höchsten Chromosomenzahlen an den extremsten Standorten zu finden sind, eine Vermehrung der Chromatinmasse somit offensichtlich von Änderungen der physiologischen Eigenschaften begleitet wird, welche die Widerstandsfähigkeit gegen extreme Umweltsbedingungen erhöhen. Die Selektion wirkt dabei in dem Sinne, dass nur die Formen, die besondern Bedingungen genügen, zur Vermehrung gelangen, während die weniger angepassten Individuen aussterben. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Auslese in den meisten Fällen nicht auf einzelne Gene, sondern auf ganze Gen-Anordnungen oder vielmehr auf die sich aus diesen ergebenden Phaentypen wirkt. Der Effekt der Selektion wird zudem nicht nur durch die Einzelindividuen als solche, sondern auch durch deren Einfluss auf die Pflanzengesellschaft bedingt. Denn einer neuen Form kommt innerhalb einer Pflanzengesellschaft nicht nur eine passive, sondern auch eine aktive Rolle zu. Die neue Form kann selbst den Standort beeinflussen und damit sich und den übrigen Gewächsen die Bedingungen abändern. So kann z. B. die Form und Grösse eines Baumes die Lichtverhältnisse und atmosphärischen Zustände des unter ihm liegenden Waldbodens so stark verändern, dass die Selektionsbedingungen des Waldbodens sowohl für die Bäume wie hauptsächlich auch für deren Unterwuchs, die niedrige Pflanzenwelt, ganz andere werden, d. h. die ganze Pflanzengesellschaft in ihrem Bestande beeinflussen. A. U. DÄNIKER (1928) hat aus solchen Erscheinungen den Schluss gezogen, dass Pflanzen mit grossen Ansprüchen, aber kleiner Standortsbeeinflussung, in der pflanzlichen Gesellschaft zurücktreten, während Individuen mit kleinen Ansprüchen und grosser Standortsbeeinflussung überwiegen werden.

Über den Einfluss, den das Verhältnis der Zahl der Mutanten zur Grösse der Population auf die Evolutionsvorgänge ausübt, ist in den letzten Jahren viel diskutiert worden. Mathematische Bearbeitungen dieses Problems (WRIGHT, 1927 u. a. m.) haben ergeben, dass unter Konstanz der sonstigen Bedingungen, schon sehr geringe Selektionsvorteile im Lauf der Zeit innerhalb grosser Populationen den Ausgangstypus praktisch vollkommen zu ersetzen vermögen. Allerdings benötigt dies sehr zahl-

reiche Generationen, d. h. im Einzelfalle oft eine sehr lange Zeitspanne. Die einwandfreie Untersuchung der tatsächlichen Intensität der Selektionsvorgänge in der freien Natur steckt erst in den Anfängen, so dass das Resultat der Berechnungen noch nicht durch das Experiment bestätigt werden konnte.

Damit eine neue Form nicht durch spontane Rückkreuzung mit den Elternformen wieder verloren geht, muss sie irgendwie isoliert werden. Diese *I s o l a t i o n* ist auf zwei Wegen möglich: geographisch und biologisch. Dadurch, dass die eine Art andere Umweltsbedingungen verlangt als die andere, z. B. die eine Tiefland, die andere Gebirge, oder die eine Urgestein, die andere Kalkboden, werden sie lokal voneinander getrennt. Die gleiche Wirkung haben schwer überwindbare geographische Hindernisse, wie Bergkämme und Inseln. Die *b i o l o g i s c h e* Isolation dagegen ist *i n n e r e r* Art und beruht darauf, dass die neue Form ihre frühere Kreuzungsfähigkeit mit den ältern Formen verliert, wie dies am Beispiel von *Galeopsis Tetrahit* bereits entwickelt wurde.

Die durch Mutation entstandenen Neubildungen, auf welche Selektion und Isolation einwirken, bewegen sich, soweit sie bis jetzt erkannt worden sind, allerdings immer innerhalb eines gewissen Rahmens. Es ist — etwas trivial ausgedrückt — auch unter den extremsten Versuchsbedingungen noch nie aus einer Rose ein Veilchen entstanden! Die Neubildungen sind entweder quantitativer Art oder sie betreffen Merkmale, die in mehr oder weniger ähnlicher Ausprägung bei andern Formen innerhalb eines weitem Verwandtschaftskreises vorkommen. Es sind zwar einige wenige Fälle bekannt, in denen Organisationsmerkmale grösserer systematischer Einheiten verändert wurden, doch sind sie sehr selten. Dass es sich meist um relativ kleine Veränderungen handelt, ist durchaus begreiflich, denn die Evolution schreitet offenbar sehr langsam vorwärts.

Zwei Möglichkeiten der erblichen Fixierung der *M e r k m a l e* grösserer Einheiten sind noch nicht abgeklärt. Erstens werden gewisse Eigenschaftskomplexe durch sogenannte *L e t h a l f a k t o r e n* übertragen, d. h. Individuen, welche diese Faktoren von beiden Eltern her führen, erweisen sich früher oder später als *l e b e n s u n f ä h i g*. Über die Allele zu diesen Lethalfaktoren weiss man noch sehr wenig, doch müssen es wohl irgendwelche, vorläufig als *V i t a l f a k t o r e n* bezeichnete Gene sein, welche möglicherweise die Grundzüge der Organisation der Art bestimmen. Es wäre durch-

aus logisch, dass Fehlen oder Veränderung dieser wichtigsten Gene der Formbildung die Lethalität bewirken würde.

Eine zweite Möglichkeit der Fixierung eines Teiles der Merkmale grösserer Einheiten erscheint gegeben durch die Vorgänge der sogenannten *plasmatischen Vererbung*. Bis jetzt haben wir nur die relativ recht weitgehend erforschte Vererbung durch den Zellkern berücksichtigt. In den letzten Jahren mehren sich aber die Anzeichen dafür, dass auch das Plasma der Zelle, wahrscheinlich in seiner Wechselwirkung zum Kerne, als Träger der Vererbung eine gewisse, noch nicht abgeklärte Rolle spielt.

Die Zeit fehlt, darauf näher einzugehen, und wir kommen zum Schlusse: der alte Gedanke der Evolution, der Lehre von der Weiterentwicklung alles Lebenden, hat in den letzten Jahrzehnten neue Aspekte gewonnen. Die moderne Vererbungs- und Artbildungslehre hat ihn von Schlagworten befreit und sich daran gemacht, Schritt für Schritt vom Kleinsten ausgehend all die Erscheinungen abzuklären, die das Wesen der Evolution ausmachen. In schöpferischer Gedankenarbeit, basierend auf mühsamer experimenteller Kleinforschung, ist ein Gebäude geschaffen worden, das auf solider Basis steht. Fertig ist dieses Gebäude noch nicht, und unsere und auch die folgende Generation wird es nicht vollenden. Doch dies ist nicht massgebend; wesentlich ist einzig und allein, dass das Fundament, die *Methoden* geschaffen, dass sie sauber erhalten bleiben und keine metaphysischen Einflüsse die klaren geistigen Instrumente für die zukünftige Forschung abstumpfen. Vieles wissen wir noch nicht, aber wie in der Heilkunde nur der Kurpfuscher und Quacksalber für jedes Übel eine Erklärung bereit hat, der wissenschaftliche Arzt aber zögert, manches noch nicht erklären zu können, so soll auch der Naturforscher bescheiden und ehrlich zugeben, dass vieles in unserm Weltbild noch unabgeklärt ist, — sich aber hartnäckig weigern, Erklärungen zu akzeptieren, für die ein *naturwissenschaftlicher* Wahrheitsbeweis nie wird erbracht werden können.

Um P. NIGGLI's Worte an die Schweiz. Gymnasiallehrer (1938) zu gebrauchen, «beglückt uns im Grund genommen nicht der Besitz einer wissenschaftlichen Wahrheit, sondern das erfolgreiche Suchen nach tiefer Erkenntnis».

### Zitierte Literatur

- BANTA, A.M. and T.R. WOOD. A thermal race of *Cladocera* originating by mutation. Verhandl. d. V. Internat. Kongr. f. Vererbungswiss. Berlin 1927, 1. S. 397—398.
- BATESON, W. Materials for the study of Variation, treated with special regard to Discontinuity in the Origin of Species. London and New York, Mac Millan & Co. 1894.
- BAUR, E. Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem. Zeitschr. f. induct. Abst. und Vererbungslehre, 37, 1925, S. 107—115.
- DÄNKER, A. U. Die Grundlagen zur ökologischen Untersuchung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. in Zürich, 73, 1928, S. 392—484.
- ERNST, A. Vererbung durch labile Gene. Verhandl. d. Schweiz. Naturforsch. Ges. Solothurn, 1936, S. 186—207.
- HAGERUP, O. Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Oekologie und Phylogenie. Hereditas, 16, 1932, S. 19—40.
- HUSKINS, C.L. The Origin of *Spartina Townsendii*. Genetica, 12, 1930, S. 531—538.
- KARPETSCHENKO, G. D. Konstantwerden von Art- und Gattungsbastarden durch Verdoppelung der Chromosomenkomplexe. Der Züchter, 1, 1929, S. 133 bis 140.
- KERNER, A. Pflanzenleben. Bibl. Inst. Leipzig und Wien, 1. Aufl., 1891.
- LOTSY, J.P. Evolution by means of hybridization. M. Nijhoff, The Hague, 1916.
- MENDEL, G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandl. d. Naturf.-Vereins in Brünn, 10, 1865.
- MÜNTZING, A. Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas, 14, 1930, S. 153—172.
- NIGGLI, P. Vom Geiste der Naturwissenschaften. 67. Jahrb. d. Vereins Schweiz. Gymnasiallehrer, 1938, S. 11—28.
- PELLEW, C. and F. M. DURHAM. The genetic behaviour of the hybrid *Primula kewensis*, and its allies. Journ. of Genetics, 5, 1916, S. 159—182.
- STUBBE, H. Genmutationen. I. Allgemeiner Teil. Handbuch d. Vererbungswissenschaften, Bd. II F., 1938.
- TSCHULOK, S. Deszendenzlehre. Fischer, Jena, 1922.
- WETTSTEIN, F. v. Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. I. Zellgrößenregulation und Fertilität einer polyploiden *Bryum*- Sippe. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererbungslehre, 74, 1938, S. 34—53.
- WRIGHT, S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. of the VI. Internat. Congr. of Genetics, Ithaca, 1932, 1, S. 356—366.
-