

Genetik und Evolution

(Bericht eines Zoologen)¹⁾

Von

N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY

(Genetische Abteilung des Kaiser Wilhelm-Instituts, Berlin-Buch)

Inhalt

I. Einleitung	159
II. Das Evolutionsmaterial	161
1. Mutationen als Evolutionsmaterial	161
a) Die Mutabilität	162
b) Mutationen in freilebenden Populationen	164
c) Relative Vitalität von Mutationen	167
d) Verschiedene Mutationsformen und Positionseffekte als Evolutionsmaterial	172
2. Sippenbildung durch Mutationen	173
a) Genetische Analyse von Rassen- und Artunterschieden	175
b) Sippenbildung in statu nascendi	177
III. Evolutionsmechanismus	187
1. Evolutionsfaktoren	187
a) Mutabilität	188
b) Selektion	189
c) Isolation	192
d) Populationswellen	199
2. Relative Bewertung einzelner Evolutionsfaktoren	205
IV. Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung	206
1. Mathematische Analysen der Wirkungsfähigkeit der Evolutionsfaktoren	206
2. Experimentelle Prüfung der Prämissen einer genetisch-selektionistischen Evolutionsdeutung	207
3. Kreuzungsanalysen taxonomischer Sippen	208
4. Populationsgenetik	208
V. Schlußbemerkungen	210
VI. Literatur	211

¹⁾ Vorgetragen auf der Versammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft in Würzburg am 25. 9. 1938.

I. Einleitung

Dieser Vortrag soll weder ein Sammelreferat noch eine erschöpfende zusammenfassende Abhandlung über das gesamte Gebiet „Genetik und Evolution“ darstellen. Denn: erstens wäre es in der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit kaum möglich, und zweitens sind schon einige allgemeinere Grundrisse dieses Gebietes in der Literatur vorhanden (DOBZHANSKY 1937, HALDANE 1932, MORGAN 1932). Der Zweck dieses Vortrages besteht vielmehr darin, eine Aufzählung und Prüfung einiger wichtiger Prämissen der Anwendung genetischer Feststellungen und Begriffe zur Klärung der Evolutionsfragen zu geben. Dieses könnte dann als Grundlage sowohl für weitere Diskussionen über Evolutionsfragen, als auch für die Formulierung empirischer Arbeitsaufgaben auf dem genetisch-evolutionistischen Gebiete dienen. Die folgenden Abschnitte werden deshalb dem Evolutionsmaterial, der relativen Bewertung der Evolutionsfaktoren und den Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung gewidmet sein; die erstere dieser Fragen wird vorwiegend in der Prüfung der Eigenschaften der Mutationen als Evolutionsmaterial bestehen, und an einigen Beispielen zeigen, daß Mutationen auch tatsächlich zur Sippenbildung im historischen Evolutionsvorgang benutzt werden. Vorher wollen wir aber kurz den Zustand der klassischen Evolutionsforschung rekapitulieren und den Bereich der Evolutionsvorgänge abgrenzen, auf dem eine unmittelbare Anwendung der Erkenntnisse der experimentellen Genetik möglich und fruchtbar ist.

Die Evolution besteht definitionsgemäß aus zwei Hauptvorgängen: der Adaptation und der Differenzierung. Die klassische Evolutionsforschung hatte zunächst als Aufgabe das Bestehen der Evolution als solches zu beweisen, und dann sich Vorstellungen über den Evolutionsmechanismus und über die an die Evolutionstatsache geknüpften phyletischen Beziehungen der Organismen zu bilden. Die klassischen Evolutionsstudien bedienten sich dabei beschreibender Methoden, die vorwiegend auf den Tatsachen der Paläontologie, vergleichenden Morphologie und Biogeographie beruhten. Diese beschreibenden Methoden gestatten die wichtigsten historischen Etappen und Vorgänge des Evolutionsprozesses zu rekonstruieren. Seit DARWIN, der in genialer und klarer Weise das Selektionsprinzip in der organischen Natur gesehen und es als Grundprinzip für die Erklärung des Evolutionsmechanismus angewandt hat, wurde viel umfangreiche und geistreiche Arbeit auf dem Gebiete der beschreibenden Evolutionsforschung geleistet. Man hat aber den Eindruck, daß heutzutage und in nächster Zukunft diese beschreibende Arbeitsrichtung uns keine wesentlichen neuen Entdeckungen, oder ein tieferes Verständnis des Evolutionsmechanismus bringen wird; denn durch die Arbeit der großen Biologen des Endes des vorigen und Anfangs des jetzigen Jahrhunderts ist diese Arbeitsrichtung mehr oder weniger erschöpft. Tatsächlich, die Paläontologie kann uns in mehr oder weniger vollständiger Weise die Mannigfaltigkeit der morphologischen Haupttypen aufzeigen, die mehr oder weniger genau in Zeit und Raum angeordnet sind. Diese Methode ist von großer Bedeutung, da sie uns Dokumente über die geschichtlichen Haupttatsachen und Etappen der Evolution liefert; sie kann aber, ohne Zuhilfenahme

von Überlegungen, die auf anderen Tatsachen beruhen, unmöglich uns genaueres über den eigentlichen Mechanismus des Evolutionsvorganges aussagen. Für die Erklärung und Deutung paläontologischer Tatsachen bedienten sich deshalb die Evolutionisten der Feststellungen, die aus Gebieten der vergleichenden Morphologie, Embryologie und Biogeographie stammten. Als führende Gesichtspunkte bei der Zusammenstellung und Deutung der jeweils vorhandenen Evolutionstatsachen dienten das DARWINSche Prinzip der natürlichen Auslese und, bei Vertretern der sog. lamarckistischen Richtung, das ältere LAMARCKSche Prinzip der direkten Anpassung der Organismen an ihre Umgebung. DARWINS Prinzip der natürlichen Auslese ist dabei das bei weitem fruchtbarere und wirkungsreichere gewesen, da es in seiner allgemeinen Form nicht auf hypothetischen Annahmen, sondern auf einer der allgemeinsten, für alle Lebewesen charakteristischen Tatsachen beruht: dem Überschuß der Nachkommenproduktion, gemessen an der relativen Stabilität der Populationen bei allen Organismen. Die klassische Methode der Evolutionsforschung kann folgendermaßen definiert werden: sie besteht in der Prüfung, ob gewisse paläontologische, morphologische und biogeographische Tatsachen sich mehr oder weniger zwanglos in die Evolutionstheorien, die auf Grund eines oder beider allgemeiner Erklärungsprinzipien entwickelt werden, hineinfügen. Trotzdem in vielen Einzelfällen induktiv vom beschriebenen Material aus vorgegangen wird, muß die klassische Evolutionsmethode als vorwiegend deduktiv bezeichnet werden.

Die klassischen Evolutionsmethoden wurden in der Hauptsache beim Studium der, wie man sie bezeichnen könnte, „Makroevolution“ benutzt. Unter letzterer wird die Feststellung der Hauptzüge der Differenzierung und Adaptation innerhalb größerer Organismengruppen, längerer Zeitabschnitte und höherer systematischer Kategorien verstanden. Methodologisch wird die Erforschung der Makroevolution dadurch charakterisiert, daß es dabei unmöglich ist, nicht nur experimentell den Makroevolutionsvorgang zu analysieren, sondern ihn auch direkt zu beobachten; letzteres beruht auf der außerordentlich geringen Veränderungsrate pro Einheit unserer Zeitrechnung. Deshalb wird der Mechanismus der Makroevolution immer nur indirekten Erklärungen zugänglich bleiben. Diese können aber induktiv aus dem Studium der „Mikroevolution“ gewonnen werden. Als „Mikroevolution“ werden solche Vorgänge der Adaptation und Differenzierung bezeichnet, die von einer in Zeit und Raum sowohl der wissenschaftlichen Beobachtung, als auch dem Experiment zugänglichen Größenordnung sind; dabei beziehen sie sich nur auf kleinere Organismengruppen und niedere systematische Kategorien.

Auf die Mikroevolutionsvorgänge können fruchtbar die Erkenntnisse und Methoden der experimentellen Genetik angewandt werden. Das soll zu einer induktiven Analyse der tatsächlichen Mechanismen der Mikroevolutionsvorgänge führen. Auf diese Weise werden zwingende Erkenntnisse der zeitlich und räumlich beobachtbaren Adaptations- und Differenzierungsvorgänge gewonnen; es bleibt dann allerdings die Frage, inwiefern man die aus der Analyse der Mikroevolutionsvorgänge gewonnenen Erkenntnisse als Erklärungsprinzip für die Makroevolution benutzen darf. Diese Frage, über die man sich erst nach spezieller Überlegung

und Prüfung des Tatsachenmaterials einigen kann (und die meiner Meinung nach positiv entschieden werden muß), fällt aber aus dem engeren Rahmen des genetisch-evolutionistischen Arbeitsgebietes heraus. Sicher scheint mir auf jeden Fall, daß heutzutage auch die Erforschung der Makroevolution nur durch Gesichtspunkte, die aus der engeren genetisch-evolutionistischen Forschung sich ergeben, belebt werden könnte.

II. Das Evolutionsmaterial

Zu der Zeit, als DARWIN sein Prinzip der natürlichen Auslese aufgestellt hat, war sehr wenig über die Natur und Vererbung von Variationen der Organismen bekannt. Dieses hat zwar nicht die wunderbar klare und exakte Formulierung der DARWINschen Selektionstheorie beeinflußt, hat aber jegliche Möglichkeit einer exakten Analyse der Einzelheiten des Mechanismus der Adaptations- und Differenzierungsvorgänge verhindert. Es erscheint direkt sonderbar, wie wenig Aufmerksamkeit die Evolutionisten am Ende des vorigen und Anfang dieses Jahrhunderts der exakten Analyse der Variabilität und Vererbung geschenkt haben; diese fundamentalen Grundlagen des Evolutionsvorganges wurden lediglich in Form von unbegründeten Hypothesen diskutiert. Dabei hat schon DARWIN die Notwendigkeit genauerer Kenntnisse über den Mechanismus der Variabilität und Vererbung gefühlt und die Unzulänglichkeit der zu seiner Zeit allgemein verbreiteten Hypothese der „blending inheritance“ erkannt; aber auch er hat nur vollkommen fehlgeschlagene Versuche einer rein abstrakten Hypothesenbildung zur Erklärung der Vererbung unternommen. Vom Standpunkt einer optimalen historischen Entwicklung der Biologie aus gesehen ist vielleicht die Uninteressiertheit der Evolutionisten für das eigentliche Evolutionsmaterial insofern als glückliche Erscheinung zu betrachten, als dieses ihnen ermöglichte sich ganz oder vorwiegend der Beschreibung der großen Etappen der Makroevolution zu widmen. Andererseits hatte es aber zur Folge, daß unzählige, wissenschaftlich kurzlebige, zum größten Teil unbegründete und überflüssige Spekulationen über einzelne Mechanismen des Evolutionsvorganges und über die relative Bedeutung der großen Erklärungsprinzipien entstanden; sie wurden meist in methodologisch inadäquater Weise aufgestellt, förderten nicht die empirische Weiterarbeit und erschweren oft noch jetzt das Herausschälen wertvoller Beobachtungstatsachen aus einem Gemisch von Spekulationen. Bekanntlich dauerte auch nach der Wiederentdeckung der Mendelgesetze und der weitgehenden Klärung der Grundlagen der Variabilität der Organismen, eine gewisse Entfremdung zwischen den Mendelisten und den Evolutionisten an. Erst in letzter Zeit wird von beiden Seiten aus das Bedürfnis empfunden, die Ergebnisse der experimentellen Genetik für evolutionistische Studien und Fragestellungen zu verwenden.

1. Mutationen als Evolutionsmaterial

Die experimentelle Genetik hat in allgemeinen Zügen die Natur der Variabilität der Organismen geklärt. Es konnte experimentell gezeigt werden, daß Variationen grundsätzlich in zwei Gruppen eingeteilt werden können: in nicht

erbliche Modifikationen und erbliche Variationen. Die Grundlage der allermeisten erblichen Variationen bilden mendelnde Gene, die in den Chromosomen der Zellkerne linear angeordnet sind. Wir wissen, daß die allermeisten Erbsubstanzunterschiede im wesentlichen nach Mendelgesetzen spalten und sich rekombinieren; und daß mendelnde Erbinheiten ursprünglich durch Mutation entstehen. Wir können also behaupten, daß, mit gewissen später noch zu erwähnenden Ausnahmen und Einschränkungen, die gesamte erbliche Variabilität der Organismen auf mendelnde Mutationen zurückgeführt werden kann. Somit bilden die Mutationen und ihre Kombinationen sicherlich den wesentlichsten Teil des eigentlichen Evolutionsmaterials. Wir wollen deshalb in diesem Abschnitt die Frage prüfen, inwiefern die Eigenschaften und das Vorkommen von Mutationen den Anforderungen, die an das Evolutionsmaterial gestellt werden müssen, genügen. Dazu muß geprüft werden: welche Art von Merkmalsänderungen durch Mutationen entstehen können, ob Mutationen in freilebenden Populationen in genügender Zahl vorkommen, und ob den Mutationen und ihren Kombinationen genügende Unterschiede im Selektionswert zugeschrieben werden können.

a) Die Mutabilität

Als Mutationen bezeichnen wir plötzliche, sprunghafte Erbänderungen, die in ihrem weiteren Erbgang nach den generelleren Mendelregeln bei Kreuzungen spalten und sich rekombinieren können. Bei allen daraufhin untersuchten pflanzlichen und tierischen Objekten wurde das spontane, ohne Anwendung spezieller Auslösungsreize erfolgende Auftreten von Mutationen beobachtet; daraus kann geschlossen werden, daß das spontane Mutieren eine ganz allgemeine, allen Organismengruppen eigene Erscheinung ist. Über die Ursache des spontanen Mutierens der Organismen können zwar noch keine endgültigen Aussagen gemacht werden; die experimentelle Mutationsforschung ist aber schon auf dem Wege, diese Ursache zu klären (STUBBE 1937, TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1937).

Eingehende Beobachtungen an großem Material über den Mutationsprozeß bei verschiedenen Arten von Pflanzen und Tieren zeigten, daß durch Mutation sämtliche Formen von bei den betreffenden Arten möglichen Änderungen von morphologischen und physiologischen Merkmalen entstehen können. Auf der einen Seite stehen „große“ Mutationen, die oft sehr starke Abweichungen morphologischer und physiologischer Art von dem Ausgangstyp aufweisen; die also stark abnorme, oft teratologisch wirkende Merkmalsabweichungen, oder Merkmale, die den Wert von Merkmalsunterschieden bei höheren systematischen Kategorien haben könnten, hervorrufen. Von solchen „großen“ Mutationen gibt es alle Übergänge zu den „kleinen“ Mutationen, die kaum feststellbare Abweichungen der quantitativen Merkmale und Eigenschaften erzeugen. Man hat den wohlbegründeten Eindruck, daß durch Mutationen und deren Kombinationen die gesamte, bei den betreffenden Arten denkbare erbliche Variabilität zustande gebracht wird.

Die experimentell-genetische und zytogenetische Forschung hat gezeigt, daß die plötzlichen Erbänderungen bezüglich des sich mutativ ändernden Substrates in verschiedene Mutationstypen eingeteilt werden können. Die verschiedenen

Mutationen können in drei Haupttypen eingeteilt werden: Gen- oder Punktmutationen, bei denen lediglich ein Gen geändert wird; Chromosomenmutationen, bei denen die Morphologie eines oder mehrerer Einzelchromosome durch Brüche und „falsche“ Rekombinationen der Bruchstücke sich ändert; und schließlich Genommutationen, bei denen weder einzelne Gene noch Chromosomen an sich geändert werden, sondern nur die Zahl einzelner oder aller Chromosomen verändert wird. Auf Fig. 1 sind diese verschiedenen Mutationstypen schematisch dargestellt. Bei Pflanzen kennt man außerdem Mutationen der im Zytoplasma sich befindenden chlorophyllbildenden Strukturen, die sog. Plastidenmutationen. Andere Formen von Mutationen wurden zunächst nicht gefunden. Man kennt zwar aus einigen Kreuzungen bei Pflanzen, daß verschiedene Sippen weitgehend konstante plasmatische Unterschiede aufweisen können; von plötzlichen mutativen Änderungen solcher Plasmonunterschiede, und über die Entstehungsweise der plasmatischen Unterschiede, ist aber zunächst nichts bekannt. In manchen Fällen können Chromosomenmutationen die Wirkungsweise der an

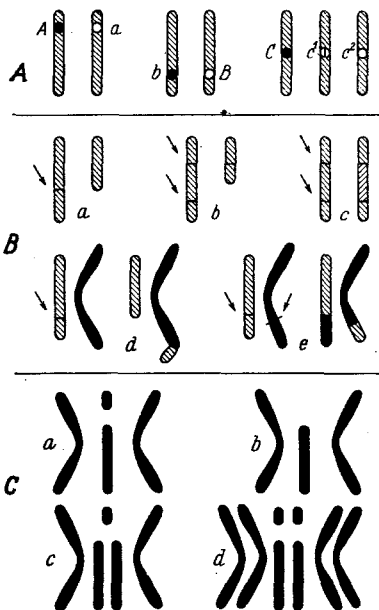


Fig. 1.

Verschiedene Mutationstypen. A. Genmutationen: rezessive Mutation $A \rightarrow a$, dominante Mutation $b \rightarrow B$ und multiple Allelreihe $C - c^1 - c^2$.

B. Chromosomenmutationen: *a* einfacher Chromosomenbruch, *b* Deletion, *c* Inversion, *d* einfache Translokation; *e* reziproke Translokation.

C. Genommutationen: *a* normaler haploider Chromosomensatz, *b* und *c* Heteroploidien, *d* Polyploidie.

den Bruchpunkten liegenden Gene beeinflussen, was als Positions- oder Lageeffekt der Gene bezeichnet wird. Wir können somit behaupten, daß die gesamte uns bekannte erbliche Variabilität der Organismen auf Mutationen im Genom, einschließlich des Positionseffektes der Gene, beruht; bei Pflanzen kommen Plastidenmutationen als Änderungen besonderer, konstanter, im Zytoplasma sich befindender Strukturen hinzu.

Bei besonders eingehend untersuchten Objekten konnte festgestellt werden, daß die verschiedenen einzelnen Mutationsschritte unter konstanten Bedingungen bestimmte Mutationsraten aufweisen. Wahrscheinlich gibt es gewisse Unterschiede in den totalen Mutationsraten bei verschiedenen Organismen und in verschiedenen Entwicklungsstadien und Geweben derselben Organismenart. Die absoluten Werte der spontanen Mutationsraten sind aber gering, liegen für einzelne Mutationsschritte in der Größenordnung von 0,001 bis 0,00001 %, und für die totale Mutationsrate in der Größenordnung von 1 bis 10 % pro Generation. Milieu-

schwankungen, denen die Organismen normalerweise ausgesetzt werden, haben keinen, oder einen nur sehr geringen Einfluß auf die Mutationsraten. Die Erbmasse der Organismen scheint also weitgehend umweltstabil zu sein.

b) Mutationen in freilebenden Populationen

Im vorhergehenden Abschnitt haben wir gesehen, daß durch Mutationen die gesamte uns bekannte erbliche Variabilität der Organismen erklärt werden kann. In diesem Sinne erfüllen sie die erste Forderung, die an das Evolutionsmaterial gestellt werden muß. Es wurde aber oft, gerade von Seiten mancher Evolutionisten behauptet, daß das, was von den Genetikern an ihren Labor-kulturen und Zuchtstämmen an Mutationen beobachtet wird — Laboratoriumskunstprodukte darstellt; daß in den freilebenden Populationen man zwar eine gewisse erbliche Variabilität erkennt, nicht aber das Vorkommen von solchen Mutationen, die von Genetikern beschrieben werden. Die einzelnen Populationen

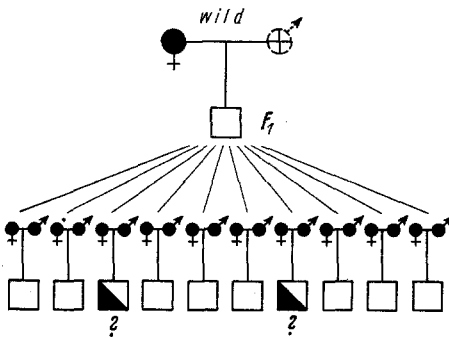


Fig. 2.

Kreuzungsmethode zur Analyse der Heterozygotie von Individuen aus freilebenden Populationen. Aus F_1 werden mehrere Einzelpärchen angesetzt und in F_2 wird geprüft, ob einige dieser Pärchen rezessive Mutationen herausspalten.

von Pflanzen und Tieren sind auch tatsächlich meistens phänotypisch recht einheitlich. Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen und unter den Individuen innerhalb einer Population betreffen meistens quantitativ-fluktuierende Merkmale. Man könnte deswegen zumindestens den Schluß ziehen, daß, wenn diese natürlichen Erbunterschiede letzten Endes auch auf kleine Mutationen zurückgeführt werden könnten, man doch in freilebenden Populationen nicht den Mutationsprozeß wie in den Laboratoriumskulturen kennt. Diese Frage kann in einfacher Weise experimentell geprüft werden.

Auf Fig. 2 ist das Schema der Prüfungsmethode zur Feststellung einer eventuellen Heterozygotie freilebender Individuen für Mutationen dargestellt. Falls nach dieser Methode in einer oder mehreren F_2 -Pärchenkreuzungen das Herausspalten eines mutanten Merkmals beobachtet wird, so muß angenommen werden, daß das entsprechende wilde P-Individuum heterozygot für die betreffende Mutation gewesen ist. Bei einer großen Zahl von Pflanzen und Tieren wurde auf diese Weise das gelegentliche Herausspalten verschiedenster Mutationen in der Nachkommenschaft wilder Individuen beobachtet. An verschiedenen *Drosophila*-Arten wurden ausgedehnte Versuche durchgeführt, die zum Ziel hatten, auch quantitativ die Heterozygotie freilebender Populationen für verschiedene

Mutationen festzustellen, und zu prüfen, ob die in den wilden Populationen enthaltenen Mutationen im großen und ganzen den Labormutationen entsprechen. Auf Fig. 3 ist das Ergebnis solcher Versuche an *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster* dargestellt. Diese Versuche zeigten, daß wilde Populationen eine ganze Reihe von zum Teil „großen“ Mutationen enthalten, von denen der größte Teil schon aus den genetischen Laboratoriumsversuchen bei den entsprechenden Arten bekannt ist. Es zeigte sich, daß einige Mutationen in erstaunlich hohen Konzentrationen in den Populationen enthalten sind. Es konnte weiter festgestellt werden, daß verschiedene Populationen beträchtliche Unterschiede

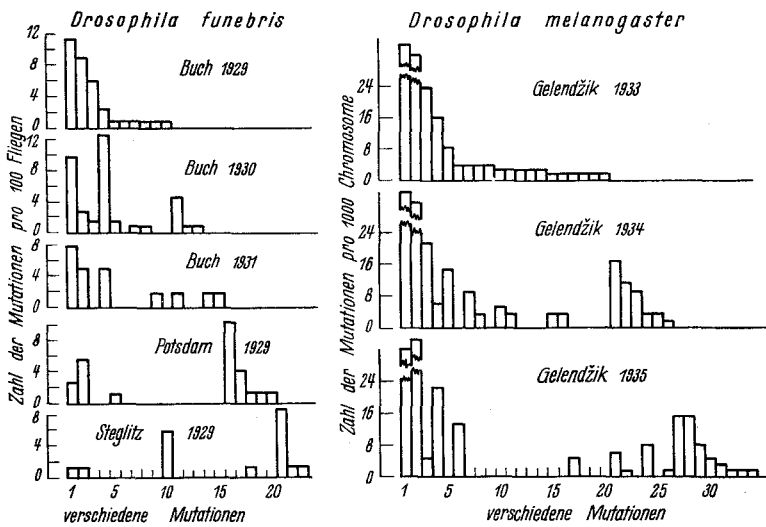


Fig. 3. Der Gehalt an Genmutationen in freilebenden Populationen von *Drosophila funebris* (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY) und *Drosophila melanogaster* (DUBININ und Mitarbeiter). Auf den Abszissen sind mit 1—23 für *Drosophila funebris* und mit 1—34 für *Drosophila melanogaster* verschiedene Mutationen bezeichnet; die Ordinaten stellen die Häufigkeiten der betreffenden Mutationen in den verschiedenen Populationen bzw. verschiedenen Jahren dar. Verschiedene Populationen zeigen auffallende Unterschiede in den in ihnen enthaltenen Mutationen; in derselben Population bleiben die häufigsten Mutationen über mehrere Jahre (also viele Generationen) erhalten, andere Mutationen schwanken dagegen beträchtlich von Jahr zu Jahr.

in der Zusammensetzung der Mutationen aufweisen, und daß innerhalb derselben Populationen die besonders häufig vertretenen Mutationen sich über mehrere Jahre, also bei *Drosophila* viele Generationen, erhalten, dagegen die Zusammensetzung der selten vertretenen Mutationen von Jahr zu Jahr schwankt. Diese Ergebnisse sind durchaus nicht als Zufallsbefunde an einzelnen wenigen Populationen zu bewerten, da grundsätzlich die gleichen Befunde an allen diesbezüglich untersuchten Populationen bei verschiedenen *Drosophila*-Arten bestätigt werden konnten. Nach den ersten Versuchen an *Drosophila melanogaster* (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1927, TSCHEPVERIKOV 1928), konnten ähnliche Befunde an anderen Populationen derselben Art (DUBININ und Mitarbeiter 1934, 1936, 1937, GORDON

1935, TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, unveröff.), an verschiedenen Populationen von *Drosophila funebris* (ROMASCHOFF, TIMOFÉEFF-RESSOVSKY), *Drosophila obscura* (GERSHENSON 1934), *Drosophila subobscura* (GORDON 1936), *Drosophila pseudoobscura* (DOBZHANSKY and QUEAL 1938), *Drosophila phalerata*, *Drosophila transversa* und *Drosophila vibrissina* (BALKASHINA und ROMASCHOFF 1935) gemacht werden. Bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila pseudoobscura* wurden neben großen Mutationen auch Kleinmutationen mit Hilfe spezieller Kreuzungsanordnungen in gleicher Weise untersucht. Bei denselben Arten wurde auch das Vorkommen von Chromosomenmutationen, fast ausschließlich Inversionen, in freilebenden Populationen untersucht. Auf Fig. 4 ist das Ergebnis solcher Unter-

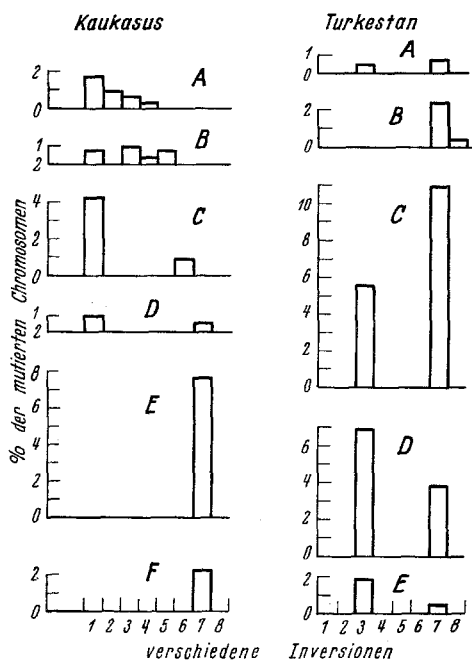


Fig. 4.

Der Gehalt an Chromosomenmutationen (Inversionen) in verschiedenen Populationen von *Drosophila melanogaster* aus dem Kaukasus und Turkestan. Auf der Abszisse sind mit 1—8 verschiedene Inversionen bezeichnet, und die Ordinaten stellen ihre Häufigkeiten in den einzelnen Populationen dar. Kaukasus: A—Kutais, B—Gori, C—Batum, D—Baku, E—Gelendžik, F—Derbent; Turkestan: A—Osch, B—Samarkand, C—Buchara, D—Stalinabad, E—Leninabad. (Nach DUBININ und Mitarbeiter 1937.)

suchungen an verschiedenen Populationen von *Drosophila melanogaster* dargestellt. Die Untersuchungen von Inversionen in freilebenden Populationen haben nicht nur ein Interesse im Sinne der Feststellung, daß auch Chromosomenmutationen in zum Teil hohen Konzentrationen in sämtlichen freilebenden Populationen vorkommen, sondern gestatten auch Schlüsse über die historischen und phyletischen Beziehungen verschiedener Populationen zueinander zu ziehen. Denn Inversionen, die durch mindestens zwei Brüche entstehen, können nur äußerst selten in wirklich identischer Form wiederholt neu auftreten; deshalb muß angenommen werden, daß verschiedene Populationen, die gleiche Inversionen in höheren Konzentrationen enthalten, auch unmittelbar historisch zusammenhängen. Außer einfachen Inversionen werden auch komplizierte Inversionen gefunden, bei denen also in einem invertierten Chromosom eine weitere Inversion entsteht; es kann auch ein Chromosom drei, und vielleicht auch mehr aufeinander-

folgende Inversionen aufweisen. Es ist klar, daß durch (allerdings mühselige) Analyse der einfach, doppelt, dreifach usw. invertierten Chromosome man die Reihenfolge der Inversionen, und aus der geographischen Verbreitung der einfach und mehrfach invertierten Chromosome in verschiedenen Populationen — die phyletischen Beziehungen dieser Populationen in strenger und exakter Form feststellen kann (DOBZHANSKY 1937, STURTEVANT und DOBZHANSKY 1936).

Die systematischen und ausgedehnten Versuche an verschiedenen *Drosophila*-Arten haben somit gezeigt, daß verschiedenste, aus dem Mutationsprozeß in den Laboratoriumsversuchen bekannte Formen und Typen von Gen- und Chromosomenmutationen in freilebenden Populationen in zum Teil recht hohen Konzentrationen enthalten sind. Stichprobenartige Einzelbefunde an verschiedensten anderen Tieren und Pflanzen gestatten, die an *Drosophila* gemachten Feststellungen als für alle Lebewesen im Prinzip geltend zu betrachten. Somit erfüllen die Mutationen eine zweite Forderung, die an das Evolutionsmaterial gestellt werden muß: sie sind in genügenden Mengen in den freilebenden Populationen vorhanden.

c) Relative Vitalität von Mutationen

Es muß jetzt noch die Frage geprüft werden, ob Mutationen solche Unterschiede in dem biologischen Wert der Mutanten und Kombinanten aufweisen, die das Evolutionsmaterial besitzen muß, um durch Selektionsvorgänge die mannigfaltigen Erscheinungen der Adaptation und Differenzierung ergeben zu können.

Es wurde vorher erwähnt, daß durch Mutationen alle möglichen Änderungen von Merkmalen und Eigenschaften der Organismen entstehen können. Daraus geht schon hervor, daß Mutationen auch wesentliche Unterschiede in dem biologischen Wert der sie enthaltenden Organismen erzeugen müssen. Es ist allerdings bekannt, daß der größte Teil der neu auftretenden Mutationen Vitalitäts-herabsetzungen (zum Teil sehr beträchtliche, bis zur Letalität in homozygotem Zustande) hervorrufen. An sich ist diese Feststellung durchaus nicht überraschend, denn man muß annehmen, daß durch natürliche Auslese die „besten“ Allele und Allelkombinationen dauernd in den „normalen“ Typ der betreffenden Sippen aufgenommen werden; die jeweils neu auftretenden Mutationen müssen somit zum größten Teil eher „schlechter“ als „besser“ als der durch natürliche Auslese dauernd in harmonischer Beziehung zur Umwelt gehaltene Ausgangstyp sein. Auf den ersten Blick kann angenommen werden, daß dadurch die Mutationen als Evolutionsmaterial gar nicht in Frage kommen. Dieser Schluß ist aber falsch, denn diese Feststellung bezieht sich nicht auf alle Mutationen, und vorwiegend auf die Homozygoten. Es wird dadurch lediglich ein großer Teil der Mutationen jeweils unter die Wirkung der negativen Auslese gestellt, und dadurch sozusagen die als Evolutionsmaterial verwendbare Mutationsrate verkleinert.

Um etwas näher die Beeinflussung der Vitalität der Organismen durch Mutationen zu untersuchen, können spezielle Versuche über die Vitalität von Mutationen und Mutationskombinationen unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt werden. Dabei muß man sich irgendeines Vitalitätscharakteristi-

kums bedienen, da der summarische Gesamtvitalitätswert eines Organismus schwer zu erfassen und sogar zu definieren ist. Es kann z. B. die relative Vitalität von Mutationen und Mutationskombinationen im Vergleich zu der des normalen Ausgangstyps untersucht werden, indem man Überlebens- oder (wie z. B. bei Insekten) Schlüpfungsraten mutanter und normaler Individuen unter bestimmten Milieubedingungen und bei bestimmtem Selektionsdruck (z. B. in konstant überfüllten Kulturen) feststellt. Auf Fig. 5 sind schematisch einfache Methoden zur Feststellung der relativen Vitalität verschiedener Genotypen bei *Drosophila* dargestellt.

Mit Hilfe solcher Methoden wurden bei *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster* eine Reihe von Mutationen und Mutationskombinationen in bezug

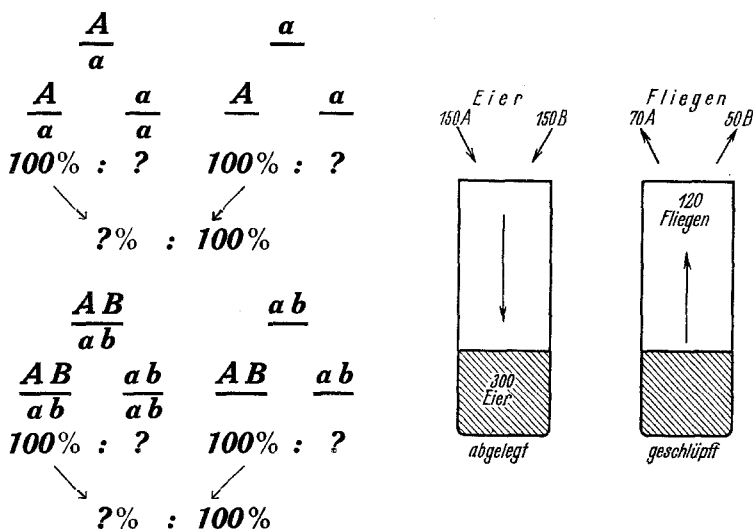
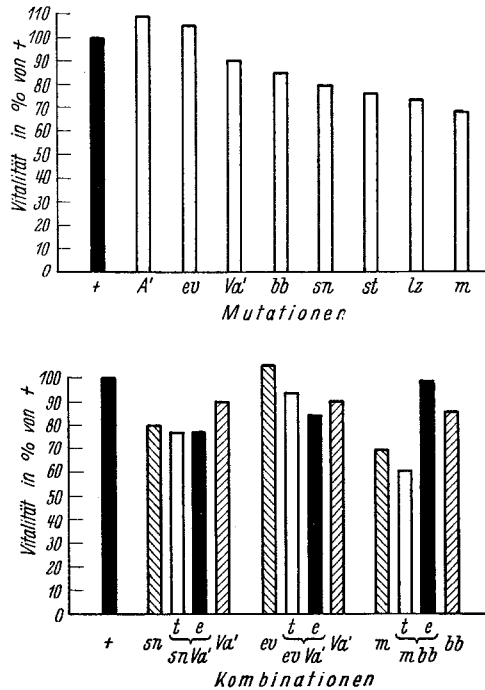


Fig. 5. Methoden der Feststellung der relativen Vitalität genetisch-verschiedener Gruppen von *Drosophila*. Links — durch Untersuchung der Abweichung vom erwarteten 1:1-Spaltungsverhältnis in überfüllten Kulturen; rechts — durch Feststellung der Schlüpfungsraten von zwei Fliegengruppen, von denen gleiche, aber für die betreffenden Gläser zu große Zahlen von Eiern pro Kulturgläschen angesetzt wurden.

auf ihre relative Vitalität untersucht (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934). Einige Ergebnisse dieser Untersuchungen sind graphisch auf den Fig. 6 und 7 dargestellt. Die wesentlichsten dieser Ergebnisse sind folgende. Verschiedene Mutationen zeigen verschiedene Vitalitätswerte unter bestimmten konstanten Bedingungen der Überfüllung und des äußeren Milieus; meistens zeigen sie eine Herabsetzung, manchmal aber auch eine Erhöhung der Vitalität im Vergleich zur normalen Ausgangsform (Fig. 6 oben). Untersucht man die Vitalitätswerte von Mutationskombinationen, so zeigt es sich, daß die Mutationen durchaus nicht immer rein additive Wirkungen auf die Vitalität in Kombinationen ausüben. Das kommt zwar vor, wie auf dem linken Schema (sn Va) der unteren Reihe der Fig. 6 angegeben ist; in anderen Fällen kann aber die Kombination eine im Vergleich

zur additiven Wirkung zu niedrige (wie bei *ev Va* der Fig. 6) oder zu hohe (wie bei *m bb* der Fig. 6) Vitalität ergeben. Daraus geht hervor, daß in Kombinationen die Mutationen in bezug auf Vitalität sich gegenseitig spezifisch beeinflussen können. Da in einigen Fällen ein deutlicher Einfluß der positiven und negativen künstlichen Auslese auf die relative Vitalität einer bestimmten Mutation festgestellt werden konnte, so kann behauptet werden, daß ganz allgemein die relative Vitalität einer Mutation zum Teil von der genotypischen Kombination, in der sie sich befindet, abhängig ist. Ähnliche Verhältnisse wurden auch bei der Mehlmotte *Ephesia* beobachtet (KÜHN 1934). Die relative Vitalität von Mutationen und

Fig. 6.
Graphische Darstellung der relativen Vitalität (Schlüpfungsrate bei 25° C und mittlerer Übervölkerung der Kulturen, ausgedrückt in Prozent der des normalen Typs) von 8 verschiedenen Mutationen (oben) und drei verschiedenen Kombinationen von je 2 dieser Mutationen (unten) bei *Drosophila funebris*. Die Mutationen *A* und *Va* — heterozygot, alle anderen homozygot. Für die Kombinationen wurde neben dem empirischen Wert (*e*, schwarz) auch der theoretische Vitalitätswert angegeben (*t*, weiß), der auf Grund der Annahme einer rein additiven Kombinationswirkung berechnet wurde.



Kombinationen ändert sich auch wesentlich mit Änderungen der Milieubedingungen. Eine Mutation kann z. B. die höchste relative Vitalität bei mittleren Temperaturen und eine Herabsetzung der relativen Vitalität bei tiefen und hohen Temperaturen aufweisen (wie z. B. *ev* auf Fig. 7 oben links); andere Mutationen können mit Erhöhung der Temperatur eine Herabsetzung (wie z. B. *m* auf Fig. 7 oben in der Mitte), oder Erhöhung der Vitalität (wie z. B. *bb* auf Fig. 7 oben rechts) zeigen. Ähnliches ergibt sich nicht nur für Temperatur, sondern auch für Bevölkerungsdichte, Futtermittelverhältnisse und sonstige Außenbedingungen. Schließlich kann, ebenso wie der morphologische Effekt, der Vitalitätswert der Mutationen dominant, intermediär oder rezessiv sein, wobei der Vitalitätseffekt in bezug auf die Dominanzverhältnisse durchaus nicht immer mit dem morphologischen Effekt parallel zu gehen braucht (wie es z. B. die beiden rezessiven Mutationen *bb* und *st* auf Fig. 7 unten zeigen). In einigen Fällen wurden Mutationen gefunden,

die in homozygotem Zustande eine merkliche Herabsetzung der relativen Vitalität zeigten, die aber in heterozygotem Zustande eine höhere Vitalität als der normale Ausgangstyp hatten (wie z. B. die Mutationen A auf Fig. 7 unten links).

Es ergibt sich somit, daß Mutationen und Mutationskombinationen in sehr mannigfaltiger und plastischer Weise die Vitalität des Organismus beeinflussen können.

Die oben beschriebenen Versuche wurden an „großen“ Mutationen durchgeführt. Man könnte deshalb den Einwand machen, daß diese Befunde zwar

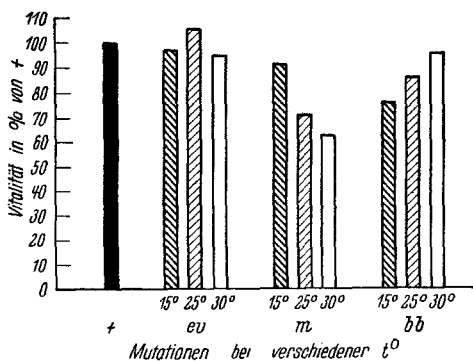
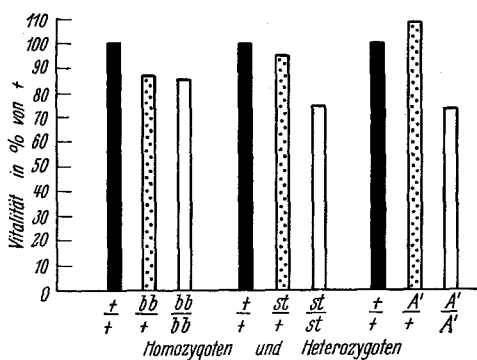


Fig. 7.

Graphische Darstellung der relativen Vitalität von 3 Mutationen unter verschiedenen Temperaturen (oben: Schlüpfungs-raten bei 15°, 25° und 30° C und konstanter mittlerer Übervölkerung der Kulturen, ausgedrückt in Prozent der des normalen Typs) und von 3 Mutationen in heterozygotem und homozygotem Zustand (unten: Schlüpfungs-raten bei 25° C und mittlerer Übervölkerung der Kulturen, ausgedrückt in Prozent der des normalen Typs) bei *Drosophila funebris*.

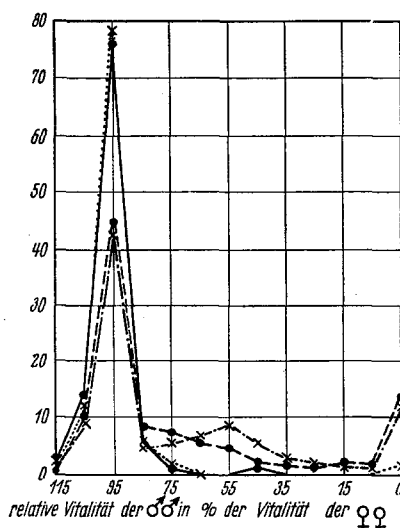


Modellversuche darstellen, aber wenig Bedeutung für das eigentliche Evolutionsmaterial, daß sich vorwiegend aus „kleinen“ Mutationen rekrutiert, haben. An *Drosophila* ist es aber gelungen zu zeigen, daß gerade kleine Vitalitätsmutationen eine der häufigsten Mutationsgruppen darstellen (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1935). Falls man Männchen aus einer sorgfältig ingezüchteten Kultur mit bekanntem und konstantem Zahlenverhältnis der Geschlechter bestrahlt, so müssen die in dem X-Chromosom der bestrahlten Spermien entstehenden rezessiven Mutationen sich in entsprechenden F₂-Kulturen bei den Enkeln manifestieren; falls darunter Mutationen entstehen, die die Vitalität herabsetzen oder erhöhen, so muß sich das in der Abweichung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter in den entsprechenden F₂-Kulturen äußern. Auf Fig. 8 ist das Ergebnis eines solchen

Versuches graphisch dargestellt; im Vergleich zu den Kontrollkreuzungen ist eine Gruppe von Kulturen mit abweichenden Zahlenverhältnissen der Geschlechter entstanden. Durch weitere Kreuzungsanalysen kann geprüft werden, ob diese Abweichungen tatsächlich auf Mutationen im X-Chromosom beruhen; solche Prüfungen wurden durchgeführt und sind positiv ausgefallen. Es wurde also festgestellt, daß viele Mutationen entstehen, die vorwiegend eine gewisse Herabsetzung, manchmal aber auch eine Erhöhung der relativen Vitalität des Organismus bedingen. An einigen dieser Mutationen wurden weitere Versuche unter verschiedenen Temperaturen und verschiedenen Bevölkerungsbedingungen durchgeführt, die gezeigt haben, daß diese kleinen Vitalitätsmutationen ebenso wie die großen Mutationen sich unter verschiedenen Milieubedingungen in bezug auf ihre relative Vitalität sehr verschieden verhalten können. Bei einigen der kleinen

Fig. 8.

„Kleine“ Vitalitätsmutationen, ausgelöst durch Röntgenbestrahlung im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster*. P-♂♂ wurden bestrahlt, und in den F₂-Kulturen wurde das Zahlenverhältnis der Geschlechter festgestellt. Gegenüber den Kontrollkreuzungen (ausgezogen und punktiert) ergab die F₂ von röntgenbestrahlten ♂♂ (unterbrochen und punktiert-unterbrochen), neben einer Gruppe von Kulturen mit neu entstandenen letalen und subletalen Faktoren (Vitalität der ♂♂ von 0 bis 15 %), eine noch größere Gruppe von Kulturen mit weniger stark herabgesetzter Vitalität (Vitalität der ♂♂ von 25—85 %). Die Rate der Kulturen mit erhöhter Männchen-Vitalität (115 %) ist auch etwas angestiegen.



Vitalitätsmutationen konnte biometrisch eine geringe Beeinflussung quantitativer morphologischer Merkmale nachgewiesen werden. Diese Versuche haben also gezeigt, daß kleine Mutationen relativ häufig auftreten und grundsätzlich sich ebenso wie die wohlbekannt großen Mutationen verhalten. Im wesentlichen gleiche Ergebnisse über die Häufigkeit von kleinen Vitalitätsmutationen wurden unabhängig von den oben dargestellten Versuchen von KERKIS gewonnen (1938). Bei *Drosophila pseudoobscura* wurde auch in freilebenden Populationen starke Heterozygotie für solche kleinen Vitalitätsmutationen festgestellt (DOBZHANSKY und QUEAL 1938).

Die Ergebnisse sämtlicher durchgeführter Versuche über die relative Vitalität von Mutationen und Mutationskombinationen zeigen, daß die Vitalität, also der „biologische Wert“, der Organismen in mannigfaltigster Weise durch Mutationen beeinflusst werden kann. Als wesentlichste Ergebnisse können folgende bezeichnet werden. Erstens ist die relative Vitalität verschiedener Mutationen im Verhältnis zu Milieuänderungen verschieden: d. h. daß verschiedene

Mutationen mit Änderung eines Milieufaktors in verschiedenem Sinne ihre relative Vitalität ändern können. Dabei kann das Optimum durch die betreffende Mutation verändert oder nicht verändert werden. Im ersten Falle, wenn also zwei Allele das gleiche Optimum, aber verschiedene Resistenz gegenüber extremen Bedingungen zeigen, kann man von Beeinflussung der „Resistenzerscheinungen“ durch Mutation sprechen; wird dagegen durch Mutation das Optimum verschoben, so kann das als „Anpassungserscheinung“ bezeichnet werden. Schematisch sind diese verschiedenen Möglichkeiten der Vitalitätsänderung durch Mutationen auf Fig. 9 dargestellt. Die zweite wichtige Erkenntnis, die aus den Versuchen über relative Vitalität von Mutationen hervorging, ist die, daß die relative Vitalität einer bestimmten Mutation durch Kombination mit anderen

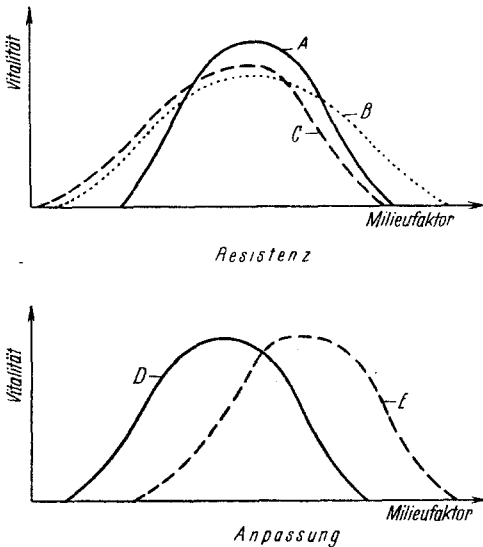


Fig. 9.

Graphische Darstellung verschiedener Möglichkeiten der Vitalitätsänderungen durch Mutationen. Oben — das Optimum gegenüber einem bestimmten Milieufaktor, z. B. Temperatur, wird nicht geändert, lediglich die Resistenz gegen extreme Bedingungen ist verändert („Resistenzerscheinungen“); unten — das Optimum wird verschoben („Anpassungserscheinungen“).

bestimmten Mutationen wesentlich geändert werden kann. Mit anderen Worten kann für jede Mutation von einem mehr oder minder günstigen „genotypischen Milieu“ gesprochen werden. Oder noch anders ausgedrückt: eine Mutation, die in einem Biotyp eine Herabsetzung der relativen Vitalität erzeugt, kann in einem anderen Biotyp sich wesentlich günstiger auswirken.

d) Verschiedene Mutationsformen und Positionseffekte als Evolutionsmaterial

Aus den vorhergehenden Abschnitten haben wir gesehen, daß Gen-, Chromosomen- und Genommutationen, sowie die bei Chromosomenmutationen auftretenden Positionseffekte der Gene die Grundlage der gesamten uns bekannten erblichen Variabilität bilden, indem sie einzeln und in Kombinationen sämtliche uns bekannten intraspezifischen Merkmalsänderungen ergeben können; bei Pflanzen gesellen sich noch Plastidenmutationen dazu. Wir sahen ferner, daß die von den Genetikern analysierten Mutationen, zum Teil in recht hohen Konzen-

trationen, in sämtlichen freilebenden Populationen vorkommen. Schließlich haben Versuche über relative Vitalität von Mutationen und Mutationskombinationen gezeigt, daß durch Mutationen die Vitalität des Organismus in sehr mannigfaltiger und plastischer Weise beeinflußt wird; und daß, wenigstens bei den daraufhin untersuchten Arten, kleine vitalitätsbeeinflussende Mutationen besonders häufig vorkommen. Somit erfüllen die der experimentellen Genetik bekannten Mutationsformen alle Forderungen, die man an das Evolutionsmaterial stellen muß. Die spontanen Mutationsraten sind allerdings sehr gering; da außerdem, wie es sich bei allen daraufhin ausreichend untersuchten Pflanzen- und Tierarten herausgestellt hat, ein mehr oder weniger großer Teil der neuauftretenden Mutationen eine starke Herabsetzung der Vitalität der sie enthaltenden Organismen erzeugt, wird der als Evolutionsmaterial in Frage kommende Teil der Mutationsraten noch wesentlich herabgesetzt. Die Mutabilität wird quantitativ und qualitativ von den in der Umwelt der Pflanzen und Tiere normalerweise vorkommenden Milieuschwankungen gar nicht, oder in nur sehr geringem Maße beeinflußt. Die Feststellungen bezüglich der geringen Höhe und der Konstanz der Mutationsraten werden weiter bei der relativen Bewertung der Evolutionsfaktoren von Bedeutung sein.

2. Sippenbildung durch Mutationen

Im vorhergehenden Kapitel wurde gezeigt, daß die Mutationen allen Anforderungen, die man an das Evolutionsmaterial stellen muß, genügen. Wurden sie auch tatsächlich als Material im historischen Evolutionsvorgang, d. h. in Adaptations- und Differenzierungsprozessen, benutzt, so müssen sie als Elementarbestandteile systematisch reeller Sippen wiedergefunden werden. In den folgenden Abschnitten wollen wir diese Frage prüfen. Vorher muß man aber die „systematisch reelle Sippe“ abgrenzen.

Wir wissen, daß, abgesehen von Klonen und reinen Linien, es kaum erbgleiche Individuen innerhalb einer Art gibt. Deswegen kann man den Genotypus noch nicht als reelle systematische Kategorie bezeichnen, denn man hätte, da verschiedene Genotypen erbliche Unterschiede aufweisen, dann praktisch fast ebenso viele Sippen wie Individuen. Auch Gruppen von Individuen, die durch ein oder mehrere gemeinsame Erbmerkmale charakterisiert sind, können nicht ohne weiteres als eine systematisch reelle Sippe betrachtet werden. Letztere muß als Grundeigenschaft neben der Erblichkeit der sie charakterisierenden Merkmale noch eine historisch-taxonomische Realität aufweisen, indem sie als gewissermaßen selbständige und geschlossene Einheit im Evolutionsprozeß auftritt. Unter diesen Bedingungen ist es wohl am einfachsten als „systematisch reelle Sippe“ eine Gruppe von Individuen, die durch ein oder mehrere gemeinsame Erbmerkmale charakterisiert sind und ein Areal besetzt haben, zu bezeichnen. Dabei soll das Areal nicht unbedingt als geographisch geschlossenes und abgegrenztes Territorium, sondern eventuell auch als „ökologisches“ Areal verstanden werden; innerhalb des gleichen geographischen Territoriums können also zwei oder mehrere ökologische Areale nebeneinander vorhanden sein. Die taxonomische Bewertung der so definierten systematisch reellen Sippen muß selbst-

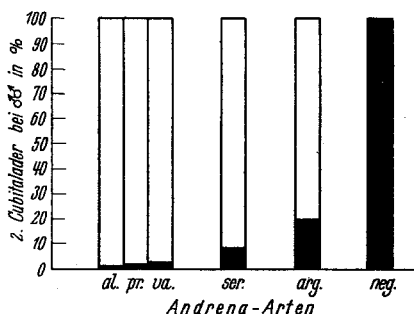
verständlich der Zweckmäßigkeit des jeweiligen Standes der Systematik der entsprechenden größeren Organismengruppen entsprechen; und da, wie wir sehen werden, in der Natur man systematisch reelle Sippen sowohl in statu nascendi als auch wahrscheinlich im Verschwinden beobachten kann, so muß die Aufnahme solcher Gruppen in das System, der Erfahrung und dem „Formengefühl“ des Systematikers überlassen werden.

In klarer Form können an Hand der vorher gegebenen Abgrenzung die untersten intraspezifischen systematischen Kategorien erkannt werden. Es ist zur Genüge bekannt, daß man nur mit Schwierigkeiten und geringem Grade an Exaktheit phyletisch-reele höhere systematische Kategorien abgrenzen kann. Diese Schwierigkeit betrifft schon die Definition und Abgrenzung der Arteinheiten. Darauf wollen wir jetzt nicht im einzelnen eingehen und nur bemerken, daß allem Anschein nach es wohl kaum eine für alle Lebewesen gültige, einfache und präzise Artdefinition geben kann. Am vorsichtigsten könnte man vielleicht als Arten solche Gruppen von morphologisch und physiologisch ähnlichen (obwohl auch zu verschiedenen untersten systematischen Kategorien gehörenden) Individuen bezeichnen, die praktisch eine vollständige biologische Isolation von anderen solchen Individuengruppen erreicht haben. Als biologische Isolation wird dabei eine Vermischungsunmöglichkeit in der freien Natur verstanden; sie ist letzten Endes immer genetisch bedingt und beruht entweder direkt auf genisch-chromosomaler Verhinderung der Kreuzbarkeit bzw. Erzeugung fertiler Bastarde (genetische Isolation sensu strictu), oder auf ebenfalls genetisch bedingten verschiedenen Formen der physiologisch-sexuellen Inkongruenz und ökologischen Divergenz der betreffenden verschiedenen Sippen. Die Schwierigkeiten einer allgemeinen und einfachen Artdefinition ersieht man daraus, daß auf der einen Seite morphologisch kaum unterscheidbare Formen bekannt sind, die aber absolute biologische Isolation von den nächstähnlichen aufweisen, ein bestimmtes, sich mit dem der nächstverwandten Form zum großen Teil überschneidendes Areal besitzen, und somit als „gute“ Arten bezeichnet werden müssen (z. B. *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans*, *Drosophila miranda* und *Drosophila pseudoobscura*); auf der anderen Seite gibt es morphologisch und biogeographisch gut definierbare Arten, die unter Laboratoriumsbedingungen fertile Bastarde ergeben können. In dem ersten Fall entscheidet das rein genetische Intersterilitätskriterium, im zweiten — muß die Abgrenzung auf Grund morphologischer und biogeographischer Kriterien, unter Heranziehung der Tatsache der praktisch nicht vorkommenden Mischung, entscheiden. Es ist klar, daß weitere und dabei grundsätzliche Schwierigkeiten bei Formen ohne geschlechtliche Fortpflanzung und auch bei Selbstbestäubern auftreten.

Eine zweite Frage muß hier noch geprüft werden. Wie im vorigen Kapitel schon flüchtig erwähnt wurde, wird von manchen Systematikern und Biologen der Standpunkt vertreten, daß es einen grundsätzlichen Unterschied zwischen der individuellen und der geographischen Variabilität innerhalb der Art gibt. Diese Meinung beruht wohl auf vielen Beobachtungstatsachen, die zeigen, daß unter Mutationen und seltenen Aberrationen man oft Merkmale trifft, die nicht

zu den Unterschieden der geographischen und ökologischen Rassen gehören. Diese Beobachtungstatsachen sind richtig, die daraus gezogenen Schlüsse aber grundsätzlich falsch. Die Masse der Individualvariationen unterscheidet sich im wesentlichen in denselben Merkmalen wie die systematisch reellen Sippen; daß unter Mutationen, und damit auch bei Individualvarianten neben diesen auch andere Merkmale vorkommen, die vom Prozeß der Sippenbildung nicht erfaßt wurden, ist selbstverständlich. Die Mutationen, und dadurch die Individualvarianten, bilden zwar das Evolutionsmaterial; von diesem wird aber nur ein kleiner Teil vom Evolutionsvorgang zur jeweiligen Sippenbildung praktisch verwendet; deshalb ist es selbstverständlich, daß in der Gruppe der Individualvarianten jeweils diejenigen Merkmale besonders ins Auge springen, die nicht zur Sippendifferenzierung verwendet wurden. Daraus ergibt sich aber bei weitem noch kein grundsätzlicher Unterschied für die beiden Merkmalsgruppen. Außerdem können viele Fälle gefunden werden, in denen Merkmale, die in einer Sippe

Fig. 10.
Das Vorkommen einer Mutation
(2. Cubitalquerader der Flügel)
bei 6 *Andrena*-Arten (Hymenoptera):
1. als seltene Aberration (*A. albicans*,
A. praecox, *A. vaga*), 2. als häufige
Aberration (*A. sericea*, *A. argentata*) und
3. als Artmerkmal (*A. neglecta*).
(Nach ZIMMERMANN 1933.)



als Individualvarianten auftreten, in anderen Sippen zum typischen Rassenbestand gehören. Als Beispiel kann das auf Fig. 10 angeführte Flügeladernmerkmal bei verschiedenen *Andrena*-Arten dienen.

Wir wollen jetzt zu der Betrachtung des Anteils der Mutationen bei der Sippenbildung übergehen.

a) Genetische Analyse von Rassen- und Artunterschieden

Der erste Weg, die Beteiligung der Mutationen an der Sippenbildung zu analysieren besteht in der genetischen Kreuzungsanalyse der betreffenden Sippen. Die Mutationen sind definitionsgemäß mendelnde Änderungen genotypischer Einheiten (Gene, Chromosome, Genome); eine Ausnahme bilden, indem sie nicht mendeln, die Plastidenmutationen bei Pflanzen. Der Nachweis, daß Sippenunterschiede auf mendelnde Erbfaktoren zurückgeführt werden können, würde beweisen, daß diese Unterschiede auf Mutationen und Mutationskombinationen beruhen.

Die Zahl der Fälle in denen Individuen aus verschiedenen natürlichen Sippen gekreuzt und genetisch analysiert wurden ist sehr groß, obwohl nur in wenigen Fällen systematische Versuche einer mehr oder weniger vollständigen genetischen Analyse verschiedener Rassen innerhalb einer Art durchgeführt

wurden. Es ist unmöglich und überflüssig, das ganze Material zu sichten und zu besprechen. Alle bisherigen Versuche haben im wesentlichen das gleiche Bild ergeben. In vielen Fällen konnte nach Rassenkreuzungen das Aufspalten in bezug auf einzelne mendelnde Erbmerkmale beobachtet werden. Die Schwierigkeit besteht bloß darin, daß in den allermeisten Fällen, die wohldifferenzierten geographischen Rassen sich in einer großen Anzahl von Merkmalen voneinander unterscheiden, und daß viele dieser Unterschiede auf geringen quantitativen Merkmalen beruhen. Auf Fig. 11 ist ein typisches Beispiel einer derartigen polyhybriden Aufspaltung eines quantitativen Merkmals nach Kreuzung zweier Unterarten der amerikanischen Hirschmaus *Peromyscus polionotus* dargestellt. Ähnliche polyhybride Aufspaltungen quantitativer Merkmale wurden in fast allen durchgeführten Rassenkreuzungen bei verschiedensten Arten beobachtet. Obwohl es in solchen Fällen schwer, manchmal unmöglich ist, die Mendelfaktoren einzeln zu analysieren, konnte aber an günstigen Objekten in genetischen Versuchen gezeigt werden, daß diese Fälle, ebenso wie klar-alternative monogene

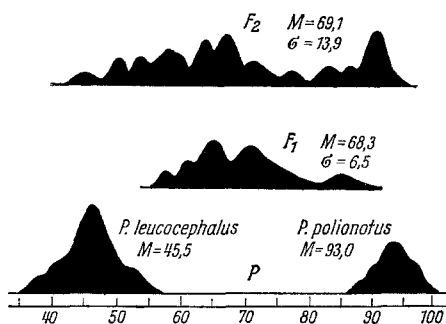


Fig. 11.

Typisches Beispiel einer polygenen Aufspaltung nach Rassenkreuzung. Vererbung der Ausdehnung dunkler Fellfärbung in der Rassenkreuzung *Peromyscus polionotus polionotus* × *P. p. leucocephalus*. (Nach SUMNER 1930.)

Unterschiede, auf einzelne, in den Chromosomen lokalisierte mendelnde Erbfaktoren zurückgeführt werden müssen. Es handelt sich bloß um Merkmale, die quantitativ von vielen kleinen Mutationen beeinflußt werden. Daß solche Fälle bei Rassenunterschieden besonders häufig sind, ist nicht verwunderlich. Denn erstens haben wir gesehen, daß kleine Mutationen besonders häufig sind. Es ist weiter anzunehmen, daß verschiedene Kombinationen von Kleinmutationen auf Grund ihrer relativen Vitalitätswerte von der natürlichen Auslese zur Bildung lokal angepaßter Formen besonders häufig verwendet werden. Schließlich ist anzunehmen, daß falls die Rassendifferenzierung auf Grund weniger großer Mutationen erfolgt, oder allgemeiner ausgedrückt, daß falls zwei Sippen sich auch in bezug auf einige wenige Mutationen (die vielleicht als solche einen positiven Selektionswert unter lokalen Bedingungen besaßen) unterscheiden, so müssen automatisch auch weitere Unterschiede in vorwiegend kleinen Mutationen sich im Laufe der Zeit ergeben, da, wie wir gesehen haben, Mutationen und Mutationskombinationen in verschiedenem genotypischen Milieu Unterschiede in der relativen Vitalität zeigen. Sie müssen also sozusagen eine Reihe anderer Allele mitselektionieren, wodurch eine Reihe von quantitativen Merkmalen durch polymere erbliche Modifikatoren belastet wird.

Es kann behauptet werden, daß in allen Fällen, in denen die Analyse weit genug durchgeführt werden konnte und wurde, die subspezifischen Sippen lediglich Unterschiede in mendelnden Erbfaktoren, also Mutationen und deren Kombinationen, zeigten. Artkreuzungen sind im Tierreich nur selten möglich, da die Artbastarde (auch falls sie erzeugt werden können) meistens vollkommen steril sind. In den wenigen Fällen, wo eine genetische Analyse, wenigstens mit Hilfe von Rückkreuzung der Bastarde mit einer oder beiden der Elternformen möglich war, zeigt es sich, daß Abweichungen von der Mendelspaltung, falls solche auftreten, auf Inkongruenz der Chromosomensätze der beiden Elternarten, also auf Chromosomen- bzw. Genommutationen, in denen sich die betreffenden Arten unterscheiden, zurückgeführt werden können. Zytogenetische Vergleiche verschiedener *Drosophila*-Arten haben ebenfalls gezeigt, daß diese Arten sich häufig in den Genanordnungstypen (also Inversionen) und auch anderen Chromosomenmutationen voneinander unterscheiden (STURTEVANT und PLUNKETT 1926, PÁTAU 1935, DOBZHANSKY 1937). Das, was die Arten bei den Tieren gegenüber den Rassen charakterisiert, ist also die vorhin erwähnte biologische Isolation; die experimentelle Genetik hat schon eine Reihe von Intersterilitätsmechanismen entdeckt, ihre evolutionistische Verwendung bedarf aber noch weiterer mühseliger Bearbeitung der recht seltenen günstigen Fälle, an denen bei Tieren diese Mechanismen studiert werden können (DOBZHANSKY 1937). Dieses Problem ist an Pflanzen leichter zu bearbeiten, da bei letzteren viel öfter Chromosomen- und Genommutationen nicht nur die Vitalität des sie enthaltenden Organismus, sondern auch die Fertilität, wenigstens zum Teil, unberührt lassen.

Somit zeigen Rassen- und sogar Artkreuzungen zunächst keinerlei genetisch unbekannte Unterscheidungsfaktoren zwischen diesen Sippen. Einer weiteren Klärung bedürfen bloß die auf Gen-, Chromosomen- und Genomunterschieden beruhenden verschiedenen Intersterilitätsmechanismen bei Tieren, und die Natur der Plasmonunterschiede zwischen Arten und entsprechenden biologisch-isolierten Sippen bei Pflanzen; letztere können vielleicht letzten Endes ebenfalls auf genotypische Faktoren zurückgeführt werden und sind vielleicht der Ausdruck der chemischen Plasmadifferenzierung, die nach erfolgter biologischer Isolation eintreten kann.

b) Sippenbildung in statu nascendi

Die im vorhergehenden Abschnitt beschriebene Methode bezieht sich sozusagen auf die genetische Analyse fertiger statischer Fälle schon endgültig differenzierter Sippen. Falls Mutationen als Material der Sippenbildung im Evolutionsvorgange benutzt werden, so müßte es möglich sein, gewissermaßen auch Fälle der Sippenbildung in statu nascendi finden zu können, an denen man mehr oder weniger direkt die Beteiligung von Mutationen an der Rassendifferenzierung beobachten könnte.

Die Teilnahme von Mutationen an der Sippenbildung kann in folgenden Fällen direkt beobachtet werden. Erstens, falls sonst irgendwie (durch andere Merkmale, oder durch geographische Trennung) unterscheidbare Populationen einer Art, Unterschiede in bezug auf Konzentration eines oder mehrerer alterna-

tiver erblicher Merkmale aufweisen. Weiterhin, wenn in einer in bezug auf alternative erbliche Merkmale polymorphen Art, gewisse Populationen das eine oder andere Merkmal in mehr oder weniger reiner Form aufweisen, andere Populationen dagegen verschiedene Übergänge in den Konzentrationen dieser Merkmale zeigen. Schließlich in Fällen, wo eine bestimmte Mutation von einem Ausbreitungszentrum aus ein Areal allmählich besetzt. Alle diese Fälle sollten recht häufig zu beobachten sein. Es sind aber heutzutage nur recht wenige bekannt, was sicherlich auf mangelnde Kenntnisse der Populationsstatistik und Kleinsystematik unserer gewöhnlichsten Arten zurückzuführen ist. Daß aber solche Fälle sicherlich vorkommen, kann schon heute durch eine Reihe von Beispielen belegt werden.

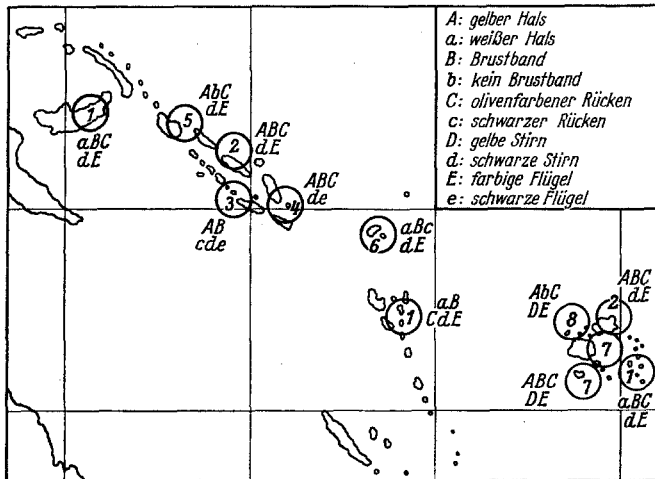


Fig. 12. Beispiele von Populationen, die verschiedene Kombinationen alternativer Merkmalspaare enthalten. Geographische Verbreitung alternativ variierender Rassenmerkmale bei *Pachycephala pectoralis* auf den Südseeinseln; 1 bis 8 — verschiedene Merkmalskombinationen bei den einzelnen Inselrassen. (Nach MAYR 1932.)

Auf Fig. 12 ist ein Beispiel von Inselpopulationen des Vogels *Pachycephala pectoralis* angeführt, die sich durch verschiedene Kombinationen von fünf alternativen Merkmalspaaren unterscheiden. Viele ähnliche Beispiele wurden schon vor längerer Zeit, ebenfalls an Vögeln, von STRESEMANN beschrieben (STRESEMANN 1926). Auf Fig. 13 ist ein schöner, von CRAMPTON untersuchter Fall von Unterschieden in bezug auf ein alternatives erbliches Merkmalspaar, der Rechts- bzw. Linksdrehung des Schneckengehäuses, bei *Partula suturalis* in Populationen, die verschiedene Täler auf der Insel Morea bewohnen, angeführt.

Auf Fig. 14 ist ein Beispiel einer „unvollkommenen“ geographischen Rassendifferenzierung bei einem polymorphen Marienkäfer *Harmonia axyridis* in Ostasien nach Untersuchungen von DOBZHANSKY angeführt. Die Erblichkeit der einzelnen Zeichnungsmuster wurde experimentell festgestellt (TAN und LI 1934). Einige Populationen sind monomorph und können deshalb als „gute“,

klar abgrenzbare, subspezifische Gruppen bezeichnet werden; andere — enthalten verschiedene Mutationen in verschiedenen Proportionen. An diesem Beispiel sieht man innerhalb einer Art Übergänge von polymorphen zu monomorphen Populationen, die auf verschiedener geographischer Verbreitung einzelner Mutationen beruhen.

Fig. 13.
Relative Häufigkeiten eines alternativen Merkmalspaares, der Rechts- (→, schwarz) bzw. Linksdrehung (←, weiß) des Schneckengehäuses bei *Partula suturalis* in verschiedenen Populationen auf der Insel Morea.

(Nach CRAMPTON 1916—1932.)

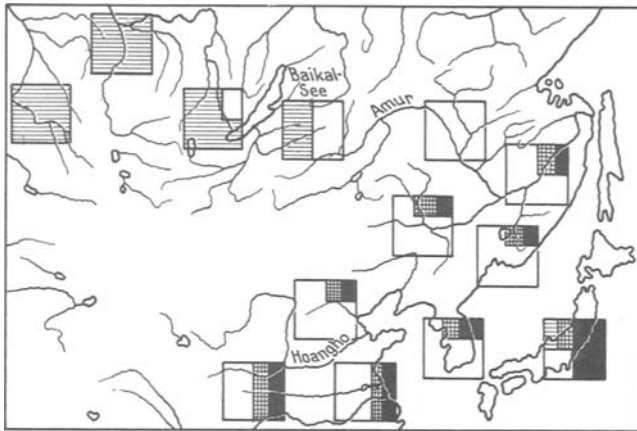
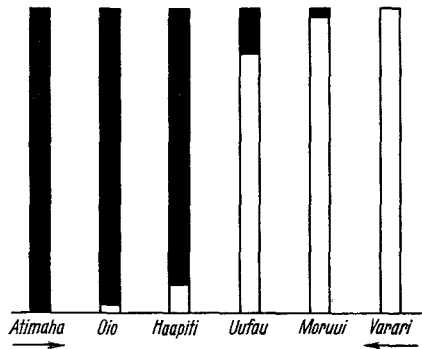


Fig. 14. Beispiel der Zusammensetzung verschiedener Populationen aus vier im wesentlichen monogenen Formen. Geographische Verbreitung von vier Färbungsmusterformen bei dem Marienkäfer *Harmonia axyridis* PALL. in Ostasien. □ *var. signata*, ▨ *var. axyridis*, ▩ *var. spectabilis*, ■ *var. conspicua*. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

Auf den Fig. 15—18 sind Beispiele der geographischen Verbreitung einzelner Mutationen angeführt. Die Fig. 15 bringt die Verbreitung einer dominanten Mutation des Flügeldeckenmusters bei dem Marienkäfer *Epilachna chrysomelina* in einem Teil des nördlichen mediterranen Gebietes; diese Mutation *Elaterii* ruft ein typisches Zusammenfließen eines Teils der schwarzen Elytrenflecke hervor, ist unvollkommen dominant und erlaubt deshalb besonders leicht die Verbreitung und Konzentration des betreffenden mutanten Allels zu verfolgen. Ob diese Mutation sich noch im Zustande der weiteren Ausbreitung befindet,

oder ob ihr Areal schon mehr oder weniger stabilisiert ist, kann nicht entschieden werden. Fig. 16 bringt einen ähnlichen Fall bei der Feldmaus *Microtus arvalis*: in Nordwestdeutschland (Schleswig-Holstein und westliches Mecklenburg) ist eine rezessive Mutation, die ein typisches Zahnmerkmal hervorruft (simplex),



Fig. 15. Verbreitung der intermediär dominierenden Mutation *Elaterii*, die bei dem phytophagen Marienkäfer *Epilachna chrysomelina* F. ein Zusammenfließen der vier hinteren Elytrenflecke erzeugt, in einem Teil des nordmediterranen Gebietes.

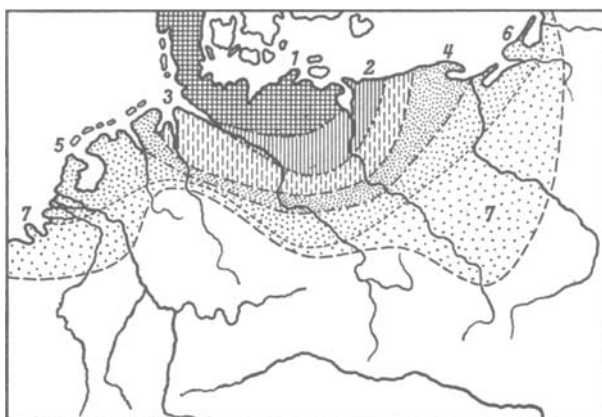


Fig. 16. Verbreitung einer rezessiven Mutation, die das Zahnmerkmal „simplex“ bedingt, in den norddeutschen Populationen der Feldmaus *Microtus arvalis* PALL. 1 = über 85 % homozygote simplex-Individuen; 2 = über 65 %; 3 = über 50 %; 4 = über 25 %; 5 = über 10 %; 6 = über 5 %; 7 = unter 5 %. (Nach ZIMMERMANN 1935.)

fast 100prozentig in den Populationen verbreitet. Nach Süden von diesem Gebiete nimmt die Konzentration dieser Mutation rasch ab, so daß sie in Mittel- und Ostdeutschland nur noch als gelegentliche Aberration getroffen wird. Die Konzentrationsprocentsätze der Fig. 16 beziehen sich auf homozygote Individuen. Über Ursache und Dynamik der Ausbreitung dieser Mutation ist ebenfalls noch nichts bekannt. Besonders günstiges Material für das Studium des Auftretens und der Ausbreitung einzelner Mutationen bieten Tiere, die seit Jahrzehnten in großen Individuenzahlen beobachtet werden; das sind vor allem Jagd- und Pelztiere. An Pelzmärkten wird ein riesiges und dabei geographisch ziemlich genau lokalisiertes Fellmaterial seit Jahrzehnten gesichtet und klassifiziert. Trotzdem selbstverständlich nicht das ganze Material mit genügender Exaktheit untersucht wird, und trotzdem immer Fehler in bezug auf die geographische Herkunft der Felle möglich sind, werden diese Nachteile für gewisse biogeographische Studien (die sich allerdings auf Fellmerkmale beschränken müssen) durch riesige, für zoologische Museumsarbeit unerreichbare Individuenzahlen bei weitem ausgeglichen. Die Jäger und Pelzhändler haben auch ihre, oft bis in geringe Einzelheiten durchgeführte Klassifikation der Phänotypen des Felles, die man für

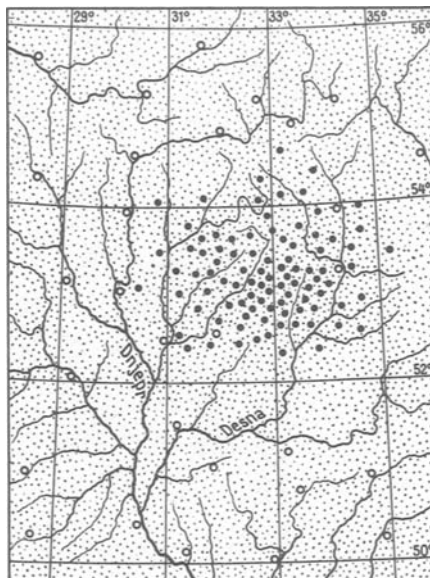


Fig. 17.

Verbreitung einer rezessiven rufinistischen Mutation beim Iltis *Putorius putorius* L. in Westrußland. Sie wurde als Subspecies *P. p. Stanchinskii* MEL. beschrieben. (Nach MELANDER 1926 und anderen Quellen.)

populationsstatistische Untersuchungen sehr gut benutzen kann, nachdem für jede Art sozusagen ein „Übersetzungsschlüssel“ in die zoologische Sprache ausgearbeitet wurde. Der Vorteil dieses Materials besteht darin, daß man in einzelnen Fällen unter Umständen genau die Verbreitungsdynamik eines bestimmten Phänotyps über Jahrzehnte verfolgen kann. Auf den Fig. 17 und 18 sind zwei Beispiele von Mutationen bei Tieren, die pelzhändlerische Verwendung haben, angeführt. Auf Fig. 17 ist die Verbreitung einer rezessiven rufinistischen Mutation beim gewöhnlichen Iltis *Putorius putorius* in Westrußland aufgetragen. Diese Mutation scheint sich in den letzten Jahrzehnten verbreitet zu haben, so daß das auf Fig. 17 bezeichnete Gebiet jetzt vorwiegend und stellenweise ausschließlich von der mutanten Form besiedelt ist. Da diese Mutation nunmehr ein bestimmtes abgrenzbares Verbreitungsareal hat, so wurde sie mit Recht als Subspecies (*P. p. Stanchinskii* MEL.) beschrieben und benannt (MELANDER 1926). Ein noch interessanteres Beispiel stellt die auf Fig. 18 angeführte rezessive melanistische

Mutation des gewöhnlichen Hamsters *Cricetus cricetus* dar. Diese Mutation kommt als gelegentliche Aberration in verschiedensten Teilen des Verbreitungsareals des Hamsters vor; sie ist also in heterozygotem Zustande in verschiedenen Populationen des Hamsters in gewissen Konzentrationen vorhanden, so wie es vorhin für Mutationen in *Drosophila*-Populationen beschrieben wurde. Ende des 18. Jahrhunderts hat ein bekannter russischer Forscher (LEPECHIN) während seiner Forschungsreisen in dem Gebiete der Flüsse Kama und Belaja gefunden, daß an einer ganz bestimmten Stelle, im nordöstlichen Dreieck zwischen dem



Fig. 18. Gegenwärtige geographische Verbreitung einer rezessiven melanistischen Mutation beim Hamster *Cricetus cricetus* L., die Ende des 18. Jahrhunderts an dem Unterlauf der Belaja (südöstlicher Nebenfluß der Kama) in merklicher Konzentration beobachtet wurde, seitdem sich längs der Nordgrenze des Artareals westwärts verbreitete und in der Kama—Belaja-Gegend die normale Ausgangsform ganz verdrängt hat. Als seltene Aberration kommt sie in verschiedenen Populationen gelegentlich vor. (Nach KIRIKOV 1934 und anderen Quellen.)

Unterlauf der Belaja und der Kama, die dortige Hamster-Population auffallend viele melanistische Individuen enthält. Da in Ostrußland viele lokale alljährliche Pelzmärkte stattfinden, so konnte seitdem das Schicksal dieser schwarzen Hamster nunmehr über anderthalb Jahrhunderte verfolgt werden. Die Fig. 18 gibt die heutige Verbreitung dieser Mutation wieder. Das Kamatal und der untere Lauf der Belaja sind nunmehr hundertprozentig von dieser Mutation besiedelt; im Laufe des letzten Jahrhunderts hat sie sich weit nach Westen längs der Nordgrenze des Artareals verbreitet. Je weiter nach Westen, desto seltener werden die

Flecke (Lokalpopulationen), in denen diese Mutation eine höhere Konzentration erreicht; ihr Verbreitungsareal hat aber schon den Dnjepr erreicht. Diese Form, die meines Wissens noch nicht endgültig benannt ist, kann jetzt mit Recht als eine klare Subspecies des Hamsters bezeichnet werden. Das Interessante an diesem Beispiel ist erstens, daß man über anderthalb Jahrhunderte die allmähliche Ausdehnung des Verbreitungsareals dieser Mutation verfolgen konnte; außerdem scheint sie deutliche Beziehungen zu bestimmten Milieubedingungen zu zeigen. Wie aus Fig. 18 klar zu ersehen ist, hat sie sich längs der Nordgrenze des Artareals verbreitet, wo sie also anscheinend eine höhere relative Vitalität als die Ausgangsform hat. Der Hamster ist ein typischer Nager der bebauten Gebiete der Steppenzonen; die Nordgrenze seines Verbreitungsareals verläuft zwar durch die Waldzone, er ist aber dort an bebaute Felder und Wiesen gebunden. Das Areal der melanistischen Mutation liegt dagegen ganz innerhalb der südlichen Wald- und der Wald-Steppen-Zone; so daß man annehmen muß, daß diese Mutation sich in dem kühleren und feuchteren Klima an der nördlichen Arealgrenze durchgesetzt hat. Die Erbgänge solcher alternativer Färbungsmutationen können bei häufig vorkommenden kleinen Säugern und Vögeln ohne spezielle Züchtungsversuche durch Feldbeobachtungen und Auszählungen von Würfen festgestellt werden.

Die oben angeführten Beispiele genügen, um zu zeigen, daß Mutationen, wie es theoretisch zu erwarten ist, an der Sippenbildung in statu nascendi tatsächlich teilnehmen. Wendet man spezielle Aufmerksamkeit der Frage der Sippenbildung in freier Natur zu und benutzt man für derartige Studien passendes Material (also die gewöhnlichsten, bequem statistisch erfaßbaren, einheimischen Arten), so wird man sicherlich viele weitere ähnliche Fälle finden und auch genau den Mechanismus, die Geschwindigkeit und die Ursachen der Ausbreitung einzelner Mutationen studieren können.

Bei den vorhin angeführten Beispielen handelt es sich um Genmutationen. Bei der Behandlung der Frage über das Vorkommen von Mutationen in freilebenden Populationen haben wir gesehen, daß auch Chromosomenmutationen in freier Natur in genügender Zahl vorhanden sind. Bei *Drosophila pseudoobscura* konnte von DOBZHANSKY auch die geographische Verbreitung verschiedener, durch Inversionen entstandener Genanordnungstypen festgestellt werden. Auf den Fig. 19 und 20 sind die Ergebnisse dieser Untersuchungen in bezug auf das 3. Chromosom der sog. A- und B-Rassen von *Drosophila pseudoobscura* (die eigentlich „gute“ Arten sind) angeführt. Die geographische Verbreitung von Chromosomenmutationen und das Erreichen von hohen Konzentrationen durch einzelne Chromosomenmutationen in bestimmten Populationen ist von besonderem Interesse. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß ein besonders wichtiges Artkriterium die interspezifische biologische Isolation ist. Letztere wird wahrscheinlich in verschiedenen Fällen auf genetisch recht verschiedenen Wegen erreicht; einer der Mechanismen der genetischen Isolation beruht aber sicherlich auf der Akkumulation von Chromosomenmutationen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß gerade in der Gattung *Drosophila* Inversionen und eventuell auch Duplikationen und Translokationen bei der Artdifferenzierung beteiligt

waren. Außerdem können, wie früher schon angedeutet wurde, durch Vergleiche wiederholt invertierter Chromosomen die intra- und interspezifischen phylogenetischen Beziehungen innerhalb einer Organismengruppe festgestellt werden. Auf Fig. 21 sind derartige phylogenetische Beziehungen der geographisch verschiedenen Populationen von *Drosophila pseudoobscura* A, *Drosophila pseudoobscura* B und *Drosophila miranda* auf Grund von Untersuchungen von DOBZHANSKY und STURTEVANT dargestellt (DOBZHANSKY 1937, STURTEVANT und DOBZHANSKY 1936).

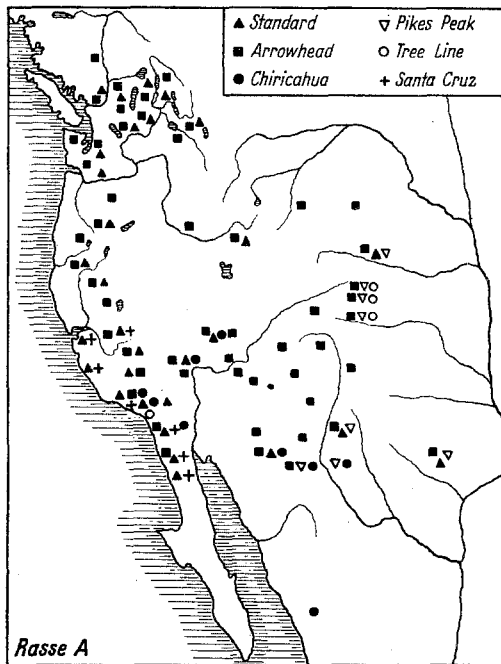


Fig. 19.

Geographische Verbreitung der Genanordnungstypen (Inversionen) des III. Chromosoms von *Drosophila pseudoobscura* A in Nordamerika. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

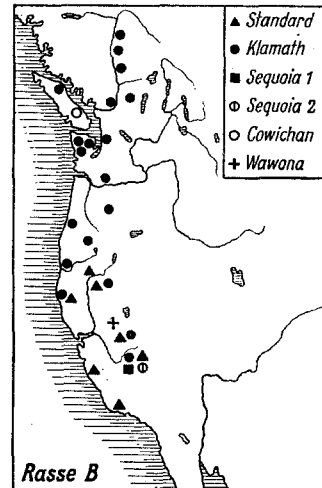


Fig. 20.

Geographische Verbreitung der Genanordnungstypen des III. Chromosoms von *Drosophila pseudoobscura* B in Nordamerika. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

Somit zeigte das in diesem Kapitel angeführte Material mit genügender Deutlichkeit, daß die in freier Natur zu beobachtenden Fälle von Sippenbildung in statu nascendi auf entsprechende Verbreitung oder Kombination von Mutationen zurückgeführt werden müssen. Zum Schluß möchte ich noch zwei Beispiele anführen, bei denen es sich um klimatisch sinnvolle Verbreitung von in bezug auf ein physiologisches Merkmal sich unterscheidenden Rassen handelt. Es wurde die relative Vitalität bei drei verschiedenen Temperaturen (15°, 22° und 29° C) von *Drosophila funebris*-Fliegen aus 24 verschiedenen Populationen der West-Paläarktik verglichen (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1935). In bezug auf ihre Vitalität bei verschiedenen Temperaturen zeigten die Populationen aus dem

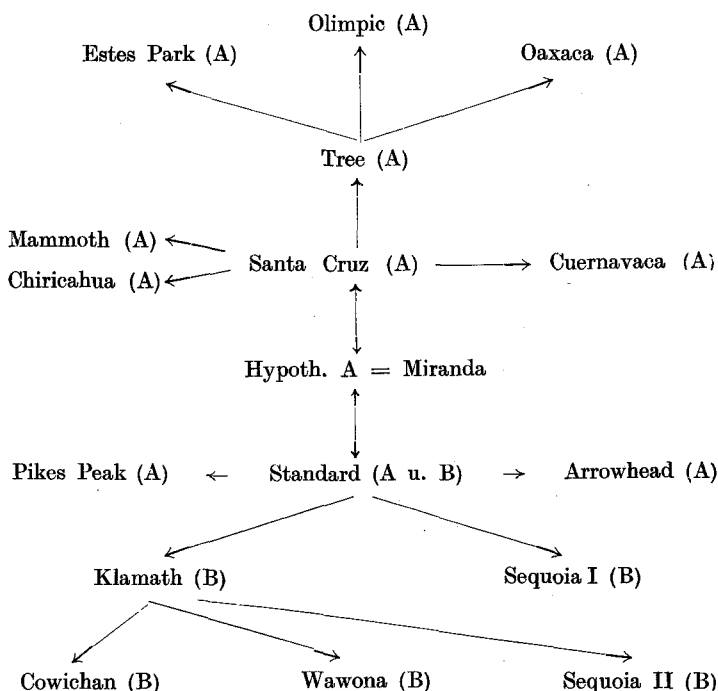


Fig. 21. Phylogenetische Beziehungen verschiedener Populationen von *Drosophila pseudo-obscura* in Nordamerika, aufgestellt auf Grund der Analyse von Inversions-Kombinationen im III. Chromosom. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

nordwestlichen, südwestlichen, nordöstlichen und südöstlichen Teil des untersuchten Gebietes Verhältnisse, die schematisch auf Fig. 22 dargestellt sind. Nimmt man die Vitalitätswerte bei allen drei Temperaturen für die Gruppe der Populationen aus dem Nordwesten (die unter sich keine gesicherten Unterschiede ergaben) als 100 % an, so zeigen die südwestlichen Populationen deutlich eine geringere Vitalität bei tiefer und eine höhere Vitalität bei hoher Temperatur (wobei wiederum die einzelnen Populationen untereinander keine gesicherten Unterschiede aufweisen); die Populationen aus dem Nordosten (die unter sich diesbezüglich wiederum praktisch gleich sind) zeigten einen auffallenden Unterschied, indem sie erhöhte relative Vitalität sowohl bei tiefer, als auch bei hoher Temperatur im Vergleich zu der nordwestlichen Gruppe von Populationen aufweisen; ein ungefähr gleiches Ergebnis, bloß mit stärkerer Betonung der Vitalitätserhöhung bei hohen Temperaturen wurde auch für die Gruppe der südöstlichen Populationen festgestellt. Man kann also sämtliche Populationen des untersuchten Gebietes in bezug auf ihre relativen Vitalitäten bei verschiedenen Temperaturen in drei Gruppen einteilen: die nordwestliche Gruppe, die südwestliche Gruppe (die im Vergleich zur ersten eine Herabsetzung der relativen Vitalität bei tiefer und eine Erhöhung bei hoher Temperatur aufweist) und die östliche (die erhöhte relative Vitalität sowohl bei tiefer als auch bei hoher Tem-

peratur zeigt). Auf den ersten Blick scheint es, daß im Westen die Temperaturreaktionen der einzelnen Populationen den klimatischen Verhältnissen gut entsprechen, dagegen aber im Osten keinen Zusammenhang mit der gegen Süden zunehmenden Temperatur mehr aufweisen. Bei näherer Betrachtung sieht man aber, daß diese drei „Temperaturrassen“ sehr gut den klimatischen Verhältnissen

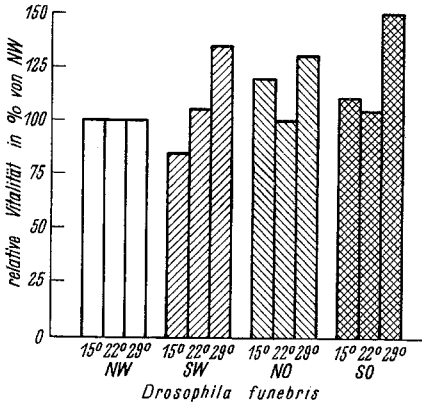


Fig. 22.

Relative Vitalität (relative Schlüpfungsrate in überfüllten Kulturen) von *Drosophila funebris* aus dem Nordwesten (7 Populationen aus: Deutschland, Schweden, Norwegen, Dänemark, Schottland, England und Frankreich), Südwesten (6 Populationen aus: Portugal, Spanien, Italien, Gallipoli, Tripolis und Ägypten), Nordosten (6 Populationen aus: Leningrad, Kiew, Moskau, Saratow, Perm und Tomsk) und dem Südosten (5 Populationen aus: Krym, Nord-Kaukasus, Transkaukasien, Turkestan und Semiretschje) der westlichen Hälfte der Paläarktisk bei verschiedenen Temperaturen, ausgedrückt in Prozent der des Nordwestens.

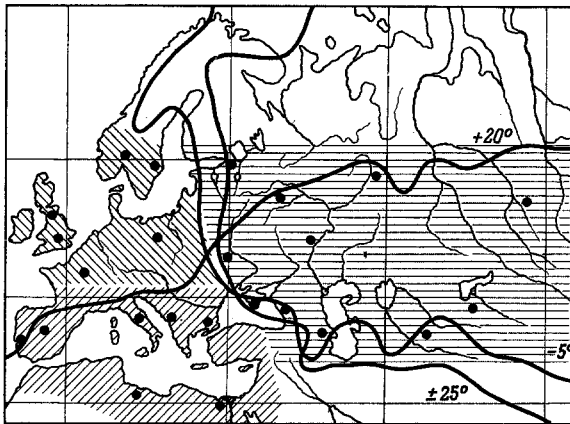


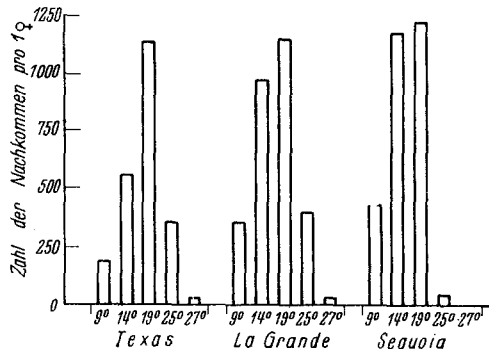
Fig. 23. Auf Grund der relativen Vitalitätswerte der Fig. 22 aufgestellte Verbreitungskarte von drei „Temperaturrassen“ von *Drosophila funebris* in der westlichen Hälfte der Paläarktisk; auf der Karte sind außerdem die Juliisotherme von +20° C, die Januarisotherme von -5° C und die Linie der mittleren Jahresschwankungen der Temperatur von 25° C aufgetragen.

in der Westpaläarktisk entsprechen. Auf Fig. 23 sind die untersuchten Populationen, die ungefähre Verbreitung der drei „Temperaturrassen“ und gleichzeitig einige charakteristische Isothermen angegeben; man sieht, daß das gesamte von der östlichen Temperaturrasse bewohnte Gebiet durch kontinentales Klima mit extrem hohen Sommer- und extrem tiefen Wintertemperaturen, also

starken Temperaturschwankungen charakterisiert ist. Somit zeigen diese Temperaturrassen eine an die klimatischen Verhältnisse wohlangepaßte geographische Verbreitung. Es ist aus technischen Gründen unmöglich, die einzelnen Mutationen, in denen sich die verschiedenen Populationsgruppen bezüglich der Temperaturreaktionen voneinander unterscheiden, kreuzungsanalytisch festzustellen; wir sind aber durchaus berechtigt, die gefundenen Unterschiede auf die früher beschriebenen kleinen Vitalitätsmutationen zurückzuführen. Ganz ähnliche Verhältnisse wurden von DOBZHANSKY (1935, 1937) für die Fertilität verschiedener *Drosophila pseudoobscura*-Stämme bei verschiedenen Temperaturen festgestellt; ein Beispiel für drei geographisch verschiedene Populationen dieser Art ist auf Fig. 24 angegeben.

Diese letzten Beispiele wurden angeführt um zu zeigen, daß eine geographische Differenzierung auf Grund physiologischer Merkmale von klar adaptiver Bedeutung erfolgen kann, unter Benutzung der in der experimentellen Genetik wohlbekannten, besonders häufigen Kleinmutationen. Diese durch natürliche

Fig. 24.
Fertilität von drei geographisch verschiedenen Stämmen der *Drosophila pseudoobscura* unter verschiedenen Temperaturen.
(Nach DOBZHANSKY 1937).



Selektion bei allen Organismen zustandekommende adaptive Differenzierung schafft aber ihrerseits Unterschiede im genotypischen Milieu für andere Mutationen, und ermöglicht schon dadurch auch eine Differenzierung in bezug auf Merkmale, die als solche vielleicht keinen lokalen Selektionswert hätten.

III. Evolutionsmechanismus

Der Mechanismus des historischen Evolutionsvorganges ergibt sich aus dem Zusammenspiel verschiedener Evolutionsfaktoren, von denen das vorhin betrachtete Evolutionsmaterial, das an sich richtungslos variiert, in einen geordneten Adaptations- und Differenzierungsprozeß geleitet wird. Wir wollen hier die einzelnen Evolutionsfaktoren und ihre relative Bewertung betrachten.

1. Evolutionsfaktoren

Drei Vorgänge, die aus bekannten Tatsachen deduziert werden müssen, können vor allem als Evolutionsfaktoren betrachtet werden. Es sind dies die Mutabilität, die Selektion und die Isolation. Die Mutabilität liefert vor allem das Evolutionsmaterial, und es muß untersucht werden, inwiefern sie auch richtend in den Evolutionsvorgang eingreifen kann. Daß die Selektion einen wichtigen

Evolutionsfaktor darstellt, ist zur Genüge bekannt; und aus der vorhergehenden Betrachtung des Evolutionsmaterials sahen wir, daß letzteres so beschaffen ist, daß es immer dem Selektionssieb unterliegen muß. Schließlich ist die Isolation ein besonders wichtiger Faktor der Differenzierung, da von der Art und dem Grade der Isolation, wie wir sehen werden, sowohl die Lieferung des Evolutionsmaterials als auch die Wirksamkeit der Selektion wesentlich abhängen. Aus Gründen, die später angeführt werden, kann von der Isolation im eigentlichen Sinne des Wortes ein ihr in bezug auf den Wirkungsmechanismus wesensverwandter Vorgang der „Populationswellen“ abgetrennt werden.

a) Mutabilität

Wie wir vorhin gesehen haben, bildet die Mutabilität die hauptsächlichste, wenn nicht gar die einzige Quelle neuen Evolutionsmaterials. In diesem Sinne ist ihre Bedeutung als Evolutionsfaktor ohne weiteres klar. Es wurde aber früher, und manchmal auch noch sogar in den letzten Jahren versucht, in der Mutabilität den richtenden Faktor der Evolution zu sehen. Ich glaube, daß wir heutzutage die wesentlichsten Züge und Eigenschaften der Mutabilität bei verschiedenen daraufhin ausführlich untersuchten Organismen genügend kennen, um wenigstens in groben Zügen die Wirkungsmöglichkeiten der Mutabilität als Evolutionsfaktor einschätzen und begrenzen zu können.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß Mutationen die Hauptgrundlage der im Evolutionsvorgang entstehenden neuen Merkmalskombinationen bilden. Wir haben aber gesehen, daß die Mutabilität zwei wichtige Eigenschaften aufweist: erstens sind die spontanen Mutationsraten, vor allem in bezug auf einzelne bestimmte Mutationsschritte sehr gering; und zweitens zeigt der Mutationsvorgang bei allen daraufhin untersuchten Objekten keine eindeutige Gerichtetheit, was sich darin äußert, daß unter sämtlichen Bedingungen sehr verschiedene Mutationen auftreten können. Aus diesen zwei Eigenschaften des Mutationsvorganges ergibt sich einerseits der Schluß, daß die Mutabilität als solche, d. h. die relativen Häufigkeiten einzelner Mutationen, nur insofern den Evolutionsvorgang beeinflussen kann, als der relative „Mutationsdruck“ den „Druck“ anderer Faktoren, wie Selektion und Isolation übertrifft, oder wesentlich beeinflusst. Mit anderen Worten wird in der Mehrzahl der Fälle über das Evolutionsschicksal von zwei Mutationen A und B, nicht der an sich ziemlich bedeutungslose Unterschied in ihren ohnehin sehr geringen Mutationsraten, sondern ihr relativer Selektionswert und ihr historisches Schicksal im Verlauf der Isolationsvorgänge ausschlaggebend sein. In diesem Sinne wären auch Fälle von gerichteter Mutabilität (die, abgesehen von fast immer vorkommenden Unterschieden in den Mutationsraten verschiedener Allele in verschiedenen Richtungen, einwandfrei nicht bewiesen werden konnten) von keiner oder nur untergeordneter Bedeutung für das Zustandekommen chronologisch- oder territorial-gerichteter Phänotypenreihen. Eine gewisse Gerichtetheit wird andererseits selbstverständlich durch die Mutabilität in den Evolutionsvorgang hineingebracht, insofern, als nur das im Evolutionsprozeß einer Organismengruppe gebildet wird, wozu durch den Mutationsprozeß die erforderlichen Bausteine geliefert werden können. Außerdem

bedeutet sicherlich jeder Differenzierungsschritt eine gewisse Einschränkung oder Änderung weiterer Variationsmöglichkeiten; als elementares Beispiel dieser Art stelle man sich z. B. nur die Ausschaltung der Farbenmustermerkmale als solche in Anwesenheit eines Albinofaktors vor. Es gibt selbstverständlich unzählige Möglichkeiten, sich verschiedene Fälle des Eingriffes jedes Differenzierungs- und Adaptationsschrittes in die weitere Variationspotenz vorzustellen. In diesem, also rein negativen, Sinne kann die Mutabilität als richtender Faktor betrachtet werden¹⁾. Der Mutabilität als Evolutionsfaktor muß also vor allem die Rolle des Materiallieferanten zugeschrieben werden; ihr Einfluß als richtender Faktor in der Evolution muß auf Grund dessen, was wir bisher über den Mutationsvorgang wissen, verneint oder als unbedeutend betrachtet werden.

b) Selektion

Die Selektion als Evolutionsfaktor ist allgemein und genügend bekannt. Wir wollen deshalb hier nur auf einige Einzelheiten der Selektionsmöglichkeiten eingehen, die durch genetische Kenntnisse des Mutations- und Kombinationsmaterials wesentlich klarer als vorher zum Vorschein kommen.

Im allgemeinen besteht der Selektionsvorgang darin, daß von zwei oder mehreren Organismtypen derjenige allmählich quantitativ Überhand gewinnt, der eine größere Gesamtwahrscheinlichkeit besitzt, unter gegebenen Bedingungen zur Fortpflanzung gelangende Nachkommen zu erzeugen. Der Selektionsdruck kann numerisch in Form von Selektionskoeffizienten ausgedrückt werden, die die relativen Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Organismtypen zur Fortpflanzung zu gelangen, darstellen. In vielen mathematischen Arbeiten (R. A. FISHER, G. GAUSE, J. B. S. HALDANE, S. S. TSCHEPVERIKOV, V. VOLTERRA, S. WRIGHT) wurde gezeigt, daß, unter Konstantbleiben sonstiger Bedingungen, auch die geringsten Selektionsvorteile im Laufe der Zeit innerhalb großer Populationen, anfänglich seltenen Variationen dazu verhelfen den Ausgangstyp praktisch vollständig zu ersetzen. Allerdings sind für den Abschluß von Selektionsvorgängen bei geringen Werten des selektiven Vorteils sehr große Generationszahlen, also sehr lange Zeitspannen erforderlich. In der klassischen Evolutionsforschung wurde meistens, auf Grund der etwas anthropomorphen Bewertung eventueller selektiver Vor- und Nachteile einzelner Merkmale und Variationen, der numerische Wert der meisten Selektionskoeffizienten eigentlich unterschätzt. Die Betrachtung der relativen Vitalitäten einzelner Mutationen und Kombinationen zeigt uns, daß in vielen Fällen ganz große Selektionskoeffizienten einzusetzen sind.

¹⁾ Vielleicht könnte man einige Fälle der sekundären Reduktion solcher Organe, die ihren früheren Selektionswert in vollentwickelter Form verloren haben, durch automatische Anhäufung von Mutationen erklären, von denen die meisten das betr. Organ reduzieren. Das wäre aber nur ein Spezialfall einer sehr allgemeinen Erscheinung, die darin besteht, daß die Mutabilität allein, ohne die selektionierende, und dadurch richtende, Tätigkeit der natürlichen Auslese — zu einer allgemeinen Regression hoch differenzierter Organismen führen müßte, da die meisten Mutationen, wie wir gesehen haben, „schädliche“ oder „regressive“ Merkmale hervorrufen.

Selbstverständlich muß es auch viele Fälle geben, in denen kaum merkbare Selektionskoeffizienten vorkommen. Auf Grund mathematischer Analysen und der Betrachtung der tatsächlichen Zustände in freier Natur muß aber angenommen werden, daß geringe Selektionskoeffizienten keine allzu große Rolle in der Evolution spielen können; denn die Selektion kann auf die Dauer nur dann evolutionistisch wirksam sein, wenn sie die Einflüsse anderer Evolutionsfaktoren, vor allem der Mutabilität und der Isolation, überwiegt. Dies gilt wiederum selbstverständlich mit der Einschränkung, daß für diejenigen Vorgänge, bei denen andere Faktoren ohne wesentliche Bedeutung sind, auch die geringsten Selektionskoeffiziente, falls sie lange genug wirken können, von entscheidender Bedeutung sein müssen. Auf jeden Fall zeigt die Betrachtung des genetisch bekannten Evolutionsmaterials, daß man gar nicht nur mit allzu kleinen Selektionskoeffizienten zu rechnen braucht.

Sehr wichtig ist die durch Untersuchungen der relativen Vitalität von Mutationen und Kombinationen geförderte Erkenntnis, daß die Selektion in sehr feiner und plastischer Weise das Evolutionsmaterial beeinflussen kann. Letzteres geht aus den wesentlichen Änderungen der relativen Vitalität eines bestimmten Genotyps bei Änderung äußerer Bedingungen, und eines bestimmten Allels in verschiedenen Kombinationen mit anderen Genen hervor. Daraus ergeben sich wesentliche Änderungen der üblichen Vorstellungen über die Selektionsvorgänge. Erstens ergibt sich daraus, daß eine bestimmte, wiederholt auftretende Mutation, in verschiedenen Teilen der Artpopulation unter verschiedene Milieubedingungen und auch in verschiedene Kombinationen anderer Allele gerät, und somit wesentliche Unterschiede im Selektionswert in den einzelnen Fällen aufweisen kann. Zweitens geht daraus hervor, daß eigentlich immer nicht einzelne Allele, sondern bestimmte Allelkombinationen, also bestimmte Genotypen selektioniert werden; denn, falls auch eine bestimmte einzelne Mutation positiv selektioniert wird, muß sie die für ihre relative Vitalität günstigsten Genkombinationen sozusagen mit sich ziehen. Auch eine einsetzende negative Selektion eines nicht allzu seltenen Allels muß einen gewissen Einfluß auf die Konzentration anderer Allele mit sich bringen.

Weiterhin ist nicht zu vergessen, daß der Selektionswert von Homozygoten und Heterozygoten verschieden sein kann. Es wurde vorhin (Fig. 7) gezeigt, daß in gewissen Fällen eine Mutation, die in homozygotem Zustande eine recht starke Herabsetzung der Vitalität aufweist, heterozygot einen erhöhten Vitalitätswert haben kann. Auf Fig. 25 sind Versuche über das Verdrängen von zwei verschiedenen Mutationen durch die normale Ausgangsform in quantitativ stabilen Populationen von *Drosophila melanogaster* angeführt. Die Mutation Bar wird anfangs sehr schnell, dann langsamer, aber unaufhaltsam, ganz aus der Population durch die vitalere normale Form verdrängt. Die rezessive Mutation ebony (die nach von diesen ganz unabhängigen Versuchen eine herabgesetzte Vitalität in homozygotem, und erhöhte in heterozygotem Zustande hat) wird zunächst rasch verdrängt, bleibt aber dann in einer gewissen Konzentration stabil erhalten; diese Konzentration ergibt sich aus dem Zusammenwirken der negativen Selektion der Homozygoten und der positiven Selektion der Hetero-

zygoten. Zu den Milieufaktoren gehört auch einer, der meistens bisher zu wenig beachtet wurde: die absolute Frequenz des Vorkommens der betreffenden Form. Einige botanische Versuche (SUKATSCHEV 1928) und der auf Fig. 26 gebrachte Fall bei *Drosophila* zeigen, daß eine Form, die im Kampf ums Dasein unterliegt

Fig. 25. Einfluß der negativen Selektion bei *Drosophila melanogaster*: auf eine Mutation (Bar), die in homozygotem und heterozygotem Zustande die relative Vitalität herabsetzt; und auf eine andere Mutation (ebony), die in homozygotem Zustande eine herabgesetzte und in heterozygotem — eine erhöhte Vitalität hat. Quantitativ stabile Populationen von den betreffenden Mutationen wurden mit einigen Pärchen normaler Fliegen „infiziert“. (Nach L'HÉRITIER u. TEISSIER 1937.)

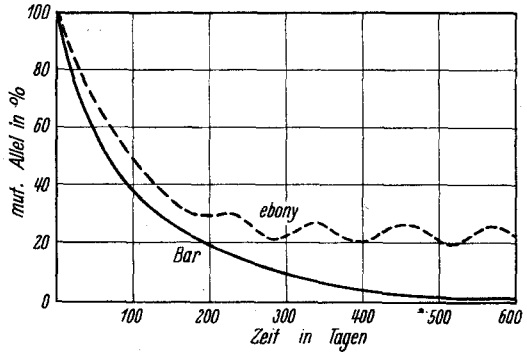


Fig. 26. Kampf ums Dasein zwischen *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster* in quantitativ stabilen Populationen. Einer *Drosophila funebris*-Population wurden einige Pärchen von *Drosophila melanogaster* hinzugesetzt.

(Nach L'HÉRITIER und TEISSIER 1937.)

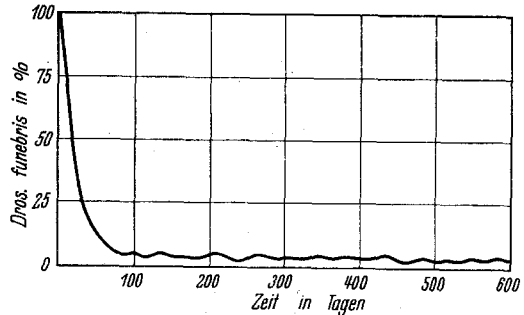
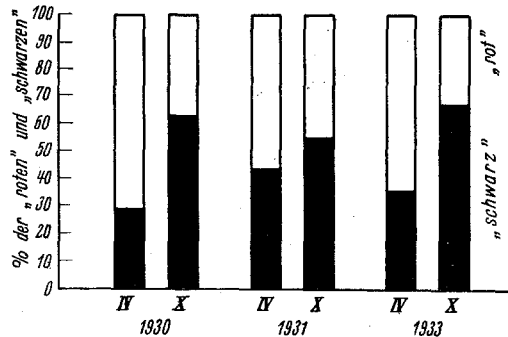


Fig. 27. Entgegengesetzte Selektion zweier Formen unter verschiedenen Saisonbedingungen in polymorphen Populationen. Verhältnisse von Formen mit schwarzer, bzw. roter Grundfärbung in Frühjahrs- und in Herbstpopulationen von *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) während drei Jahren.



und von einer anderen Form mehr oder weniger rasch verdrängt wird, sich auf dem Niveau einer geringen Konzentration trotzdem stabilisieren kann. Diese Beispiele zeigen wiederum die Vielseitigkeit der Selektionswirkungen. Ein noch anderes Beispiel ist auf Fig. 27 angeführt. Hier handelt es sich um eine Marienkäferart, die in fast allen Populationen polymorph in bezug auf erbliche Flügel-

deckenmuster ist. In freier Natur hat bei Berlin diese Art etwa 3 Generationen jährlich. Im Herbst, meistens Ende Oktober, ziehen sich die Käfer zur Überwinterung in Winterquartiere (Ritze und Spalten in Wänden und Mauern, Spalten und Löcher in Holz und Baumrinde usw.) zurück, aus denen sie im Frühjahr (Anfang April) beim Warmwerden in sehr verminderter Zahl wieder herauskriechen. In drei Jahren wurden nun die relativen Häufigkeiten der zwei Haupttypen der Elytrenfärbung in den zur Überwinterung sich ansammelnden Herbst- und in denen aus den Winterquartieren herauskriechenden Frühjahrspopulationen festgestellt. Dabei hat sich gezeigt, daß in allen drei Jahren die eine Form im Herbst, die andere im Frühjahr zunimmt; daraus geht hervor, daß die betreffenden Allele unter verschiedenen Saisonbedingungen verschiedene relative Werte besitzen, wodurch auch der Polymorphismus der Population zu erklären ist.

Wir sehen also, daß das genetisch bekannte Evolutionsmaterial die mannigfaltigsten Möglichkeiten einer Selektionswirkung bietet. Wir können uns dabei jetzt viel differenziertere und feinere Selektionsmechanismen als zu Zeiten DARWINs vorstellen. Wir wissen auch, daß in vielen Fällen recht hohe Selektionskoeffizienten in Frage kommen. Wir wissen aber zunächst nur sehr wenig über die tatsächlichen Intensitäten der Selektionsvorgänge in freier Natur.

c) Isolation

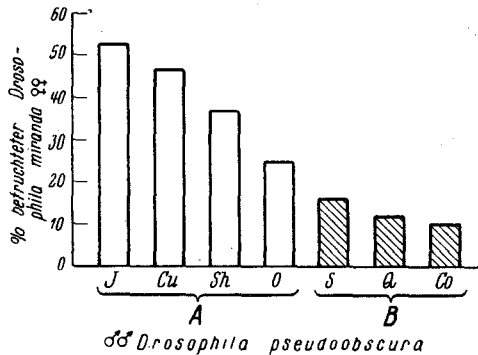
Den dritten Evolutionsfaktor stellt, neben Mutabilität und Selektion, die Isolation dar. Das Wesen der Isolationswirkung beruht auf Beseitigung der Panmixie, d. h. der freien Mischung mit anderen benachbarten Organismengruppen, und der Einschränkung der Populationsgröße. Durch ersteres wird die Dissipation der aus irgendwelchen Gründen in dem betreffenden Teil der Artpopulation entstehenden Differenzierung verhindert: der Differenzierungsvorgang wird sozusagen lokalisiert; durch das zweite wird die relative Bedeutung zufälliger Genkonzentrationsschwankungen wesentlich erhöht.

Die Isolation tritt in verschiedensten Formen auf. Unter diesen verschiedenen Formen können zwei große Gruppen unterschieden werden: biologische Isolation und mechanisch-geographische Isolation. Die erste dieser Gruppen ist letzten Endes immer genetisch bedingt, und es ist nicht leicht klar unterscheidbare Untergruppen der biologischen Isolation zu definieren. Provisorisch kann man vielleicht folgende Einteilung der biologischen Isolation vornehmen, unter Vorbehalt der natürlichen Unschärfe der betreffenden Untergruppen: 1. genetische Isolation *sensu strictu*, worunter alle die Fälle verstanden werden, bei denen durch Gen-, Chromosomen- oder Genommutationen (bzw. ihre Kombinationen) die Lebensfähigkeit oder Fruchtbarkeit der Hybride zwischen den betreffenden Organismengruppen herabgesetzt, oder vollständig beseitigt wird; 2. physiologische Isolation, bei der zwar die hybride Zygote an sich lebensfähig und fertil ist, ihr Zustandekommen aber durch sexuelle Inkongruenz der Elternformen ganz oder zum Teil verhindert wird; und 3. ökologische Isolation, die darauf beruht, daß eine Vermischung von zwei Organismengruppen, durch Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen innerhalb desselben oder innerhalb angrenzender Gebiete, ganz oder zum Teil verhindert wird. Die mechanisch-

geographische Isolation besteht darin, daß durch ungleichmäßige Verteilung der Individuen innerhalb des Verbreitungsareals, durch Zerrissenheit des Artareals, oder durch schwer überwindbare geographisch-mechanische Hindernisse innerhalb des Areals, einzelne Teile der Artpopulation rein mechanisch in gewissem Grade, oder vollkommen an einer Vermischung verhindert werden.

An verschiedenen Pflanzen und Tieren kennen wir heutzutage alle vorhin aufgezählten Formen der biologischen Isolation, obwohl nicht immer ohne weiteres noch festgestellt werden kann, welche der Formen im einzelnen Fall vorliegt oder ausschlaggebend ist. Das Problem der genetischen Isolation wird jetzt gerade wesentlich durch die vergleichenden Untersuchungen an *Drosophila pseudoobscura* A und B und *Drosophila miranda* geklärt (DOBZHANSKY 1935, 1936, 1937, DOBZHANSKY und BOCHE 1934, DOBZHANSKY und TAN 1936, GOTTSCHIEWSKI 1939, STURTEVANT und DOBZHANSKY 1936, STURTEVANT und TAN 1937, TAN 1935). Fälle von physiologischer und ökologischer Isolation wurden am ein-

Fig. 28. Verschiedene Befruchtungsaффinitäten zwischen Weibchen von *Drosophila miranda* und Männchen aus verschiedenen Stämmen von *Drosophila pseudoobscura* A und B.
(Nach DOBZHANSKY 1937.)



gehendsten an *Trichogramma* (HARLAND und ATTECK 1933) und an Blattläusen (CHOLODKOWSKY 1908—1910) untersucht. Schließlich konnte bei einigen Mutationskombinationen von *Drosophila melanogaster* eine partielle geschlechtliche Isolation wahrscheinlich gemacht werden (SPETT 1931, NIKORO und Mitarbeiter 1935, TIMOFÉEF-RESSOVSKY unver.). Daß physiologische Isolation graduell abgestuft vorkommen bzw. entstehen kann, zeigen die auf Fig. 28 dargestellten Versuche von DOBZHANSKY über die Befruchtungswahrscheinlichkeit von *Drosophila miranda*-Weibchen durch Männchen aus verschiedenen Stämmen von *Drosophila pseudoobscura*. Die auf (durch Genomunterschiede bedingten) mechanischen Störungen der Mitose beruhende Hybridensterilität wurde bekanntlich schon vor längerer Zeit an Tieren und besonders an Pflanzen grundsätzlich geklärt (Literatur bei FEDERLEY 1932, KARPETSCHENKO 1935).

In den meisten Fällen wird wohl eine biologische Sterilität zwischen verschiedenen Sippen an sich eine sekundäre Isolationserscheinung sein, die, wie in einem früheren Kapitel kurz erwähnt wurde, den wichtigsten Schritt zur Art-differenzierung bildet. Viel verbreiteter, und wahrscheinlich ursprünglicher ist die mechanisch-geographische Isolation. Sie kann in verschiedensten Graden und Formen auftreten. Auf Fig. 29 ist ein Beispiel einer extremen Zerrissenheit

des Artareals in zwei weit getrennte Unterareale beim Schlammbeißer angeführt; solche Fälle, von denen in der Zoogeographie Beispiele aus verschiedenen Tiergruppen bekannt sind, sind mit Sicherheit auf postdiluviale Disjunktion des ursprünglich einheitlichen, in diluviale Refugien während der Eiszeit zurückgedrängten Artareals zurückzuführen. Fig. 30 bringt ein typisches Beispiel eines geographisch zerrissenen Areals einer Art, die ans Hochgebirge angepaßt ist.

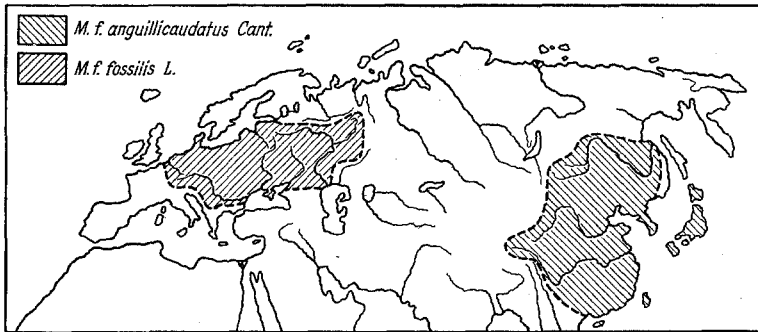


Fig. 29. Beispiel eines durch postdiluviale Disjunktion zerrissenen Artareals. Verbreitung des Schlammbeißers *Misgurnus fossilis* L. in der Paläarkt. (Nach BERG 1916.)

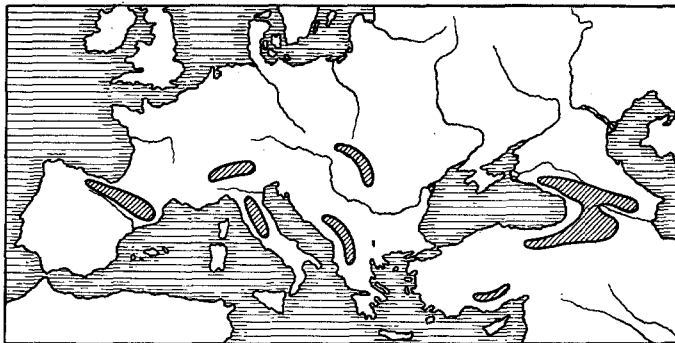


Fig. 30. Beispiel eines geographisch zerrissenen Artareals. Verbreitung der Gemse *Rupicapra rupicapra* L. (Nach GEPTNER 1936.)

Auf Fig. 31 ist ein ähnlicher Fall gebracht, bei dem die betreffende Art an voneinander durch Wüsten isolierte Flußtäler gebunden ist. In vielen Fällen greift der Mensch ein und bringt, entweder durch teilweise Ausrottung, oder durch Verschleppung in vorher von der betreffenden Art nicht bewohnte Gegenden sekundär eine Zerrissenheit in früher einheitliche Verbreitungsareale hinein. Auf Fig. 32 ist ein derartiges Beispiel, die heutige Verbreitung des Zobels, angeführt. Bei den auf den Fig. 29 bis 32 angeführten Beispielen handelt es sich um geographische Isolation zum Teil sehr großer Teile der betreffenden Artpopulation. Die geographische Isolation kann sich aber auch auf wesentlich kleinere Populationen

Fig. 31.

Beispiel eines „Netzareals“, zerrissen durch das Fehlen entsprechender Biotope zwischen den einzelnen Flußsystemen. Verbreitung der Erdratte *Nesokia* (GRAY) in Mittelasien.

(Nach GEPTNER 1936.)

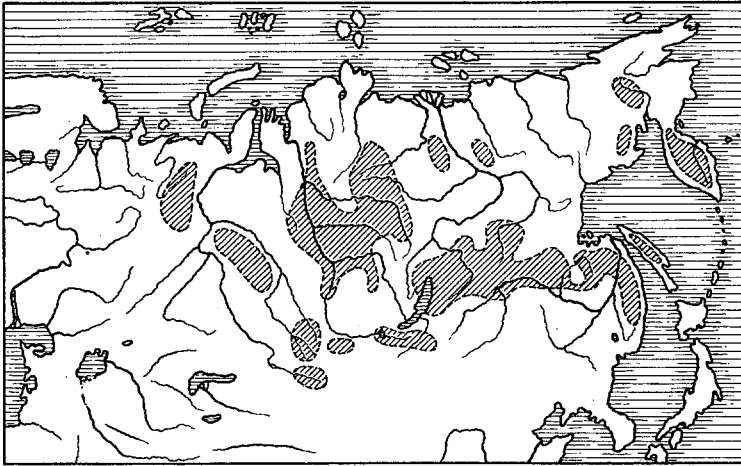
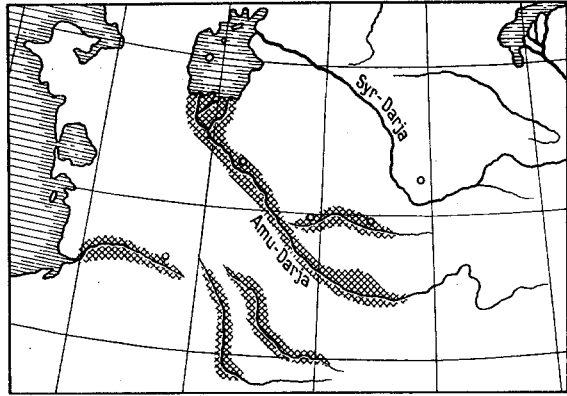


Fig. 32. Beispiel eines durch Ausrottung sekundär zerrissenen Artareals. Die gegenwärtige Verbreitung des Zobels *Martes zibellina* L. in der Nord-Paläarkt. (Nach OGNEV 1931.)

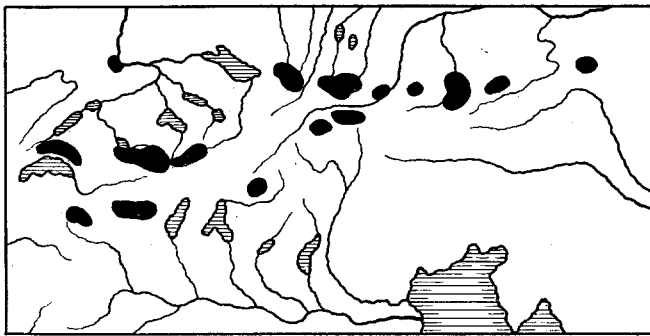


Fig. 33. Beispiele der fleckenartigen Verteilung der für die betreffende Art bewohnbaren Biotope innerhalb des Artareals. Verteilung der Populationen der Schneemaus *Chionomys nivalis* MART. in den Alpen. (Nach E. MOHR aus GEPTNER 1936.)

beziehen, wie es auf Fig. 33 an der fleckenartigen Verteilung der Populationen der Schneemaus in den Alpen gezeigt ist.

Die Betrachtung der Verbreitungskarten verschiedener Arten zeigt somit, daß in verschiedensten Maßstäben geographische Zerrissenheit und geographische Isolation vorkommt. Eine nähere Betrachtung der Individuenverteilung innerhalb jeder lokalen Population einer Organismenart zeigt, daß auch da die Verteilung nie vollkommen gleichmäßig ist. Entweder sind kleine Unterpopulationen fleckenartig oder netzförmig nur an bestimmte Biotope gebunden, zwischen denen die betreffende Art fehlt; oder es sind zumindest lokale Anhäufungen der Individuen an bestimmten Stellen des von der betreffenden Art bewohnten Gebietes festzustellen. Schematisch ist dies auf der oberen Reihe der Fig. 34

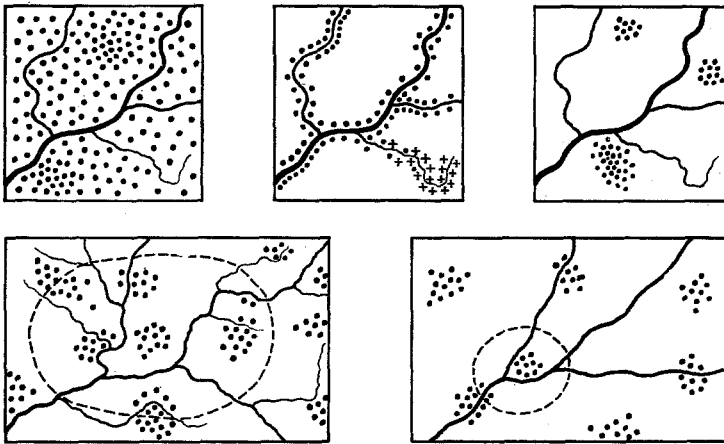


Fig. 34. Schema der Verteilung der Individuen innerhalb des Artareals, und das Verhältnis der „Kleinpopulationen“ zum „Aktionsbereich“ der betreffenden Art.

dargestellt. Eine territoriale Trennung von Unterpopulationen ist so gut wie immer und überall innerhalb der Artareale vorhanden; diese kleine territoriale Trennung von Unterpopulationen zeigt aber nicht immer den eigentlichen Grad der territorialen Isolation der betreffenden Unterpopulationen an, denn die Isolation hat eine mehr oder minder ausgesprochene Unterbrechung der Panmixie zur Voraussetzung. Der Panmixiegrad wird aber nicht allein durch die territoriale Verteilung der Individuen, sondern auch durch deren Beweglichkeit in Raum und Zeit bedingt. Letzteres kann man als „Aktionsbereich“ der Individuen einer bestimmten Art bezeichnen. Als „Aktionsbereich“ bezeichnen wir das Territorium, innerhalb dessen sich einzelne Individuen einer Generation aktiv bewegen, oder passiv, aber regelmäßig verschleppt werden; somit stellt er das regelmäßige potentielle Fortpflanzungsgebiet einzelner Individuen der betreffenden Art dar. Es ist klar, daß der Grad der Panmixie, und somit ihr Reziprokes — der Grad der Isolation einzelner Populationsteile innerhalb des Artareals, vorwiegend durch das Verhältnis zwischen der territorialen Trennung einzelner

Unterpopulationen und dem Aktionsbereich der Individuen der betreffenden Art bedingt werden; schematisch ist dieses auf Fig. 34 unten dargestellt. Ist die territoriale Trennung klein im Vergleich zum Durchmesser des Aktionsbereiches, so ist keine nennenswerte Isolation vorhanden; ist dagegen der Aktionsbereich klein im Vergleich zur territorialen Trennung, so muß eine ausgesprochene Isolation der betreffenden Populationsteile angenommen werden. Es ist noch sehr wenig genaues über die Aktionsbereiche verschiedener Organismenarten bekannt. Wie falsch die Beurteilung der intraspezifischen Isolation allein auf Grund der territorialen Trennung der Populationen innerhalb des Artareals sein kann, zeigt folgendes Beispiel. Die gewöhnliche, weit verbreitete Krickente hat ein typisches Fleckenareal; sie ist innerhalb des Artareals nur an bestimmten,

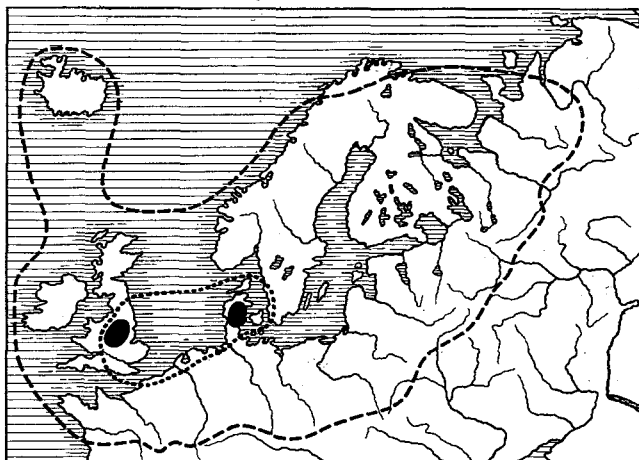


Fig. 35. „Aktionsbereiche“ der Krickente und des Stars. Junge Krickenten *Nettion crecca* L. wurden in England (schwarze Stelle) beringt und schon im nächsten Jahr als Brutvögel in dem unterbrochen umgrenzten Gebiet gefunden; die in Dänemark (schwarze Stelle) jung beringten Stars *Sturnus vulgaris* L. wurden in den nachfolgenden 8 Jahren in dem punktiert umgrenzten Gebiet wiedergefunden. (Schematisiert nach SCHÜTZ und PROMPROV.)

passenden Biotopen vorhanden, die manchmal recht weit voneinander entfernt sind. Auf Fig. 35 sind Ergebnisse von in England durchgeführten Beringungsversuchen junger, aus dem Nest geholtter Krickenten angeführt: die in Mittelengland als Jungvögel beringten Enten wurden schon im nächsten Jahre als Brutvögel in einem riesigen Gebiete gefunden. Das bedeutet eine enorme territoriale Dispersion der Brut in jeder Generation, also einen enormen Aktionsbereich, der bei weitem die territorialen Trennungen innerhalb des Artareals übertrifft und also die territoriale Trennung als solche jeder Bedeutung als Isolationsfaktor beraubt. Das auf gleicher Figur angeführte Beispiel des gewöhnlichen Stars zeigt einen wesentlich kleineren Aktionsbereich. An geeigneten Objekten können durch genaue populationsstatistische Erhebungen und Markierungsversuche die Verteilungsverhältnisse der Individuen und ihr Aktions-

bereich innerhalb der Populationen untersucht werden. Auf Fig. 36 ist das Ergebnis einer Untersuchung über die tatsächliche Verteilung der Individuen von drei verschiedenen *Drosophila*-Arten auf einem Grundstück während einer ganzen Saison dargestellt. Diese Ergebnisse wurden mit Hilfe einer Untersuchungsmethode gewonnen, die der in der Botanik seit langem benutzten Netzquadratmethode grundsätzlich ähnlich ist. Auf Fig. 37 ist das Ergebnis einer Unter-

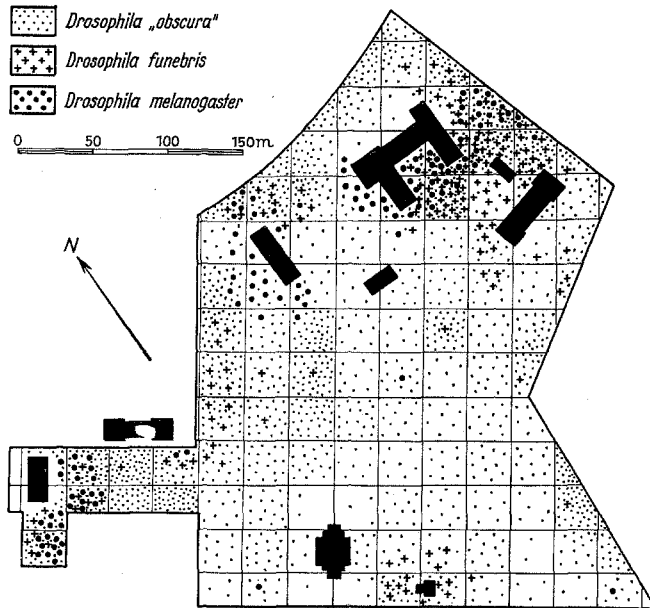


Fig. 36. Verbreitung von drei *Drosophila*-Arten auf einem Grundstück in Berlin-Buch nach regelmäßigen Fangergebnissen mit Hilfe der „Netzquadratmethode“. In die Mitte aller Quadrate wurden alle drei bis vier Wochen für zwei bis drei Tage je eine zweimal täglich revidierte Fangflasche hingestellt. (Schematisiert nach H. A. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY; unver.)

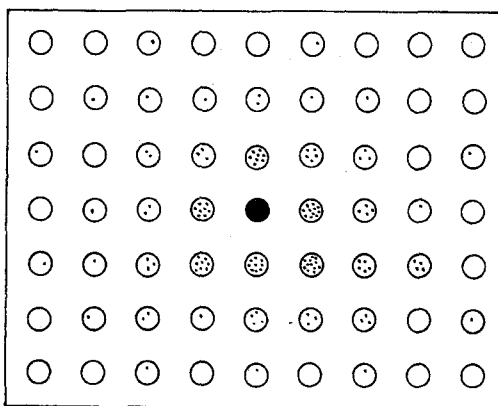


Fig. 37. „Aktionsbereich“ von *Drosophila funebris*. 1200 durch „Signalgene“ (Mutationen) markierte Fliegen wurden an einer mit Futter versehenen Stelle (schwarzer Kreis) hinausgelassen; die in regelmäßigen Abständen um diese Stelle verteilten Fangflaschen wurden zwei Wochen lang täglich auf markierte Fliegen durchgesehen. Die Kreise bezeichnen die Stellen, an denen Fangflaschen standen; die Punkte in diesen Kreisen bezeichnen markierte Fliegen.

suchung über die ungefähre Ausdehnung des Aktionsbereiches bei einer *Drosophila*-Art angeführt. Diese Ergebnisse wurden durch Wiedereinfangen an einer bestimmten Stelle ausgesetzter markierter Individuen gewonnen; bei *Drosophila*, ebenso wie bei anderen Objekten, bei denen verschiedene Mutationen bekannt sind, können zur Markierung bestimmte Mutationskombinationen benutzt werden. Die bisherigen Versuche zeigten, daß der Aktionsbereich bei *Drosophila* recht klein ist; deshalb spielen auch relativ geringe territoriale Trennungen der Unterpopulationen bei dieser Organismengruppe eine recht große Rolle im Sinne der intraspezifischen Isolation.

Wir sehen somit, daß die Isolation in verschiedensten Formen bis in die kleinsten Populationen aller Lebewesen verbreitet ist. Sie kann also als Evolutionsfaktor überall eingreifen. Ebenso wie bei der Selektion wissen wir aber zunächst sehr wenig Exaktes und Quantitatives über den Grad der Isolation innerhalb verschiedener Artpopulationen, und somit über ihre relative Rolle als Evolutionsfaktor.

d) Populationswellen

Wenn wir von Isolation als Evolutionsfaktor sprechen, so stellen wir uns meistens Vorgänge vor, die beträchtliche Teile der Population für längere Zeitspannen betreffen. Nur solche Isolationsvorgänge können richtend in den historischen Evolutionsvorgang eingreifen. Es erscheint deshalb aus biologischen Gründen zweckmäßig, als besonderen Evolutionsfaktor Vorgänge herauszugliedern, die bezüglich ihres Wirkungsmechanismus auf die genotypische Zusammensetzung der Populationen von der ausgeprägten Isolation eigentlich nicht zu trennen sind; die also ebenfalls die Panmixie und die Vermischung beeinflussen. Diese Vorgänge können aber außerdem auch wesentlich die Voraussetzungen für die evolutionistische Wirkung der anderen Evolutionsfaktoren beeinflussen. Diese Vorgänge wurden seinerzeit von TSCHEKVERIKOFF als „Lebenswellen“ (TSCHEKVERIKOFF 1915, 1926) und von DUBININ als „genetisch-automatische Prozesse“ (DUBININ 1931, DUBININ und ROMASCHOFF 1932) bezeichnet; vielleicht ist es zweckmäßiger, wie es sich während der Würzburger Diskussion herausgestellt hat, sie als „Populationswellen“ zu bezeichnen.

Als „Populationswellen“ bezeichnen wir quantitative Schwankungen der Individuenzahl und territoriale Verschiebungen einzelner Populationen innerhalb der Art, die grundsätzlich, ähnlich wie die vorhin definierte Isolation, die Panmixie und die Populationsgröße einschränken, bzw. ändern; der Unterschied der Populationswellen von Isolation bezieht sich vorwiegend auf ihr zufälliges Schwanken und auf beschränkte Dauer eines bestimmt-gerichteten Populationswellen-Vorgangs.

Quantitative Schwankungen der Individuenzahlen sind bei sämtlichen Lebewesen vorhanden. Solche Schwankungen können verschieden bedingt, von verschiedener zeitlicher und räumlicher Ausdehnung sein. Sie können z. B. streng periodisch, bedingt durch Gebundenheit an Generations- oder Saisonzyklen auftreten. Es ist wohlbekannt, daß z. B. bei sämtlichen Organismen nur ein Bruchteil, manchmal ein ganz geringer Bruchteil der Nachkommen jeder Gene-

ration das fortpflanzungsfähige Alter erreicht; hier handelt es sich allerdings nur um quantitative Unterschiede in der Häufigkeit verschiedener Altersklassen innerhalb der Population. Es ist ebenso bekannt, daß auch bei Organismen, die mehrere Generationen jährlich haben, ausgesprochene Unterschiede der Individuenzahlen in verschiedenen Jahreszeiten vorkommen; bei manchen Insekten der gemäßigten Zone können die Unterschiede in der Individuenzahl unmittelbar

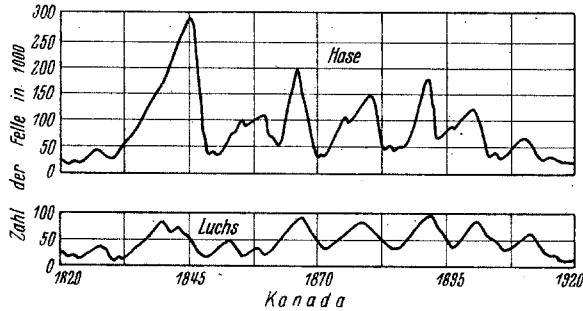


Fig. 38. Quantitative Fluktuationen der Populationen des Hasen *Lepus americanus* und Luchses *Lynx canadensis*, nach Zahl der Felle auf den Pelzmärkten in Kanada während eines Jahrhunderts. Beispiel koordinierter „Populationswellen“ zweier Arten. (Nach HEWITT 1921, aus GEPTNER 1936.)

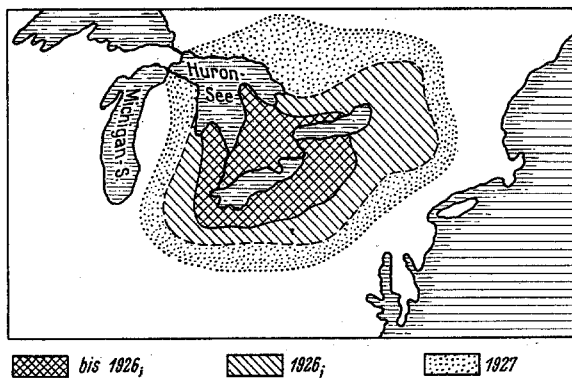


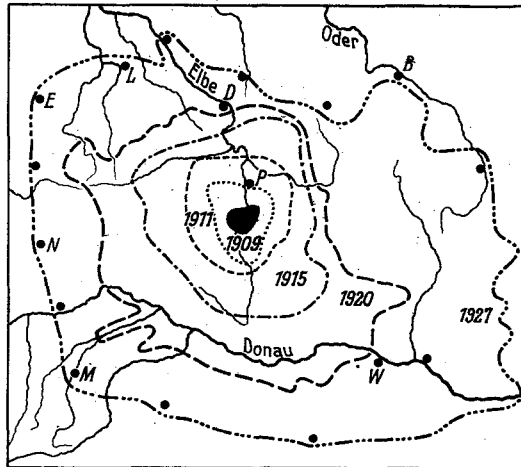
Fig. 39. Ausbreitung des Maisschädlings *Pyrausta nubilalis* in Nordamerika. (Nach FELT 1928, aus GEPTNER 1936.)

nach Überwinterung und in der Hochsaison sich wie 1 : 1000 oder noch mehr verhalten. Schließlich können unperiodische, oder vielmehr an keine festgelegten Zyklen gebundene, aber trotzdem mehr oder minder oft wiederkehrende Schwankungen der Individuenzahl vorkommen; auf Fig. 38 sind derartige quantitative Fluktuationen der Populationen der Hasen und Luchse in Kanada während eines Jahrhunderts angeführt.

Hin- und herschwanken kann nicht nur die Individuenzahl als solche, sondern auch das Verbreitungsareal einer Sippe. Die Ursachen solcher terri-

torialer Schwankungen können sehr verschieden sein. Es kann sich um rasche Ausbreitung oder Zusammenschrumpfung gewisser Teile des Artareals handeln; solche Vorgänge können auch langsamer sein und dann oft der Beobachtung entgehen. Besonders bekannt sind Fälle rascher Ausbreitung, manchmal innerhalb weniger Jahre, von Schädlingen und Organismen, die in ihnen fremde, aber biologisch passende Gebiete eingeschleppt wurden. Auf Fig. 39 ist die rasche Ausbreitung des von Europa eingeschleppten Maisschädlings *Pyrausta nubilalis* in Nordamerika angeführt; wohlbekannt sind wiederholte rasche Ausbreitungen des aus Amerika eingeschleppten Koloradokäfers in Europa. Auf Fig. 40 ist die, ebenfalls sehr rasche, Ausbreitung der amerikanischen Bisamratte in Mitteleuropa angeführt, die 1907, ohne zu ahnen, daß sie sich zu einem gefährlichen Schädling entwickeln wird, an einer Stelle in Böhmen ausgesetzt wurde. Daß es sich nicht

Fig. 40.
Ausbreitung der amerikanischen Bisamratte *Fiber zibethicus* L. in Mitteleuropa. Der schwarze Fleck in der Mitte ist die Stelle, an der 1907 die Bisamratte ausgesetzt wurde.
(Nach ULLBRICH 1930.)



nur um schnelle Ausbreitung von Schädlingen, oder an den Menschen gebundenen bzw. vom Menschen importierten Organismen handeln kann, zeigen die nächsten Figuren. Auf Fig. 41 sind zwei Beispiele einer relativ raschen Ausbreitung des Artareals wild lebender Tiere in westöstlicher Richtung angeführt: seit Anfang des 19. Jahrhunderts haben der Kanarienfink und der Feldhase ihre Artareale in nordöstlicher Richtung enorm vergrößert. Auf Fig. 42 sind zwei Beispiele einer ähnlichen Ausbreitung der Artareale nach dem Westen zu angeführt: seit der Mitte des 19. Jahrhunderts haben der sibirische Ammer und der grüne Laubvogel sich rasch in westlicher Richtung verbreitet und sehr große, für die betreffenden Arten neue Gebiete besiedelt. Auf Fig. 43 ist die Ausbreitung eines Artareals nach Norden, an dem Beispiel der Blauracke angeführt. Man könnte viele andere Beispiele nicht nur der raschen Ausdehnung, sondern des ebenso raschen Schrumpfens von Artarealen anführen. Solche Vorgänge finden dauernd bei Vertretern verschiedenster Organismengruppen in der Natur statt. Es ist allerdings nicht leicht, gut gesicherte und genau verfolgte Fälle zu finden, denn nur wenige wurden über Jahrzehnte zuverlässig registriert. Am besten kennt man

territoriale Populationswellen bei den Schädlingen unter den Insekten, da sie dort wegen der raschen Vermehrung schneller ablaufen und wegen ihrer praktischen Bedeutung schon seit längerer Zeit genau verfolgt werden. Bei näherer Betrachtung sieht man aber, daß diese Erscheinungen durchaus nicht an Schädlinge gebunden, sondern bei allen Lebewesen verbreitet sind.

Besonders deutlich sieht man quantitative und territoriale Populationswellen am Rande des Verbreitungsareals, an den Arealsgrenzen der Art. Jedem

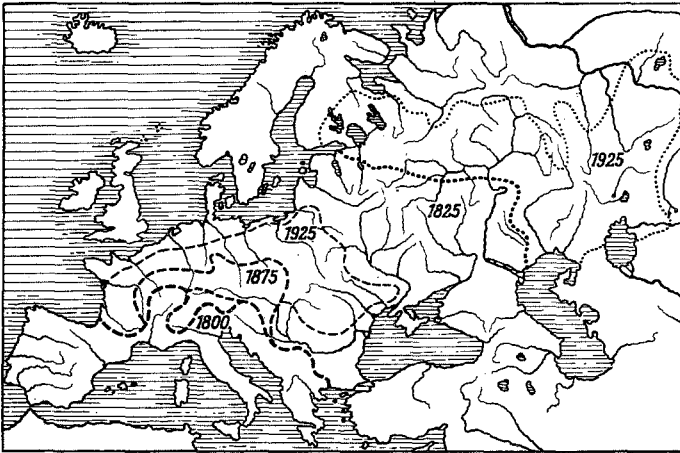


Fig. 41. Ausbreitung in westöstlicher Richtung des Kanarienfinken *Serinus canaria serinus* L. und des Feldhasen *Lepus europaeus* L. seit Anfang des 19. Jahrhunderts. Unterbrochene Linien im Westen — *S. c. serinus*; punktierte Linien im Osten — *L. europaeus*. (Nach MAYE und FOLITAREK.)

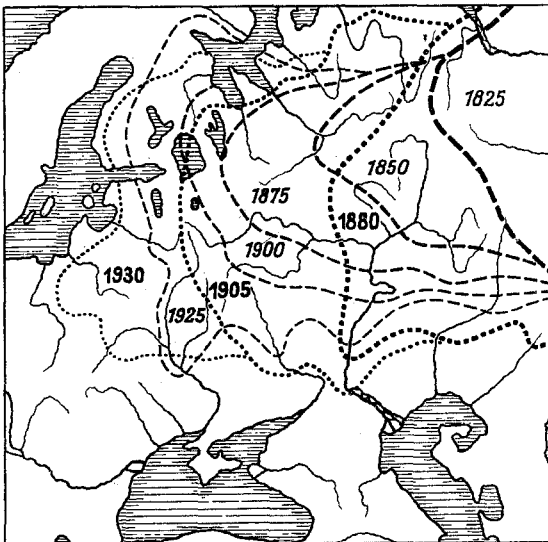


Fig. 42.

Ausbreitung in ostwestlicher Richtung des sibirischen Ammers *Emberiza aureola* PALL. und des grünen Laubvogels *Acanthopneuste viridiana* BLYTH. seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Unterbrochene Linien und schräge Zahlen = *E. aureola*; punktierte Linien und gerade Zahlen = *A. viridiana*.

(Nach PROMPTOV 1934 und anderen Angaben.)

Feldbiologen, der über längere Zeiten Arealgrenzen beobachten konnte, ist bekannt, daß sich da direkt eine Art „Brandung“ abspielt, indem an einzelnen Stellen die Art vordringt, an anderen zurückgeht, kleine Inselpopulationen außerhalb des geschlossenen Artareals, als sozusagen Pioniere in fremder Umgebung bildet, die ihrerseits wachsen und mit der großen Artpopulation verschmelzen, oder sich verkleinern und verschwinden können. Auf Fig. 44 ist ein Schema solcher territorialer Populationsschwankungen an einer Arealgrenze angeführt; die Zeichnung ist ganz schematisch, es wurden ihr aber tatsächliche Verhältnisse an einer Stelle der südlichen Ausbreitungsgrenze des Zobels zugrundegelegt.

Quantitative und territoriale Populationswellen, in Verbindung mit unvollkommenen und variablen terri-

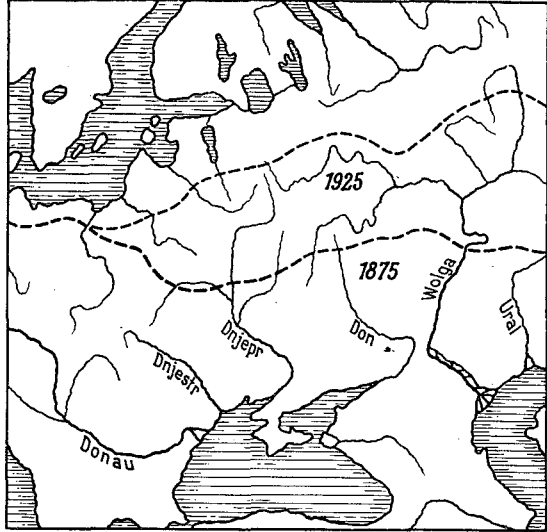
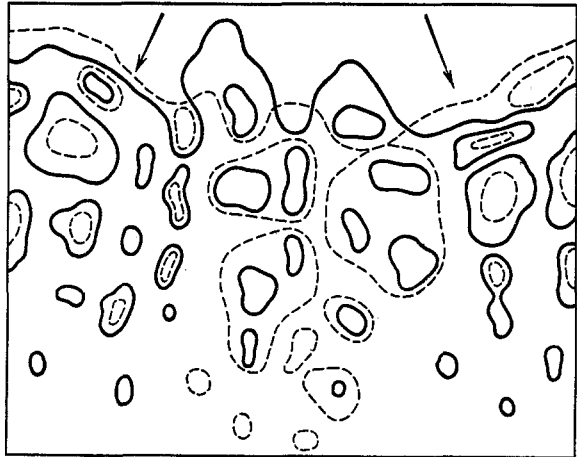


Fig. 43. Ausbreitung der Blauracke *Coracias garrula* L. nach Norden im Laufe des letzten halben Jahrhunderts.

Fig. 44.
Schema der territorialen Populationschwankungen (Bildung von „Populations-Inseln“, deren Wachstum, bzw. Verschwinden) an einer Arealgrenze. Pfeile zeigen Stellen von ansteigenden territorialen Populationswellen an; dazwischen — eine zurückgehende territoriale Populationswelle. Gestrichelt = frühere, ausgezogen = spätere Verhältnisse.



torialen Isolationen innerhalb kleinerer Populationen spielen in zweierlei Hinsicht eine besonders große Rolle.

Erstens wird dabei, durch Beschränkung der Individuenzahl und des Panmixiegrades, eine sehr starke zufällige Schwankung der Konzentration einzelner Mutationen und Mutationskombinationen zustande gebracht. Ein großer Teil

der wiederholt in geringen Raten auftretenden Mutationen wird durch diese zufälligen Schwankungen rasch, oft in einer Generation, zum vollkommenen Verschwinden gebracht; andere können ebenso zufällig (falls in einem kleinen, mehr oder minder isolierten Populationsteil zufällig einige Mutationsträger zurückbleiben und dann von einer ansteigenden Populationswelle erfaßt werden) schlagartig hohe Konzentrationen erreichen. Diese Vorgänge der zufälligen Gen-Konzentrationschwankungen sind von ganz ausschlaggebender Bedeutung: denn erst die durch derartige zufällige Schwankungen zu einer höheren Konzentration gebrachten Mutationen können einer mehr oder minder intensiven Auslese ausgesetzt werden, da die Selektion bei sehr geringen Gen-Konzentrationen nur sehr langsam fortschreiten kann. In diesem Sinne müssen Populationswellen (deren „Brandung“ selbstverständlich nicht nur an Artarealsgrenzen, sondern auch an allen Grenzen panmictischer Unterpopulationen innerhalb des Artareals von besonderer Bedeutung ist) als eigentlicher Lieferant des Evolutionsmaterials an die natürliche Auslese betrachtet werden; und nur durch solche Populationswellen können rezessive Merkmale in homozygoter Form unter die Wirkung der Auslese gelangen; denn, wie wir gesehen haben, kann der Auslesewert der Heterozygote ein ganz anderer als der der Homozygote sein, ganz abgesehen davon, daß ein rezessives Merkmal als solches (z. B. als mimetisches oder Schutzmerkmal) erst in homozygotem Zustand seinen Selektionswert zeigen kann. Auf Wirkung der Populationswellen ist auch zurückzuführen, daß, wie wir früher gesehen haben, in sämtlichen freilebenden Populationen eine Reihe von Mutationen in recht hohen Konzentrationen vorhanden ist.

Zweitens können sowohl die beträchtlichen Schwankungen der Individuenzahlen als auch Ausdehnungen der Verbreitungsareale wesentlich den Selektionsvorgang beeinflussen. Es ist klar, daß bei quantitativen Lebenswellen, die sich über mehrere Generationen erstrecken, die Intensität der Auslese auf dem ansteigenden Ast abnimmt und auf dem absteigenden zunimmt. Territoriale Arealsschwankungen können einen Teil der Individuen der betreffenden Sippe unter neue Konstellationen von Milieubedingungen bringen, unter denen sich dann auch die Auslesevorgänge wesentlich ändern. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß VAVILOV (1927) für eine ganze Reihe von Kulturpflanzen gerade an den Arealsgrenzen das Vorkommen vieler rezessiver Formen feststellen konnte.

Größere territoriale Populationswellen, die in extremen Fällen schon beinahe den historischen Migrationen der Arten gleichzusetzen sind, können schließlich als wesentlicher Faktor der Vermischung schon differenzierter Formen, und somit der Bildung vieler neuer Mutationskombinationen dienen; und in manchen Fällen müssen fortschreitende Arealausbreitungen, falls sie durch Anwachsen eines ursprünglich kleinen Populationsteiles zustande kommen, von einem Prozeß der Verringerung der genetischen Vielgestaltigkeit des betreffenden Populationsteiles begleitet werden; einem Vorgang, auf den vielleicht einige Fälle der geographisch-gerichteten Variabilität zurückgeführt werden könnten (REINIG 1938).

2. Relative Bewertung einzelner Evolutionsfaktoren

Aus der vorhin gegebenen Beschreibung der uns bekannten Evolutionsfaktoren geht im großen und ganzen schon auch ihre relative Bedeutung im Evolutionsmechanismus hervor. Selbstverständlich kann von verschiedener oder relativer Bedeutung einzelner Evolutionsfaktoren nur im Sinne ihrer relativen Beteiligung an den einzelnen Seiten des Evolutionsvorganges gesprochen werden; denn es ist klar, daß alle Evolutionsfaktoren für den Evolutionsvorgang, so wie wir ihn vor uns haben, unbedingt notwendig sind.

Grundsätzlich können die vier von uns aufgezählten Evolutionsfaktoren auf drei Wirkungsmechanismen zurückgeführt werden: den Mutationsdruck durch wiederholte Lieferung des Evolutionsmaterials in Form bestimmter Mutationen, den Selektionsdruck, der in Ausmerzung nicht adaptiven und Auslese adaptiven Evolutionsmaterials besteht, und den zufälligen Konzentrationschwankungen einzelner Genotypen durch variierende Beschränkung der Panmixie und der Individuenzahlen. Der letzte Wirkungsmechanismus unterscheidet sich vorwiegend quantitativ in den von uns oben getrennten Evolutionsfaktoren, der Isolation und den Populationswellen.

Der Mutationsdruck kann nur in beschränktem Maße als richtender Faktor der Adaptation und Differenzierung angesehen werden. Nur insofern, als selbstverständlich das nicht entstehen kann, wozu durch Mutabilität die notwendigen Bausteine nicht geliefert werden können. Die Mutabilität muß somit als Lieferant des Evolutionsmaterials angesehen werden. Dieselbe Bedeutung kommt vorwiegend auch den Populationswellen zu; denn, wie wir gesehen haben, wird eigentlich erst durch zufällige Konzentrationsschwankungen das Genotypenmaterial auf die historische Evolutionsarena gebracht, und einer intensiveren Auslese ausgeliefert. Die Populationswellen ermöglichen sozusagen eine vollere und vielseitigere evolutionistische Ausnutzung des vom Mutationsprozeß gelieferten Evolutionsmaterials; sie schaffen dauernd, in verschiedenen Teilen des Artareals „Evolutionskandidaten“, deren weiteres Schicksal allerdings von den zwei anderen Faktoren abhängt.

Die eigentlichen richtenden Faktoren der Evolution sind die Selektion und die Isolation. Die Selektion ist der Faktor, der die Adaptation zustandebringt und mit ihr die Differenzierung in Zeit, oder das, was wir Höherentwicklung nennen. Die Isolation, also länger andauernde Trennung einzelner Artpopulationsteile, muß als Hauptfaktor der Differenzierung im Raum betrachtet werden, die allerdings auch durch verschieden gerichtete Selektion in verschiedenen Teilen des Artareals zustandegebracht werden könnte, die aber durch Isolation wesentlich vertieft und irreversibel gemacht wird. Biologische, vor allem genetische Isolation ist auch der wesentlichste Schritt der Artbildung; er ermöglicht schon partiell morphophysiologisch differenzierten Sippen (die somit Unterschiede in ihrer weiteren Entwicklungspotenz in gewissem Grade besitzen müssen), zum Teil nebeneinander, unter Einfluß ähnlicher Bedingungskonstellationen sich weiter zu entwickeln, ohne die vorhin gewonnene Differenzierung einzubüßen. Eine frühzeitig in einem kleinen Teil des ursprünglichen Artareals eingetretene

biologische Isolation muß automatisch auch von vornherein einen Unterschied in der weiteren Entwicklungspotenz mit sich bringen.

Die vier uns bekannten Evolutionsfaktoren bilden somit zwei Gruppen: die Mutabilität und die Populationswellen liefern das Evolutionsmaterial, die Selektion und die Isolation bilden die richtenden Evolutionsfaktoren; wobei die Selektion die Adaptation und zeitliche Differenzierung, die Isolation — die räumliche Differenzierung in erster Linie bedingen. Andere Faktoren, wie z. B. ein direkter richtender Einfluß der Umwelt, sind uns nicht bekannt, und die bisherigen Ergebnisse der experimentellen Genetik sprechen gegen die Möglichkeit der Existenz derartiger Faktoren und gegen die Notwendigkeit ihrer Annahme.

IV. Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung

Es bleibt uns nur noch kurz die Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung aufzuzählen. Die Methoden und Wege dieser Forschungsrichtung können selbstverständlich sehr mannigfaltig sein. Man kann aber zunächst zwei Richtungen unterscheiden: eine theoretische und eine empirische. Zu der ersten gehören mathematische Analysen der Wirksamkeit verschiedener Evolutionsfaktoren unter bestimmten Bedingungen und die Prüfung der Voraussetzungen einer genetisch-selektionistischen Evolutionserklärung; zu der zweiten gehört die genetische Analyse der Unterschiede zwischen verschiedenen taxonomischen Sippen und ein sehr mannigfaltiges Arbeitsgebiet, das man als Populationsgenetik kurz bezeichnen kann.

1. Mathematische Analysen der Wirkungsfähigkeit der Evolutionsfaktoren

Von entscheidender Bedeutung für jede Art genetisch-evolutionistischer Überlegungen ist die Kenntnis der Wirkungsgesetze und Grenzwerte der Wirksamkeit einzelner Evolutionsfaktoren und deren Kombinationen. Solche Kenntnisse können auf dem Wege einer mathematischen Analyse gewonnen werden. Diese Forschungsrichtung wurde vor allem durch die Arbeiten von DUBININ und ROMASCHOV, R. A. FISHER, GAUSE, J. B. S. HALDANE, HARDY, PEARSON, PHILIPTSCHENKO, TSCHETVERIKOV, VOLTERRA und S. WRIGHT gefördert. Auf die Einzelheiten braucht hier nicht eingegangen zu werden, da dieser Arbeitsrichtung ein besonderes Referat von K. PÄTAU am heutigen Nachmittage gewidmet ist. Es genügt hier zu betonen, daß auf mathematischem Wege, bei Annahme bestimmter biologischer Bedingungen und Bedingungskombinationen, die Wirkungsgesetze und Wirkungsgeschwindigkeiten der Selektion, der Mutabilität und der zufälligen Genkonzentrationsschwankungen einzeln und in Kombination ermittelt werden können. Dadurch wird die potentielle Wirkungsfähigkeit dieser Evolutionsfaktoren festgestellt; und diese Feststellung ist von entscheidender Bedeutung für die Annahmen über mögliche Grenzwerte der Wirksamkeit der betreffenden Faktoren in freier Natur. Derartige mathematische Analysen können aber selbstverständlich gar nichts über die tatsächlichen Verhältnisse der in der Natur sich abspielenden Evolutionsvorgänge aussagen, solange man keine numerischen Werte wenigstens für die relative Größe des Selektionsdruckes, des Mutationsdruckes und der Populationswellen für die einzelnen Evolutions-

abläufe hat. Vorhin haben wir gesehen, daß die experimentelle Genetik für einige dieser Werte wenigstens die Größenordnung anzugeben schon imstande ist. Gegenüber den unter den Biologen nicht seltenen extremen Empirikern, die dazu neigen, diese und ähnliche Arbeitsrichtungen als überflüssige mathematische Spielereien zu betrachten, muß aber betont werden, daß gerade auf diesem Gebiete ohne strenge und exakte Analyse der Verhältnisse, wenn auch unter künstlich angenommenen Voraussetzungen, der Evolutionsmechanismus überhaupt nicht klar gesehen und erkannt werden kann. Eine „qualitative“ Schätzung auf den „ersten Blick“, oder auf Grund sogenannter allgemein-biologischer „Erfahrungen“ und „Bewertungen“ kann zu bizarrsten Trugschlüssen führen.

2. Experimentelle Prüfung der Prämissen einer genetisch-selektionistischen Evolutionsdeutung

Aus der vorher erwähnten mathematischen Arbeitsrichtung ergeben sich theoretische Voraussetzungen für die Bildung von Vorstellungen über den Evolutionsmechanismus, die sich auf die Wirkungsfähigkeit bestimmter Evolutionsfaktoren unter bestimmten Bedingungen beziehen. Die in diesem Abschnitt zu erwähnenden Arbeitsmethoden haben zur Aufgabe die Prüfung, ob die uns jeweils bekannt werdenden Tatsachen und Mechanismen der experimentellen Genetik in ausreichendem Maße solche Eigenschaften besitzen, um als allein gültiges Evolutionsmaterial dienen zu können. Unter diese Arbeitsrichtung fällt also die Durchführung grundsätzlich wichtiger Modellversuche und Sichtung des gesamten genetischen Tatsachenmaterials vom Standpunkt der Eignung dieser genetischen Kenntnisse zur Klärung des Evolutionsmechanismus. Es ist klar, daß dieses Gebiet außerordentlich mannigfaltig ist, seine besondere Art braucht aber nicht näher beschrieben zu werden, denn mein ganzer heutiger Vortrag ist eigentlich nichts anderes, als ein Versuch diese Methode anzuwenden. Diese Arbeitsrichtung hat also eigentlich keine bestimmte spezifische Arbeitsmethodik und besteht lediglich darin, daß man von Zeit zu Zeit das mit verschiedensten Arbeitsmethoden gewonnene genetische Tatsachenmaterial und die aus diesem Tatsachenmaterial sich ergebenden genetischen Gesichtspunkte, vom Standpunkt ihrer Eignung zur Klärung von Evolutionsfragen kritisch mustert. Dieses kann selbstverständlich nicht nur in einer so allgemeinen und wenig eingehenden Form wie im heutigen Vortrag, unter dem allgemeinen Gesichtspunkt „Genetik und Evolution“, sondern auch vom Standpunkt spezieller Evolutionsfragestellungen (wie z. B. das Mimikryproblem, physiologische Adaptation, Korrelationsproblem, Artentstehung, usw.) durchgeführt werden. Die Bedeutung dieser Arbeitsrichtung liegt darin, daß nur auf diesem Wege die Aufstellung evolutionistischer Theorien mit möglichst wenig unbegründeten, inhaltslosen und den genetischen Erfahrungen sogar widersprechenden Voraussetzungen ermöglicht wird; andererseits kann kritische, aber gleichzeitig strenge und der Tragweite der genetischen Kenntnisse gerecht werdende Sichtung des genetischen Tatsachenmaterials vom evolutionistischen Standpunkt aus, eventuelle Lücken in unseren Kenntnissen der Variabilität aufdecken und so zu der Suche nach neuen Tatsachen und Mechanismen anregen.

3. Kreuzungsanalysen taxonomischer Sippen

Neben den zwei vorhin erwähnten allgemeinen und eine vorwiegend theoretische Bedeutung besitzenden Arbeitsrichtungen, kann und muß rein empirische und experimentelle genetische Arbeit betrieben werden, die der Klärung evolutionistischer Probleme dienen soll. Als naheliegendste Methode erscheint dabei die genetische Analyse von Unterschieden zwischen schon vorhandenen taxonomischen, oder systematisch-reellen Sippen. Diese Arbeitsrichtung hat zweierlei Bedeutung.

Erstens wird auf diesem Wege geprüft, ob die Unterschiede zwischen den systematisch-reellen Sippen auf genetisch bekannte Faktoren zurückgeführt werden können, und welcher Art diese Faktoren sind. Wir haben schon früher gesehen, daß die bisherigen derartigen Versuche gezeigt haben, daß solche Sippenunterschiede im wesentlichen auf Kombinationen solcher Faktoren beruhen, deren Entstehung aus dem Mutationsprozeß bekannt ist. Als ungeklärt kann nur der Entstehungsmechanismus der in manchen Kreuzungen bei Pflanzen gefundenen Plasmonunterschiede betrachtet werden.

Zweitens ist von besonderer Bedeutung eine möglichst eingehende, monographische genetische Analyse der Variabilität innerhalb einer bestimmten Organismenart. Das Ziel solcher Analysen ist gewissermaßen die Zerlegung der Biogeographie der betreffenden Art in eine Genogeographie, d. h. in die Kenntnis der Verbreitung und Konzentration einzelner Allele bzw. Chromosomentypen (im Falle von Chromosomenmutationen) innerhalb des Artareals. Eine solche Kenntnis der Genogeographie einer Art hat insofern große Bedeutung, als erst dadurch uns der jetzige statische Zustand der Verteilung des Evolutionsmaterials innerhalb einer Artpopulation gezeigt wird; denn die gewöhnliche intraspezifische systematisch-biogeographische Gliederung weist nur auf mehr oder minder wohldefinierbare Merkmalsgruppen, die ein bestimmtes Areal innerhalb des Verbreitungsgebietes der Art gewonnen haben, hin. In vielen Fällen wird man aus derartigen genogeographischen Bildern einer Art schon Schlüsse einerseits über die eigentlichen Zusammenhänge zwischen einzelnen Merkmalen und dem Milieu, und andererseits über die Wege der Bildung von Merkmalskombinationen (z. B. ob rein historisch, durch gemeinsame Wanderung, oder adaptativ, durch Selektion bestimmter Merkmalskombinationen unter bestimmten Bedingungen, oder schließlich zufällig durch Transgression unabhängiger Verbreitungsareale einzelner Gene in einem bestimmten Gebiet) ziehen können. Derartige monographische genetische Analysen der intraspezifischen Variabilität sind aber sehr zeitraubend und können selbstverständlich nur an besonders geeigneten Objekten durchgeführt werden.

Über die genetische Dynamik innerhalb der Artpopulationen können allerdings die Kreuzungsanalysen systematisch-reeller Sippen uns nur auf indirekten Wegen einen Aufschluß geben.

4. Populationsgenetik

Schließlich möchte ich als letzte Methode der genetisch-evolutionistischen Forschung eine Gruppe eigentlich sehr verschiedener Arbeitsrichtungen nennen, die man als „Populationsgenetik“ zusammenfassen kann. Als Aufgaben der

Populationsgenetik bezeichne ich die Suche, mit Hilfe verschiedenster Arbeitsmethoden, nach empirischen Tatsachen und Werten, die in die allgemeinen, theoretischen, genetisch-evolutionistischen Überlegungen eingesetzt werden können und müssen.

Die konkreten Arbeitsaufgaben der Populationsgenetik können sehr mannigfaltig sein; hier ist nicht der Platz, sie eingehend zu betrachten, vor allem, da sie vor kurzem in einem speziellen Aufsatz aufgezählt wurden (BUZZATI-TRAVERSO, JUCCI und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1938). Ich möchte nur kurz darauf hinweisen, daß gerade auf diesem Gebiete die engste Zusammenarbeit zwischen den Genetikern und den Systematikern und Biogeographen zustande gebracht werden könnte. Denn nur ein Teil der populationsgenetischen Arbeiten erfordert die Anwendung rein genetischer, kreuzungsanalytischer Arbeitsmethoden; viele andere Aufgaben können mit Hilfe feldbiologischer, ökologischer, klein-systematischer und statistischer Methoden gelöst werden.

Die Hauptrichtungen der populationsgenetischen Arbeiten sind, ganz kurz aufgezählt, folgende.

Vergleichende Phänoanalyse von Populationen. Die Systematik und Biogeographie, die vorwiegend taxonomisch, also auf fertige systematisch-reelle Sippen orientiert sind, geben uns ein nur sehr schematisiertes Bild der intraspezifischen Variabilität. Auch bei den gewöhnlichsten einheimischen Tier- und Pflanzenarten wissen wir nur sehr wenig über die Merkmalsvariabilität und die Häufigkeiten einzelner Merkmale in verschiedenen Populationen. Eine statistisch auswertbare, möglichst viele einzelne Merkmalseinheiten erfassende Analyse verschiedener Populationen einer Art könnte wertvolles Tatsachenmaterial für genetisch-evolutionistische Betrachtungen liefern.

Phäno- und Genogeographie. Außer der im vorigen Kapitel erwähnten monographischen genetischen Analyse der intraspezifischen Variabilität kann an Hand vieler Pflanzen- und Tierarten die genaue Verbreitung einzelner elementarer Merkmale untersucht werden. Das Ergebnis solcher Studien würde uns ein Bild einzelner Merkmalsareale innerhalb der Art zeigen, aus dem dann, ähnlich wie es früher für die monographisch-genetische Artanalyse erwähnt wurde, wesentlich strengere Schlüsse als bisher über den Wert einzelner Merkmale und der Art des Zustandekommens von Merkmalskombinationen gezogen werden könnten. Bei vielen Pflanzen- und Tierarten ist die genetische Natur einzelner Merkmale und Merkmalskombinationen schon bekannt; in diesen Fällen kann die Phänogeographie zu einer Genogeographie vertieft werden.

Populationsstatische Analyse der Anpassungen und des Polymorphismus. Durch geeignete, fortgesetzte populationsstatische Merkmalsanalysen kann vieles über die Anpassungserscheinungen und den Selektionswert einzelner Merkmale geklärt werden. Verschiedene Merkmale bei verschiedenen Objekten können als Material für derartige populationsstatistisch-ökologische Untersuchungen dienen; auf einen der möglichen Wege wurde schon früher an Hand der Fig. 27 hingewiesen.

Analyse von Populationen an Verbreitungsgrenzen. Es ist ohne weiteres klar, wie wichtig populationsstatische Merkmalsanalysen an den Grenzen

der Verbreitungsareale verschiedener systematisch-reeller Sippen sind. Auch auf diesem Gebiete ist nur sehr wenig verwertbares Material vorhanden. Selbstverständlich muß man auch hier, wie in allen populationsgenetischen Arbeiten, sich möglichst auf die gewöhnlichsten, leicht erreichbaren und individuenreichen Arten konzentrieren.

Analyse der Individuenverteilung und der Isolation innerhalb der Artpopulationen. Es ist damit nicht die große geographische Isolation gemeint, über die wir aus der modernen Biogeographie allmählich gut unterrichtet werden, sondern exakte Analysen über die Individuenverteilung, Ökologie und womöglich Aktionsbereiche der Individuen innerhalb begrenzter Lokalpopulationen, so, wie es früher an Hand der Fig. 34—37 erwähnt wurde.

Genau statistisch-ökologische Analysen der Populationswellen. Abgesehen von einigen wenigen Fällen wissen wir noch sehr wenig genaues über quantitative und territoriale Populationswellen und ihren Zusammenhang mit Milieubedingungen. Dabei ist das, wie früher betont wurde, ein wichtiger Evolutionsfaktor. Außerdem ergeben sich durch statistische Untersuchungen einzelner Merkmale und Merkmalskombinationen im Verlauf von Populationswellen Möglichkeiten, wenigstens in einigen Fällen die Größenordnung der zufälligen Konzentrationschwankungen und manchmal sogar der Selektionswerte in freier Natur zu bestimmen.

Die oben gegebene Aufzählung ist kurz und ganz allgemein; je nach Objekt und Arbeitsgebiet des einzelnen Forschers können unzählige, ganz konkrete populationsgenetische Arbeitsaufgaben formuliert werden. Ich möchte nur betonen, daß neben den makroevolutionistischen Aufgaben der Tiergeographie und Systematik, die meines Erachtens für viele Fragestellungen und viele Gebiete schon mehr oder weniger erschöpft sind, es eine Menge außerordentlich wichtiger mikroevolutionistischer Aufgaben gibt, die, bei entsprechender theoretischer Einstellung der modernen Systematiker und Tiergeographen, ohne weiteres gelöst werden können, und außerordentlich belebend und befruchtend sowohl auf die evolutionistische Forschungsrichtung im ganzen, als auch auf die taxonomisch-biogeographische Arbeitsrichtung im speziellen einwirken könnten. Solche Forschungsergebnisse fehlen uns ganz besonders, denn erst sie könnten unsere genetisch-evolutionistischen Theorienskelette sozusagen mit Fleisch und Blut ausfüllen.

V. Schlußbemerkungen

Die ganz allgemeine, notwendigerweise aber etwas flüchtige Sichtung des genetisch-evolutionistischen Zwischengebietes die vorhin durchgeführt wurde, führt meines Erachtens zu dem Schluß, daß auf dem Gebiet der Mikroevolution die experimentelle Genetik alle nötigen Tatsachen, Vorgänge und Vorstellungen für Theorienbildungen über den Mechanismus der Mikroevolution zu liefern schon imstande ist. Als Aufgabe der nächsten Zukunft könnte man, glaube ich, eine Vertiefung und Weiterentwicklung der systematisch-biogeographischen Forschung nach genetischen Gesichtspunkten bezeichnen. Die immer noch von seiten einiger Biologen empfundene Kluft zwischen den Erklärungsbedürfnissen

der evolutionistischen Forschung und den Tatsachen und Begriffen, die die Genetik dazu liefern kann, beruht, auf jeden Fall in bezug auf Mikroevolutionsvorgänge, meines Erachtens lediglich auf mangelnder Kenntnis der modernen Genetik und falscher Einschätzung der Tragweite ihrer Ergebnisse. Es ist auf jeden Fall heutzutage viel fruchtbarer, die Ergebnisse der experimentellen Genetik für die Evolutionsforschung möglichst erschöpfend auszunutzen, als vom Standpunkte angeblicher Erfordernisse der Evolutionsforschung, gewissermaßen „an der Genetik vorbei“ unbegründete Hypothesen und Anschauungen über die Variabilität der Organismen zu entwickeln. Erst wenn, nach wirklich sachgemäßer, eingehender und kritischer Sichtung, für gewisse Mikroevolutionsvorgänge sich Erklärungslücken ergeben würden, müßte nach neuen Tatsachen und Mechanismen der Variabilität, dann allerdings mit strengen, experimentellen Methoden, gesucht werden.

Nicht behandelt haben wir die meisten Probleme der klassischen Makroevolutionsforschung. Wie anfangs betont wurde, fallen sie aus dem spezielleren Rahmen dieses Vortrages heraus. Für das erste dieser klassischen Probleme, das Problem der Artdefinition und der Artbildung bestehen grundsätzlich, ebenso wie für die Fragen der intraspezifischen Variabilität, keine Deutungsschwierigkeiten; die experimentelle Genetik kennt eine ganze Reihe von Mechanismen, die zur Artdifferenzierung führen können. Das Neue, was vom genetischen Gesichtspunkte in das Artbildungsproblem hineingebracht werden könnte, besteht meines Erachtens darin, daß eine allgemeine, in bezug auf den morpho-physiologischen, biologischen und genetischen Inhalt der Art bei allen Organismengruppen eindeutige Artdefinition wohl kaum gegeben werden kann; und zwar deshalb, weil die Arten als ganz reelle, biologisch-isolierte Organismensippen in verschiedenen Fällen vorwiegend durch verschiedene genetische Mechanismen entstehen können. Es ist auch kaum anzunehmen, daß ernste Versuche der Deutung des Entstehungsmechanismus höherer systematischer Kategorien auf Schwierigkeiten stoßen könnten; die Abgrenzung und taxonomische Bewertung der höheren systematischen Kategorien muß aber immer in gewissem Sinne „künstlich“ bleiben, da diese höheren Kategorien das Ergebnis einer zeitlichen Projektion phylogenetischer Verhältnisse (deren Festlegung immer lückenhaft und unsicher bleiben wird) sind. Ob eine Kluft zwischen Mikro- und Makroevolution in bezug auf die Deutung der übrigen klassischen Probleme der Makroevolution (von denen die wichtigsten die speziellen Anpassungen und speziellen Organogenesen umfassen) sich ergibt, muß durch spezielle genaue Analyse der Verhältnisse geklärt werden.

VI. Literatur

- ANDERSON, E., 1936, The species problem in *Iris*. Ann. Missouri Botan. Garden, 23.
 — BALDI, E. und PIROCCHI, L., 1938, Prospective genetiche in limnologia. (Im Druck.)
 — BALKASCHINA, E. und ROMASCHOFF, D., 1935, Genetische Struktur der *Drosophila*-Populationen. I. Swenigoroder Populationen von *Drosophila phalerata*, *transversa* und *vibrissina*. Biol. Žurn., 4. — BARTENEV, A., 1932, Über einige Grundfragen der Zoogeographie. Zool. Žurn., 11. — BAUER, H., 1936, Beiträge zur vergleichenden Morphologie

der Speicheldrüsenchromosomen. Zool. Jahrb., 56. — BAUR, E., 1925, Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 63. — BAUR, E., 1932, Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 63. — BEKLEMISHEV, W. N., 1930, Some fundamental conceptions of biocenology. Trudy 4. Sjezda Zool. Anat. Gist. Kiew. — BERG, L., 1916, Die Süßwasserfische Rußlands. Moskau. — BLAKESLEE, A., 1932, The species problem in *Datura*. Proc. 6. Int. Congr. Genet., 1. — BORISSENKO, E., ALTSCHULER, W. und POLIAKOV, A., 1935, Genetische Analyse der Heterosis. Biol. Žurn., 4. — BUZZATI-TRAVERSO, A., JUCCI, C. e TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1938, Genetica di popolazioni. Cons. Nat. d. Ric., Roma. — CHARUSIN, O. A., 1929, Versuch zur Bestimmung der natürlichen Gattungsgrenzen. Zool. Žurn., 9. — CHERUVIMOV, I. S., 1928, Analyse einer Population in bezug auf ein geschlechtsgebundenes Merkmal. Žurn. Eksper. Biol., 4. — CHOŁODKOWSKY, N., 1908, Zur Frage über die biologischen Arten. Biol. Zentralbl., 28. — CHOŁODKOWSKY, N., 1910, Über biologische Arten. Bull. Acad. Imper. St. Petersburg. — CHOPARD, L. et BELLECROIX, R., 1928, Dimorphisme alaire chez les Gryllides. Bull. Biol. Fran. Belg., 62. — CRAMPTON, H. E., 1916—1932, Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. I and II. Carn. Inst. Wash. Publ. Nr. 228 and 410. — DICE, L. R., 1934—35, Studies of ecology and genetics of North American mammals. Carn. Inst. Wash. Year Book, 33—34. — DIVER, C., 1936, The problem of closely related species and the distribution of their populations. Proc. Roy. Soc. London B, 121. — DOBZHANSKY, TH., 1924, Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis*. Biol. Zentralbl., 44. — DOBZHANSKY, TH., 1927, Die geographische Variabilität von *Coccinella 7-punctata*. Biol. Zentralbl., 47. — DOBZHANSKY, TH., 1933, Geographical variation in lady-beetles. Amer. Nat., 67. — DOBZHANSKY, TH., 1933, On the sterility of the interracial hybrids in *Drosophila pseudoobscura*. Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.), 19. — DOBZHANSKY, TH., 1935, *Drosophila miranda*, a new species. Genetics, 21. — DOBZHANSKY, TH., 1935, Fecundity in *Drosophila pseudoobscura* at different temperatures. Journ. Exp. Zool., 71. — DOBZHANSKY, TH., 1935, A critique of the species concept in biology. Phylosophy of Science, 2. — DOBZHANSKY, TH., 1936, Studies on hybrid sterility. II. Genetics, 21. — DOBZHANSKY, TH., 1937, Genetic nature of species differences. Amer. Nat., 71. — DOBZHANSKY, TH., 1937, Further data on *Drosophila miranda* and its hybrids. Journ. Genetics, 34. — DOBZHANSKY, TH., 1937, Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York. — DOBZHANSKY, TH. and BOCHE, R. D., 1934, Intersterile races of *Drosophila pseudoobscura*. Biol. Zentralbl., 54. — DOBZHANSKY, TH. and QUEAL, M. L., 1938, Genetics of natural populations. I. Chromosome variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. Genetics, 23. — DOBZHANSKY, TH. and QUEAL, M. L., 1938, Genetics of natural populations. II. Genetic variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain regions. Genetics, 23. — DOBZHANSKY, TH. and STURTEVANT, A. H., 1938, Inversions in the chromosomes of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 23. — DOBZHANSKY, TH. and TAN, C. C., 1936, Studies on hybrid sterility III. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 72. — DUBININ, N. P., 1931, Genetico-automatichal processes and their bearing on the mechanism of organic evolution. Žurn. Eksper. Biol., 7. — DUBININ, N. P., 1932, Sur quelque problèmes générales de la génétique. Biol. Žurn., 1. — DUBININ, N. P., 1934, Experimental reduction of the number of chromosome pairs in *Drosophila melanogaster*. Biol. Žurn., 3. — DUBININ, N. P., 1936, Experimental alteration of the number of chromosome pairs in *Drosophila melanogaster*. Biol. Žurn., 5. — DUBININ, N. P. and collaborators, 1934, Experimental study of the ecogenotypes of *Drosophila melanogaster*. I and II. Biol. Žurn., 3. — DUBININ, N. P. and collaborators, 1936, Genetic constitution and gene-dynamics of wild populations of *Drosophila melanogaster*. Biol. Žurn., 5. — DUBININ, N. P. and collaborators, 1937, The aberrative polymorphism in *Drosophila melanogaster (fasciata)*. Biol.

- Žurn., 6. — DUBININ, N. P. und ROMASCHOFF, D. D., 1932, Die genetische Struktur der Art und ihre Evolution. Biol. Žurn., 1. — DUBININ, N. P. und SCHASKOLSKY, D. W., 1935, Die Rolle des Genbestandes der Geschlechtschromosomen in der Struktur der Populationen. Trudy Gos. Univ., Charkov. — DUBININ, N. P., SOKOLOV, N. N. and TINIAKOV, G. G., 1936, Occurrence and distribution of chromosome aberrations in nature. Nature, 138. — DUBININ, N. P., SOKOLOV, N. N. and TINIAKOV, G. G., 1937, Intraspecific chromosome variability. Biol. Žurn., 6. — DUNN, L. C., 1921, Unit character variation in Rodents. Journ. Mammology, 2. — EAST, E. M., 1936, Genetic aspects of certain problems of evolution. Amer. Nat., 70. — EAST, E. M., 1936, Heterosis. Genetics, 21. — EAST, E. M. and JONES, D. F., 1919, Inbreeding and outbreeding. Lippincott Co., Philadelphia. — ELTON, C. S., 1924, Periodic fluctuations of the numbers of animals, their causes and effects. Brit. Journ. Exp. Biol., 2. — EFRONIMSON, W. P., 1932, Über einige Probleme der Akkumulation und der Wirkung von Letalfaktoren. Biol. Žurn., 1. — FEDERLEY, H., 1932, Die Bedeutung der Kreuzung für die Evolution. Jenaische Z. Naturw., 67. — FEDJUSCHIN, A., 1930, Les races paléarctiques du *Parus atricapillus*. Ann. Mus. Zool. Leningrad, 31. — FISHER, R. A., 1930, The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford. — FISHER, R. A., 1931, The evolution of dominance. Biol. Rev., 6. — FISHER, R. A., 1932, The evolutionary modification of genetic phenomena. Proc. 6. Int. Congr. Genet., 1. — FISHER, R. A., 1935, The sheltering of lethals. Amer. Nat., 69. — FISHER, R. A., 1936, The measurement of selective intensity. Proc. Roy. Soc. London B, 121. — FISHER, R. A., 1937, The wave of advance of advantageous genes. Annals of Eugen, 7. — FORMOSOV, A. N., 1935, Schwankungen der Individuenzahlen jagdbarer Tiere. Leningrad. — FROLOVA, S. L., 1932, Polyploidie und ihre Rolle in der Evolution. Zool. Žurn., 11. — FROLOVA, S. L., 1936, Several spontaneous chromosome aberrations in *Drosophila*. Nature, 138. — FROLOVA, S. L. und ASTAUROV, B. L., 1929, Die Chromosomengarnitur als systematisches Merkmal. Zeitschr. Zellforsch. mikr. Anat., 10. — GAISINOVICH, A., 1928, A study of the phenomenon of malelessness in *Drosophila phalerata*. Žurn. Eksper. Biol., 4. — GAUSE, G., 1933, Gegenwärtiger Stand der Lehre des Kampfes ums Dasein. Zool. Žurn., 12. — GAUSE, G., 1934, The struggle for existence. Baltimore. — GERSHENSON, S. M., 1934, Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura*. Amer. Nat., 68. — GEPTNER, W., 1936, Allgemeine Zoogeographie. Moskau. — GIMMEL, W. G., 1928, Geographische Verteilung der Größe der Hühnereier in Rußland. Arb. Zentral-Station Genetik, Moskau, 3. — GOLDSCHMIDT, R., 1929—1933, Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. II—VII. Arch. f. Entw. mech., 116, 126, 130. — GORDON, C., 1935, An analysis of two wild *Drosophila*-Populations. Amer. Nat., 69. — GORDON, C., 1936, The frequency of heterozygosis in free-living populations. Journ. Genet., 33. — GOTTSCHIEWSKI, G., 1939, Ein Beitrag zum Evolutionsproblem; genetische Untersuchungen an *Drosophila pseudoobscura* A und B und *Dros. miranda*. Die Naturwissenschaften (im Druck). — GREGOR, J. W. and SANSOME, F. W., 1927—1930, Genetics of wild populations. I and II. Journ. Genet., 17 and 22. — HALDANE, J. B. S., 1924—1934, A mathematical theory of natural and artificial selection. I—X. Proc. Cambr. Philos. Soc., 23, 26, 27, 28; Genetics, 19. — HALDANE, J. B. S., 1929, The species problem in the light of genetics. Nature, 124. — HALDANE, J. B. S., 1932, The causes of evolution. Langmanns, Green and Co., London. — HALDANE, J. B. S., 1932, Can evolution be explained in terms of known genetical facts? Proc. 6. Int. Congr. Genet., 1. — HALDANE, J. B. S., 1932, The time of action of genes and its bearing on some evolutionary problems. Amer. Nat., 66. — HALDANE, J. B. S., 1936, The amount of heterozygosis to be expected in an approximately pure line. Journ. Genet., 32. — HALDANE, J. B. S., 1936, Primary and secondary effects of Natural Selection. Proc. Roy. Soc. London B, 121. — HALDANE, J. B. S., 1937, Some theoretical results of continued brother-sister mating. Journ. Genet., 34. — HALDANE, J. B. S., 1937, The effect of variation on fitness. Amer. Nat., 71. — HALE

- CARPENTER, G. D., 1936, The facts of mimikry still require Natural Selection for their explanation. Proc. Roy. Soc. London B, 121. — HARDY, G. H., 1908, Mendelian proportions in a mixed population. Science, 28. — HARLAND, S. C., 1936, The genetical conceptions of the species. Biol. Rev., 11. — HARLAND, S. C. and ATTECK, O. M., 1933, Breeding experiments with biological races of *Trichogramma minutum* in the West Indies. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 64. — HEINCKE, F., 1898, Die Naturgeschichte des Herings. Abh. D. Seefischer. Ver., 2. — L'HÉRITIER, PH., 1932, Comparaison de cinq lignées de *Drosophila* au point de vue de leur survivance en présence d'une nourriture toxique. C. R. Soc. Biol., 111. — L'HÉRITIER, PH. et TEISSIER, 1933, Etude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. C. R. Soc. Biol., 116. — L'HÉRITIER, PH. et TEISSIER, 1934, Une expérience de selection naturelle. C. R. Soc. Biol., 117. — L'HÉRITIER, PH. et TEISSIER, 1935, Recherches sur la concurrence vitale. C. R. Soc. Biol., 118. — L'HÉRITIER, PH. et TEISSIER, 1936, Contribution à l'étude de la concurrence larvaire chez les *Drosophiles*. C. R. Soc. Biol., 122. — L'HÉRITIER, PH. et TEISSIER, 1937, Elimination des formes mutantes dans les populations des *Drosophiles*. C. R. Soc. Biol., 124. — JENKIN, T. J., 1936, Natural selection in relation to the grasses. Proc. Roy. Soc. London B, 121. — JOHANNSEN, W., 1903, Über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena, Fischer. — KAMSCHILOV, M. M., 1935, Über phänotypische Variabilität in Biotypen und in Populationen. Biol. Žurn., 4. — KAMSCHILOV, M. M., 1935, Selektion unter verschiedenen Bedingungen der Merkmalsmanifestierung. Biol. Žurn., 4. — KARPECHENKO, G. D., 1935, Theory of remote hybridization. Selchosgis, Moskau. — KARSINKIN, G., 1926—27, Versuch einer praktischen Begründung des Begriffes Biocönose. Zool. Žurn., 6—7. — KEEKIS, J., 1938, Study of the frequency of lethal and detrimental mutations in *Drosophila*. Bull. Acad. Sci. U.S.S.R. — KIRIKOV, S. V., 1934, Sur la distribution du hamster noir et ses relations avec la forme normale de *Cricetus cricetus*. Zool. Žurn., 13. — KINSEY, A. C., 1937, Supra-specific variation in nature and in classification from the viewpoint of zoology. Amer. Nat., 71. — KIRPITCHNIKOV, V. S., 1935, The role of non-hereditary variability in the process of natural selection (a hypothesis of indirect selection). Biol. Žurn., 4. KNAPP, E., 1938, Über genetisch bedeutsame Zellbestandteile außerhalb der Chromosomen. Biol. Zentralbl., 58. — KOLTZOFF, N. K., 1933, Das Problem der Progressiven Evolution. Biol. Žurn., 2. — KOSMINSKY, P. A., 1933—34, Beiträge zur Genetik des Seidenspinners. X, XIII, XIV. Zool. Žurn., 12—13. — KOZHEVNIKOV, B., 1936, Experimentally produced karyotypical isolation. Biol. Žurn., 5. — KÜHN, A., 1934, Genwirkung und Artveränderung. Der Biologe, 3. — LANCEFIELD, D. E., 1929, A genetic study of two races or physiological species in *Drosophila obscura*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb., 52. — LEVITSKY, G. A., 1926, Karyo- and genotypical variations in the process of evolution. Bull. Appl. Bot. etc., 15. — LEVITSKY, G. A., 1929, Die zytologische Methode in der Systematik. Trudy Sjezda Genetiki, Leningrad, 2. — LEVITSKY, G. A., 1931, The karyotype in systematics. Bull. Appl. Bot. etc., 27. — LIUTIKOV, J. M., 1931, Genetische Analyse langsam sich vermehrender Tiere. Žurn. Eksp. Biol., 7. — LUSH, J. L., 1937, Animal breeding plans. Ames (Jowa). — MASING, R., 1927, Über quantitative Unterschiede zwischen den Rassen und Arten von *Drosophila*. Trav. Soc. Natur. Leningrad, 57. — MELANDER, W. A., 1926, Rufinismus beim Iltis im Gouv. Smolensk. Jzv. Smolensk. Univ., Smolensk. — MELANDER, W. A., 1930, Some cases of mutations in wild mammals. Trudy 4. Sjezda Zool. Anat. Gist., Kiew. — MENZBIER, M. A., 1934, Migrations of birds from the viewpoint of zoogeography. Gosizdat, Moskau. — MORGAN, T. H., 1932, The scientific basis of evolution. New York. — MULLER, H. J., 1923, Mutation. Eug. Genet. Fam., 1. — MULLER, H. J., 1925, Why polyploidy is rarer in animals than in plants. Amer. Nat., 59. — MULLER, H. J., 1929, The method of evolution. Sci. Monthly, 29. — MULLER, H. J., 1936, On the variability of mixed races. Amer. Nat., 70. — MÜNTZING, A., 1936, The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas, 21.

- NIKORO, Z. S., GUSSEV, S., PAVLOV, E. and GRIASNOV, I., 1935, The regularities of sex isolation in some stocks of *Drosophila melanogaster*. Biol. Žurn., 4. — NIKORO, Z. S. and GUSSEV, S. N., 1938, Experimental analysis of the action of the automatic genetic processes. Biol. Žurn. 7. — NILSSON-EHLE, H., 1909—1911, Kreuzungsuntersuchungen am Hafer und Weizen. I und II. Lunds. Univ. Årskr. — ÖKLAND, F., 1937, Die geographischen Rassen der extramarinen Wirbeltiere Europas. Zoogeographica, 3. — PÁTAU, K., 1935, Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung. Naturwissenschaften, 23. — PARK, T., 1937, Experimental studies of insect populations. Amer. Nat., 71. — PEARSON, K., 1904, On a generalized theory of alternative inheritance. Trans. Philos. Soc. (A), 203. — PERELESHIN, S., 1928, Essay on a biometrical analysis of the term subspecies. Zool. Žurn., 8. — PETROV, S. G., 1928, The genetic analysis of the poultry population in the Vetlougá-district. Arb. Zentrstat. Genetik, 3, Moskau. — PETROV, S. G., 1936, The population of fowl near Shabalino. Biol. Žurn., 5. — PHILIPTSCHENKO, J. A., 1924, Über Spaltungsprozesse innerhalb einer Population bei Panmixie. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 35. — PICTET, A., 1936, La zoogéographie expérimentale dans ses rapports avec la génétique. Mém. Mus. Hist. Natur. Belgique, Ser. 2, 3. — PRQMPTOV, A. N., 1934, The evolutionary significance of the migrations of the birds. Zool. Žurn., 13. — RASMUSSEN, J., 1933, A contribution to the theory of quantitative character inheritance. Hereditas, 18. — REINIG, W. F., 1935, Über die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin. — REINIG, W. F., 1937, Melanismus, Albinismus, Rufinismus. Thieme, Leipzig. — REINIG, W. F., 1938, Elimination und Selektion. Fischer, Jena. — RENNERT, O., 1934, Die Plastiden als selbständige Elemente. Ber. Math.-Phys. Kl. Sächs. Akad. Wiss., 86. — RENSCH, B., 1929, Das Prinzip geographischer Rassenkreise. Borntraeger, Berlin. — ROBBINS, R., 1917—18, Some applications of mathematics to breeding problems. Genetics, 2—3. — ROMASCHOFF, D. D., 1931, On the conditions of equilibrium in populations. Žurn. Eksp. Biol., 7. — ROSANOVA, M. A., 1928, Experimentell-genetische Methode in der Systematik. Žurn. Russk. Botan. Obšč., 13. — ROSANOVA, M. A., 1929, Über Rassenpolymorphismus und die Methoden der systematisch-geographischen Klassifikation. Trudy Sjezda Genetiki, Leningrad, 2. — ROSANOVA, M. A., 1930, Modern methods of plant systematics. Bull. Appl. Bot. Suppl. 41, Leningrad. — SALTJKOVSKY, A. and FEDOROV, V., 1936, Chlorophyll abnormalities in wild *Synapis alba*. Bull. Appl. Bot. etc., Ser. II, Nr. 9. — SCHASKOLSKY, D. W., 1938, Stabilisierung der Gene im Kreuzungssystem der Honigbiene. Biol. Žurn. 7. — SCHITKOV, B. M., 1932, Über zoogeographische Forschungsarbeit an der Fauna der eine gewerbliche Bedeutung besitzender Tiere. Zool. Žurn., 11. — SCHNAKENBECK, W., 1931, Zum Rassenproblem bei den Fischen. Zeitschr. f. Morph. Ökol., 21. — SEMENOV-TIANSCHANSKY, A. P., 1910, Die taxonomischen Grenzen der Art und ihre Unterabteilungen. Friedländer, Berlin. — SEREBROVSKY, A. S., 1927, Genetic analysis of the population of domestic fowl in Daghestan. Žurn. Eksper. Biol., 3. — SEREBROVSKY, A. S., 1928, Genogeography and the gene-staff of the domestic animals in Russia. Naučn. Slovo, Nr. 9. — SEREBROVSKY, A. S., 1929, Problems and methods of genogeography. Trudy Sjezda Genetiki, Leningrad, 2. — SEREBROVSKY, A. S., 1929, Beitrag zur geographischen Genetik des Haushuhns in Rußland. Arch. f. Geflügelkd., 3. — SEWERTZOFF, S. A., 1932, Zur Dynamik der Herde bei Wirbeltieren. Bull. Acad. Sci. U.S.S.R. — SEWERTZOFF, S. A., 1934, Vom Massenwechsel bei den Wildtieren. Biol. Zentralbl., 54. — SINSKAJA, E. N., 1928, The oleiferous plants and root crops of the family Cruciferae. Bull. Appl. Bot. etc., 19. — SINSKAJA, E. N., 1931, The study of species in their dynamics and interrelations with different types of vegetation. Bull. Appl. Bot. etc., 25. — SPETT, G., 1931, Gibt es eine partielle sexuelle Isolation unter den Mutationen und der Grundform von *Drosophila melanogaster*? Zeitschr. f. ind. Abst.-

u. Vererbgs., 60. — SPOONER, G. M., 1932, An experiment on breeding wild pairs of *gammarus chevreuxi*. Journ. Mar. Biol. Ass., 18. — STORER, T. J. and GREGORY, P. W., 1934, Color aberrations in the pocketgopher and their genetic explanation. Journ. Mammalogy, 15. — STRESEMANN, E., 1926, Übersicht über die Mutationsstudien I—XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse. Journ. f. Ornithol., 74. — STUBBE, H., 1934, Einige Kleinmutationen von *Antirrhinum majus*. Der Züchter, 6. — STUBBE, H., 1934, Die Bedeutung der Mutationen für die theoretische und angewandte Genetik. Die Naturwissenschaften, 22. — STUBBE, H., 1937, Spontane und strahleninduzierte Mutabilität. Thieme, Leipzig. — STURTEVANT, A. H., 1918, An analysis of the effects of selection. Carn. Inst. Wash. Publ. Nr. 264. — STURTEVANT, A. H., 1920—21, Genetic studies on *Drosophila simulans*. Genetics, 5—6. — STURTEVANT, A. H., 1921, The North American species of *Drosophila*. Carn. Inst. Wash. Publ. Nr. 301. — STURTEVANT, A. H., 1929, The genetics of *Drosophila simulans*. Carn. Inst. Wash. Publ. Nr. 399. — STURTEVANT, A. H., 1931, Known and probable inverted sections of the autosomes in *Drosophila melanogaster*. Carn. Inst. Wash. Publ. Nr. 421. — STURTEVANT, A. H. and DOBZHANSKY, TH., 1936, Geographical distribution and cytology of sex-ratio in *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 21. — STURTEVANT, A. H. and DOBZHANSKY, TH., 1936, Inversions in the third chromosome of wild races of *Drosophila pseudoobscura*, and their use in the study of the history of the species. Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.), 22. — STURTEVANT, A. H. and PLUNKETT, C. R., 1926, Sequence of corresponding third chromosome genes in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Biol. Bull., 50. — STURTEVANT, A. H. and TAN, C. C., 1937, The comparative genetics of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila melanogaster*. Journ. Genet., 34. — SUKATSCHEW, W., 1928, Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 47. — SUMNER, F. B., 1930, Genetic and distributional studies of three subspecies of deer mice (*Peromyscus*). Journ. Genet., 23. — SUMNER, F. B., 1932, Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). Bibliogr. Genet., 9. — SVESCHNIKOVA, I., 1936, Translocations in hybrids as an indicator of cariotypé evolution. Biol. Žurn., 5. — TAN, C. C., 1935, Salivary gland chromosomes in the two races of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 20. — TAN, C. C. and LI, J. C., 1934, Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetle *Harmonia axyridis*. Amer. Nat., 68. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, H. A., 1932, Temperature modifications of pigmentation in different races of *Epilachna*. Proc. 6. Int. Congr. Genet., 2. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, H. A., 1935, Divergens, eine Mutation von *Epilachna chrysolina*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 68. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, H. A. und N. W., 1927, Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population. Roux' Arch. f. Entw.mech., 109. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1932, Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*. Biol. Zentrabl., 52. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1932, The geneogeographical work with *Epilachna chrysolina*. Proc. 6. Int. Congr. Genet., 2. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1933, Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* unter verschiedenen Zuchtbedingungen, in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten. Arch. f. Naturgesch., N. F. 2. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1934, Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihre Abhängigkeit vom genotypischen und vom äußeren Milieu. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 66. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1934, Über den Einfluß des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Nachr. d. Ges. Wiss. Göttingen, Biologie, N. F. 1, Nr. 6. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1935, Über geographische Temperaturren bei *Drosophila funebris*. Arch. f. Naturgesch., N. F. 4. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1935, Experimentelle Untersuchungen der erblichen Belastung von Populationen. Der Erbarzt, 2. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1935, Auslösung von

Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biologie, N. F., 1, Nr. 11. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1936, Qualitativer Vergleich der Mutabilität von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 71. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1936, Some genetic experiments on relative viability. Proc. Roy. Soc. London B, 121. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1937, Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Steinkopff, Dresden. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1939, Mutabilità sperimentale in genetica. Hoepli, Milano. — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. und ZARAPKIN, S. R., 1932, Zur Analyse der Formvariationen. Biol. Zentralbl., 52. — TEISSIER, G. et L'HÉRITIER, PH., 1937, L'élimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. 70. Congrès des Sociétés Savantes. — TSCHETVERIKOV, S. S., 1915, Waves of life. Dnevn. Zool. Otd. Moskau, 3. — TSCHETVERIKOV, S. S., 1925, Theoretical premises of the genetical analysis of a species in the genus *Drosophila*. Trudy 2. Sjezda Zool. Anat. Gist., Moskau. — TSCHETVERIKOV, S. S., 1926, On certain features of the evolutionary process from the viewpoint of modern genetics. Žurn. Eksper. Biol., 2. — TSCHETVERIKOV, S. S., 1927, On a problem in evolution and on its experimental solution. Trudy 3. Sjezda Zool. Anat. Gist., Leningrad. — TSCHETVERIKOV, S. S., 1928, Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen. Verh. 5. Int. Kongr. Vererb., 2. — TURESSON, G., 1922, The species and varieties as ecological units. Hereditas, 3. — TURESSON, G., 1923, The scope and import of geneecology. Hereditas, 4. — TURESSON, G., 1925, The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, 6. — TURESSON, G., 1929, Zur Natur und Begrenzung der Art-einheiten. Hereditas, 12. — TURESSON, G., 1929, Ecotypical selection in Siberian *Dactylis glomerata*. Hereditas, 12. — TURESSON, G., 1930, The selective effect of climate upon plant species. Hereditas, 14. — TURESSON, G., 1931, The geographical distribution of the alpine ecotypes of some Eurasiatic plants. Hereditas, 15. — TURESSON, G., 1932, Die Pflanzenart als Klimaindikator. Kgl. fysiogr. Sällsk. Förh. Lund, 2. — VAVILOV, N. I., 1922, The law of homologous series in variation. Journ. Genet., 12. — VAVILOV, N. I., 1926, Studies on the origin of cultivated plants. Bull. Appl. Bot. etc., 16. — VAVILOV, N. I., 1927, Geographical regularities in the distribution of the genes of cultivated plants. Bull. Appl. Bot. etc., 17. — VAVILOV, N. I., 1927, Essais géographiques sur l'étude de la variabilité des plantes cultivées en Russie. Rapport a l'Institut. Intern. d'Agricult. de Rome. — VAVILOV, N. I., 1928, Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. Verh. 5. Int. Kongr. Vererb., 1. — VAVILOV, N. I., 1929, Geographische Lokalisation der Gene des Weizens. Verh. Akad. Wissensch., Leningrad. — VAVILOV, N. I., 1929, The problems of the origin of cultivated plants and domestic animals. Trudy Sjezda Genetiki, Leningrad, 2. — VAVILOV, N. I., 1931, The linnean species as a system. Bull. Appl. Bot. etc., 26. — VAVILOV, N. I., 1935, The geographical basis of plant breeding. Selchosgiz, Moskau. — VOLTERRA, V., 1931, Leçons sur la theorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris. — WASSIN, B. N., 1928, Genetische Analyse eines Merkmals innerhalb der Population. Žurn. Eksper. Biol., 4. — WETTSTEIN, F. v., 1934, Über plasmatische Vererbung. Wiss. Woche zu Frankfurt a. M., 1. — WRIGHT, S., 1921, Systems of mating. Genetics, 6. — WRIGHT, S., 1930, The genetical theory of natural selection. Journ. Hereditas, 21. — WRIGHT, S., 1931, Statistical theory of evolution. Amer. Stat. Journ. Suppl. — WRIGHT, S., 1931, Evolution in mendelian populations. Genetics, 16. — WRIGHT, S., 1932, The roles of mutation, inbreeding, cross-breeding, and selection in evolution. Proc. 6. Int. Congr. Genet., 1. — WRIGHT, S., 1934, Physiological and evolutionary theories of dominance. Amer. Nat., 68. — WRIGHT, S., 1935, Evolution in populations in approximate equilibrium. Journ. Genet., 30. — WULF, E. V., 1936, Historical plant geography. Staatsverlag, Moskau. — ZARAPKIN, S. R., 1932, The analysis of body stature in *Drosophila*. Proc. 6. Intern. Congr. Genet., 2. — ZARAPKIN, S. R., 1934, Zur Phänoanalyse von geographischen Rassen und Arten. Arch. f.

Naturgesch., N. F. 3. — ZARAPKIN, S. R., 1937, Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysolina*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 73. — ZARAPKIN, S. R. und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, H. A., 1932, Zur Analyse der Formvariationen. II. Die Naturwissenschaften, 20. — ZIMMERMANN, K., 1933, Über Mutationen in wilden Populationen. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 19. — ZIMMERMANN, K., 1935, Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse. Arch. f. Naturgesch., N. F. 4. — ZIMMERMANN, K., 1936, Die geographischen Rassen von *Epilachna chrysolina* und ihre Beziehungen zu *E. capensis*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 71.

Aussprache zum Vortrag TIMOFÉEFF-RESSOVSKY

F. LENZ. — Den Ausführungen des Herrn TIMOFÉEFF-RESSOVSKY über die Ursachen der Evolution kann ich grundsätzlich durchaus zustimmen. Nur einen mehr äußerlichen Umstand finde ich nicht glücklich. Wenn Herr TIMOFÉEFF die Isolierung und die „Lebenswellen“ in eine Reihe mit der Mutation und der Auslese stellt, so kann dadurch nur zu leicht das Mißverständnis entstehen, als seien diese Dinge auch ihrer Bedeutung nach der Mutation und Auslese an die Seite zu stellen. Wir sind doch aber wohl alle einig darüber, daß Mutation und Auslese unerläßliche Bedingungen der Evolution sind, nicht aber Isolierung und „Lebenswellen“. Isolierung als solche macht, soviel ich sehe, überhaupt keine Änderung im Genbestand einer Population, insbesondere keine phyletische Anpassung. Wenn eine größere Population isoliert wird, so ändert sich ihr Genbestand im wesentlichen nur durch unterschiedliche Fortpflanzung, also durch Auslese. Gewiß kann auch einmal zufällig ein einziger Biotypus in eine isolierte neue Umwelt geraten und sich dort vermehren; aber eine wesentliche Bedeutung für die Evolution hat auch das nicht; insbesondere wird keine neue Anpassung daraus. Entsprechendes gilt auch von den „Lebenswellen“. Wenn durch Seuchen oder Witterungseinflüsse der Bestand einer Population stark reduziert wird und in der Folge wieder eine Vermehrung eintritt, so ist auch dabei meist Auslese beteiligt. Wenn die Vernichtung so weit geht, daß nur einzelne Individuen übrigbleiben, die sich dann wieder vermehren, so können dadurch zufällige Änderungen im Genbestand entstehen. Für die Evolution aber hat auch das nicht eine Bedeutung, die man irgendwie der Auslese an die Seite stellen könnte. Isolierung und „Lebenswellen“; setzen vielmehr nur gewisse Sonderbedingungen, unter denen die Auslese wirkt. Die einzige entscheidende Ursache der phyletischen Gestaltung, die wir kennen, ist somit die Auslese. Die Mutation ist zwar eine unerläßliche Voraussetzung der Auslese, sie bewirkt als solche aber nicht den phylogenetischen Aufbau der Erbmasse, weil sie ziellos ist. Herr TIMOFÉEFF-RESSOVSKY hat in seinem Referat für die Evolution keine multiplen Mutationen, keine gerichteten Mutationen und keine Orthogenese in Anspruch genommen, und ich habe das nicht als Mangel gefunden. Ich habe mir oft den Kopf zerbrochen, was das von manchen Autoren gebrauchte Wort „gerichtete Mutation“ eigentlich bedeuten soll, und es ist mir nicht gelungen, einen klaren Begriff davon zu bekommen. Für die Annahme, daß die Mutation in einer einmal eingeschlagenen Richtung immer weiter gehe, fehlt es an empirischen Belegen. Auch würde eine solche „Orthogenese“ für die Evolution nur dann wesentliche Bedeutung haben, wenn sie zufällig in der Richtung auf Anpassung ginge. Andernfalls müßte der Ausdruck „gerichtete Mutation“ schon bedeuten sollen, daß Mutationen von vornherein in der Richtung auf Anpassung gingen im Sinne des Lamarckismus bzw. Vitalismus. Dafür aber haben Belege nicht beigebracht werden können. Ich bin also mit TIMOFÉEFF der Ansicht, daß „gerichtete Mutationen“ für die Evolution keine Bedeutung haben.

BURGEFF. — Makro- und Mikromutationen. — Erstere bei Pflanzen möglich, zeigen Entwicklungsrichtungen auf, die in den Gattungen verwirklicht sind (Marchantiaceae) und konstruktive Bedeutung haben. Man könnte auch sie „Gerichtete Mutationen“ nennen.

W. ZIMMERMANN-Tübingen. — Es ist kein Anhaltspunkt vorhanden, daß die Makroevolution grundsätzlich anders verläuft als die Mikroevolution. Mikro- und Makroevolutionen könnten nur dann grundsätzlich voneinander verschieden sein, wenn die Makroevolution nicht über die Vorstufe von Mikroevolutionen verlief. Dies aber ist nur möglich, wenn es echte Makromutationen gibt, d. h. Mutationen, die in einem Sprunge durch Umwandlung zahlreicher Gene mindestens Artdifferenzen schaffen. Solche Makromutationen sind bisher nie beobachtet. Die scheinbaren Makromutationen der Pflanzen betreffen einzelne, für die Grundorganisation, Systematik u. dergl. als „wesentlich“ angesehene Gene (Sympetalie, Symmetrie usw.). Die Makroevolution ist also nur verständlich aus einer Folge von Mikroevolutionsabläufen. Bei diesen kennt man auch (z. B. bei der Getreideumbildung) erhebliche korrelative Umbildung aufeinander angepaßter Merkmale. Trotzdem sind natürlich unmittelbare Modellversuche für umfassende Makroevolutionsabläufe erwünscht.
