

## Übersicht.

### Die Entdeckung reiner Linien in der experimentellen Vererbungslehre.

**D**or genau einem halben Jahrhundert unterbreitete der spätere Prälat des Altbrünner Augustinerstiftes Johann Gregor Mendel dem kleinen „Naturforschenden Verein“ der Hauptstadt Mährens die Ergebnisse einer achtjährigen Forscherarbeit. Es sind die berühmten Mendelschen Regeln über die Vererbungsweise von Unterschieden gekreuzter Organismen, z. B. des rotblühenden Löwenmauls und der Rasse mit elfenbeinfarbigem Blüten. Ihr Wesen besteht darin, daß vielen äußerlich in die Erscheinung tretenden Eigenschaften innere „Anlagen“ oder „Erbfaktoren“ zu grunde liegen, die ihre Selbständigkeit nie verlieren und darum alle möglichen Verbindungen eingehen, nicht unähnlich den Atomen der Chemie.

Damals hat keiner die Tragweite der Entdeckung geahnt, auch Nägeli nicht, der berühmte Verfasser der „Mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre“, dem der Forscher von Brünn andauernd genaue Mitteilungen über seine Versuche mit Pflanzenhybriden machte. Nur Mendel selbst sprach es bereits in seiner Denkschrift (Ostwalds Klassiker Nr 121, 3. Aufl. 1913) offen aus, daß die Frage, um deren Lösung er sich bemühe, für die Entwicklungsgeschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung sei. Und als die verdiente Beachtung seiner Forschungsergebnisse ausblieb, soll er öfters gesagt haben: „Meine Zeit wird schon kommen.“

Sie kam in der Tat. Vorerst jedoch beherrschten die kühnen Gedanken, die Darwins Buch vom Ursprung der Arten enthielt und auslöste, alle Zweigwissenschaften der Botanik und Zoologie. Die „Vererbung“, deren Erforschung doch die wichtigste Aufgabe gewesen wäre, wurde im Sturm und Drang dieser überschäumenden Zeit als selbstverständlich vorausgesetzt, ohne daß man sich auf die unausweichliche Notwendigkeit einer mühsamen Analyse auch nur besonnen hätte. „Die Vererbungsgesetze sind zum größten Teil unbekannt“, erklärte Darwin in seinem „Ursprung der Arten“, und dabei blieb es.

Endlich im Jahre 1900, als Mendel bereits 16 Jahre im Grabe ruhte, erfolgte die glückliche Wiederentdeckung der verschollenen Forschungen, und nun erstand und erstarkte in unvergleichlich schnellem Wachstum die Wissenschaft der experimentellen Vererbungslehre, die den Mendelismus als ihren Kerngedanken umfaßte und nach allen Seiten weit über ihn hinausgreifend einen neuen Tag

in der Biologie heraufgeführt. Das aufgehende Licht durchdrang die Grundlagen der Zellforschung und Abstammungslehre, verbunkelte den erblickenden Glanz der herrschenden Erklärungshypothesen und leuchtete tief hinein in das Dunkel der Keimzellengeschichte und in das Geheimnis der Verteilung organischer Formen. Zugleich fiel mancher überraschende Strahl auf die praktischen Wissensgebiete der Landwirtschaft und des Gartenbaues, der Volksgesundheit und der Erziehungskunst.

Wenn wir nun nach den Grundlagen der neuen Wissenschaft fragen, so bildet neben dem Mendelismus, der vor wie nach ihr Erbschein bleibt, keine Erkenntnis und Methode einen so wichtigen Bestandteil wie die Entdeckung und Zucht der sog. „reinen Vintien“. Selbst für das Verständnis des Mendelismus sind sie eine höchwichtige Voraussetzung. Die folgende Übersicht soll an der Hand der neuesten allgemeinen Literatur über die wichtigsten Gedanken unterrichten, die zu der Entdeckung geführt haben und wieder von ihr ausgegangen sind.

### I. Der neue Grundbegriff der experimentellen Vererbungslehre.

Von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung abgesehen, beruht die Hervorbringung eines neuen Lebewesens normalerweise auf der Vereinigung von zwei verschiedenen Keimzellen oder Gameten, der Ei- und Samenzelle. Bei höheren Pflanzen z. B. fällt ein Staubkorn, das die Samenzelle birgt, auf die Fruchtnarbe des Griffels und wächst bis zur Eizelle im Fruchtknoten hindurch. Aus der Verschmelzung mit ihr entsteht eine einzige neue Zelle, Zygote genannt, der Keim eines neuen Lebewesens. Aus dieser einen Anfangszelle entwickeln sich in gesetzmäßiger Folge alle Teile des neuen Organismus, die Gameten für eine neue Generation nicht ausgenommen. Das wunderbare Wachstum vollzieht sich durch den Mechanismus der Zellteilung, die darin besteht, daß die Mutterzelle durch sorgfältige Aufteilung ihrer wesentlichen Elemente den Tochterzellen ganz oder teilweise vermittelt, was ihr selber eigen war. Die Gameten erhalten den vollen Anteil, die andern Zellen oft nur das, was sie zu ihrer eigentümlichen Gestalt benötigen, z. B. um eine Muskelzelle zu werden, eine Nervenzelle usw. Die wesentlichen Elemente, die in fortgesetzter Teilung sich allen Zellen des wachsenden Organismus mitteilen, ruhen im wichtigsten Bezirk der Zelle, im Kern, und heißen wegen der geringen Art, mit der sie in gewissen Durchgangszuständen Farbstoffe aufnehmen, „Chromosomen“. Ihre Zahl ist für jede Organismenform eine bestimmte; beim Feuersalamander z. B. zählt man 8 kleine und 16 große Chromosomen, und zwar in allen Zellen ohne Ausnahme. Bei der Vereinigung der beiden Gameten zur befruchteten Eizelle würde sich natürlich diese Zahl verdoppeln, was jedoch durch eine eigene „Reduktionsteilung“, die vor der Vereinigung die Hälfte der Chromosomenzahl entfernt, verhütet wird. Schon diese Gesetzmäßigkeit läßt uns ahnen, von welcher Bedeutung im Werden und Gestalten der Organismen die winzig kleinen Chromosomen sein müssen. Wer in die Einzelheiten ihrer Geschichte näher eindringen will, findet eingehende Darlegungen, von der Höhe langjähriger Erfahrungen ge-

geschrieben, in Straßburgers Schrift „Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre“, die zwei Tage vor dem Tode dieses Altmeisters der Zellenlehre vollendet wurde, und in der Sammlung „Die Kultur der Gegenwart“ als 1. Teil des II. Bandes der „Organischen Naturwissenschaften“ erschienen ist (Leipzig u. Berlin 1913). Die tierische Seite des Problems behandelt im gleichen Bande Oskar Hertwig in dem Abschnitt „Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere“. Hertwig und Straßburger haben bekanntlich zuerst den experimentellen Nachweis geliefert, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung der beiden Zellkerne der Gameten besteht und daß der Sinn dieser Erscheinung nicht so sehr in der Anregung zur Neuentwicklung als vielmehr in der Vereinigung von „Vererbungsträgern“ zu suchen ist.

Die Gameten sind in der Tat die einzigen stofflichen Elemente, welche die Nachkommen von ihren Vorfahren erhalten. Sie überdauern das Leben der absterbenden Individuen und tragen es weiter von Geschlecht zu Geschlecht als die „unsterblichen“ Glieder der Organismenkette. Und mit dem Leben, das sie bedingen, vermitteln sie das kostbare Ahnenerbe, den eigentlichen Erbschatz aus kleinsten stofflichen Elementen, aber in seinem inneren Bau so kraftvoll und reich, daß unter dem Einfluß einer geeigneten Lebenslage die mannigfaltigsten Gestaltungen erstehen. „Die Welt wird schöner mit jedem Tag; man weiß nicht, was noch kommen mag, das Blühen will nicht enden. . .“ Dieses Werden und Wachsen ist jedoch — um heute glücklich überwundene Anschauungen wenigstens zu nennen — weder die Entfaltung eines Miniaturgebildes, etwa einer unendlich kleinen Knospe, die alle Organteilchen in mehr oder weniger fertiger Form enthält und nur bis zur angemessenen Größe ausdehnt, noch ein vollständiges Neuerstehen aus trudem, unorganisiertem Stoff, sondern ein lebendiges Auswirken von tatsächlichen „Anlagen“, von „Erbfaktoren“ oder „Genen“, von denen jeder auf geheimnisvolle Weise einen harmonischen Teil des Gesamtplans in sich birgt. Mannigfach abhängig voneinander und vom Wechsel des Milieus entwickeln sich aus den kleinsten Anfängen eines winzigen Zellgebildes die neuen Organismen, deren Bau und Funktionsplan jede Entwicklungsphase in allen ihren Teilen örtlich und zeitlich beherrschen. Jeder neue Organismus ist somit eine selbstbildende Entfaltung tatsächlicher „Anlagen“, deren Gesamtheit eine organische Art darstellt. Was man sich unter den „Anlagen“ konkret zu denken hat, weiß niemand. Gewiß bestehen die innigsten Beziehungen zwischen „Anlagen“ und lebendigen Chromosomengebilden, aber welcherart die wechselseitige Abhängigkeit oder Bedingtheit sein mag, ist ebenfalls ein vollkommenes Rätsel.

Schon aus der Entstehungsweise eines neuen Organismus ergibt sich, wie ungenau es wäre, wollte man Vererbung ohne weiteres als eine „Übertragung“ von äußerlich sichtbaren Merkmalen charakterisieren. Das äußerlich Sichtbare wird nicht übertragen; es entsteht vielmehr in jeder Generation von neuem, und zwar infolge einer mannigfaltigen Reaktion bestimmter Anlagen auf die Einwirkung der Lebensbedingungen. Vererbung im eigentlichen Sinn kann immer nur das unveränderte Fortbestehen gleicher „Anlagen“ in

Vorfahren und Nachkommen sein, und das umsomehr, weil zahllose Merkmale, die äußerlich in die Erscheinung treten, in Wirklichkeit ganz ohne Einfluß auf die Gameten bleiben.

Dafür bietet, um von älteren Werken abzugehen, die gerade in zweiter Auflage erschienene „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre“ von Erwin Baur eine kurze Zusammenfassung vorzüglicher Belege. Auf breiterer Grundlage behandelt die Frage Hugo de Vries in seinem großen Werke „Die Mutationstheorie“, und Etienne Rabaud in *Le transformisme et l'expérience*, einem Buch, das eine systematische Übersicht bietet über die Forschungen der experimentellen Biologie und die Umgestaltungsfragen der Pflanzen- und Tierwelt. Kultiviert man z. B. die eine Hälfte des gewöhnlichen Löwenzahns irgendwo hoch in den Alpen und die andere Hälfte im Tal, so nimmt jede die besondere „Tracht“ der Berg- und Talpflanzen an. Im Gegensatz zur Talpflanze wird die Versuchshälfte auf den Alpenhöhen zur Zwerggestalt mit kräftigen Wurzeln und kleinen chlorophyllreichen Blättern. Das grüne „Chlorophyll“ der Blätter und die Wurzeln sind ja die beiden Faktoren, welche die Ernährung der Pflanzen zu leisten haben. Auch das Aussehen des Edelweisses ist gänzlich verändert, wenn es, umgekehrt, aus den Höhen in die Gärten des Tieflandes verpflanzt wird. Der warme leuchtende Glanz ist dahin und die neuen Blätter kleiden sich forlan in das dunkle Grün gewöhnlicher Talpflanzen. Und, worauf es hier ankommt, alle Modellierungen oder Modifikationen, die durch solchen Milieuwechsel in den Pflanzen hervorgerufen werden, kehren sich in der gleichen Zeit um, wenn man die frühere Lebenslage wiederherstellt. Bei gewissen Fingerkräutern kann eine solche Ummodulung zehn Jahre umfassen. Die drei Formen des Wasserföterichs, nämlich die Wasserform, Landform und Dünenform, können trotz der auffallendsten Unterschiede beliebig ineinander übergeführt werden, je nach der Einwirkung des Standortes. Besonders lehrreich ist ein Versuch mit verschiedenen konstanten Rassen der chinesischen Primel. Es gibt eine weiße Rasse, die unabhängig von der Temperatur immer weiß blüht, eine andere dagegen, die bei 20° kultiviert rot blüht und nur wenn bei höherer Temperatur aufgezogen die weiße Farbe annimmt. Es ist also nicht die Farbe, welche den konstanten Unterschied zwischen den beiden Rassen ausmacht, sondern nur die Reaktionsweise auf Temperatureinfluß. In der Tierwelt ist es ähnlich, wie z. B. die Experimente von Standfuß mit Schmetterlingspuppen beweisen und zahllose andere Beobachtungen, die man gewöhnlich als Anpassung an neue Lebensmedien darstellt.

Die Außenmerkmale eines Individuums, wie Baur die äußeren Eigenschaften nennt, hängen somit von zwei Faktoren ab: erstens von der erbten Reaktionsweise spezifischer „Anlagen“, und zweitens von den mannigfachen Bedingungen der Lebenslage, unter denen das betreffende Individuum aufwächst.

Mit dieser Feststellung haben wir bereits den wichtigsten Grundbegriff ausgesprochen, der die experimentelle Vererbungslehre im Gegensatz zu früheren Anschauungen charakterisiert. Es ist die Unterscheidung zwischen der äußeren Erscheinungsform, dem Phänotypus, und dem inneren Anlagestypus, dem

Genotypus. Der dänische Forscher W. Johannsen hat diese Ausdrücke in die Biologie eingeführt. Er war es auch, der durch eine biologische Entdeckung ersten Ranges den tiefen Sinn der Unterscheidung erschloß und den experimentellen Nachweis lieferte, daß die im individuellen Leben eines Organismus in die Erscheinung tretenden Merkmale und Funktionen keinen sichern Schluß auf die innere Konstitution und somit im Falle des Wiederauftretens der gleichen Eigenschaften in Vorfahren und Nachkommen auf ihre Vererbung gestatten, weshalb alle vorausgehenden Theorien, die nur auf Außenmerkmale aufgebaut sind, wie die Darwinsche Auslese und Lamarcks Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften einer gründlichen Revision unterzogen werden mußten.

Das Hauptwerk Johannsens, das bereits in zweiter, stark vermehrter Auflage vorliegt, führt den Titel: „Elemente der exakten Erblchkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik“ (gr. 8°, XII u. 723, Jena 1913). Methode und Resultate werden in diesem vorbildlichen Werke mit ausführlicher Gründlichkeit, feinsten Diskretion und vollendeter logischer Schärfe behandelt, doch so, daß das allmähliche Eindringen in das Neuland, das Johannsen erschließt, eine genußreiche Arbeit bleibt. Eine gedrängte Zusammenfassung schrieb Johannsen als letzten Teil eines vortrefflichen Buches über „Allgemeine Biologie“, das in dem oben erwähnten Sammelwerk „Kultur der Gegenwart“: „Organische Naturwissenschaften“ I (Berlin und Leipzig 1915) veröffentlicht wurde. Gerade diese Zusammenfassung ist als Einführung vortrefflich geeignet, wenn auch ein tieferes Verstehen nicht ohne eingehenden Vergleich der beiden Werke erreicht werden kann. Sehr klar, wenn auch in etwas anderem, aber nicht minder reizvollem Zusammenhang bringt Franz Borsch die gleichen Forschungen zur kurzen Darstellung im ersten Teil seiner Schrift „Die neuere Kritik der Entwicklungstheorien, besonders des Darwinismus“ (gr. 8°, 136), die 1914 von der Görres-Gesellschaft herausgegeben wurde. Selbstverständlich enthält auch Richard Goldschmidts allseitiges, abgeklärtes Lehrbuch „Einführung in die Vererbungswissenschaft“ (gr. 8°, XII u. 546, München<sup>2</sup>, 1913) und das eben erwähnte didaktisch hervorragende Werk des Botanikers Erwin Baur ausführliche und einleuchtende Darbietungen über diesen grundlegenden Teil der neuen Wissenschaft. Auch Plate's Buch „Vererbungslehre, mit besonderer Berücksichtigung des Menschen für Studierende, Ärzte und Züchter“ (gr. 8°, XII u. 519, Leipzig 1913), das in manchen Fragen eigene Wege geht, wird mit Nutzen vergleichsweise herangezogen, ebenso verschiedene Artikel in dem gerade vollendeten zehnbändigen „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“. 3. B. das Stichwort „Variabilität“.

Wie gelang es Johannsen, unter Voraussetzung der oben entwickelten Anschauungen, seine neuen grundlegenden Erkenntnisse zu gewinnen, die in der Zucht „reiner Linien“ gipfeln?

## II. Die Vererbungsgesetze der biometrischen Schule.

Eltern und Kinder sind einander ähnlich, doch nicht gleich, ebenso die Geschwister. Will man die Gesetze der Ähnlichkeit ergründen, muß man zugleich

die Eigenart der Abweichungen erforschen, die man im allgemeinen mit dem vieldeutigen Wort „Variabilität“ bezeichnet. Der Klarheit halber sei schon hier die neue Einteilung der Variabilität angeführt, welche die Vererbungslehre fordert. Demnach unterscheidet man nur noch „erbliche“ und „nichterbliche Merkmale“ und nennt letztere wohl auch „Modifikationen“ und erstere „Variationen“. Die Variationen heißen „Mutationen“, wenn es sich um unvermittelt sprungweise auftretende Eigenschaften handelt. Jene Forscher, welche die Ansicht vertreten, daß alle erblichen Variationen sprungweise auftreten, pflegen nur „nichterbliche Modifikationen“ und „erbliche Mutationen“ zu unterscheiden. Hinzukommt natürlich die mannigfache Gestaltung, die durch den Kombinationswechsel der Gameten in der geschlechtlichen Fortpflanzung entstehen.

Da man den Außenmerkmalen nie ansehen kann, ob sie erblich sind oder nicht, muß schließlich das Zuchtexperiment entscheiden, in welche Gruppe ein Außenmerkmal gehört. Das messende Studium der kleinsten Unterschiede in Vorfahren und Nachkommen, wie z. B. der Größe der Blätter eines Baumes, des Zuckergehaltes von Rüben, der Fruchtbarkeit der Hühner, der vielfältigen Modellierungen des Milieus usw. bildet den natürlichen Ausgangspunkt für alle Vererbungsfragen und verdient eine um so höhere Beachtung, als der Darwinismus die Vererbungsmöglichkeit dieser Art von Außenmerkmalen als selbstverständlich annahm.

Quételet, ein belgischer Mathematiker — sein Hauptwerk „Anthropométrie“ erschien 1871 in Brüssel —, war der erste, der quantitative individuelle Abweichungen mathematisch zu fassen suchte. Er verglich z. B. die Größe von 25 878 nordamerikanischen Soldaten miteinander. Die Untersuchung führte zur Feststellung, daß die Längen der einzelnen Soldaten von einem bestimmten Mittelwert nach oben und unten mit gleicher abnehmender Häufigkeit abweicht. Soldaten von mittlerer Größe (1,77 m) sind am häufigsten, kleinste (1,55 m) und größte (2 m) am seltensten. Die Häufigkeit der Zwischenstufen hängt von ihrer Entfernung vom Mittel ab. Den Mittelwert bei gleichmäßiger Verteilung nach beiden Seiten nennt man gewöhnlich den „Typus“ der gewählten Eigenschaft. Im vorliegenden Falle war 1,77 m der Typus der Körperlänge im Bestande — technisch „Population“ genannt — von 25 878 Soldaten. Die Gesetzmäßigkeit der Quételetschen Messungen wurde in zahlreichen Fällen bestätigt, z. B. beim Gewicht von Samen, bei der Blättergröße von Bäumen, bei der Anzahl der Strahlen in den Randblüten von Asten oder in den Flossen von Fischen usw. Sie erweckte die Wissenschaft der Biometrie, welche sich zur exakten Untersuchung der Mannigfaltigkeit der Organismen mathematischer Methoden, besonders der Wahrscheinlichkeitsrechnung und der Kombinationslehre bedient. Eine eingehende kritische Darlegung der Biometrie findet sich sowohl in dem oben angeführten Hauptwerk von Johannsen als auch in der ausführlichen Abhandlung „Anfangsgründe der Biometrie, der Variationen und Korrelationen“, die der greise Schweizer Zoologe Arnold Lang seiner monumentalen Schrift „Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900“ (Zürich 1914) eingegliedert hat (S. 201 bis 464).

Im Anschluß an Quetelet war es zuerst der geistvolle vielseitige Francis Galton und später der Mathematiker R. Pearson, das Haupt der englischen biometrischen Schule, die den wichtigen Satz exakt zu beweisen suchten, daß bei fortgesetzter Auslese die Abweichung einer Eigenschaft von ihrem Typus vererbt werden könne. Damit sollte die artbildende Kraft der Darwinschen Selektion und die ganze Abstammungslehre eine mathematische Fassung erhalten. Das wichtigste Resultat der wertvollen Messungen ist das nach Galton benannte „Rückschlaggesetz“ und das „Gesetz vom Anteil der Vorfahren an der Erbschaft der Nachkommen“. Danach treten in der Tat Abweichungen in der Ahnenreihe der Vorfahren vom Typus ebenfalls in den Kindern auf, nur in stets geringerem Grade, entsprechend der Entfernung der Vorfahren von den Nachkommen. Samen besonders großer Platterbsen z. B. sind ebenfalls durchschnittlich größer als Samen mittlerer Größe, doch ist der Erblichkeits- oder Rückschlaggrad nur ein bestimmter Bruchteil der elterlichen Abweichung vom Typus. Um ein praktisches Beispiel anzuführen, würden hervorragende Menschen weniger hervorragende Nachkommen haben und entartete Geschöpfe weniger entartete Kinder hervorbringen. Anderseits könnten Familien durch sorgfältige Auslese bei der Heirat in wenigen Generationen einen verbesserten Typus bilden, und selbst der Schlamm der Großstädte wäre nicht entartet genug, um eine aufsteigende Verjüngung unmöglich zu machen. Nach Galton soll der Beitrag jedes Vorfahren  $= (\frac{1}{2})^n$  der elterlichen Eigenschaften betragen, wobei  $n$  den Grad der Verwandtschaft bedeutet. Einer der Urgroßeltern würde z. B.  $(\frac{1}{2})^{2 \cdot 3} = (\frac{1}{2})^6 = \frac{1}{64}$  zum Erbschatz der Urenkel beisteuern. Nach Pearson soll sich die rückwärtige Abnahme des Einflusses noch etwas rascher vollziehen. Jedenfalls schien der mathematische Nachweis geliefert zu sein, daß eine fortgesetzte Auslese in gleicher Richtung, welche in einer Population zur Durchführung gelangt, allmählich den Typus der Population, den Durchschnittscharakter in der Richtung der Auslese verschiebt, da ja in jeder Generation wenigstens ein Bruchteil der Abweichung der Eltern vom Mittelwert geerbt wird. Man begreift daher, wie Pearson die Galtonsche Formel in der Biologie für so epochemachend halten konnte, daß er sie mit dem Gravitationsgesetz in der Astronomie verglich.

Allein die berühmten Gesetze ruhen trotz aller statistischen Genauigkeit auf tönernen Füßen. Denn sie beziehen sich auf ein rein äußerlich einheitliches Gemenge von Typen und nicht, wie es ein biologisches Vererbungsgesetz unbedingt erfordern muß, auf einen innerlich einheitlichen Typus. Um dies recht drastisch zu sagen, hat Darbishire auf die Gesetze die Scherzfrage angewandt, warum weiße Schafe mehr fressen als schwarze. Der Unglückliche, der nicht die Masse anschaut, sondern das einzelne Schaf, meint natürlich, man wolle wissen, warum gerade mit der weißen Farbe ein größerer Appetit verbunden sei, während es sich doch nur darum handelt, ob die Menge der viel zahlreicheren weißen Schafe mehr frisst als die der weniger zahlreichen schwarzen. Das ist leicht gesagt, nachdem der prinzipielle Fehler glücklich entdeckt ist, was jedoch bei Galtons Populationen durchaus nicht so einfach ist wie in Darbishires Scherzfrage.

### III. Johannsens Entdeckung.

Für die Vererbungslehre können nur jene Individuen als gleich angesehen werden, deren Gameten die gleichen Erbfaktoren oder Gene besitzen. Auf die Außenmerkmale kommt es gar nicht an. Im Gegenteil. Diese werden oft sehr verschieden sein, je nach dem Milieu. Es können auch die äußeren Faktoren die Entfaltung bestimmter Anlagen hindern, während sie anderseits oft Wirkungen hervorbringen, die in andern Fällen allein durch die Anlage entstehen können. Das Beispiel der Primel wurde oben bereits angeführt. Etwas Ähnliches ist bei zwei Maisrassen der Fall, von denen die eine stets rot gefärbte Kolben hervorbringt, während die andere dies nur unter Einwirkung des Lichtes leistet. Eine Population ist darum nur dann biologisch einheitlich, wenn alle Individuen trotz äußerer Verschiedenheit die gleiche Lebensgrundlage, dieselben Gene besitzen.

Es fragt sich nun, stellen Galtons Populationen eine solche biologisch einheitliche Menge von Individuen dar oder beschränkt sich die Einheitlichkeit auf rein äußere Merkmale, die selbstverständlich in dem Hin und Her der Abweichungen einen typischen Mittelwert aufweisen? Diese Frage kann nur durch eine genaue biologische Analyse entschieden werden. Das Bedürfnis nach innerem einheitlichen Material führte Johannsen zu seinen Zuchtexperimenten mit „reinen Linien“, welche die Vererbungsgeetze der englischen biometrischen Schule mit einem Schlage zu Fall brachten und unter den Trümmern manch stolze Hypothese begruben.

Eine reine Linie ist der Inbegriff aller Nachkommen eines einzelnen Individuums, das sich nur auf dem Wege der Selbstbefruchtung, d. h. durch Befäufung mit dem Blütenstaub derselben Einzelpflanze vermehrt, so daß eine Vermischung mit fremden Anlagen als gänzlich ausgeschlossen gelten darf. Solche reine Linien zeigen hin- und herläufige Abweichungen mit typischem Mittelwert, genau so wie Populationen. Nur sind die Ergebnisse vieljähriger Experimente, an deren Zuverlässigkeit kein Zweifel möglich ist, von Grund aus verschieden. Ein einziges Beispiel sei angeführt. Johannsen wählte reine Linien von Mutterbohnen im Gewichte von 30, 40, 50, 60 und 70 mgr zur Aussaat und berechnete das mittlere Gewicht der Tochterbohnen. Es ergab sich, daß im Gegensatz zu Galtons Populationen der Steigerung im Gewicht der Mutterbohnen keine Steigerung im mittleren Gewicht der Tochterbohnen entspricht. „Wir haben demnach“, so schloß Johannsen, „Erbe“ 0 und Rückschlag 100; in Worten gesagt: in der reinen Linie ist keine Erblichkeit der persönlichen Beschaffenheit der Individuen gefunden. Alle Nachkommengruppen gehören in gleichem Grade dem Durchschnittstypus der Linie an.“ Dasselbe Resultat ergibt eine fortgesetzte Auslese in einer Reihe von Generationen. Niemals wurden durch Selektion von individuellen Abweichungen innerhalb einer reinen Linie erbliche Wirkungen, eine dauernde Verschiebung des Typus beobachtet, auch nicht, wenn die Auslese jahrelang in die Nachkommenreihe eingriff. Die Unterschiede zwischen den Individuen einer reinen Linie sind eben rein äußerlich. Es sind nicht-erbliche Modifikationen, abhängig von der Reaktionsweise gleicher Anlagen auf verschiedene Lebensmedien,

nicht aber von innerer Anlageverschiedenheit. Die Populationen dagegen umschließen wegen der vorausgehenden Kreuzungen sehr oft verschiedenartige Anlagen. Daher der Einfluß der Auslese, welche die vermengten Typen voneinander isoliert und durch Aufzucht der am glücklichsten abweichenden Form eine Verschiebung der Population vortäuscht. Die Verschiebung ist rein äußerlich; innerlich wurde keinerlei Änderung erzielt.

Als treffliche Illustration zur Charakterisierung des Unterschieds sei auf die Erfahrungen der Saatuchtanstalt Svalöf in Schweden hingewiesen, die mit den Experimenten Johannsens prächtig übereinstimmt. In Svalöf hatte man eine Reihe Versuchsfelder mit Getreide bepflanzt, doch so, daß jedes Feld nur Samen von Individuengruppen mit bestimmten Eigenschaften erhielt, z. B. mit gleichem Körpergewicht, von gleicher Ährenform. Auf diese Weise hoffte man Felder mit einheitlichem Bestand zu erzielen. Es gelang nicht. Die Mannigfaltigkeit der einzelnen Bestände war trotz der Auslese kaum geringer als vorher. Nur in einem einzigen Fall erreichte man — und zwar sofort in der ersten Generation — den erwarteten Erfolg, nämlich wenn man ein Feldchen nur mit den durch Selbstbefruchtung erhaltenen Samen isolierter Individuen, also mit reinen Linien bepflanzt hatte. Die Auslese konnte die verschiedenen reinen Linien voneinander isolieren; war das geschehen, so war ihre Macht erschöpft. Verschiebung von Mittelwerten einer Eigenschaft in der Richtung der Auslese blieb ausgeschlossen.

Johannsens Ergebnisse haben mannigfache Bestätigungen erfahren, selbst durch sachgemäß angepasste Experimente mit fremdbefruchtenden Pflanzen und Tieren, wie z. B. mit Hühnerrassen, deren Leistungsfähigkeit im Eierlegen keine Verschiebung des jährlichen Durchschnittes in der Richtung der Auslese zuläßt. Freilich gibt es noch manche Fälle, die der Klärung bedürfen, aber es kann schon jetzt nicht mehr zweifelhaft sein, daß überall grundsätzliche Übereinstimmung vorhanden ist. Auch die sorgfältigen Untersuchungen, die z. B. de Vries im ersten Band seiner „Mutationstheorie“ anführt, um die Leistungsfähigkeit der Darwinschen Selektion zu prüfen, erhalten durch die Entdeckung reiner Linien ihre Erklärung und Berichtigung. De Vries erhöhte die 12—14 Körnerreihen von Maiskolben in fünf Jahren auf 20 Reihen Mittelwert und hielt die gewonnene Verbesserung durch fortgesetzte Selektion für vier Jahre fest. Im Licht der reinen Linien erkennt man sofort, daß es sich nur um eine fortschreitende Reinigung gehandelt haben kann, nicht aber um eine innere Veränderung durch Selektion. Allerdings sank die Reihenzahl der Kolben nach Aufhören der Selektion in drei Jahren nur auf 14—16. Doch ist der kleine Unterschied gegenüber den Ausgangskolben sicher nur rein äußerlich, wie er bei Populationen gewöhnlich eintritt. Hätte es sich um reine Linien gehandelt, wäre der Rückschlag ein vollkommener gewesen. Durch Zerlegung einer Population in reine Linien ist in der Tat mit einem Schlag das Maximum der Veränderungsmöglichkeit erreicht. Eine fortgesetzte Auslese für drei oder mehr Generationen ist vollkommen überflüssig.

## IV. Ergebnisse.

Johannsens Entdeckung und die Züchterexperimente mit reinen Linien führen zu Ergebnissen von weittragender Bedeutung.

Als wichtigste Erkenntnis bezeichnet Johannsen selbst — und alle Vererbungsforscher mit ihm — die klare Unterscheidung zwischen der äußeren Erscheinungsform, den „Außenmerkmalen“ oder „Phänotypen“, und der inneren Grundlage, dem „Genotypus“. Denn, wie auch der Mendelismus aufs glänzendste bestätigt, können phänotypisch gleiche Individuen genotypisch sehr verschieden sein. Bei Kreuzungen von rundsamigen gelben Erbsen z. B. mit kantigen grünen weist die erste Nachkommengeneration nur runde gelbe Erbsen auf; doch aus dem Wiedererscheinen von kantigen grünen Erbsen in der zweiten Generation folgt, daß die Anlage zur Hervorbringung kantiger grüner Erbsen nur im Phänotypus verschwunden war, nicht aber im Genotypus. Man darf daher aus dem Auftreten elterlicher Merkmale und Funktionen in den Kindern nicht ohne weiteres auf Vererbungsvorgänge schließen. Letztere sind nur anzunehmen, wenn die äußere Ähnlichkeit zwischen Vorfahren und Nachkommen nur auf genotypische Übereinstimmung zurückgeführt werden kann, was durch Zucht reiner Linien, durch Mendelsche Kreuzung und durch indirekten Ausschluß anderer Ursachen, zumal der ausgleichenden Wirkung des Milieus, in jeder Gruppe von Erscheinungen zu untersuchen ist. Hierin liegt der tiefste Gegensatz zwischen der neuen exakten Vererbungslehre und der Vergangenheit.

Die Einheiten der Vererbungslehre sind daher nicht die „guten“ Sinnéschen Arten oder ihre zahllosen Unterarten, die man auch wohl als ebenbürtige Varietäten oder Elementararten bezeichnet hat, wie z. B. die zahlreichen konstanten Formen des Hungerblümchens *Draba verna*. So groß der Wert der Klassifikation nach äußeren Merkmalen für die Unterscheidung der organischen Formen sein mag, so kann sie doch nur systematisch-biologische Kollektivbegriffe bilden, die zumeist eine sehr große Zahl reiner Linien umfassen. Die exakte Vererbungslehre bedarf letzter biologischer Einheiten, sog. „Biotypen“, welche nur genotypisch identische Individuen umfassen ohne Rücksicht auf ihr phänotypisches Aussehen. Denn, wie Arnold Lang in dem orientierenden ersten Teil seines tiefgründigen Werkes vergleichsweise anführt, „die Aufschrift auf der großen Mappe sagt nichts Sicheres über die Adressen der eingeschlossenen Briefe“.

Aus diesem Grundgedanken ergibt sich sofort die prinzipielle Revisionsbedürftigkeit aller Versuche, welche den Erweis der Vererbung auf Ähnlichkeit von Außenmerkmalen und Außenfunktionen zurückführen. Alle älteren Schriften über Vererbung und Abstammung — die besten nicht ausgenommen — werden hierbon betroffen. Nur ein Beispiel zur Erläuterung. Nicht selten hat man die Reifungsverschiebung von Getreidesorten als vererbbare Eigenschaft bezeichnet. Hunderttägiger Sommerweizen aus Norddeutschland brauchte in Christiania im ersten Jahre 103 Tage, im zweiten Jahre 93, im dritten 75; die Körner der dritten Generation wurden bei Breslau ausgesät und reiften in 80 Tagen. Ganz abgesehen davon, daß die Reifungsverschiebung nach einigen Generationen wieder

verschwand, beweist dieses Experiment nichts für Vererbung. Jeder Weizen enthält eine ganze Reihe von Rassen mit ungleicher Reifezeit. Es braucht also nur, wie de Vries bereits vermutete, eine unbewusste Auslese frühreifer Individuen stattzufinden, um die Reifeverschiebung zu erklären, was um so einleuchtender ist, weil die langsam reisenden Rassen im kurzen norwegischen Sommer überhaupt nicht ausreifen und folglich sich auch nicht vermehren.

In vorliegendem Falle liegt überdies eine weitere Fehlerquelle vor, die nicht unerwähnt bleiben darf. Es ist die sog. „Nachwirkung“, die eine Vererbung vortäuscht, indem zuweilen gewisse Abweichungen für mehrere Generationen erhalten bleiben, obgleich die veränderten Lebensmedien, die sie hervorgebracht hatten, wieder normal sind. Die Vererbungsforscher führen eine ganze Reihe von Beispielen an. Der Schwanz von Mäusen, die bei 21° C aufwachsen, ist um fast ein Drittel länger, als wenn die Aufzucht bei 5° erfolgt. Werden nun die jungen Mäuse beider Sorten unter gleichen Wärmebedingungen gezüchtet, so tritt das unterschiedliche Schwanzwachstum wieder auf. Die „Wärmemäuse“ entwickeln lange Schwänze, die „Kältemäuse“ dagegen kurze. Doch die Erscheinung ist nur die Nachwirkung einer Temperatur, der die jungen Mäuseembryonen ausgesetzt waren, ehe sie das Licht der Welt erblickten. Bei Einzelligen kann es mehrere Generationen dauern, bis die Nachwirkung überwunden ist. Doch dann ist die „ererbte“ Eigenschaft wieder dahin. Der sog. „wunderbare Spaltpilz“ z. B., der zuweilen als blutrotes Mal auf Hostien auftritt, wechselt seine Farbe durch Veränderung der Nahrung oder bei Temperaturerhöhung. Züchtet man ihn bei 30—35° C, so wird er allmählich weiß, ein Farbwechsel, den er später unter normaler Temperatur durch einige Generationen hindurch beibehält. Nur ganz allmählich setzt die unterdrückte Farbstoffbildung wieder ein. In allen diesen Fällen handelt es sich um rein phänotypische Modifikationen, welche den Gametenzustand, die genotypische Grundlage unberührt lassen.

Am empfindlichsten wird natürlich die biologische Bedeutung der englischen Vererbungsgesetze und der Darwinismus getroffen. Johannsens Kritik ist geradezu vernichtend. Er hält es für „völlig evident“, daß die neue Vererbungslehre „die Grundlage der Darwinischen Selektionslehre ganz beseitigt hat“. Darwin habe seine Lehre, der gewiß eine große geschichtliche Bedeutung zukomme, sehr wesentlich auf die Resultate der künstlichen Selektion der Züchter seiner Zeit gestützt, indem er offenbar mit vollem Recht natürliche und künstliche Selektion als vergleichbar betrachtete. Doch seine theoretischen Voraussetzungen bei der Vererbungsfrage seien prinzipiell unrichtig. Seinen an sich richtigen Erfahrungen über Selektionserfolge hätte die Analyse völlig gefehlt und darum hätten sie überhaupt nicht richtig gedeutet werden können. Darum finde die Darwinische Selektionslehre absolut keine Stütze in der Vererbungslehre und — so fügt Johannsen herausfordernd hinzu — „welche Stütze hätte sie sonst?“

Auch alle andern Hypothesen, welche auf „erblicher Anpassung“, auf „Vererbung erworbener Eigenschaften“ oder ähnlichen Gedanken mit mehr oder weniger

naheem Anschluß an Lamarck setzen, lehnt Johannsen ab, weil die exakte Vererbungslehre keine einzige Tatsache aufgedeckt hätte, die als Stütze dienen könnte.

Dieser Schluß hat zweifellos seine volle Berechtigung, soweit er auf das Grundsätzliche geht, und gerade darin liegt das Verhängnisvolle für die betroffenen Hypothesen.

Doch eine andere Frage ist, ob es überhaupt keine ursprünglich rein phänotypischen Veränderungen gibt, die genotypisch werden. Das ist der Kerngedanke des vielumstrittenen Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften. August Weismann, der diese Frage so energisch und erfolgreich behandelt hat, wollte mit den Anekdoten über die Vererbung von Verstümmelungen aufräumen. Für 22 Generationen beraubte er 1592 Mäuseexemplare ihres Schwanzes. In keiner einzigen Zucht erschien auch nur ein einziges schwanzloses Mäuschen. Das ist ohne weiteres verständlich, da ja wirklich nicht einzusehen ist, wie derartige Verstümmelungen vollständig entwickelter Organe die Keimzellen beeinflussen sollen. Doch wie ist es, wenn irgend ein Merkmal noch während seiner Entwicklung beeinflusst wird, etwa gerade während der sicher festgestellten Empfindlichkeitsperiode? Ob auch dann der Genotypus unveränderlich bleibt? Ob nicht dann auf indirektem Wege durch Vermittlung der veränderten Körperzellen eine Art Induktion statifinden kann, welche den Gametenbestand erschüttert und neue Biotypen schafft?

Zur Beantwortung dieser Frage wie zur Erörterung der hochbedeutsamen Mutationen, die sicher erblich sein können, ist jedoch zunächst ein Eingehen auf die Ergebnisse des Mendelismus unerlässlich; denn es ist ja gerade die Kreuzungsanalyse, wie sie uns Mendel gelehrt hat, welche Johannsens Zucht reiner Linien ergänzt und das Geheimnis der genotypischen Grundlage selbst zu entschielern sucht.

Germann Muckermann S. J.