

Из архива
С.Р. Царапкина

Die Evolution der Organismen

Herausgegeben von

Gerhard Heberer

Jena, Gustav Fischer

Die Evolution der Organismen

Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre

Bearbeitet von

H. BAUER-Berlin, H. DINGLER-München, V. FRANZ-Jena, W. GIESELER-Tübingen, G. HEBERER-Jena, W. HERRE-Halle, C. v. KROGH-München, K. LORENZ-Königsberg, W. LUDWIG-Halle, K. MÄGDEFRAU-Straßburg, O. RECHE-Leipzig, B. RENSCH-Münster, L. RÜGER-Jena, F. SCHWANITZ-Müncheberg-Rosenhof, N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY-Berlin, J. WEIGELT-Halle, H. WEINERT-Kiel, W. ZIMMERMANN-Tübingen, W. ZÜNDORF-Jena

Herausgegeben von

GERHARD HEBERER
Jena

Mit 323 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1943

Inhaltsverzeichnis.

Seite
III

| | |
|---|-----|
| Vorwort | III |
| I. Allgemeine Grundlegung. | |
| Die philosophische Begründung der Deszendenztheorie. | |
| Von Prof. Dr. HUGO DINGLER (München) | 2 |
| Schrifttum | 19 |
| Die Methoden der Phylogenetik. | |
| Von Prof. Dr. WALTER ZIMMERMANN (Tübingen). Mit 8 Abbildungen | 20 |
| I. Vorstufen der phylogenetischen Methoden | 20 |
| II. Die Zielsetzung der Phylogenetik | 23 |
| III. Wege der phylogenetischen Forschung | 27 |
| A. Allgemeine Voraussetzungen | 27 |
| 1. Die gemeinsame Arbeitsbasis der Phylogenetik | 27 |
| 2. Die Objektivität der Aussagen | 28 |
| 3. Der phylogenetische Beweis | 31 |
| B. Spezielle phylogenetische Forschungsmethoden | 34 |
| 1. Gruppierungsmethoden | 35 |
| a) Die Ahnenreihe | 35 |
| b) Merkmals-Entwicklungsreihen | 37 |
| c) Verwandtschaftsgruppierung | 38 |
| 2. Abwandlungsrichtung | 42 |
| 3. Methoden der Ursachenforschung | 46 |
| a) Ursachen für die Abwandlung einzelner Lebenskreise | 46 |
| b) Ursachen der Populationsphylogenie | 48 |
| IV. Die Darstellung phylogenetischer Ergebnisse | 51 |
| Schrifttum | 56 |
| Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre. | |
| Von Doz. Dr. BERNHARD RENSCH (Münster). Mit 16 Abbildungen | 57 |
| I. Einleitung | 57 |
| II. Beweise für Rassenänderungen | 59 |
| III. Beweise für Artbildung | 64 |
| IV. Beweise für die Aufspaltung höherer Kategorien und den stammbaummäßigen Zusammenhang aller Tierformen | 70 |
| V. Beweise für die Höherentwicklung der Tierformen | 81 |
| VI. Schluß. | 82 |
| Schrifttum | 84 |
| Idealistische Morphologie und Phylogenetik. | |
| Von Dr. WERNER ZÜNDORF (Jena). Mit 2 Abbildungen | 86 |
| Schrifttum | 103 |
| Psychologie und Stammesgeschichte. | |
| Von Prof. Dr. KONRAD LORENZ (Königsberg) | 105 |
| I. Einleitung | 105 |
| II. Die Entstehung vergleichend-psychologischer Fragestellung | 106 |
| III. Die Analyse der Instinktbewegung | 109 |
| IV. Spezielle Phylogenetik der Ausdrucksbewegungen | 113 |
| V. Die Genetik angeborener Verhaltensweisen | 117 |

| | Seite |
|---|-------|
| VI. Haustierforschung und Zivilisationsprobleme | 118 |
| VII. Zusammenfassung | 124 |
| VIII. Rückschau und Ausblick | 125 |
| Schrifttum | 126 |

II. Die Geschichte der Organismen.

Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung.

| | |
|--|-----|
| Von Prof. Dr. JOHANNES WEIGELT (Halle). Mit 22 Abbildungen | 131 |
| Schrifttum | 180 |

Die absolute Chronologie der geologischen Geschichte als zeitlicher Rahmen der Phylogenie.

| | |
|---|-----|
| Von Prof. Dr. LUDWIG RÜGER (Jena). Mit 6 Abbildungen | 183 |
| I. Fragestellung und Geschichtliches | 183 |
| II. Die Einzelmethoden | 184 |
| A. Altersbestimmungen auf Grund von radioaktiven Vorgängen | 184 |
| 1. Die Grundlagen | 184 |
| 2. Radioaktive Substanzen und Mineralien | 189 |
| 3. Ausführung und Ergebnisse der Altersbestimmung | 189 |
| a) Die Bleimethode | 190 |
| b) Die Heliummethode | 193 |
| c) Altersbestimmung mittels Verfärbungshöfe | 194 |
| B. Altersbestimmungen auf Grund von astronomischen Vorgängen | 196 |
| 1. Die Strahlungskurve von Milankovitch | 196 |
| 2. Sonstige Altersbestimmungen auf astronomischer Grundlage | 200 |
| C. Altersbestimmungen auf Grund von Sedimentationsvorgängen | 200 |
| 1. Die Geochronologie der spät- und postglacialen Zeit nach de Geer . | 201 |
| 2. Schucherts Chronologie der marinen Sedimente | 203 |
| 3. Sonstige Altersbestimmungen mittels Sedimenten | 205 |
| D. Altersbestimmungen auf Grund von thermodynamischen Vorgängen . | 205 |
| E. Sonstige Versuche erdgeschichtlicher Altersbestimmungen | 206 |
| III. Die Einordnung der organischen Entwicklung in den Rahmen einer absoluten Chronologie | 207 |
| Schrifttum | 217 |

Die Geschichte der Tiere.

| | |
|--|-----|
| Von Prof. Dr. VIKTOR FRANZ (Jena). Mit 43 Abbildungen | 219 |
| I. Grundgedanken | 219 |
| II. Die Urgeschichte des Lebens auf dem Erdball | 226 |
| III. Die Geschichte der einzelligen Tiere, Protozoa oder Monadozoa . | 228 |
| IV. Die Geschichte der wenigzelligen Tiere oder Mesozoa | 237 |
| V. Die Geschichte der Urdarmitiere, Gasteraeades oder Coelenterata . | 238 |
| VI. Die Geschichte der meisten „Würmer“ oder Vermalia | 244 |
| VII. Die Geschichte der Gliederfüßer oder Arthropoda | 252 |
| VIII. Die Geschichte der Muschellinge oder Molluscoidea | 265 |
| IX. Die Geschichte der Weichtiere oder Mollusca | 269 |
| X. Die Geschichte der Pfeilwürmer oder Chaetognatha | 284 |
| XI. Die Geschichte der Eichelwürmer oder Enteropneusta | 284 |
| XII. Die Geschichte der Sterntiere, Stachelhäuter oder Echinodermata . | 285 |
| XIII. Die Geschichte der Rückgrattiere oder Chordata | 286 |
| Schrifttum | 291 |

Die Geschichte der Pflanzen.

| | |
|--|-----|
| Von Prof. Dr. KARL MÄGDEFRAU (Straßburg). Mit 28 Abbildungen | 297 |
| I. Thallophyta | 298 |
| II. Bryophyta | 303 |
| III. Pteridophyta | 303 |
| IV. Spermatophyta | 317 |
| a) Gymnospermae | 317 |
| b) Angiospermae | 327 |
| Schrifttum | 331 |

III. Die Kausalität der Stammesgeschichte.

Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.

| | |
|---|-----|
| Von Dr. HANS BAUER (Berlin-Dahlem) und Dr. N. W. TIMOFFÉEFF-RESSOVSKY (Berlin-Buch). Mit 77 Abbildungen | 335 |
| I. Einleitung | 335 |
| II. Die Mutationen als Evolutionsmaterial | 339 |
| 1. Allgemeines über die Mutabilität | 339 |
| 2. Der biologische Wert von Mutationen und Kombinationen | 347 |
| 3. Mutationen in freilebenden Populationen | 353 |
| III. Die genetischen Unterschiede niederer systematischer Kategorien | 363 |
| 1. Sippenbildung durch einzelne Mutationen | 365 |
| 2. Kreuzungsanalyse von Rassen und Arten | 375 |
| IV. Evolutionsfaktoren | 383 |
| 1. Mutabilität | 384 |
| 2. Populationswellen | 385 |
| 3. Isolation | 391 |
| 4. Selektion | 401 |
| V. Schlußbemerkungen | 404 |
| 1. Evolutionsmechanismen | 405 |
| 2. Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung | 412 |
| Schrifttum | 415 |

Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen.

| | |
|--|-----|
| Von Dr. FRANZ SCHWANITZ (Müncheberg-Rosenhof). Mit 28 Abbildungen | 430 |
| I. Einleitung | 430 |
| II. Die Ursachen der Formenmannigfaltigkeit | 430 |
| 1. Die Mutabilität der Gene als Evolutionsfaktor | 430 |
| a) Sippenbildung auf genischer Grundlage | 339 |
| b) Artbildung auf genischer Grundlage | 440 |
| c) Artentstehung durch Bastardierung von nur genisch verschiedenen Arten | 449 |
| 2. Chromosomenmutationen als Evolutionsfaktor | 450 |
| a) Strukturelle Verschiedenheiten innerhalb einer Art | 451 |
| b) Strukturunterschiede der Chromosomen verschiedener Arten | 452 |
| 3. Genommutationen als Evolutionsfaktor | 455 |
| a) Sippen- oder Artbildung durch Heteroploidie | 455 |
| b) Sippen- und Artbildung durch Polyploidie | 457 |
| α) Autopolyploidie | 457 |
| β) Allopolyploidie | 459 |
| 4. Erbliche Veränderung des Plasmas und der Plastiden als Evolutionsfaktor | 466 |
| III. Die Ursachen der Formbeschränkung | 467 |
| 1. Die Auslese | 467 |
| 2. Die Isolierung | 469 |
| Schlußbetrachtungen | 472 |
| Schrifttum | 474 |

Die Selektionstheorie.

| | |
|---|-----|
| Von Prof. Dr. WILHELM LUDWIG (Halle). Mit 3 Abbildungen | 479 |
| I. Einleitung und Geschichtliches | 479 |
| II. Die ideale erbkonstante Bevölkerung (Hardys Formel) | 484 |
| III. Die Evolutionsfaktoren | 485 |
| 1. Die Mutabilität | 486 |
| 2. Eignungsunterschiede-Selektion | 489 |
| 3. Zufallswirkung (infolge Endlichkeit der Bevölkerungszahl) | 489 |
| 4. Abweichungen von der Panmixie. Isolation | 491 |
| 5. Allgemeines über die 4 Evolutionsfaktoren | 492 |
| IV. Die Begriffe „Selektionsvorteil“, „Eignung“ und „Anpassung“ | 492 |
| V. Das Grundgesetz der Selektion (Fisher) | 495 |
| VI. Der schematische Selektionsmechanismus | 496 |
| VII. Die Zuhilfenahme des Zufalls und der Isolation | 499 |
| VIII. Das Zusammenwirken der 4 Evolutionsfaktoren | 500 |
| IX. „Beweise“ für die Selektionstheorie | 507 |
| X. „Einwände“ gegen die Selektionstheorie | 511 |
| XI. Der Erklärungswert der Selektionstheorie | 516 |
| Schrifttum | 518 |

| | |
|---|-----|
| Domestikation und Stammesgeschichte. | |
| Von Prof. Dr. WOLF HERRE (Halle). Mit 16 Abbildungen | 521 |
| Schrifttum | 542 |
| Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. | |
| Von Prof. Dr. GERHARD HEBERER (Jena). Mit 17 Abbildungen | 545 |
| I. Einleitung | 545 |
| II. Die „Typen“frage und der realhistorische Typenzusammenhang | 547 |
| III. Typogenese und Adaptiogenese. Die „Zweiphasenhypothese“ | 552 |
| IV. Die mikrophylogenetischen Mechanismen als mögliche Grundlage der Makro- phylogenie | 564 |
| V. Zusammenfassung | 582 |
| Schrifttum | 583 |
| IV. Die Abstammung des Menschen. | |
| Die Stellung des Menschen im Rahmen der Säugetiere. | |
| Von Doz. Dr. CHRISTIAN v. KROGH (München). Mit 15 Abbildungen | 589 |
| I. Allgemeine Vorbemerkungen | 589 |
| II. Morphologischer Vergleich von Menschenaffen und Mensch | 592 |
| III. Physiologischer Vergleich von Menschenaffen und Mensch | 607 |
| IV. Zusammenfassung | 611 |
| Schrifttum | 613 |
| Die Fossilgeschichte des Menschen. | |
| Von Prof. Dr. WILHELM GIESELER (Tübingen). Mit 23 Abbildungen | 615 |
| I. Einleitung | 615 |
| II. Die fossilen Urkunden der menschlichen Stammesgeschichte | 622 |
| A. Der europäische Neandertaler | 623 |
| B. Der außereuropäische „Neandertaler“ | 635 |
| C. Die Funde des Pithecanthropus und Sinanthropus | 646 |
| D. Die europäischen Frühfunde | 661 |
| E. Der tertiäre Mensch und die fossilen Ostaffen | 668 |
| III. Zusammenfassung und Schluß | 677 |
| Schrifttum | 680 |
| Die Genetik der Rassenbildung beim Menschen. | |
| Von Prof. Dr. OTTO RECHE (Leipzig) | 683 |
| I. Grundsätzliches | 683 |
| II. Art- und Rassenbildung | 685 |
| Schrifttum | 705 |
| Die geistigen Grundlagen der Menschwerdung. | |
| Von Prof. Dr. HANS WEINERT (Kiel). Mit 19 Abbildungen | 707 |
| I. Einleitung | 707 |
| II. Geistige Leistungen heutiger Menschenaffen | 709 |
| III. Menschwerdung als geistige Tat | 715 |
| IV. Die Stufen des geistigen Aufstiegs | 716 |
| A. Pithecanthropus-Stufe | 718 |
| B. „Neandertaler“-Stufe | 722 |
| C. Homo sapiens diluvialis-Stufe | 725 |
| D. Homo sapiens alluvialis-Stufe | 732 |
| V. Schluß | 732 |
| Schrifttum | 733 |
| <hr/> | |
| Namenverzeichnis | 735 |
| Sachverzeichnis | 742 |

III. Die Kausalität der Stammesgeschichte.

Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.

Von

Hans Bauer (Berlin-Dahlem)
und **N. W. Timoféeff-Ressovsky** (Berlin-Buch).

Mit 77 Abbildungen.

I. Einleitung.

Die klassische Evolutionsforschung hatte zunächst als Hauptaufgaben die Evolutionstatsache als solche zu beweisen, die Haupttappen des Evolutionsprozesses festzustellen, und die aus der Evolutionstatsache sich ergebenden phyletischen Beziehungen der Organismen zueinander zu klären. Diese Aufgaben wurden im wesentlichen schon am Ende des neunzehnten Jahrhunderts gelöst, indem sich die Evolutionsforschung beschreibender und vergleichender Methoden bediente, die vorwiegend auf den Tatsachen der Paläontologie, der vergleichenden Morphologie und der Biogeographie beruhten. Schon die im Anfang des neunzehnten Jahrhunderts entwickelten Ideen von LAMARCK stellten einen — heute als überholt anzusehenden — Versuch einer theoretischen Erklärung des Evolutionsvorganges dar. Aber erst seit DARWIN, der in genialer und klarer Weise das Selektionsprinzip in der organischen Natur gesehen und als Grundlage für die Erklärung der Evolution benutzt hat, konnten strengere und arbeitsfähigere Theorien über die Evolutionsmechanismen entwickelt werden. Seit DARWIN wurde viel geistreiche und umfangreiche Arbeit auf dem Gebiete der beschreibend-vergleichenden Evolutionsforschung geleistet, die sich aber fast ausschließlich auf die „Makroevolution“ bezog. Als Makroevolutionsforschung bezeichnen wir die Feststellung der Hauptzüge und -etappen der Differenzierung und Adaptation innerhalb größerer Organismengruppen, längerer Zeitabschnitte und höherer systematischer Kategorien. Der Makroevolutionsvorgang entzieht sich als solcher einer direkten Beobachtung und Analyse, weil seine Veränderungsrate pro Einheit unserer Zeitrechnung außerordentlich gering ist; deshalb, und weil es sich bei der Evolution um einen einmaligen historischen Vorgang handelt, wird der Mechanismus der Makroevolution immer nur indirekten Erklärungen zugänglich bleiben. Viele einzelne Evolutionsabläufe und elementare Evolutionsmechanismen können aber induktiv durch das Studium der „Mikroevolution“ geklärt werden. Als Mikroevolution bezeichnen wir dabei solche Vorgänge der Adaptation und Differenzierung, die von einer in Zeit und Raum der wissenschaftlichen Beob-

achtung und dem Experiment zugänglichen Größenordnungen sind und sich auf kleinere Organismengruppen und niedere systematische Kategorien beziehen. Auf die Mikroevolutionsvorgänge können fruchtbar die Erkenntnisse und die Methoden der experimentellen Genetik angewandt werden, was zu einer induktiven Analyse der tatsächlichen elementaren Evolutionsfaktoren und Evolutionsmechanismen führt. Obwohl es einer speziellen Untersuchung vorbehalten muß, inwiefern man durch die aus dem Studium der Mikroevolution gewonnenen Kenntnisse über die Evolutionsmechanismen auch die Makroevolution restlos erklären könnte¹⁾, glauben wir, daß nur auf diesem Wege die heutzutage weitgehend erschöpfte klassische Evolutionsforschung wieder belebt werden kann.

Zu DARWINS Zeiten war sehr wenig über die Natur und Vererbung von Variationen der Organismen, die doch das elementare Evolutionsmaterial liefern, bekannt. Während der ganzen Epoche der klassischen Evolutionsforschung nach DARWIN wurde erstaunlicherweise sehr wenig Aufmerksamkeit einer exakten Analyse der Variabilität und Vererbung geschenkt; diese Fragen, die doch eine fundamentale Bedeutung für die Evolutionsforschung haben, wurden nur in Form von unbegründeten Hypothesen diskutiert. Dabei hat schon DARWIN selbst die Notwendigkeit genauerer Kenntnisse über die Natur der Variabilität und den Mechanismus der Vererbung gefühlt und die Unzulänglichkeit der zu seiner Zeit (und auch noch während der nachfolgenden Jahrzehnte) allgemein verbreiteten verschiedenen Formen der Hypothese der „blending inheritance“ erkannt; aber auch er hat nur vollkommen fehlgeschlagene Versuche einer rein abstrakten Hypothesenbildung zur Erklärung der Vererbung unternommen. Die Unkenntnis der Natur des eigentlichen elementaren Evolutionsmaterials hatte zur Folge, daß man über die Wirkungsweise der bekannten und vermuteten Evolutionsfaktoren sich nur ungenaue Vorstellungen bilden konnte; und daß, andererseits, unzählige, zum größten Teil unbegründete, überflüssige und wissenschaftlich kurzlebige Spekulationen über die relative Bedeutung der großen Erklärungsprinzipien und der einzelnen angenommenen Mechanismen des Evolutionsvorganges entstanden. Deshalb kann die durch die Entwicklung der experimentellen Genetik seit der Jahrhundertwende gewonnene Einsicht in die allgemeine Struktur und die Änderungsmöglichkeiten des Genotyps der Organismen als wesentlichster Beitrag der modernen Biologie zum Evolutionsproblem betrachtet werden.

Von der experimentellen Genetik wurde im Laufe der letzten vierzig Jahre der Mechanismus des Erbganges in exakter und eindeutiger Weise geklärt, wobei auch klare Vorstellungen über den Aufbau des Genotyps entwickelt werden konnten. Zunächst wurde die allgemeine Gültigkeit der MENDELSchen Vererbungsregeln festgestellt. Darauf gründete sich, zwingend, die Annahme, daß die Erbmerkmale von Generation zu Generation durch in den Geschlechtszellen lokalisierte diskrete Einheiten, die Erbfaktoren oder Gene, übertragen werden. Durch die Entwicklung der Chromosomentheorie der Vererbung wurde weiterhin bewiesen, daß die Gene in den Chromosomen lokalisiert und dort in weitgehend konstantem Gefüge linear angeordnet sind. Diese allgemeine Vorstellung über den Aufbau des Genotyps konnte im Laufe der letzten zwei Jahrzehnte bei züchterisch bequemen und deshalb genetisch besonders gut untersuchten Objekten bestätigt und weitgehend konkretisiert werden. Durch ausgedehnte Versuche über die Koppelungsverhältnisse verschiedener Gene konnten sogenannte genetische

1) Vgl. den Beitrag HEBERER.

Chromosomenkarten aufgestellt werden, auf denen die lineare Folge und die Entfernung voneinander (ausgedrückt in Prozenten des Faktorenaustausches als Abstandseinheiten) der untersuchten Gene in bestimmten Chromosomen aufgetragen werden. Die Zahl der Koppelungsgruppen ent-

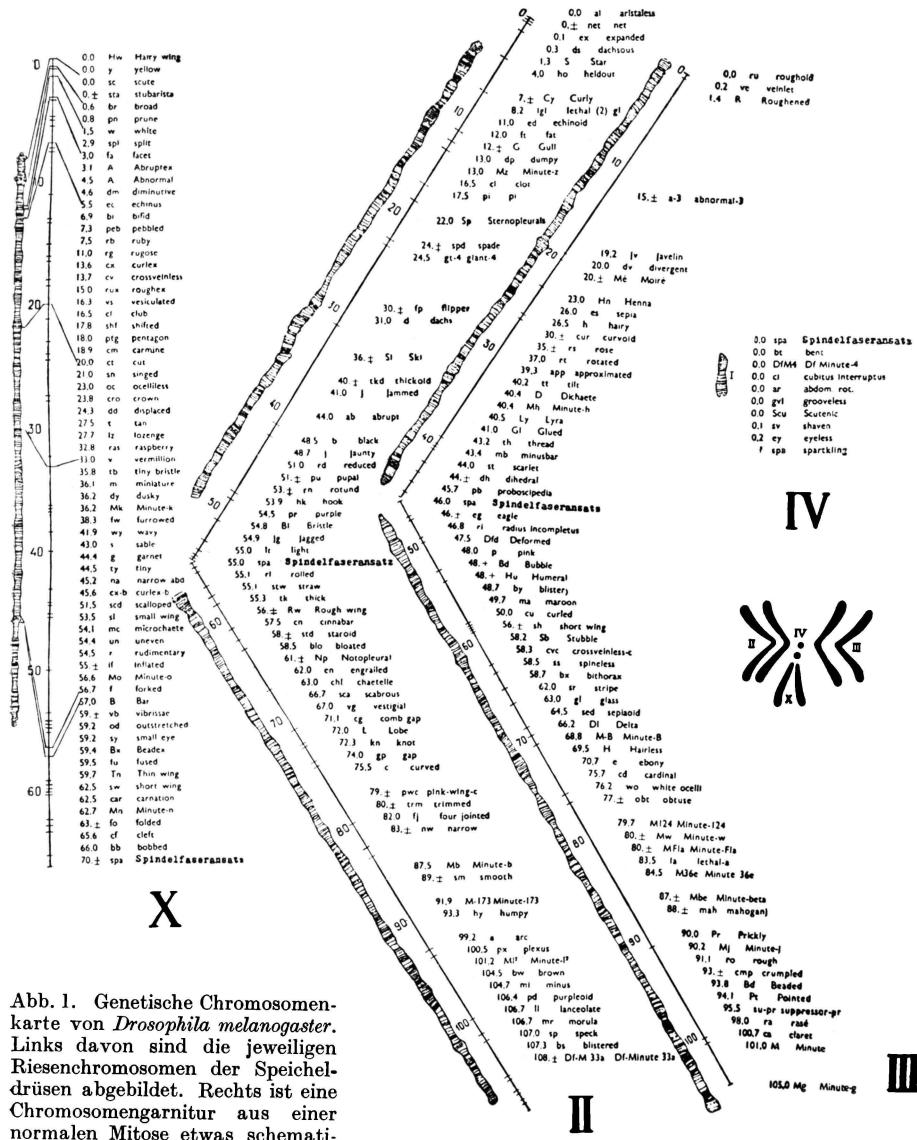


Abb. 1. Genetische Chromosomenkarte von *Drosophila melanogaster*. Links davon sind die jeweiligen Riesenchromosomen der Speicheldrüsen abgebildet. Rechts ist eine Chromosomengarnitur aus einer normalen Mitose etwas schematisiert dargestellt (stark vergrößert im Vergleich zu den Riesenchromosomen der Speicheldrüsen). (Aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1940.)

spricht der für jede Organismenart typischen und normalerweise konstanten Zahl der Chromosomenpaare. In der Aufstellung solcher genetischer Chromosomenkarten gipfelt die mittels der Kreuzungsmethode durchgeföhrte und auf der Chromosomentheorie der Vererbung aufgebaute Analyse der Struktur des Genotyps. Bei so günstigen Objekten wie der Taufliege *Drosophila* oder

der Maispflanze konnte durch cytogenetische Untersuchungen gezeigt werden, daß diese kreuzungsanalytisch gewonnenen Vorstellungen über die allgemeine Art der Genotypenstruktur auch eine cytologische Realität besitzen. Schließlich wurden in den letzten Jahren die Riesenchromosomen der Speicheldrüsen der Dipteren in ihrer cytologischen Natur erkannt und an verschiedenen genetisch gut untersuchten *Drosophila*-Arten cytogenetisch bearbeitet; die Ergebnisse dieser Forschungsrichtung haben nicht nur im allgemeinen, sondern bis in die Einzelheiten die schon vorher kreuzungsanalytisch gewonnenen Vorstellungen bestätigt, indem sie an den Riesenchromosomen ein mikroskopisch sichtbares Bild zeigten, das den oben angedeuteten, in den genetischen Chromosomenkarten festgelegten Vorstellungen sehr gut entspricht. Auf Abb. 1 ist als Beispiel ein Bild der genetischen Chromosomenkarten von *Drosophila melanogaster* angeführt. Durch parallele genetische und cytologische Untersuchungen ist es bei günstigen Objekten schon heute gelungen, die meisten Abschnitte der Chromosomenkarten mit ganz bestimmten Gebieten des reellen Chromosomensatzes zu identifizieren; und bei *Drosophila* konnte eine Reihe von Genen sogar ganz bestimmten Scheiben der entsprechenden Riesenchromosomen zugeordnet werden (s. Abb. 2).

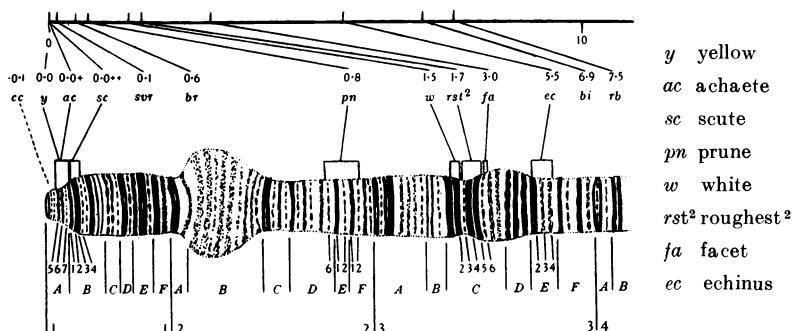


Abb. 2. Linkes Ende des X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster*. Die bisher in bestimmten Scheiben oder Scheibengruppen lokalisierten Gene sind eingetragen.
(Nach EMMENS 1936.)

Die Gene sind weitgehend konstante Gebilde; sie können aber selbstverständlich nur dann kreuzungsanalytisch erfaßt werden, wenn in dem uns zur Verfügung stehenden Material das betreffende Gen in mindestens zwei verschiedenen Formen (Allelen) vorhanden ist, sich also durch Mutation einmal schon geändert hat. Die Annahme von Mutationen als elementare Erbänderungen geht nicht nur aus dieser allgemeinen Überlegung hervor. Der Mutationsprozeß konnte vielmehr bei allen daraufhin genügend eingehend untersuchten Objekten auch unmittelbar beobachtet werden; bei besonders günstigen Objekten wurde schon ein qualitativ und quantitativ sehr vollständiges Bild von der Mutabilität gewonnen.

Wir besitzen somit heutzutage eine Reihe von exakten Vorstellungen über den Aufbau und die Änderungsmöglichkeiten des Genotyps, die den Überlegungen über die Mechanismen der Evolutionsvorgänge zugrunde gelegt werden können. In den folgenden Abschnitten werden wir, ausgehend von den Vorstellungen der experimentellen Genetik, die Eigenschaften des elementaren Evolutionsmaterials, die genetische Zusammensetzung verschiedener Sippen und die relative Bedeutung verschiedener Evolutionsfaktoren sichten.

II. Die Mutationen als Evolutionsmaterial.

Sämtliche Variationen der Organismen lassen sich in zwei grundsätzlich verschiedene Gruppen gliedern: die nichterblichen Modifikationen und die erblichen Mutationen. Nur die letzteren sind für den Evolutionsprozeß als elementares Evolutionsmaterial von Bedeutung; die Modifikationen zeigen lediglich die individuelle Plastizität des Organismus an, und können, da sie letzten Endes auch genotypisch bedingt sind, in gewissem Sinne als Indikatoren der erblichen Konstitution betrachtet werden. Mit ganz wenigen Ausnahmen beruhen alle analysierbaren erblichen Variationen und Unterschiede auf mendelnden Mutationen und deren Kombinationen. Die einzigen bekannten Ausnahmen bilden gewisse Fälle von erblichen Plastiden- und Plasmonunterschieden in einigen Pflanzenkreuzungen. Die vom Zellkern weitgehend unabhängigen Merkmalsunterschiede der Plastiden beruhen auf einer weitgehenden Reproduktions-, Variations- und Verteilungsautonomie der Plastiden der pflanzlichen Zelle; vieles spricht dafür, daß die Unterschiede in autonomen Plastidenmerkmalen auf mutationsähnlichen plötzlichen Änderungen der Plastiden beruhen. Über den Grad der Autonomie, die Natur und die Entstehung von den in einigen Pflanzenkreuzungen beobachteten Plasmonunterschieden ist noch recht wenig bekannt. Auf jeden Fall spielen sowohl bei Pflanzen wie auch besonders bei Tieren (bei denen eine autonome plasmatische Vererbung bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte) die außergenotypischen Variationen sicherlich eine untergeordnete Rolle innerhalb der gesamten erblichen Variabilität. Wir können also behaupten, daß die gesamte (oder mindestens fast die gesamte) erbliche Variabilität der Tiere auf Mutationen und deren Kombinationen zurückgeführt werden muß. Dabei wollen wir unter dem Begriff der Mutationen im allgemeinen Sinne des Wortes alle sprunghaft entstehenden Änderungen des Genotyps zusammenfassen, die nicht auf Kombinationen schon vorhandener Unterschiede beruhen.

Somit müßten die Mutationen bei allen Organismenarten das elementare Evolutionsmaterial bilden oder wenigstens seinen wesentlichsten Teil. Wir werden deshalb die Frage prüfen, inwiefern die Eigenschaften und das Vorkommen von Mutationen und deren Kombinationen den allgemeinen Anforderungen genügen, die an das Evolutionsmaterial gestellt werden müssen. Es muß dazu vor allem geprüft werden: 1. welche Art von Merkmalsänderungen durch Mutationen entstehen, in welche Haupttypen die Mutationen eingeteilt werden können und wie häufig sie auftreten; 2. ob den Mutationen und ihren Kombinationen genügende Unterschiede im Selektionswert zugeschrieben werden können; und 3. ob Mutationen in freilebenden Populationen in genügender Zahl vorkommen. Kommt man zu einer positiven Antwort auf die vorhin gestellten Fragen, so kann man dann, umgekehrt, aus den von der experimentellen Genetik gewonnenen Kenntnissen über die Mutabilität der Organismen vieles für die evolutionistischen Überlegungen entnehmen.

1. Allgemeines über die Mutabilität.

Mutationen, also sprunghafte Erbänderungen, die sich bei weiteren Kreuzungen mendelnd vererben und rekombinieren, treten bei allen daraufhin untersuchten Organismen spontan, d. h. ohne Anwendung besonderer Auslösungsreize, auf.

Bei verschiedenen genetisch eingehend untersuchten Pflanzen und Tieren liegt schon ein sehr großes Beobachtungsmaterial über den spontanen

Mutationsprozeß vor, so daß wir schon heute in der Lage sind, ein ziemlich erschöpfendes qualitatives und quantitatives Bild des spontanen Mutierens zu entwerfen. Durch Mutationen können sämtliche Formen von bei den betreffenden Organismenarten möglichen Merkmals- und Eigenschaftsänderungen hervorgerufen werden. Auf der einen Seite finden wir sogenannte „große“ Mutationen, die oft sehr starke Abweichungen morphologischer und physiologischer Art von dem Ausgangstyp aufweisen; sie können abnorme, pathologische Merkmale oder solche, die den Wert von taxonomischen Unterschieden höherer systematischer Kategorien besitzen würden, hervorrufen; viele Mutationen rufen Lebensunfähigkeit in homozygotem Zustand hervor und werden deshalb als Letalfaktoren bezeichnet. Einzelne Merkmale können durch Mutationen im Sinne verschiedener Richtungen der Abweichung vom Ausgangstyp beeinflußt werden (d. h. sowohl im Sinne einer Unter- als auch einer Überentwicklung des betreffenden Merkmals). Abb. 3 bringt

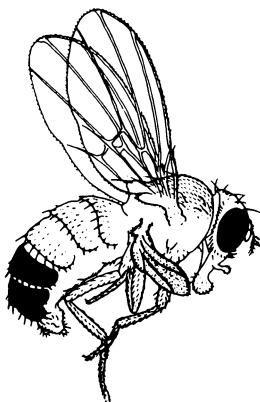


Abb. 3. Die Mutation *tetra-pterata* von *Drosophila melanogaster* (rezessiv, drittes Chromosom). Die Halteren werden durch diese Mutation in ein zweites Paar kleiner Flügel umgewandelt. (Nach ASTAUROV 1929.)

ein Beispiel einer „großen“ Mutation von *Drosophila*. Von großen Mutationen gibt es alle Übergänge zu den „kleinen“ Mutationen, die kaum feststellbare Abweichungen in quantitativen Merkmalen und Eigenschaften erzeugen; viele kleine Mutationen können nur mit Hilfe spezieller Untersuchungsmethoden überhaupt festgestellt werden. Abb. 4 bringt ein Beispiel von kleinen physiologischen Mutationen bei *Drosophila*. Man gewinnt den wohlgegründeten Eindruck, daß durch Mutationen und deren Kombinationen die gesamte bei den betreffenden Arten denkbare erbliche morphologische und physiologische Variabilität zu stande gebracht werden kann.

Bei verschiedenen besonders eingehend untersuchten Objekten konnten auch quantitative Feststellungen über den Mutationsprozeß gemacht werden. Es konnte festgestellt werden, daß unter konstanten Bedingungen verschiedene einzelne Mutationsschritte ganz bestimmte, in manchen Fällen recht verschiedene Mutationsraten aufweisen; mit anderen Worten hängt also die Häufigkeit von der Art der Mutation ab. Die totale Rate sämtlicher

Mutationen eines bestimmten Objektes ist schwer mit absoluter Genauigkeit feststellbar; denn, wie schon erwähnt wurde, sind viele kleine Mutationen nur mit Hilfe spezieller Untersuchungsmethoden feststellbar, und andere können leicht übersehen werden. Die totalen Mutationsraten können deshalb nur auf Grund verschiedener Stichproben mit gewisser Annäherung geschätzt werden; sie liegen in der Größenordnung von 1 % bis 10 % der haploiden Gameten pro Generation. Die Raten einzelner Mutationsschritte können zwischen 0,001 % bis 0,00001 % schwanken. Dieses gilt für die gut untersuchten Objekte mit relativ kurzer Entwicklung (mehrere Generationen pro Jahr). Die spontanen Mutationsraten sind zeitproportional und temperaturabhängig im Sinne der ARRHENIUS-VAN-T'HOFFSchen Regel. Gegenüber Milieuschwankungen, denen die Organismen normalerweise ausgesetzt sind, erweisen sich die Mutationsraten als weitgehend stabil. Durch physiko-chemische Faktoren, die bis in die Chromosomen der in Frage kommenden Zellkerne der Gameten eindringen, können Mutationen ausgelöst werden; vor allem gilt dies für kurzwellige durchdringende Strahlungen, die eine ausgesprochene Steigerung der Mutationsraten erzeugen. Berechnungen

und Versuche haben aber gezeigt, daß die spontane Mutabilität nicht durch die natürlichen ionisierenden Strahlungen (Höhenstrahlung und Radioaktivität der Erde) wesentlich beeinflußt wird (wegen der sehr geringen Intensität dieser Strahlungen).

Cytogenetische Untersuchungen haben gezeigt, daß alle Mutationen nach der ihnen zugrunde liegenden Änderungseinheit in drei Haupttypen eingeteilt werden können. Es kann sich handeln um: 1. *Gen- oder Punktmutationen*, bei denen lediglich ein Gen sich ändert; 2. *Chromosomenmutationen*, bei denen der Aufbau eines oder mehrerer Einzelchromosomen geändert wird, ohne daß die einzelnen Gene sich dabei ändern müssen; und 3. *Genommutationen*, bei denen weder einzelne Gene noch Chromosomen geändert werden, sondern lediglich die Zahl einzelner oder aller Chromosomen verändert wird. Auf Abb. 5 sind die verschiedenen Mutationstypen schematisch dargestellt, die weiter unten ausführlicher beschrieben werden.

Die Genmutationen stellen den Typ von Mutationen dar, durch den die wesentlichsten qualitativen Änderungen des Genotyps zustande gebracht werden. Das vorhin kurz skizzierte allgemeine Bild der auf Mutationen beruhenden Merkmalsänderungen ist hauptsächlich auf Genmutationen zu beziehen. Auch quantitativ spielen die Genmutationen im spontanen Mutationsprozeß die Hauptrolle.

Über die Natur der Genmutationen kann allgemein gesagt werden, daß es sich um Strukturänderungen (in einigen Fällen vielleicht auch Verluste) einzelner Gene handelt. Biophysikalische Analysen des spontanen und strahleninduzierten Mutationsprozesses deuten darauf hin, daß die Genmutationen wahrscheinlich Änderungen einzelner physiko-chemischer Einheiten darstellen, und daß somit die Gene selbst solche physiko-chemischen Einheiten (große Moleküle, Mizellen oder weitgehend autonome Teile größerer Mizellen) sind (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1937, 1940).

Gegenüber diesen Genmutationen, die auf einer Änderung in molekularer Größenordnung beruhen, stellen die Chromosomenmutationen Änderungen in der mikroskopischen Struktur der Chromosomen dar. Diese besitzen bekanntlich konstante Formunterschiede, die auf ihrer verschiedenen Länge und auf der verschiedenen Lage des die Verteilung des Chromosoms bestimmenden Spindelansatzes beruhen. Dieser unterteilt das Chromosom in zwei Schenkel, die je nach seiner Lage ein Längenverhältnis von 1:1 bis 1:(fast) 0 aufweisen können. Im ersten Fall spricht man wegen der beson-

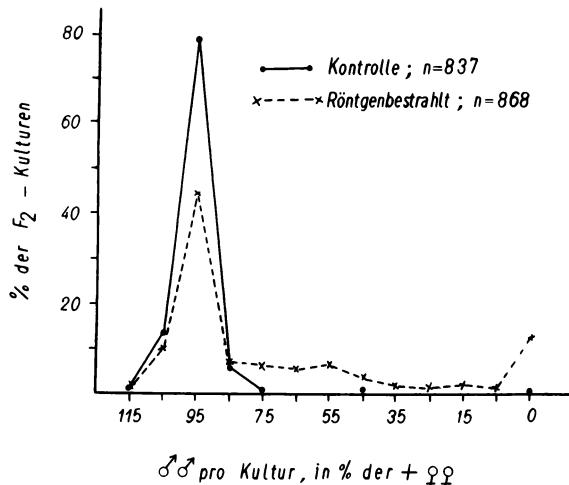


Abb. 4. Kleine physiologische Mutationen. Durch Röntgenstrahlen ausgelöste rezessive geschlechtsgebundene Mutationen, die bei *Drosophila melanogaster* die relative Vitalität herabsetzen; die relative Vitalität wurde an dem Zahlenverhältnis der Geschlechter in F_2 gemessen; die Abszisse stellt die Zahl der Männchen in Prozent der der Weibchen in den F_2 -Kreuzungen, und die Ordinaten die prozentualen Zahlen entsprechender Kreuzungen dar. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1935.)

deren Form in den Teilungsstadien von V-förmigen, im letzten von stäbchenförmigen Chromosomen. Die Schenkel enthalten, wie oben gesagt, die Gene in konstanter linearer Anordnung. Diese Anordnung wird durch die Chromosomenmutationen geändert. Die häufigsten Formen dieser Mutationen lassen sich alle auf den Grundvorgang zurückführen, daß an mindestens 2 oder beliebig viel mehr Stellen die Chromosomen brechen und daß die so entstehenden Bruchenden sich paarweise in abgeänderter linearer Folge wieder vereinigen.

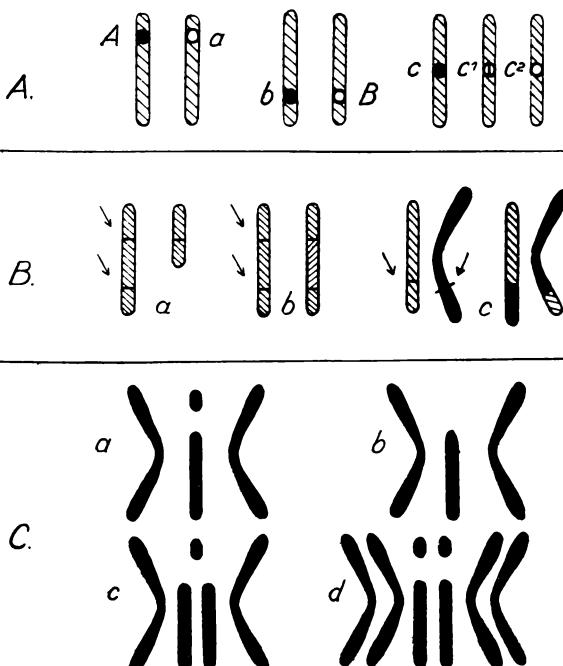


Abb. 5. Schematische Darstellung verschiedener Mutationstypen. A Genmutationen: Rezessive Mutation $A \rightarrow a$, dominante Mutation $b \rightarrow B$, multiple Allelenreihe $C-C^1-C^2$. B Chromosomenmutationen: a Deletion, b Inversion, c Translokation. C Genommutationen: a normaler haploider Chromosomensatz, b und c Heteroploidien ($b = n - 1$ und $c = n + 1$ Chromosomen), d Polyploidie. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1937.)

Unsere Kenntnis der Chromosomenmutationen stützt sich vorwiegend auf die experimentell ausgelösten. Besonders nach Röntgenbestrahlung läßt sich eine große Fülle solcher Mutationen feststellen. Die häufigsten einfachen Arten sind folgende:

1. Reziproke Translokationen.
Zwei Chromosomen sind an je einer Stelle gebrochen und haben ihre Enden ausgetauscht.
(A B | C D E) (A B | N O)
(K L M | N O) (K L M | C D E)
Sind diese Enden von verschiedener Länge, so werden die Größenabstufungen der Chromosomen des Satzes verändert.
2. Inversionen.
Ein Chromosom ist an zwei Stellen gebrochen und der von den Brüchen begrenzte Mittelabschnitt in umgekehrter Anordnung wieder eingefügt. Hierbei sind zwei Fälle zu unterscheiden. Entweder liegen beide Brüche in einem Chromosomenschenkel, oder sie liegen zu beiden Seiten des Spindelansatzes. Im ersten Fall handelt es sich um einfache, im zweiten um transzentrische¹⁾ Inversionen. Diese letzteren ändern, wenn nicht die Abstände beider Bruchstellen vom Spindelansatz gleich groß sind, die Form des Chromosoms. Dadurch, daß das Längenverhältnis der Schenkel anders wird, scheint der Spindel-

1) Gegenüber dem sprachlich richtigeren Ausdruck perizentrisch der amerikanischen Literatur ist diese Bezeichnung gewählt, um die Ähnlichkeit dieser Verlagerung mit reziproker Translokation (vgl. S. 361) zu betonen.

ansatz zu wandern. Im Grenzfall kann aus einem V-förmigen ein (fast) stäbchenförmiges oder umgekehrt aus einem (fast) stäbchenförmigen ein V-förmiges Chromosom entstehen.

3. Deletionen, Stückausfälle.

Wie bei einfachen Inversionen $(A \boxed{B C D} E)$ $(A \boxed{E})$
treten zwei Brüche in einem

Chromosomenschenkel auf, doch vereinigen sich nur die beiden Endabschnitte miteinander; das Mittelstück bleibt frei. Lange Stückausfälle äußern sich in nachweisbarer Verkürzung der Mitosechromosomen.

4. Duplikationen.

Sie erfordern die Beteiligung von zwei homologen Chromosomen, die beide an einer, jeweils

verschiedenen Stelle brechen. Durch Austausch der Enden, wie bei reziproken Translokationen, entstehen zwei neue Chromosomen, von denen eines eine Deletion, das andere eine Duplikation aufweist. Es gibt auch noch andere, hier nicht zu erörternde Wege, auf denen Duplikationen entstehen.

Von Chromosomenmutationen, die nach mehr als 2 Brüchen entstehen, sind viele bekannt; es kann allgemein festgestellt werden, daß alle Arten von Rekombinationen der Bruchstellen auftreten können.

Das weitere Schicksal der so entstandenen Rekombinationen hängt allerdings von einer Reihe von Faktoren ab. Wenn bei Rekombinationen neue Chromosomen entstehen, die keinen Spindelansatz enthalten (azentrische Chromosomen), so sind diese zu einer normalen Verteilung in der Mitose nicht mehr fähig; sie fallen daher aus. Umgekehrt sind solche Chromosomen, die im Gefolge der Neukombinationen zwei Spindelansätze enthalten (bzentrische Chromosomen), ebenfalls nicht zu einer geordneten Teilung in der Lage, da die beiden Spindelansätze jedes Tochterchromosoms sich zu verschiedenen Polen bewegen können, was entweder ein Zerreissen des dann zwischen den beiden Ansätzen ausgespannten Abschnittes, der sog. Brücke, bewirkt, oder verhindert, daß die Doppelansatzchromosomen überhaupt in die Ruhekerne aufgenommen werden.

Lebensfähige Neukombinationen müssen also in sämtlichen Chromosomen je nur einen Spindelansatz aufweisen. Auch unter solchen Kombinationen sind allerdings sehr viele nicht lebensfähig. Sie lassen sich, je nachdem ob das gesamte Chromosomenmaterial gleichgeblieben oder aber abgeändert ist, in die balancierten und unbalancierten Chromosomenmutationen einteilen. Zu den ersten gehörten also u. a. Inversionen und reziproke Translokationen, zu den letzteren die Deletionen (mit verringrigerter) und die Duplikationen (mit vermehrter Chromosomenmasse). Das Fehlen von auch nur sehr kleinen Stückchen bewirkt mit ganz wenigen Ausnahmen, daß die Organismen mit homozygoter Deletion nicht lebensfähig sind; auch heterozygot sind Stückausfälle meistens von verringriger Lebendfähigkeit. Duplikationen wirken weniger stark störend, doch sind auch sie im allgemeinen von nachteiligem Einfluß auf die Lebendfähigkeit.

Für das Verständnis des Folgenden muß kurz auf die Verfahren zur Feststellung von Chromosomenmutationen hingewiesen werden.

Der älteste Weg bestand in der Untersuchung der Koppelungsbeziehungen. Bei Verlagerung von Chromosomenabschnitten treten natürlich neue Austauschbeziehungen auf. Dieses Verfahren ist beschränkt auf genetisch gut analysierte Arten und gibt nur mehr oder weniger grobe Auskunft über die Art der Chromosomenmutation.

Das erste cytologische Verfahren beruht auf der Untersuchung der Chromosomenform in der Mitose. Für die häufigen Chromosomenmutationen ist oben (S. 342) schon auf die Umgestaltung, die sie bewirken, hingewiesen worden. Demgegenüber sind in neuerer Zeit cytologische Verfahren bekanntgeworden, die sehr viel einfacher eine genaue Bestimmung der Art der Mutationen erlauben. Sie beruhen auf der Prüfung der Zellstadien, in denen sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise der Länge nach vereinigen. Dieses tritt allgemein in den Vorstadien zu den Reifeteilungen ein. Allerdings sind gerade diese Stadien nur bei wenigen Tieren gut erfassbar.

Da genau dieselben Paarungsvorgänge in einer ganz anderen Zellart, in den Speicheldrüsenkernen der Larven der Dipteren (Fliegen und Mücken)

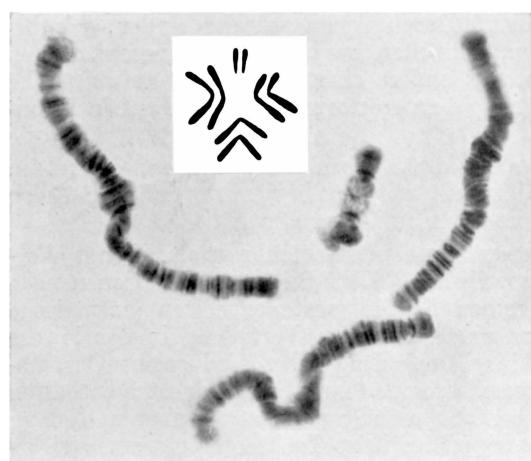


Abb. 6. Chromosomenbestand aus einem Speicheldrüsenkern von *Tendipes (Chironomus) thummi*. Oben ist ein Schema der Mitosechromosomen eingefügt, das gegenüber dem Mikrophoto 10fach vergrößert ist.
(Nach BAUER 1935.)

Speicheldrüsenchromosomen läßt sich jedes Chromosomenstück an seiner Struktur erkennen. Die Paarung der Homologen ist so eng, daß meistens die Doppel-natur der Paare nicht zu sehen ist. Jede Querscheibe des einen ist mit der gleichen des anderen Chromosoms zu einer Einheit zusammengelagert. Ein Beispiel gibt Abb. 6. Wenn nun durch eine Chromosomenmutation sich die elterlichen Chromosomen voneinander unterscheiden, so ergibt sich sofort ein anderes Paarungsbild. Da nun die Anordnung der einzelnen Chromosomenabschnitte geändert ist, kann das im Bau verschiedene Paar nicht mehr einen einfachen dicken Faden bilden. An einem Beispiel sei die geänderte Paarungsart aufgezeigt. Abb. 7a zeigt ein Chromosomenpaar, das für eine Inversion heterozygot ist. Das Paarungsergebnis ist eine Schlinge. Diese entsteht dadurch, daß von dem einen Chromosom, das schematisch die Anordnung ABCDEF besitzt, jeder Abschnitt sich mit dem gleichen des inversionstragenden Chromosoms AEDCBF zu paaren bestrebt ist, während die außerhalb der Inversion liegenden Endabschnitte sich in der ursprünglichen Weise zusammenlegen, wobei das umgedrehte Mittelstück sich nur in der Art einer Schlinge paaren kann; den Vorgang erläutert die Abb. 7.

vorliegen, können wir diese als Beispiel genauer betrachten. In diesen Kernen sind sehr große Riesenchromosomen ausgebildet. Sie treten in der haploiden Anzahl auf, die durch engste Längspaarung der homologen Chromosomen bedingt ist. Jedes Chromosom zeigt einen arttypischen Bau, es weist bestimmte, in allen Zellen und Individuen nachweisbare Verdickungen und Einschnürungen, besonders aber eine ganz bestimmte Folge von starker lichtbrechenden (nach bestimmten Verfahren färbbaren) Querscheiben wechselnder Dicke in bestimmtem, durch schwach lichtbrechende Zwischen-scheiben bedingten Abstand auf. An diesen Riesen- oder

Entsprechende Paarungsvorgänge treten auf, wenn nicht Inversionen, sondern Translokationen, Deletionen oder andere Chromosomenmutationen vorliegen. Auch bei diesen läßt sich am Chromosomenpaarungsbild der für die Mutation heterozygoten Tiere genau ablesen, welche Teile der Chromosomen verlagert und welche neuen Anordnungen hergestellt worden sind.

Die Untersuchung der Riesenchromosomen, die die genaueste Auskunft über die vorgekommenen Chromosomenmutationen bietet, ist, wie gesagt, auf die Insektenordnung der Dippteranen beschränkt; aber auch die Analyse der längsgepaarten Chromosomen in den Rei feteilungen läßt sich meist nicht durchführen — die Pflanzen bieten hierin mehr Möglichkeiten.

Allgemein lassen sich aber aus den Chromosomusbildern in den Rei feteilungen — wenn auch nicht sehr eingehende — Aussagen über vorliegende Chromosomenmutationen machen. Diese letzte Möglichkeit beruht darauf, daß durch Austausch zwischen den in ihrer Strukturfolge verschiedenen Partnerchromosomen vom normalen abweichende Bilder entstehen. Als Beispiel diene zunächst wieder ein für eine Inversion heterozygotes Chromosomenpaar. Ein Chromatidaustausch (Chromatide = Spalthälfte des Chromosoms) im Bereich der Inversion ergibt, wie Abb. 8 zeigt, neben zwei normalen Tochterchromosomen eines, welches zwei Spindelansätze hat und ein komplementäres ohne Spindelansatz. Findet man also in der 1. Rei feteilung ein Bild, wie das in Abb. 8 f dargestellte, so erkennt man hieran, daß das betreffende Chromosomenpaar für eine Inversion heterozygot ist. Je nach der Länge der spindelansatzlosen Chromatide, des sog. Fragmentes, und der Häufigkeit des Auftretens solcher Bilder mit Fragment und „Brücke“, der bizentrischen Chromatide, lassen sich auch bestimmte Schlüsse auf Größe und Lage der Inversionen ziehen.

In den gleichen Zellstadien sind auch heterozygote Translokationen an andersartigen Paarungsbildern zu erkennen: bei solchen Tieren kann die Anzahl der Tetraden verringert erscheinen. Dafür tritt eine größere Chromo-

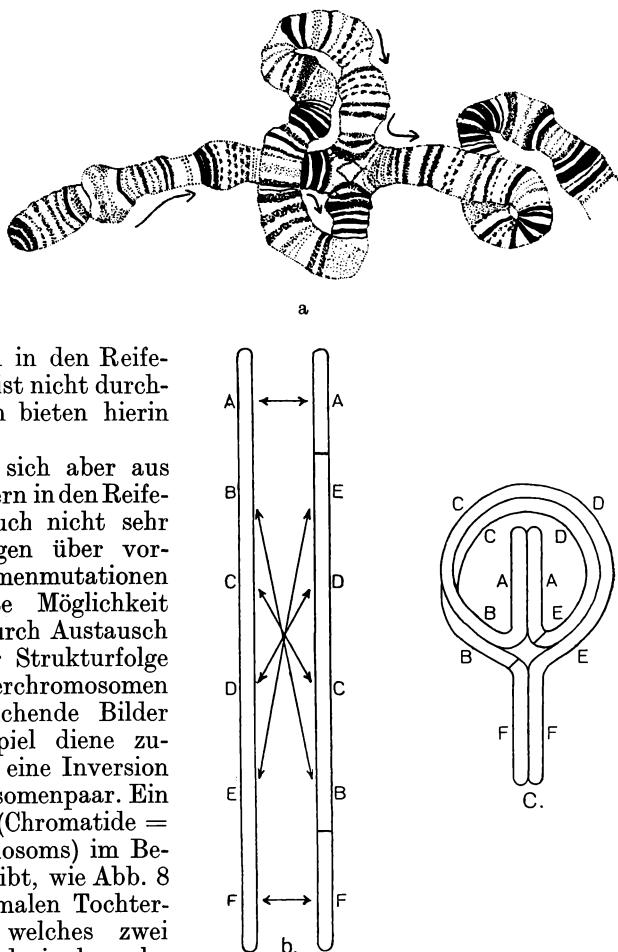


Abb. 7. Paarungsbild einer heterozygoten Inversion. a: C1B-Inversion im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* (nach PAINTER 1934), Schema des Zustandekommens der Paarungsschlinge. b: Die Paarungsrichtungen der einzelnen Chromosomenabschnitte. c: Das Paarungsergebnis.

somengruppe auf, die in günstigen Fällen einen Zusammenhang aus 4 Chromosomen, also 8 Chromatiden, erkennen lässt, welche entweder zu einem Ring oder zu einer offenen Kette verbunden sind. Über das Zustandekommen

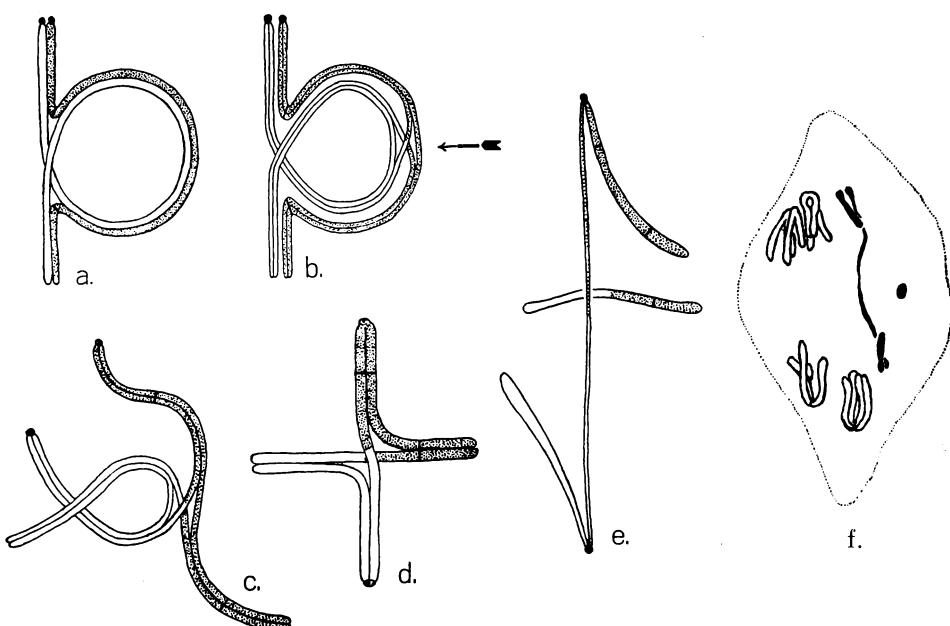


Abb. 8. Entstehung einer Chromatidenbrücke durch Austausch innerhalb des invertierten Bereiches einer heterozygoten Inversion. a: Paarung der homologen Chromosomen (das Bild entspricht der Abb. 7c). b: Nach Längsteilung jedes Chromosoms ist an der durch einen Pfeil bezeichneten Stelle ein Austausch, Chiasmabildung erfolgt. c: Die gepaarten Chromosomen trennen sich und bleiben nur durch das Chiasma verbunden. d: Einstellung der Tetrade in der 1. Reifeteilung. e: Anaphase der 1. Reifeteilung: Die durch Austausch entstandene Chromatide mit 2 Spindelansätzen ist zwischen beiden Spindelpolen als „Brücke“ ausgespannt, die „Fragment“-Chromatide ohne Spindelansatz bleibt im Äquator liegen. f: Beispiel für Brücke und Fragment; Anaphase der 1. Reifeteilung einer Spermatocyte von *Dicranomyia trinotata*.
(Nach WOLF 1941.)

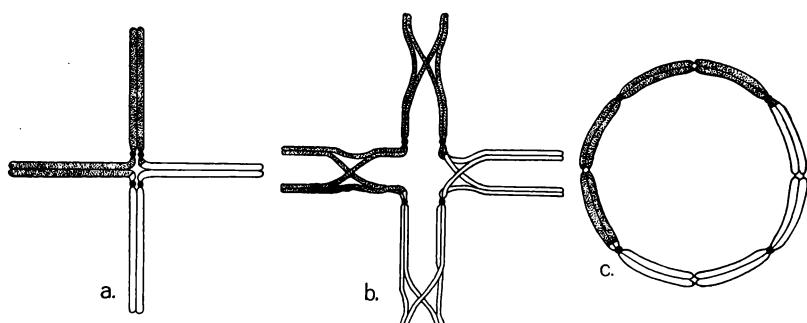


Abb. 9. Entstehung eines Vierer-Ringes bei einer heterozygoten Translokation. a: Paarung der 2 Translokationschromosomen mit den homologen normalen Chromosomen. b: Chiasmabildung in jedem Schenkel führt unter Kontraktion und Chiasmaabwanderung nach den Enden hin (Terminalisation) zu c: dem Vierer-Ring.

gibt Abb. 9 Auskunft. Die übrigen Chromosomenmutationen lassen sich nur selten in den Reifeteilungsstadien erkennen. Auf diesen verschiedenen Wegen sind also ausreichende Möglichkeiten gegeben, die Veränderungen des Aufbaues der Chromosomen festzustellen.

Über die Spontanmutationsrate der Chromosomenmutationen läßt sich heute noch nicht viel sagen. Sie müssen sehr selten sein. Die experimentelle Analyse der Röntgenauslösung von Chromosomenmutationen hat gezeigt, daß nicht die Verlagerung als Ganzes, sondern der einzelne Bruch das primäre Auslösungereignis darstellt. Wenn dieser auch gegenüber Genmutationen häufiger zu sein scheint, so ist doch nach dem oben Gesagten das gleichzeitige Zusammentreffen von zwei Brüchen erforderlich. Als Produkt der Häufigkeit zweier seltener Ereignisse müssen also spontane Chromosomenmutationen sehr viel seltener als Genmutationen sein. Das entspricht durchaus den tatsächlichen Befunden.

Die dritte Art der Erbänderungen stellen die Genommutationen dar, die gekennzeichnet sind als Änderungen der Chromosomenzahl. Es kann der Chromosomenbestand um ganze Chromosomensätze vermehrt sein, so daß Tiere auftreten, die das 3-, 4- oder mehrfache des haploiden Satzes enthalten: Polyploidie. Zum Unterschied von dieser tritt bei Heteroploidie eine Vermehrung oder Verminderung einzelner Chromosomen auf. Allgemein beruht die Entstehung dieser Genommutationen auf Störungen der Chromosomenverteilung in der Mitose oder während der Reifeteilungen. Solche Vorgänge können entweder als zufällige Störungen im Experiment aufgefunden werden, oder sie werden durch besondere Mittel ausgelöst, unter denen plötzliche Temperaturänderungen wie auch chemische Eingriffe in erster Linie zu nennen sind. Da diese Art der Erbänderung bei Tieren im großen und ganzen nur eine sehr bescheidene Rolle spielt, hingegen bei der Artbildung der Pflanzen als sehr häufig beteiligt nachgewiesen werden konnte, sei für eine genauere Behandlung auf das folgende Kapitel von SCHWANITZ verwiesen.

Zum Schluß muß noch für alle Mutationsarten betont werden, daß der Mutationsprozeß ein statistisch-zufälliger Vorgang ist und somit im allgemeinen ungerichtet verläuft. Auch bei der experimentellen Mutationsauslösung konnte bisher ein gerichtetes Mutieren nicht mit Sicherheit bewiesen werden. Eine gewisse „Gerichtetheit“ des Mutationsprozesses kann lediglich darin erblickt werden, daß einerseits bei jedem gegebenen Objekt die Zahl der verschiedenen möglichen Mutationen eine endliche ist und gewisse Merkmale in der erblichen Variabilität jedes einzelnen Objektes nie vorkommen (z. B. grüne Fellfärbung bei Mäusen, oder blaue Augenfärbung bei *Drosophila usw.*); und daß andererseits verschiedene Mutationen mit verschiedenen Häufigkeiten auftreten, wodurch selbstverständlich bei fortschreitender Änderung des Genotyps auch die relativen Häufigkeiten bestimmter Mutationsschritte und somit die Änderungspotenz bestimmter Merkmale sich verschieben bzw. ändern können. Im üblichen, eindeutigen Sinne des Wortes ist aber der Mutationsprozeß als ungerichtet zu betrachten.

2. Der biologische Wert von Mutationen und Kombinationen.

Durch Mutationen werden, wie wir vorher gesehen haben, alle möglichen Merkmale und Eigenschaften der Organismen beeinflußt. Daraus geht hervor, daß die Mutationen und deren Kombinationen auch wesentliche Unterschiede in dem „biologischen Wert“ der Organismen erzeugen müssen. Es ist weiterhin bekannt, daß ein großer Teil der neu auftretenden Mutationen Vitalitätsherabsetzungen hervorruft. Diese Feststellung ist durchaus nicht überraschend, da man annehmen muß, daß der sogenannte normale Ausgangstyp jeder Sippe durch natürliche Auslese (durch dauernde Aufnahme der „besten“ Allele und Allelkombinationen in den „normalen“ Typ) dauernd

auf einem biologisch optimalen Niveau gehalten wird; somit müssen die jeweils neu auftretenden Mutationen zum größten Teil eher „schlechter“ als „besser“ im Vergleich zu dem durch natürliche Auslese dauernd in harmonischer Beziehung zur Umwelt gehaltenen Ausgangstyp sein. Übrigens wird aus der Tatsache, daß die meisten Mutationen Vitalitätsherabsetzungen bzw. Merkmalsregressionen erzeugen, manchmal der Schluß gezogen, daß dadurch die Mutationen als Evolutionsmaterial gar nicht in Frage kommen. Dieser Schluß ist aber grundsätzlich falsch, denn diese Feststellung bezieht sich nicht auf alle Mutationen; es wird dadurch lediglich ein großer Teil der Mutationen jeweils unter die Wirkung der negativen Auslese gestellt, und die als Evolutionsmaterial verwendbare Mutationsrate verkleinert.

Zur Beurteilung des biologischen Wertes von Mutationen und Kombinationen können, neben einer allgemeinen Betrachtung des qualitativen

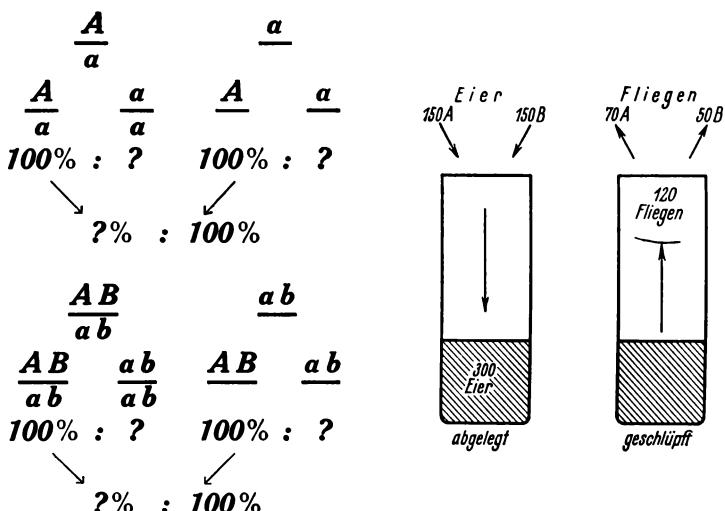


Abb. 10. Methoden der Feststellung der relativen Vitalität genetisch verschiedener Gruppen von *Drosophila*. Links: durch Untersuchung der Abweichung vom erwarteten 1:1-Spaltungsverhältnis in ürvölkerten Kulturen; rechts: durch Feststellung der Schlüpfungsraten von zwei Fliegengruppen, von denen gleiche, aber für die betreffenden Gläser zu großen Zahlen von Eiern pro Kulturglas angesetzt wurden. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934.)

Gesamtbildes des Mutationsprozesses, auch spezielle quantitative Versuche herangezogen werden.

Um etwas näher die Beeinflussung der Vitalität der Organismen durch Mutationen zu untersuchen, können spezielle Versuche über die relative Vitalität von Mutationen und Mutationskombinationen unter verschiedenen kontrollierbaren Bedingungen durchgeführt werden, wobei man, da der summarische Gesamtvitalitätswert eines Organismus schwer zu erfassen und sogar zu definieren ist, sich eines wohldefinierten und quantitativ meßbaren Vitalitätscharakteristikums bedient. 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) Schlüpfpraten mutanter und normaler Individuen unter bestimmten Milieubedingungen und bei bestimmtem Selektionsdruck (z. B. in konstant ürvölkerten Kulturen) feststellt. Auf Abb. 10 sind schematisch einfache Methoden zur Feststellung der relativen Vitalität verschiedener Genotypen bei *Drosophila* dargestellt. Bei *Drosophila funebris* und *D. melan-*

gaster wurde mit Hilfe solcher Methoden die relative Vitalität von einigen Mutationen und deren Kombinationen untersucht. Die Ergebnisse solcher

Untersuchungen sind auf den Abb. 11 und 12 graphisch dargestellt. Die wesentlichsten Resultate dieser Versuche sind folgende. Unter konstanten Bedingungen der Übervölkerung und des äußeren Milieus haben verschiedene Mutationen sehr verschiedene Vitalitätswerte gezeigt; im Vergleich zur normalen Ausgangsform haben die meisten Mutationen eine herabgesetzte, einige aber auch eine normale oder sogar erhöhte Vitalität (Abb. 11 oben). Eine Untersuchung der Vitalitätswerte von Mutationskombinationen, von der einige typischen Beispiele in der mittleren Reihe der Abb. 11 angeführt sind, hat gezeigt, daß die Mutationen durchaus nicht immer eine rein additive Wirkung auf die Vitalität in der Kombination ausüben; das kommt zwar vor (wie z. B. bei der Kombination *sn Va* der Abb. 11), aber in anderen Fällen kann die Kombination eine im Vergleich zur additiven Wirkung zu niedrige (wie z. B. bei *ev Va* und *Va lz* der Abb. 11) oder zu hohe (wie z. B. bei *m bb* und *ev sn* der Abb. 11) Vitalität ergeben. Daraus geht ganz allgemein hervor, daß die Mutationen sich

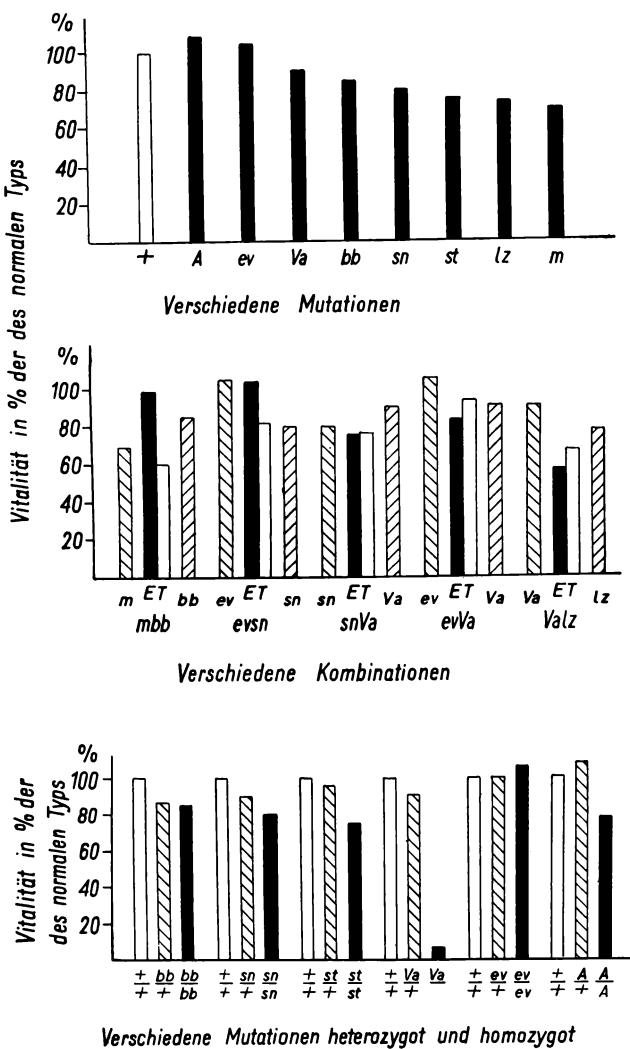


Abb. 11. Graphische Darstellung der relativen Vitalität (Schlüpfungsgraten bei 25° C und mittlerer Übervölkerung der Kulturen, 150 Eier pro Glas, ausgedrückt in Prozent der des normalen Typs) von 8 verschiedenen Mutationen (oben), 5 verschiedenen Kombinationen aus je zwei dieser Mutationen (Mitte) und von 6 Mutationen in heterozygotem und homozygotem Zustande (unten) bei *Drosophila funebris*. 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 Kombinatwirkung berechnet wurde; der empirische Vitalitätswert einer Kombination entspricht nicht immer dem theoretischen. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934.)

in bezug auf Vitalität gegenseitig spezifisch beeinflussen können, und daß die relative Vitalität einer Mutation zum Teil von der genotypischen Kombination, in der sie sich befindet, abhängig ist; letzteres geht auch daraus hervor, daß eine und dieselbe Mutation, hinein gekreuzt in genotypisch verschiedene Stämme (die sich voneinander in einer Reihe von unauffälligen kleinen Mutationen unterscheiden) recht verschiedene Werte der relativen Vitalität ergeben kann. Auch die Dominanzverhältnisse der Mutationen hinsichtlich ihrer relativen Vitalität können recht verschieden sein und brauchen nicht immer mit den Dominanzverhältnissen des entsprechenden morphologischen Merkmals übereinzustimmen; in einigen Fällen (wie z. B. bei der Mutation *A* in der unteren Reihe der Abb. 11) kann die Vitalität der Heterozygote sogar höher als die der beiden Homozygoten sein. Alle diese Ergebnisse wurden an großen, morphologisch auffälligen Mutationen gewonnen; es konnte aber gezeigt werden, daß auch kleine, morphologisch unauffällige Vitalitätsmutationen auftreten und vielleicht sogar die häufigste Mutationsgruppe bilden. Das Ergebnis eines Versuches über Auslösung von solchen Mutationen durch Röntgenstrahlen wurde vorher auf Abb. 4 dargestellt. Weitere kreuzungsanalytische, physiologische und biometrische Versuche an einigen von solchen kleinen Vitalitätsmutationen zeigten, daß es sich um gewöhnliche monohybrid spaltende Mutationen handelt, die in verschiedener spezifischer Weise die Vitalität beeinflussen und von denen einige auch ge-

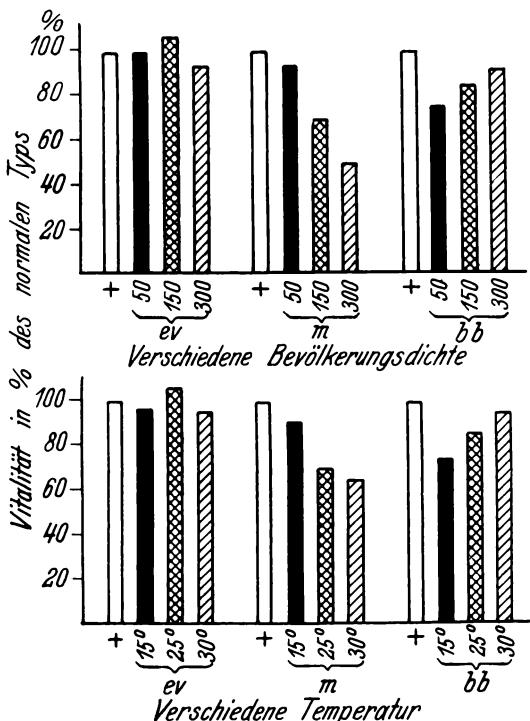


Abb. 12. Graphische Darstellung der relativen Vitalität von 3 verschiedenen Mutationen von *Drosophila funebris*, unter verschiedenen Bevölkerungsdichten (oben, bei 50, 150 bzw. 300 Eiern pro Kulturglas und bei gleicher Temperatur von 25° C) und unter verschiedenen Temperaturen (unten, bei 15, 25 bzw. 30° C bei gleicher Bevölkerungsdichte von 150 Eiern pro Glas. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934.)

wisse quantitative morphologische Merkmale leicht beeinflussen können. Alle bisher besprochenen Versuche wurden unter konstanten Bedingungen der Übervölkering und des äußeren Milieus durchgeführt; die relative Vitalität von Mutationen und Kombinationen kann sich aber auch wesentlich mit Änderung der Milieubedingungen ändern. Einige typischen Beispiele sind auf Abb. 12 angeführt; die obere Reihe zeigt Ergebnisse von Versuchen, in denen die Bevölkerungsdichte, und die untere Reihe solche, in denen die Temperatur variiert wurde. Einige Mutationen (wie z. B. *ev* in der oberen Reihe der Abb. 12) zeigen eine erhöhte Vitalität bei mittlerer, dagegen aber eine normale bzw. herabgesetzte Vitalität bei geringer und bei hoher Bevölkerungsdichte; bei anderen

Mutationen kann die relative Vitalität mit Erhöhung der Bevölkerungsdichte stark sinken (wie z. B. bei *m* in der oberen Reihe der Abb. 12), oder auch steigen (wie z. B. bei *bb* derselben Abb.). Ähnliches zeigten auch die Temperaturversuche: bei verschiedenen Mutationen kann die relative Vitalität am höchsten bei mittleren (z. B. *ev* der Abb. 12), tiefen (z. B. *m*) oder hohen Temperaturen (z. B. *bb* derselben Abb.) sein. Aus diesen Versuchen muß geschlossen werden, daß im allgemeinen die Mutationen in bezug auf ihre Vitalität in spezifischer Weise auf Milieubedingungen reagieren.

Als wesentlichste Ergebnisse sämtlicher oben erwähnten Versuche (zu grundsätzlich ähnlichen Schlußfolgerungen führten auch ähnliche Versuche an anderen Objekten, vor allem an der Mehlmotte *Ephestia*) können folgende bezeichnet werden. Die relative Vitalität verschiedener Mutationen kann zu Milieuänderungen in verschiedenen Beziehungen stehen: d. h. daß mit Änderung eines Milieu-faktors die relative Vitalität verschiedener Mutationen sich in verschiedenem Sinne ändern kann. Dabei kann das Lebensoptimum durch die betreffende Mutation verschoben oder auch nicht verschoben werden; weisen zwei Allele das gleiche Optimum, aber verschiedene Resistenz gegenüber extremen Bedingungen auf, so kann man von „Resistenzerscheinungen“ sprechen; wird dagegen durch die Mutation das Optimum verschoben, so kann das als „Anpassungserscheinung“ bezeichnet werden. Diese verschiedenen Verhältnisse zum Milieu sind schematisch auf Abb. 13 dargestellt. Eine weitere wichtige Erkenntnis ist die, daß die relative Vitalität einer bestimmten Mutation durch Kombination mit anderen bestimmten Mutationen bzw. das Hineinkreuzen in verschiedene Genotypen wesentlich geändert werden kann. Ganz allgemein kann also für jede Mutation von einem mehr oder minder günstigen „genotypischen Milieu“ und Außenbedingungen gesprochen werden. Mit anderen Worten kann eine Mutation, die in einem Biotyp und unter bestimmten Bedingungen eine Herabsetzung der relativen Vitalität erzeugt, in einem anderen Biotyp und unter anderen Bedingungen sich wesentlich günstiger auswirken.

Neben der relativen Vitalität wurde noch eine andere, durch Mutationen beeinflußte Eigenschaft einer quantitativen Analyse unterworfen: die selektive Begattungswahrscheinlichkeit. Bei *Drosophila* kann durch entsprechende Versuchsanordnung (das Zusammentun von Männchen eines bestimmten Genotyps mit Weibchen von zwei verschiedenen Genotypen, unter kontrollierten konstanten Bedingungen) sowohl die absolute als auch die relative Begattungswahrscheinlichkeit der Männchen mit Weibchen des eigenen und eines anderen Genotyps quantitativ untersucht werden. Auf Abb. 14 sind Ergebnisse derartiger Untersuchungen an einigen Mutationen und der nor-

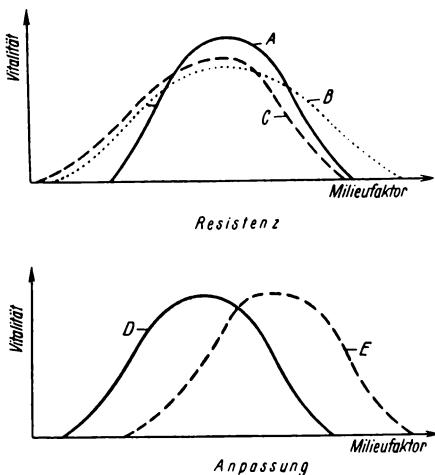


Abb. 13. Schematische Darstellung verschiedener Möglichkeiten der Vitalitätsänderungen durch Mutationen. Oben: das Optimum gegenüber einem bestimmten Milieu-faktor (z. B. Temperatur) wird nicht geändert, lediglich die Resistenz gegen extreme Bedingungen wird verändert (Resistenzerscheinungen); unten: das Optimum wird verschoben (Anpassungerscheinungen). (Nach TIMOFFEEFF-RESSOVSKY 1934.)

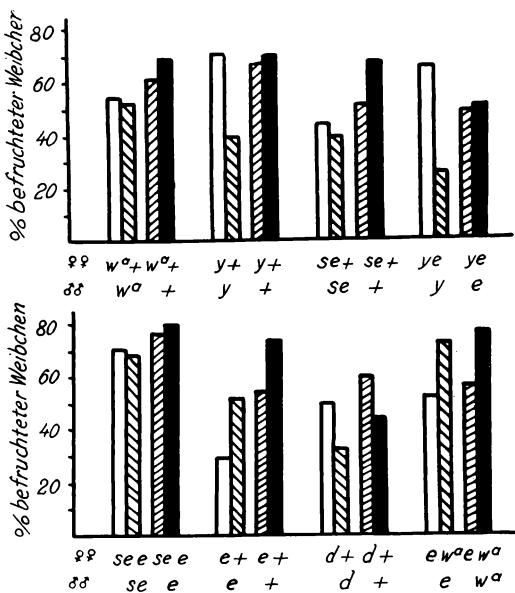


Abb. 14. Befruchtungsprozentsätze von *Drosophila melanogaster*-Weibchen aus den Kulturen Normal (+), apricot (w^a), yellow (y), sepia (se), ebony (e) und dumpy (d) durch Männchen aus der eigenen oder einer fremden Kultur in gemischten Kulturen. (Nach NIKORO, GUSSEV, PAVLOV und GRIASNOV 1935 aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1940.)

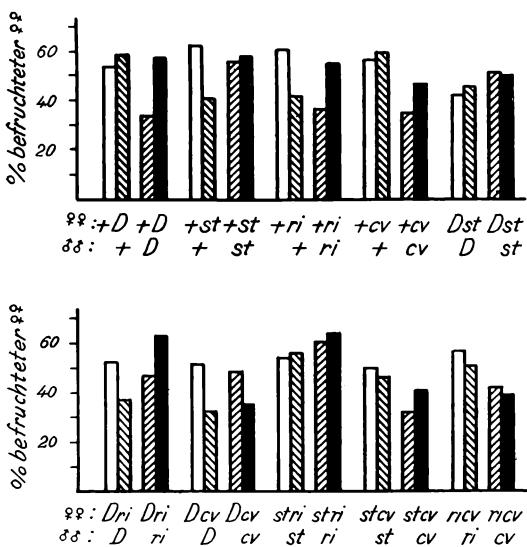


Abb. 15. Befruchtungsprozentsätze von *Drosophila funebris*-Weibchen aus den Kulturen Normal (+), Divergens (D), scarlet (st), radius incompletus (ri) und curved (cv) durch Männchen aus der eigenen oder einer fremden Kultur in gemischten Kulturen aus je zwei dieser Formen nach 5 Tagen des Beisammenseins. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

malen Form bei *D. melanogaster* und auf Abb. 15 die Ergebnisse ähnlicher Versuche mit *D. funebris* graphisch dargestellt. Sämtliche Versuchsergebnisse zeigten, daß die Befruchtungswahrscheinlichkeit durch verschiedene Mutationen in verschiedenster Weise beeinflußt werden kann: von einigen Mutationen wird sie wenig, von anderen stark beeinflußt; einige Mutationen rufen ein Bevorzugen des eigenen Genotyps bei Befruchtung hervor, andere verhalten sich diesbezüglich indifferent; eine spezifische selektive Befruchtungswahrscheinlichkeit einer bestimmten Mutation erstreckt sich dabei meistens nur auf bestimmte andere Genotypen, es können aber auch Mutationen vorkommen, die gegenüber verschiedenen anderen Genotypen den eigenen vorziehen.

An kleinerem Material und in weniger systematischer Form wurde auch eine ganze Reihe anderer Merkmale aus dem Komplex, der den allgemeinen „biologischen Wert“ eines Organismus darstellt, in bezug auf ihre Beeinflussung durch Mutationen und Kombinationen bei verschiedenen Organismenarten untersucht. Abschließend kann also behauptet werden, daß sowohl spezielle Versuche als auch viele Einzelergebnisse der Mutationsforschung eindeutig beweisen, daß durch Mutationen und deren Kombinationen der biologische Wert der Organismen in mannigfachster Weise beeinflußt werden kann.

3. Mutationen in freilebenden Populationen.

Von seiten mancher Evolutionisten wird immer noch gelegentlich behauptet, daß die Mutationen, die von den Genetikern in ihren Kulturen und Zuchttümmlingen beobachtet werden, reine „Laboratoriumskunstprodukte“ darstellen und in freier Natur gar nicht vorkommen. Freilebende Populationen von Pflanzen und Tieren sind auch tatsächlich meistens phänotypisch recht einheitlich und die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen und unter den Individuen innerhalb einer Population betreffen meistens kleine und quantitativ-fluktuierende Merkmale. Man könnte deswegen zumindest den Schluß ziehen, daß, wenn diese natürlichen Erbunterschiede letzten Endes auch auf kleinen Mutationen beruhen, man in freilebenden Populationen doch nicht denselben Mutationsprozeß wie in den Laboratoriumskulturen vor sich habe. Ist man dagegen der Überzeugung, daß der Mutationsprozeß in freier Natur grundsätzlich ebenso wie unter direkter Beobachtung in Laboratoriumskulturen und Zuchttümmlingen verläuft, so müßte man erwarten, daß freilebende Populationen eine ganze Reihe von Mutationen in heterozygotem Zustand enthalten; da die allermeisten Mutationen rezessiv sind, so würde das, abgesehen von einigen seltenen Fällen sehr hoher Konzentrationen der betreffenden Mutationen, die grobe phänotypische Einheitlichkeit der Population nicht beeinflussen. Die Frage über das eventuelle Vorhandensein von Mutationen in freilebenden Populationen kann in einfacher Weise experimentell geprüft werden.

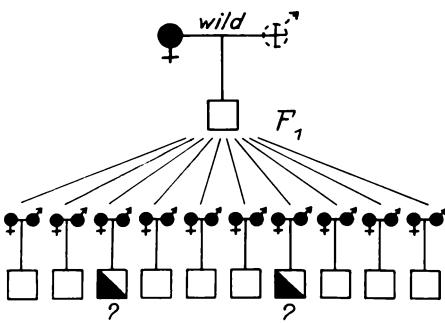


Abb. 16. Kreuzungsmethode zur Analyse der Heterozygotie von Individuen aus freilebenden Populationen. Aus F_1 von einem befruchteten wilden Weibchen werden mehrere Einzelpärchen angesetzt, um in F_2 nachzuprüfen, ob einige Pärchen rezessive Mutationen herausspalten.
(Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1927.)

Abb. 16 gibt ein Schema der Prüfungsmethode zur Feststellung einer evtl. Heterozygotie freilebender Individuen für Mutationen; falls nach dieser Methode in einer oder mehreren Pärchenkreuzungen in F_2 eine Mutation herausspaltet, so muß angenommen werden, daß das entsprechende wilde P-Individuum heterozygot für dieselbe gewesen ist. Bei vielen Pflanzen und Tieren wurde auf diese Weise das Herausspalten verschiedenster Mutationen in der Nachkommenschaft von Individuen aus freilebenden Populationen beobachtet. Bei einigen genetisch günstigen Objekten, vor allem bei verschiedenen *Drosophila*-Arten, wurden umfangreiche spezielle Versuche durchgeführt, um auch quantitativ die Heterozygotie freilebender Populationen zu untersuchen, um zu prüfen, ob die in diesen Populationen enthaltenen Mutationen im großen und ganzen den Labormutationen entsprechen, und um verschiedene Populationen und dieselbe Population in verschiedenen Zeitabständen zu vergleichen. Auf Abb. 17 ist als Beispiel derartiger Untersuchungen das Ergebnis der Analyse einiger Populationen von *Drosophila funebris* dargestellt. Diese Versuche zeigten, daß freilebende Populationen eine ganze Reihe verschiedener Mutationen enthalten (von denen ein großer Teil schon aus den genetischen Laboratoriumsversuchen bekannt ist) und

daß einige dieser Mutationen in erstaunlich hohen Konzentrationen vorkommen. Außerdem wurde festgestellt, daß verschiedene Populationen beträchtliche Unterschiede in der Zusammensetzung der Mutationen aufweisen, wobei der Grad des Unterschiedes durch geographische Entfernung nicht wesentlich beeinflußt wird; daß dagegen innerhalb derselben Population

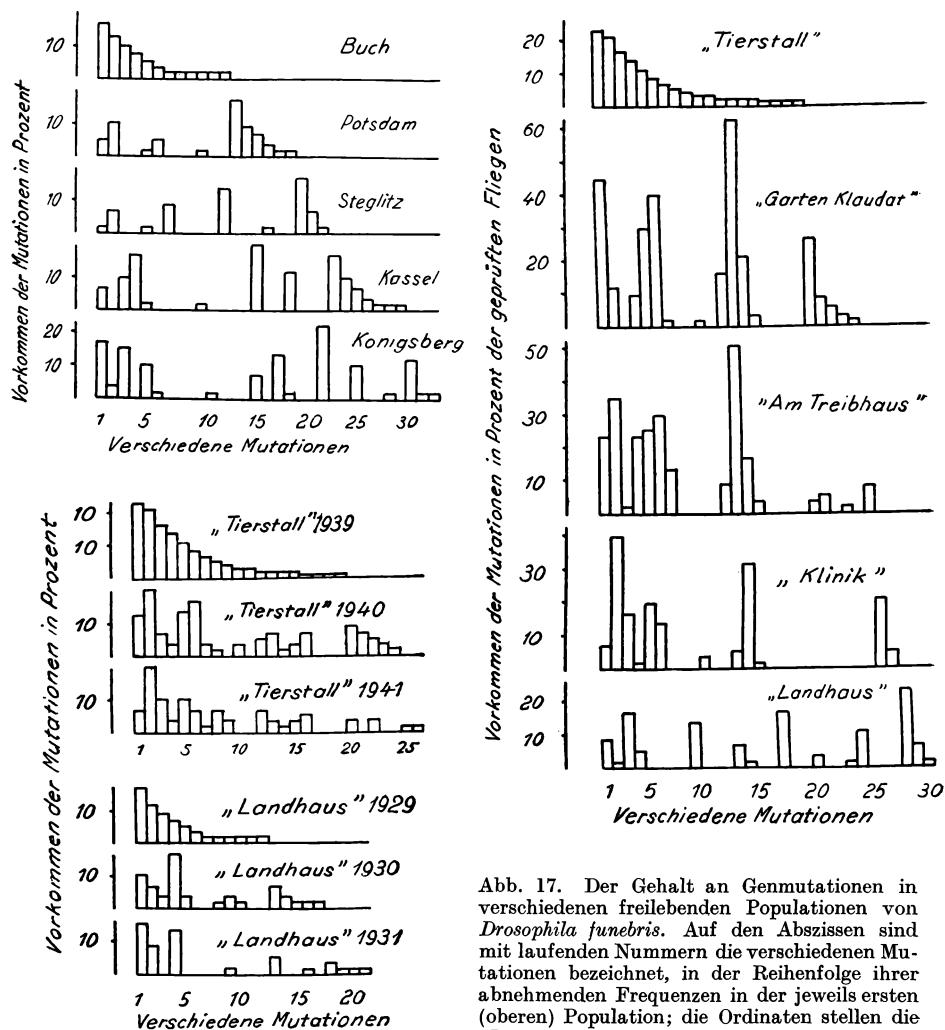


Abb. 17. Der Gehalt an Genmutationen in verschiedenen freilebenden Populationen von *Drosophila funebris*. Auf den Abszissen sind mit laufenden Nummern die verschiedenen Mutationen bezeichnet, in der Reihenfolge ihrer abnehmenden Frequenzen in der jeweils ersten (oberen) Population; die Ordinaten stellen die Häufigkeiten der betreffenden Mutationen

in den Populationen in Prozent der untersuchten *P*-Fliegen dar. Links oben: Fünf geographisch verschiedene Populationen aus Deutschland. Rechts: Fünf verschiedene Populationen aus Buch, die auf einer Fläche von etwa 1 qkm verteilt sind. Links unten: Zwei Populationen aus Buch während je drei aufeinanderfolgender Jahre. (Nach H. A. und N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, unveröff.)

die meisten von den häufig vertretenen Mutationen sich über mehrere Jahre, also viele Generationen, erhalten, wobei allerdings die Zusammensetzung der seltener vertretenen Mutationen von Jahr zu Jahr schwankt. Grundsätzlich die gleichen Ergebnisse wurden in vielen verschiedenen Untersuchungen vieler freilebender Populationen bei einer ganzen Reihe verschiede-

dener *Drosophila*-Arten gewonnen, so daß es sich keinesfalls um Zufallsbefunde an einigen wenigen Populationen handeln kann. Durch entsprechende sinnvolle Modifikation der Untersuchungsmethode konnte gezeigt werden (sowohl bei *D. melanogaster* als auch bei *D. pseudoobscura*), daß auch kleine Mutationen in freilebenden Populationen sehr häufig vertreten sind. Vergleichende Untersuchungen an Populationen (von *D. pseudoobscura*, *D. funebris* und *D. melanogaster*) aus verschiedenen Biotopen und geographisch verschiedenen Gegenden zeigten, daß für Unterschiede in dem Gehalt der Populationen an Mutationen der Grad der Isolation der Populationen von einander und nicht so sehr die geographische und ökologische Verschiedenheit entscheidend ist; daß also eine isolierte Unterpopulation sich als Einheit in bezug auf das Speichern von Mutationen verhält. Die noch zum größten Teil laufenden Versuche über das zeitliche Schicksal des Mutationsgehaltes



Abb. 18. Speicheldrüsenzelle der Mücke *Camptochironomus pallidivittatus*. Jedes Riesenchromosom zeigt eine Inversionsschlinge. (Nach BAUER 1936.)

einzelner Populationen und ihr diesbezügliches Verhalten während eines Jahresablaufs deuten an, daß auch die zeitlichen Schwankungen im Mutationsgehalt der Populationen wesentlich von dem Grade der Isolation der einzelnen Jahreszyklen der Population voneinander abhängen. Im allgemeinen scheint der Gehalt der Populationen an Mutationen, ebenso wie der Mutationsprozeß selbst, vorwiegend auf einem zufällig-statistischen Geschehen zu beruhen. Es sind allerdings, wie zu erwarten, Andeutungen darauf vorhanden, daß einzelne bestimmte Mutationen in heterozygotem Zustande (einige wohl auch in homozygotem) unter bestimmten Bedingungen einer ausgesprochenen negativen bzw. positiven Auslese unterworfen werden.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß man auch direkt die Mutationsraten in den Gameten der freilebenden Individuen prüfen kann. Zur Feststellung der Rate geschlechtsgebundener Mutationen wird bei *Drosophila melanogaster* meistens die sogenannte „C1B“-Kreuzungsmethode benutzt die es gestattet, alle im X-Chromosom der Spermien der P-Männchen

auftretenden Mutationen in F_2 leicht festzustellen. Man kann, indem man als P-Männchen die im Freien gefangenen Individuen benutzt, mit Hilfe dieser Methode die Mutabilität in freilebenden Populationen direkt messen. Solche Versuche wurden durchgeführt und zeigten, daß, abgesehen von den üblichen Schwankungen der spontanen Mutationsrate, die Mutabilität bei freilebenden Individuen ebenso wie bei Individuen aus in gezüchteten Laboratoriumskulturen verläuft.

Neben Genmutationen spielen im genetischen Aufbau der Populationen auch die Chromosomenmutationen eine erhebliche Rolle. Unsere Kenntnisse

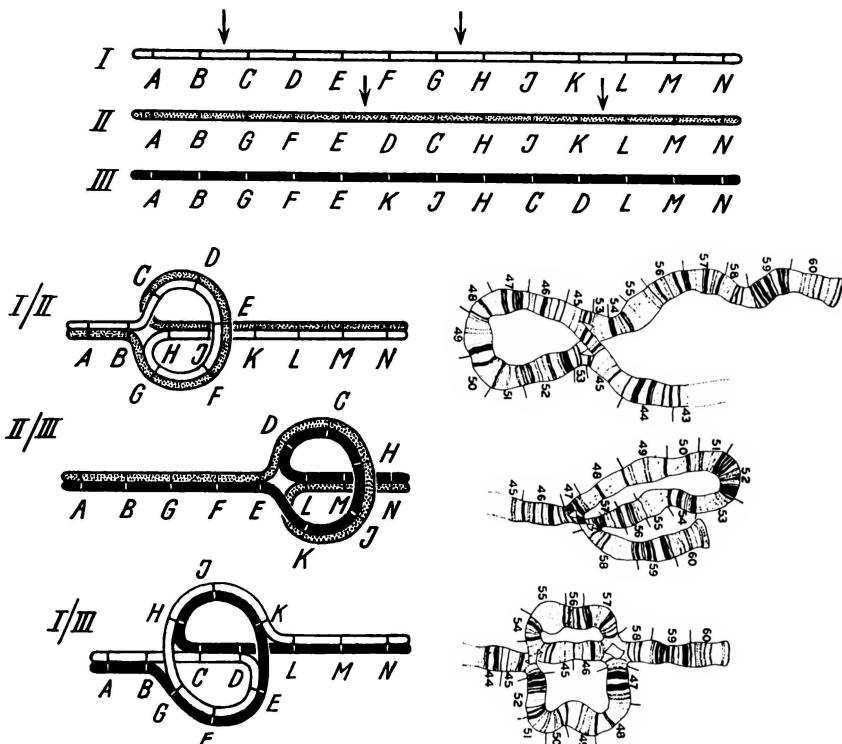


Abb. 19. Übergreifende Inversionen. Oben: Die drei Chromosomenanordnungen. Unten links: Schemata der verschiedenen Paarungsmöglichkeiten. Unten rechts: Beispiel hierfür von einem Speicheldrüsenchromosom von *Drosophila azteca* (nach DOBZHANSKY und SOCOLOV 1939).

über Vorkommen und Verbreitung dieser Erbänderungen beziehen sich allerdings fast nur auf Untersuchungen an Dipteren. Hier macht sich für die Untersuchung der große Vorteil der Riesenchromosomen bemerkbar. Daneben sind nur für einige Heuschrecken und andere Wirbellose gelegentliche Beobachtungen mitgeteilt worden. Zum Nachweis von Chromosomenmutationen können unmittelbar die aus der Population entnommenen einzelnen Tiere untersucht werden. Sind sie für Chromosomenmutationen heterozygot, so zeigt sich das ohne weiteres am cytologischen Bild. Alle Fälle jedoch, in denen eine Chromosomenmutation homozygot vorhanden ist, lassen sich nur mühsam durch genaue Analyse der Scheibenanordnung der Riesenchromosomen erkennen. Zweckmäßig ist daher die Untersuchung nicht der Tiere selbst, sondern, wie bei *Drosophila* üblich, die Untersuchung

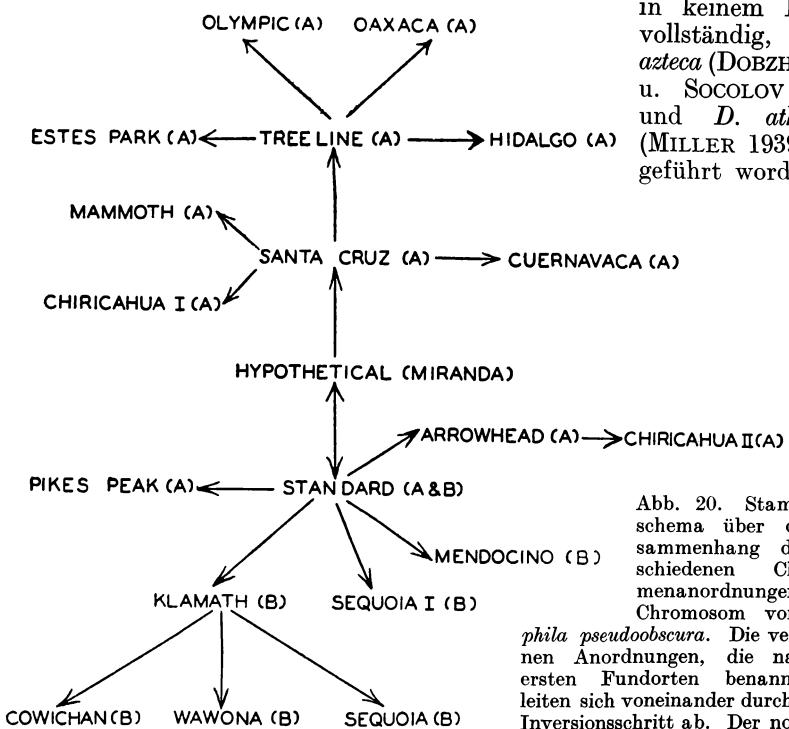
der F_1 aus der Kreuzung einzelner im Freien gefangener Individuen mit einem Kontrollstamm, woraus dann der Chromosomenbestand der Wildform erschlossen werden kann.

Der auffälligste Befund ist die Tatsache, daß fast ausschließlich Inversionen gefunden wurden, andere Chromosomenmutationen dagegen nur sehr selten. Bisher sind Inversionen festgestellt worden bei einer Reihe von Chironomiden (verschiedene Arten der Gattungen *Tendipes*, *Cryptochironomus*, *Endochironomus* u. a.) und einer großen Anzahl von *Drosophila*-Arten. Nach den vorliegenden Ergebnissen ist zu erwarten, daß wohl bei jeder weiteren Art ebenfalls mit dem Vorkommen von Inversionen gerechnet werden kann. Die nähere Untersuchung zeigte, daß im allgemeinen Inversionen nur von mittlerer Länge auftreten, nie jedenfalls so lang sind wie experimentell erhaltene Inversionen, bei denen oft nur ein kleiner proximaler und distaler Teil des Chromosomenschenkels nicht invertiert ist. Bei gut untersuchten Arten lassen sich nicht selten mehrere verschiedene Inversionen nebeneinander oder getrennt in verschiedenen Populationen nachweisen. Sind mehrere Inversionen vorhanden, so können diese in allen möglichen Kombinationen vorkommen, so können sie z. B. in verschiedenen Chromosomen oder Chromosomenschenkeln vorhanden sein. Einen solchen Fall zeigt Abb. 18 für die Zuckmücke *Camptochironomus pallidivittatus*. Sind im gleichen Chromosomenschenkel 2 Inversionen vorhanden, so lassen sich folgende 3 Fälle unterscheiden: 1. beide Inversionen können durch ein nichtinvertiertes Stück voneinander getrennt sein, 2. eine Inversion kann vollständig von einer zweiten eingeschlossen sein, oder aber 3. die Inversionen übergreifen sich gegenseitig. Dieses kommt zustande, wenn z. B. in einem Chromosom, in dem eine Inversion vorhanden ist und das etwa die Folge ABGFEDCHJKLM darstellt, ein 2. Abschnitt invertiert wird, der von D bis K reicht, wodurch sich die neue Folge ABGFEKJHCDLM ergibt (Abb. 19). Tiere, die die Anordnung 1 und 2 oder 2 und 3 enthalten, zeigen im Speicheldrüsengesamtbild jedesmal die bekannte Inversionsschlinge. Sind 1 und 3 kombiniert, so ist das Paarungsbild verwickelter und kann besonders bei unvollständiger Paarung, Konfigurationen ergeben, aus denen nicht ohne weiteres auf das Vorliegen von Inversionen geschlossen werden müßte. Es ist jedoch möglich, auch in diesem Falle die vermittelnde Anordnung, selbst wenn sie unbekannt ist, als hypothetisches Glied zu rekonstruieren. Jedesmal, wenn solche komplizierteren Paarungsbilder vorgefunden werden, ist die Wahrscheinlichkeit sehr viel höher, daß es sich um Glieder einer Serie übergreifender Inversionen handelt, als daß andere intrachromosomale Mehrbruchverlagerungen vorliegen, die in einem Mutationsschritt aufgetreten sind.

Die übergreifenden Inversionen gestatten eine Aussage über die zeitliche Folge des Auftretens der einzelnen Inversionen. Aus der Anordnung 1 kann die Anordnung 3 nicht direkt hervorgehen, vielmehr muß vorher die zur Anordnung 2 führende Inversion aufgetreten sein. Die Aufeinanderfolge der Inversionsschritte kann also $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ oder $3 \rightarrow 2 \rightarrow 1$ oder auch $1 \leftarrow 2 \rightarrow 3$ sein, nie jedoch eine andere. Bei *Drosophila pseudoobscura*, bei der DOBZHANSKY und STURTEVANT (1938) die ersten Fälle dieser Art aufgeklärt haben, ist die Häufigkeit verschiedener Inversionen in einem Chromosomenschenkel noch erheblich größer. Insgesamt wurden im 3. Chromosom 19 verschiedene Anordnungen gefunden, die teils der Rasse A, teils der Rasse B eigen, teils beiden gemeinsam sind. Diese 19 Anordnungen ließen sich nach dem oben dargestellten Prinzip auf einzelne aufeinanderfolgende Inversionsschritte, und so zu dem in Abb. 20 dargestellten stammbaumartigen Zusammenhang bringen. Nur an einer Stelle fehlt ein Glied. Zwischen den Anordnungen Standard und Santa Cruz müssen 2 Inversionen vorgekommen sein. Dieses

hypothetisch rekonstruierte Bindeglied liegt nun, abgesehen von weiteren Komplikationen, bei der verwandten *Drosophila miranda* vor. Damit ist ein vollständiger Zusammenhang aller Anordnungsformen des 3. Chromosoms in eindrucksvoller Weise aufgezeigt. Über die ursprüngliche Anordnung, von der aus die Bildung der andern erfolgt ist, läßt sich diesem Schema nichts entnehmen. Mit hoher Wahrscheinlichkeit sind es jedoch die sog. Standard- oder die hypothetische Anordnung, also die zentrale Gruppe des Stammbaumes, mit der die Differenzierung begann; denn diese sind bei den bekannten Rassen A und B bzw. *D. miranda* vorhanden.

Ähnliche Analysen sind, wenn auch in keinem Fall so vollständig, an *D. azteca* (DOBZHANSKY u. SOCOLOV 1939) und *D. athabasca* (MILLER 1939) ausgeführt worden.



ierten hypothetischen Anordnung im Zentrum des Stammbaums steht die Anordnung im X²-Chromosom von *Drosophila miranda* nahe. (Nach DOBZHANSKY 1939.)

Die Gesamtzahl der bisher bekannten verschiedenen Inversionen, einschließlich der in den anderen Chromosomen, beträgt bei *D. pseudoobscura* etwa 30. Bei *D. melanogaster* haben DUBININ und Mitarbeiter aus Wildpopulationen 19 Inversionen beschrieben. Insgesamt ist also selbst bei diesen gut untersuchten Arten die Mannigfaltigkeit der Chromosomenstruktur nicht so sehr groß und stellt zweifellos nur eine kleine erhalten gebliebene Auswahl aus einer größeren Anzahl von Inversionen dar, die im Laufe des Lebens der Art entstanden ist.

Die Häufigkeit der verschiedenen Anordnungen einer Population ist bei den verschiedenen Arten unterschiedlich. Bei *D. melanogaster*, bei der die normale Standardanordnung überall im Verbreitungsgebiet überwiegt, fanden sich Inversionschromosomen nur in der Häufigkeit von 3—4 % und stets nur heterozygot mit der Standardanordnung zusammen. Anders liegen

Abb. 20. Stammbaumschema über den Zusammenhang der verschiedenen Chromosomenanordnungen im 3. Chromosom von *Drosophila pseudoobscura*. Die verschiedenen Anordnungen, die nach den ersten Fundorten benannt sind, leiten sich voneinander durch je einen Inversionsschritt ab. Der noch nicht in der Natur gefundenen, rekonstruierten hypothetischen Anordnung im Zentrum des Stammbaums steht die Anordnung im X²-Chromosom von *Drosophila miranda* nahe. (Nach DOBZHANSKY 1939.)

die Verhältnisse bei *D. pseudoobscura*, bei der keine Anordnung im Gesamtareal verbreitet ist. Hierauf wird unten zurückgekommen werden.

Während also die Inversionen die Hauptmasse aller in natürlichen Populationen beobachteten Chromosomenmutationen darstellen, finden sich die im Experiment in größerer Häufigkeit auftretenden Translokationen außerordentlich selten. Sichere Fälle sind nur für Heuschrecken angegeben worden, so z. B. für *Hesperotettix viridis* (McCLUNG 1917). Bei diesen tritt an Stelle von zwei stäbchenförmigen Chromosomen im Chromosomensatz ein V-förmiges auf. Solche Umbildungen wurden früher als Fusionen bezeichnet. Die einfachste Deutung für sie ist aber folgende: die stäbchenförmigen Chromosomen besitzen noch einen sehr kurzen zweiten Schenkel und die V-förmigen entstehen als reziproke Translokationen, wobei beide Bruchstellen sehr nahe am Spindelansatz liegen, in einem Falle in dem extrem kurzen, in dem andern in dem langen Schenkel. Bei solchen reziproken Translokationen muß auch ein zweites Translokationschromosom entstanden sein, das aus dem Spindelansatz und den beiden sehr kurzen Schenkeln besteht, so an der Grenze der Beobachtbarkeit liegt und, da es wegen seiner geringen Größe praktisch keine Gene enthält (die Chromosomenabschnitte am Spindelansatz sind zudem meist heterochromatisch und somit geneleer), ohne Schaden für den Organismus verloren gehen kann.

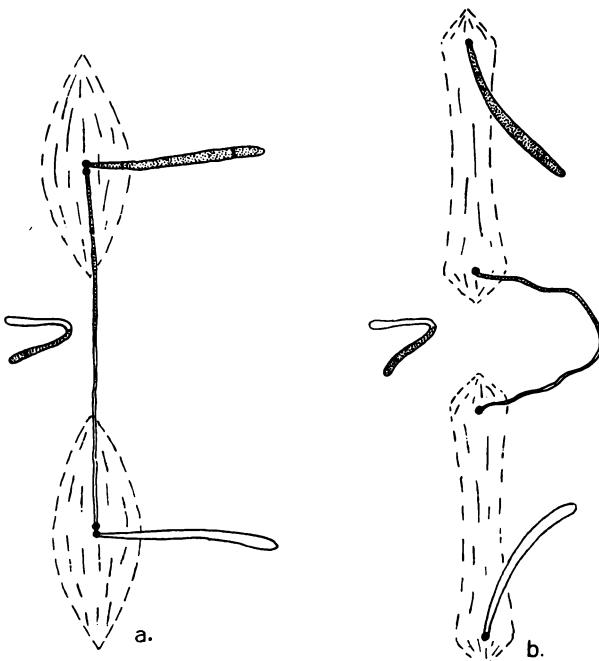


Abb. 21. Mechanismus der Elimination der Austauschbrücke bei der Eireifung von *Drosophila*. a (schließt sich an Abb. 8c an): Metaphase der 2. Reifeteilung; die Brücke ist zwischen beiden hintereinanderliegenden Spindeln ausgespannt. b: In der Anaphase wandern die Nichttauschchromatiden zu den äußeren Polen; einer der außen gelegenen (innen im Ei) Tochterkerne bildet den weiblichen Vorkern.

Dieses außerordentlich ungleiche Vorkommen von Inversionen und Translokationen hat seine Ursache in cytomechanischen Verhältnissen. Inversionen sind lange vor ihrer cytogenetischen Aufklärung bei *Drosophila melanogaster* als Crossingover-Unterdrücker im Experiment gefunden worden. Ist ein Tier für eine Inversion heterozygot, so finden sich unter den Nachkommen keine, die auf einfachen Austausch im Bereich der Inversion zurückgehen, und nur eine geringe Zahl von solchen, die sich auf Doppelaustausch innerhalb der Inversion zurückführen lassen. Die cytologischen Beobachtungen an Inversionsheterozygoten haben nun aber, wie oben angeführt (S. 345), gezeigt, daß einfacher Austausch innerhalb der Inversion nicht

seltener ist. Die entstehenden Austauschchromatiden stellen sekundäre Chromosomenmutationen dar, eine besitzt 2, eine keinen Spindelansatz. Es muß nun ein besonderer Mechanismus dafür sorgen, daß in die Kerne der (normal funktionierenden) Gameten nicht diese Austauschchromosomen, sondern immer die normalen Nichtaustauschchromosomen hineingelangen.

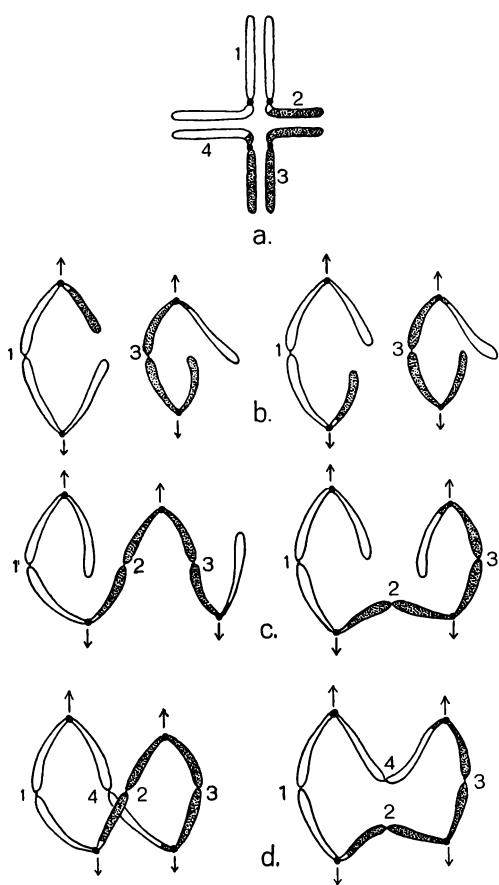


Abb. 22. Reduktion bei Translokationsheterozygoten. a: Schema der Pachytänpaarung der vier beteiligten Chromosomen; mit 1-4 sind die möglichen Orte der Chiasmabildung bezeichnet. b: Bildung zweier Bivalenter nach Austausch bei 1 und 3. c: Bildung einer Viererkette nach Unterbleiben eines Austausches bei 4. d: Bildung eines Viererringes nach Austausch bei 1-4. Bei b-d ist links die Einstellung für das Auftreten balancierter und rechts unbalancierter Gameten dargestellt.

Brücken in der 2. Reifungsteilung auftreten, die auch unvollständige Chromosomenbestände im weiblichen Vorkern zur Folge haben. Cytologische Untersuchungen über die Eireifung solcher Inversionsheterozygoten liegen für Tiere nicht vor. Jedoch wird man annehmen dürfen, daß die in der Natur erhalten gebliebenen Inversionen, wie wir sie in den Populationen vorfinden, eine Auswahl darstellen, deren Länge und Lage derart ist, daß solche als Fertilitätssenkend schädlichen Mehrfachaustauschvorgänge

Als ein solcher Mechanismus läßt sich auf Grund der Untersuchungen von STURTEVANT und BEADLE (1936) an *D. melanogaster* für die Eireifung der folgende annehmen: nach der ersten Reifeteilung ist die Doppelansatzchromatide zwischen den beiden Tochterkernen als Brücke ausgespannt; die spindelansatzlose bleibt in der Mitte zwischen beiden als „Fragment“ unbewegt liegen. Bei der 2. Reifeteilung, die von beiden Kernen gleichzeitig durchlaufen wird, ist die Brücke mit je einem Spindelansatz in den beiden Metaphaseplatten festgelegt, so daß in der Anaphase zu den von ihr entfernten Polen nicht sie, sondern nur die homologen Nichtaustauschchromatiden wandern können (Abb. 21). In den zur Eimitte hin liegenden Kern, der den ♀-Vorkern darstellt, kann auf diese Weise immer nur eine Nichtaustauschchromatide gelangen. Hierdurch wird bewirkt, daß bei der Eireifung in Inversionsheterozygoten nach einfacherem Faktorenaustausch stets Eier mit vollständigem Chromosomenbestand auftreten. Kompliziertere Verhältnisse liegen vor, wenn Mehrfachaustauschvorgänge innerhalb der Inversion oder zwischen ihr und dem Spindelansatz vorkommen. Dann können Doppelbrücken oder

bei ihnen keine Rolle spielen. Von gleicher Bedeutung muß natürlich auch das meiotische Verhalten der Inversionen in der ♂-Keimzellbildung sein. Bei höheren Fliegen fehlt das Crossingover hier überhaupt, so daß irgendwelche Verteilungsstörungen hier nicht eintreten können. Offen ist die Frage noch für solche Gruppen, bei denen Faktorenaustausch im ♂ vorkommt. Es hat (nach Beobachtungen von WOLF 1941) den Anschein, als ob das Auftreten von Brücken die Zellteilung weitgehend stört, so daß diploide oder tetraploide Spermatiden auftreten. Die aus solchen hervorgehenden Spermien sind wohl, wie man aus dem häufigen Vorkommen von Inversionen schließen muß, nicht funktionsfähig oder gegenüber den normalen nicht konkurrenzfähig und werden so an der Befruchtung gehindert. Auch auf diese Weise wird dann erreicht, daß bei Inversionen nur normale Chromosomenbestände bei der Befruchtung zusammentreffen.

Anders liegen die Verhältnisse bei Translokationsheterozygoten. Diese können sich entweder als zwei Bivalente oder ein quadrivalenter Komplex paaren (Abb. 22). Im letzten Fall, den wir oben schon angeführt haben (S. 345), weist das cytologische Bild, das die 4 Chromosomen als offene Kette oder geschlossenen Ring zeigt, unmittelbar auf das Vorliegen solcher Trans-

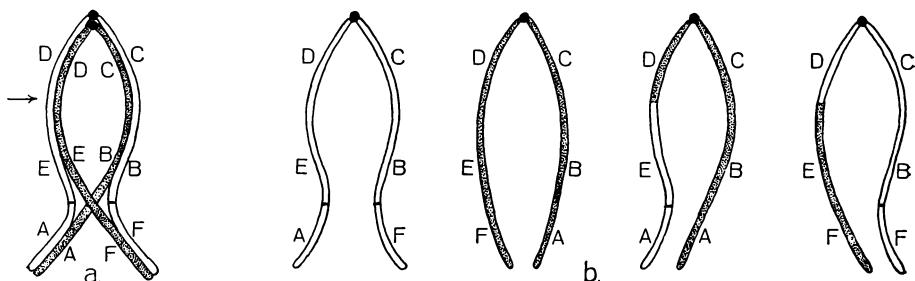


Abb. 23. Austausch in einer transzentrischen Inversion. a: Anordnung der Chromatiden im Pachytän; der Ort der späteren Chiasmabildung ist durch einen Pfeil angezeigt. b: Die vier resultierenden Chromatiden.

lokationen hin. Im ersten Falle, der besonders bei kleinen translozierten Abschnitten zu erwarten ist, bleiben sie verborgen. Bei der Verteilung der Chromosomen in diesem Falle bilden sich je zur Hälfte Gameten mit vollständigem Chromosomenbestand (unter diesen wieder gleich häufig solche mit dem Normalbestand und mit dem Translokationsbestand) und Gameten, denen ein Chromosomenabschnitt fehlt und die einen anderen verdoppelt besitzen (Duplikation, Deletion). Bei den quadrivalenten Chromosomengruppen hängt die Häufigkeit der Gameten mit balanciertem und der mit unbalanciertem Chromosomenbestand von der Anordnung der 4 Spindelansätze in der Teilungsfigur ab. Liegen die aufeinanderfolgenden Spindelansätze alternativ zu den Polen (s. Abb. 22), so entstehen normale Gameten; kommen zwei benachbarte zum gleichen Pol, so treten unbalancierte Gameten auf. Translokationen in Wildpopulationen wären also nur häufig zu erwarten, wenn immer vollständige Chiasmabildung und regelmäßige Einordnung in die Spindel gleichzeitig vorkommen. Auch scheint es, als ob für die geordnete Einstellung der Spindelansätze vollständige Terminalisation der Chiasmata und damit größtmögliche Beweglichkeit der Spindelansätze gegeneinander von Bedeutung ist. Bis zu einem gewissen Grade scheinen diese Bedingungen bei der Bildung der V-förmigen aus 2 Stäbchenchromosomen bei Heuschrecken erfüllt zu sein. Hier spielt allerdings wohl auch noch als sichernder Hilfsfaktor das bei *Drosophila* experimentell nach-

gewiesene Bestreben, ein Massengleichgewicht der Chromosomen beiderseits der Äquatorialplatte zu erreichen, eine Rolle.

Einen Sonderfall, auf den hier noch einzugehen ist, bilden die transzentrischen Inversionen. Diese unterscheiden sich von den gewöhnlichen euzentrischen Inversionen dadurch, daß in der Meiose nie Fragmente gebildet werden, vielmehr durch Faktorenaustausch im mittleren, durch die beiden Bruchstellen begrenzten Abschnitt ähnlich wie bei Translokationen unbalancierte Austauschchromosomen entstehen (Abb. 23). Eine transzentrische Inversion hat MILLER bei *D. azteca* in einer Wildpopulation gefunden. Sie trat aber nicht allein auf, sondern war von einer weiteren, nicht transzentrischen, übergreifenden Inversion begleitet. Hierdurch ist eine Anordnung erzielt worden, die wohl sicher einen Faktorenaustausch im Mittelabschnitt unmöglich macht. Durch Chiasmata in den Enden jenseits der Bruchstellen bleiben die Chromosomen aber stets vollständig.

Neben den also hauptsächlich durch Inversion vertretenen Chromosomenmutationen spielen Genommutationen in Wildpopulationen bei Tieren nur eine außerordentlich geringe Rolle. Wie oben schon gesagt, sind bei Tieren die Teile des Genoms so genau aufeinander abgestimmt, daß Verdoppelung auch nur kurzer Teile der Chromosomen schon störend wirken. In stärkerem Ausmaß machen sich Ausfälle von Chromosomenstücken bemerkbar. Es ist daher das Auftreten von heteroploidien Tieren in Wildpopulationen wegen ihrer verringerten Lebensfähigkeit kaum zu erwarten. Eine Ausnahme bildet die Vermehrung heterochromatischer Chromosomen, die leer sind oder höchstens einige Gene enthalten. Es sind einige wenige Beispiele bekannt, wo Y-Chromosomen ausfallen oder vermehrt sind, so bei der Wanze *Metapodius* (WILSON 1909), wo neben normalen X-Y-Männchen in verschiedenen Populationen entweder X-O-Tiere oder solche mit überzähligen Y-Chromosomen beobachtet wurden. Ähnliche Verhältnisse mit überzähligen Y-Chromosomen finden sich bei verschiedenen *Cimex*-Arten (SLACK 1939, DARLINGTON 1939). Bei der Sumpfschnake *Tipula paludosa* finden sich ebenfalls in der nordwestdeutschen Tiefebene häufig Tiere, bei denen von den kleinen heterochromatischen Chromosomen 3—6 anstatt 2 vorkommen (BAUER 1931). Kleine Chromosomen, die in dem normalen Satz nicht vertreten sind, finden sich als überzählige Elemente bei verschiedenen Heuschrecken (CARROL 1922, CAROTHERS 1931 u. a.). Sie werden als Fragmente gedeutet, ohne daß ihre Entstehung klar ist. Es ist möglich, daß wir es auch hier mit heterochromatischen Stücken zu tun haben. Variable Chromosenzahlen sind weiterhin bei verschiedenen Lepidopteren angegeben worden (FEDERLEY 1938), jedoch handelt es sich hier stets um Zählungen in den Reifeteilungen, so daß es nicht ausgeschlossen ist, daß die scheinbaren Verringerungen der Chromosomenanzahl bei manchen Tieren auf Bildung von mehrwertigen Chromosomengruppen in der Meiose beruhen. Im ganzen sind solche Fälle also außerordentlich selten.

Das gilt in noch wesentlich höherem Maße für das Vorkommen von Polyploidie. Das Auftreten von tri- und tetraploiden Tieren in einer Population ist bisher überhaupt nur von FANKHAUSER (1938) für *Triturus viridescens* nachgewiesen worden. Hier handelt es sich immer um das primäre Auftreten solcher Mutanten, da die tetraploiden Tiere schon als Larven sterben, bei den triploiden, selbst wenn sie normale Ausbildung beider Geschlechter zeigen (was noch nicht feststeht), auf Grund der Triploidie viele Gameten mit unvollständigen, zwischen haploid und diploid liegenden, Chromosenzahlen auftreten müssen, so daß diese Tiere weder bei Kreuzung unter sich noch mit diploiden voll fortpflanzungsfähig sind.

Die Erhaltung von Polyploidmutanten in Populationen ist — und hierin liegt der wesentliche Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen in ihrer überwiegenden Mehrheit — überhaupt nur möglich, wenn Selbstbefruchtung regelmäßig erfolgt, oder aber die geschlechtliche Fortpflanzung aufgegeben und durch andere Mechanismen ersetzt wird. Auch dann noch spielen die zellulären und entwicklungsphysiologischen Verhältnisse die Rolle begrenzender Faktoren. Auf die hierher gehörigen polyploiden parthenogenetischen Rassen wird unten noch zurückgekommen werden.

Wir können abschließend folgendes feststellen. Die Mutationen bilden die Grundlage der gesamten uns bisher bekannten erblichen Variabilität bei Tieren, indem sie einzeln und in Kombinationen sämtliche uns bekannten intraspezifischen Merkmalsänderungen ergeben können. Die Mutationen und Kombinationen beeinflussen auch in mannigfachster Art den biologischen Wert der sie enthaltenden Individuen, indem sie die relative Vitalität und andere lebenswichtige Eigenschaften betreffen. Besonders häufig sind kleine Mutationen, durch die die quantitativen Merkmale und verschiedene physiologische Eigenschaften in feinsten Abstufungen beeinflußt werden können. Die Chromosomenmutationen (zum Teil) und die Genommutationen schaffen dagegen sprunghafte, wesentliche quantitative Änderungen des Vererbungssubstrates. Schließlich kommen alle bekannten Mutationsformen in genügenden Häufigkeiten in sämtlichen daraufhin untersuchten freilebenden Populationen vor. Somit werden von den aus der experimentellen Genetik bekannten Mutationsformen alle Forderungen erfüllt, die man an das elementare Evolutionsmaterial stellen muß.

III. Die genetischen Unterschiede niederer systematischer Kategorien.

Falls die Mutationen tatsächlich das elementare Evolutionsmaterial darstellen, d. h. bei Adaptations- und Differenzierungsvorgängen benutzt werden, so muß man sie als Elementarbestandteile der Unterschiede zwischen systematisch-reellen Sippen wiederfinden können. Dieses wollen wir jetzt prüfen; vorher müssen aber einige allgemeinere Fragen der Sippedefinition und der damit zusammenhängenden Variabilität geklärt werden.

Zunächst muß der nicht ohne weiteres gegebene Begriff der „systematisch-reellen Sippen“ kurz definiert werden. Abgesehen von Klonen, reinen Linien und eineiigen Mehrlingen gibt es bekanntlich innerhalb einer Art kaum zwei erbgleiche Individuen. Man kann deshalb den Genotypus noch nicht als reelle systematische Kategorie bezeichnen, denn man hätte dann praktisch fast ebenso viele Sippen wie Individuen. Auch Gruppen von Individuen, die durch ein oder mehrere gemeinsame Erbmerkmale charakterisiert sind, aber zufallsmäßig in mehr oder weniger geringer Konzentration in den Artpopulationen vorkommen („Aberratio“ oder nicht näher definierbare „Forma“ der Systematiker), können nicht ohne weiteres als systematisch reelle Sippen betrachtet werden. Letztere müssen als zusätzliche Eigenschaft noch eine historisch-taxonomische Realität aufweisen, indem sie gewissermaßen als selbständige und geschlossene Einheiten im System und damit im Evolutionsprozeß auftreten. Am einfachsten ist als „systematisch-reelle Sippe“ eine Gruppe von Individuen zu definieren, die durch ein oder mehrere gemeinsame Erbmerkmale charakterisiert sind und ein wohldefiniertes Verbreitungsareal besetzt haben. Dabei soll das Verbreitungsareal nicht unbedingt als ein geographisch geschlossenes und abgegrenztes Gebiet, sondern

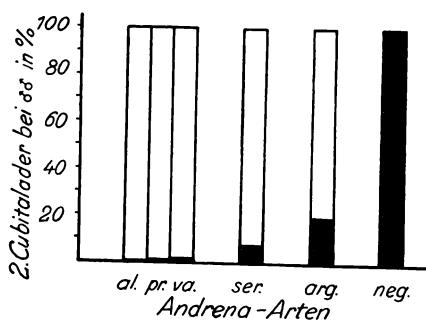
evtl. auch als „ökologisches Areal“ verstanden werden; innerhalb des gleichen geographischen Territoriums können zwei oder mehrere ökologische Areale nebeneinander vorhanden sein. In dieser Weise können eindeutig und klar die untersten intraspezifischen systematischen Kategorien definiert werden (Subspezies bzw. geographische Rasse). Auf Grund anderer, vergleichend-morphologischer, Kriterien lassen sich ebenfalls klar und mehr oder weniger eindeutig die höchsten systematischen Kategorien (Stämme, Klassen und die meisten Ordnungen) bestimmen; es ist aber zur Genüge bekannt, daß man nur mit Schwierigkeiten und meistens durchaus nicht eindeutig die dazwischenliegenden systematischen Kategorien abgrenzen kann. Auf diese Schwierigkeiten stößt man schon bei der Definition und Abgrenzung der Arteinheiten. Wir wollen hier darauf nicht im einzelnen eingehen, sondern lediglich bemerken, daß es zunächst wohl kaum eine für alle Lebewesen gültige einfache und präzise Artdefinition gibt; man könnte vielleicht höchstens nur folgende ganz allgemeine Definition der Art in erster Annäherung geben: als Art

bezeichnen wir eine solche Gruppe von morphologisch und physiologisch ähnlichen, durch gemeinsame Merkmale charakterisierten (durchaus aber nicht identischen) Individuen bzw. geographisch oder ökologisch vikariierenden Rassen oder Populationen, die sich untereinander, soweit die geographischen und ökologischen Barrieren es zulassen, mehr oder minder frei kreuzen und Mischpopulationen bilden, dagegen von anderen solchen Gruppen (Arten) unter natürlichen Bedingungen eine praktisch vollständige biologische Isolation erreicht haben. Somit spielen bei der Artdefinition sowohl morphologische als auch biogeographische und genetische Kriterien eine Rolle;

Abb. 24. Prozentsätze des Vorkommens einer Mutation (Vorhandensein einer zweiten Cubitalquerader auf den Flügeln) bei 6 *Andrena*-Arten (Hymenoptera): 1. Als seltene Aberration (*A. albicans*, *A. praecox*, *A. vaga*), 2. als häufige Aberration (*A. sericea*, *A. argentalis*) und 3. als Artmerkmal (*A. neglecta*). (Nach ZIMMERMANN [1933].)

daraus entstehen selbstverständlich unzählige praktische Schwierigkeiten bei der Anwendung auch einer gut durchdachten Artdefinition, besonders weil bei verschiedenen größeren Organismengruppen wahrscheinlich das eine oder andere Kriterium mehr ins Gewicht fallen muß. Deshalb muß bei der praktischen taxonomischen Bewertung der verschiedenen systematisch reellen Sippen, neben klaren allgemeinen Definitionen, die unter Berücksichtigung verschiedenster Kriterien zu erfolgen haben, auch Platz für die auf Formenkenntnis beruhende Erfahrung und das Formgefühl der Systematiker gelassen werden.

Von manchen Systematikern und Biogeographen wird der Standpunkt vertreten, daß es zwischen der individuellen und der geographischen Variabilität innerhalb der Art einen grundsätzlichen Unterschied gibt. Diese Meinung beruht wohl auf vielen Beobachtungstatsachen, die zeigen, daß man unter Mutationen und seltenen Aberrationen oft Merkmale trifft, die nicht zu den Unterschieden der geographischen und ökologischen Rassen gehören. Diese Beobachtungstatsachen sind richtig, der vorhin erwähnte daraus gezogene Schluß aber falsch. Die Mutationen, und dadurch die Individualvarianten, bilden zwar das Evolutionsmaterial; von diesen wird aber nur ein kleiner Teil vom Evolutionsvorgang zur jeweiligen Sippenbildung praktisch ver-



wendet; deshalb ist es selbstverständlich, daß in der Gruppe der Individualvarianten jeweils diejenigen Merkmale ins Auge springen, die nicht zur Sippendifferenzierung verwendet wurden. Daraus ergibt sich aber bei weitem noch kein grundsätzlicher Unterschied für die beiden Merkmalsgruppen. Außerdem gibt es Fälle, in denen Merkmale, die in einer Sippe als Individualvarianten auftreten, in anderen Sippen zum typischen Rassen- bzw. Artbestand gehören; als Beispiel kann die auf Abb. 24 angeführte Häufigkeit eines Flügeladernmerkmals bei verschiedenen *Andrena*-Arten dienen.

Wir wollen jetzt zu der Betrachtung des Anteils der Mutationen bei der Sippenbildung übergehen. Diese Frage wollen wir von zwei Standpunkten aus betrachten: einmal durch das Verfolgen des biogeographischen Schicksals einzelner Mutationen und Mutationskombinationen, und andererseits durch Betrachtung der Ergebnisse genetischer Analysen von Rassen- und Artkreuzungen.

1. Sippenbildung durch einzelne Mutationen.

Falls Mutationen als Material der Sippenbildung im Evolutionsprozeß benutzt werden, so müßte man auch Fälle der Sippenbildung in *stato nascendi* beobachten können, an denen man mehr oder weniger direkt die Beteiligung

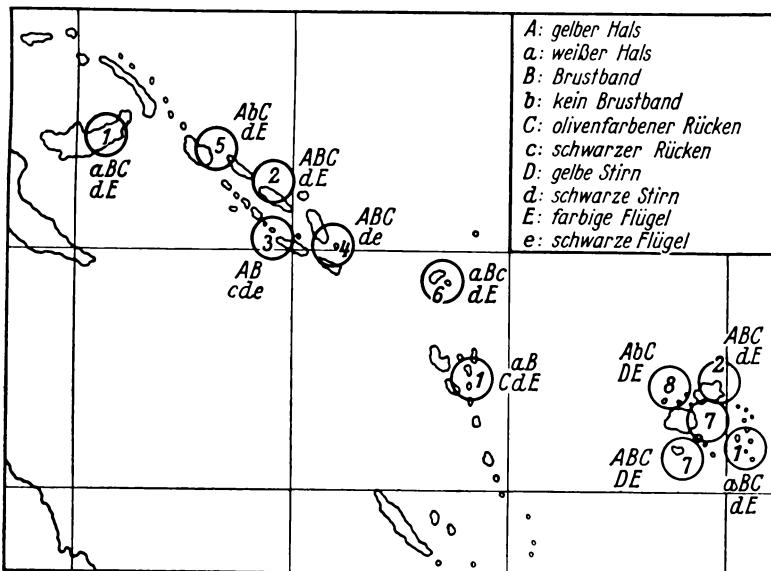


Abb. 25. Beispiel von Populationen, die verschiedene Kombinationen alternativer Merkmalspaare enthalten: geographische Verbreitung alternativ-variierender Rassenmerkmale bei dem Vogel *Pachycephala pectoralis* auf den Südseeinseln. 1 bis 8 verschiedene Merkmalskombinationen bei den einzelnen Inselrassen. (Nach MAYR 1932, aus TIMOFEEFF-RESSOVSKY 1939.)

von Mutationen an der Rassendifferenzierung bzw. die Sippenbildung durch Mutationen sehen könnte. Dieses könnte in folgenden Fällen beobachtet werden. Erstens dann, wenn verschiedene, sonst irgendwie (durch andere Merkmale oder durch geographische Trennung) unterscheidbare Populationen einer Art, auch Unterschiede in bezug auf die Konzentration eines oder mehrerer alternativer erblicher Merkmale aufweisen. Weiterhin, falls in einer in bezug auf alternative erbliche Merkmale polymorphen Art gewisse

Populationen das eine oder andere Merkmal in mehr oder weniger reiner Form aufweisen (also praktisch monomorph werden), dagegen andere Populationen verschiedene Übergänge in den Konzentrationen der verschiedenen Merkmale zeigen. Schließlich in solchen Fällen, in denen eine bestimmte Mutation von einem Ausbreitungszentrum heraus ein wohldefiniertes Areal innerhalb einer undifferenzierten oder über die Grenzen verschiedener Populationen hinaus allmählich besetzt. Alle solche Fälle sollten eigentlich recht häufig vorkommen; es sind aber heutzutage nur recht wenige bekannt, was auf mangelnde Kenntnisse der populationsgenetisch und populationsstatistisch ausgerichteten Kleinsystematik und -Biogeographie auch unserer gewöhnlichsten und weitverbreitesten Arten zurückzuführen ist.

Daß aber solche Fälle sicherlich vorkommen, kann durch folgende Beispiele illustriert werden.

Die Abb. 25—27 stellen Beispiele der ersten der vorhin erwähnten Möglichkeiten dar. Abb. 25 zeigt die Verbreitung von Inselpopulationen des Vogels *Pachycephala pectoralis*, die sich durch verschiedene Kombinationen von 5 alternativen Merkmalspaaren unterscheiden. Abb. 26 zeigt die verschiedene Häufigkeit der Rechts- bzw. Linksdrehung des Schneckengehäuses bei *Partula suturalis* (ein alternatives erbliches Merkmalspaar) in Populationen, die verschiedene Täler auf der Insel Morea bewohnen. Schließlich zeigt Abb. 27 das prozentuale Vorkommen der monomer erblichen Form *Axyridis* bei dem Marienkäfer *Harmonia axyridis* in verschiedenen ostasiatischen Populationen.

Abb. 26. Relative Häufigkeiten eines alternativen Merkmalspaars, der rechts gewundenen forma *dextrorsa* (schwarz) bzw. der links gewundenen f. *sinistrorsa* (weiß) des Schneckengehäuses, bei *Partula suturalis* in verschiedenen Populationen auf der Insel Morea. (Nach CRAMPTON 1916—1932.)

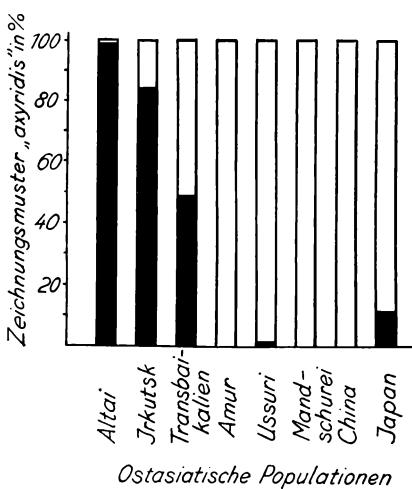


Abb. 27. Prozentsätze des Vorkommens der Form *Axyridis* in verschiedenen ostasiatischen Populationen des Marienkäfers *Harmonia axyridis* PALL. Im Süden von Mittelsibirien bildet sie praktisch den ganzen oder fast ganzen Bestand der Populationen, in Transbaikalien und Japan ist sie sehr häufig bzw. häufig vertreten, wogegen in den anderen Populationen diese Form nur sehr selten als individuelle Aberration vorkommt. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

und können deshalb als klar abgrenzbare subspezifische Gruppen bezeichnet werden, wogegen andere — verschiedene Formen in verschiedenen Zahlen-

Zum zweiten Typ der anfangs erwähnten Fälle gehört das auf Abb. 28 dargestellte Beispiel. Es handelt sich hier um eine „unvollkommene“ geographische Rassendifferenzierung bei dem polymorphen Marienkäfer *Harmonia axyridis*. Einige Populationen sind monomorph

verhältnissen enthalten; die verschiedenen Formen sind monomer erblich. Dieser Fall zeigt Übergänge von polymorphen zu monomorphen Populationen innerhalb der Art, die auf verschiedener geographischer Verbreitung einzelner Mutationen beruhen.

Die Abb. 29—35 zeigen Beispiele von Fällen, in denen einzelne Mutationen von einem Ausbreitungszentrum ein bestimmtes Verbreitungsareal besetzt haben. Abb. 29 zeigt die Verbreitung der *forma sinistrorsa* (eine Mutation, die die Linksdrehung des Gehäuses bedingt) bei der Schnecke *Fraticicola lantzi* in einigen Tälern der Nebenflüsse von Ili im Balchasch-

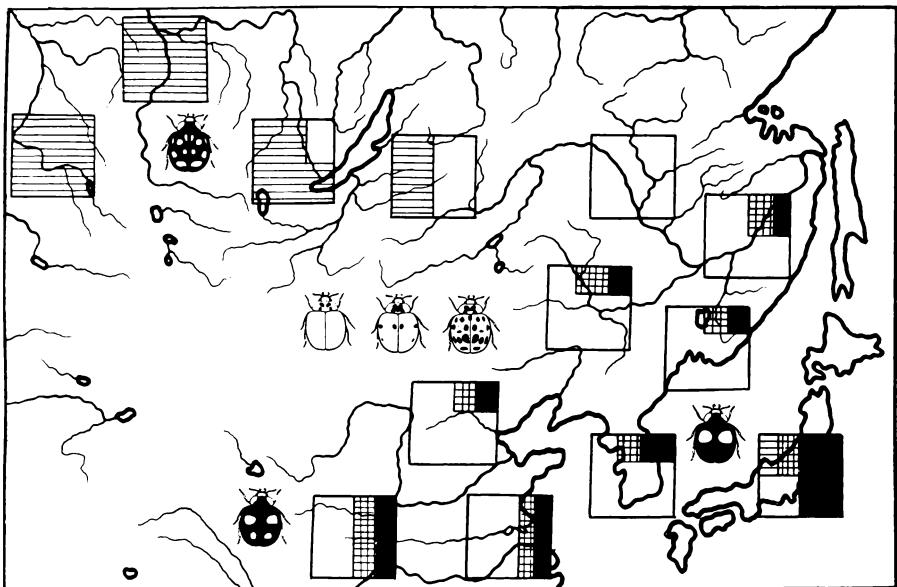


Abb. 28. Beispiele der Zusammensetzung verschiedener Populationen aus vier im wesentlichen monogenen Formen: geographische Verbreitung von 4 Färbungsmusterformen bei dem Marienkäfer *Harmonia axyridis* PALL. in Ostasien. [white box] var. *signata*, [black box] var. *axyridis*, [hatched box] var. *spectabilis*, [solid black box] var. *conspicua*. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

gebiet in Mittelasien. Abb. 30 bringt die Verbreitung einer dominanten Mutation des Flügeldeckenmusters (Elaterii) bei dem Marienkäfer *Epilachna chrysomelina* in einem Teil des nördlichen mediterranen Gebietes. Diese Mutation ruft ein sehr typisches Zusammenfließen bestimmter Elytrenflecke hervor, ist unvollkommen dominant und erlaubt deshalb besonders leicht die Verbreitung und Konzentration des betreffenden mutanten Allels zu verfolgen. Abb. 31 zeigt die Verbreitung einer rezessiven rufinistischen Mutation beim gewöhnlichen Iltis in Westrußland; diese Mutation scheint sich in den letzten Jahrzehnten verbreitet zu haben, so daß das auf Abb. 31 bezeichnete Gebiet jetzt vorwiegend und stellenweise ausschließlich von der mutanten Form besiedelt ist. Abb. 32 zeigt einen ganz ähnlichen Fall, die Verbreitung einer melanistischen Mutation beim Schneehasen. Auf Abb. 33 ist das Vorkommen von zwei melanistischen Mutationen beim Eichhörnchen in Deutschland angegeben; es ist zu bemerken, daß die Ausbreitung dieser Mutationen auf Gebirge und den Nordosten des untersuchten Gebietes be-

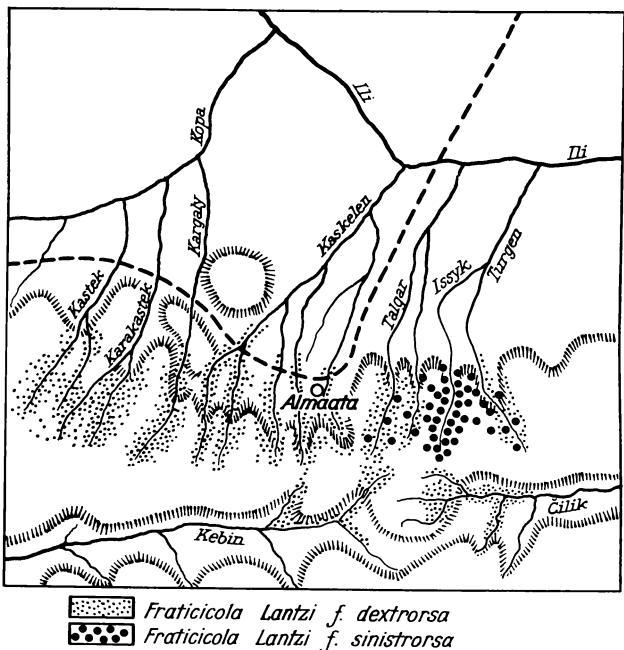


Abb. 29. Verbreitung der Schnecke *Fratiticcola lantzi* LNDH. in den Schluchten der Nebenflüsse vom Ili im Zailijskij Altatau (Semi-retschje). In den Systemen von Kopa-Kaskelen kommt nur die rechts gewundene f. *dextrorsa* vor (kleine Punkte); am Talgar und Turgen ist in ca. 5—10 % auch die links gewundene f. *sinistrorsa* vorhanden (große Punkte), die in der Issyk-Schlucht ca. 96 % aller Individuen der Population ausmacht. (Nach TSVETKOV 1938.)



schränkt ist, woraus geschlossen werden kann, daß diese Mutationen nur in bestimmten Biotopen einen positiven Selektionswert haben. Abb. 34 zeigt die Verbreitung und Konzentration einer rezessiven Zahnmutation bei der Feldmaus *Microtus arvalis* in Norddeutschland; diese Mutation scheint sich nur in der norddeutschen Ebene auszubreiten. Abb. 35 bringt ein besonders interessantes Beispiel. Sie zeigt die gegenwärtige Verbreitung einer melanistischen Mutation des Hamsters *Cricetus cricetus*. Diese Mutation kommt als gelegentliche Aberration in verschiedensten Teilen des Verbreitungsareals des Hamsters vor, ist also in heterozygotem Zustande in geringen Konzentrationen in fast allen Hamsterpopulationen vorhanden. Am Ende des 18. Jahrhunderts hat ein bekannter russischer Forscher (LEPECHIN)

Abb. 30. Verbreitung der intermediär dominierenden Mutation *Elaterii*, die beim phytophaschen Marienkäfer *Ephilachna chrysomelina* F. ein Zusammenfließen der 4 unteren Elytrenflecke erzeugt, in einem Teil des nordmediterranen Gebietes. (Aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

während seiner Forschungsreisen in dem Gebiete der Flüsse Kama und Belaja gefunden, daß an einer ganz bestimmten Stelle (im Dreieck zwischen dem Unterlauf der Belaja und dem Flusse Kama) die Hamsterpopulation auffallend viele melanistische Individuen enthält. Da in Ostrußland der Hamster als Pelztier in großen Mengen erbeutet wird und alljährlich viele lokale Pelzmärkte stattfinden, so konnte seitdem das Schicksal dieser schwarzen Hamstermutation nunmehr über ein- bis zwei Jahrhunderte verfolgt werden. Im Laufe des letzten Jahrhunderts hat sich die Mutation nach Westen längs der Nordgrenze des Artareals verbreitet; das Kamatal und der untere Lauf der Belaja sind nunmehr fast hundertprozentig von dieser Mutation besiedelt, und nach Westen nimmt sie allmählich ab, indem immer seltener Lokalpopulationen vorkommen, in denen diese Mutation eine höhere Konzentration erreicht. Das Interessante an diesem Beispiel ist einerseits die Tatsache, daß man über ein- bis zwei Jahrhunderte die allmähliche Ausdehnung des Verbreitungsareals einer Mutation verfolgen konnte, und andererseits, daß diese Mutation anscheinend deutliche Beziehungen zu bestimmten Milieubedingungen auf-

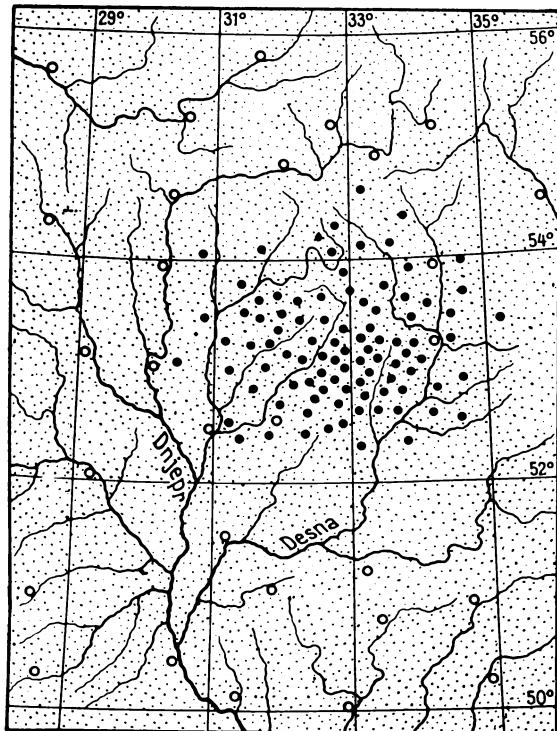


Abb. 31. Verbreitung einer rezessiven rufinistischen Mutation beim Iltis *Putorius putorius* L. in Westrußland. Sie wurde als Subspecies *P. p. stantshinskii* MEL. beschrieben.
(Aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

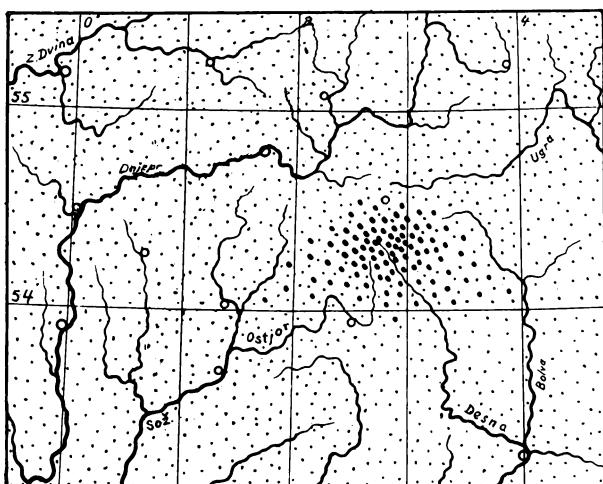


Abb. 32. Verbreitung einer rezessiven melanistischen Mutation beim Schneehasen *Lepus timidus* L. in Westrußland. (Nach MELANDER 1930 und anderen Quellen.)

weist, sie scheint selektiven Vorteil in den nördlichsten, schon zu Waldsteppen- und Waldzone gehörenden Biotopen, des Verbreitungsareals des Hamsters (der sonst ein typischer Nager der Steppenzone ist) zu besitzen.

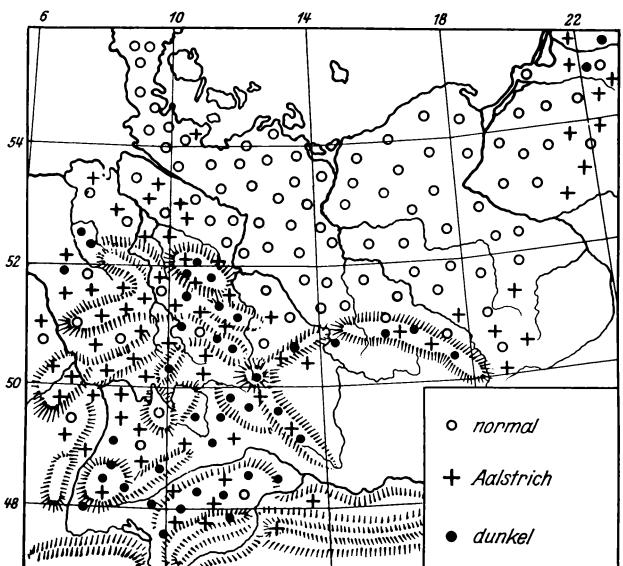


Abb. 33. Verbreitung von 3 Färbungsformen („normal“ und die melanistischen Mutationen „aalstrich“ und „dunkel“) beim Eichhörnchen *Sciurus vulgaris* L. in Deutschland. Beide melanistischen Mutationen kommen im Gebirge und in nördlichen Gegenenden häufig vor. (Nach LÜHRING 1928.)

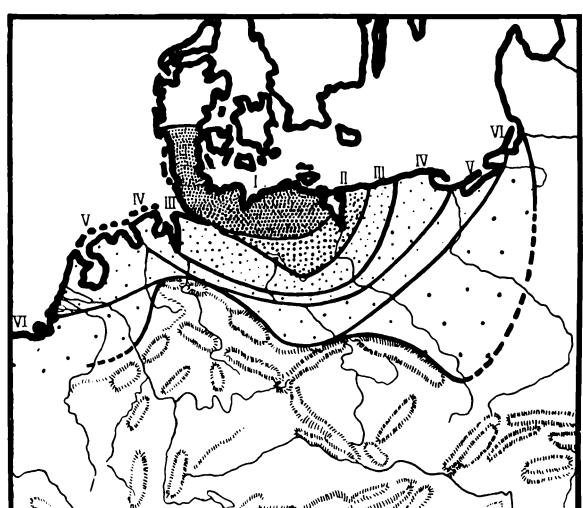


Abb. 34. Verbreitung einer rezessiven Mutation, die das Zahnmerkmal „simplex“ bedingt, in den norddeutschen Populationen der Feldmaus *Microtus arvalis* PALL. I = über 85 % homozygote simplex-Individuen, II = über 65 %, III = über 50 %, IV = über 25 %, V = über 10 %, VI = unter 10 %. (Nach ZIMMERMANN 1935.)

Die oben angeführten Beispiele genügen, um zu zeigen, daß Mutationen an der Sippenbildung tatsächlich teilnehmen. Wendet man spezielle Aufmerksamkeit der Frage der Sippenbildung in freier Natur zu, so wird man an für derartige Studien passendem Material sicherlich viele weitere ähnliche Fälle finden, an denen man auch den Vorgang, die Geschwindigkeit und die Ursachen der Ausbreitung einzelner Mutationen eingehender analysieren kann.

Auf die Beteiligung kleiner physiologischer Mutationen an der Sippenbildung deuten solche Fälle hin, in denen geographisch verschiedene Populationen polymere Unterschiede in bezug auf ein physiologisches

Anpassungsmerkmal zeigen. Ein derartiges Beispiel ist auf Abb. 36 angeführt, die die Verbreitung von drei Temperaturrassen der *Drosophila funebris* angibt: die östliche Rasse ist, entsprechend dem kontinentalen Klima, sowohl gegen hohe als auch gegen tiefe Temperaturen besonders resistent, die nordwestliche ist an

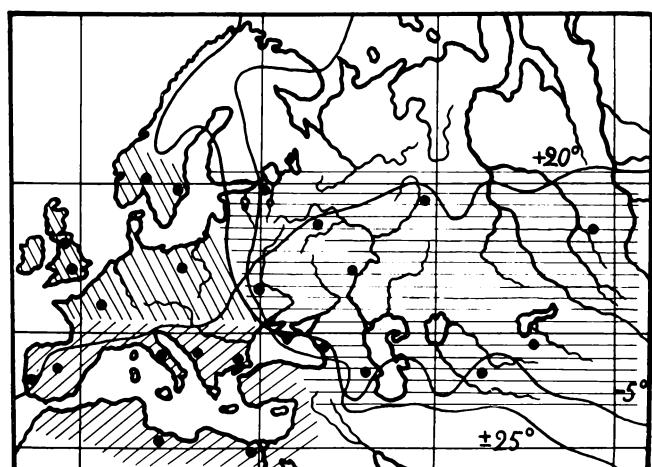
tiefere Temperaturen und die südwestliche an höhere Temperaturen angepaßt, was den klimatischen Verhältnissen des entsprechenden Gebietes der Paläarktik gut entspricht. Ein anderer Fall einer geographischen Verbreitung kleiner Mutationen ist auf Abb. 37 angeführt. Es handelt sich hier um verschiedene Gruppen von Modifikationsgenen, die an sich keine feststellbaren Merkmale erzeugen, aber in verschiedener Weise die Manifestation einer bestimmten Flügeladernmutation bei *Drosophila funebris* beeinflussen: in Anwesenheit der einen Gruppe von

Modifikationsgenen werden durch die betreffende „große“ Mutation (die im Laboratorium aufgetreten ist



Abb. 35. Gegenwärtige geographische Verbreitung einer 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 fast ganz verdrängt hat. Als seltene Aberration kommt sie in verschiedenen Populationen gelegentlich vor. (Nach KIRIKOV 1934 und anderen Quellen aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

Abb. 36. Verbreitung von drei „Temperaturrassen“ von *Drosophila funebris* in der westlichen Paläarktik. Die südwestlichen Populationen zeigen im Gegenteil zu den nordwestlichen eine höhere relative Vitalität bei hoher Temperatur (29° C) und eine geringere bei tiefer Temperatur (15° C). Die östlichen Populationen haben höhere relative Vitalität sowohl bei tiefer (15° C) als auch bei hoher (29° C) Temperatur. Bei 25° C haben alle Populationen ungefähr die gleiche Vitalität. Die schwarzen Punkte geben die untersuchten Populationen an, und außerdem sind auf der Karte die Juliatherme von $+20^{\circ}$ C, die Januaritherme von -5° C und die Linie der mittleren Jahresschwankungen der Temperatur von 25° C aufgetragen. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934.)



und in den untersuchten freilebenden Populationen gar nicht vorkommt) die Queradern an den Flügeln am einen Ende zuerst unterbrochen (Variationsmodus „a“), in Anwesenheit der zweiten — am anderen Ende (Variationsmodus „b“), und in Anwesenheit der dritten — in der Mitte (Variationsmodus „c“).

Ausgesprochener noch als für Genmutationen läßt sich für Inversionen eine Arealsbildung nachweisen. Sie bieten den Vorteil, daß jede einzelne eine einmalige Genomänderung darstellt. Oben ist schon auseinandergesetzt worden, daß die im Experiment noch nicht erfaßte Mutationsrate von spontanen Inversionen sehr gering sein muß. Hinzu kommt nun, daß in jedem Chromosom eine außerordentliche Anzahl verschiedener Inversionen möglich ist. Wie Bestrahlungsexperimente gezeigt haben, weisen die verschiedenen Stellen des Chromosoms nur geringe Unterschiede in der Bruchhäufig-

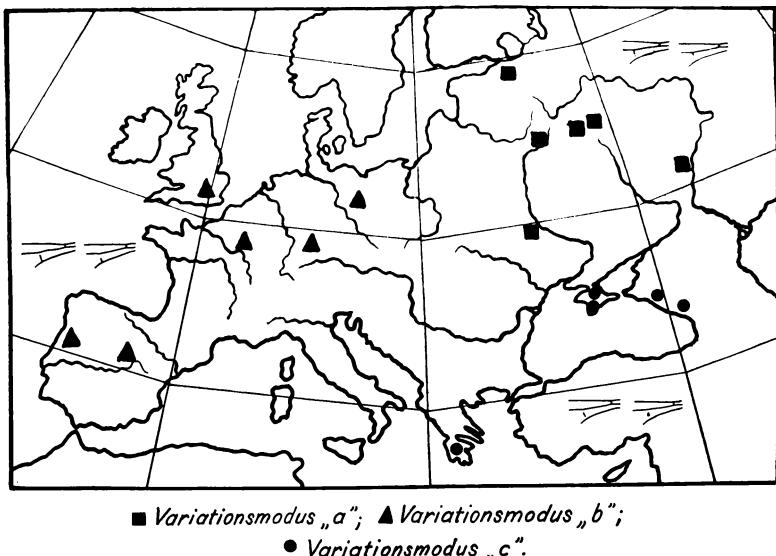


Abb. 37. Geographische Verbreitung von Modifikationsgenen (Gruppe kleiner Mutationen, die selbst keine feststellbaren morphologischen Abweichungen hervorrufen), die den Variationsmodus der Queraderunterbrechung in der Manifestation der rezessiven Mutation *vti* von *Drosophila funebris* beeinflussen. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934.)

keit auf. Vernachlässigt man diese, so läßt sich für ein stäbchenförmiges Chromosom, das in den Speicheldrüsen 1000 Scheiben aufweist, berechnen, daß fast 1 Million (999×998) verschiedene Inversionen möglich sind. Wenn auch in dieser Zahl die kleinsten Inversionen von 1 bis wenigen Scheiben, die man nur in seltenen Fällen erkennen kann, enthalten sind und längere Inversionen mit Bruchstellen sehr ähnlicher Lage auch kaum unterscheidbar sind, so bleiben doch noch viele tausende möglicher Inversionen, die mit der gleichen Wahrscheinlichkeit auftreten können. Da, wie oben schon angeführt wurde, die Anzahl der in einem Chromosomenschenkel in der Natur vorkommenden verschiedenen Inversionen nur von der Größenordnung 10 ist, ist die Wahrscheinlichkeit, daß zweimal die gleiche Inversion oder zwei sehr ähnliche Inversionen in der Natur auftreten und auch erhalten bleiben, so außerordentlich gering, daß sie praktisch gleich Null ist. Die Chromosomen, die die gleiche Anordnung zeigen, stammen also in direkter Folge von den erstmutierten ab. An ihrem Vorkommen kann man also erkennen,

wohin überall die direkten Nachkommen des Tieres, in dem die Inversion auftrat, sich ausgebreitet haben. Solche Untersuchungen über die geographische Ausbreitung von Inversionen sind an *Drosophila melanogaster* und *D. pseudoobscura* vorgenommen worden. DUBININ und Mitarbeiter fanden bei Untersuchungen eines großen Gebietes von Rußland, daß neben schon aus Nordamerika bekannten, also wohl weltweit verbreiteten Inversionen, an bestimmten Orten endemische Inversionen vorkommen. Vorherrschend ist aber in allen Gebieten die normale, die Standard-Anordnung, neben der die verschiedenen Inversionen nur heterozygot in geringer Konzentration (3—4%) vorkommen. Anders liegt der Fall bei der nordamerikanischen Art *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY u. Mitarbeiter). Bei dieser sind im besonderen die oben schon erwähnten Anordnungen im 3. Chromosom

in ihrer Verbreitung im Gesamtareal der Art untersucht worden. Abb. 38 zeigt die Fundorte in Nord- und Mittelamerika für die beiden

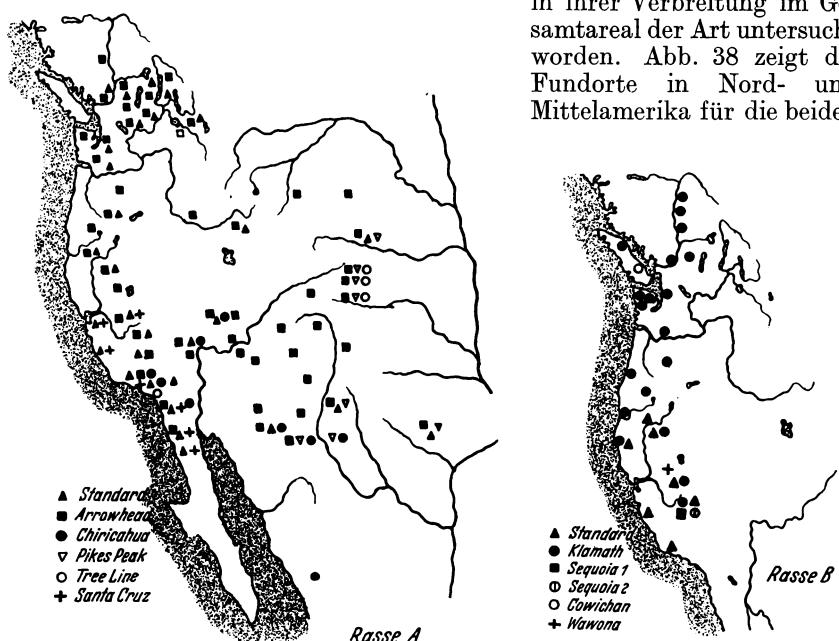


Abb. 38. Verbreitung der verschiedenen Genanordnungen im III. Chromosom von *Drosophila pseudoobscura*, „Rasse A“ (links) und „Rasse B“ (rechts) in Nordamerika. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

Rassen A und B. Aus diesen Karten ergibt sich, soweit die noch verhältnismäßig wenigen Fundorte eine Aussage zulassen, daß keine Anordnung im gesamten Verbreitungsgebiet der Art vorkommt und daß die einzelnen Inversionen ein bestimmtes Verbreitungsgebiet haben. Mit Ausnahme vielleicht eines Gebietes im Südwesten der Vereinigten Staaten (Arizona, Neu-Mexiko), in dem bisher ausschließlich die sog. Arrowhead-Anordnung festgestellt werden konnte, finden sich aber auch bei dieser Art an allen Fundorten, an denen größere Fliegenanzahlen eingesammelt waren, immer mehrere Anordnungen, so daß von einer Aufteilung der Art in für einzelne Chromosomenanordnungen homozygote Rassen nicht die Rede sein kann.

Wenn auch so gezeigt wird, daß einfache Inversionen die Mannigfaltigkeit der genetischen Zusammensetzung der Art erhöhen, und daß sie eine bestimmte geographische Verbreitung haben, so kann ihnen selbst kein

sippenbildender Wert beigelegt werden. Sie stellen lediglich Umänderungen in der Anordnung der Erbfaktoren dar, nicht aber Änderungen vom Charakter der Genmutation. Zwar sind unter den experimentell erhaltenen Chromosomenmutationen sehr viele zu finden, bei denen untrennbar von der Verlagerung mutative Änderungen, die Letalität, Sterilität oder sogar Abänderung einzelner Merkmale bedingen, auftreten. Jedoch hat man solche in freilebenden Populationen noch nicht gefunden, in denen sie wohl sicher nicht erhaltungsfähig sind. Wenn also bestimmte Chromosomenanordnungen bei der Aufgliederung der Art eine Rolle spielen, so können sie das nur auf Grund der gleichzeitig vorliegenden besonderen Kombinationen von Genen. Auch dann sind einfache Inversionen noch nicht in der Lage, eine Isolierung zwischen zwei verschiedenen Populationen zu bewirken, da auf Grund des oben geschilderten Meiosemechanismus in den Bastarden keine Fertilitätsstörung eintritt. Anders liegt die Sache, wenn zwei Populationen homozygot verschieden sind durch zwei übergreifende Inversionen oder eine reziproke Translokation. Hier tritt durch die in der Meiose entstehenden unbalancierten Gameten Fertilitätsminderung in den Bastarden auf, so daß sie nicht mit den reinen Formen wetteifern können. Auf diesem Wege, für den es allerdings noch kein Beispiel gibt, kann durch die Chromosomenmutation eine Aufspaltung der Art herbeigeführt werden.

Genommutationen sind nur in der besonderen Form der Polyploidie parthenogenetischer Rassen sippenbildend. Von einer Anzahl von Tierarten gibt es Rassen, die sich ausschließlich parthenogenetisch vermehren. Einen der bekanntesten Fälle stellt der Salinenkrebs *Artemesia salina* dar, von dem (außer diploiden) tetra- und oktoploide parthenogenetische Stämme gefunden worden sind. Weiter gehört hierher der Schmetterling *Solenobia triquetrella* mit ebenfalls diploiden und tetraploiden parthenogenetischen Formen. Von der Assel *Trichoniscus provisorius* kommt neben der diploiden bisexuellen eine triploide parthenogenetische Rasse vor. Verschiedene Rüsselkäfer der Gattung *Otiorrhynchus* sind sowohl als diploide bisexuelle wie polyploide parthenogenetische Formen bekannt. Neben diesen Fällen gibt es noch eine ganze Reihe weiterer (vgl. VANDEL 1931).

Die parthenogenetischen Rassen sind zum großen Teil Musterbeispiele für die Ausbildung wohlabgegrenzter Verbreitungsgebiete innerhalb des Bereiches der Art, so daß der besondere Ausdruck „geographische Parthenogenese“ geprägt worden ist. So ist z. B. *Trichoniscus* in der parthenogenetischen Form in ganz Nordeuropa verbreitet, während sie im Süden mit der dort auch vorkommenden bisexuellen Rasse vermischt ist. Dasselbe gilt für mehrere *Otiorrhynchus*-Arten. Ähnlich ist *Solenobia triquetrella* als bisexuelle Form nur an wenigen Orten Süddeutschlands und in der Schweiz gefunden, während die parthenogenetisch-tetraploide Form ein sich weit nach Norden erstreckendes Areal bewohnt. Es ist aber zu diesen Fällen zu bemerken, daß sie reine Beispiele für Genommutationen nur im Vergleich mit den diploiden parthenogenetischen Formen darstellen, wenn uns diese auch nicht in allen Fällen bekannt sind. Der Schritt zur Parthenogenese von der bisexuellen Fortpflanzung ist seinerseits sicher genisch bedingt. Dieses deuten die neuen Untersuchungen von SEILER (1939) an. Wenn so die parthenogenetischen polyploiden Formen klare Beispiele für die Aufspaltung der Art in Rassen darstellen, so stellen sie andererseits doch Sackgassen der Evolution dar. Denn eine weitere Differenzierung in Arten geht, wie die vergleichende Systematik zeigt, nicht von ihnen aus.

Alle vorhin erwähnten Fälle zeigen, daß, falls man die Aufmerksamkeit darauf richtet, die unmittelbare Beteiligung der Mutationen, vor allem der Genmutationen, an der Sippenbildung bei verschieden-

sten Objekten beobachtet werden kann. Man darf nicht vergessen, daß bisher nur wenige, mehr oder minder zufällige, Beobachtungen an einzelnen Objekten vorliegen; spezielle Untersuchungen an günstigem Material werden sicherlich ein umfangreiches und interessantes weiteres Material liefern.

2. Kreuzungsanalyse von Rassen und Arten.

Ein anderer Weg der Prüfung der Teilnahme von Mutationen an der Bildung von systematischen Sippen besteht in der genetischen Analyse der

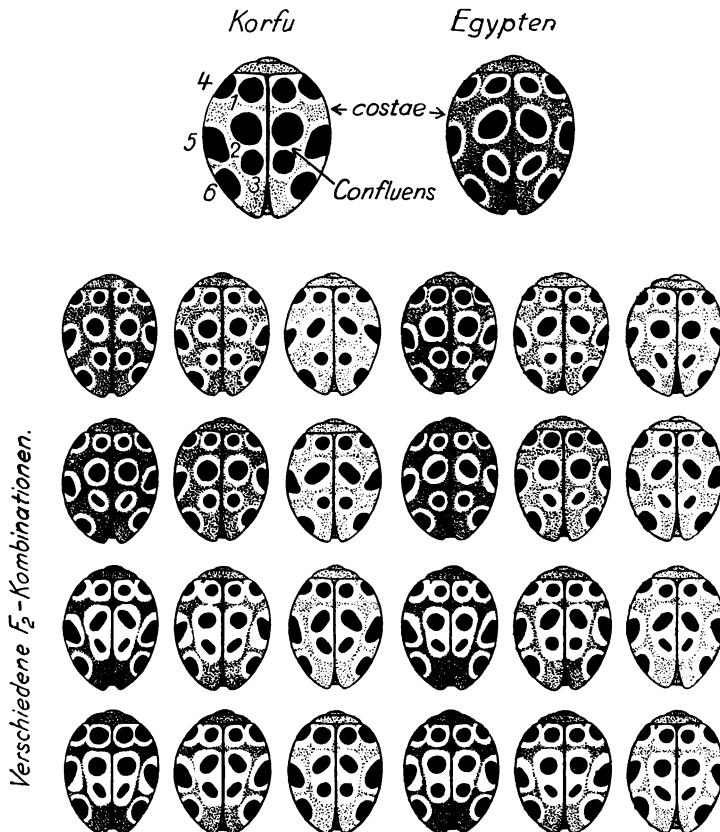


Abb. 39. Kreuzungsergebnisse aus zwei geographisch verschiedenen Rassen des Marienkäfers *Epilachna chrysomelina* F., als Beispiel einer polygenen Aufspaltung von Rassenphänotypen in F_2 . Oben: schematische Darstellung der beiden *P*-Rassen; darunter: verschiedene F_2 -Neukombinationen aus unabhängig sich vererbenden Intensitätsstufen des Costae-Merkmales (schwach dominante dunkle Färbung zwischen den Flecken), des Merkmals Confluens (dominante Verbindung der Höfe um die Flecke 2–3) und der Größe, Form und Längsachsenlage der Flecke 2, 3 und 5.

Unterschiede zwischen diesen Gruppen. Definitionsgemäß sind Mutationen plötzliche Änderungen des Genotyps, die sich nach MENDEL-Regeln im weitesten Sinne des Wortes vererben; und umgekehrt — mendelnde genotypische Unterschiede müssen auf irgendwann stattgefundenen Mutationen beruhen. Deshalb kann die Feststellung des Mendelns von Rassen- und Artunterschieden als Beweis dafür gelten, daß diese Unterschiede auf Mutationen und deren Kombinationen beruhen.

Systematische Versuche einer mehr oder weniger vollständigen genetischen Analyse der verschiedenen Rassen und Populationen innerhalb einer Art wurden bisher nur in wenigen Fällen durchgeführt (z. B. an dem Schmetterling *Lymantria dispar*, dem Marienkäfer *Epilachna chrysomelina*, der amerikanischen Hirschmaus *Peromyscus polionotus*). Außerdem wurden aber in sehr vielen Fällen einzelne oder weniger ausgedehnte Kreuzungen von Individuen aus verschiedenen Rassen und sogar Arten durchgeführt. Es ist unmöglich, und auch überflüssig, das ganze Material einzeln zu sichten und zu besprechen, da alle bisherigen Versuche im wesentlichen das gleiche Bild ergeben haben. In allen Fällen, in denen es sich um mehr oder weniger alternative erbliche Unterschiede handelte, konnte nach Rassenkreuzungen ein klares Aufspalten in einzelne mendelnde Merkmalsunterschiede beobachtet werden. Abb. 39 bringt als Beispiel das Ergebnis einer Kreuzungsanalyse von zwei geographischen Rassen des Marienkäfers *Epilachna chrysomelina*; der Rassenunterschied im Färbungsmuster besteht aus einer ganzen Reihe einzelner einfach mendelnder Merkmale.

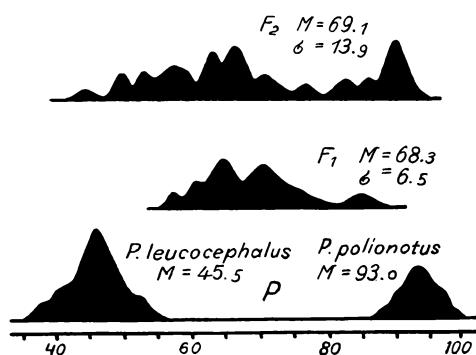


Abb. 40. Ein typisches Beispiel der Aufspaltung eines Merkmals nach Rassenkreuzung: polygene Vererbung der Ausdehnung dunkler Fellfärbung in der Rassenkreuzung *Peromyscus polionotus polionotus* \times *P. p. leucocephalus* bei der amerikanischen Hirschmaus. (Nach SUMMER 1930, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

Nicht immer handelt es sich um klare alternative Merkmalsunterschiede; in vielen, wenn nicht in den meisten Fällen unterscheiden sich wohldifferenzierte geographische Rassen in einer Anzahl von Merkmalen, die nur geringe quantitative Unterschiede aufweisen. Aber auch in solchen Fällen können diese Unterschiede, soweit sie erblich sind, durch sorgfältig ausgewertete Kreuzungsanalysen auf polymere mendelnde Faktoren zurückgeführt werden. Abb. 40 zeigt ein typisches Beispiel einer derartigen polygenen Aufspaltung eines quantitativen Merkmalsunterschiedes (Ausdehnung dunkler Fellfärbung) nach Kreuzung von 2 Unterarten der amerikanischen Hirschmaus *Peromyscus polionotus*.

Ähnliche polyhybride Aufspaltungen quantitativer Merkmale wurden in sehr vielen durchgeführten Rassenkreuzungen bei verschiedensten Arten beobachtet; und bei genügend sorgfältiger Analyse konnte immer gezeigt werden, daß diese Fälle, ebenso wie die klar-alternativen Unterschiede, auf Kombinationen einzelner mendelnder Erbfaktoren zurückgeführt werden müssen. Es handelt sich dabei bloß um Merkmale, die quantitativ von vielen kleinen Mutationen beeinflußt werden. Es ist auch zu erwarten, daß Kleinmutationen besonders häufig an der Rassendifferenzierung teilnehmen, da sie in verschiedenen Kombinationen von der natürlichen Auslese, auf Grund ihrer günstigen Vitalitätswerte, zur Bildung lokal angepaßter Formen benutzt werden. Es ist anzunehmen, daß auch in Fällen, in denen zwei Populationen sich in bezug auf große Mutationen unterscheiden, diese letzteren sich ein jeweils optimales genotypisches Milieu, bestehend aus verschiedenen Kombinationen von Kleinmutationen, mitselektionieren müssen, da, wie wir früher gesehen haben, einzelne Mutationen und Mutationskombinationen in verschiedenem genotypischem Milieu Unterschiede in relativer Vitalität aufweisen. Durch erklärt sich, daß in vielen Fällen auch die alternativen Rassenmerkmale

mit erblichen Modifikationsfaktoren belastet sind und dadurch kompliziertere Aufspaltungen nach Kreuzungen aufweisen.

In den meisten bisherigen Kreuzungsversuchen verschiedener Rassen wurden Merkmale analysiert, die auf Genmutationen beruhen. Solche Merkmalsunterschiede weisen auch verschiedene Arten auf, soweit sie bei Tieren kreuzbar sind. Sowohl Rassen als auch Arten können aber auch Unterschiede zeigen, die auf Chromosomen- und Genommutationen beruhen.

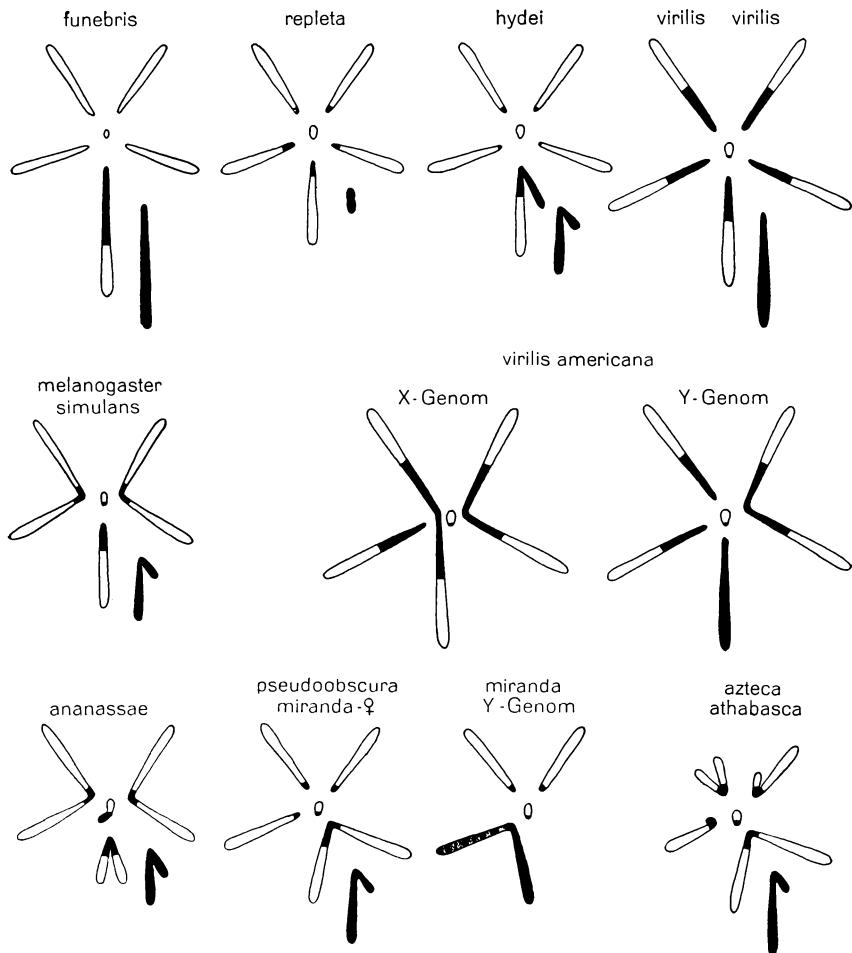


Abb. 41. Haploide Chromosomensätze verschiedener *Drosophila*-Arten. Schematisch. Die Längenunterschiede der Autosomenschenkeln sind nicht berücksichtigt. Das X-Chromosom ist in den Platten nach unten angeordnet, das Y-Chromosom seitlich davon. Schwarz eingetragen sind die heterochromatischen Regionen.

Zu der Aufdeckung der Beteiligung von Chromosomenmutationen an der Bildung der heutigen Arten und Rassen reichen die einfachen Kreuzungsanalysen in den meisten Fällen nicht aus; es sind vielfach besondere Verfahren notwendig, um den Vergleich des Aufbaues der Chromosomen zweier Arten oder Rassen zu erklären. Dieses soll am Beispiel der bestuntersuchten Gruppe, der Gattung *Drosophila*, geschildert werden. Die großen Unterschiede zwischen den Genomen der verschiedenen Arten kennzeichnet in

Auswahl die Abb 41. Die haploide Chromosomenzahl ist im Höchstfall 6 und kann bis auf 3 verringert werden.

Zunächst seien die Arten betrachtet, die in ihrem mitotischen Chromosomenbild gleich oder wenig verschieden sind. Hierher gehören u.a. die Rassen A und B von *D. pseudoobscura*, sowie das Artenpaar *D. melanogaster* und *D. simulans*. Zwischen den beiden Rassen von *D. pseudoobscura* besteht, wie sich aus der Untersuchung der Speichelrüsenschromosomen der Bastardlarven ergab, ein konstanter Unterschied nur in zwei einfachen Inversionen, von denen eine im linken Arm des V-förmigen X-Chromosoms und eine im 2. Chromosom liegt. Im übrigen ist die Feinstruktur der Chromosomen völlig gleich. Komplizierter liegen die Verhältnisse bei *D. simulans* und *D. melanogaster*.

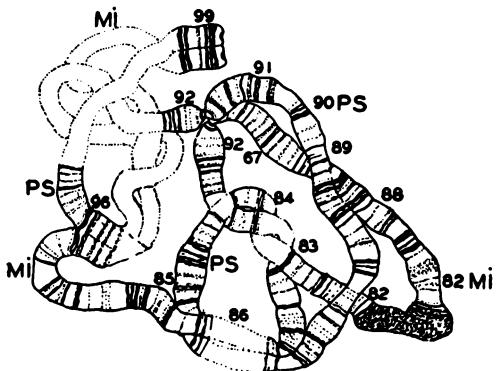


Abb. 42. Beispiel für die komplizierten Paarungsfiguren im Bastard *Drosophila pseudoobscura* × *Drosophila miranda*. (Chromosom IV.) (Nach DOBZHANSKY 1937.)

Bei diesen Arten hatten bereits STURTEVANT und PLUNKETT (1926) bei einem Vergleich der genetischen Chromosomenarten festgestellt, daß sich beide

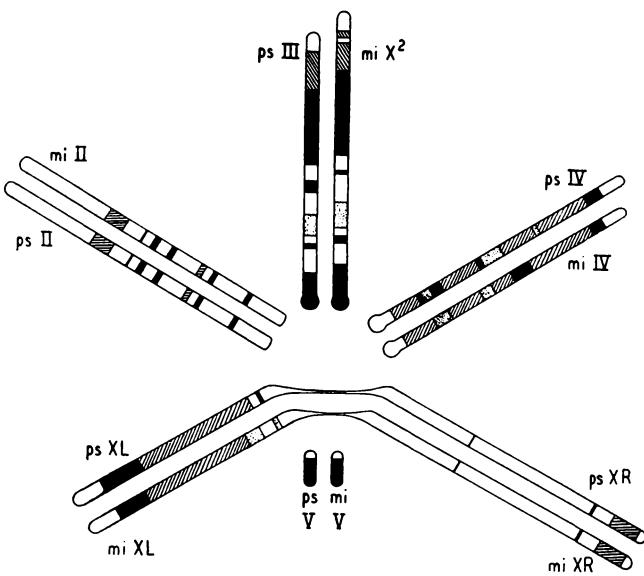


Abb. 43. Schematischer Vergleich der Chromosomen von *Drosophila pseudoobscura* und *Drosophila miranda*. Markierung der Chromosomenabschnitte: weiß: gleiche Anordnung in beiden Arten, schraffiert: invertierte Abschnitte, schwarz: Abschnitte ohne nachweisbare Homologie und punktiert: translozierte Abschnitte. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

Sehr viel verwickelter sind die Unterschiede zwischen den Arten *D. pseudoobscura* und *D. miranda* (DOBZHANSKY und TAN 1937). Infolge sehr zahl-

Arten durch eine einfache lange Inversion im 3. Chromosom unterscheiden. Die Untersuchung der Bastardlarven hat an den Speichelrüsenschromosomen dieses Ergebnis bestätigt; darüber hinaus fanden sich in größerer Anzahl kleinste Abschnitte mit nicht übereinstimmender Scheibenfolge (PÄTTAU 1935 und KERKIS 1935). Die genaue Untersuchung von HORTON (1939) zeigte, daß eine Reihe von diesen sicher, weitere wahrscheinlich auch auf Inversionen, aber nur solchen von sehr wenigen Chromomeren, beruhen.

reicher Verlagerungen können sich die Chromosomen beider Arten nur auf kurzen Strecken paaren (Abb. 42). Die genaue Feststellung dieser sich paarenden Abschnitte zeigte, daß zwischen beiden Arten mindestens an 50 Bruchstellen der Chromosomen Umlagerungen vorgekommen sind. Meistens handelt es sich auch hier um intrachromosomal Verlagerungen, die wohl zum großen Teil auf übergreifenden Inversionen beruhen werden. Daneben sind aber auch wahrscheinlich Translokationen zwischen mehreren Chromosomen vorgekommen. Schließlich fanden sich auch Abschnitte, die sich nie mit einem Chromosomenstück der anderen Art paarten und auch in der Scheibenanordnung kein Gegenstück fanden. Es ist begründet anzunehmen, daß diese Abschnitte infolge sehr dichter Lage von den Bruchstellen so vollständig umgebaut worden sind, daß sie keine Paarungsmöglichkeit mehr haben. Abb. 43 zeigt schematisch das Ergebnis des Vergleiches der beiden Arten. Aus ihr sieht man weiter noch, daß die einzelnen Chromosomen an diesen Veränderungen verschieden stark beteiligt sind und daß am meisten das III. Chromosom von *D. pseudoobscura* betroffen ist, das bei *D. miranda*, wie gleich zu erörtern, zu einem sekundären Geschlechtschromosom geworden ist. Noch weiter gehen in der Verschiedenheit ihres Chromosomenbaues die beiden Arten *D. azteca* und *D. athabasca*. Bei diesen findet man in den Speicheldrüsen nur noch sehr geringfügige Paarung. Intra- und interchromosomal Verlagerungen ließen sich nachweisen; in der Hauptsache jedoch scheinen die Chromosomen völlig ungleich zu sein, wofür, wie bei den entsprechenden Abschnitten des Artenpaars *D. pseudoobscura* und *miranda*, als Ursache die starke Häufung von Verlagerungen angenommen werden kann. Bei den bisher besprochenen Artenpaaren handelt es sich nur um solche, die jeweils den gleichen mitotischen Chromosomenbestand zeigen. Für die Entstehung von Unterschieden der Chromosomenzahl können als Beispiel die beiden Unterarten *D. virilis virilis* und *D. virilis americana* dienen. Diese Unterarten unterscheiden sich dadurch, daß bei der ersten alle Chromosomen stäbchenförmig sind, während bei der letzteren sich an Stelle von 2 stäbchenförmigen Autosomen und vom X-Chromosom und einem weiteren Autosom zwei V-förmige Chromosomen anfinden (vgl. Abb. 41). In den Speicheldrüsenchromosomen der Bastarde zeigt sich die völlige Homologie der einzelnen Schenkel. Nur einige einfache Inversionen und einige kurze Abschnitte, die keine Paarung zeigen, unterscheiden die beiden Unterarten. Die Änderung der Chromosomenzahl beruht also auf einer Vereinigung ganzer Stäbchenchromosomen. Als Mechanismus hierfür können am einfachsten, wie oben am Beispiel der Heuschrecke *Hesperotettix* erörtert wurde, reziproke Translokationen angenommen werden.

Mit den genannten Beispielen sind die bekannten Fälle von Kreuzungen zwischen Rassen und Arten erschöpft. Darüber hinaus ist aber der Vergleich der Faktorenkarten entfernter verwandter Arten möglich, und dieser hat auch wichtige weitere Einblicke gestattet. Entscheidende Voraussetzung für einen solchen Vergleich ist die Identität der mutierenden Gene der verglichenen Arten. Diese läßt sich für Mutationen, die ganz bestimmte morphologische Merkmale betreffen und stets nur auf ein Gen im Genom zurückgeführt werden, mit Sicherheit annehmen; denn die andere Deutungsmöglichkeit, daß in zwei einander nahestehenden Arten zwei nichthomologe Gene vorhanden sind, die durch Mutation den gleichen abgeänderten Phänotypus ergeben können, von denen in der ersten Art nur das eine, in der zweiten nur das andere tatsächlich mutiert, ist unwahrscheinlich. Auch dann, wenn im Genom mehrere Loci vorhanden sind, die ähnliche Mutationen ergeben (z. B. Flügelausschnitte), läßt sich bei genauerem Vergleich der Mutanten zweier Arten oft das identische Paar an der besonderen Merkmalsbildung

(Art der Flügelausschnitte) feststellen. Für Augenfarbmutanten lässt sich die Identität der Gene durch entwicklungsphysiologische Analysen der von ihnen abhängigen Stoffe bzw. des Ausfalls derselben beweisen.

Auf Grund eines solchen Vergleichs der Gene und ihrer Anordnung sind die Chromosomensätze von *Drosophila melanogaster*, *D. pseudoobscura* und *D. azteca* eingehend untersucht worden (STURTEVANT u. TAN 1937, STURTEVANT 1939), nachdem schon in der Frühzeit der *Drosophila*-Forschung die ersten Ansätze vorlagen (METZ u. a.). Die genannten Arten unterscheiden sich im Mitosebild (Abb. 41). *D. melanogaster* besitzt ein stäbchenförmiges X und, außer einem kleinen kugeligen, 2 V-förmige Autosomen. *D. pseudoobscura* dagegen hat ein V-förmiges X und 3 stäbchenförmige Autosomen neben dem kugeligen. Der Vergleich zeigt nun, daß die Chromosomenschenkel in ihrem Genbestand bei beiden Arten gleich sind. Die Anordnung innerhalb des Schenkels ist allerdings völlig abgeändert. Hierfür können nach den oben beschriebenen Befunden Inversionen, besonders übergreifende, verantwortlich gemacht werden. Um z. B. von der Anordnung des X-Chromosoms von *D. melanogaster* zu der des linken Schenkels des *pseudoobscura*-X zu gelangen, sind mindestens 7 Inversionen notwendig; mindestens, denn die Gene lassen nur eine grobe Markierung zu und der cytologische Vergleich der Speicheldrüsenchromosomen läßt hier überhaupt keine Strukturähnlichkeiten erkennen (DOBZHANSKY u. TAN 1936). Bei diesen zwei Arten ist also der Unterschied im Chromosomensatz durch verschiedene Vereinigung ganzer Chromosomenschanken zustande gekommen. Es entspricht:

| bei <i>D. melanogaster</i> | bei <i>D. pseudoobscura</i> |
|-----------------------------------|-----------------------------|
| das X | dem linken Schenkel des X |
| der linke Schenkel des Autosoms 2 | dem Autosom 4 |
| der rechte , , , , 2 | 3 |
| der linke , , , , 3 | rechten Schenkel des X |
| der rechte , , , , 3 | Autosom 2 |
| das kleine Autosom 4 | kleinen Autosom 5 |

Es liegt also die gleiche Veränderung durch Translokationen vor wie bei *D. virilis*.

Eine andere Beziehung hat der Vergleich der beiden genannten Arten mit *D. azteca* aufgedeckt. Diese hat einen von den übrigen recht verschiedenen Chromosomenbestand, der sich aus dem V-förmigen X, einem stäbchen-, zwei V-förmigen und dem kugeligen Autosom zusammensetzt (Abb. 41). Hier ist also die Anzahl der Schenkel verschieden. Die Genkarten zeigen nun, daß jedes der V-förmigen Autosomen einem einschenkligen Autosom von *D. pseudoobscura* entspricht. Die Schenkel des X-Chromosoms sind einander homolog, ebenso die punktförmigen Autosomen. Die V-förmigen Autosomen müssen also aus stäbchenförmigen entstanden sein. Der Weg, auf dem dieses geschehen sein wird, ist oben bereits gekennzeichnet: derartige Formänderungen entstehen durch transzentrische Inversionen. Diese müssen also bei der Abtrennung der Art *D. azteca* bei zwei der Autosomen erfolgt sein.

Bisher sind die Befunde so behandelt worden, als ob sich die verschiedenen Chromosomenbestände vollständig durch Umlagerungen des Genmaterials erklären ließen. So einfach liegen die Verhältnisse aber nicht. Wenn das X-Chromosom von *D. melanogaster* stäbchen-, das von *D. pseudoobscura* und *D. azteca* V-förmig ist, so bedeutet das, daß im ♂ von *D. melanogaster* nur 1, im ♂ von *D. pseudoobscura* und *D. azteca* jedoch 2 Schenkel haploid sind. Innerhalb einer Art wirkt der Verlust eines Schenkels letal. Es muß also das Genomgleichgewicht bei *D. pseudoobscura* und *D. azteca*

durch Umbalancierung wiederhergestellt worden sein. Wir kennen nun tatsächlich in *D. miranda* eine Form, in der dieser Vorgang in einem Übergangsstadium festgehalten ist. Hier ist zu dem normalen X-Y-Paar ein weiteres Geschlechtschromosom hinzugekommen, das X^2 -Chromosom, das in seinem Material weitgehend dem Autosom 3 von *D. pseudoobscura* entspricht. Es hat im Chromosomensatz scheinbar keinen Partner.

MCKNIGHT (1939) konnte jedoch zeigen, daß dem Y-Chromosom Teile eines anderen Chromosoms eingelagert sind und auch für einige mutierte Gene des X^2 -Chromosoms bzw. des Autosomes 3 von *D. pseudoobscura* normale Allele besitzt, für andere aber nicht. Es wird also bei *D. miranda*, der in das Y verlagerte Partner allmählich abgebaut, wobei als erster Schritt die teilweise oder völlige

Inaktivierung der Gene, dann ihr Verlust durch Deletion erfolgt sein wird. Für die Inaktivierung von Genen, die in heterochromatische Regionen, wie sie die Y-Chromosomen darstellen, eingelagert werden, haben wir bei *D. melanogaster* experimentelle Belege.

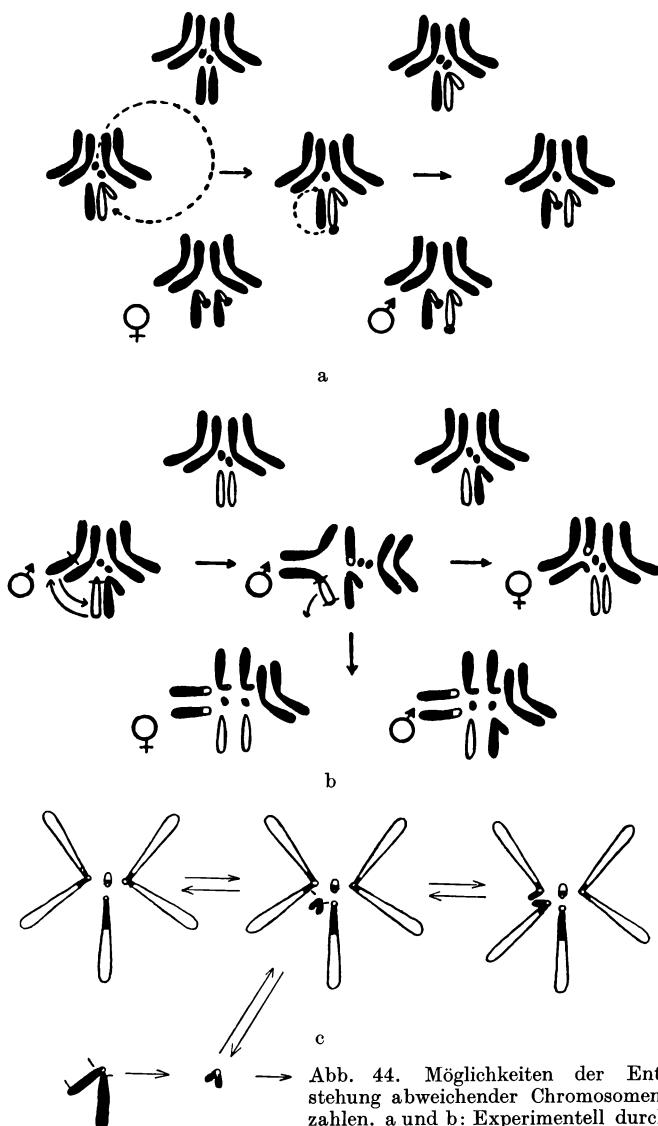


Abb. 44. Möglichkeiten der Entstehung abweichender Chromosomenzahlen. a und b: Experimentell durch Kombination geeigneter induzierter Chromosomenmutationen hergestellte Stämme mit auf 3 Paar herabgesetzter (a) und auf 5 Paar erhöhter Chromosomenzahl aus der normalen Form von *Drosophila melanogaster* mit 4 Chromosomenpaaren. (Nach DUBININ 1936.) c Eine noch nicht realisierte Möglichkeit durch Einführung eines überzähligen Y-Chromosoms und anschließende reziproke Translokation die Chromosomenzahl bei *Drosophila melanogaster* zu erhöhen.

von Genen, die in heterochromatische Regionen, wie sie die Y-Chromosomen darstellen, eingelagert werden, haben wir bei *D. melanogaster* experimentelle Belege.

Noch eine andere Abänderung läßt sich aus dem Chromosomenbestand der Speichelrüsenchromosomen ablesen. Es finden sich bei allen daraufhin untersuchten Arten innerhalb der einzelnen Chromosomen duplizierte Abschnitte (Wiederholungen), die meistens nebeneinander, aber auch durch andere Chromosomenteile getrennt auftreten. Auch aus den Faktorenkarten ist zu ersehen, daß Gene, die ähnliche Mutationen ergeben, oft nächstbenachbart sind. Solche Duplikationen sind bedeutsam als Quelle „neuer“ Gene, da bei zwei identischen Genen jedes solcher mutativen Änderungen fähig ist, die bei einem einzelnen Gen sich schon letal auswirken würden, bei einem Genpaar aber nur in verschiedener Richtung zu gehen brauchen, so daß die Letalitätswirkungen sich gegenseitig aufheben.

Schließlich sei noch erwähnt, daß es bei *Drosophila* gelungen ist, auch experimentell, an Hand geeigneter Kreuzungen mit durch Röntgenbestrahlung ausgelösten Chromosomenmutationen, und zwar in wenigen Generationen, die Chromosomenzahl der *D. melanogaster* (4 Paare) sowohl zu reduzieren (auf 3 Paar) als auch zu erhöhen (auf 5 Paare). Dadurch wurden im Modellversuch zwei neue, durch ihre Karyotypen sich unterscheidende und dadurch weitgehend intersterile Arten geschaffen (DUBININ 1934, 1936; KOZHEVNIKOV 1936). Der Entstehungsweg dieser neuen Formen ist auf Abb. 44 angegeben. Es muß allerdings betont werden, daß zum Unterschied von den bisher analysierten natürlichen karyotypischen Differenzierungsvorgängen, bei denen hauptsächlich Inversionen eine Rolle gespielt haben, hier vorwiegend Translokationen und Deletionen benutzt wurden.

Die besprochenen Ergebnisse an *Drosophila* lassen die Abwandlung der Chromosomenstruktur bei der Artbildung fast völlig verstehen. Der einzige noch dunkle Punkt ist die Herkunft des Heterochromatins, doch führt seine Erörterung hier zu weit ab.

Bei den anderen Tiergruppen haben wir erst sehr geringe Einblicke, doch liegt kein Hinweis dafür vor, daß hier nicht dieselben Vorgänge wirksam sind. Die vergleichende Chromosomenforschung hat bei einer Reihe von Heuschrecken, Amphibien und Reptilien sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Vereinigung von stäbchen- zu V-förmigen Chromosomen eine bedeutende Rolle gespielt hat. Intrachromosomale Verlagerungen haben sich ebenfalls in einigen Fällen in der Meiose von Artbastarden durch Auftreten von Brücken nachweisen lassen, z. B. der Kreuzung der Entenarten *Cairina moschata* × *Anas platyrhyncha* (CREW u. KOLLER 1938).

Über die Rolle, die Genommutationen bei der Artbildung im Tierreich gespielt haben, läßt sich überhaupt nichts Positives sagen. Theoretisch möglich erscheint es, daß überzählige heterochromatische Chromosomen die Grundlage für eine Steigerung der Chromosomenzahl gebildet haben. Sie können als Lieferant von neuen Spindelansätzen betrachtet werden, da ihr Gengehalt, wenn er auch nicht ganz fehlt, doch keine ernstlichen Störungen des Gengleichgewichts bedingt (vgl. Abb. 44c). Reziproke Translokationen zwischen ihnen und anderen Chromosomen führen dann zu neuen Kombinationen mit erhöhter Chromosomenzahl. Sichere Fälle von Polyploidie oder echter Heteroploidie sind als Artunterschiede bei Tieren jedoch noch nicht aufgezeigt worden.

Die bisherigen Untersuchungen von Rassen- und Artunterschieden zeigen also bei Tieren keinerlei genetisch unbekannte Unterscheidungsfaktoren unter diesen Sippen. Vieles bedarf selbstverständlich weiterer Analysen und Klärungen, wobei wertvolle Erkenntnisse bezüglich der genetischen Grundlage der biologischen Sippenisolation zu erwarten sind. Im großen und ganzen bestätigen aber auch die bisherigen Ergebnisse der Rassen- und Artkreuzungen bei Tieren die Annahme, daß, soweit nachweis-

bar, nur Mutationen als Material für die Sippendifferenzierung und Anpassung verwendet werden.

IV. Evolutionsfaktoren.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde gezeigt, daß Mutationen, die die einzige bei Tieren bekannte Gruppe von Erbänderungen bilden: a) allen Anforderungen, die man an das elementare Evolutionsmaterial stellen muß, genügen, b) tatsächlich reelle Sippen bilden können, und c) daß auch alle bisher analysierten Sippenunterschiede bei Tieren auf Merkmalen beruhen, die durch Mutationen und deren Kombinationen entstanden sind. Daraus ergibt sich die berechtigte Annahme, daß das elementare Evolutionsmaterial im wesentlichen von Mutationen und deren Kombinationen gebildet wird. Wir wollen jetzt, ausgehend von dieser Annahme, die einzelnen Evolutionsfaktoren und ihre relative Bedeutung betrachten.

Eine sehr große, quantitativ stabile, panmiktische Population, die aus einer Mischung verschiedener Allele mit gleichen Vitalitätswerten besteht, wird, unter konstanten Milieubedingungen und in Abwesenheit des Mutierens und sonstiger „störender“ Faktoren, in einem bestimmten Gleichgewichtszustand verschiedener Allele stabilisiert. Theoretisch-mathematische Betrachtungen [R. A. FISHER, J. B. S. HALDANE, G. H. HARDY, S. S. TSCHETVERIKOV, S. WRIGHT u. a.¹⁾] zeigen, daß dieser stabile Zustand durch einige bestimmte Faktoren gestört werden kann, was zu einer Änderung der Zusammensetzung der betreffenden Population führen würde. Diese Faktoren sind folgende: 1. die Mutabilität, die durch das Neuentstehen von Mutationen Änderungen in die erbliche Zusammensetzung der Population hineinbringt, wobei der Grad der Änderung der Population von der Mutationsrate abhängig ist; 2. zufällige Schwankungen einzelner Genkonzentrationen, die auf quantitativen Schwankungen der Individuenzahl in Zeit und Raum beruhen; 3. mehr oder minder andauernde Unterbrechung der Panmixie der Population, die zu einer statistischen Divergenz verschiedener nunmehr isolierter Populationsteile führt; und 4. Selektion, die auf verschiedenen Vitalitätswerten verschiedener Genotypen beruht und dadurch die genetische Zusammensetzung der Population ändert. Durch Zusammenwirkungen dieser Faktoren entstehen Änderungen in der genetischen Zusammensetzung von Populationen, also die Vorgänge, die der Evolution zugrunde liegen.

Mathematische Analysen können uns die grundsätzliche Wirkungsweise und die quantitativen Grenzwerte dieser Faktoren, unter Annahme bestimmter Bedingungskombinationen, zeigen, woraus sich bestimmte Vorstellungen über die relative Bedeutung von Mutationsdruck, Genkonzentrationsschwankungen, Isolationsdruck und Selektionsdruck ergeben. Diese theoretische Arbeit ist von größter Bedeutung, denn nur auf diesem Wege gelangt man zu einer klaren Einsicht in die Änderungsmöglichkeiten von Populationen und zu einer Bewertung der Voraussetzungen für Populationsänderungen. Andererseits besagt eine derartige mathematische Analyse an sich gar nichts über die wirkliche relative Bedeutung der Evolutionsfaktoren in freier Natur, da dafür die Kenntnis der wirklichen Werte der einzelnen Faktoren notwendig ist. Diese Werte können heutzutage in vielen Fällen nur großenteils geschätzt werden, und es ist die Aufgabe der Populationsgenetik, eines ganz jungen Forschungszweiges, weitere Angaben auf diesem Gebiete zu sammeln. Wir werden hier also die einzelnen Evolutionsfaktoren und ihre relative Bedeutung nur in erster Annäherung bewerten können.

1) Vgl. hierzu auch den Beitrag LUDWIG.

1. Mutabilität.

Dank der Fortschritte der Mutationsforschung kann heutzutage die Mutabilität am klarsten und genauesten von allen Evolutionsfaktoren bewertet werden.

Die Mutabilität bildet, wie wir schon gesehen haben, die einzige bekannte Quelle von neuen Merkmalskombinationen. Sie weist dabei zwei grundlegende Eigenschaften auf. Die Mutationen, besonders einzelne, bestimmte Mutationsschritte, treten spontan mit einer relativ sehr geringen Rate auf; daraus ergibt sich ein recht geringer „Mutationsdruck“. Und zweitens ist der Mutationsvorgang ein statistisch zufälliger und zeigt keine eindeutige „Gerichtetheit“; dieses äußert sich darin, daß unter sämtlichen Bedingungen sehr verschiedene Mutationen auftreten können und daß wiederholte Mutationsschritte innerhalb multipler Allelenreihen keine eindeutig gerichtete Abweichung vom Ausgangszustand zu ergeben brauchen. Aus diesen Grund-eigenschaften des Mutierens ergibt sich, daß die Mutationen zwar das elementare Evolutionsmaterial liefern, daß aber die relativen Häufigkeiten einzelner Mutationen nur insofern richtend den Evolutionsvorgang beeinflussen könnten, als der Mutationsdruck den Druck anderer Faktoren über-treffen oder wesentlich ändern würde, was angesichts der geringen Mutationsraten sehr unwahrscheinlich ist. Mit anderen Worten wird in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle für das Evolutionsschicksal von zwei Mutationen nicht der an sich ziemlich bedeutungslose Unterschied in ihren ohnehin geringen Mutationsraten, sondern ihr relativer Vitalitätswert und ihr jeweiliges historisches Schicksal im Verlauf von populationsdynamischen Vorgängen ausschlaggebend sein. In diesem Sinne wären auch „gerichtete Mutationen“, deren Vorhandensein übrigens experimentell nicht bewiesen werden konnte, von keiner oder nur untergeordneter Bedeutung für das Zustandekommen zeitlich oder räumlich „gerichteter“ Phänotypenreihen sein. Als eine gewisse „Gerichtetheit“ kann andererseits selbstverständlich angesehen werden, daß die Mutabilität jeder Organismenart nicht unendlich, sondern beschränkt und von derjenigen anderer, auch naheverwandter, Arten verschieden ist (als Beispiel siehe Tabelle 1); und daß jeder Variations- und Differenzierungsschritt eine gewisse Änderung der weiteren Variations-

Tabelle 1.

Vergleich der Mutabilität von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* nach den Dominanzverhältnissen mutierter Allele und nach den von Mutationen beeinflußten Merkmalen.
(Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1936.)

| Arten | Zahl mutierter Allele | | | | | Prozent-satz rezessiver Allele | | |
|---------------------|--|---------------------------|-----------------------------------|---------------|-------------------|--------------------------------|-------------------|--------------|
| | dominant, lebensfähig | dominant, homozygot letal | schwach und unregelmäßig dominant | rezessiv | total | | | |
| <i>melanogaster</i> | 15 | 61 | 10 | 416 | 502 | 82,9 % | | |
| <i>funebris</i> | 5 | 9 | 25 | 55 | 94 | 58,5 % | | |
| Arten | Zahl mutierter Allele, beeinflussend die | | | | | | | |
| | Körper-färbung | Augen-farbe | Augen-struktur | Flügel | Borsten und Haare | Flügel-adern | Sonstige Merkmale | total |
| <i>melanogaster</i> | 40 7,8 % | 89 17,5 % | 63 12,4 % | 112 22,2 % | 94 18,5 % | 34 6,6 % | 77 15,0 % | 509 100 % |
| <i>funebris</i> | — — | 3 2,6 % | 4 3,5 % | 19 16,7 % | 32 28,1 % | 39 34,2 % | 17 14,9 % | 114 100 % |

potenz bedeutet. Selbstverständlich würde in Abwesenheit anderer Faktoren der allgemeine Charakter der Mutabilität allein den Evolutionsverlauf bestimmen; da die meisten Mutationen den biologischen Wert des Organismus herabsetzen, so würde das im allgemeinen zu einer Regression führen; vielleicht könnte man z. B. einige Fälle sekundärer Reduktion solcher Organe, die ihren früheren Selektionswert verloren haben, durch automatische Anhäufung von das betreffende Organ reduzierenden Mutationen erklären.

Der Mutabilität als Evolutionsfaktor muß also 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 unwesentlich betrachtet werden.

2. Populationswellen.

Als Populationswellen bezeichnen wir quantitative Schwankungen der Individuenzahl und territoriale Verschiebungen innerhalb der Art, wodurch zufällige und relativ sehr rasche Änderungen der Konzentrationen einzelner Genotypen innerhalb der betreffenden Populationen bzw. Populationsteile hervorgerufen werden können; ihr Wirkungsmechanismus beruht auf Einschränkung der Panmixie, ausgesprochenen Fluktuationen der Größe panmiktischer Populationsteile und, bei territorialen Populationswellen, außerdem auf dem Aussetzen bestimmter Genotypen anderen Bedingungskonstellationen. Auf die evolutionistische Bedeutung der Populationswellen hat erstmalig TSCHETVERIKOV (1915, 1926) aufmerksam gemacht unter der Bezeichnung „Lebenswellen“; nachher wurde ihre Bedeutung unter verschiedenen Bezeichnungen und in verschiedenen Zusammenhängen von einer Reihe anderer Autoren hervorgehoben (DUBININ 1931, DUBININ u. ROMASCHOFF 1932, ELTON 1930, WRIGHT 1932 u.a.).

Die Abb. 45 veranschaulicht in schematischer Form den Einfluß von Panmixieunterbrechungen und quantitativen Schwankungen auf die Konzentration einzelner Genotypen in einer Population. Falls in einer

Abb. 45. Schematische Darstellung des Entstehens zufälliger Genkonzentrationsschwankungen in Populationen. Die Buchstaben a—f bezeichnen 6 verschiedene Gene; durch große Buchstaben sind Mutationen bezeichnet, die in verschiedenen geringen Konzentrationen in der Population vorhanden sind; jede Buchstabenbesehsergruppe (abcdef) stellt ein Individuum dar. Werden kleine Teile der Population isoliert (ausgezogen umrandet oben links und unten rechts), so werden die aus diesen Teilen sich vermehrenden Populationen einige Mutationen gar nicht, andere (C und E oben, A unten) in sprunghaft erhöhter Konzentration nunmehr enthalten; dasselbe wird geschehen, falls nach starker Zusammenschrumpfung die Population sich aus wenigen Individuen (gestrichelt umrandet in der Mitte) neu vermehrt.

Population, die verschiedene Mutationen in geringen Konzentrationen enthält, durch quantitative Schwankungen nur wenige Individuen zur weiteren Fortpflanzung gelangen (der gestrichelt umrandete Teil), oder

kleine Teile vorübergehend isoliert werden (ausgezogen umrandete Teile oben links und unten rechts), so wird bei weiterer Fortpflanzung ein Teil der Mutationen aus der betreffenden Population ganz verschwinden, und ein anderer dagegen in wesentlich höheren Konzentrationen auftreten. Die tatsächlichen Verhältnisse beruhen, in verschiedener quantitativer Ausprägung und verschiedener Kombination von Fluktuationen- und Isolationserscheinungen, auf dem hier vereinfacht dargestellten Prinzip.

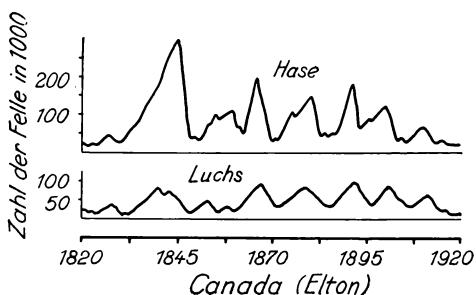


Abb. 46. Verlauf der zeitlich koordinierten Populationswellen des Hasen *Lepus americanus* und des Luchses *Lynx canadensis* in Kanada während eines Jahrhunderts. Als Indikator diente die Zahl der Felle auf dem Pelzmarkt. (Nach HEWITT 1921, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

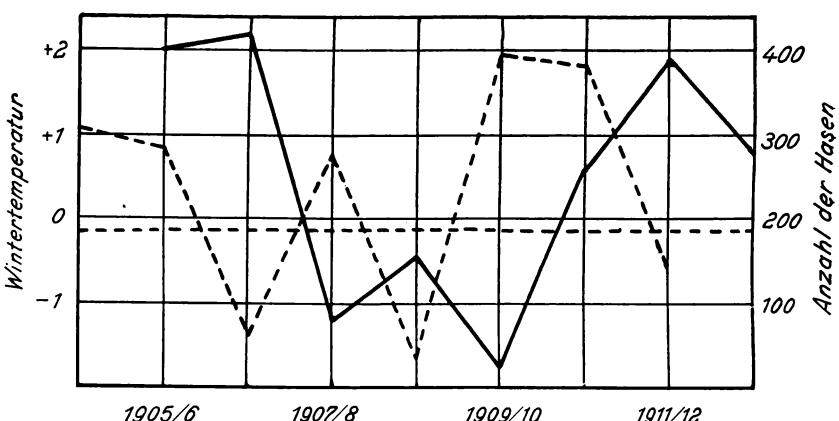


Abb. 47. Schwankungen der Individuenzahl der Population in Abhängigkeit von klimatischen Faktoren. Einfluß der Wintertemperatur (gestrichelt) auf die Abschüsseergebnisse an den Hasen *Lepus europaeus* PALL. (ausgezogen) im folgenden Jahr in einem mecklenburgischen Jagdrevier. (Nach BIEGER aus KRÖNING 1940.)

Bei sämtlichen Lebewesen sind mehr oder weniger ausgesprochene Schwankungen der Individuenzahl 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, oder unperiodisch, bedingt durch klimatische und sonstigen Milieu-schwankungen auftreten. Es ist wohlbekannt, daß z. B. bei sämtlichen Organismen nur ein oft ganz geringer Bruchteil der

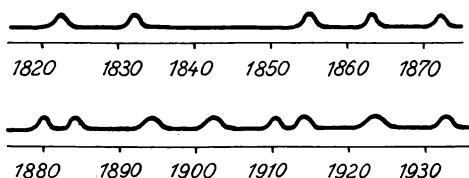


Abb. 48. Periodizität der „Mäuseplagen“ in Rußland von 1814—1934. (Nach VINOGRADOV 1934.)

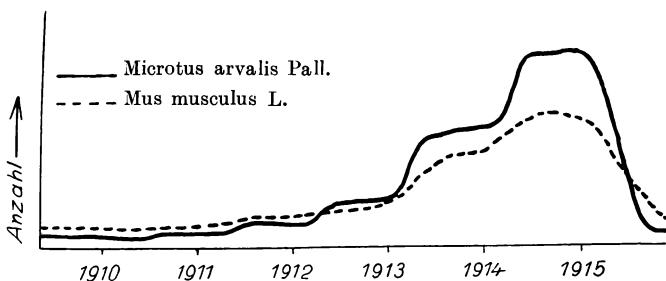


Abb. 49. Schema des Verlaufes der „Mäuseplage“ von 1913 bis 1914 im Gouvernement Kiew (Rußland) nach quantitativen Schätzungen von KASANOVSKY und DOBROVLIANSKY (1915).

Nachkommen jeder Generation das fortpflanzungsfähige Alter erreicht; hier handelt es sich allerdings nur um quantitative Unterschiede in der Häufigkeit verschiedener Altersstufen innerhalb der Population. Es ist ebenso bekannt, daß bei Organismen, die mehrere Generationen jährlich haben, ausgesprochene Unterschiede der Individuenzahl saisonmäßig vorkommen; bei manchen Insekten der gemäßigten Zonen können die Unterschiede in den Individuenzahlen der Population unmittelbar 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 weniger oft wiederkehrende starke Schwankungen der Individuenzahl vorkommen; es können auch seltene bzw. einmalige, durch Naturkatastrophen bedingte starke Populationsshumpfungen auftreten, bei denen nur wenige fortpflanzungsfähige Individuen überleben. Auf Abb. 46 sind quantitative Fluktuationen der Populationen der Hasen und Luchse in Kanada während eines Jahrhunderts an-

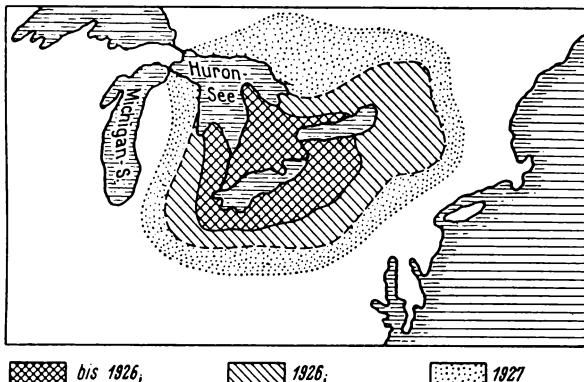


Abb. 50. Ausbreitung des Maisschädlings *Pyrausta nubilalis* in Nordamerika. (Nach FELT 1928 aus GEPTNER 1936.)

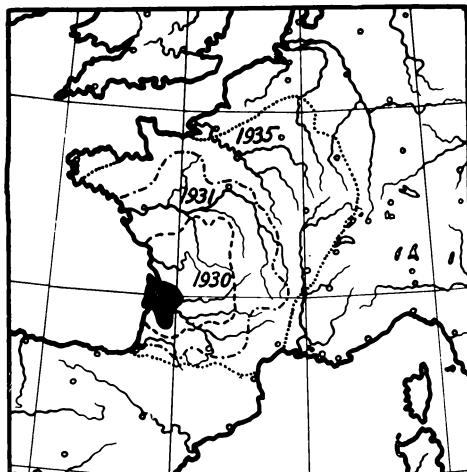


Abb. 51. Ausbreitung des Koloradokäfers *Leptinotarsa decemlineata* SAY. in Westeuropa von 1925 (schwarzes Areal) bis 1935 (punktiert umrandetes Areal). (Nach v. WINNING 1936.)

geführt. Abb. 47 zeigt die Abhängigkeit der Anzahl der Hasen von der Durchschnittstemperatur des vorangehenden Winters in einem mecklenburger Jagdrevier. Auf Abb. 48 sind die wiederkehrenden „Mäuseplagen“, d. h. Zeiten besonders starker Zunahme der Mäusezahlen in Rußland während 120 Jahren angegeben. Abb. 49 zeigt den Verlauf einer quantitativen Populationswelle während einer Mäuseplage in Südrußland.

Allgemein bekannt sind Fälle eines ungeheueren Anwachsens und eines Schrumpfens bis zum fast vollständigen Verschwinden der Populationen einiger Schädlinge. In vielen Fällen werden Fluktuationen der Individuenzahl durch entsprechende Fluktuationen der territorialen Ausdehnung der betreffenden Population begleitet. Es können aber auch größere und langsamere Arealschwankungen vorkommen, und die Ursachen solcher territorialen Schwankungen können sehr verschieden sein; sie können in einzelnen Fällen durch zufällige Änderungen des Gleich-

Abb. 52. Ausbreitung der amerikanischen Bisamratte *Fiber zibethicus* L. in Mitteleuropa von 1907 (schwarzes Areal, in dem 1906 Bisamratten ausgesetzt wurden) bis 1927. (Nach ULLRICH 1930, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY.)

gewichtetes der Biocoenose, durch Änderungen der Milieubedingungen, oder durch Auftreten von Genotypen mit Anpassungsmöglichkeiten an neue Bedingungskombinationen hervorgerufen werden. Gut bekannt sind Fälle



Abb. 53. Ausbreitung in östlicher Richtung des Girlitz *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 MAYR und FOLITAREK, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

einer raschen Ausbreitung von Schädlingen und Organismen, die in fremde, aber ihnen passende Gebiete eingeschleppt wurden. Abb. 50 zeigt die rasche Ausbreitung des von Europa eingeschleppten Maisschädlings *Pyrausta nubilalis* in Nordamerika, und Abb. 51 zeigt eine der raschen Ausbreitungswellen des aus Amerika eingeschleppten Koloradokäfers in Westeuropa; auf Abb. 52 ist die Ausbreitung der amerikanischen Bisamratte in Mitteleuropa nach ihrem Aussetzen 1907 an einer Stelle in Böhmen angeführt. Die drei nächsten Abbildungen zeigen Beispiele einer, ebenfalls relativ sehr schnellen, territorialen Ausbreitung einheimischer wildlebender Tierarten. Abb. 53 bringt zwei Beispiele (Girllitz und Feldhase) einer relativ raschen Ausbreitung des Artareals in nordöstlicher Richtung in Europa; auf Abb. 54 sind zwei Beispiele einer ähnlich raschen Ausbreitung des Artareals in westlicher Richtung in der Paläarktik angeführt (Weidenammer und grüner Laubsänger); Abb. 55 zeigt die Ausbreitung in nördlicher Richtung des Iltis in Finnland. Es könnten viele weitere Beispiele angeführt werden, obwohl es noch relativ wenige zuverlässige Beobachtungen über populationsdynamische Vorgänge bei Tieren gibt. Eine besonders wichtige weitere Aufgabe würde darin bestehen, durch eingehende Beobachtungen an geeigneten Objekten die quantitativen territorialen Populationswellen mit biocoenotischen Vorgängen und bestimmten Milieufaktoren in Verbindung zu bringen. Besonders deutlich und von besonderer Bedeutung sind die Populationswellen am Rande des Verbreitungsareals einer Art oder Unterart. Jedem Feld-

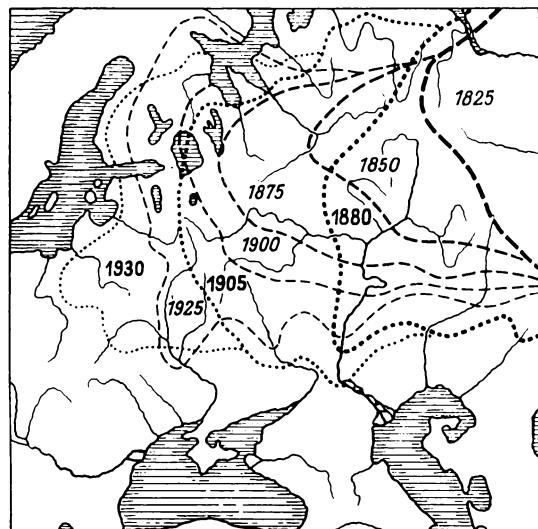


Abb. 54. Ausbreitung in westlicher Richtung des sibirischen Weidenammers *Emberiza aureola* PALL seit Anfang des 19. Jahrhunderts, und des grünen Laubvogels *Acanthopneuste viridiana* BLYTH. seit Ende des 19. Jahrhunderts. Unterbrochene Linien und schräge Zahlen: *E. aureola*; punktierte Linien und gerade Zahlen: *A. viridiana*. (Nach PROMPTOV 1934 und anderen Quellen aus TIMOFEEFF-RESSOVSKY 1939.)

Ausbreitung in nördlicher Richtung des Iltis des Iltis in Finnland. Es könnten viele weitere Beispiele angeführt werden, obwohl zuverlässige Beobachtungen über populations-

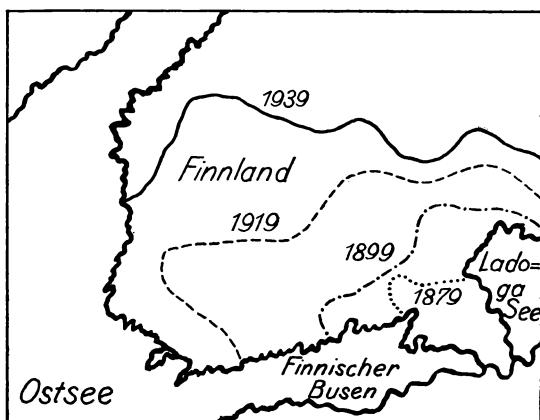


Abb. 55. Ausbreitung des Iltis *Putorius putorius* L. nach Norden während der letzten 60 Jahre in Finnland. (Nach KALELA 1940.)

biologen, der über längere Zeiten die Vorgänge an Arealsgrenzen beobachten konnte, ist bekannt, daß sich dort direkt eine „Brandung“ abspielt; an einzelnen Stellen dringt die Art vor, an anderen geht sie zurück, bildet kleine Inselpopulationen außerhalb des geschlossenen Artareals, sozusagen als Pioniere in fremder Umgebung, die nun ihrerseits wachsen und mit der geschlossenen Artpopulation verschmelzen, oder sich verkleinern und verschwinden können. Abb. 56 zeigt ein Schema (dem aber tatsächliche Verhältnisse an einer Artarealsgrenze zugrunde gelegt wurden) solcher Populationsschwankungen an der Arealsgrenze.

Die Populationswellen spielen in zweierlei Hinsicht eine große Rolle. Die durch Populationswellen bedingte starke zufällige Schwankung der Konzentrationen einzelner Mutationen und Kombinationen führt dazu, daß

ein großer Teil der wiederholt in geringen Raten auftretenden Mutationen sehr rasch vollkommen verschwindet, wogegen andere ebenso zufällig und rasch hohe Konzentrationen erreichen können. Solche zufälligen Genkonzentrationschwankungen sind von großer Bedeutung, denn erst auf diesem Wege können die zufällig zu einer höheren Konzentration gebrachten Mutationen einer mehr oder minder intensiven Auslese ausgesetzt werden (da die Selektion bei geringen Genkonzentrationen nur sehr langsam einwirkt). In diesem Sinne müssen Populationswellen als wichtiger Lieferant des Evolutionsmaterials an die natürliche Auslese betrachtet werden.



Abb. 56. Schema der territorialen Populationsschwankungen (Bildung von „Populationsinseln“, deren Wachstum bzw. Verschwinden, Verschiebung der Arealsgrenze) an einer Arealsgrenze. Pfeile zeigen Stellen mit ansteigenden territorialen Populationsswellen an; gestrichelt: frühere, ausgezogen: spätere Verhältnisse. Dem Schema liegen empirische Beobachtungen zugrunde. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

tet werden. Durch Populationswellen werden auch biologisch neutrale Merkmale in den modalen Bestand der Populationen hineingebracht.

Außerdem kann sowohl durch Schwankungen der Individuenzahl als auch durch Arealausdehnung der Selektionsvorgang selbst beeinflußt werden. Bei quantitativen Lebenswellen, die sich über mehrere Generationen erstrecken, nimmt die Intensität der Auslese auf dem ansteigenden Ast ab und auf dem absteigenden Ast zu. Die Variabilität verhält sich dabei umgekehrt. Ein besonders schönes Beispiel dafür liefert der von H. D. und E. B. FORD (1930) analysierte Fall der Variabilität des Schmetterlings *Metitaea aurinia* während einer ausgesprochenen Populationswelle. Territoriale Populationsswellen können einen Teil der Individuen in ein neues Milieu und dadurch unter neue Auslesebedingungen bringen. Schließlich können größere territoriale Populationsswellen, die in extremen Fällen schon beinahe den historischen Migrationen und Arealsverschiebungen der Rassen und Arten gleichzusetzen sind, ein wesentlicher Faktor der Vermischung von differenzierten Formen sein und somit der Bildung vieler neuer Merkmalskombinationen dienen; und in einigen Fällen werden fortschreitende

Arealsausbreitungen, falls sie durch Anwachsen eines ursprünglich kleinen Populationsteiles zustande kommen, von einem Prozeß der Verringerung der Heterozygotie des betreffenden Populationsteiles begleitet, einem Vorgang, der manchmal vielleicht zu einer geographischen Merkmalsgradation führen könnte.

Somit müssen die Populationswellen, ebenso wie die Mutabilität, vorwiegend als Materiallieferanten im Evolutionsvorgang betrachtet werden.

3. Isolation.

Als nächsten Evolutionsfaktor betrachten wir die Isolation. Das Wesen der Isolationswirkung ist dem der Populationswellen ähnlich und beruht ebenfalls auf Einschränkung der Panmixie und der Populationsgröße. Durch ersteres wird eine Dissipation der in einem Teil der Artpopulation aus irgendwelchen Gründen entstandenen Differenzierung verhindert: der Differenzierungsvorgang wird sozusagen sippennäßig oder territorial lokalisiert. Durch das zweite wird die relative Bedeutung zufälliger Genkonzentrationschwankungen erhöht. Trotz der Verwandtschaft ihrer Wirkungsmechanismen erscheint es richtig, die Populationswellen und die Isolation als zwei verschiedene Evolutionsfaktoren zu betrachten. Die Populationswellen bilden einen nicht eindeutig gerichteten und nicht langandauernden, sondern einen fluktuierenden Faktor; die Isolation bildet dagegen eine konstantere, länger andauernde und eindeutige Unterbrechung bzw. Einschränkung der Panmixie, die eine Durchmischung zwischen zwei oder mehreren Gruppen von Organismen partiell oder total verhindert.

Es können sehr verschiedene Formen der Isolation unterschieden werden, die aber in zwei Hauptgruppen unterteilt werden können: die biologische Isolation und die territorial-geographische Isolation. Unter biologische Isolation, die letzten Endes immer genetisch bedingt ist, aber trotzdem recht verschiedenartige Erscheinungen vereinigt, fassen wir alle die Fälle zusammen, in denen eine partielle oder vollständige Unterbrechung der Panmixie nicht durch territoriale Trennung zustandekommt. Die territorial-geographische Isolation besteht dagegen darin, daß durch ungleichmäßige Verteilung der Individuen, durch Zerrissenheit des Verbreitungsareals, oder durch schwer überwindbare geographische Hindernisse innerhalb des Areals, einzelne Teile der Artpopulation rein mechanisch in gewissem Grade oder vollkommen an einer Vermischung verhindert werden.

Es gibt sehr viele verschiedene Formen der biologischen Isolation, doch lassen sie sich in drei Hauptgruppen einteilen: a) genetische Isolation im eigenen Sinne des Wortes, die darin besteht, daß durch chromosomal oder genische Inkongruenz der elterlichen Gameten die zustande kommenden Zygoten ganz oder partiell lebensunfähig bzw. steril bleiben; b) physiologisch-sexuelle Isolation, bei der die eventuell zustande kommenden hybriden Zygoten zwar normal sind, ihr Zustandekommen aber unter natürlichen Bedingungen ganz oder zum Teil durch morphologisch-physiologische oder sexuelle Inkongruenz der Elterntypen verhindert wird; und c) ökologische Isolation, d. h. solche, bei der das Zustandekommen der Bastarde durch Unterschiede in der Ökologie der Elternformen, besonders während der Brutperiode, partiell oder ganz verhindert wird. Bei verschiedenen Tierarten sind alle vorhin aufgezählten Formen der biologischen Isolation bekannt, obwohl selbstverständlich in vielen Fällen die näheren Ursachen der Isolation noch nicht festgestellt werden konnten und in manchen Fällen es sich sicherlich um Mischformen handelt. Schöne Beispiele ökologischer Isolation wurden an *Trichogramma* (HARLAND und ATTECK 1933), an *Chermes*-Arten

(CHOLODKOVSKY 1910) und an Vögeln (DEMENTIEV 1938) untersucht. Verschiedene quantitative Abstufungen einer physiologischen Isolation, die sich in selektiver Befruchtung ausdrückt, werden an *Drosophila pseudoobscura* und *D. miranda* untersucht (DOBZHANSKY 1937, DOBZHANSKY und KOLLER 1938); die Abb. 57—59 zeigen einige Ergebnisse dieser Untersuchungen. Ähnliche Fälle einer beginnenden physiologischen Isolation zwischen Stämmen aus geographisch verschiedenen Gegenden wurden auch an *Drosophila funebris* beobachtet (s. Abb. 60). Ebenfalls an *Drosophila* wurde in

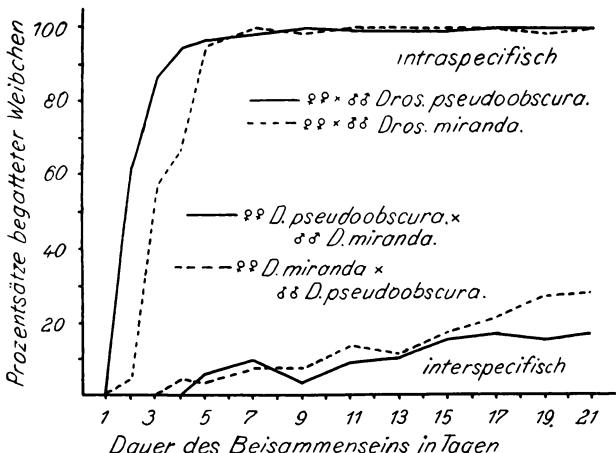


Abb. 57. Begattungsprozentsätze von *Drosophila pseudoobscura*- und *Drosophila miranda*-Weibchen durch Männchen der eigenen (intraspezifisch) und der fremden Art (interspezifisch) im Laufe von 3 Wochen Beisammenseins in gleichen Kulturflaschen. Erfolgte Begattung wurde an dem Vorhandensein von Spermien in den Receptacula seminis durch Sektion der Weibchen festgestellt.
(Nach DOBZHANSKY und KOLLER 1938.)

anderen Versuchen gezeigt (siehe Abschn. II, 2, Abb. 9—10), daß eine derartige physiologische Isolation auf Mutationen und deren Kombinationen beruht. Die genetische Isolation im engeren Sinne des Wortes wurde am eingehendsten an einigen Schmetterlingen und neuerdings vor allem wieder an *Drosophila* untersucht.

Während wir über genetische Ursachen wenig wissen, ist durch die rein beschreibende Untersuchung eine große Fülle von Möglichkeiten aufgedeckt worden, durch die die Lebensfähigkeit der Bastardgeneration oder aber ihre Fortpflanzungsfähigkeit gestört wird. Von der Erscheinung, daß schon die Zygoten auf frühen Stadien der Embryogenese zugrunde gehen, führt eine kontinuierliche Reihe zu Fällen, in denen voll ausgebildete Bastarde beschränkt fertig sind. Als

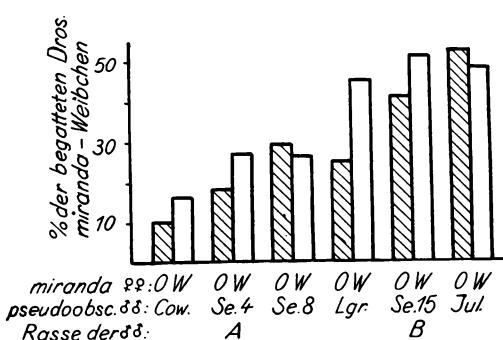


Abb. 58. Begattungsprozentsätze von *Drosophila miranda*-Weibchen aus den Stämmen Olympic (*O*) und Whitney (*W*) durch *Drosophila pseudoobscura*-Männchen aus den Stämmen Cowischan, Sequoia 4, Sequoia 8 (Rasse A), La Grande, Sequoia 15 und Julian (Rasse B) nach 9 Tagen des Beisammenseins.
(Nach DOBZHANSKY und KOLLER 1938, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKÝ 1940.)

eigentliche Erscheinung der Bastardsterilität, der genetischen Isolierung im engeren Sinne, spricht man nur von den letztgenannten Fällen. Die Sterilität wird hier dadurch bedingt, daß entweder, wie z. B. beim Bastard *Drosophila simulans* × *D. melanogaster*, die Gonaden nicht das

Stadium der eigentlichen Keimzellenbildung erreichen, oder aber daß die Keimzellenbildung abweichend verläuft. Diese Störungen der Keimzellbildung beruhen in vielen Fällen darauf, daß die meiotische Prophase abnorm ist. Anstatt der haploiden Anzahl von Tetraden treten ungepaarte Chromosomen auf in wechselnder Anzahl, oder aber die Tetradenbildung unterbleibt völlig. Schließlich können die Störungen noch später einsetzen, wie z. B. bei *Stenobothrus*-Bastarden (KLINGSTEDT 1939), bei denen erst die Anaphase der ersten Reifeteilung abnorm verläuft, oder wie bei den Entenbastarden *Anas* × *Cairina*, bei denen die Störungen sich besonders in der zweiten Reifeteilung auswirken. Diese Abweichungen finden sich häufig bei Männchen und Weibchen in verschiedenen starken Graden; ja es kann sogar sein, daß durch Absterben eines Geschlechtes alle Bastarde entweder nur weiblich oder nur männlich sind, oder daß durch Geschlechtsumwandlung neben einem normal ausgebildeten Geschlecht Intersexe auftreten, die im Grenzfall vollständig die Ausprägung des anderen Geschlechtes erhalten.

Als Ursachen für die Bastardsterilität sind zwei Möglichkeiten erwogen worden: genische Einflüsse oder chromosomal Abänderungen. Chromosomale Abänderungen (also Verlagerungen) bedingen, wie oben am Beispiel heterozygoter Translokationen dargestellt wurde, je nach dem Verhältnis, in dem balancierte und unbalancierte Gameten entstehen, schwächere oder stärkere Sterilität. Je stärker ein Organismus für solche oder ähnliche Verlagerungen heterozygot ist, um so seltener wird er balancierte Gameten erzeugen.

Ob solche strukturellen Veränderungen, die bei

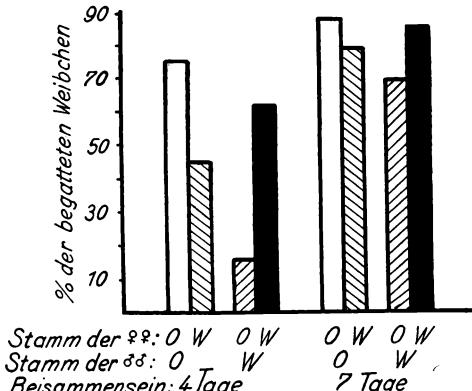


Abb. 59. Begattungsprozentsätze von *Drosophila miranda*-Weibchen aus den Stämmen Olympic und Whitney durch *Drosophila miranda*-Männchen des eigenen und des fremden Stammes in gemischten Kulturen nach 4 und nach 7 Tagen des Beisammenseins. (Nach DOBZHANSKY und KOLLER 1938 aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1940.)

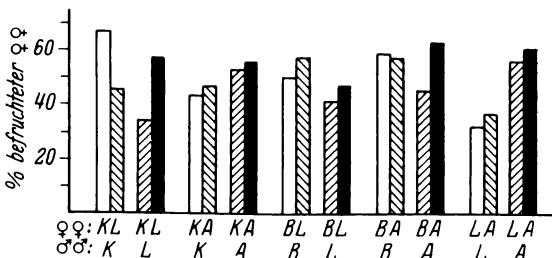
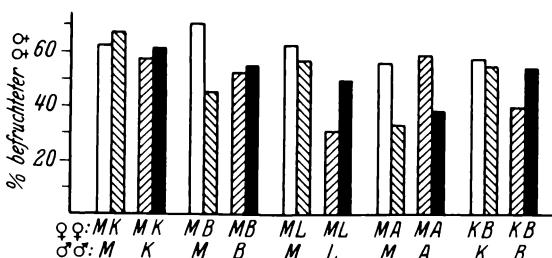


Abb. 60. Befruchtungsprozentsätze von *Drosophila funebris*-Weibchen aus den Stämmen Moskau, Krym, Berlin, London und Athen durch Männchen des eigenen oder eines fremden Stammes in gemischten Kulturen nach 5 Tagen des Beisammenseins. Gläser mit je 10 Weibchen aus zwei verschiedenen Stämmen (die einen am linken, die andern am rechten Flügel mit Tusche markiert) und 10 Männchen aus einem dieser Stämme wurden angesetzt; nach 5 Tagen wurden die Weibchen auf eventuelle Befruchtung durch Verteilung in Einzelgläser geprüft. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

Pflanzen eine erhebliche Rolle spielen und hier durch besondere Mechanismen (die geordnete wechselpolige Einstellung der Spindelansätze in Vierer- oder höherzähligen Ringen) teilweise in ihren Sterilitätsfolgen überwunden werden, auch bei Tieren entscheidende Bedeutung haben, ist nicht sicher. Es gibt jedenfalls keinen schlüssigen Fall, der ihre Beteiligung aufzeigt. Dagegen ist der Nachweis, daß die Genkombination der Bastarde für die Sterilität verantwortlich ist, in einer Reihe von Fällen zu führen. Sie ist selbstverständlich immer dann maßgebend, wenn schon die Gonadenentwicklung gestört ist. Für den Schwammspinner *Lymantria dispar* hat GOLDSCHMIDT in langjährigen Untersuchungen im einzelnen gezeigt, daß die die verschiedenen Rassen kennzeichnenden Allele der in der Geschlechtsbestimmung wirksamen Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren (deren genaue chromosomale Lokalisation und Allelennatur allerdings nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden ist) innerhalb jeder geographischen Rasse ein ausgeglichenes genisches System darstellen. Bei Kreuzung bestimmter Rassen treten nur in der F_1 oder F_2 bestimmte Rekombinationsklassen als Intersexe oder im Grenzfall in das andere Geschlecht umgewandelte Tiere auf, bei denen es zu einer Misch- oder völligen Umbildungskeimdrüse kommt. Der Intersexualitätsgrad hängt dabei von dem Grad der sogenannten Stärke der geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren ab, die in den betreffenden Individuen kombiniert sind.

Aber auch dann, wenn nicht die Gonadenausbildung, sondern die Chromosomenvorgänge bei der Keimzellbildung gestört sind, läßt sich hierfür die Wirkung der Erbanlagen als entscheidend nachweisen. Wahrscheinlich ist sie z. B. bei den Schmetterlingsbastarden *Pygaera pigra* \times *P. curtula*, bei denen im Männchen die Chromosomenpaarung fast vollständig unterdrückt, im Weibchen dagegen nahezu vollständig durchgeführt ist (FEDERLEY 1931). Bei den Bastarden zwischen den Rassen A und B von *Drosophila pseudoobscura* ist in der Richtung $\text{♀A} \times \text{♂B}$ die Spermatogenese schwächer, in der Richtung $\text{♀B} \times \text{♂A}$ stärker gestört. Bei bestimmten Rassen, die als schwach bezeichnet werden, ist die Chromosomenpaarung in F_1 -Männchen in der $A \times B$ -Richtung sogar fast vollständig normal. Trotzdem sind in allen Fällen die Männchen vollständig steril. Die nähere Analyse der Erbgrundlagen dieser variablen Chromosomenpaarung wurde indirekt durch Messung der Hodengrößen, die mit dem Grade der Meioseabwandlung positiv korreliert sind, durchgeführt. Sie ergab, daß in nahezu allen Chromosomen Gene vorhanden sein müssen, deren ungünstige Kombination im Bastard zu Störungen der Spermatogenese und zu Sterilität führt. Die formale genetische Deutung dieser Befunde läßt sich mit DOBZHANSKY durch Annahme dominanter Gene nach folgendem Schema geben. Die eine Rasse enthalte die Faktoren SS T t, die andere ssTT; die Anwesenheit eines solchen Faktors (in Wirklichkeit sind es, wie angeführt, mehrere) erlaubt die normale Entwicklung; erst die Kombination der dominanten Faktoren beider Eltern, also SsTt, ruft wegen mangelhafter Zusammenarbeit von S und T die zur Sterilität führenden Erscheinungen hervor.

Die völlige Sterilität der Bastard-Männchen würde ausreichen, um die genetische Isolation zwischen den A- und B-Rassen aufrechtzuerhalten. Darüber hinaus sind aber noch andere Mechanismen am Werk, die auch die Fruchtbarkeit der Bastard-Weibchen bzw. die Vitalität der bei Paarung mit Männchen der Elternrassen auftretenden Rückkreuzungstiere herabsetzen. Es ließen sich sowohl im X-Chromosom wie in den Autosomen von *Drosophila pseudoobscura* besondere Letalfaktoren nachweisen, die in der Kombination im Bastard-Weibchen im Grenzfall die ganze Rückkreuzungsgeneration zum Absterben bringen. Die Erbfaktoren beeinflussen die Oozyten plasmatisch

derartig, daß sie, gleichgültig welche Genkombination nach der Reduktion der weibliche Vorkern erhält, aber abhängig von der Art der durch das Spermium eingeführten Gene, nur geschwächte oder als Larven (oder gar in der Furchung) absterbende Zygoten ergeben. Durch diese prädeterminierend wirkenden Letalfaktoren, die möglicherweise identisch sind mit den die männliche Sterilität bedingenden Genen, wird also auch das Bastard-weibchen semisteril und damit die Isolation der beiden Rassen verstärkt (GOTTSCHEWSKI 1940). Gleichartige, auf Gendisharmonien beruhende Sterilitätserscheinungen liegen auch im Artbastard zwischen *Drosophila pseudoobscura* und *D. miranda* vor, bei dem beide Geschlechter steril sind (die Männchen außerdem abnorm). Die Sterilität der Weibchen äußert sich darin, daß die normal ausschenden und befruchteten Eier aus den Rückkreuzungen mit jeder der Elternarten sich schon im Furchungsverlauf abnorm entwickeln (KAUFMANN 1940). Die früher schon oben geschilderte weitgehende Strukturumwandlung der Chromosomen beider Arten kann jedenfalls nicht die Ursache der Sterilität sein; denn dann müßten in einem bestimmten Prozentsatz in den weiblichen Vorkern die rein herausmendelnden Chromosomensätze der Eltern gelangen und bei Befruchtung wieder



Abb. 61. Beispiel eines durch postdiluviale Disjunktion zerrissenen Artareals: gegenwärtige Verbreitung der blauen Elster *Cyanopica cyana* PALL. (Nach MEINERTZHAGEN 1928, aus GEPTNER 1936.)

lebensfähige Zygoten entstehen. In Analogie zu den Befunden bei den Rassenkreuzungen von *D. pseudoobscura* lassen sich auch für diesen Artbastard prädeterminierende Letalfaktoren als Sterilitätsursache der Bastard-weibchen annehmen.

Diese wenigen Beispiele werfen ein erstes Licht auf die Kompliziertheit der Mechanismen, die den mannigfaltigen übrigen, im einzelnen noch nicht geklärten Fällen genetisch bedingter Bastardsterilität zugrunde liegen können.

Wie anfangs schon erwähnt wurde, beruhen alle Formen der biologischen Isolation letzten Endes auf genetischen Unterschieden. Der ökologischen und physiologischen Isolation liegen sicherlich Genmutationen zugrunde. Die genetische Isolation im engeren Sinne des Wortes wird bei Tieren wahrscheinlich vorwiegend auch durch Anhäufung von Unterschieden in Genmutationen bedingt. Es ist noch nicht viel Genaues, wie wir eben gesehen haben, über die Ursachen der Sterilität und herabgesetzten Vitalität der Bastarde bei Tieren bekannt; man muß aber annehmen, daß bei ihrem Zustandekommen bei Tieren die Genmutationen im Vergleich zu Chromosomen- und Genommutationen eine wesentlich größere Rolle als bei Pflanzen spielen.

In vielen Fällen ist eine biologische Isolation zwischen wohldifferenzierten intraspezifischen Formen überhaupt nicht oder kaum vorhanden. Auch in vielen Fällen, in denen zwischen verschiedenen Sippen eine biologi-

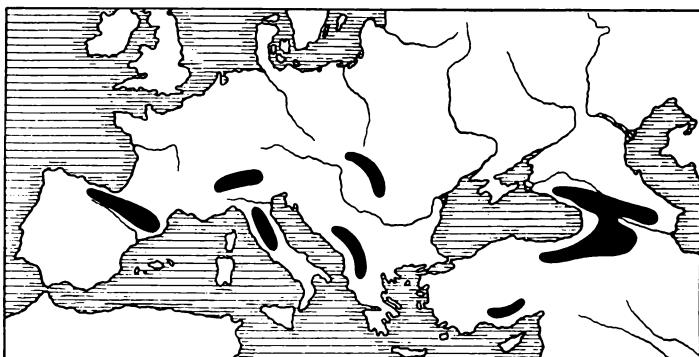


Abb. 62. Beispiel eines durch das Fehlen entsprechender Biotope zwischen den einzelnen Gebirgssystemen geographisch zerrissenen Artareals: gegenwärtige Verbreitung der Gemse *Rupicapra rupicapra* L. (Nach GEPTNER 1936, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

sche Isolation vorhanden ist, handelt es sich bei der letzteren sicherlich um eine Sekundärerscheinung, die wahrscheinlich ursprünglich auf der weitverbreiteten und wohlbekannten territorialen Isolation beruht. Die territorial-geographische Isolation kann in verschiedenen Maßstäben und in ver-



Abb. 63. Beispiel eines durch Ausrottung sekundär zerrissenen Artareals: gegenwärtige Verbreitung des Zobels *Martes zibellina* L. in der Paläarktik. (Nach OGNEV 1931, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

schiedenen Formen auftreten. Es kann sich, wie z. B. auf der Abb. 61, um eine Trennung des Artareals in zwei (in manchen Fällen auch mehrere) sehr weit voneinander entfernte Unterteile, als Folge der postdiluvialen Geschichte der Art handeln. Oder es kann, wie auf Abb. 62, das Artareal, durch entsprechende geographische Verteilung passender Biotope, in ebenfalls sehr

weit voneinander entfernte Unterteile zerrissen sein. Ein in größerem geographischen Maßstabe zerrissenes Artareal kann sekundär durch Einfluß

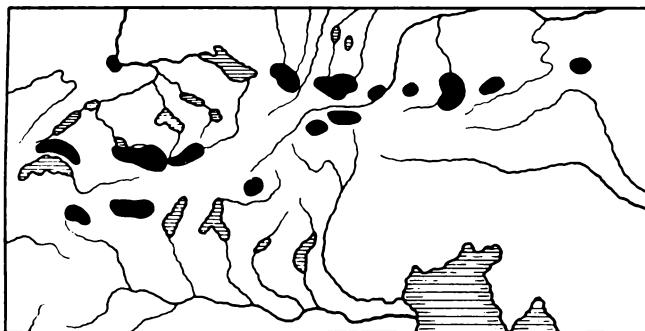


Abb. 64. Beispiel einer fleckenartigen Verteilung der von einer Art bewohnten Biotope innerhalb des Artareals: Verteilung der Populationen der Schneemaus *Chionomys nivalis* MART. in den Alpen. (Nach MOHR 1930, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

des Menschen entstehen, wie das Beispiel der gegenwärtigen Verbreitung des Zobels auf Abb. 63 zeigt. Der Maßstab einer fleckenartigen Verteilung

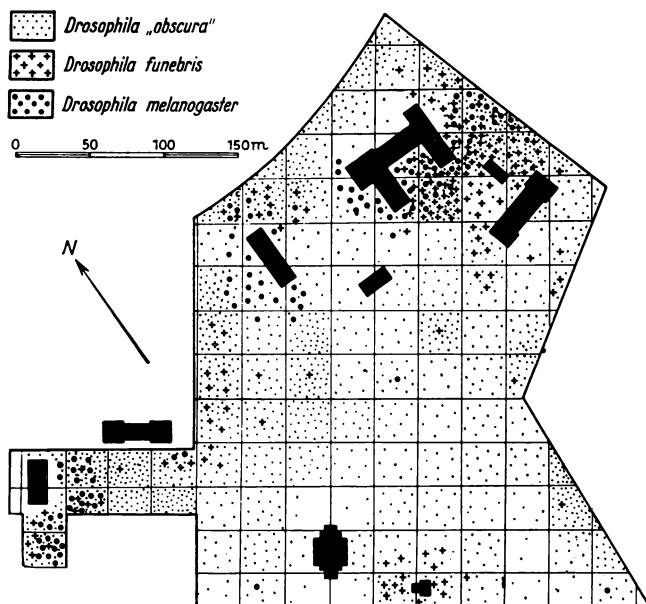


Abb. 65. Verteilung der Individuen von 3 *Drosophila*-Arten auf einem Grundstück in Berlin-Buch nach regelmäßigen Fangergebnissen mit Hilfe der „Netzquadratmethode“ während eines ganzen Jahres. In die Mitte aller Quadrate wurden alle 3—4 Wochen für 2—3 Tage je zweimal täglich revidierte Fangflaschen hingestellt. (Aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

der Populationen, bedingt durch entsprechende Verteilung passender Biotope, kann auch wesentlich kleiner sein, wie auf Abb. 64 gezeigt ist. Bei näherer Betrachtung stellt sich heraus, daß bei keiner Art die Individuen innerhalb

der Artarealsgrenzen gleichmäßig verteilt sind; jede Artpopulation zerfällt in sehr viele mehr oder weniger getrennte Unterpopulationen. Dabei können auch nahe verwandte Arten wesentliche Unterschiede in der Verteilung, Ausdehnung und Größe dieser Unterpopulationen aufweisen. Als Beispiel kann Abb. 65 dienen, auf der die Verteilung der Individuen von drei verschiedenen *Drosophila*-Arten auf einem etwa 50 Morgen großen Grundstück dargestellt ist; das Ergebnis wurde mit Hilfe einer Untersuchungsmethode gewonnen, die der in der Botanik seit langem benutzten Netzquadratmethode grundsätzlich ähnlich ist.

Es zeigt sich somit, daß bei allen Arten in verschiedensten geographischen Maßstäben eine ungleichmäßige Verteilung der Individuen bzw. territoriale Zerrissenheit innerhalb des Artareals herrscht. Entweder sind kleine Unterpopulationen fleckenartig oder netzartig an kleine Biotope gebunden, oder es sind zumindest lokale Anhäufungen der Individuen an bestimmten

Stellen des bewohnten Gebietes festzustellen; schematisch ist dies auf der oberen Reihe der Abb. 66 dargestellt. Eine territoriale Trennung von Unterpopulationen ist also so gut wie immer und überall innerhalb der Artareale vorhanden; der Panmixiegrad wird aber nicht allein durch die territoriale Verteilung der Individuen, sondern auch durch deren Beweglichkeit in Raum und Zeit bedingt. Das Territorium, innerhalb dessen einzelne Individuen

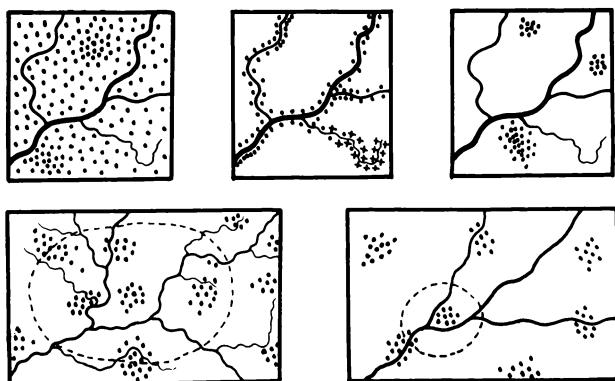


Abb. 66. Schema der verschiedenen Verteilung von Individuen innerhalb des Artareals (oben) und das Verhältnis der Kleinpopulationen zum Aktionsbereich der betreffenden Art. Unten links ist trotz territorialer Zerrissenheit keine wesentliche Isolation der einzelnen Kleinpopulationen vorhanden; unten rechts sind die Kleinpopulationen, wegen des relativ kleinen Aktionsbereiches der Individuen, stark voneinander isoliert. (Aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

einer Generation aktiv sich bewegen, oder passiv aber regelmäßig verschleppt werden, kann man als „Aktionsbereich“ der Individuen der betreffenden Art bezeichnen; somit stellt der Aktionsbereich das potentielle Fortpflanzungsgebiet der Individuen einer Population dar (und zwar das maximale, da das „Jagd- oder Bewegungsrevier“ oft viel größer und auch anders gelagert als das eigentliche „Brut- oder Vermehrungsrevier“ der Individuen einer Generation sein kann). Es ist klar, daß der Grad der Panmixie, und somit ihr Reziprokes, der Grad der Isolation einzelner Populationsteile, vorwiegend durch das Verhältnis zwischen der territorialen Trennung einzelner Unterpopulationen und dem Aktionsbereich der Individuen der betreffenden Art bedingt wird; schematisch ist dieses auf der Abb. 66 unten dargestellt. Über die Aktionsbereiche verschiedener Organismenarten, ebenso übrigens wie über die Verteilung der Individuen und Unterpopulationen, ist noch recht wenig Exaktes bekannt. Aktionsbereiche können grundsätzlich durch Wiederfunde von an bestimmten Stellen freigelassenen markierten Individuen untersucht werden. Tabelle 2 bringt das vorläufige Ergebnis solcher Markierungsversuche

Tabelle 2.

Aktionsbereiche von Feldhasen und Rehen, festgestellt nach Wiederfunden markierter Individuen in verschiedenen Entfernungen von der Markierungsstelle.

(Nach ULLRICH aus KRÖNING 1940.)

| Art | Wiederfunde markierter Individuen (in Prozent) in Entfernungen von der Markierungsstelle bis zu km | | | | | | | | |
|-----------------|--|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | 25 | 40 |
| Hasen (n = 174) | 54,6 | 15,5 | 9,8 | 4,6 | 5,7 | 4,1 | 2,9 | 1,7 | 1,1 |
| Rehe (n = 964) | 70,0 | 10,0 | 4,3 | 3,5 | 3,8 | 5,9 | 2,5 | — | — |

an Hasen und Rehen in Deutschland; ähnliches Material wurde an einigen Vögeln und Kleinsäugern in Rußland gesammelt. Bei *Drosophila* kann zur Feststellung des Aktionsbereiches die schon vorhin erwähnte Netzquadratmethode verwendet werden, indem an einer Stelle eine bestimmte Anzahl von durch Mutationen markierter Individuen freigelassen wird; ein Teil

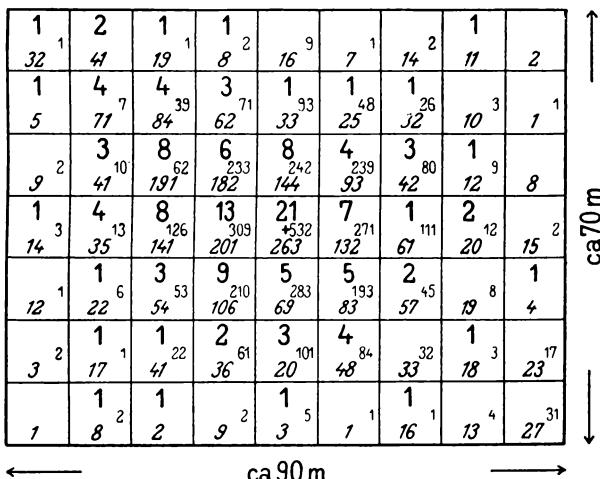


Abb. 67. Versuch zur Feststellung des „Aktionsbereiches“ von *Drosophila funebris* innerhalb einer isolierten Population in Buch. An einem Müllhaufen inmitten eines Gartenbiotops wurden 1800 durch zwei nichtgekoppelte Mutationen (*st* und *ri*) markierte *Drosophila funebris*-Fliegen ausgesetzt (das durch ein Kreuz bezeichnete Quadrat); in regelmäßigen Abständen (von ca. 10 m) aufgestellte Fangflaschen mit Futter wurden täglich zwei Wochen lang auf eingefangene Fliegen durchgesehen und protokolliert; die Fliegen wurden an den jeweiligen Fangstellen wieder freigelassen. Die fetten oberen Ziffern in den Quadranten bezeichnen die Zahlen der markierten *Drosophila funebris*-Fliegen, die unteren, schrägen: die Zahlen normaler *Drosophila funebris* und die kleineren, rechtsstehenden: die Zahlen der *Drosophila melanogaster*-Fliegen, die in den betreffenden Fangflaschen während der ganzen Dauer des Versuches registriert wurden. (Nach N. W. und E. A. TIMOFFEeff-RESSOVSKY 1940.)

davon wird dann im Laufe von ungefähr einer Fliegengeneration bei Fangversuchen in der Umgebung dieser Stelle wieder gefangen und registriert; auf Abb. 67 ist das Prinzip solcher Versuche dargestellt, und die Abb. 68 bringt Ergebnisse einiger weiterer derartiger Versuche. Bei *Drosophila* sind die Aktionsbereiche sehr klein; deshalb müssen auch relativ geringe territoriale Trennungen der Unterpopulationen bei dieser Organismengruppe eine bedeutende Rolle im Sinne der intraspezifischen Isolation spielen. Es sei übrigens bemerkt, daß dieselbe Methode des Einfangens markierter

Individuen, die in bestimmter Zahl an einer bestimmten Stelle innerhalb der Population freigelassen wurden, auch eine großenordnungsmäßige Bestimmung der Individuenzahl auf dem so unter-

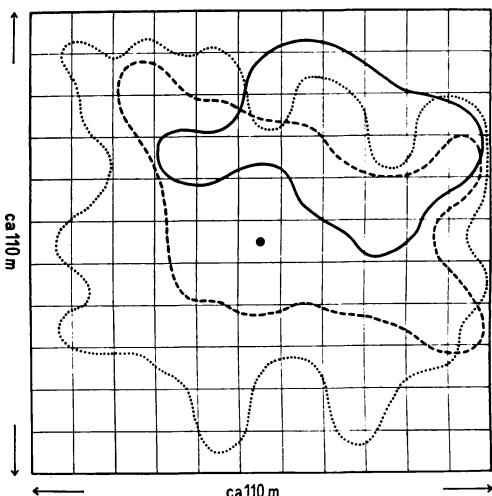
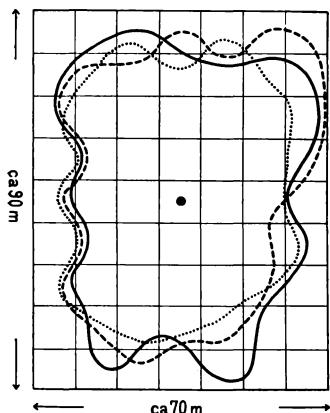


Abb. 68. Ausdehnung und Form der „Aktionsbereiche“ von *Drosophila funebris* aus drei Versuchen um einen Müllhaufen (links) und von *Drosophila melanogaster* aus drei Versuchen auf einem Parkgelände (rechts). Durch schwarzen Punkt ist die Aussetzungsstelle markierter Fliegen bezeichnet. Methodik der Versuche wie auf Abb. 67. (Nach N. W. und E. A. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1940.)

suchten Territorium gestattet; Tabelle 3 bringt das Ergebnis entsprechender *Drosophila*-Versuche.

Tabelle 3.

Drei Versuche zur Feststellung der Gesamtzahlen von *Drosophila funebris*- und *Drosophila melanogaster*-Fliegen in einer isolierten Population um einen Müllhaufen in einem Gartenbiotop in Buch. Durch zwei nichtgekoppelte Mutationen (*st* und *ri*) markierte *Drosophila funebris*-Fliegen wurden am Müllhaufen ausgesetzt; danach wurden zwei Wochen lang 63 um den Müllhaufen in regelmäßigen Abständen verteilte Fangflaschen täglich auf die Zahl der eingefangenen Fliegen revidiert, die wieder freigelassen wurden. Die Gesamtzahlen der Fliegen in der Population wurden nach der Formel $x = \frac{a \cdot c}{b}$ berechnet, in der x die zu berechnende Gesamtzahl der Fliegen, a die Totalzahl der eingefangenen Fliegen, b die Zahl der eingefangenen markierten und c die Zahl der eingefangenen normalen Fliegen darstellen.

(Nach N. W. u. E. A. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1940.)

| Dauer und Datum der Versuche | Zahl der ausgesetzten markierten <i>Drosophila fu- nebris</i> -Fliegen | Zahl der innerhalb der Versuchsdauer eingefangenen Fliegen | | | Berechnete Gesamt- zahl der Fliegen in der Population | |
|---------------------------------|---|--|---------------------------|---------------------------|---|--|
| | | <i>funebris</i> markiert | <i>funebris</i> normal | <i>melano- gaster</i> | <i>Drosophila</i> <i>funebris</i> | <i>Drosophila</i> <i>melanogaster</i> |
| 27. V.—7. VI. 1930 . . | 1100 | 197 | 184 | 143 | 995 | 785 |
| 6. VIII.—19. VIII. 1930 | | | | | | |
| total | 1800 | 153 | 2924 | 3728 | 34 500 | 43 990 |
| 1 Tag | 1800 | 21 | 324 | 416 | 27 860 | 35 780 |
| 10. IX.—23. IX. 1930 . | 1200 | 131 | 610 | 6572 | 5 610 | 60 460 |

Wir sehen also, daß die Isolation in verschiedensten Formen bis in die kleinsten Populationen aller Lebewesen verbreitet ist und somit überall als Evolutionsfaktor eingreifen kann.

Abgesehen von einigen Fällen der wohlbekannten Isolationswirkung bei Inselepopulationen, ist aber zunächst sehr wenig Genaues über Isolationsverhältnisse innerhalb verschiedener Artpopulationen bekannt.

4. Selektion.

Die Selektion als Evolutionsfaktor ist theoretisch am ausführlichsten untersucht worden; da auch in diesem Buche ein spezielles Kapitel der Selektion gewidmet ist¹⁾, so werden wir uns hier nur mit den wesentlichsten allgemeinen Zügen dieses Vorganges befassen.

Der Selektionsvorgang besteht darin, daß von zwei oder mehreren Organismenformen diejenige allmählich quantitativ überhand gewinnt, die auf Grund ihrer Eigenschaften eine größere Gesamtwahrscheinlichkeit besitzt, unter gegebenen Bedingungen zur Fortpflanzung gelangende Nachkommen zu erzeugen. Der „Selektionsdruck“ kann numerisch in Form von

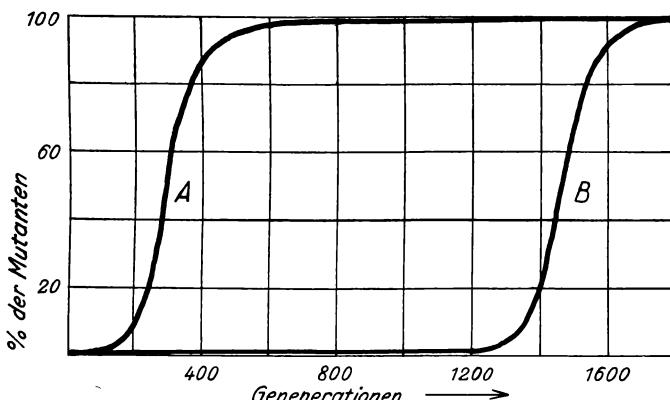


Abb. 69. Selektionsgeschwindigkeiten eines dominanten (A) und eines rezessiven (B) mutanten Allels; Anfangshäufigkeiten der Mutation = 0,1 % und Selektionsvorteil (nach LUDWIG) = 0,001, bei einer Nachkommenzahl von 25. (Nach LUDWIG 1940.)

verschiedenen Selektionskoeffizienten ausgedrückt werden, die im allgemeinen die relativen Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Organismentypen, zur Fortpflanzung zu gelangen, darstellen. In vielen mathematischen Arbeiten (R. A. FISHER, G. GAUSE, J. B. S. HALDANE, S. S. TSCHETERIKOV, V. VOLTERRA, S. WRIGHT) wurde die Wirksamkeit der Selektion unter verschiedenen angenommenen Voraussetzungen analysiert. Wesentlich ist, daß unter Konstantbleiben sonstiger Bedingungen auch die geringsten Selektionsvorteile im Laufe der Zeit den anfänglich seltenen Variationen sich durchzusetzen helfen; typisch für den Selektionsverlauf ist die Langsamkeit seiner Wirkung bei sehr geringen und sehr hohen Konzentrationen der in Frage kommenden Organismenform und ein relativ sehr rascher Verlauf (auch bei geringen Selektionsvorteilen) bei mittleren Konzentrationen, was aus Abb. 69 klar hervorgeht.

In der klassischen Evolutionsforschung wurde meistens, auf Grund der etwas anthropomorphen Bewertung eventuell selektiver Vor- und Nachteile einzelner Merkmale und Variationen, der numerische Wert der meisten Selektionskoeffizienten eigentlich eher unterschätzt; die Betrachtung der

1) Beitrag LUDWIG.

relativen Vitalitäten einzelner Mutationen und Kombinationen zeigt uns, daß in vielen Fällen ganz große Selektionskoeffizienten anzunehmen sind.

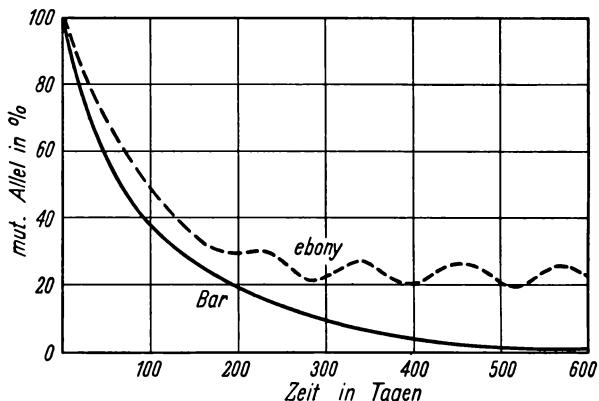


Abb. 70. Einfluß der negativen Selektion auf zwei verschiedene Mutationen bei *Drosophila melanogaster*. Die eine Mutation (Bar) setzt die relative Vitalität in homozygotem und heterozygotem Zustand herab und wird allmählich ganz verdrängt; die andere (ebony) ruft in homozygotem Zustand eine Herabsetzung und in heterozygotem Zustand eine Erhöhung der relativen Vitalität hervor und wird durch das Zusammenspiel der negativen und positiven Selektion in einer bestimmten Konzentration stabilisiert. Quantitativ stabile Populationen von den betreffenden Mutationen wurden mit einigen Pärchen normaler Fliegen „infiziert“. (Nach L'HÉRITIER und THEISSIER 1937, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

den sein können. Abb. 70 zeigt, daß auf Grund der relativen Vitalität im homozygoten und heterozygoten Zustand

Eine nähere Kenntnis der Eigenschaften der Mutationen und Kombinationen und besonders die Untersuchung ihrer relativen Vitalität haben gezeigt, daß das Evolutionsmaterial in sehr plastischer und differenzierter Weise von den Selektionsvorgängen beeinflußt werden kann. Das muß aus den Tatsachen deduziert werden, daß die relativen Vitalitäten von Homozygoten und Heterozygoten eines bestimmten Genotyps unter verschiedenen Bedingungen, und eines bestimmten Allels in Kombinationen mit verschiedenen anderen Allelen sehr verschieden sein können.

entgegengesetzter Werte in homozygotem und heterozygotem Zustand die Mutation ebony von *Drosophila melanogaster* in einer quantitativ stabilen Population durch die normale Form zwar rasch verdrängt, dann aber in gewisser Konzentration stabilisiert wird; dagegen wird die Mutation Bar, die sowohl in homozygotem als auch in heterozygotem Zustand eine herabgesetzte Vitalität hat, allmählich ganz ausgerottet. Abb. 71 zeigt einen besonders interessanten Fall: in einer gemischten Population wird *Drosophila funebris* durch *D. melanogaster*

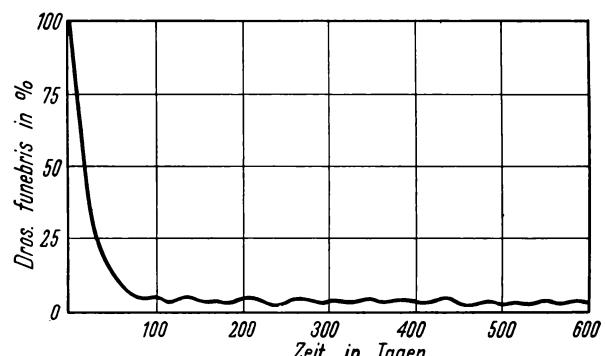


Abb. 71. Einfluß des Kampfes ums Dasein zwischen *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* und die relative Anzahl der Individuen der letzteren Art in einer quantitativ stabilen Population. Einer *Drosophila funebris*-Population wurden einige Pärchen von *Drosophila melanogaster* hinzugefügt. (Nach L'HÉRITIER und THEISSIER 1937, aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1939.)

gaster sehr schnell verdrängt, bleibt aber in geringer Konzentration auf die Dauer vorhanden; dieses Beispiel zeigt, was so oft vergessen wird, daß zu den Milieufaktoren auch die absolute Frequenz des Vorkommens

der betreffenden Formen gehört, und daß manche Organismenformen sich als typische „Lückenausfüller“ gut bewähren können. Abb. 72 zeigt, wie durch entgegengesetzte Selektionswerte derselben Form unter verschiedenen Bedingungen in verschiedenen Jahreszeiten ein ständiger Polymorphismus der Population zustande gebracht wird. Es handelt sich hier um den Marienkäfer *Adalia bipunctata*, der in allen Populationen polymorph in bezug auf Flügeldeckenmuster ist (die verschiedenen Formen stellen erbliche Kombinationen und Mutationen dar) und in Mitteleuropa in freier Natur etwa 3 Generationen jährlich hat. Im Herbst ziehen sich die Käfer in Winterquartiere (Ritzen und Spalten in Wänden und Mauern, Spalten und Risse in Holz und Baumrinde) zurück, aus denen sie im Frühjahr in verminderter Zahl wieder herauskriechen. Es wurden im Laufe mehrerer Jahre die relativen Häufigkeiten der zwei Haupttypen der Elytrenfärbung in den zur Überwinterung sich ansammelnden Herbstpopulationen und in den überwinterten Frühjahrspopulationen festgestellt.

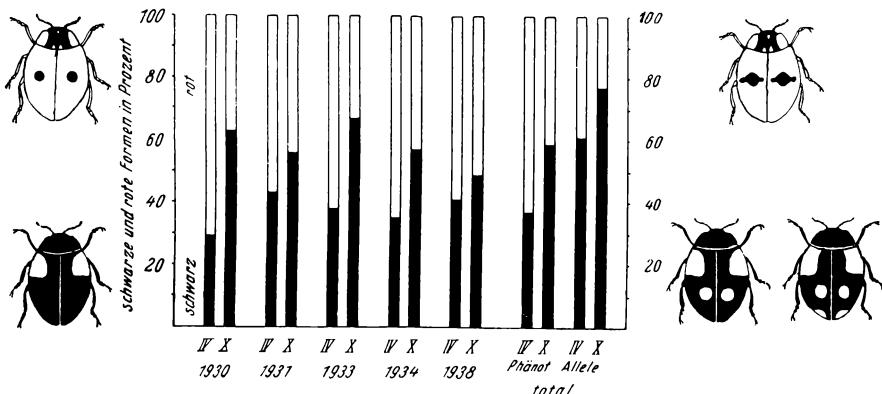


Abb. 72. Prozentsätze der Formen mit schwarzer (f. 2-maculata, unten links, f. 4-maculata und f. 6-pustulata, unten rechts) und mit roter Grundfärbung (f. typica, oben links, f. annulata, oben rechts) bei *Adalia bipunctata* L. in den ersten Frühjahrs- (IV) und in den letzten Herbstpopulationen (X) an einer Überwinterungsstelle (Südmauer mit Ritzen) in Buch während 5 Jahren. Die zwei letzten Kolonnen stellen die Durchschnittshäufigkeiten entsprechender Allele dar. (Nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1940.)

Dabei hat sich gezeigt, daß immer die eine Form im Herbst, die andere im Frühjahr zunimmt; daraus geht hervor, daß die betreffenden Allele unter verschiedenen Saisonbedingungen verschiedene relative Vitalitätswerte besitzen, wodurch auch der Polymorphismus der Population zu erklären ist.

Eine genauere Kenntnis der Eigenschaften und Vitalitätsverhältnisse von Mutationen und Kombinationen führt zu einer wesentlichen Vertiefung unserer Vorstellungen über die Wirksamkeit der Selektion. Es ergibt sich daraus, daß die wiederholt auftretenden Mutationen in verschiedenen Teilen der Artpopulation unter verschiedene Milieubedingungen und in verschiedene Kombinationen mit anderen Allelen geraten und somit wesentliche Unterschiede im Selektionswert in den einzelnen Fällen aufweisen können. Die durch Mutabilität und Populationswellen bedingte Heterozygotie der freien Populationen versorgt die Art mit „Evolutionskandidaten“, die dauernd verschiedenen Vorgängen der positiven und negativen Auslese unterliegen, und bildet die Grundlage der potentiellen Anpassungsfähigkeit an verschiedene und wechselnde Bedingungen. Es ist weiterhin verständlich, daß eigentlich meistens nicht die einzelnen Allele, sondern bestimmte Kom-

binationen selektioniert werden. Auf diesem Wege bilden sich für bestimmte Bedingungen „harmonische“ genotypische Kombinationen, da jeder Selektionsvorgang, wenn es sich primär auch um die Selektion eines einzelnen Allels handelt, automatisch ein optimales genotypisches Milieu mitselektioniert. Auf diesem Wege kommen auch physiologische Korrelationen und die Ausbreitung „neutraler“ Merkmale zustande. Es ist zu verstehen, daß auch negative Selektion oft von Bedeutung für die Prägung genotypischer Konstitutionen sein kann. Schließlich muß noch betont werden, daß, entgegen der vereinfachten Meinung, nicht nur die Merkmale als solche, sondern hauptsächlich die Vitalitätswerte von Allelenkombinationen selektionistische Vor- und Nachteile besitzen; man kann gewissermaßen von „phänotypischer“ und von „genotypischer“ Auslese sprechen, wobei letztere fast immer vorhanden sein muß, auch wenn das Merkmal als solches „neutral“ ist.

Das genetisch bekannte Evolutionsmaterial bietet die mannigfältigsten Möglichkeiten einer Selektionswirkung, die wir uns heute in viel differenzierter und feinerer Form als zu DARWINS Zeiten vorstellen können. Wir wissen auch, daß in vielen Fällen recht hohe Selektionskoeffizienten in Frage kommen, und daß durch Populationswellen relativ hohe Anfangskonzentrationen einzelner Genotypen geschaffen werden, wodurch die Auslesegeschwindigkeit beschleunigt wird. Man weiß aber zunächst noch sehr wenig über die tatsächlichen Intensitäten der Selektionsvorgänge in freier Natur; auf diesem Gebiete steht noch sehr viel Arbeit bevor.

Für den Verlauf des gesamten Evolutionsvorgangs sind selbstverständlich alle vier vorhin aufgezählten Evolutionsfaktoren notwendig. Es kann aber die verschiedene Bedeutung einzelner Evolutionsfaktoren im Sinne ihrer relativen Beteiligung an den verschiedenen Seiten des Evolutionsprozesses bewertet werden.

Der Mutationsdruck kann, wie wir schon früher gesehen haben, kaum als richtender Faktor angesehen werden; als solcher könnte er nur in den wahrscheinlich äußerst seltenen Fällen auftreten, in denen er den Druck anderer Faktoren übertrifft; und außerdem insofern, als selbstverständlich nur das entstehen kann, wozu durch Mutabilität die notwendigen Bausteine geliefert werden. Die Mutabilität muß somit als Lieferant des Evolutionsmaterials angesehen werden. Dieselbe Bedeutung kommt auch den Populationswellen zu. Erst durch zufällige Konzentrationsschwankungen einzelner Genotypen wird das durch Mutationen entstandene Material auf die wirkliche historische Evolutionsarena gebracht und einer intensiveren Auslese ausgeliefert; die Populationswellen ermöglichen dadurch eine vollere, raschere und vielseitigere Ausnutzung des Evolutionsmaterials und schaffen dauernd in verschiedenen Teilen des Artareals „Evolutionskandidaten“, deren weiteres Schicksal allerdings von anderen Faktoren abhängt.

Die Isolation, also eine länger andauernde Trennung einzelner Populationsteile, muß als Hauptfaktor der Differenzierung im Raum betrachtet werden; letztere kann auch durch verschieden gerichtete Selektion in verschiedenen Teilen des Artareals zustande gebracht werden, wird aber durch Isolation wesentlich beschleunigt, vertieft und irreversibel gemacht. Die biologische, vor allem die genetische Isolation im engeren Sinne des Wortes, ist auch der wesentlichste Schritt der Artbildung; sie ermöglicht den schon partiell morpho-physiologisch differenzierten Sippen auch nebeneinander, unter Einfluß ähnlicher Bedingungskonstellationen sich weiter zu entwickeln, ohne die vorhin gewonnene Differenzierung einzubüßen; eine frühzeitig in einem Teil des ursprünglichen Artareals aufgetretene biologische

Isolation kann auch automatisch von vornherein einen Unterschied in dem weiteren Entwicklungsverlauf mit sich bringen. Schließlich ist die Selektion der richtunggebende Hauptfaktor, indem sie dauernd ein optimales Verhältnis zwischen den Organismen und ihrer Umgebung aufrechterhält und eine adaptive morphophysiologische Differenzierung in Zeit hervorruft; ersteres bezeichnen wir als Adaptation und das zweite als Höherentwicklung oder evolutionistischen Progrès.

Die uns bekannten vier Evolutionsfaktoren bilden somit zwei Gruppen: die Mutabilität und die Populationswellen liefern das Evolutionsmaterial, und eine richtunggebende Rolle spielen die Isolation und vor allem die Selektion. Andere Faktoren, wie z. B. ein direkter richtender Einfluß des Milieus in lamarckistischem Sinne, 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.

V. Schlußbemerkungen.

Kurz zusammenfassend kann also folgendes behauptet werden: Das elementare Evolutionsmaterial, die Bausteine für die Evolutionsvorgänge, wird, nach unserem heutigen Wissen, ausschließlich durch die von der experimentellen Genetik untersuchte Mutabilität der Organismen geliefert; die Mutationen besitzen alle Eigenschaften, die ein elementares Evolutionsmaterial besitzen muß. Und wir kennen vier elementare Evolutionsfaktoren, deren Tätigkeit und Wesen direkt aus Beobachtung und Experiment erschlossen werden können und von denen zwei (die Mutabilität und die Populationswellen) nur als Materiallieferanten dienen und die zwei anderen (die Isolation und vor allem die Selektion) als ordnende und richtende Faktoren im Evolutionsvorgang angesehen werden müssen. Der Verlauf des historischen Evolutionsvorgangs ergibt sich aus dem Zusammenspiel dieser verschiedenen Evolutionsfaktoren, wodurch das richtungslos variierende elementare Evolutionsmaterial in einen geregelten Adaptations- und Differenzierungsprozeß geleitet wird; eine Annahme weiterer, unbekannter und unbewiesener Evolutionsfaktoren, sowie unbekannte Quellen des Evolutionsmaterials erscheinen uns zunächst überflüssig, vor allem für die dringendsten und auch zugänglichsten Analysen der Mikroevolutionsvorgänge.

Zum Schluß wollen wir noch kurz die Frage nach den verbreitetsten Mechanismen der Mikroevolution und einige Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung besprechen.

1. Evolutionsmechanismen.

Es soll hier weder eine geschlossene Theorie des Evolutionsmechanismus noch eine vollständige und eingehende Darstellung der Erscheinungen und Mechanismen der Mikroevolution gegeben werden; wir wollen lediglich einige uns besonders wichtig erscheinenden mikroevolutionistischen Abläufe besprechen. Dabei wollen wir uns hauptsächlich auf die intraspezifische Variabilität beschränken und nur kurz die Frage der Artbildungsmechanismen streifen.

Eine Betrachtung der geographischen Variabilität zeigt, daß es sich dabei um drei Gruppen von Merkmalen und Merkmalskombinationen handeln kann: um „neutrale“ Merkmale, deutlich „adaptive“ Merkmale und um „harmonische“ Merkmalskombinationen (d. h. Merkmale, die in bestimmten Kombinationen spezifische Beziehungen zueinander und eventuell zum Milieu

aufweisen). An Hand der uns bekannten Eigenschaften von Mutationen und Kombinationen und der Wirkungsmechanismen der uns ebenfalls bekannten Evolutionsfaktoren ist es leicht, sich die Entstehung aller drei Merkmalsgruppen der intraspezifischen Variabilität vorzustellen. Die erste Gruppe enthält nur zum Teil wirklich „neutrale“ Merkmale, deren Entstehung auf zufällige positive Schwankungen entsprechender Genkonzentrationen, Isolationerscheinungen und manchmal wohl auf das Mitselektionieren im Rahmen eines optimalen genotypischen Milieus bei der Auslese anderer Merkmale zurückzuführen ist. In vielen Fällen wird es sich aber nur um scheinbar „neutrale“ Merkmale handeln, die uns deshalb als solche erscheinen, weil wir ihre Beziehungen zum inneren und äußeren Milieu nicht kennen. Man darf dabei nicht vergessen, daß wohl in den allermeisten Fällen nicht das Merkmal als solches, sondern die ihm zugrundeliegende genetische Konstitution einen Auslesewert besitzt; nur bei den offensichtlich adaptiven Merkmalen, wie z. B. bei der Mimikry, Schutzfärbungen und -anpassungen und bei anderen Fällen von morphophysiologischen Anpassungerscheinungen handelt es sich um die Auslese der betreffenden Merkmale als solche. Man muß immer im Auge behalten, daß der Selektionskoeffizient, oder die endgültige Überlebensrate, die numerische Summe verschiedenster biologischer Eigenschaften, die die relative Vitalität des betreffenden Genotyps in verschiedenstem Sinne beeinflussen, darstellt (wie z. B. der Grad der sexuellen Affinität, Fertilitätsrate, spontane embryonale Sterblichkeit, Resistenz verschiedener Entwicklungsstadien gegen verschiedenste Noxen, Schutz- bzw. Wehrfähigkeit gegen Feinde, sonstige Bewährung und Konkurrenzfähigkeit im Kampf ums Dasein usw.; dabei können noch einige Eigenschaften für das Individuum einen positiven, für die Sippe dagegen einen negativen Selektionswert, und umgekehrt, haben); und daß ein Auslesewert eines jeden Allels in Beziehung steht nicht nur zu einem bestimmten äußeren Milieu, sondern auch zu einer bestimmten Kombination anderer Allele. Letzteres leitet über zu der Frage nach den harmonischen Merkmalskombinationen. Sie entstehen durch automatische simultane Mitauslese mehrerer verschiedener Gene bei der Selektion irgendeines einzelnen Gens; diese simultane Selektion beruht auf den spezifischen gegenseitigen Beeinflussungen der relativen Vitalität einzelner Allele in verschiedenen Kombinationen, wie wir sie im Abschnitt II, 2 gesehen haben. Auch eine zufällige Ausbreitung eines „neutralen“ Merkmals, durch positive Fluktuation der entsprechenden Genkonzentration und durch Isolation, muß automatisch die Auslese eines entsprechenden optimalen genotypischen Milieus auslösen. Eine Mutation, die ein Merkmal hervorruft, das als solches einen hohen positiven Selektionswert unter bestimmten Bedingungen besitzt, kann positiv selektiert werden, trotzdem ihre „physiologische“ Vitalität geringer als die des Ausgangstyps ist; nach einiger Zeit wird aber auch ihre physiologische Vitalität durch die Auslese eines optimalen genotypischen Milieus erhöht werden. Dadurch erklärt sich z. B. die Beobachtung, daß die in manchen Sippen zum normalen Bestand der freilebenden Populationen gehörenden „großen“ Mutationen nicht die herabgesetzte Vitalität besitzen, die für die meisten gleichen frischauftretenden Mutationen in anderen Sippen charakteristisch ist. Die gegenseitigen Auslesebeziehungen verschiedener Gene zueinander erklären auch die Tatsache, daß manchmal an den Grenzen von zwei miteinander an sich fertilen Unterarten nur relativ schmale Mischzonen und unerwartet wenig Bastarde beobachtet werden: beide harmonischen Genkombinationen verlieren durch Aufspaltung und Rekombination ihre Auslesevorteile. Andererseits können manchmal gerade in Mischzonen durch zufällige Rekombinationen neue wertvolle Genotypen entstehen.

Die Mechanismen der intraspezifischen Differenzierung können sehr verschiedenartig sein.

Ein besonders einfacher und augenfälliger Differenzierungsmechanismus besteht in der geographischen Ausbreitung einzelner Mutationen, von der wir einige Beispiele schon im Abschnitt III, 1 gebracht haben. In statu nascendi unterscheiden sich so entstandene Rassen von den ursprünglichen vorwiegend in einem Merkmal; im Laufe der Zeit müssen aber durch oben erwähnte simultane Selektion anderer Allele sich aus diesen anfänglich monogenen — „gute“ polygene Rassen bilden. Ein anderer Weg der Bildung geographischer Rassen besteht in einer Transgression von ursprünglich unabhängigen Ausbreitungsgebieten verschiedener Mutationen und Kombinationen; manchmal führt dieser Prozeß sicherlich nur zu einem ungeordneten Polymorphismus von Populationen, in einigen Fällen kann er aber zur Bildung lokal angepaßter harmonischer Merkmalskombinationen führen. Solche Fälle sind vielleicht nicht selten, ihre Aufdeckung erfordert aber eine sorgfältige „phänogeographische“ und nach Möglichkeit sogar „genogeographische“ Analyse der betreffenden Artpopulationen, d. h. eine sorgfältige Untersuchung der Verbreitung und Konzentration aller einzelnen möglichst elementaren Merkmale (und soweit möglich der ihnen zugrunde liegenden Gene) innerhalb des gesamten Artareals bzw. eines größeren wohldefinierten Teiles desselben. Von derartigen Analysen gibt es aber zunächst nur einige Ansätze. Die beiden eben erwähnten Differenzierungsmechanismen können auch innerhalb großer, geographisch kontinuierlicher und in sich mehr oder minder panmiktischer Populationen ablaufen. Geographische oder biologische Diskontinuität im Sinne des Auftretens territorial-geographischer oder biologischer Isolation führt mit der Zeit zu einer entsprechenden intraspezifischen Differenzierung; aus der Zoogeographie sind sehr viele Fälle solcher Bildung von Unterarten durch Isolation wohlbekannt. Ein anderer Weg der Bildung neuer Unterarten kann in der Ausbreitung, Transgression und Bildung innerhalb der Mischzone von angepaßten und sich ausbreitenden Neukombinationen aus zwei polygenen, vorher differenzierten Unterarten bestehen; die Mischzone bzw. auch die angrenzenden Gebiete werden dann von einer solchen Neukombination besetzt; Abb. 73 zeigt die Verbreitung der drei Hauptunterarten des Dompfaffs, von denen die mitteleuropäische Subspezies *Pyrrhula pyrrhula germanica* wahrscheinlich aus einer Neukombination in der Mischzone von *P. p. pyrrhula* und *P. p. minor* entstanden ist.

Besondere Aufmerksamkeit wird von den Zoogeographen den Fällen von intraspezifischer (manchmal auch interspezifischer) Variabilität geschenkt, die eine quantitativ abgestufte geographische Merkmalsgradation und manchmal auch geographische Konvergenzen zwischen den Merkmalsgradationen verschiedener Arten aufweisen. Schon seit längerer Zeit wurden die meisten derartigen Fälle in sogenannten „klimatischen Regeln“ zusammengefaßt (die sogenannten BERGMANNsche, GLOGERSche, ALLENSche usw. Regeln). Sonderbarerweise entstand in einigen Kreisen der Zoogeographen um diese Klimaregeln eine heftige Polemik, die dazu führte, daß auf der einen Seite versucht wurde, fast die gesamte geographische Variabilität in diese Regeln hineinzupressen, und auf der anderen Seite denselben Regeln jegliche Bedeutung und reelle Existenz abgestritten wurde. Viele Fälle der geographischen Merkmalsgradation verlaufen ganz entsprechend den Forderungen der Klimaregeln; Abb. 74 zeigt die geographische Gradation der Größe und der Färbungsintensität beim Rauhfußkauz *Aegolius funereus*, die ganz entsprechend der BERGMANNschen bzw. GLOGERSchen Klimaregeln verläuft. Da viele verschiedene Fälle aus vielen verschiedenen Tiergruppen ein im wesentlichen gleiches Phänomen aufweisen, so ist es sehr wahrschein-

lich, daß für alle diese Fälle auch eine ähnliche Erklärung gilt. Eine selektionistische Erklärung der den Klimaregeln wirklich folgenden Fälle der

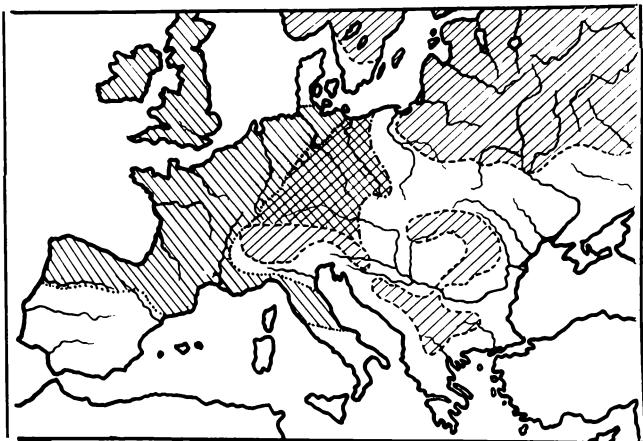


Abb. 73. Verbreitung von drei Unterarten des Dompfaffes *Pyrrhula pyrrhula* L. Die Subsp. *P. p. germanica* ist wahrscheinlich aus Kreuzungen der nordöstlichen Subsp. *P. p. pyrrhula* mit der südwestlichen *P. p. minor* entstanden. (Nach STRESEMANN 1919.)

geographischen Merkmalsgradation stößt unseres Erachtens auf keinerlei Schwierigkeiten¹⁾; sie wird noch besonders dadurch erleichtert, daß bekannt-

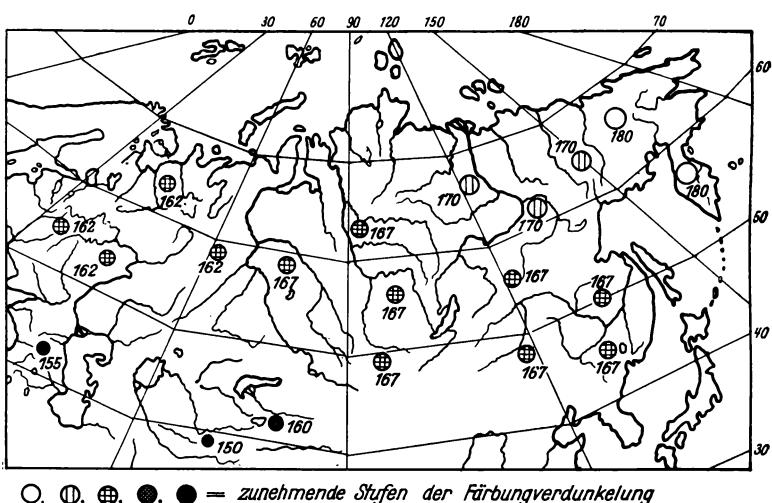


Abb. 74. Beispiel eines der BERGMANNSchen und der GLOGERSchen Regeln entsprechenden Falles von geographischer Variabilität: Variation der Flügellänge (Zahlen neben den Kreisen stellen die mittlere Flügellänge der entsprechenden Populationen in Millimeter dar, die außerdem durch die Größe der Kreise veranschaulicht wird) und der Färbungsintensität (repräsentiert durch verschiedene Schraffierung der Kreise) beim Rauhfußkauz *Aegolius funereus* L. in der Paläarktis. (Nach BUTURLIN und DEMENTJEW 1935, REINIG 1938 und anderen Quellen.)

1) Vergl. auch den Beitrag RENSCH.

lich eine weitgehende Parallelität zwischen der erblichen Variation auch ziemlich weit entfernter Organismengruppen besteht, eine Erscheinung, die phänomenologisch von VAVILOV (1922) unter dem „Gesetz der homologen Reihen in der erblichen Variabilität“ zusammengefaßt wurde. Unzweifelhaft gibt es aber auch sehr viele Ausnahmen aus den Klimaregeln und geographische Merkmalsgradationen, die auf ganz anderen Wegen zustande kommen. Abb. 75 zeigt die geographische Größenvariation der eurasiatischen Auerhähne, die der BERGMANNSchen Regel keinesfalls folgt. Einige geographische Merkmalsgradationen können dadurch erklärt werden, daß es sich um eine allmäßliche Dissipation von Modifikationsfaktoren um die Zentren der Höchstentwicklung von polygenen quantitativen Merkmalen handelt. In einigen Fällen handelt es sich um die von REINIG (1938) vorgeschlagene Erklärung durch „Elimination“, d. h. durch Abnahme der Heterozygotie vom Ausbreitungszentrum zur Peripherie bei relativ rascher Areals-

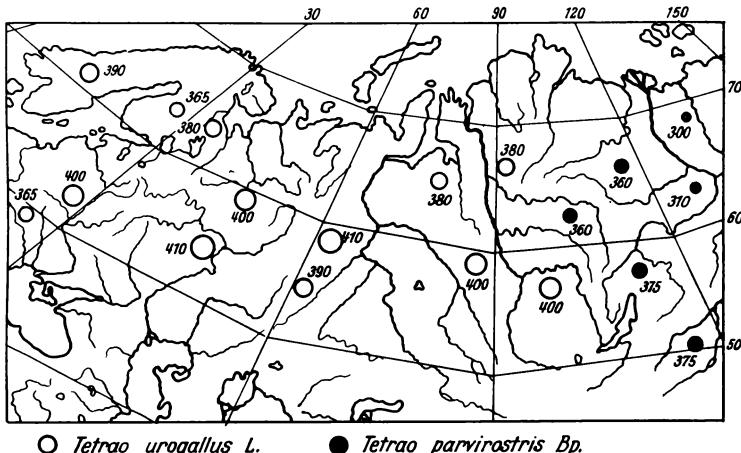


Abb. 75. Beispiel eines Falles der geographischen Variabilität, der den Klimaregeln widerspricht: Variabilität der Flügellängen bei den Auerhähnen *Tetrao urogallus* L. und *Tetrao parvirostris* Bp. in der nördlichen Paläarktis. Die Zahlen neben den Kreisen geben die mittlere Flügellänge der entsprechenden Populationen in Millimeter an; die relativen Größen werden auch durch die Größe der Kreise veranschaulicht. (Nach BUTURLIN, HARTERT, MENZBIER, STEGMANN, SUSCHKIN und anderen Quellen.)

erweiterung der Arten und Unterarten; als Hilfshypothese nimmt dabei REINIG an, daß die Körpergröße durch Zunahme der Homozygotie an der Peripherie des Ausbreitungsgebietes abnimmt. Auch diese Erklärung darf nicht übertrieben verallgemeinert werden, da auch von dieser Regel es unzählige Ausnahmen gibt. Als Beispiel ist auf Abb. 76 die geographische Größenvariabilität des Weidenammers, einer sich in westlicher Richtung ausbreitenden Art, angeführt, die der REINIGSchen Fassung der Eliminationsregel direkt widerspricht.

Sowohl für die intraspezifische Differenzierung als auch für die geographische Merkmalsgradation gelten in verschiedenen Fällen sicherlich verschiedene Erklärungen, die aber alle auf Mechanismen zurückgeführt werden können, die sich aus den bekannten Eigenschaften des Evolutionsmaterials und der Evolutionsfaktoren zwangslässig ergeben.

Weniger Material, als über die intraspezifische Differenzierung, besitzen wir über die Wege der eigentlichen Artbildung. Dieses ist verständlich, da es sich hier schon um eine größere Evolutionsetappe handelt. Es können

aber trotzdem plausible Annahmen gemacht werden, die von genetischen und cytogenetischen Tatsachen ausgehen und auch durch biogeographisch-systematische Beobachtungen gestützt werden können.

Wir haben schon am Anfang des Abschnittes III auf die Schwierigkeiten der Artabgrenzung und sogar der Prägung einer allgemeinen Artdefinition kurz aufmerksam gemacht. Zur Definition der Art müssen verschiedene Kriterien herangezogen werden; daß wichtigste und charakteristischste besteht aber darin, daß die Arten eine weitgehende biologische Isolation voneinander aufweisen müssen; dieses Isolationskriterium ist, wenn auch vielleicht nicht immer für praktisch-taxonomische Zwecke, so doch entscheidend für das tatsächliche Entstehen der Arten in freier Natur. Somit gipfelt die Frage nach dem Mechanismus der Artdifferenzierung in der Frage

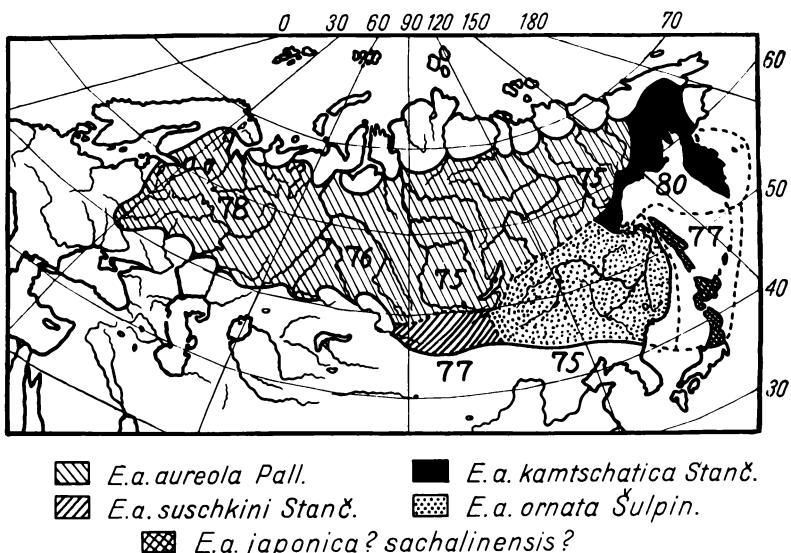


Abb. 76. Geographische Größenvariabilität bei einer sich nach Westen ausbreitenden Art: Verbreitung der Unterarten des sibirischen Weidenammers *Emberiza aureola* PALL. (der aus Westsibirien im Laufe der letzten 100 Jahre sich über Osteuropa verbreitet hat, siehe Abb. 39); die Zahlen geben die mittlere Flügelänge in Millimeter in den verschiedenen Populationen an.
(Nach STANČINSKY 1928 und MALZEV 1938.)

nach dem Entstehen, der Entwicklung und der Ausbreitung der biologischen Isolation. In Abschnitt IV, 3, sowie vorher bei der Besprechung der Mutabilität, wurde gezeigt, daß wir die genetischen Grundlagen für verschiedenste Formen der biologischen Isolation kennen; es mangelt also nicht an genetischen Erklärungsmechanismen. Schwieriger ist die Frage, welche von diesen verschiedenen Mechanismen und in welcher Form vom historischen Evolutionsvorgang bei der Artdifferenzierung tatsächlich verwendet wurden. Im großen und ganzen können zwei extreme Wege der Artdifferenzierung angenommen werden, zwischen denen es selbstverständlich verschiedenste Übergänge geben kann.

Der eine Weg der Artdifferenzierung würde darin bestehen, daß die für das Artwerden typische biologische Isolation sekundär auf der Grundlage einer vorhergehenden territorial-geographischen Isolation entsteht; das wäre also der Weg der Artdifferenzierung über die geographische Rassenbildung. Extreme geographisch isolierte Unterarten, vor allem, wenn sie außerdem

unter Einfluß eines verschiedenen Milieus (also verschiedener Selektionsabläufe) stehen, müßten im Verlauf der allgemeinen Differenzierung auch Unterschiede bezüglich der verschiedenen Faktoren der biologischen Isolation erwerben. Bei sekundären Ausbreitungen solcher weitdifferenzierten Unterarten könnten sie ineinander transgredieren bzw. gemeinsame Grenzen erreichen, ohne sich zu kreuzen und Mischpopulationen zu bilden; dadurch wäre die Hauptstufe der Artbildung erreicht. Aus der Zoogeographie sind einige Fälle bekannt, die in dieser Weise am naheliegendsten interpretiert werden können; auf Abb. 77 ist ein solches Beispiel angeführt. Es handelt sich um die Verbreitung verschiedener Unterarten („großer“ Unterarten oder sogenannter Unterartengruppen, die ihrerseits in eine Reihe verschiedener eigentlicher Unterarten zerfallen) der Kohlmeise; die zwei extremen Unterarten, *Parus major major* und *P. m. minor*, treffen sich im fernen Osten, ohne daß sie dort eine Bastardpopulation bilden. Die Zahl klarer

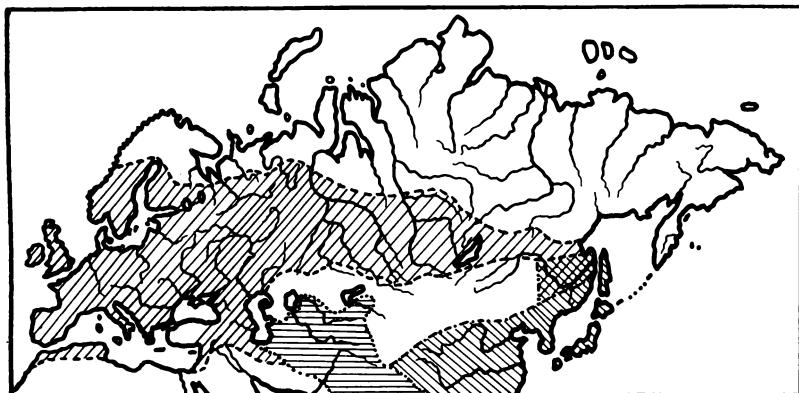


Abb. 77. Verbreitung der drei „großen“ Unterarten oder Formengruppen der Kohlmeise *Parus major* L. um die zentralasiatischen Wüsten herum. Im Amur-Gebiet treffen sich die vom Südwesten kommenden *P. m. minor* und die vom Nordwesten kommenden *P. m. major* ohne sich durch Kreuzungen zu mischen. (Nach STEGMANN 1926 und RENSCH 1929.)

Fälle dieser Art ist aus verständlichen Gründen recht gering, da wir nur durch glücklichen „historischen Zufall“ ein Transgredieren extremer geographischer Rassen beobachten können; es ist aber zu vermuten, daß in vielen Fällen ein grundsätzlich ähnlicher Weg der Artdifferenzierung, nicht mehr so klar, als solcher aus dem zoogeographischen Material erkannt werden kann.

Der andere extreme Weg der Artdifferenzierung würde in einer primären lokalen Entstehung und Ausbreitung einer der verschiedenen Formen der biologischen Isolation bestehen. In verschiedenen Fällen könnte dabei die eine oder andere Form der biologischen Isolation den Ausgangspunkt bilden. Besonders wahrscheinlich ist dieser Weg der Artdifferenzierung bei individuenreichen Arten, die in sehr viele kleine und weitgehend voneinander isolierte Unterpopulationen zerfallen. Es ist selbstverständlich sehr schwer, wenn nicht aussichtslos, derartige Fälle der beginnenden Artdifferenzierung aus dem systematisch-zoogeographischen Material herauszufinden, besonders, da die beginnende Artdifferenzierung in diesen Fällen nur von sehr geringer morpho-

logischer Differenzierung begleitet zu werden braucht; es ist schon vorgekommen, daß Arten erst auf Grund fehlgeschlagener Kreuzungsversuche und manchmal auch cytologisch festgestellten auffälligen Chromosomenunterschieden erkannt und beschrieben wurden, da sie vorher gar nicht auffielen (z. B. in der Gattung *Drosophila*, in der eine ganze Reihe von Arten als solche erst nach genetischen Laboratoriumsversuchen erkannt wurden). Es ist sehr wahrscheinlich, daß gerade die Artbildung bei den Drosophiliden zu diesem Typ gehört.

Zwischen den beiden oben erwähnten Extremen kann es selbstverständlich alle Übergänge geben. Im allgemeinen muß betont werden, daß, im Gegensatz zu den Pflanzen, bei dem Zustandekommen der genetischen Inkongruenz zwischen den Arten Genommutationen, sowie die Kreuzungsprodukte schon weitgehend differenzierter Arten bei Tieren eine relativ geringe Rolle spielen.

Abschließend kann bemerkt werden, daß die Genetik mehr als ausreichende Grundlagen für die Erklärung verschiedenster Mechanismen der intraspezifischen und interspezifischen Differenzierung liefert. Auf Schwierigkeiten stößt meistens die Entscheidung, um welche Differenzierungswege es sich in den verschiedenen einzelnen Fällen tatsächlich gehandelt hat. Diese Schwierigkeiten sind zum Teil durch die Art des Materials bedingt; wesentliche Fortschritte können aber noch durch eingehende systematisch-biogeographische und populationsdynamische Untersuchungen erreicht werden, in denen genetische Gesichtspunkte berücksichtigt werden.

2. Methoden der genetisch-evolutionistischen Forschung¹⁾.

Die Methoden und Wege der genetisch-evolutionistischen Forschung können selbstverständlich sehr mannigfaltig sein. Man kann aber zwei Hauptrichtungen unterscheiden: eine theoretische, zu der mathematische Analysen der Wirksamkeit verschiedener Evolutionsfaktoren unter bestimmten angenommenen Bedingungen und theoretische und experimentelle Prüfungen der allgemeinen Voraussetzungen einer genetisch-selektionistischen Erklärung von Evolutionsmechanismen gehören; und eine empirische, die genetische Analysen von Sippenunterschieden und ein mannigfaltiges Arbeitsgebiet, die Populationsgenetik, umfaßt.

Die Kenntnis der Wirkungsgesetze und der Grenzwerte der Wirksamkeit einzelner Evolutionsfaktoren und deren Kombinationen ist von entscheidender Bedeutung für jede Art von genetisch-evolutionistischen Überlegungen. Und diese Kenntnis wird gewonnen auf dem Wege mathematischer Analysen, für die heutzutage durch die Arbeiten von R. A. FISHER, G. F. GAUSE, J. B. S. HALDANE, G. H. HARDY, K. PEARSON, J. PHILIPPTSCHENKO, S. S. TSCHETVERIKOV, V. VOLTERRA, S. WRIGHT u. a. eine schon weit ausgebauten Grundlage geschaffen wurde. Durch solche mathematischen Analysen wird die potentielle Wirkungsfähigkeit der Evolutionsfaktoren in klarer und strenger Form aufgezeigt, obwohl sie selbstverständlich keine exakten Aussagen über die tatsächlichen Verhältnisse der in der Natur sich abspielenden Evolutionsvorgänge in konkreten Einzelfällen machen können, solange man keine numerischen Werte wenigstens für die relativen Größen des Druckes der einzelnen Evolutionsfaktoren bei den in Frage kommenden Evolutionsabläufen besitzt. Es muß gegenüber den radikalen Empirikern, die gerade unter den Biologen nicht selten sind, und oft dazu neigen, theo-

1) Für das Allgemeine vergl. den Beitrag ZIMMERMANN.

retische Arbeitsrichtungen als überflüssige mathematische Spielereien zu betrachten, ausdrücklichst betont werden, daß gerade auf diesem Gebiete ohne eine strenge und exakte Analyse der Verhältnisse, wenn auch unter künstlich angenommenen Voraussetzungen, die Evolutionsmechanismen überhaupt nicht klar gesehen und erkannt werden können; „qualitative“ Schätzungen auf den „ersten Blick“, oder auf Grund sogenannter allgemeinbiologischer „Erfahrungen“, „Bewertungen“ und „Formenkenntnissen“ können zu abwegigsten Trugschlüssen führen. Ebenso wichtig ist eine sinnvolle Verwendung der Tatsachen, Erfahrungen und Ergebnisse der experimentellen Genetik, die sich doch gerade mit der Analyse der erblichen Variabilität befaßt (die wiederum die allgemeinsten Voraussetzung für die Evolution bildet), bei den Versuchen einer Klärung der Mechanismen der Evolutionsabläufe. Nur auf diese Weise wird eine oft unbewußte Verwendung von unbegründeten, inhaltslosen und oft sogar den elementarsten genetischen Erfahrungen widersprechenden Voraussetzungen bei evolutionistischen Überlegungen vermieden.

Genetische Analysen der Unterschiede zwischen schon differenzierten systematisch-reellen Sippen haben zweierlei Bedeutung. Erstens wird auf diesem Wege geprüft, ob die Unterschiede zwischen diesen Sippen auf genetisch bekannte Faktoren zurückgeführt werden können und welcher Art diese Faktoren sind; wie wir vorhin gesehen haben, beruhen alle bisher untersuchten Sippenunterschiede bei Tieren auf Merkmalen, deren Entstehung auf aus dem Mutationsprozeß bekannte Mutationen und Kombinationen zurückgeführt werden kann. Und zweitens können kreuzungsanalytisch besonders eingehende, monographische Analysen der gesamten sippenbildenden Variabilität innerhalb einer bestimmten Tierart durchgeführt werden. Das Ziel solcher Analysen müßte in der Zerlegung der gewöhnlichen Zoogeographie der betreffenden Art in eine Genogeographie dieser Art bestehen, d. h. eine Kenntnis der genetischen Struktur, Verbreitung und Konzentration möglichst aller elementarer Merkmalsunterschiede innerhalb des Artareals anstreben. Erst solche Kenntnisse würden uns den wahren statischen Zustand der Verteilung des Evolutionsmaterials innerhalb einer Art-population zeigen; denn die gewöhnliche intraspezifische systematisch-biogeographische Gliederung weist nur auf mehr oder minder wohldefinierte Merkmalsgruppen hin, die schon ein bestimmtes Areal besetzt haben. Man wird weiterhin aus derartigen genogeographischen Untersuchungen auch Schlüsse über Zusammenhänge zwischen einzelnen Merkmalen und dem Milieu, und über die wahrscheinlichsten Wege der Bildung von Merkmalskombinationen ziehen können. Derartige Untersuchungen sind aber zeitraubend und kostspielig, und können deshalb nur an besonders geeigneten Objekten durchgeführt werden; bisher sind nur wenige Ansätze für diese Art von Analysen vorhanden (*Peromyscus*, *Lymantria*, *Epilachna*, *Harmonia*).

Schließlich besteht die Aufgabe der Populationsgenetik in der Suche, mit Hilfe verschiedenster Arbeitsmethoden und an verschiedenstem Material, nach empirischen Tatsachen und Werten, die in die allgemeinen theoretischen Überlegungen und Formeln eingesetzt werden müssen. Die konkreten Arbeitsaufgaben der Populationsgenetik sind sehr mannigfaltig und erfordern die engste Zusammenarbeit zwischen Genetikern, Ökologen, Biogeographen und Systematikern. Von größter Bedeutung wäre auch eine planmäßig organisierte Zusammenarbeit verschiedener Forschungsstätten (zoologischer Museen, biologischer Stationen, landwirtschaftlicher Versuchsstationen, jagd- und forstwissenschaftlicher Stellen und, genetischer Laboratorien). Die Hauptrichtungen der populationsgenetischen Arbeiten können folgendermaßen ganz kurz aufgezählt werden. a) Vergleichende Phänoanalysen von

Populationen, unter Berücksichtigung möglichst vieler, auch Nebensächlich erscheinender Merkmale und unter Anwendung geeigneter biometrischer Untersuchungsmethoden. b) Möglichst eingehende populationsstatistische und populationsdynamische Untersuchungen an verschiedenen Tierarten, unter besonderer Berücksichtigung von Populationswellen und von Populationen an den Verbreitungsgrenzen von Arten und Unterarten; diesen Untersuchungen müssen sowohl ökologische als auch genetisch-selektionistische Gesichtspunkte zugrundegelegt werden. c) Besonders eingehende populationsstatistisch-ökologische Untersuchungen des Polymorphismus, der Mimikry, der Schutzfärbungen und anderer auffälliger Anpassungserscheinungen. d) Genaue Analysen der Individuenverteilung, der Aktionsbereiche, Fortpflanzungsbereiche und der Isolationserscheinungen innerhalb verschiedener Populationen. e) Eingehende phänogeographische und wenn möglich genogeographische Untersuchungen innerhalb bestimmter Teile oder ganzer Verbreitungsareale von Unterarten und Arten. f) Vergleichende Untersuchungen der genetischen Zusammensetzung und Gendynamik verschiedener Populationen innerhalb einer Art.

Wir haben nur ganz kurz und allgemein die verschiedenen Wege des genetisch-evolutionistischen Forschungsgebietes gestreift. Je nach Arbeitsgebiet und persönlicher Einstellung des einzelnen Forschers können unzählige, ganz konkrete Arbeitsaufgaben formuliert werden; es müssen nur besonders sorgfältig eine klare und vernünftige Fragestellung, ein günstiges Objekt und zuverlässige Arbeitsmethoden gewählt werden. Es soll nochmals betont werden, daß neben den makroevolutionistischen Aufgaben der Tiergeographie und Systematik, von denen u. E. viele schon mehr oder weniger erschöpft sind, es eine Menge außerordentlich wichtiger mikroevolutionistischer Arbeitsaufgaben gibt, die bei entsprechender theoretischer Einstellung der Forscher ohne weiteres gelöst werden können und außerordentlich belebend und befruchtend sowohl auf die Evolutionsforschung im ganzen als auch auf die systematisch-biogeographische Arbeitsrichtung im speziellen einwirken würden; sie würden auch einen weiteren reellen Inhalt der Theoriebildung auf dem genetisch-evolutionistischen Forschungsgebiet geben und somit die Analyse der tatsächlichen Evolutionsmechanismen ganz wesentlich fördern.

Die vorhin durchgeführte, notwendigerweise sehr kurze Sichtung des genetisch-evolutionistischen Zwischengebietes führt zu dem Schluß, daß die experimentelle Genetik schon heutzutage imstande ist, alle wesentlichsten Tatsachen, Vorgänge und Vorstellungen für die Theoriebildung über den Mechanismus der Mikroevolution zu liefern; es liegen aber noch außerordentlich wenige exakte und nach genetischen Gesichtspunkten gesammelte populationsdynamische und populationsgenetische Beobachtungen in freier Natur vor. Als Hauptaufgabe für die nächste Zukunft muß daher die Schaffung einer wirklichen Zusammenarbeit zwischen Zoologen verschiedener Arbeitsrichtungen, die zu einer Vertiefung und Weiterentwicklung der Evolutionsforschung führen würde, bezeichnet werden. Die immer noch von Seiten einiger Biologen empfundene Kluft zwischen den Erklärungsbedürfnissen der Evolutionsforschung und den Tatsachen und Begriffen der experimentellen Genetik beruht, jedenfalls in bezug auf Mikroevolutionsvorgänge, lediglich auf mangelnder Kenntnis der modernen Genetik seitens der meisten Biologen anderer Arbeitsrichtungen und daher auf falscher Einschätzung der Tragweite ihrer Ergebnisse. Es ist heutzutage viel fruchtbarer, die Ergebnisse der experimen-

telten Genetik für die Evolutionsforschung möglichst erschöpfend auszunutzen, als, 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 sich für gewisse Mikroevolutionsvorgänge Erklärungslücken ergeben würden, müßte nach neuen Tatsachen und Mechanismen der Variabilität, dann aber mit strengen und exakten Methoden, gesucht werden.

Wir haben uns gar nicht mit den speziellen Problemen der Makroevolution befaßt, die anderen Kapiteln¹⁾ dieses Buches vorbehalten bleiben. Wir sehen keine grundsätzlichen Bedenken, zumindest für viele einzelne Probleme, die Mechanismen der Mikroevolution zur Erklärung der Makroevolution und deren Spezialerscheinungen (höhere systematische Kategorien, generelle Anpassungerscheinungen, spezielle Organogenesen, spezielle phylogenetische Probleme) heranzuziehen; inwiefern sich dabei Erklärungslücken ergeben würden, muß erst durch eine sorgfältige Analyse der Verhältnisse geklärt werden, wobei aber dieselben allgemeinen methodischen Grundsätze gelten, die bezüglich der Mikroevolutionsforschung im vorigen Absatz erwähnt wurden.

Schrifttum.

- ALLEE, W. C. (1931): Animal aggregations. Chicago.
- ALPATOV, W. W. (1929): Biometrical studies on variation and races in the Hive-bee. Quart. Rev. Biol. 4, 1.
- (1930—38): Contributions to the study of variation in the honeybee. I—VI. Opytn. Passeka 1930, Nr. 7—8; Učen. Zap. Mosk. Univ. 1934, Nr. 2; Zool. Žurn. 14, 664 (1935); Bull. Soc. Nat. Moscou 44, 284 (1935); Zool. Žurn. 17, 241 und 473 (1938).
 - (1932): Egg production in *Drosophila melanogaster*. J. Exp. Zool. 63, 85.
 - (1933): The density of population as an ecological factor. Usp. Sovrem. Biol. 3, 229.
- ALTSCHELLER, V. E., BORISSENKO, E. I., and POLIAKOV A. N. (1935): Homo- and heterozygosity as factors of viability and productivity. Biol. Žurn. 4, 535.
- ANDERSON, E. (1936): The species problem in Iris. Ann. Missouri Bot. Garden 23, 457.
- ASTAUROV, B. L. (1929): Studien über die erbliche Veränderung der Halteren bei *Drosophila melanogaster* SCHIN. Arch. Entw.mech. Org. 115, 424.
- (1930): Analyse der erblichen Störungsfälle der bilateralen Symmetrie im Zusammenhang mit der selbständigen Variabilität ähnlicher Strukturen. Z. ind. Abst. Vererb. 55, 183.
- BALDI, E., und PIROCCHI, L. (1939): Genetische Ausblicke in der Limnologie. Arch. Hydrobiol. 36, 126.
- BALKASCHINA, E. I. (1929): Ein Fall der Erbhomöosis (die Genovariation „aristopedia“) bei *Drosophila melanogaster*. Arch. Entw.mech. Org. 115, 448.
- BALKASCHINA, E., und ROMASCHOFF, D. (1935): Genetische Struktur der *Drosophila*-Populationen. I. Swenigoroder Populationen von *Dros. phalerata*, *transversa* und *vibrissina*. Biol. Žurn. 4, 81.
- BARTLETT, M. S., and HALDANE, J. B. S. (1935): The theory of inbreeding with forced heterozygosis. J. Genet. 31, 327.
- BAUER, H. (1931): Die Chromosomen von *Tipula paludosa* MEIG., in Eibildung und Spermatogenese. Z. Zellforschg. mikr. Anat. 14, 138.
- (1935a): Die Speicheldrüsenchromosomen der Chironomiden. Naturwiss. 23, 475.
 - (1935b): Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus Thummi* KIEFER. (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren. I.) Z. Zellforschg. mikr. Anat. 23, 280.
 - (1936a): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen. (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren. II.) Zool. Jahrb. (Physiol.) 56, 239.
 - (1936b): Eine für *Drosophila* neue Form des Y-Chromosoms bei *Drosophila repleta*. Naturwiss. 24, 540.
 - (1937): Cytogenetik. Fortschr. d. Zool. N. F. 1, 521 und 2, 547.
 - (1938): Cytogenetik (einschließlich Chromosomenforschung). Fortschr. d. Zool. N. F. 3, 434.
 - (1939): Die Chromosomenmutationen. Z. ind. Abst. Vererb. 76, 309.
 - (1939): Röntgenauslösung von Chromosomenmutationen bei *Drosophila melanogaster*. I. Chromosoma 1, 343.

1) Vergl. Beitrag HEBERER.

- BAUER, H. (1941): Chromosomenforschung (Karyologie und Cytogenetik). *Fortschr. d. Zool.* N. F. **5**, 279.
- DEMEREĆ, M., and KAUFMANN, B. P. (1938): X-ray induced chromosomal alterations in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **23**, 610.
 - and DOBZHANSKY, TH. (1937): A comparison of gene arrangement in *Drosophila azteca* and *Drosophila athabasca*. (Abstr.) *Genetics* **22**, 185.
 - BAUR, E. (1925): Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **37**, 107.
 - BEADLE, G. W. (1935): Crossing-over near the spindle attachment of the X-chromosomes in attached X triploids of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **20**, 179.
 - BELANOVSKY, J. (1936): Gesetzmäßigkeiten der Massenvermehrung der Schädlinge in Zusammenhang mit meteorologischen Faktoren. *Zool. Žurn.* **15**, 187.
 - BERG, L. (1916): Die Süßwasserfische Rußlands. Moskau.
 - (1922): Nomogenesis. Moskau. Engl. Übersetzung. London 1926.
 - (1936): Über die Periodizität in der Vermehrung und der Verbreitung der Fische. *Festschrift V. I. VERNADSKY*, Akad. d. Wissensch., Moskau.
 - BERG, R. L. (1937): Relative frequency of mutations in different chromosomes of *Drosophila melanogaster*. I. Lethal mutations. II. Sterility mutations. *Genetics* **22**, 225, 241.
 - (1937): The relative rôles of stabilization and redifferentiation of the gene in the evolution of the hereditary substance. *Genetics* **22**, 402.
 - (1938): Sterility mutations in *Drosophila*. *Trav. Soc. Nat. Leningrad* **67**, 96.
 - (1939): Zur Frage über die Evolution des Vererbungssubstrates. Dissertation Universität Leningrad.
 - BERG, R., BRISSENDEN, E., ALEKSANDRIJSKAJA, W., und GALKOVSKAJA, K. (1941): Genetic analysis of two wild populations of *Drosophila melanogaster*. *Žurn. Obščej Biologii* **2**, 143.
 - BLAKESLEE, A. (1932): The species problem in *Datura*. *Proc. 6th Int. Congr. Genet.* **1**, 104.
 - BOBRINSKY, N. A. (1927): Zoogeographie und Evolution. Moskau.
 - BODENHEIMER, F. S. (1938): Problems of animal ecology. London.
 - BORISSENKO, E., ALTSCHULER, W., und POLIAKOV, A. (1935): Genetische Analyse der Heterosis. *Biol. Žurn.* **4**, 643.
 - BREIDER, H. (1936): Eine Erbanalyse von Artmerkmalen geographisch vikariierender Arten der Gattung *Limia*. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **71**, 441.
 - BRIDGES, C. B. (1916): Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics* **1**, 1 and 107.
 - (1923): Aberrations in chromosomal materials. *Eugen., Genet. and the Fam.* **1**, 76.
 - (1932): The genetics of sex in *Drosophila*. *Sex and Internal Secretion*, London.
 - (1935): Salivary chromosome maps. *Journ. Hered.* **26**, 60.
 - BRIERLEY, J. (1938): An investigation of the selective value of certain genes and their combinations in *Drosophila*. *Biol. Bull.* **75**, 475.
 - BRUJEVIĆ, S. W. (1939): Distribution and dynamics of living matter in the Caspian sea. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **25**.
 - BUTURLIN, S. A., und DEMENTJEV, G. P. (1934—37): Volles Bestimmungsbuch der Vögel Rußlands. Moskau.
 - BUXTON, P. A. (1938): The formation of species among insects in Samoa and other oceanic islands. *Proc. Linn. Soc. London* **150**, 264.
 - BUZZATI-TRAVERSO, A. (1938): Una popolazione di *Drosophila ananassae* quale esempio di variabilità cromosomica intraspecifica. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim.* **13**, 740.
 - JUCCI, C., e TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. (1938): Genetica di popolazioni. *Ric. Scient. Ser. II, Anno IX*, **1**, Nr. 11—12.
 - CAROTHERS, E. (1931): The maturation divisions and segregation of homologous chromosomes as found in two genera in Acrididae (Orthoptera). *Biol. Bull.* **61**, 324.
 - CARPENTER, G. D. H. (1933): Mimicry. London.
 - (1936): The facts of mimicry still require Natural selection for their explanation. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B. **121**, 65.
 - (1937): Mimicry and its genetic aspects. London.
 - CARPENTER, G. D. H., and FORD, E. B. (1933): Mimicry. London.
 - CARROL, M. (1920): An extra dyad and an extra tetrad in the spermatogenesis of *Camnula pellucida*. *J. of Morphol.* **34**, 375.
 - CHARUSIN, O. A. (1929): Versuche zur Bestimmung der natürlichen Gattungsgrenzen. *Zool. Žurn.* **9**, 85.
 - CHERUVIMOV, O. S. (1928): Analyse einer Population in bezug auf ein geschlechtsgebundenes Merkmal. *Žurn. Eksper. Biol.* **4**, 181.
 - CHINO, M. (1930): Detection of recessive mutant genes from wild *Drosophila virilis*. *Jap. J. Genet.* **6**, 176.
 - (1936—37): The genetics of *Drosophila virilis*. *Jap. J. Genet.* **12—13**, 189, 257, 100.
 - and KIKKAWA, H. (1935): The genetical differences between *Drosophila virilis* and *Drosophila melanogaster*. *Rep. Sci. Soc. Japan* **10**, 724.

- CHOLODKOWSKY, N. (1910): Über biologische Arten. Bull. Acad. Imper. St. Petersburg (Ser. 6) **4**, 751.
- CRAMPTON, H. E. (1916—32): Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus *Partula*. I. and II. Carn. Inst. Wash. Publ. Nr. **228**, and **410**.
- CREW, F. A. E., and KOLLER, P. C. (1936): Genetical and cytological studies of the intergeneric hybrid of *Cairina moschata* and *Anas platyrhynchos*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh **56**, 210.
- CROW, J. F. (1941): Studies in *Drosophila* speciation. I. The *Drosophila mulleri* group. Genetics **26**, 146.
- CUÉNOT, L. (1936): L'espèce. Paris.
- DARLINGTON, C. D. (1937): Recent advances in cytology. London.
- (1939): The genetical and mechanical properties of the sex chromosomes. V. Cimex and the Heteroptera. J. of Genetics **39**, 101.
- DARWIN, CH. (1859): The origin of species. London.
- DEMENTIEV, G. P. (1936): „Zur Frage der Grenzen der systematischen Kategorien, Art und Unterart.“ Zool. Zurn. **15**, 82.
- (1937): Analyse der Hauptelemente der Vogelfauna der Ostpaläarktik. Gedenkband M. A. MENZBIER, Moskau, Akad. d. Wissenschaft.
- (1938): Sur la distribution géographique de certains oiseaux. Proc. 8th Int. Congr. Ornith. **243**.
- DEMEREK, M. (1935): Rôle of genes in evolution. Amer. Nat. **69**, 125.
- (1937): Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster*. Genetics **22**, 469.
- (1939): Chromosome structure as viewed by a geneticist. Amer. Nat. **73**, 331.
- DICE, L. R. (1931): The occurrence of two subspecies of the same species in the same area. J. Mammalogy **12**, 210.
- (1933): Fertility relationships between some of the species and subspecies of mice in the genus *Peromyscus*. J. Mammalogy **14**.
- (1934—35): Studies of ecology and genetics of North-American mammals. Carn. Inst. Wash. Yearbook **33**, 268 and **34**, 278.
- (1937): Variation in the wood-mouse. Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan, No. **352**, 1.
- (1940): Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*. Amer. Nat. **74**, 212.
- and BLOSSOM, P. M. (1937): Studies of mammalian ecology. Carn. Inst. Wash. Publ. No. **485**.
- DIEDERICH, G. W. (1941): Non-random mating between yellow-white and wild type *Drosophila melanogaster*. Genetics **26**, 148.
- DRVER, C. (1929): Fossil records of mendelian mutants. Nature **124**, 183.
- (1936): The problem of closely related species and the distribution of their populations. Proc. Roy. Soc. Lond., B. **121**, 62.
- (1938): The distribution of natural populations. Proc. Zool. Soc. London, Ser. C **108**, 61.
- (1939): Aspects of the study of variation in snails. J. Conchyl. **21**, 91.
- (1940): The problem of closely related species living in the same area. The New Systematics, Oxford.
- DJAKONOV, D. M. (1925): Experimental and biometrical investigations on dimorphic variability of *Forficula*. J. Genet. **15**, 201.
- DOBZHANSKY, TH. (1924): Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis*. Biol. Zentralbl. **44**, 401.
- (1924): Über geographische und individuelle Variabilität von *Adalia bipunctata*. Russk. Entomol. Obozr. **18**.
- (1927): Die geographische Variabilität von *Coccinella 7-punctata*. Biol. Zentralbl. **47**, 556.
- (1927): Studies on the mainfeld effects of certain genes in *Drosophila*. Z. ind. Abst. Vererb. **43**, 330.
- (1933): Rôle of the autosomes in the *Drosophila pseudoobscura* hybrids. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA.) **13**, 950.
- (1933): Geographical variation in Lady-beetles. Amer. Nat. **67**, 97.
- (1933): On the sterility of the interracial hybrids in *Drosophila pseudo-obscura*. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA.) **19**, 397.
- (1935): Fecundity in *Drosophila pseudoobscura* at different temperatures. J. exp. Zool. **71**, 449.
- (1935): A critique of the species concept in biology. Philosophy of Science **2**, 344.
- (1935): *Drosophila miranda*, a new species. Genetics **20**, 377.
- (1937): Genetic nature of species differences. Amer. Nat. **71**, 404.
- (1937): Genetics and the origin of species. New York.
- (1937): Further data on *Drosophila miranda* and its hybrids with *Drosophila pseudoobscura*. J. Genet. **34**, 135.
- (1938): The raw materials of evolution. Sci. Monthly **46**, 445.
- (1938): Genetic structure of natural populations. Carn. Inst. Wash. Year Book **37**, 323.

- DOBZHANSKY, TH. (1939): Studies on the genetic structure of natural populations. Carn. Inst. Wash. Year Book **38**, 287.
- (1939): Genetics of natural populations. IV. Mexican and Guatemalan populations of *Drosophila pseudo-obscura*. Genetics **24**, 391.
 - (1939): Fatti e problemi della condizione „sex-ratio“ in *Drosophila*. Sci. Genet. **1**, 67.
 - (1939): Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena.
 - (1939): Experimental studies on genetics of free-living populations of *Drosophila*. Biol. Rev. Cambridge **14**, 339.
 - (1939): Microgeographic variation in *Drosophila pseudoobscura*. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA) **25**, 311.
 - (1940): Speciation as a stage in evolutionary divergence. Amer. Nat. **74**, 312.
 - and KOLLER, P. C. (1938): An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*. Biol. Zentralbl. **58**, 589.
 - and QUEAL, M. L. (1938): Genetics of natural populations. I. Chromosome variations in populations of *Drosophila pseudo-obscura* inhabiting mountain ranges. Genetics **23**, 239.
 - (1938): Genetics of natural populations. II. Genic variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. Genetics **23**, 463.
 - and SOCOLOV, D. (1939): Structure and variation of the chromosomes in *Drosophila azteca*. J. Hered. **30**, 3.
 - and STURTEVANT, A. H. (1938): Inversions in the chromosomes of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics **23**, 28.
 - and TAN, C. C. (1936): Studies on hybrid sterility III. A comparison of the gene arrangement in two species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. Z. ind. Abst. Vererbl. **72**, 88.
 - and WRIGHT, S. (1941): Genetics of natural populations. V. Relations between mutation rate and accumulation of lethals in populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics **26**, 23.
- DONALD, H. P. (1936): On the genetical constitution of *Drosophila pseudoobscura*, Race A. J. Genet. **33**, 103.
- DUBININ, N. P. (1931): Genetico-automatical processes and their bearing on the mechanism of organic evolution. Žurn. Eksper. Biol. **7**, 463.
- (1936): Experimental alteration of the number of chromosome pairs in *Drosophila*. Biol. Žurn. **5**, 833.
 - and collaborators (1934): Experimental study of the ecogenotypes of *Drosophila melanogaster*, I and II. Biol. Žurn. **3**, 166, 207.
 - (1936): Genetic constitution and gene-dynamics of wild populations of *Drosophila melanogaster*. Biol. Žurn. **5**, 939.
 - (1937): The aberrative polymorphism in *Drosophila melanogaster (fasciata)*. Biol. Žurn. **6**, 311.
 - und ROMASCHOFF, D. D. (1932): Die genetische Struktur der Art und ihre Evolution. Biol. Žurn. **1**, 51.
 - und SCHASKOLSKY, D. W. (1935): Die Rolle des Genbestandes der Geschlechtschromosomen in der Struktur der Population. Trudy Gos. Univ. Charkov.
 - SOKOLOV, N. N., and TINIakov, G. G. (1937): Intraspecific chromosome variability. Biol. Žurn. **6**, 1007.
- DUBOVSKY, N. (1935): On the question of the comparative mutability of stocks of *Drosophila* of different origin. C. R. Acad. Sci. USSR. **4**, Nr. 1—2.
- DUNN, L. C. (1921): Unit character variation in Rodents. J. Mammal. **2**, 125.
- EAST, E. M. (1936): Heterosis. Genetics **21**, 375.
- (1936): Genetic aspects of certain problems of evolution. Amer. Nat. **70**, 143.
- ELLER, K. (1939): Versuch einer historischen und geographischen Analyse zur Rassen- und Artbildung. Z. ind. Abst. Vererbl. **77**, 135.
- ELTON, C. S. (1924): Periodic fluctuations in the numbers of animals, their causes and effects. Brit. J. exp. Biol. **2**, 119.
- (1930): Animal ecology and evolution. Oxford.
 - (1937): The ecology of animals. London.
- EVOLUTION (1938): Essays on aspects of evolutionary biology. Oxford.
- FANKHAUSER, G. (1938): Triploidy in the newt, *Triturus viridescens*. Proc. Amer. Philos. Soc. **79**, 715.
- (1939): Polyploidy in the salamander, *Eurycea bislineata*. J. Hered. **30**, 379.
- FEDERLEY, H. (1915—16): Chromosomenstudien an Mischlingen. I.—III. Öfr. Finska Veten. Soc. Förhandl. **57**, Nr. 26 und 30, **58**, Nr. 12.
- (1925): Gibt es eine konstant-intermediäre Vererbung? Z. ind. Abst. Vererbl. **37**, 361.
 - (1928): Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen. Verh. 5. Intern. Kongr. Vererbl. **1**, 194.
 - (1929): Subtelate Chromosomenkombinationen. Trudy Sjezda Genetiki Leningrad **2**, 509.
 - (1930): Weshalb lehnt die Genetik die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften ab? Z. ind. Abst. Vererbl. **54**, 20.

- FEDERLEY, H. (1931): Chromosomenanalyse der reziproken Bastarde zwischen *Pygaera pigra* und *P. curtula* sowie ihrer Rückkreuzungsbastarde. *Z. Zellf. mikr. Anat.* **12**, 772.
 — (1932): Die Bedeutung der Kreuzung für die Evolution. *Jenaer Z. Naturw.* **67**, 364.
 — (1938): Chromosomenzahlen finnländischer Lepidopteren. I. Rhopalocera. *Hereditas* **24**, 397.
- FISHER, R. A. (1930): The genetical theory of natural selection. Oxford.
 — (1930c): The distribution of gene ratios for rare mutations. *Proc. roy. Soc. Edinb.* **50**, 204.
 — (1931): The evolution of dominance. *Biol. Rev. Cambridge* **6**, 345.
 — (1932): The evolutionary modification of genetic phenomena. *Proc. 6th Intern. Congr. Genet.* **1**, 165—
 — (1936): The measurement of selective intensity. *Proc. Roy. Soc. Lond., B.* **121**, 58.
 — (1936): Statistical methods for research workers. Edinburgh.
 — (1937): The wave of advantageous genes. *Annals Eugen.* **7**, 355.
 — (1937): The relation between variability and abundance. *Proc. Roy. Soc. (B)* **122**, I.
 — (1939): Stage of development as a factor influencing the variance in the number of offspring, frequency of mutants, and related quantities. *Ann. Eugen.* **9**, 406.
 — and FORD, E. B. (1928): The variability of species in the Lepidoptera. *Trans. ent. Soc. Amer.* **36**, 367.
- FORD, E. B. (1937): Mendelism and evolution. London.
 — (1937): Problems of heredity in the Lepidoptera. *Biol. Rev. Cambridge* **12**, 461.
 — (1938): Population size and species formation. *Proc. Zool. Soc. London, C* **108**.
 — (1940): Polymorphism and taxonomy. The New Systematics. Oxford.
- FORD, H. D., and FORD, E. B. (1930): Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia*. *Trans. Ent. Soc. Lond.* **78**, 345.
- FORMOSOV, A. N. (1932): Formel für eine quantitative Aufnahme der Säugetiere nach Fährten. *Zool. Žurn.* **11**, 66.
 — (1934): On competition between species. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **3**, 197.
 — (1935): Schwankungen der Individuenzahlen jagdbarer Tiere. Leningrad.
 — (1936): Wanderungen des gemeinen Eichhörnchens in Rußland. *Tr. Inst. Zool. Acad. Sci. USSR.* **3**, 97.
 — (1938): Zur Frage nach dem Aussterben von Steppennagern während des Spätquartär und der geschichtlichen Zeit. *Zool. Žurn.* **17**, 260.
- FRANZ, H. (1939): Grundsätzliches über tiersozialistische Aufnahmemethoden. *Biol. Rev. Cambridge* **14**.
- FROLOVA, S. L. (1932): Polyploidie und ihre Rolle in der Evolution. *Zool. Žurn.* **11**, 190.
 — (1936): Several spontaneous chromosome aberrations in *Drosophila*. *Nature* **138**, 204.
 — and ASTAUROV, B. L. (1929): Die Chromosomengarnitur als systematisches Merkmal. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.* **10**, 201.
- GAGARIN, V. G. (1933): Experimentelle Untersuchung der genetisch-automatischen Prozesse. *Biol. Žurn.* **2**, 451.
- GAUSE, G. F. (1932): Ecology of populations. *Quart. Rev. Biol.* **1**, 27.
 — (1934): The struggle for existence. Baltimore.
 — (1936): Über einige Grundprobleme der Biocoönologie. *Zool. Žurn.* **15**, 363.
 — (1937): Genetik und Ökologie in der Theorie der natürlichen Auslese. *Usp. Sovrem. Biol.* **6**, 186.
 — (1939): Natural selection in animals. *Zool. Žurn.* **18**, 557.
- GERSHENSON, S. M. (1934): Mutant genes in a wild population of *Drosophila obecura*. *Amer. Nat.* **68**, 569.
 — (1936): Rekapitulation der Merkmale und Genetik. *Usp. Sovrem. Biol.* **5**, 1065.
 — (1941): Additional data concerning the mating system in wild populations of *Cricetus cricetus* L. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **31**, Nr. 2.
 — and POLEVOI, V. V. (1940): Inheritance of black coat colour in *Cricetus cricetus* L. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **29**, Nr. 8—9.
 — (1941): The mating system in wild populations of *Cricetus cricetus* L. *C. R. Acad. Sci. USSR* **30**, Nr. 1.
- 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—33): Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. II—VII. *Roux' Arch. Entw.mech.* **116**, 136; **126**, 277, 591, 674; **130**, 266, 562.
 — (1933): Certain aspects of evolution. *Science* **78**, 539.
 — (1934): *Lymantria*. *Bibliographica Genetica* **11**, 1.
 — (1935): Geographische Variation und Artbildung. *Naturwissenschaft.* **23**, 169.
- GONZALEZ, B. M. (1923): Experimental studies on the duration of life. VIII. The influence upon duration of life of certain genes of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.* **57**, 289.
- GORDON, C. (1935): An analysis of two wild *Drosophila* populations. *Amer. Nat.* **69**, 381.
 — (1936): The frequency of heterozygosis in free-living populations. *J. Genet.* **33**, 25.

- GORDON, C. (1939): A method for the direct study of natural selection. *Brit. J. exper. Biol.* **16**, 278.
- SPURWAY, H., and STREET, P. A. R. (1939): An analysis of three wild populations of *Drosophila subobscura*. *J. Genet.* **38**, 37.
- GORDON, S. (1936): The fulmar petrel. *Nature* **137**, 173.
- GOTTSCHEWSKI, G. (1939): Neuere genetische Untersuchungen an *Drosophila* in ihrer Bedeutung für das Abstammungsproblem. *Naturwissenschaften* **27**, 585.
- (1940): Eine Analyse bestimmter *Drosophila pseudoobscura*-Rassen- und Artkreuzungen. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **78**, 338.
- GREEN, C. V. (1938): Homologous and analogous morphological mutations in rodents. *Biol. Rev. Cambridge* **13**.
- GRIFFEN, A. B. (1941): Studies in *Drosophila* speciation. II. The *Drosophila melanica* group. *Genetics* **26**, 154.
- GROSS, F. (1932): Untersuchungen über Polyploidie und Variabilität bei *Artemia salina*. *Naturwiss.* **20**, 962.
- HALDANE, J. B. S. (1922): Sex-ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *J. Genet.* **12**, 101.
- (1924—34): A mathematical theory of natural and artificial selection. I.—X. *Proc. Cambr. Philos. Soc.* **23**, **26**, **27**, **28**; *Genetics* **19**.
- (1932): The causes of evolution. London.
- (1932): Can evolution be explained in terms of known genetical facts? *Proc. 6th Int. Congr. Genet.* **1**, 185.
- (1932): The time of action of genes and its bearing on some evolutionary problems. *Amer. Nat.* **66**, 5.
- (1936): Primary and secondary effects of natural selection. *Proc. Roy. Soc. Lond., B* **121**, 67.
- (1937): The effect of variation on fitness. *Amer. Nat.* **71**, 337.
- (1938): The nature of interspecific differences. *Evolution*, Oxford.
- (1938): Indirect evidence for the mating system in natural populations. *J. Genet.* **36**, 213.
- (1939): The theory of the evolution of dominance. *J. Genet.* **37**.
- (1939): The equilibrium between mutation and random extinction. *Ann. Eugen.* **9**, 400.
- HAMMOND, E. C. (1938—39): Biological effects of population density in lower organisms. *Quart. Rev. Biol.* **13**, 421 and **14**, 39.
- HARDY, G. H. (1908): Mendelian proportions in a mixed population. *Science* **28**, 49.
- HARLAND, S. C. (1936): The genetical conceptions of the species. *Biol. Rev. Cambridge* **11**, 81.
- and ATTECK, O. M. (1933): Breeding experiments with biological races of *Trichogramma minutum* in the West Indies. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **64**, 54.
- HEINCKE, F. (1898): Die Naturgeschichte des Herings. *Abh. D. Seefischer-Ver.* **2**, 1.
- HEITZ, E., und BAUER, H. (1933): Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus* L. (Cytologische Untersuchungen an Dipteren I.). *Z. Zellforschg. mikr. Anat.* **17**, 67.
- L'HÉRITIER, Ph. (1932): Comparaison de cinq lignées de *Drosophila*, type sauvage, au point de vue de leur survie en présence d'une nourriture毒ique. *C. R. Soc. Biol.* **111**, 982.
- (1934): Génétique et évolution. Paris.
- et TESSIER, G. (1933): Etude d'une population de *Drosophila* en équilibre. *C. R. Acad. Sci. Paris* **197**, 1765.
- (1934): Une expérience de Sélection naturelle. Courbe d'élimination du gène „Bar“ dans une population de *Drosophila* en équilibre. *C. R. Soc. Biol.* **117**, 1049.
- (1935): Recherches sur la concurrence vitale. Etude de populations mixtes de *Drosophila melanogaster* et de *Drosophila funebris*. *C. R. Soc. Biol.* **118**, 1396.
- (1936): Contribution à l'étude de la concurrence larvaire chez les *Drosophilas*. *C. R. Soc. Biol.* **122**, 264.
- (1937): Elimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophila*. *C. R. Soc. Biol.* **124**, 881.
- HEWITT, C. G. (1921): The conservation of the wild life of Canada. New York.
- HOGBEN, L. (1940): Problems of the origin of species. The New Systematics, Oxford.
- HORTON, J. H. (1939): A comparison of the salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Genetics* **24**.
- HUGHES, R. D. (1939): The chromosomes in the hybrid between *Drosophila virilis* *virilis* and *Drosophila virilis* *americana*. *Genetics* **24**, 99.
- HUXLEY, J. S. (1927): Discontinuous variation and heterogony in forficula. *J. Genet.* **17**, 309.
- (1932): Problems of relative growth. London.
- (1936): Natural selection and evolutionary progress. *Rep. Brit. Ass. Adv. Sci.* **1936**, 81.
- (1938): DARWIN'S theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent research. *Amer. Naturalist* **72**, 416.
- (1939): Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdr. t. d. Dierk.* **27**, 491.
- (1939): Ecology and taxonomic differentiation. *J. Ecol.* **27**, 408.
- (1939): Notes on the percentage of bridled guillemots. *Brit. Birds* **33**, 174.

- HUXLEY, J. S. (1939): Evolution: the modern synthesis. London.
 — (1940): Towards the new systematics. The New Systematics, Oxford.
- IVES, P. T. (1941): Genetic analysis of natural populations of American *Drosophila melanogaster*. Genetics 26, 156.
- JACKSON, C. H. N. (1939): The analysis of an animal population. J. anim. Ecol. 8.
- JOHANNSEN, W. (1903): Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena.
- JOHNSON, B., (1927): Preliminary experimental studies on mice. Journ. Mammal. 3.
- JOHNSON, M. (1926): Activity and distribution of certain wild mice. J. Mammal. 7.
- KALABUCHOV, N. (1933): Beringungsversuche an Zieseln. Učen. Zap. Mosk. Univ., Moskau.
 — (1933): Die Beringung der Ziesel zur Untersuchung ihrer Lebensdauer. Učen. Zap. Mosk. Univ., Moskau.
- (1935): On the causes of fluctuations in the numbers of mouse-like rodents. Zool. Žurn. 14, 209.
- (1937): Grundgesetzmäßigkeiten der Populationsdynamik der Säuger und Vögel. Usp. Sovrem. Biol. 7, 505.
- (1940): Physiologische Unterschiede nahe verwandter Tierformen. Usp. Sovrem. Biol. 13, 403.
- and OBOLENSKY, S. (1933): Mass appearance of mice. Sborn. VIZR. 5.
- und RAJEVSKY, V. (1933): Untersuchung der Wanderungen der Ziesel mit Hilfe der Beringungsmethode. Trud. Zašč. Rasten. 1933.
- (1935): Dynamics of numbers of rodents in North-Caucasus. Sbornik po Borb. s Grysun. v Step. Predkavk., Rostov a. D.
- KALELA, O. (1940): Über die Einwanderung und Verbreitung des Iltis in Finnland. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A 54, Nr. 6.
- (1941): Über die Lemmingjahre 1937—38 in Finnisch-Lappland. Ann. Zool. Soc. Zool.-Botan. Fenn. Vanamo 8, Nr. 5.
- KAMTSCHILOV, M. M. (1935): Über phänotypische Variabilität in Biotypen und in Populationen. Biol. Žurn. 4, 385.
- (1935): Selektion unter verschiedenen Bedingungen der Merkmalsmanifestierung. Biol. Žurn. 4, 1005.
- (1939): Selection as a factor altering the dependence of characters on variation in environmental conditions. C. R. Acad. Sci. USSR. 23, 362.
- KARPECHENKO, G. D. (1935): Theory of remote hybridization. Selchosgis, Moskau.
- KARZINKIN, G. S. (1927): Versuch einer praktischen Begründung des Biocönose-Begriffes. I. und II. Zool. Žurn. 7, Nr. 1 und 2.
- KASHKAROV, D. (1933): Grundzüge der Synökologie. Moskau.
- (1938): Die gegenwärtigen Aufgaben der Biocönose-Forschung. Zool. Žurn. 17, 31.
- (1938): Grundzüge der Ökologie der Tiere. Moskau.
- (1939): Is evolution adaptative and what are specific characters? Zool. Žurn. 18, 612.
- KAUFMANN, B. P. (1940): The nature of hybrid sterility — abnormal development in eggs of hybrids between *Drosophila miranda* and *Drosophila pseudoobscura*. J. of Morph. 66, 197.
- KERKIS, J. (1933): Development of gonads in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. J. exp. Zool. 66, 477.
- (1934): Development of the sexual glands in inter-racial hybrids of *Drosophila pseudoobscura*. C. R. Acad. Sci. USSR. 3, 640.
- (1937): The causes of imperfect conjugation of chromosomes in hybrids of *Drosophila simulans* and *melanogaster*. Bull. Acad. Sci. USSR. Sect. Biol. 2, 459.
- (1938): Study of the frequency of lethal and detrimental mutations in *Drosophila*. Bull. Acad. Sci. USSR. Ser. Biol. 1, 75.
- KIKKAWA, H. (1938): Studies on the genetics and cytology of *Drosophila ananassae*. Genetica 20, 458.
- KINSEY, A. C. (1937): Supra-specific variation in nature and in classification from the viewpoint of Zoology. Amer. Nat. 71, 206.
- (1937): An evolutionary analysis of insular and continental species. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA) 23, 5.
- KIRIKOV, S. V. (1934): Sur la distribution du hamster noir et ses relations avec la forme normale de *Cricetus cricetus*. Zool. Žurn. 13, 361.
- KIRPITCHNIKOV, V. S. (1933): Zur Frage über die Rassenbildung bei Fischen. Biol. Žurn. 2, 609.
- (1935): The rôle of non-hereditary variability in the process of natural selection (a hypothesis of indirect selection). Biol. Žurn. 4, 775.
- (1938): Hybridization of fishes and the problem of heterosis. Bull. Acad. Sci. USSR., Ser. Biol. 4, 957.
- KLEINSCHMIDT, O. (1926): Die Formenkreislehre. Halle.
- KLINGSTEDT, H. (1939): Taxonomic and cytological studies on grasshopper hybrids. I. Journ. Genet. 37, 389.
- KÖHLER, W. (1940): Zur Frage der Rassen- und Artbildung bei Schmetterlingen. Sitzber. Ges. Morph. Physiol. München 49, 1.

- KOLLER, P. Ch. (1936): Structural hybridity in *Drosophila pseudoobscura*. J. Genet. **32**, 79.
 — (1939): Genetics of natural populations. III. Gene arrangements in populations of *Drosophila pseudoobscura* from contiguous localities. Genetics **24**, 22.
 — (1939): A new race of *Drosophila miranda*. J. Genet. **38**.
- KOLTZOFF, N. K. (1933): Das Problem der progressiven Evolution. Biol. Žurn. **2**, 475.
- KOROTNEFF, A. (1905—12): Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Expedition nach dem Baikalsee. Kiew und Berlin.
- KORŽINSKY, S. I. (1898): Heterogenesis und Evolution. Bull. Acad. Imper. Sci. Petersbourg **8**, 9.
- KOSMINSKY, P. A. (1935): Untersuchungen über Intersexualität bei *Limantria dispar*. IV. Allgemeine Schlüssefolgerungen. Zool. Žurn. **14**, 621.
 — und Mitarbeiter (1932—1938): Materialien zur Genetik des Seidenspinners *Bombyx mori*. I.—XIX. Zool. Žurn. **11**, **12**, **13**, **14**; Biol. Žurn. **7**.
- KOZHANTCHIKOV, J. W. (1937): Experimentell-ökologische Forschungsmethoden in der Entomologie. Leningrad.
- (1938): Geographische Verbreitung und physiologische Charaktere von *Pyrausta nubilalis*. Zool. Žurn. **17**, 246.
- KOZHEVNIKOV, B. (1936): Experimentally produced karyotypical isolation. Biol. Žurn. **5**, 727.
- KRAJEVOJ, S. J. (1939): On natural selection in populations. C. R. Acad. Sci. USSR. **24**.
- KRAMER, G., und MERTENS, R. (1938): Rassenbildung bei west-istrianischen Inseleidechsen in Abhängigkeit von Isolierungsalter und Arealgröße. Arch. Naturgesch. N. F. **7**, 189.
- KRÖNING, F. (1940): Jagdtierkunde. Handb. d. Deutsch. Jagd, Berlin.
- KÜHN, A. (1934): Über den biologischen Wert von Mutationsrassen. Forsch. u. Fortschr. **10**.
 — (1935): Physiologie der Vererbung und Artumwandlung. Naturwiss. **23**, 1.
 — und HENKE, K. (1932): Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kuhniella*. VIII.—XII. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. N. F. **15**, Nr. 2.
- KUSNETZOV, B. A. (1936): Über einige Gesetzmäßigkeiten der Verbreitung der Säugetiere im Europäischen Rußland. Zool. Žurn. **15**, 96.
- LANCEFIELD, D. E. (1929): A genetic study of two races or physiological species in *Drosophila obscura*. Z. ind. Abst. Vererbl. **52**, 287.
- DE LATTIN, G. (1939): Über die Evolution der Höhlentiercharaktere. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin **1939**, 11.
- LEBEDINSKY, N. G. (1932): Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl im Lichte der heutigen Forschung. Bibliogr. Genetica **9**, 183.
- LEPECHIN, J. (1771—1805): Reisetagebücher. Acad. Imper. Sc. St. Petersbourg.
- LEVITSKY, G. A. (1931): The karyotype in systematics. Bull. appl. Bot. **27**, 187.
 — (1937): On the genotypical causation of the structural rearrangements of chromosomes. C. R. Acad. Sci. USSR. **15**, 551.
 — (1939): Zytologische Grundlagen der Evolution. Priroda **1939**, Nr. 5.
- LINDSDALE, J. M. (1928): A method of showing the relative frequency of occurrence of birds. Condor **30**.
- LIUTIKOV, J. M. (1931): Genetische Analyse langsam sich vermehrender Tiere. Žurn. Eksp. Biol. **1**, 201.
- LOTKA, A. J. (1934): Théorie analytique des associations biologiques. Paris.
- LUDWIG, W. (1938): Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Evolution auf theoretischer und experimenteller Basis. Verh. D. Zool. Ges. Leipzig.
 — (1939): Der Begriff Selektionsvorteil und die Schnelligkeit der Selektion. Zool. Anz. **126**, 209.
 — (1940): Selektion und Stammesentwicklung. Naturwissenschaft. **28**, 689.
- LÜERS, H. (1939): Zur vergleichenden Genetik der *Drosophila*-Arten. Verh. 7. Intern. Kongr. Entomol. Berlin **2**, 987.
- und SCHUBERT, G. (1940): Untersuchungen zur Frage der selektiven Befruchtung von *Drosophila melanogaster* und *Dros. funebris*. Biol. Zentralbl. **60**, 69.
- LUS, J. J. (1928): On the inheritance of colour and pattern in the lady-beetles *Adalia bipunctata* and *A. decempunctata*. Bull. Bur. Genet. Acad. Sci. USSR. **6**, 89.
 — (1932): An analysis of the dominance phenomenon in the inheritance of the elytra and pronotum colour in *Adalia bipunctata*. Bull. Lab. Genet. Acad. Sci. USSR. **9**, 135.
 — (1938): The present status and the prospects of the problem of the distant hybridization in animals. Bull. Acad. Sci. USSR. Ser. Biol. **4**, 775.
- LUSH, J. L. (1937): Animal breeding plans. Ames (Iowa).
- MACKNIGHT, R. H. (1939): The sex-determining mechanism of *Drosophila miranda*. Genetics **24**, 180.
- MAINLAND, G. B. (1941): Studies in *Drosophila* speciation. III. The *Drosophila macrospina* group. Genetics **26**, 160.
- MALINOVSKY, A. A. (1939): The rôle of genetic and phenogenetic phenomena in the evolution of the species. I. Bull. Acad. Sci. USSR., Ser. Biol. **4**, 575.
- MALZEV, V. V. (1938): Contribution à l'étude de la variabilité du bruant auréolé *Emberiza aureola* PALL. Bull. Soc. Natur. Moscou **47**, 374.

- MATHER, K., and DOBZHANSKY, TH. (1939): Morphological differences between the races of *Drosophila pseudoobscura*. Amer. Nat. **73**, 5.
- MATVÉEV, B. S. (1939): The laws of evolutionary morphology and the Darwinism. Zool. Žurn. **18**, 572.
- MEYR, E. (1926): Die Ausbreitung des Girtlitz. Journ. f. Ornithol. **74**, 571.
- (1940): Speciation phenomena in birds. Amer. Nat. **74**, 249.
- MAZING, R. A. (1927): Über quantitative Unterschiede zwischen den Rassen und Arten von *Drosophila*. Trav. Soc. Nat. Leningrad **57**, 35.
- (1938): Increased viability of heterozygotes for a lethal in *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci. USSR. **20**, Nr. 2—3.
- (1938): Genetical and cytological analysis of lethals in *Drosophila* arisen in nature. C. R. Acad. Sci. USSR. **19**, Nr. 4.
- (1939): Differential viability among *Drosophila melanogaster* heterozygous for lethals. C. R. Acad. Sci. USSR. **23**, Nr. 8.
- (1939): Analysis of vitality of *Drosophila melanogaster* heterozygous for lethals arisen in nature. C. R. Acad. Sci. USSR. **25**, Nr. 1.
- MCCLUNG, C. E. (1917): The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (Orthoptera). J. of Morphol. **29**, 519.
- MEINERTZHAGEN, R. (1928): Some biological problems connected with the Himalayas. Ibis (12th ser.) **4**, 480.
- MEISE, W. (1928): Die Verbreitung der Aaskrähe. J. f. Ornithol. **76**, 1.
- MELANDER, W. A. (1926): Rufinismus beim Iltis im Gouv. Smolensk. Izv. Smolensk. Univ. Smolensk.
- (1930): Some cases of mutations in wild mammals. Trudy 4. Sjezda Zool. Anat. Gist. Kiev.
- MENZBIER, M. A. (1882): Ornithologische Geographie des Europäischen Rußlands. Učen. Zap. Imp. Mosk. Univ. Moskau.
- (1895): Die Vögel Rußlands. Moskau.
- (1923): Die große Eiszeit Europas. Moskau.
- (1934): Die Migrationen der Vögel. Moskau.
- METZ, C. W., MOSES, M. S., and MASON, E. D. (1923): Genetic studies on *Drosophila virilis* with considerations on the genetics of other species of *Drosophila*. Carn. Inst. Wash. Publ. **328**.
- MILLER, D. D. (1939): Structure and variation of the chromosomes in *Drosophila algonquin*. Genetics **24**, 699.
- MOHR, E. (1930): Zur Kenntnis der Schneemaus, *Chionomys nivalis*. Z. Säugetierk. **4**, 193.
- MORGAN, T. H. (1932): The scientific basis of evolution. New York.
- BRIDGES, C. B., and STURTEVANT, A. H. (1925): The genetics of *Drosophila*. Bibliogr. genet. **2**, 1.
- STURTEVANT, A. H., MULLER, H. J., and BRIDGES, C. B. (1923): The mechanism of mendelian heredity. New York.
- MULLER, H. J. (1918): Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids in a case of balanced lethal factors in *Drosophila*. Genetics **3**, 422.
- (1923): Mutation. Eugen., Genet. and the Fam. **1**, 106.
- (1925): Why polyploidy is rarer in animals than in plants. Amer. Nat. **59**, 346.
- (1929): The method of evolution. Sci. Monthly **29**, 481.
- (1936): On the variability of mixed races. Amer. Nat. **70**, 409.
- (1939): Reversibility in evolution considered from the standpoint of genetics. Biol. Rev. Cambridge **14**, 261.
- (1940): Bearings of the *Drosophila* work on systematics. The New Systematics, Oxford.
- MURETOV, G. D. (1939): Physiological mutations and dynamics of the genic composition of *Drosophila melanogaster* populations. C. R. Acad. Sci. USSR. **24**, Nr. 5.
- NEUHAUS, M. E. (1941): Geographic variation in *Drosophila* in regard to the gene cinnabar. C. R. Acad. Sci. USSR. **30**, Nr. 2.
- NIETHAMMER, G. (1937—38): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Leipzig.
- NIKORO, Z. S., and GUSSEV, S. N. (1938): Experimental analysis of the action of the automatic genetic processes. Biol. Žurn. **7**, 197.
- PAVLOV, E., and GRIASNOV, I. (1935): The regularities of sex isolation in some stocks of *Drosophila melanogaster*. Biol. Žurn. **4**, 569.
- and ROGOZJANOVA, A. I. (1938): Contribution to the problem of interaction of the automatical genetic processes with natural selection. Biol. Žurn. **7**, 1139.
- NOBLE, G. K. (1938): Sexual selection among fishes. Biol. Rev. Cambridge **13**.
- OGNEV, S. I. (1931—35): The mammals of Russia. Moscow.
- OLENOV, J. M. (1939): New data on spontaneous mutations. C. R. Acad. Sci. USSR. **23**, Nr. 2.
- (1941): On the influence of the previous history of the species on its subsequent evolution. C. R. Acad. Sci. USSR. **31**, Nr. 2.
- and KHARMAC, I. S. (1938): Dynamics of the gene composition in wild *Drosophila* populations. C. R. Acad. Sci. USSR. **19**, Nr. 5.

- OLENOV, J. M., and KHARMAC, I. S. (1939): Transformation of the normal genotype in wild populations. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **24**, Nr. 5.
- — — GALKOVSKAJA, K. F., et al. (1937): Natural selection in wild *Drosophila* populations. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **15**, Nr. 2.
- — — and MURETOV, G. D. (1939): Factors responsible for the genic composition of wild *Drosophila* populations. *C. R. Acad. Sci. USSR.* **24**, Nr. 5.
- ORLOV, S. (1930): Nördliche Verbreitungsgrenzen einiger Kleinsäugern. *Izv. Sibir. Krajev. Stanz. Zašč. Rasten.*
- PÄTÄU, K. (1935): Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung. *Naturwissenschaften* **23**, 537.
- (1939): Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **76**, 220.
- PAINTER, T. S. (1934): Salivary chromosomes and the attack on the gene. *J. of Hered.* **25**, 465.
- PANINA, K. A. (1938): Analyse einer Massenvariation „extra Borsten“, bei *Drosophila melanogaster*. *Biol. Zurn.* **7**, 217.
- PARK, T. (1937): Experimental studies of insect populations. *Amer. Nat.* **71**, 21.
- (1939): Analytical population studies in animals in relation to general ecology. *Usp. Sovrem. Biol.* **10**.
- PATTERSON, J. T., and CROW, J. F. (1940): Hybridization in the *mulleri* group of *Drosophila*. *Univ. Texas, Publ.* **4032**, 251.
- STONE, W. S., and GRIFFEN, A. B. (1940): Evolution of the *virilis* group in *Drosophila*. *Univ. Texas, Publ.* **4032**, 218.
- — — (1941): Studies in *Drosophila* speciation. IV. Extension of the *D. virilis* complex. *Genetics* **26**, 164.
- PAYNE, F. (1921): Selection for high and low bristle number in the mutant strain „reduced“. *Genetics* **6**, 501.
- PEARL, R. (1927): The growth of populations. *Quart. Rev. Biol.* **2**, 532.
- (1928): The rate of living. New York.
- and PARKER, S. L. (1921—23): Experimental studies on the duration of life. I.—VII. *Amer. Nat.* **55**—**57**, 481, und 174, 273, 312, 385, und 153.
- (1924): Experimental studies on the duration of life. IX.—X. *Amer. Nat.* **58**, 71, 193.
- PEARSON, K. (1904): On a generalized theory of alternative inheritance. *Trans. Roy. Phil. Soc. A* **203**, 53.
- PEARSON, T. (1938): The tasmanian Brush Opossum: its distribution and colour varieties. *Rap. Proc. Soc. Tasmania* (1938), 21.
- PERELESHIN, S. (1928): Essay on a biometrical analysis of the term Subspecies. *Zool. Žurn.* **8**, 37.
- PETROV, S. G. (1928): The genetic analysis of the poultry population in the Vetyluga-district. *Arb. ZentrStat. Genetik*, Moskau 3.
- (1936): The population of fowl near Shabalino. *Biol. Žurn.* **5**, 57.
- PHILIP, U. (1938): Mating system in wild populations of *Dermestes vulpinus* and *Mus musculus*. *J. Genet.* **36**, 197.
- PHILIPITSCHENKO, J. A. (1924): Über Spaltungsprozesse innerhalb einer Population bei Panmixie. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **35**, 257.
- PICTET, A. (1936): La Zoogéographie expérimentale dans ses rapports avec la Génétique. *Mém. Mus. Hist. Nat. Belgique*, sér. 2, **3**, 233.
- PLough, H. H., IVES, P. T., and CHILD, G. P. (1939): Mutazioni letali e d'altro tipo in popolazioni di *Drosophila melanogaster* libere in nature. *Sci. Genet.* **1**, 247.
- POMINI, F. P. (1940): Contributi alla conoscenza delle Drosophilae europee. I. Descrizione di alcuna specie riferibili al gruppo *obsoleta*. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **12**, 145.
- POSTNIKOVA, E. D. (1937): A genetic analysis of the population of *Drosophila melanogaster* in Voronezh. *Acta Univ. Voronezh. Zool. Ser.* **9**, 169.
- PRABHU, S. S. (1939): Sterility mutations in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* **38**, 177.
- PROMPTOV, A. N. (1934): The evolutionary significance of the migrations of the birds. *Zool. Žurn.* **13**, 409.
- (1934): Die Biologie der Weidenammer *Emberiza aureola* PALL. in Zusammenhang mit Fragen der Artausbreitung bei Vögeln. *Zool. Žurn.* **13**, 523.
- (1934): Über ökologische Faktoren der Isolation bei Vögeln. *Zool. Žurn.* **13**, 616.
- (1936): Ökologisch-genetische Faktoren der Evolutionsdivergenz bei Vögeln. *Zool. Žurn.* **15**, 1001.
- (1938): Experimente zur Frage der ökologischen Plastizität einiger Vogelarten. *Zool. Žurn.* **17**, 533.
- RAJEWSKY, B. N., und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. (1939): Höhenstrahlung und die Mutationssrate von *Drosophila melanogaster*. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **77**, 488.
- RAJEWSKY, V. V. (1934): Die quantitative Erfassung von Säugetieren mittels der Beringungsmethode. *Zool. Žurn.* **13**, 90.
- REINIG, W. F. (1935): Über die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen. *Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin* (1935), 50.
- (1937): Melanismus, Albinismus und Rufinismus. Leipzig.

- REINIG, W. P. (1938): Elimination und Selektion. Jena.
 — (1938): Die Holarktis. Jena.
 — (1939): Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen Variabilität. Z. ind. Abst. Vererbl. **76**, 260.
 — (1939): Die Evolutionsmechanismen, erläutert an Hummeln. Verh. D. Zool. Ges. Rosstock.
- RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise. Berlin.
 — (1933): Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **19**.
 — (1936): Studien über klimatische Parallelität. Arch. Naturgesch. N. F. **5**, 317.
 — (1939): Klimatische Auslese von Größenvarianten. Arch. Naturgesch. N. F. **8**, 89.
 — (1939): Typen der Artbildung. Biol. Rev. Cambridge **14**, 180.
 — (1941): Elimination oder Selektion bei der Girlitzausbreitung. Ornithol. Monatsber. **49**, 94.
- ROBBINS, R. (1917—18): Some applications of mathematics to breeding problems. Genetics **2**—**3**.
- ROBSON, G. C., and RICHARDS, O. W. (1936): The variation of animals in nature. London.
- ROKIZKY, P. F. (1939): Influence of homozygosity and heterozygosity upon quantitative characters. C. R. Acad. Sci. USSR. **24**, 171.
- ROMASCHOFF, D. D. (1931): On the conditions of equilibrium in populations. Žurn. Eksp. Biol. **7**, 442.
- ROSANOVA, M. A. (1930): Modern methods of plant systematics. Bull. appl. Bot. (Leningrad) Suppl. **41**.
- SCHASKOLSKY, D. W. (1938): Stabilisierung der Gene im Kreuzungssystem der Honigbiene. Biol. Žurn. **7**, 429.
- SCHINDEWOLF, O. (1936): Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin.
 — (1940): Zur Theorie der Artbildung. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin **1940**, 368.
- SCHITKOV, B. M. (1932): Über zoogeographische Forschungsarbeit an der Fauna der eine gewerbliche Bedeutung besitzenden Tiere. Zool. Žurn. **11**, 3.
- SCHMALHAUSEN, J. J. (1939): On the directions of the evolutionary process. Bull. Acad. Sci. USSR., Ser. Biol.
- SCHMIDT, J. (1918): Racial studies in fishes, I. J. Genet. **7**, 105.
- SCHTSCHERBAKOV, A. P. (1935—37): Metabolic rate and duration of life in *Drosophila*, I.—III. Arch. Biol. Nauk. **38**, 45.
- SCHÜTZ, E. (1930): Ergebnisse der Vogelberingung. Proc. 7. Intern. Ornithol. Congr. Amsterdam.
- SEILER, J. (1923): Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Z. ind. Abst. Vererbl. **31**, 1.
 — (1938): Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid-parthenogenetischen *Solenobia tritquetrella* mit Männchen einer bisexuellen Rasse. Revue Suisse Zool. **45**, 405.
- SEMENOV-TIANSCHANSKY, A. P. (1910): Die taxonomischen Grenzen der Art und ihre Unterabteilungen. Berlin.
- SEREBOVSKY, A. S. (1927): Genetic analysis of the population of domestic fowl in Daghestan. Žurn. Eksp. Biol. **3**, 62.
 — (1928): Genogeography and the gene-staff of the domestic animals in Russia. Naučn. Slovo **9**, 3.
 — (1929): Problems and methods of genogeography. Trudy Sjezda Genetiki, Leningrad **2**, 71.
 — (1935): Hybridization of animals. Moskau.
- SEREBOVSKY, P. V. (1928): Methodik feldzoologischer Untersuchungen an Wirbeltieren. Moskau.
- SEWERTZOFF, A. N. (1910): Etuden zur Evolutionstheorie. Kiev.
 — (1931): Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena.
 — (1932): Die Evolutionslehre nach DARWIN. Zool. Žurn. **11**, Nr. 3—4.
- SEWERTZOFF, N. A. (1877): Über zoogeographische Gliederung der außertropischen Teile unseres Kontinents. Soc. Imper. Russe Geogr. **13**.
- SEWERTZOFF, S. A. (1933): Zur Dynamik der Herde bei Wirbeltieren. Bull. Acad. Sci. USSR., Ser. VII, 1005.
 — (1934): Vom Massenwechsel bei den Wirbeltieren. Biol. Zentralbl. **54**, 337.
 — (1936): Evolutionsforschung und einige Probleme der Volkswirtschaft. Bull. Acad. Sci. USSR., Ser. Biol. **5**, 1033.
 — (1937): Darwinism and ecology. Zool. Žurn. **16**, 591.
- SEXTON, E. W., and CLARK, A. R. (1936): Heterozygotes in a wild population of *Gammarus chevreuxii* SEXTON. J. mar. biol. Assoc. **21**, 319.
- SHAPIRO, N. I. (1934): Artbastarde der Gattung *Drosophila*. Zool. Žurn. **13**, 153.
 — (1938): Time and spontaneous mutation in *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci. USSR. **20**, Nr. 9.
 — (1938): The mutation process as an adaptive character of the species. Zool. Žurn. **17**, 592.
 — (1939): Studies on the natural process of mutation. II. Rate of the spontaneous mutation process in *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci. USSR **24**, Nr. 6.

- SHAPIRO, N. I., and VOLKOVA, K. V. (1938): Studies on the natural process of mutation. I. Rate of the mutation process in males and females in different stocks of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zurn. **7**, 571.
- SIRVONEN, L., und KALELA, O. (1937): Über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. **60**, 606.
- SINSKAJA, E. N. (1931): The study of species in their dynamics and interrelations with different types of vegetation. Bull. appl. Bot. **25**, 1.
- SMIRNOV, E. S. (1938): The constitution of the species from the taxonomic point of view. Zool. Žurn. **17**, 387.
- SLACK, H. D. (1939): Structural hybridity in *Cimex* L. Chromosoma **1**, 104.
- SOUTHERN, H. N. (1939): The status and problem of the bridled guillemot. Proc. Zool. Soc. London A **109**, 31.
- SPENCER, W. P. (1932): The vermillion mutant of *Drosophila hydei* breeding in nature. Amer. Nat. **66**, 474.
- (1938): *Drosophila virilis americana*, a new subspecies. Genetics **23**, 169.
- (1939): On the genetic structure of *Drosophila hydei* populations. Genetics **24**, 86.
- (1940): Subspecies, hybrids, and selection in *Drosophila hydei* and *D. virilis*. Amer. Nat. **74**, 157.
- (1940): Levels of divergence in *Drosophila* speciation. Amer. Nat. **74**, 299.
- SPETT, G. (1931): Gibt es eine partielle sexuelle Isolation unter den Mutationen und der Grundform von *Drosophila melanogaster*? Z. ind. Abst. Vererbl. **60**, 63.
- SPOONER, G. M. (1932): An experiment on breeding wild pairs of *Gammarus chevreuxi*. J. mar. biol. Assoc. **18**, 337.
- STALKER, H. D. (1941): Sexual isolation in the *virilis*-complex of *Drosophila*. Genetics **26**, 170.
- and SPENCER, W. P. (1939): Four new species of *Drosophila* with notes on the *funebris* group. Ann. Entomol. Soc. Amer. **32**, 105.
- STAMMER, H. J. (1938): Ziele und Aufgaben tiergeographisch-ökologischer Untersuchungen in Deutschland. Verh. dtsch. zool. Ges. **40**, 91.
- STANČÍNSKY, V. V. (1929): Contribution à la connaissance de la variabilité et de la distribution de l'*Emberiza aureola* PALL. Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. USSR. **29**, 243.
- (1930): Über die Bedeutung der Masse des Artmaterials für das dynamische Gleichgewicht der Biocenosen. Zurn. Ekol. Biocenol. **1**.
- STEGMANN, B. K. (1938): Grundzüge der ornithogeographischen Gliederung des paläarktischen Gebietes. Fauna de l'USSR., Oiseaux **50**, Nr. 2; Inst. Zool. Acad. Sci. USSR.
- STEINER, H. (1936): Interspecific sterility. Amer. Nat. **70**.
- STEINIGER, F. (1938): Die genetische, tierpsychologische und ökologische Seite der Mimikry. Z. angew. Entomol. **25**, 461.
- STERN, C. (1936): Interspecific sterility. Amer. Nat. **70**, 123.
- (1938): Control of a species-difference by means of a difference in an inductor. Nature **142**, 158.
- STONE, W. S. (1941): Studies in *Drosophila* speciation. V. Mutations in wild strains of *D. virilis*. Genetics **26**, 171.
- and GRIFFEN, A. B. (1940): Changing the structure of the genome in wild *Drosophila melanogaster*. Univ. Texas Publ. **4032**, 208.
- STORER, T. J., and GREGORY, P. W. (1934): Color aberrations in the pocket gopher and their genetic explanation. J. Mammal. **15**, 300.
- STRASBURGER, E. H. (1935): Über Störungen der Entwicklung bei Kreuzungen von *Epilachna chrysomelina* F. mit *Epilachna capensis* THUNE. Z. ind. Abst. Vererbl. **71**, 538.
- STRESEMANN, E. (1926): Übersicht über die Mutationsstudien I—XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse. J. f. Ornith. **47**, 377.
- STUBBE, H. (1934): Die Bedeutung der Mutation für die theoretische und angewandte Genetik. Naturwissenschaft. **22**, 781.
- (1937): Spontane und strahleninduzierte Mutabilität. Leipzig.
- (1938): Genmutation. I. Allgemeiner Teil. Handb. Vererbgschw. Berlin.
- STURTEVANT, A. H. (1915): Experiments on sex-recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila*. J. anim. Behaviour **5**, 351.
- (1918): An analysis of the effects of selection. Carn. Inst. Wash. Publ. **264**.
- (1919): A new species closely resembling *Drosophila melanogaster*. Psyche **26**.
- (1921): The North-American species of *Drosophila*. Carn. Inst. Wash. Publ. **301**.
- (1923): Inheritance of direction of coiling in *Limnea*. Science **58**, 269.
- (1924): An interpretation of orthogenesis. Science **59**, 579.
- (1929): The genetics of *Drosophila simulans*. Carn. Inst. Wash. Publ. **399**.
- (1937): Essays on evolution. I. On the effects of selection on mutation rate. Quart. Rev. Biol. **12**, 464.
- (1937): Autosomal lethals in wild populations of *Drosophila pseudoobscura*. Biol. Bull. **73**, 542.

- STURTEVANT, A. H. (1938): The homologies of the chromosome arms of different species of *Drosophila*. *Genetics* **23**, 173.
 — (1938): Essays on evolution. II. On the effects of selection in social insects. *Quart. Rev. Biol.* **13**, 74.
 — (1938): Essays on evolution. III. On the origin of interspecific sterility. *Quart. Rev. Biol.* **13**, 333.
 — (1939): High mutation frequency induced by hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* **25**.
 — (1939): On the subdivision of the genus *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* **25**, 137.
 — (1940): Genetic data on *Drosophila affinis*, with a discussion of the relationship in the subgenus *Sophophora*. *Genetics* **25**, 337.
 — and BEADLE, G. W. (1936): The relations of inversions in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* to crossing over and disjunction. *Genetics* **21**, 554.
 — and DOBZHANSKY, TH. (1936): Geographical distribution and cytology of sex-ratio in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **21**, 473.
 — (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. (USA)* **22**, 448.
 — — (1937): Observations on the species related to *Drosophila affinis*. *Amer. Nat.* **70**, 574.
 — and MATHER, K. (1938): The interrelations of inversions, heterosis, and recombination. *Amer. Nat.* **72**, 447.
 — and PLUNKETT, C. R. (1926): Sequence of corresponding third-chromosome genes in *Drosophila melanogaster* and *Dros. simulans*. *Biol. Bull.* **50**, 56.
 — and TAN, C. C. (1937): The comparative genetics of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* **34**, 415.
 SUKATSCHEW, W. (1928): Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **47**, 54.
 SUMNER, F. B. (1929): The analysis of a concrete case of intergradation between two subspecies. I. and II. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* **15**, 110, 481.
 — (1930): Genetic and distributional studies of three subspecies of *Peromyscus*. *J. Genet.* **23**, 275.
 — (1932): Genetic, distributional, and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). *Bibliogr. Genet.* **9**, 1.
 — (1934): Taxonomic distinctions viewed in the light of genetics. *Amer. Nat.* **68**, 137.
 — (1934): Does „protective coloration“ protect? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **20**, 552.
 — (1935): Evidence for the protective value of changeable coloration in fishes. *Amer. Nat.* **69**, 245.
 SUOMALAINEN, E. (1940): Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. I. Coleoptera. *Annales Acad. Sc. Fennicae* **54**, 7.
 — (1941): Vererbungsstudien an der Schmetterlingsart *Leucodonta bicoloria*. *Hereditas* **27**, 313.
 SVIRIDENKO, P. A. (1935): Faktoren, die die Zahl der Mäuse einschränken. *Učen. Zap. Mosk. Univ.* **4**, 44.
 TAN, C. C., and LI, J. C. (1934): Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetles *Harmonia axyridis*. *Amer. Nat.* **68**, 252.
 TENENBAUM, E. (1933): Zur Vererbung des Zeichnungsmusters von *Epilachna chrysomelina*. *Biol. Zentralbl.* **53**, 308.
 The New Systematics (1940): Edited by J. S. HUXLEY, Oxford.
 THORPE, W. H. (1930): Biological races in insects and allied groups. *Biol. Rev. Cambridge* **5**, 177.
 — (1940): Ecology and the future of systematics. The New Systematics, Oxford.
 TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, H. A. (1941): Temperaturmodifikabilität des Zeichnungsmusters bei verschiedenen Populationen von *Epilachna chrysomelina* F. *Biol. Zentralbl.* **61**, 68.
 — und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. (1927): Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population. *Roux' Arch. Entw.mech.* **109**, 70.
 TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. (1925—1927): Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors. *Zurn. Eksp. Biol.* **1** (1925) und *Genetics* **12**, 128 (1927).
 — (1932): Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*. *Biol. Zentralbl.* **52**, 468.
 — (1932): Mutations of the gene in different directions. *Proc. 6. Int. Congr. Genet.* **1**, 308.
 — (1932): The genogeographical work with *Epilachna chrysomelina*. *Proc. 6. Int. Congr. Genet.* **2**, 230.
 — (1933): Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* unter verschiedenen Zuchtbedingungen, in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten. *Arch. Naturgesch. N. F.* **2**, 285.
 — (1934): Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom genotypischen und vom äußeren Milieu. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **66**, 319.
 — (1934): Über den Einfluß des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biologie*, N. F. **1**, Nr. 6.

- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. (1935): Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris*. Arch. Naturgesch. N. F. **4**, 245.
- (1935): Experimentelle Untersuchungen der erblichen Belastung von Populationen. Der Erbarzt **2**, 117.
- (1935): Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biologie, N. F. **1**, Nr. 11.
- (1936): Qualitativer Vergleich der Mutabilität von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. Z. ind. Abst. Vererbl. **71**, 276.
- (1936): Some genetic experiments on relative viability. Proc. Roy. Soc. Lond. B. **121**, 45.
- (1937): Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden und Leipzig.
- (1939): Sulla questione dell'isolamento territoriale entro popolazioni specifiche. Scientia Genetica **1**, 76.
- (1939): Genetik und Evolutionsforschung. Verh. D. Zool. Ges. Rostock.
- (1939): Genetik und Evolution. Z. ind. Abst. Vererbl. **76**, 158.
- (1940): Mutations and geographical variation. The New Systematics, Oxford.
- (1940): Sulla questione dell'isolamento biologico entro popolazioni specifiche. Sci. Genetica **1**, 317.
- (1940): Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*, l. Biol. Zentralbl. **60**, 130.
- (1940): Spontane und strahleninduzierte Mutabilität in geographisch verschiedenen Stämmen von *Drosophila melanogaster*. Biol. Zentralbl. **60**, 267.
- (1940): Zur Frage über die „Eliminationsregel“: Die geographische Größenvariabilität von *Emberiza aureola* PALL. J. f. Ornithol. **38**, 334.
- (1940): Allgemeine Erscheinungen der Genmanifestierung. Handb. Erbbiol. Menschen, Berlin **1**, 32.
- (1940): Allgemeines über die Entstehung neuer Erbanlagen. Handb. Erbbiol. Menschen, Berlin **1**, 193.
- (1940): Eine biophysikalische Analyse des Mutationsvorganges. Nova Acta Leopoldina, Halle **60**.
- (1941): Mutationen als Material der Rassen- und Artbildung. Die Gesundheitsführung **1941**, 90.
- und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, E. A. (1940): Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände. Z. ind. Abst. Vererbl. **79**, 28.
- (1940): Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. II. Aktionsbereiche von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. Z. ind. Abst. Vererbl. **79**, 35.
- (1940): Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. III. Quantitative Untersuchung an einigen *Drosophila*-Populationen. Z. ind. Abst. Vererbl. **79**, 44.
- und ZARAPKIN, S. R. (1932): Zur Analyse der Formvariationen. Biol. Zentralbl. **52**, 138.
- TINIakov, G. G. (1939): Highly mutable stock from a wild population of *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci. USSR. **22**, Nr. 9.
- TSCHTVERIKOV, S. S. (1915): Waves of life. Dnevn. Zool. Otd. Moskau **3**.
- (1925): Theoretical premises of the genotypical analysis of a species in the genus *Drosophila*. Trudy 2. Sjezda Zool. Anat. Gist. Moskau.
- (1926): On certain features of the evolutionary process from the viewpoint of modern genetics. Žurn. Eksper. Biol. **2**, 3.
- (1927): On a problem of evolution and on its experimental solution. Trudy 3. Sjezda Zool. Anat. Gist. Leningrad.
- (1928): Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen. Verh. 5. Int. Kongr. Vererbl. **2**, 1499.
- TSVETKOV, B. N. (1938): Dextral and sinistral forms of the mollusc *Fruticicola lantzi* LNDH. and their geographical distribution. Bull. Soc. Natur. Moscou **47**, 414.
- TURESSON, G. (1922): The species and varieties as ecological units. Hereditas **3**, 100.
- (1929): Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. Hereditas **12**, 323.
- (1930): Geneecological units and their classificatory value. Svensk. Bot. Tidskr. **24**, 511.
- ULLRICH, J. (1930): Die Bisamratte: Lebensweise, Gang ihrer Ausbreitung in Europa, wirtschaftliche Bedeutung und Bekämpfung. Dresden.
- VANDEL, A. (1928): La parthénogénèse géographique. Contributions à l'étude biologique et cytologique de la parthénogénèse naturelle. Bulletin Biol. **62**, 164.
- (1930): La parthénogénèse. Encyclopédie scientifique.
- (1934): La parthénogénèse géographique. Bull. Biol. France Belg. **68**, 419.
- VASNETZOV, V. V. (1938): Ökologische Korrelationen. Zool. Žurn. **17**, 561.
- VAVILOV, N. I. (1922): The law of homologous series in variation. J. Genet. **12**, 47.
- (1926): Studies on the origin of cultivated plants. Bull. appl. Bot. **16**, 1.
- (1927a): Geographical regularities in the distribution of the genes of cultivated plants. Bull. appl. Bot. **17**, 411.
- (1927b): Essais géographiques sur l'étude de la variabilité des plantes cultivées en Russie. Rapport à l'Institut Intern. d'Agricult. de Rome.

- VAVILOV, N. I. (1931): The linnean species as a system. Bull. Appl. Bot. **26**, 109.
 — (1935): The geographical basis of plant breeding. Selchogiz, Moskau.
 — (1938): Die Bedeutung der Art- und Gattungsbastardierung in Züchtung und Evolution. Bull. Acad. Sci. USSR., Ser. Biol. **3**, 543.
- VINOGRADOV, B. S. (1934): Materials for the study of the dynamics of the fauna of muriform rodents in Russia. Leningrad.
- VOLTERRA, V. (1931): Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris.
 — und D'ANCONA, U. (1935): Les associations biologiques au point de vue mathématique. Paris.
- DE VRIES, H. (1901—03): Die Mutationstheorie. Leipzig.
- WALLACE, A. R. (1876): The geographical distribution of animals. London.
- WASSIN, B. N. (1928): Genetische Analyse eines Merkmals innerhalb der Population. Žurn. Eksp. Biol. **4**, 77.
- WHARTON, L. T. (1941): Studies in *Drosophila* speciation. VI. The *Drosophila repleta* group. Genetics **26**, 174.
- WILSON, E. B. (1909): Studies on chromosomes. V. The chromosomes of *Metapodius*. J. of exp. Zool. **6**, 147.
- WOLF, E. (1941): Die Chromosomen in der Spermatogenese einiger Nematoceren. Chromosoma **2**, 192.
- WORTHINGTON, E. B. (1940): Geographical differentiation in fresh waters with special reference to fish. The New Systematics, Oxford.
- WRIGHT, S. (1931): Evolution in mendelian populations. Genetics **16**, 97.
 — (1932): The rôles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. 6. Intern. Congr. Genet. **1**, 356.
 — (1933): Inbreeding and homozygosis. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA) **19**, 411.
 — (1935): Evolution in populations in approximate equilibrium. J. Genet. **30**, 257.
 — (1937): The distribution of gene frequencies in populations. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA) **23**, 307.
 — (1938): Size of population and breeding structure in relation to evolution. Science **87**, 430.
 — (1940): Breeding structure of populations in relation to speciation. Amer. Nat. **74**, 232.
 — (1940): The statistical consequences of mendelian heredity in relation to speciation. The New Systematics, Oxford.
- ZARAPKIN, S. R. (1934): Analyse der genotypisch und durch Außenfaktoren bedingten Größenunterschiede bei *Drosophila funebris*. I.—III. Z. ind. Abst. Vererbl. **67**—**68**.
 — (1934): Zur Phänoanalyse von geographischen Rassen und Arten. Arch. Naturgesch. N. F. **3**, 161.
 — (1937): Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina*. Z. ind. Abst. Vererbl. **73**, 282.
 — (1939): Das Divergenzprinzip in der Bestimmung kleiner systematischer Kategorien. Verh. 7. Intern. Kongr. Entomol. Berlin **2**, 494.
 — und TIMOFÉEFF-RESOVSKY, H. A. (1932): Zur Analyse der Formvariationen. II. Die Naturwiss. **20**, 382.
- ZIMMERMANN, K. (1933): Über Mutationen in wilden Populationen. Mitt. Zool. Mus. Berlin **19**, 439.
 — (1935): Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse. Arch. Naturgesch. N. F. **4**, 258.
 — (1935): Zur Kenntnis von *Mus musculus* L. Zeitschr. Säugetierk. **10**.
 — (1936): Die geographischen Rassen von *Epilachna chrysomelina* und ihre Beziehungen zu *E. capensis*. Z. ind. Abst. Vererbl. **71**, 527.
 — (1937): Die märkische Rötelmaus. Analyse einer Population. Märkische Tierwelt **3**, 24.
 — (1939): Zur Verbreitung und Genetik afrikanischer Unterarten von *Epilachna chrysomelina* F. und *E. capensis* THUNBG. Verh. 7. Intern. Kongr. Entomol. Berlin **2**, 1001.
- ZUJTIN, A. S. und PAVLOVETZ, M. T. (1940): Mutation in several populations of *Drosophila melanogaster* under natural conditions. C. R. Acad. Sci. USSR. **29**, Nr. 7.
- ZVEREV, M. D. (1929): Biologie des Eversmannschen Ziesels. Izv. Sibirs. Krajstazr.
 — (1929): Materialien zur Biologie des rotbackigen Ziesels. Izv. Sibirs. Krajstazr.