

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmässige Züchtung

Paul Kammerer

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](http://Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg (Frankfurt am Main)) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

VIII
G 112a

12. Flugschrift
der
Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde.

Vortrag,
gehalten am 24. Februar 1910 in der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde
zu Berlin.

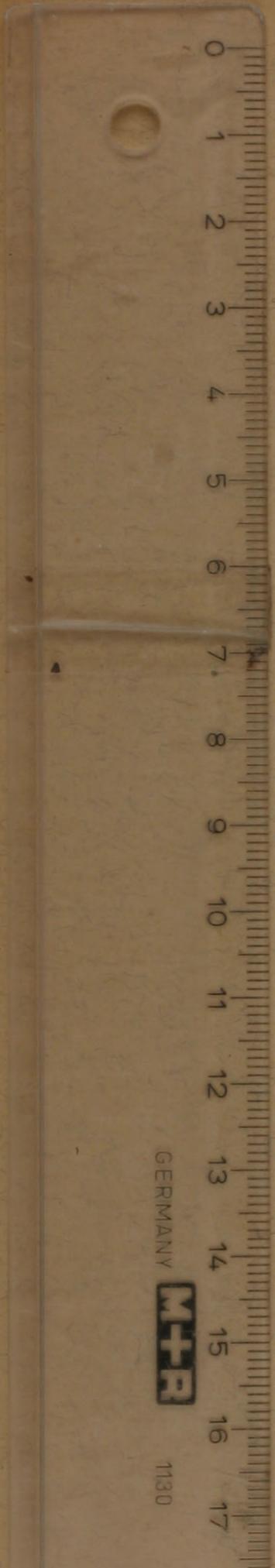
**Beweise für die Vererbung
erworbener Eigenschaften durch
planmässige Züchtung.**

Von

Dr. Paul Hammerer
(Biologische Versuchsanstalt in Wien.)

Mit 20 Abbildungen.

—•••—
Berlin 1910.



0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17

GERMANY

M+R

1130

B G 911

12. Flugschrift

der

Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde.

Vortrag,

gehalten am 24. Februar 1910 in der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde zu Berlin¹⁾.

Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmässige Züchtung.

Von

Dr. Paul Kammerer

(Biologische Versuchsanstalt in Wien.)

25.1 1xV
2x John

Mit 20 Abbildungen.

—•••••—
Berlin 1910.

¹⁾ Hier bereichert durch die Aufnahme jener Beispiele, die während des mündlichen Vortrags der beschränkten Zeit wegen nicht behandelt werden konnten, ferner durch ein Literaturverzeichnis.

UNIVERSITÄTS-
UND
STADT-
BIBLIOTHEK
KÖLN.
A

Meine Herren!

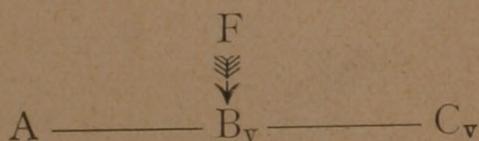
Die praktische Tier- und Pflanzenzucht hat sich bis jetzt mit Bewußtsein wohl nur solcher Merkmale bedient, die ihr von Natur aus bereits gegeben waren, Merkmale, welche die betreffenden Tiere und Pflanzen, als sie in die Hände des Züchters kamen, ohnehin schon besaßen; Merkmale, die also lediglich durch besondere Auswahl der Züchteremplare verstärkt oder abgeschwächt, verändert und veredelt zu werden brauchten.

Die Zeit dürfte aber nunmehr gekommen sein, in der es gelingt, die Rassen der Haustiere und Nutzpflanzen nicht allein durch geeignete Kreuzung, sondern auch durch geeignete Einflüsse der äußeren Lebensbedingungen zielbewußt ihren besonderen Zwecken besser dienstbar zu machen. Zwar wurden Versuche, die Lebewesen unter dem Einflusse der Außenwelt umzugestalten und diese Veränderungen oder Neuerwerbungen auf die Nachkommen übergehen zu lassen, bisher größtenteils an solchen Pflanzen und Tieren vorgenommen, die der praktischen Züchtung ferne stehen; aber die Ergebnisse erstrecken sich anderseits über so verschiedene Gruppen beider lebendigen Naturreiche, daß wir ihre allgemeine Gültigkeit mit ruhigem Gewissen annehmen dürfen.

In meiner Darstellung beschränke ich mich ausschließlich auf Wiedergabe von Versuchsreihen folgender Beschaffenheit:

In einer oder mehreren Generationen B wird eine Veränderung künstlich hervorgerufen, welche in den Versuchsgenerationen A und bis zum Versuchsbeginn auch in B selbst noch nicht vorhanden war. Es werden sodann von der veränderten Generation B Nachkommen- generationen C gezogen, und zwar ohne Weiterwirkung des künstlich veränderten Faktors F, also unter Rückversetzung in die dem betreffenden Lebewesen normalen Lebensbedingungen. Kommt trotzdem

in C die Veränderung von B abermals zum Vorschein, so hat der Zuchtversuch ihre erbliche Uebertragung bewiesen:



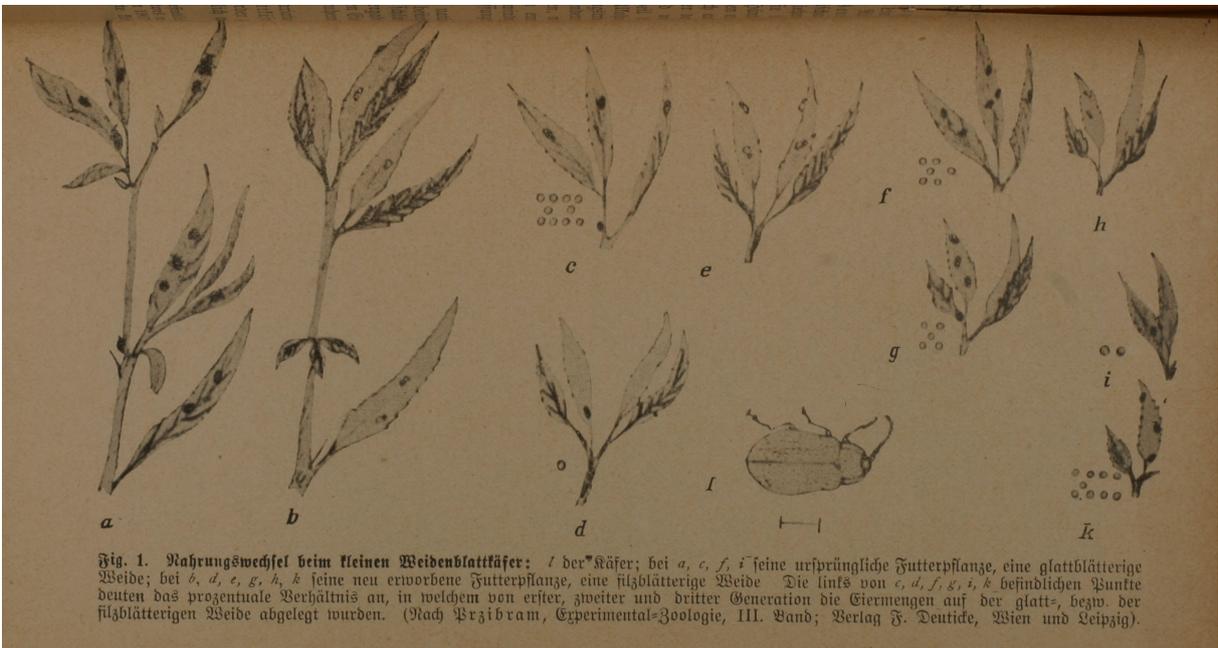
Ich beginne mit solchen Fällen, in denen die experimentelle Veränderung von Instinkten, von Trieben oder Gewohnheiten, sich vererbt hat.

Um einen Beitrag zur Rassendegeneration durch Alkohol zu gewinnen, führte Kabrhel¹⁾ folgenden Versuch an, der mit einem interessanten Vererbungsergebnis endigt: zwei junge Hunde, Rüde und Hündin, wurden nach der Abstillung allmählich an den Genuß von Bier gewöhnt. Es gelang nur schwer, die Hunde durch Mischung des Bieres in durstmachende Speisen und durch Wasserentziehung mit dem Alkoholkonsum zu befreunden; dann aber setzten sie ihn auch zur Paarungszeit und während der Schwangerschaft der Hündin fort. Die Hündin warf vier Junge, die normal gestillt wurden und sich körperlich gut entwickelten. Als sie neben der Muttermilch auch feste Nahrung vorgesetzt erhielten, suchten sie das der Mutter dargebotene Bier auf. Auch weiterhin bevorzugten sie Bier und verschmähten Wasser. Ganz einwandfrei ist der Versuch nicht, weil die jungen Hunde sich schon während des Milchsaugens an den Alkoholgeruch gewöhnt haben mögen, sowie weil der Nachahmungstrieb ihnen über den Rest hinweggeholfen haben könnte. Aber andererseits findet das Ergebnis eine Stütze in vollständig analogen, mit genauen Vorsichtsmaßregeln ausgeführten Versuchen, welche an einer ganz anderen Tiergruppe dieselbe, geradezu verblüffende Geschwindigkeit der erblichen Fixierung weitgehender Geschmacksanpassungen dartun.

Pictet setzte gewissen Schmetterlingsraupen, deren natürliches Futter aus einer Pflanzenart mit weichen Blättern besteht, harte Blätter vor: Anfangs wollten sie nicht recht anbeißen, schließlich aber gewöhnten sie sich daran. Sie verpuppten sich und ergaben Schmetterlinge, und diese Schmetterlinge paarten sich und legten Eier. Die jetzt ausschlüpfenden Raupen aber gingen gleich von vornherein bereitwillig an die harten Blätter.

Eine ebenfalls die Futterpflanze betreffende Instinktvariation vermochte Schröder (1903a) am kleinen Weidenblattkäfer (*Phratora vitellinae*) (*Fig. 1, l*) hervorzurufen und erblich werden zu lassen. Der genannte Käfer und seine Larve leben gewöhnlich auf

¹⁾ Bei den Namen der Experimentatoren ist das am Schlusse befindliche Literaturverzeichnis einzusehen. Wo mehrere Publikationen desselben Autors vorliegen, ist die jeweils besprochene durch eine Jahreszahl (z. B. „Przibram 1907“), wo mehrere in demselben Jahre vorliegen, außerdem durch angehängte kleine Buchstaben (z. B. „Schröder 1903a“) kenntlich gemacht.



einer Weidenart mit glatten Blättern (*Fig. 1, a*); Schröder sammelte gegen 2000 Larven und übertrug sie auf eine andere Weidenart, deren Blätter filzig behaart sind (*b*). Die Larven nahmen das ihnen neue Futter sogleich widerstandslos an und entwickelten sich normal. Als die fertigen Blattfäser zum Vorschein kamen, stellte Schröder neben den filzblättrigen (*d*) einen glattblättrigen Weidenstrauch (*e*) und wartete ab, auf welchem von beiden die meisten Käfer ihre Eier ablegen würden. Zunächst fiel das Verhältnis noch zu Gunsten der ursprünglichen Futterpflanze, also der glattblättrigen Weide, aus; die meisten Käfer, die sich als Larven von behaarten Weidenblättern genährt hatten, frochen jetzt auf den glattblättrigen Strauch hinüber und befestigten auf ihm ihre Eier (*c*). Nachdem aber Schröder alle auf der glattblättrigen Weide abgelegten Eier abermals auf die rauhbblättrige (*e*) übertragen hatte, so daß die ausgefrochenen Larven abermals filzige Blätter zu fressen gezwungen waren, ergab sich bei den aus der zweiten (*f, g*) und noch mehr bei den aus der dritten Larvengeneration hervorgegangenen Käfern eine ansehnliche Steigerung der Eiablagen auf der neu erworbenen Futterpflanze (*i, k*). Schröders Fütterungsversuch besitzt demjenigen von Pictet gegenüber insofern noch höhere Bedeutung, als bei Pictets Raupen nur der Freßinstinkt, bei Schröders Weidenblattfäsern aber außerdem noch der Fortpflanzungsinstinkt durch veränderte Nahrung erblich in neue Bahnen gelenkt worden ist.

Noch überraschender wirkt ein anderer Versuch Schröders (1903a): die Raupen eines Kleinschmetterlings (*Fig. 2, f*), der Motte *Gracilaria stigmatella* (*e*), haben die Gewohnheit, die Spitze der Weidenblätter, von denen sie sich nähren, einzurollen und in solcher Lage durch Gespinnstfäden zu befestigen (*a*). Diesen Instinkt auszuüben, machte ihnen Schröder unmöglich, indem er die sämtlichen Blattspitzen einfach wegschnitt (*b*). Ein großer Teil der Räumchen ließ es sich nicht verdrießen, statt der fehlenden Spitzen einen (*b*) oder beide Ränder des Blattes (*c*) umzuwickeln. Das Verfahren (Abschneiden der Blattspitzen) wurde während des Heranwachsens einer zweiten Raupengeneration mit demselben Effekt wiederholt (*Fig. 2 c*). Schröder erzog aus diesen anpassungsfähigen Räumchen die fertigen Motten, denen er Gelegenheit gab, auf einem anderen Weidenexemplar, dessen Blätter er nicht verstümmelt hatte, ihre Eier abzusetzen. Ungestört reiften die Eier zur dritten Raupengeneration heran; ohne daß also jetzt irgend ein Zwang die Bautätigkeit der jungen Raupen beeinflusste, verfertigten doch mehrere eine Einrollung des Blattrandes (*Fig. 2 d*). So erscheint auch hier eine merkwürdige Vererbung erworbener Gewohnheiten sicher nachgewiesen.

Eine Instinktabänderung, welche von einschneidenden Folgen für die gestaltliche Ausbildung begleitet ist, ereignet sich mitunter bei Lebewesen mit indirekter Entwicklung, also bei solchen, die nach Abschluß der Eientwicklung noch weitgehende Aenderungen ihres Körper-

baues durchmachen müssen, ehe sie ihren fertigen Formzustand erreichen. Wenn nun die Zeit zur Metamorphose oder Verwandlung in jenen endgültigen Zustand herangekommen ist, kann es geschehen, daß etliche Exemplare den Termin hinauschieben, daß sie viele

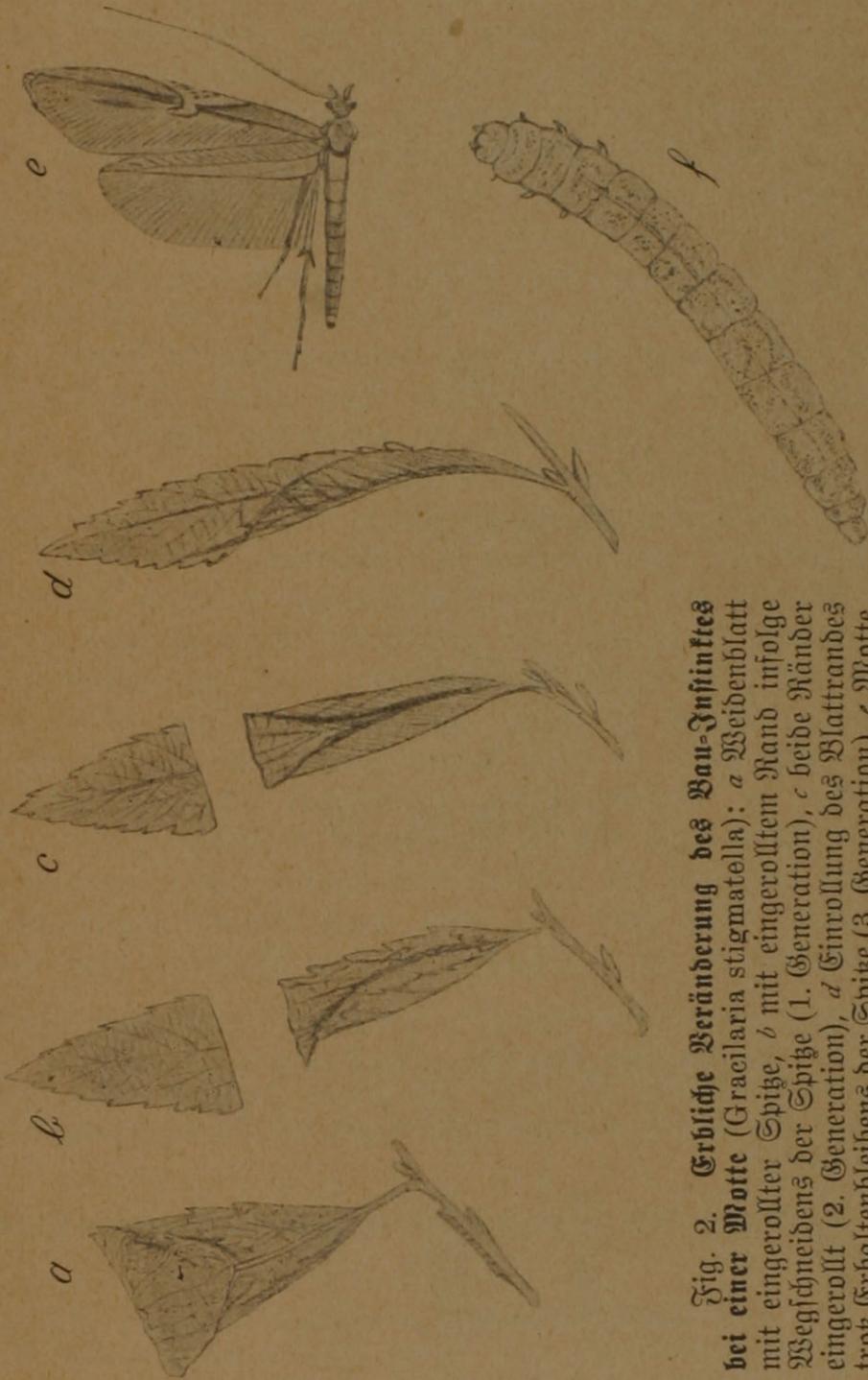


Fig. 2. Erbliche Veränderung des Bau-Inстинktes bei einer Motte (*Gracillaria stigmatella*): a Weidenblatt mit eingerollter Spitze, b mit eingerolltem Rand infolge Wegschneidens der Spitze (1. Generation), c beide Ränder eingerollt (2. Generation), d Einrollung des Blattrandes trotz Erhaltenbleibens der Spitze (3. Generation), e Motte, f deren Raupe. (Nach Przibram, Experimentalzoologie, III. Band, Wien, bei F. Deuticke.)

Charaktere ihrer unfertigen Periode lange oder sogar zeitlebens beibehalten. Man nennt diese Erscheinung „Neotenie“ von νέος (néos) = jung und tenére = halten, beibehalten — das Beibehalten jugendlich unreifer Formzustände. Ein klassisches Beispiel dafür bietet ein mexikanischer Molch, der Axolotl (*Amblystoma mexicanum*)

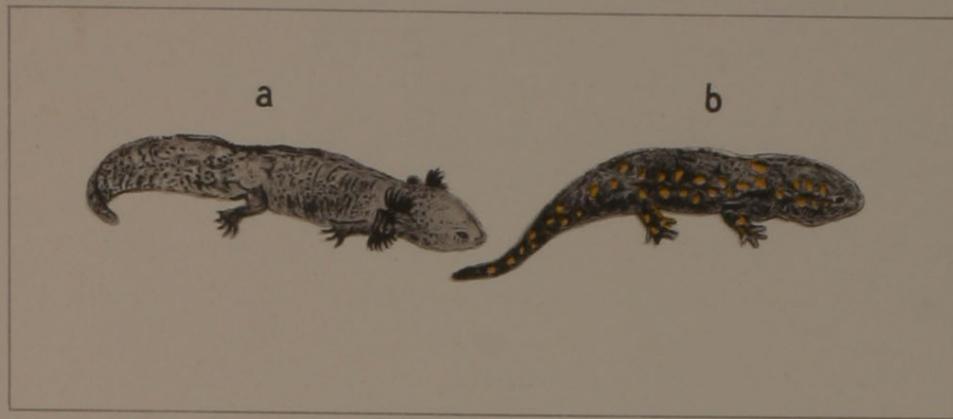
(Fig. 3 a, b). Wie bei allen Molchen schlüpft aus dem Ei des *Xyolotls* eine sogenannte Larve, ein Tierchen, welches noch keineswegs so aussieht, wie seine Erzeuger. Die Molchlarve (a) ist durch den Besitz von jederseits drei äußeren, an den Halsseiten stehenden, büschelförmigen Atmungswerkzeugen ausgezeichnet; es sind dies die Kiemen, welche das Tier befähigen, die im Wasser gelöste Luft zu atmen. Ferner besitzt die Larve rings um den seitlich zusammengedrückten Ruderschwanz einen flossenartigen Hautsaum. Nach einigen Monaten verwandelt sich die Larve in den fertigen Molch (b), wobei sie meist aus dem Wasser herauskriecht und sich wenigstens eine Zeitlang ans trockene Land begibt; hier schrumpfen Kiemen und Flossensaum ein, und für die Atmung in der Luft haben sich inzwischen zum rechtzeitigen Ersatze der äußeren Kiemen die inneren Lungen entwickelt. Zugleich erfährt noch die Färbung und Zeichnung ihre endgültige Ausprägung, so daß der jungverwandelte Molch mit dem Larvenstadium, das er absolviert hat, keine große Ähnlichkeit mehr aufweist. Erst einige Jahre nach der definitiven Gestalts- und Farbkleidfertigung stellt sich auch die Geschlechtsreife ein. — Von diesem regelmäßigen Entwicklungsgang kommen nun, und zwar mit einer gewissen Häufigkeit, merkwürdige Abweichungen vor; behagt es der Larve im Wasser, hat sie daselbst andauernd reichlich Nahrung und gelöste Atemluft, so braucht die geschilderte Verwandlung überhaupt nicht einzutreten; die Larve bleibt Larve, wird als solche groß und geschlechtsreif. Wenn hingegen das Wohngewässer austrocknet, so daß zuletzt viele Tiere in einer kleinen Wasserlache zusammengedrängt werden, wo die Nahrungstiere massenhaft absterben, Nahrungs-, Raum- und Luftmangel eintritt und dafür schädliche Substanzen entstehen, dann verlassen die Larven das Wasser und verwandeln sich in Erdmolche. Man darf sich aber diese Anpassungsfähigkeit nicht so vorstellen, als ob es vollkommen in dem Belieben jeder einzelnen

Fig. 3. **Mexitanischer Xyolotl:** a Wasser- oder Larvenform, b Land- oder eigentliche Molchform, die beide mit großer Zähigkeit erblich festgehalten werden. (Aus Przibram, *Experimentalzoologie*, III. Band [Verlag F. Deuticke, Wien und Leipzig]).

Fig. 11. **Schema eines einfachen Falles von Vererbung nach der Mendel'schen Prävalenzregel.**

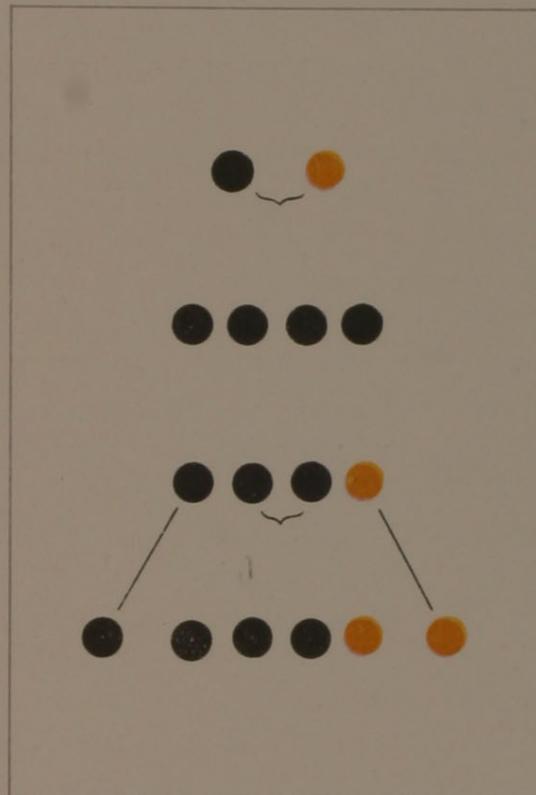
Fig. 14. a—f **Feuersalamander:** a normale Larve, b dieselbe älter, c aus ihr soeben verwandeltes Tier, d als Volltier neugeborenes Exemplar, e bei dieser Entwicklungsart aus dem Uterus genommene Larve, f neugeborene Larve, von Eltern abstammend, die als fertige Salamander geboren wurden. g—m **Alpensalamander:** g dem Uterus entnommene Larve, h dieselbe knapp vor Verwandlung, i neugeborenes, frisch verwandeltes Tier, k neugeborene Larve, als solche ins Wasser abgesetzt, l neugeborene Larve, von Eltern stammend, die frisch verwandelt geboren worden waren, m bei dieser Entwicklungsart frisch verwandeltes Tier. (Aus Przibram, *Experimentalzoologie*, III. Band [Verlag F. Deuticke, Wien und Leipzig]).

Fig. 3.



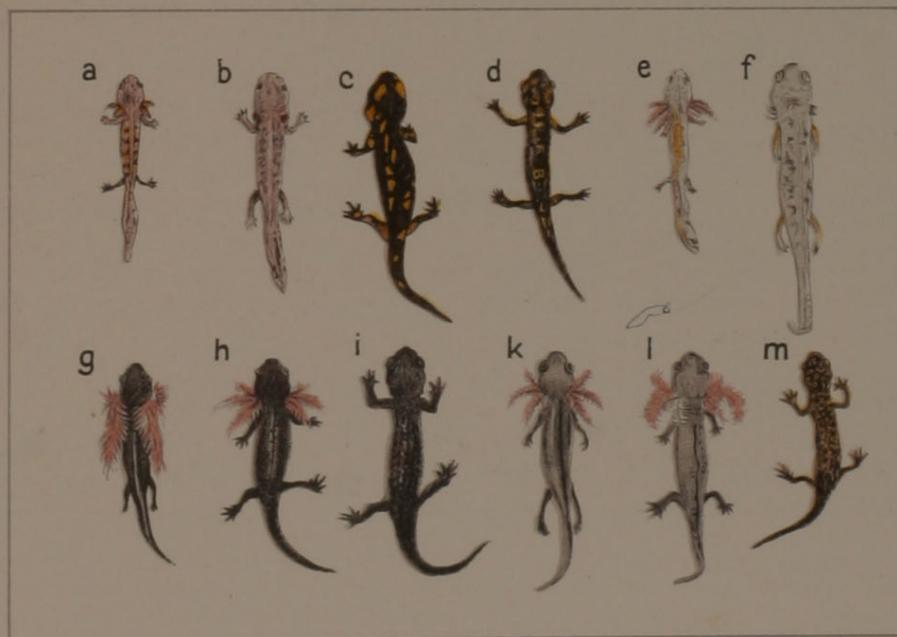
Mexikanischer Axolotl.

Fig. 11.



Schema eines einfachen Falles von Vererbung nach der Mendel'schen Prävalenzregel.

Fig. 14.





Larve stünde, sich zu verwandeln oder nicht zu verwandeln: *Xyolotl*-bevölkerungen, die leicht in die Lage kommen, zu ihrem Heile von der Verwandlungsfähigkeit Gebrauch zu machen, folgen rechtzeitig ihrem Verwandlungstrieb, ob sie nun müssen oder nicht, und können selten davon zurückgehalten werden; *Xyolotl*populationen aber, die im Freileben nicht oft in jene Lage kommen, verharren in der Larvenform und vermögen sich schwer zu verwandeln, auch wenn das Gegenteil für ihre Erhaltung wünschenswert wäre. Leichte und schwere Verwandlungsfähigkeit sind also immerhin recht fest eingeprägte Charaktere, und es gibt vom mexikanischen *Xyolotl* zwei grundverschiedene, ausgewachsene und geschlechtsreife Formen oder Rassen: eine Land- oder eigentliche Molchform (*b*) und eine Wasser- oder Larvenform (*a*). Von der letzteren Beschaffenheit war das Material, welches den grundlegenden Experimenten des Fräuleins v. Chauvin diente; ihre Versuchstiere gingen nicht etwa freiwillig ans Land, sondern ließen sich nur sehr schwer, nämlich nur durch allmählichen Entzug des Wassers zur Anlegung ihrer Landtracht bewegen, bei welcher Prozedur nicht wenige zu Grunde gingen. Es gelang jedoch dann Fräulein v. Chauvin, solche *Xyolotl*, die sie zwangsweise zu Erdmolchen hatte umwandeln lassen, bis zur Geschlechtsreife aufzuziehen, von ihnen Eier und aus den Eiern 20 Larven zu bekommen. Diese *Xyolotllarven* verließen, sobald ihnen hiezu Gelegenheit gegeben war, alle ohne Ausnahme das Wasser und wandelten sich in Landmolche um, obwohl sie unter Bedingungen gehalten wurden, unter denen bei einem von geschlechtsreifen Larven gezeugten Tiere die Umwandlung auf keinen Fall erfolgt wäre. Der *Xyolotl* ist inzwischen ein weitverbreitetes, beliebtes Aquariumtier geworden, welches von den europäischen Tierhändlern seit vielen Generationen nur in der Larvenform weitergezüchtet wird. Versuchen wir, solche aus dem Handel stammende Larven, wenn sie das hierfür gehörige Alter erreicht haben, zur Verwandlung zu bringen, so stellt sich heraus, daß dies nahezu eine Unmöglichkeit bedeutet.

Einen ganz gleichartigen Fall habe ich selbst (Kammerer 1909a) ermittelt, nur betrifft er nicht wieder einen Molch, sondern eine Kröte (*Alytes obstetricans*). Bei den Kröten und Fröschen kommt es in der Natur nicht vor, daß sie als Larven geschlechtsreif werden; es ereignen sich im Verhältnis hiezu nur unbedeutende Verzögerungen der Umwandlung in den fertigen Froschlurch. Es bedarf daher einer gewaltigen Aufwendung künstlicher Mittel, um jene äußerste Entwicklungshemmung auch hier zu ermöglichen: ich lernte allmählich Dunkelheit, Kälte, Luftreichtum, große Menge und Ruhe des Wassers, Mästung nach vorausgegangener knapper Ernährung als Faktoren kennen, welche den Verwandlungstermin hinauschieben, außerdem noch einen Faktor: die Larve vor dem eigentlichen Ausschlüpfstermin aus dem Ei zu nehmen, also den Embryo dergestalt zur freien Larve zu machen, ihn zu zwingen, sich vorzeitig dem Leben außerhalb der

Eihülle, im Wasser, anzubequemen. Mit jedem einzelnen dieser Mittel erzielte ich sogenannte „partiell neotenische“ Larven (*Fig. 4, c*), das sind solche, die sich zwar nicht rechtzeitig verwandeln und im Larvenzustand bereits stattliche Größe erlangen, aber schließlich doch noch, und zwar vor Eintritt ihrer ersten Fortpflanzungsperiode, zu fertigen Kröten werden. Die Nachkommenschaft, welche von solch verspätet umgewandelten Kröten erzeugt wurde, verwandelte sich stets zur normalen Zeit: die partielle Neotenie erwies sich als nicht erblich. Es bedurfte der Kombination aller zuvor genannten entwicklungs-hemmenden Faktoren, um eine geschlechtsreife Krötenlarve (*d*) zu erziehen, deren Larvenmerkmale in dem breiten Ruderschwanz, in der drüsenarmen Haut und im ausschließlichen Wasseraufenthalt immer noch sehr mächtig erschienen, trotzdem andere Merkmale, wie die bereits vorhandenen vier Gliedmaßen, das weitgespaltene Froschmaul, die ansehnliche, sogar übernormale Größe schon die definitive Ausbildungsstufe anzeigten. Das Experiment gelang, wie gesagt, nur bei einem einzelnen Stück, einem Weibchen, so daß ich, um die Vererbung zu prüfen, gezwungen war, es mit einem gewöhnlichen, voll-entwickelten Krötenmännchen zu paaren. Trotz der Ungleichheit dieses Paares hat seine Nachkommenschaft e gegenwärtig die richtige Verwandlungszeit bereits um etwa anderthalb Jahre überschritten, besitzt aber erst Hinterbeine, und der Verwandlungstrieb scheint ganz abhanden gekommen zu sein.

Die beiden oberen Figuren unseres Bildes (*Fig. 4, a, b*, s. S. 11) veranschaulichen das normale Stadium, welches den vierbeinigen neotenischen Larven entspricht (*a*), und die zugehörige, frischverwandelte Kröte (*b*), woraus der enorme Unterschied zwischen gewöhnlicher und neotenischer Entwicklung (*c, d, e*) am besten hervorgeht.

Vergleichen wir diesen meinen Fall mit dem Chauvin'schen *Xyolotl*, so ergibt sich zu Gunsten des letzteren die größere Zahl glücklich und mit positivem Erfolg durch das Experiment gebrachter Versuchstiere, zu Gunsten meines Falles aber, daß die geschlechtsreife Larve in der vom Experiment hervorgebrachten Form weder heute in der Natur vorkommt, noch unter ihren Ahnen denkbar ist; die geschlechtsreife Krötenlarve stellt eine für die Art neue Form dar, und wenn sie ihre Merkmale auf die Nachkommen überträgt, so kann man daher nicht, wie beim *Xyolotl*, dagegen aussagen, es handle sich nur um einen Rückschlag, um ein Wiedereinlenken in die seither verlassene Entwicklungsbahn der Vorfahren.

Ich muß mich noch des weiteren mit eigenen Beobachtungen befassen, welche ähnlich den bisher erwähnten die Vererbung von angebildeten Instinktabänderungen dartun, und zwar fernerhin ausschließlich Aenderungen des Fortpflanzungsinstinktes. Freilich sind sie alle, wie übrigens schon die früheren, unzertrennlich von Folgeerscheinungen für das körperliche Aussehen des Tieres; die Aenderungen der Lebensweise, der Triebe und Gewohnheiten sind ja nur ein Um-

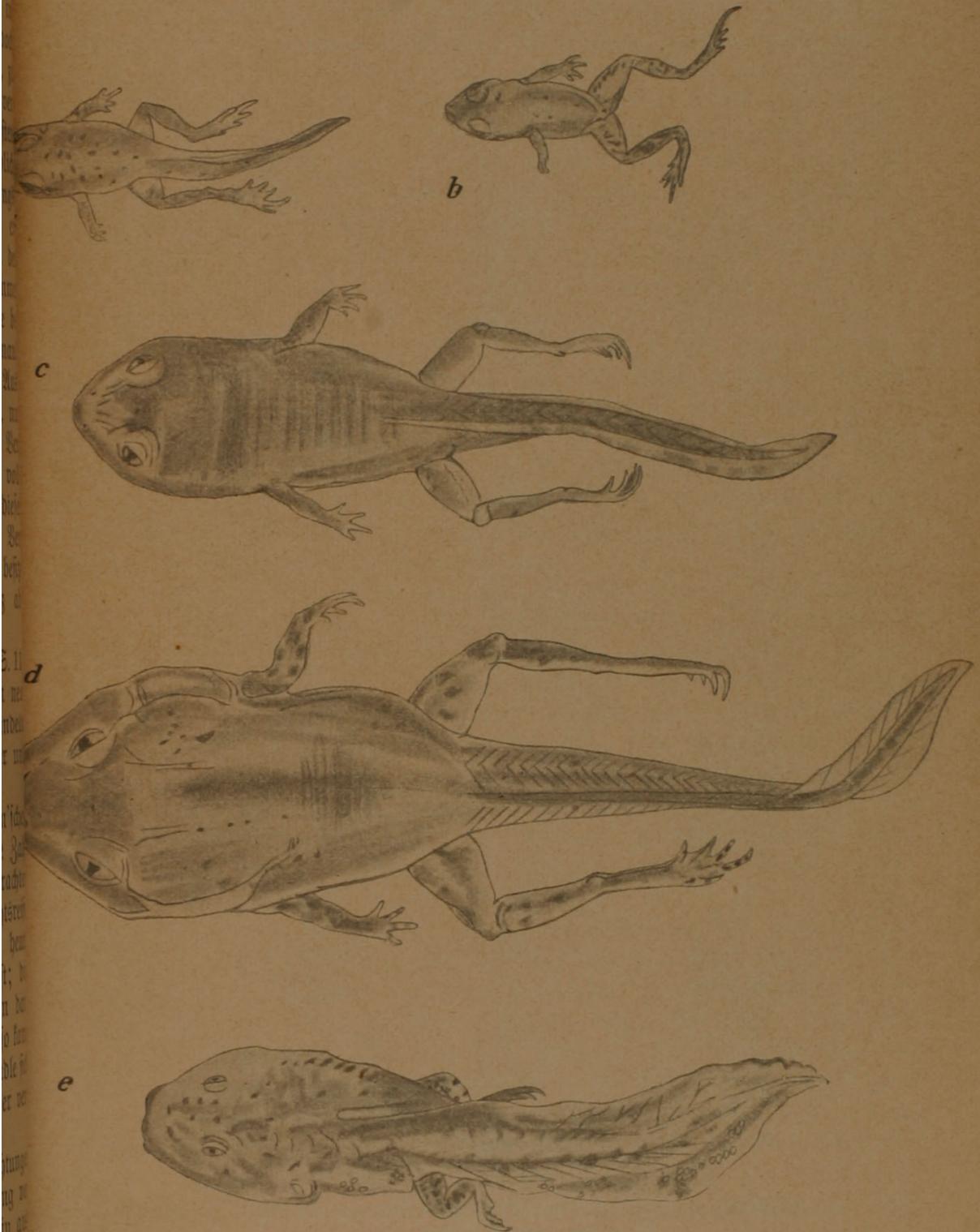


Fig. 4. Neotenie (Beibehalten jugendlicher Formzustände) bei der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*): *a, b* Normalstadien; *c* partiell, *d* total neotenische Larve; *e* Nachkommen der letzteren (Weibchen) und eines normalen, voll entwickelten Männchens.

weg zu denen der Körpergestalt; und naturgemäß ist dieser Umweg nie kürzer, als wenn er über den modifizierten Fortpflanzungstrieb hinwegführt. Wir bleiben gleich bei unserem vorigen Objekt, der Kröte *Alytes obstetricans*, die mit dem deutschen Namen „eier-

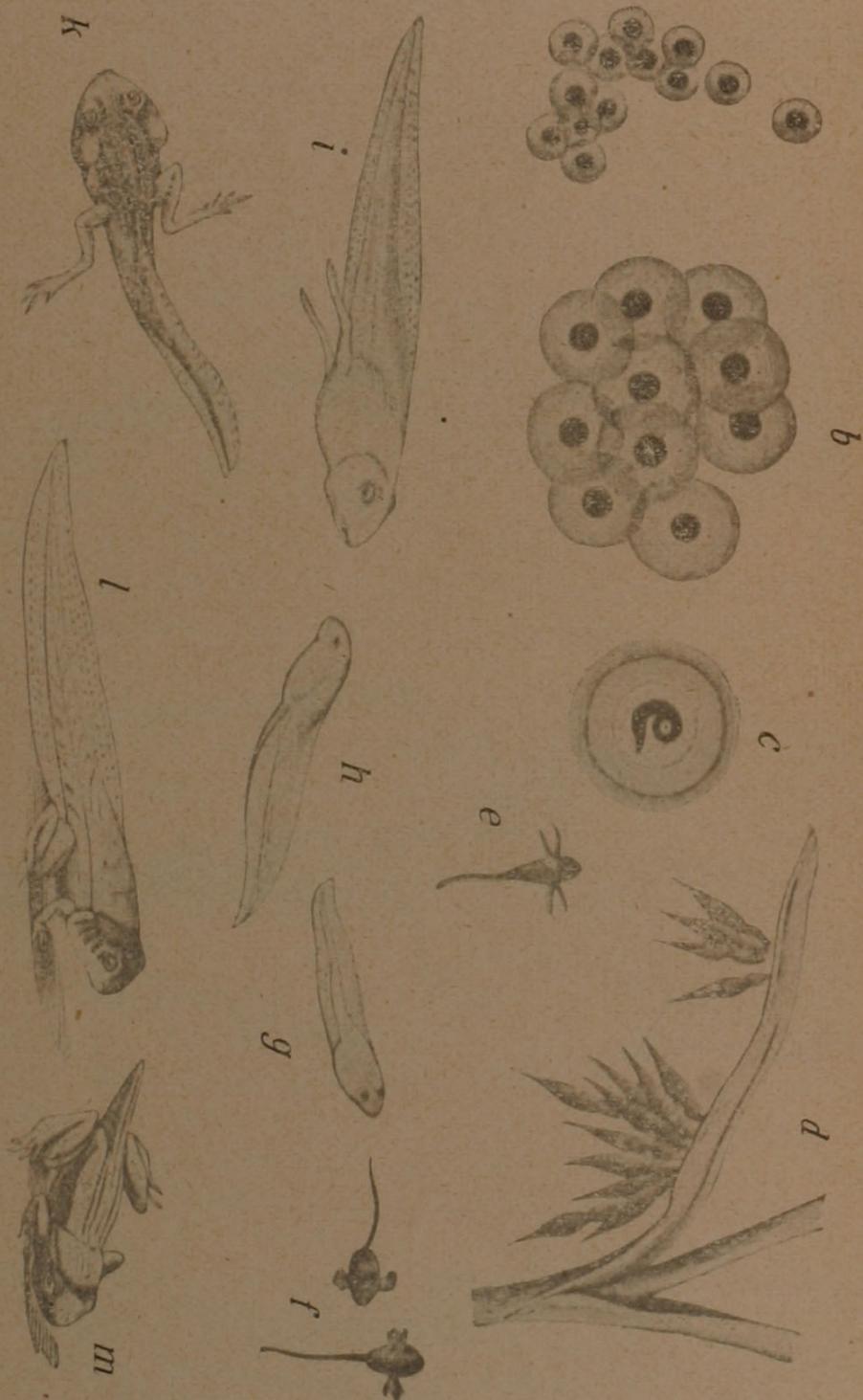


Fig. 5. Entwicklungszustände der Eier und Larven des Grasfrosches: *a* Eier nach dem Legen. — *b* dieselben wenig später. — *c* Larve im Ei. — *d* Larven gleich nach dem Schlüpfen. — *e*, *f* dieselben mit äußeren, *g*, *h* mit inneren Kiemen, noch fußlos. — *i* mit Hinterbeinen. — *k*, knapp vor Durchtreten der Vorderbeine. — *l* mit beiden Beinpaaren. — *m* Schwanz geschrumpft. — (Nach Brehm, VII. Bd., 3. Aufl., S. 638).

tragende“ oder „Geburtshelferkröte“ heißt; warum, werden wir gleich sehen, zuvor nur noch einige orientierende Worte über das regelmäßige Fortpflanzungsgeschäft, wie es sich bei den meisten Fröschen und Kröten abspielt (*Fig. 5*): sie suchen zum Zwecke der Fortpflanzung das Wasser auf. Hier umklammern die Männchen je ein Weibchen, und am Schlusse des Begattungsaktes erfolgt die Ablage und gleichzeitige Besamung von sehr zahlreichen (nach vielen Hunderten zählenden) kleinen Eiern, welche durch eine Gallerthülle umgeben und zu großen Klumpen oder Schnüren verbunden sind (*a*). Die gallertartige Hülle quillt im Wasser sofort auf und bildet um jedes einzelne dunkel gefärbte Laichkorn eine scharf davon abgehobene durchsichtige Kugelschale (*b, c*). Die Laichmassen bleiben nach ihrer Ablage und Befruchtung sich selbst überlassen; die Elterntiere kümmern sich nicht mehr um deren ferneres Schicksal. Aus den Eiern schlüpfen Larven aus, die noch keine Kiemen haben (*d*); erst nach einigen Tagen bekommen sie äußere Kiemen (*e*), die auch wieder eingezogen werden (*f*) und inneren Kiemen Platz machen (*g*). Aber noch wochenlang bleibt die Larve fußlos (*h*); sie erhält zuerst ihre rückwärtigen (*i*), dann ihre vorderen Gliedmaßen (*k*), worauf noch der Schwanz einschrumpft (*l*) und an Stelle der engen Hornkieser das tiefgespaltene Froschmaul (*m*) klappt. Der kleine fertige Froschlurch hüpfst ans Land.

Von dieser Regel gibt es in Europa eine einzige Ausnahme: eben die eiertragende oder Geburtshelferkröte (*Fig. 6*, s. umstehend). Umklammerung der Geschlechter und Ablage der Eier erfolgt auf dem Lande; es wird dabei eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Eiern (18 bis 83) hervorgebracht, die aber infolge ihres Dotterreichtums groß und hellfarbig — gelb — erscheinen (*c*). Die Gallerthülle, welche diese Eier zu einer Schnur verbindet, kann in der Luft nicht quellen, sondern trocknet im Gegenteil ein und schmiegt sich dicht der Oberfläche des Eies an (*b*). Das väterliche Tier leistet seinem Weibchen Geburtshilfe, indem es ihm die Laichschnur aus der Kloake zieht; an der Laichschnur selbst leistet es Brutpflege, indem es sie um seine Hinterschenkel wickelt (*a*) und hier so lange herumträgt, bis die Eier auschlüpfreif sind (*d*). Zu diesem Zeitpunkt begibt sich der Vater mit seiner Bürde ins Wasser, wo die Larven ihre Hüllen sprengen. Das tun sie aber nicht etwa in dem Stadium ohne besondere Atmungsorgane, sondern dieses und das ihm folgende Stadium mit äußeren Kiemen werden im Ei durchlaufen; die austriechende Larve (*e*) ist zwar noch fußlos, besitzt aber schon innere Kiemen. Der übrige Entwicklungsgang vollzieht sich dann wieder in Uebereinstimmung mit dem der anderen Frösche und Kröten: zweibeinige (*f*) vierbeinige Larve (*g*), Schrumpfen des Schwanzes (*h*) und Uebersiedlung ans feste Land (*i*).

Ich vermochte den geschilderten, gewöhnlichen Entwicklungsgang der Geburtshelferkröte in dreierlei Richtung erblich abzuändern. (Kammerer 1907b, 1909a). Erstens wurde das

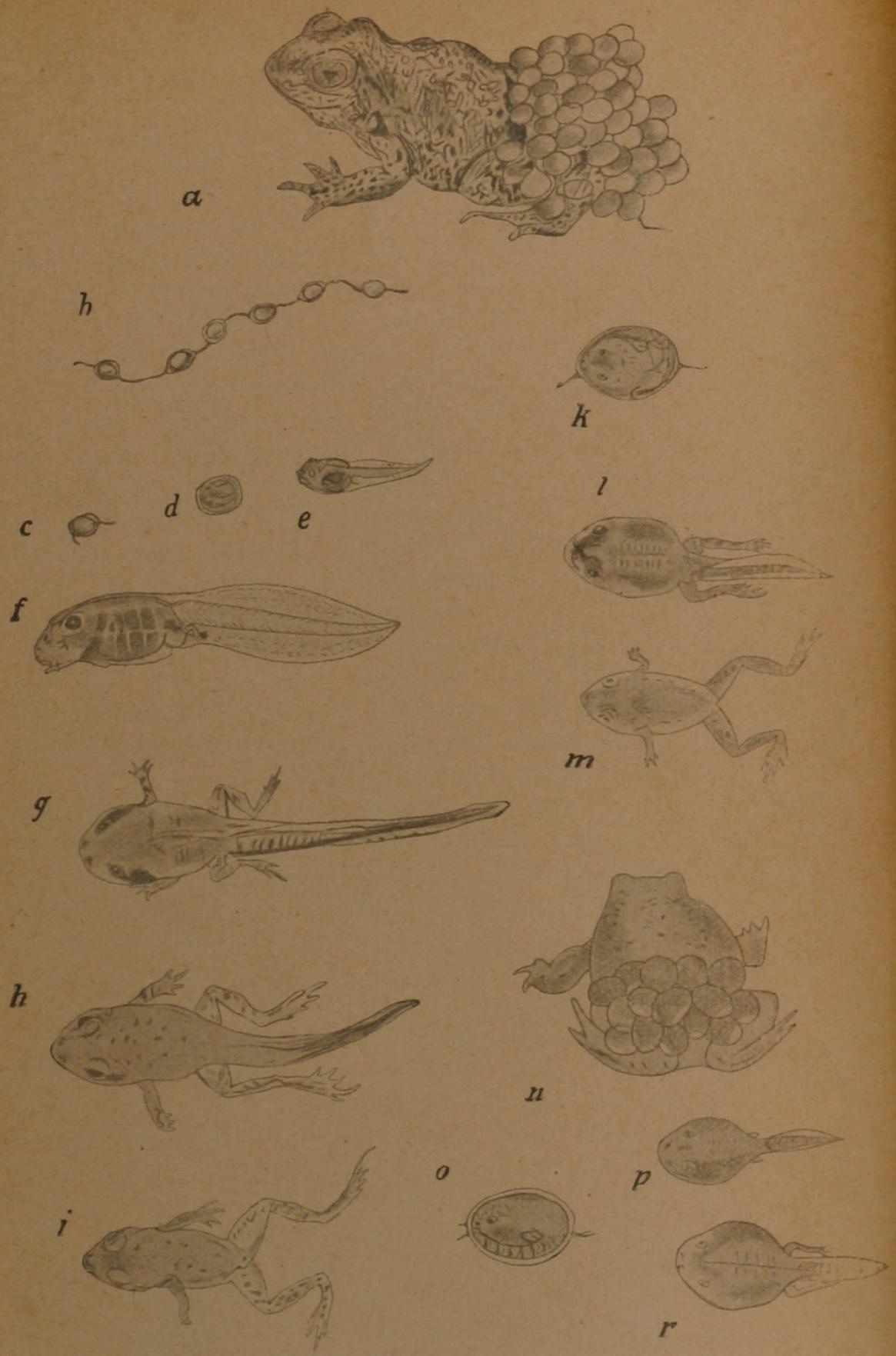


Fig. 6. „Rieseneier“ der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und deren Entwicklung.: *a*—*i* Normalstadien und zwar *a* Männchen, an den Eiern Brutpflege ausübend, *b* Laichschnur aufgewickelt, *c* einzelnes Ei daraus, frisch gelegt, *d* dasselbe zum Ausschlüpfen reif, *e* frisch geschlüpfte Larve, *f* Larve mit Hinterbeinen, *g* dieselbe auch mit Vorderbeinen, *h* mit beginnender Schrumpfung des Schwanzes, *i* junge, frisch verwandelte Kröte. — *k* Riesenei vor dem Ausschlüpfen (von oben), *l* frisch daraus geschlüpfte Larve, *m* soeben aus ihr verwandelte Kröte, *n* erwachsenes Männchen mit frischen Rieseneiern 2. Generation an den Schenkeln, *o* ein solches Riesenei vor dem Ausschlüpfen (von der Seite), *p* soeben ausgekrochene Larve ohne Fortwirkung, *r* mit Fortwirkung der Experimentalsbedingungen

Unabhängigwerden vom Wasser und die Anpassung ans Land, welche sich schon normalerweise in der außerhalb des Wassers verlegten Eientwicklung ausspricht, auf die Spitze getrieben: bewirkt man durch Wärme, daß alle Entwicklungsstufen im Ei rascher ablaufen, durch Lichtabschluß und relative Trockenheit, daß das Aus-

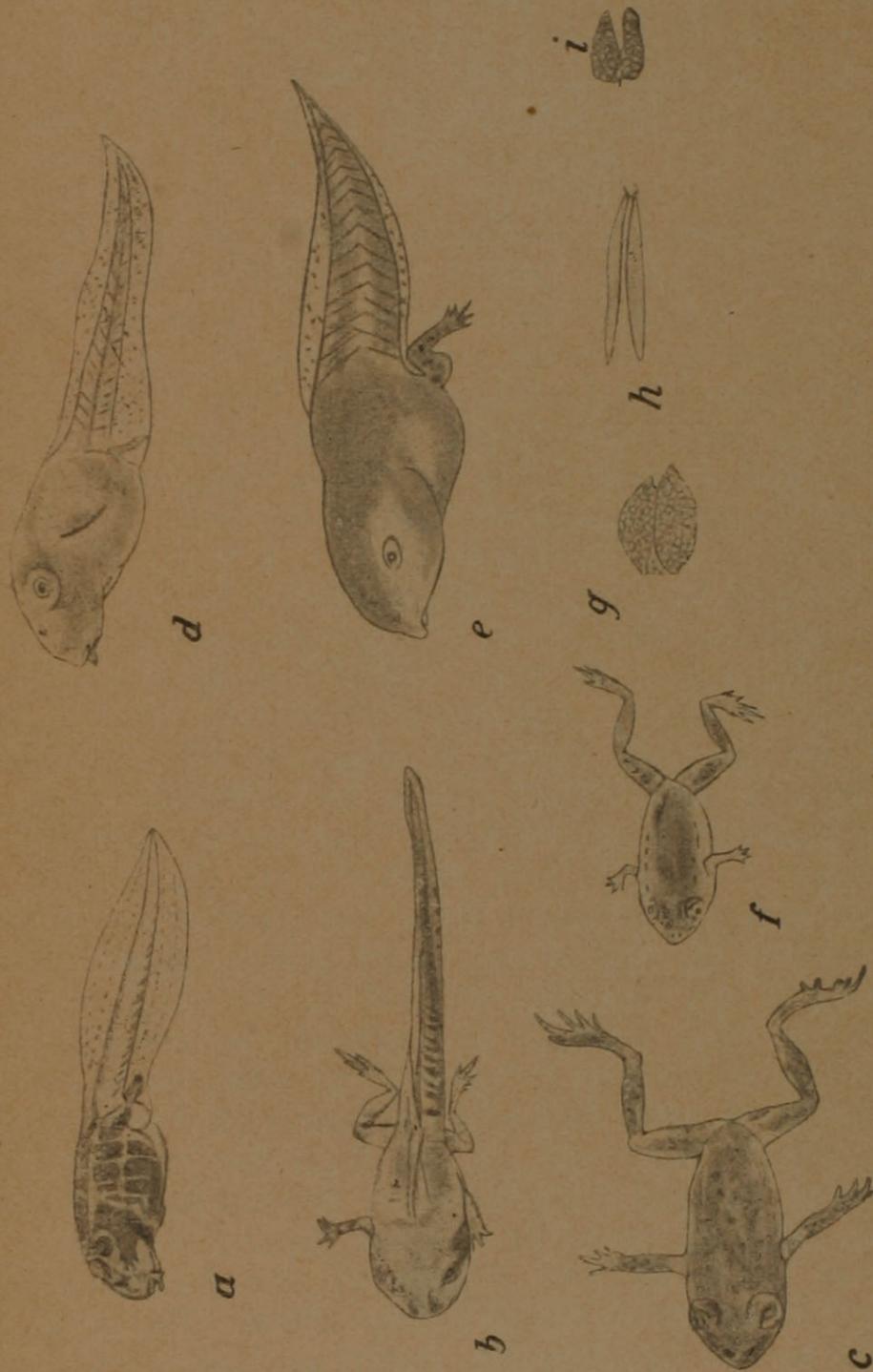


Fig. 7. „Landlarven“ der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*): a—c Normalstadien, und zwar a Wasserlarve zweibeinig, b dieselbe vierbeinig, c frisch daraus verwandelte Kröte. — d Landlarve, ungefähr so alt wie a; e ältere Landlarve 2. Generation, f frisch aus einer Landlarve verwandelte Kröte, g Lunge derselben, h Lunge einer Wasserlarve wie a, i Lunge einer Landlarve wie d.

schlüpfen sich verzögert, so erhält man riesige Eier (*k*), in denen die Embryonen liegen bleiben, bis sie gut ausgebildete Hinterbeine besitzen (*l*). Die aus ihnen herangezogenen Kröten bleiben zwerghaft (*m*), wahrscheinlich weil die Zellvermehrung und damit das gesamte Wachstum durch die verkürzte und mangelhafte Tränkung der Gewebe mit Wasser gehemmt ist. Die Eier, welche die Zwergkröten legen, sind ganz besonders gering an Zahl und nun schon von vornherein un-
gemein reich an Dotter, noch viel reicher, als ohnehin die gewöhnlichen, und es gewährt einen seltsamen Anblick, ein verzweigtes Männchen an den sehr wenigen, sehr großen Eiern Brutpflege ausüben zu sehen (*n*). Hatte man die Versuchsbedingungen auf diese Generation, die Eier nämlich (*o*), fortwirken lassen, so kamen abermals Larven mit vollkommen entwickelten Hinterbeinen zum Vorschein (*r*); hatte man sie aber in normale Temperatur-, Beleuchtungs- und Feuchtigkeitsbedingungen zurückgebracht, so gelangten Larven mit stummelförmigen Hinterbeinen zum Ausschlüpfen (*p*).

Man kann zweitens die Larven, statt sie im Wasser aufzuziehen, bis zur zweibeinigen Entwicklungsstufe auf feuchter Erde fortbringen, worauf man sie bei Gefahr sonstigen Absterbens ihrem gewöhnlichen Lebenselement zurückgeben muß. Die drei Figuren am linken Rande unseres Bildes (*Fig. 7*, s. S. 15) veranschaulichen nochmals die für den Vergleich nötigen Stadien der Normalentwicklung, also der Wasserlarven (*a, b, c*). Die Landlarven (*d*) sind dickhäutiger — im Bilde kann dies daran erkannt werden, daß die Rumpfmuskulatur (vergl. *a*) nicht durchschimmert — haben schmälere Flossensaum, hingegen stärkere Muskelpartie des Schwanzes. Eine bemerkenswerte Abänderung erfährt die Entwicklung der Lungen. Bei Wasserlarven sind es einfache, glattwandige Schläuche (*h*), bei gleichaltrigen Landlarven sind es bereits in Waben und Bläschen abgeteilte Säcke (*i*), die sich in Form und Struktur denen der fertigen Kröten nähern (*g*). Aus Landlarven hervorgegangene Kröten sind abermals und aus demselben Grunde wie vorhin Zwerge (*f*); hält man die von ihnen gezeugten Larven wiederum außer Wasser, so ergibt sich eine beträchtliche Steigerung der Fähigkeit, auf dem Lande auszuharren; es wird folglich hier ein weiteres Stadium erreicht als in der vorigen Generation (*e*), bis knapp vor dem Durchtreten der Vorderbeine, und alle Anpassungen an das Landleben beweisen ihren erblichen Ursprung, indem sie nunmehr verstärkt auftreten.

Nun unsere dritte Anpassungs- und Vererbungsreihe. Die Figurenreihe am linken Rande unseres Bildes (*Fig. 8, a—f*) bringt abermals die für den Vergleich inbetracht kommenden Stadien der Normalentwicklung, welche, wie wir sahen, mit väterlicher Brutpflege verläuft. Hält man aber die zeugungsfähigen Geburtshelferkröten in einer hohen Temperatur von 25 bis 30 Grad Celsius, so geben sie die geschilderte Brutpflege vollständig auf und kehren zu den primitiven Zeugungsgewohnheiten der übrigen Frosch-



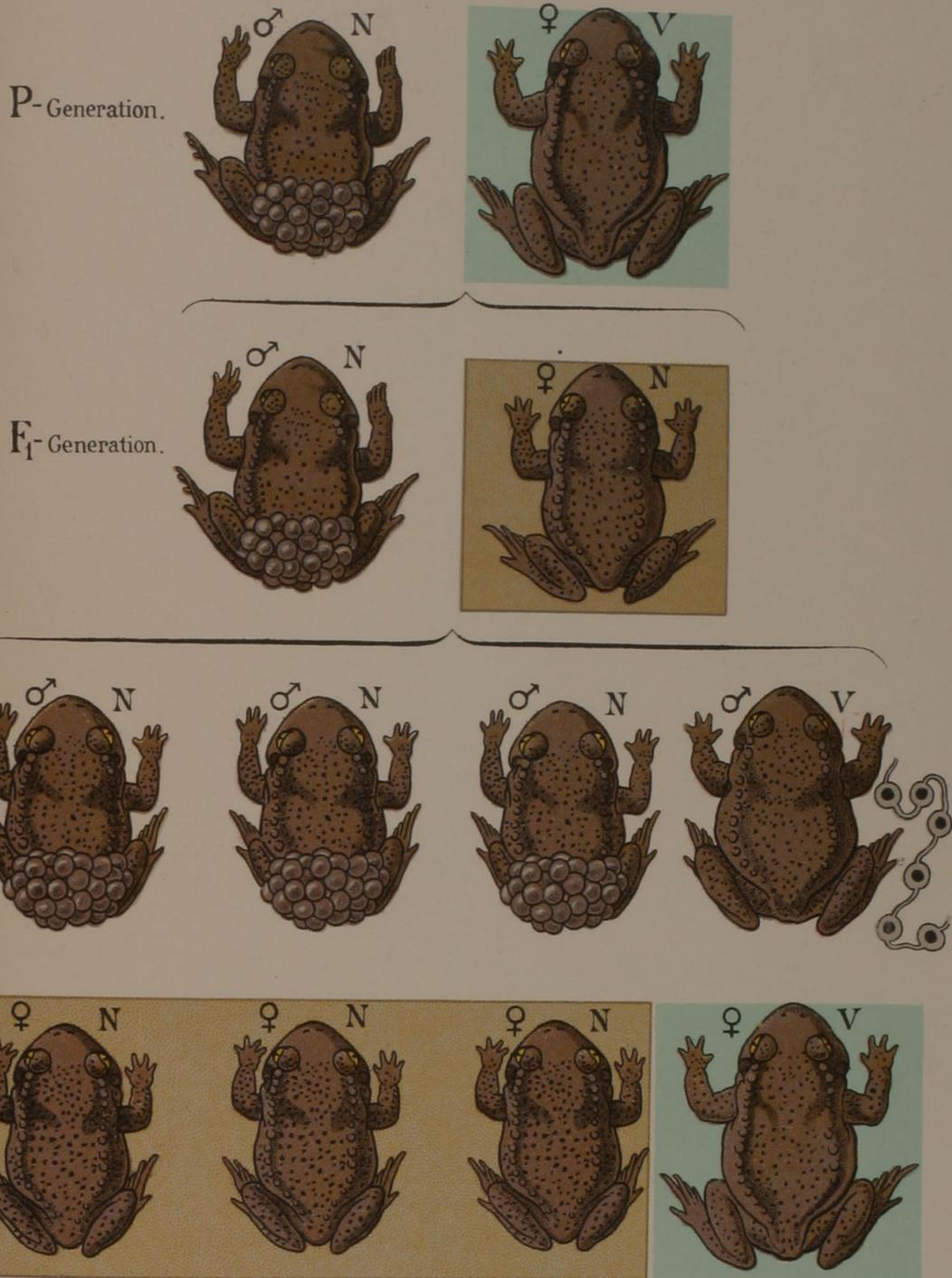
Fig. 8. „Wassereier“ der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und deren Entwicklung: *a-f* Normalstadien, und zwar *a* Schnur von Landeieren, *b* einzelnes Ei daraus, *c* dasselbe vor dem Ausschlüpfen, *d* frisch geschlüpfte Larve von oben, *e* dieselbe von der Seite, *f* daraus entwickelte Kröte, frisch verwandelt. — *g* Schnur von Wassereiern, *h* einzelnes Ei daraus mit gequollener Hülle, *i* dasselbe vor dem Ausschlüpfen, *j* frisch daraus geschlüpfte Larve von oben, *k* dieselbe von der Seite, *l* Kopf derselben vergrößert, *m* daraus entwickelte Kröte, frisch verwandelt. — *n* frisch aus dem Wasserei getrocknete Larve 2. Generation von oben, *o* dieselbe von der Seite, *p* Kopf derselben vergrößert. — *q* Schnur von Wassereiern der 5. Generation (Neurentel), *r* daraus frisch getrocknete Larve von oben, *s* dieselbe von der Seite, *t* Kopf derselben vergrößert. — *u* Vorderbein einer normalen, männlichen Geburtshelferkröte, *v* Vorderbein einer aus dem Wasserei 5. Generation hervorgegangenen männlichen Kröte, *w* Stellung der Vorderbeine des normalen, *x* des aus einem Wasserei 5. Generation stammenden Krötenmännchens, von vorne gesehen.

lurche zurück. Die ihnen ungewohnte Hitze veranlaßt nämlich die Tiere, in dem ihnen stets zur Verfügung stehenden Wasserbecken Kühlung zu suchen; hier finden sich jetzt die Geschlechter, und ebendahier finden auch Begattungen und Eiablagen statt. In dem Augenblick aber, als die Gallertthülle jetzt mit Wasser in Berührung tritt, quillt sie auf (*g, h*), verliert dadurch ihre Klebrigkeit und selbstredend ihre Eigenschaft, sich später beim Eintrocknen, welches eben garnicht stattfindet, um die Schenkel des Männchens fest zusammenzuziehen; macht es also dem Männchen unmöglich, die Laichschnur auf seinen Hintergliedmaßen zu befestigen. Die Laichschnur bleibt deshalb im Wasser liegen, wo sich trotz der fremden Umgebung etliche Eier zu entwickeln vermögen (*i*). In dem Maße, als das Aufsuchen des Wassers und die dortige Erledigung des Fortpflanzungsgeschäftes ohne Brutpflege zur Gewohnheit wird, so daß sich die Tiere schließlich auch ohne den Zwang der übermäßig hohen Temperatur ebenso benehmen, in dem Maße treten an den Eiern und Larven gewisse Veränderungen auf, welche weiteren Rückannäherungen zur ursprünglichen Zeugungsart der Kröten entsprechen. Die Zahl der Eier und ihre Fähigkeit, sich unter Wasser zu entwickeln, hat ansehnlich zugenommen; dafür sind die Wassereier (*g*) dotterärmer als Landeier (*a*), daher kleiner und anders — nämlich dunkler — gefärbt. Nur dank der gequollenen Gallertschicht erscheinen sie ebenso groß wie früher. Aus ihnen schlüpfen die Larven in zeitigerem Stadium aus, nämlich wenn sie noch die äußeren Kiemen haben (*j, k*), von denen die Geburtshelferkröte nur ein einziges (das vorderste) Paar besitzt (*l*). Die aus den Larven hervorgegangenen Kröten (*m*) zeichnen sich normalen Exemplaren gegenüber (*f*) durch bedeutendere Körpergröße aus, wahrscheinlich infolge der länger andauernden und ausgiebigeren Ausspülung mit Wasser, eines die Zellvermehrung und daher das gesamte Wachstum fördernden Umstandes.

Um die Vererbung der Fortpflanzungsanpassung zu prüfen, übertrug ich eine Partie Wassereier sogleich nach deren Ablage in normale Bedingungen, in einen Raum, wo sich auch die Kontrollzucht befindet und dauernd normal bleibt. War die Fortpflanzungsanpassung bei den Eltern schon feste Instinktabänderung gewesen, so ließ auch die Vererbung an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig: die geschlechtsreif gewordenen jungen Geburtshelferkröten suchten nach Eintritt ihrer ersten Eierlegeperiode das Wasser auf und setzten dort ihre aus zahlreichen kleinen, dunkelfarbigem Eiern bestehenden

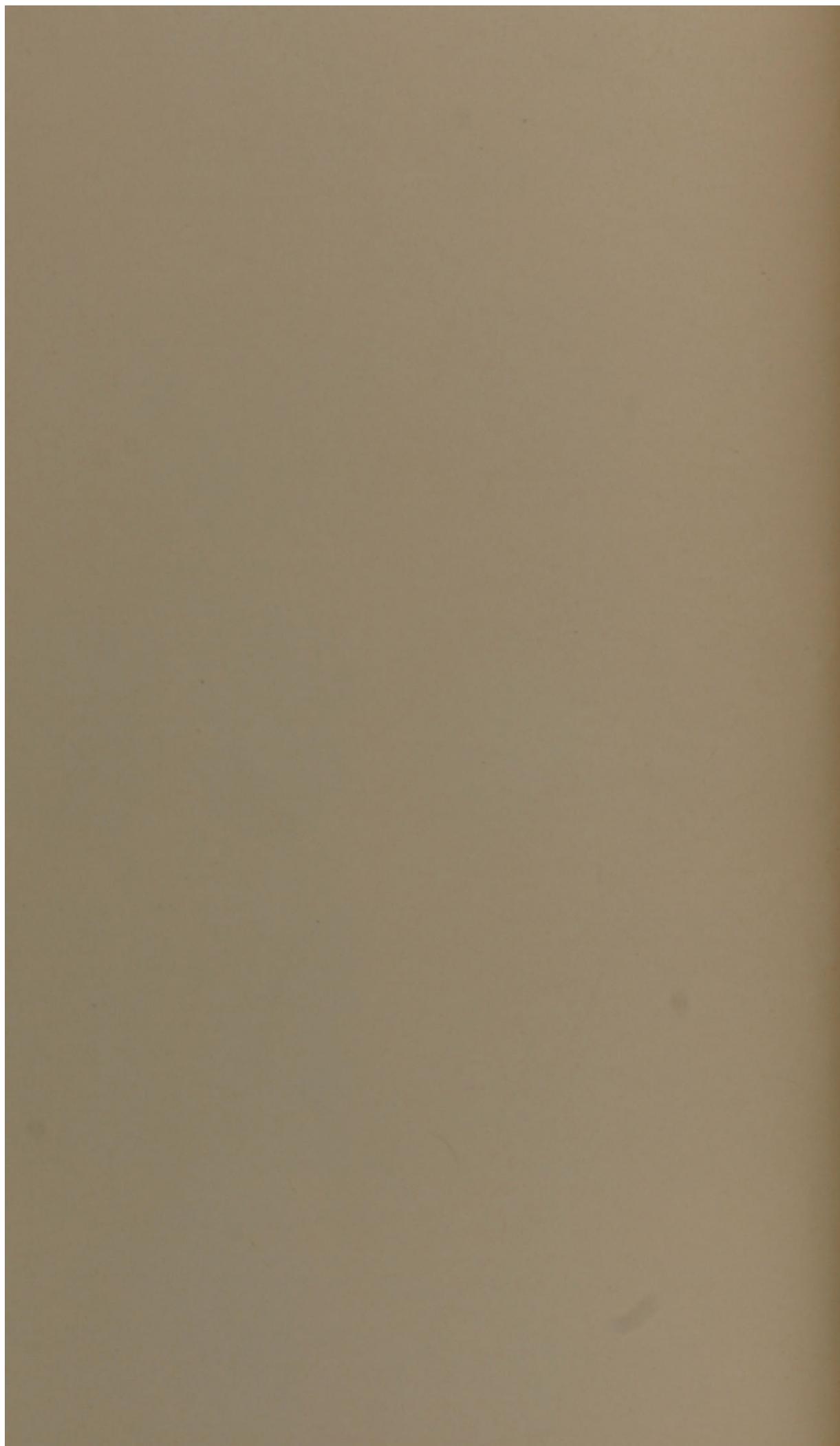
Fig. 9. Kreuzung des normalen (brutpflegenden) Geburtshelferkrötenmännchens mit dem veränderten (wasserlegenden) Weibchen: ♂ *N* normales, ♂ *V* verändertes Männchen; ♀ *N* normales, ♀ *V* verändertes Weibchen. —
P-Generation = Paternal- oder Elterngeneration,
*F*₁-Generation = 1. Filial- oder Tochtergeneration,
*F*₂-Generation = 2. Filial- oder Enkelgeneration.

Fig. 9.



Alytes obstetricans.

kreuzung des normalen (brutpflegenden) Geburtshelferkröten-Männchens mit dem veränderten (wasserlegenden) Weibchen.



Laichschnüre ab, ohne sich weiter darum zu bekümmern. Die Wassereier späterer Generationen (q) sind noch kleiner und besitzen noch dickere Gallerthüllen, welcher Substanzgewinn zum Teile auf Verkürzung des sie verbindenden Gallertstranges zurückzuführen ist. Die aus Wassereiern entwickelten Larven späterer Generationen (n, r) zeigen Zunahme dunklen Farbstoffes, Abnahme des Dottersackes bis zu dessen gänzlicher Rückbildung (k, o, s), sowie Veränderungen an den Kiemen: sie verkürzen, vereinfachen, vergrößern sich (l, p), und während sonst nur der erste von den Kiemenbogen des Skeletts eine Kieme trägt, sind in der Ururenkelgeneration an allen drei freien Kiemenbogen Kiemen gewachsen (t). Eine wichtige funktionelle Veränderung zeigen endlich auch die geschlechtsreifen Männchen dieser Generation: sie begatten sich, abweichend von den normalen Instinkten der Art, stets im Wasser; in Anpassung an das schwierigere Festhalten des Weibchens in diesem schlüpfrigen Element bekommen die Männchen rauhe Brunstschwielen an ihren Daumen (o, v) und ganz besonders verstärkte Armmuskeln, welche der Vordergliedmaße eine mehr einwärtsgedrehte Haltung verleihen (x), äußere Geschlechtsmerkmale, die für alle im Wasser kopulierenden Froschlurche zutreffen, nicht aber für die sonst auf dem Lande kopulierende Geburtshelferkröte (u, w).

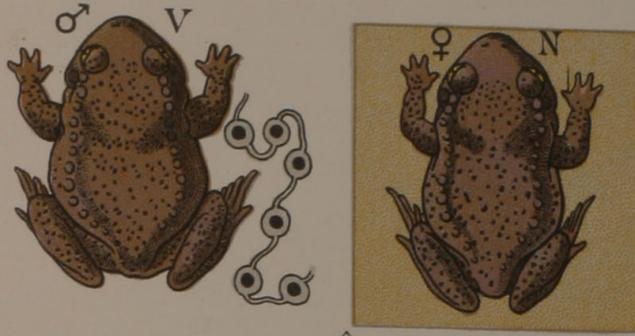
Der Brutpflegeinstinkt oder dessen Ausbleiben sind Eigenschaften, welche bei der Geburtshelferkröte speziell dem Männchen zukommen; Beschaffenheit und Entwicklungsrichtung des Eies aber sind Eigenschaften, welche in letzter Linie überall dem weiblichen Körper entstammen. Es erschien deshalb verlockend, zwischen normalen und hinsichtlich ihrer Fortpflanzung abgeänderten Geburtshelferkröten Kreuzungen zu veranlassen (Kammerer 1909 d). Auf unseren Bildern (*Fig. 9*, s. farb. Tafel neb. S. 18) erscheint das normale Männchen (♂ N) mit der feinen Hinterschenkeln knäuel förmig aufsitzenden Laichschnur, um anzudeuten, daß es erforderlichenfalles die ihm zuständige Brutpflege wirklich ausübt. Das veränderte Männchen (♂ V) ist größer und hat die Laichschnur, welche kleinere, dunklere, von gequollenen Hüllen umgebene Eier enthält, unbeachtet neben sich liegen gelassen. Das normale Weibchen (♀ N) erscheint in bräunlichem Felde, um anzuzeigen, daß es seine Eier auf der Erde legt; das größere abgeänderte Weibchen (♀ V) im blauen Felde, weil es die Eier ins Wasser legt. — Ich kreuze in dem einen Falle normales Männchen mit abgeändertem Weibchen (P -Generation). Die aus dieser Paarung hervorgehenden Jungen (F_1 -Generation) erweisen sich gelegentlich ihrer ersten Laichperiode samt und sonders als normal, die Männchen brutpflegend, die Weibchen landlegend. Ich dachte nichts anderes, als daß die Instinktveränderung infolge Hinzuziehung des normalen Männchens in der Elterngeneration endgültig erloschen sei. Allein sie kam in der Enkelgeneration (F_2) fast genau bei einem Viertel der Nachkommen wieder zum Vorschein; die übrigen drei Viertel dieser zweiten Nachkommengeneration sind normal. Die umgekehrte

Kreuzung, normales Weibchen mit abgeändertem Männchen (*Fig. 10*), hatte folgendes Ergebnis: die erste Nachkommengeneration (F_1) hält sich abermals ausnahmslos an das Muster des Vaters (P), trägt sohin in sämtlichen Individuen die vom Experiment hervorgerufene Fortpflanzungsveränderung zur Schau, die Weibchen wasserlegend, die Männchen nicht brutpflegend. Die zweite Nachkommengeneration (F_2) ist zu einem Viertel normal, zu restlichen drei Vierteln verändert. — Beachten Sie bitte jetzt einen Augenblick das folgende Schema (*Fig. 11*, s. farb. Tafel neb. S. 8); es entspricht den Erfahrungen, die man bei Kreuzung von Rassen im ganzen Tier- und Pflanzenreich sehr häufig gemacht hat: kreuzt man nämlich etwa eine dunkle mit einer hellen Rasse, so ist die eine von beiden Eigenschaften in der Tochter- oder ersten Filialgeneration Alleinherrscherin, z. B. dunkel. Erzieht man aus einem Paare dieser scheinbar rein dunklen Rasse eine Enkel- oder zweite Filialgeneration, so herrscht zwar „Dunkel“ abermals vor, aber nur zu drei Vierteln, während ein restliches Viertel das großelterliche „Hell“ wieder in Erscheinung bringt. Züchtet man mit diesem hellen Viertel weiter, so kommt Dunkel nie wieder heraus, das Hell ist und bleibt nun wirklich rein. Züchtet man mit jenen drei dunklen Vierteln weiter, so ergibt sich, daß ein bestimmtes Viertel davon fortan ebenfalls rein zieht, und stets nur dunkle Nachkommen liefert; die noch übrigen zwei Viertel aber ergeben, unter einander gepaart, in der Urenkel- oder dritten Filialgeneration abermals die Aufspaltung in $\frac{3}{4}$ Dunkel, wovon $\frac{1}{4}$ reinrassig, $\frac{2}{4}$ gemischtrassig, und in $\frac{1}{4}$ reinrassiges Hell. So geht es dann weiter, so lange die Inzucht das Erhalten von Nachkommen überhaupt gestattet. Man nennt dieses Vererbungsschema, von welchem unser Bild (*Fig. 11*) den denkbar einfachsten Fall wiedergibt, nach seinem Entdecker das Mendel'sche Spaltungsschema oder die Prävalenzregel; und man nennt diejenige Eigenschaft, welche in der 1. Nachkommengeneration ganz, in den folgenden zu je $\frac{3}{4}$ vorherrscht, die dominante, diejenige Eigenschaft aber, welche in der 1. Nachkommengeneration ganz zurücktritt, in den folgenden nur zu je $\frac{1}{4}$ erscheint, die rezessive. Die zahlenmäßige Anordnung dieser Eigenschaften bei den Nachkommen ist für gewöhnlich unabhängig davon, welches Geschlecht bei den Eltern Träger der dominanten oder rezessiven Eigenschaft gewesen war. — Nicht so in unseren besonderen Kreuzungsfällen (*Fig. 9, 10*). Es ist zwar ohne weiteres klar, daß auch sie sich der Mendel'schen Regel einreihen, aber das dominante Merkmal bindet

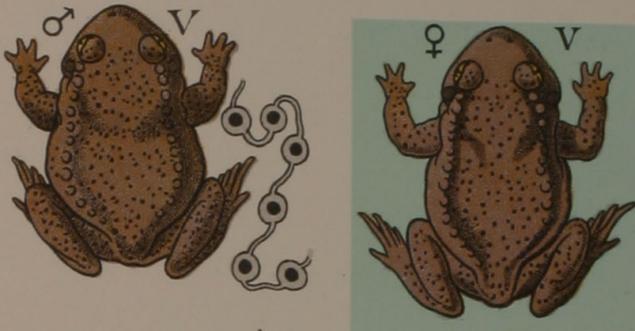
Fig. 10. Kreuzung des veränderten (nicht brutpflegenden) Geburtshelferkrötenmännchens mit dem normalen (landlegenden) Weibchen: ♂ N normales, ♂ V verändertes Männchen, ♀ N normales, ♀ V verändertes Weibchen.
 P -Generation = Paternal- oder Elterngeneration,
 F_1 -Generation = Filial- oder Tochtergeneration,
 F_2 -Generation = Filial- oder Enkelgeneration.

Fig. 10.

P-Generation.



F₁-Generation.

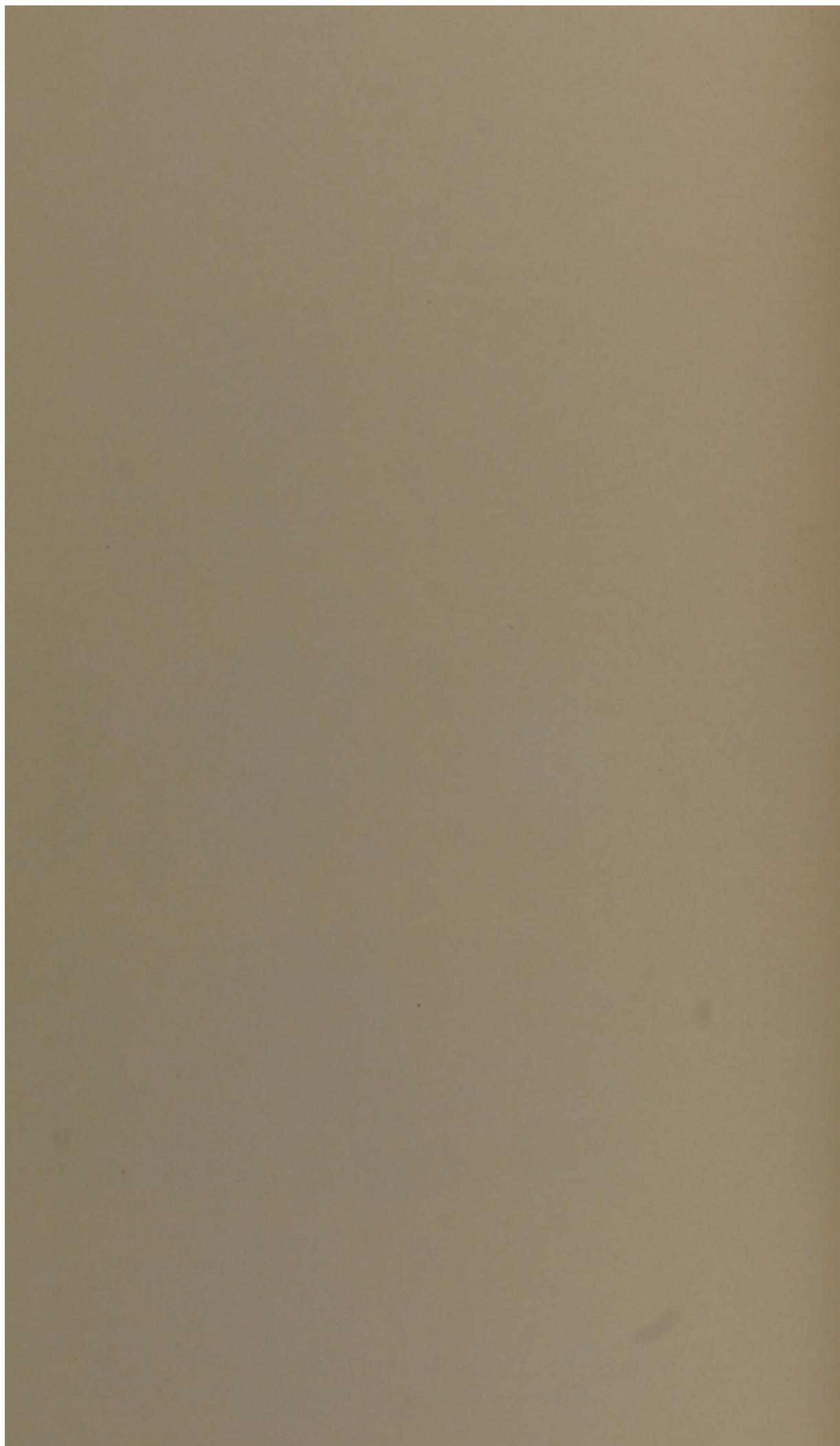


F₂-
Generation.



Alytes obstetricans.

Kreuzung des veränderten (nicht brutpflegenden) Geburtshelferkröten-Männchens mit dem normalen (landlegenden) Weibchen.



sich hier an den Vater, und je nachdem, ob wir ein Männchen mit dieser oder jener Eigenschaft zur Zucht verwenden, tritt ein Wechsel in der Dominanz ein. Hingegen knüpft sich das rezessive Merkmal im Falle der Geburtshelferkröten an die Mutter. Ich bin überzeugt, daß dieser ungewöhnliche Wechsel mit der Verteilung der inbetracht kommenden Instinkte auf die beiden Geschlechter etwas zu tun hat. Doch ist dies zunächst nebensächlich im Vergleich zu dem wichtigen Ergebnis, daß erworbene Eigenschaften sich nicht nur überhaupt vererben, sondern sich in der Mischung mit unverändert gebliebenen Merkmalen auch der Mendel'schen Regel fügen; die erworbene Eigenschaft hat hierdurch Gelegenheit, aus der Mischung mit anderen Eigenschaften zu einem gewissen Prozentsatz rein hervorzugehen und daher trotz jener Vermengung erhalten zu bleiben.

Ein weiteres Beispiel für Vererbung eines künstlich veränderten Zeugungsinstinktes mit morphologischen Folgen lieferte mir (Kammerer 1907b) unser gewöhnlicher, grüner Laubfrosch (*Hyla arborea*). Der Laubfrosch legt normalerweise, wie ich es früher schon als Regel für die meisten Frösche und Kröten berichtet hatte (*Fig. 5*), die beträchtliche Zahl von 800—1000 kleinen Eiern, die durch eine aufquellende Gallerischicht zu Klumpen vereinigt sind, ins Wasser ab. Die Larven oder Kaulquappen haben, wenn sie aus den Eiern schlüpfen, zunächst gar keine besonderen Atmungsorgane; dann bekommen sie äußere, zuletzt innere Kiemen. Ich entzog nun meinen Laubfröschen das Wasserbecken, wohin sie ihre Laichklumpen hätten absetzen können; doch waren in ihren Wohnbehältern zahlreiche Blattpflanzen vorhanden, deren jugendliche Blätter dütenförmig zusammengerollt sind, wie dies z. B. für den als Zimmerpflanze verbreiteten Korbstengel (*Aspidistra*) zutrifft (*Fig. 12*, s. S. 22). In diesen Düten sammelt sich gerne etwas Feuchtigkeit an, und hier legten die Laubfrösche in Ermangelung größerer Wasseransammlungen ihre Eier ab. Die Larven, welche den nur feucht erhaltenen Düteneiern ihre Entstehung verdankten, kamen erst auf einer späteren Entwicklungsstufe aus der Eihülle, nämlich erst dann, wenn sie bereits innere Kiemen aufwiesen (*Fig. 13 c*, s. S. 23); das normale Ausschlüpfstadium ohne (*a*) und das Stadium mit äußeren Kiemen waren noch innerhalb des Eies durchlaufen worden. Die verwandelten Frösche blieben zeitlebens sehr klein, sie stellen eine neue Klasse von Zwerglaubfröschen dar (*d*). Daß sie geschlechtsreif sind, erkennt man an der mächtigen Schallblase, welche die kleinen Männchen ganz ebenso tragen wie sonst erst die großen (*b*). Nebenbei bemerkt, bedeutet dies alles eine Annäherung an die Fortpflanzungsgewohnheiten gewisser tropischer Baumfrösche, in deren Heimat ziemlich beständige Wasseransammlungen auf Pflanzen im Gegensatz stehen zur Armut an geeigneten Laichgewässern auf dem Erdboden. Die Zwergfrösche wurden zur Paarung gebracht inmitten einer Umgebung, wo sie dütenbildende Gewächse wie auch ein Wasserbassin zur Verfügung hatten. Sie legten ihre Eier in das letztere,

gaben also zwar die von ihren Eltern angenommene Instinkt-
abänderung auf; trotzdem wiederholten diese Wassereier in abge-
schwächtem Maße die Entwicklungseigentümlichkeiten der in Pflanzen-
düten abgelegten Landeier. Unter anderem krochen die Larven auf
dem Stadium mit äußeren Kiemen aus (e), also zwar nicht wieder



Fig. 12. Korbstengel (*Aspidistra* [*Plectogyne*] *variegata*) von Laubfröschen (*Hyla arborea*) belebt, welche in die dütenförmigen, jugendlichen Blätter ihre Eierklumpen absetzen. (Phot. A. Cerny, Wien.)

erst auf demjenigen mit inneren Kiemen, aber auch nicht schon auf demjenigen ohne Kiemen; die ausgewachsenen Frösche (f) hielten in ihrer Größe ungefähr die Mitte zwischen ihren zwerghaften Eltern und den in bezug auf ihre Dimensionen noch normalen Großeltern.

Die bereits ziemlich stattliche Reihe der Experimentalbeweise für Vererbung aufgezwungener Instinktvariationen habe ich schließlich noch durch Versuche an den in unseren Wäldern heimischen Erdsalamandern vermehrt (Kammerer 1907 c). Alle meine Zuhörer kennen wohl den gelbfleckigen Feuersalamander (*Salamandra maculosa*) (*Fig. 14c*, s. farb. Tafel neb. S. 8). Das Tier ist lebendiggebärend in dem Sinne, daß die Larven kurz vor oder sofort nach Verlassen des Mutterleibes ihre Eihüllen sprengen und nun in Waldbächen ein mehrmonatelanges Wasserleben führen (*a, b*). Die Salamanderlarven sind, wie die schon beschriebenen des *Axolotl*, Kiementragend und mit einem Schwanzflossensaum versehen; ein einziges Weibchen des Feuersalamanders bringt ihrer oft über 50 am Ende einer einzigen Trächtigkeitsperiode zur Welt. Vielleicht finden sich Touristen unter Ihnen, die gelegentlich ihrer Bergwanderungen, wenn sie gerade recht schlechtes Wetter

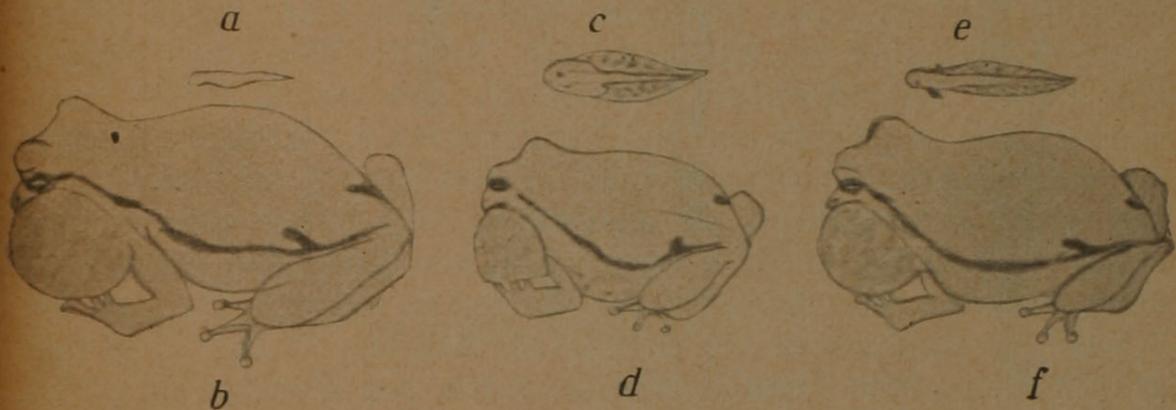


Fig. 13 Laubfrosch: *a* frisch aus dem Wasser-Ei gekrochene normale Larve, *b* daraus hervorgegangener Frosch, geschlechtsreifes Männchen mit Schallblase; *c* frisch aus dem (Land)-Ei gekrochene veränderte Larve, *d* daraus hervorgegangener Frosch, geschlechtsreifes Zwergmännchen; *e* und *f* die entsprechenden Stadien, Nachkommen von *d*. (Nach Kammerer aus Przibram, Experimentalzoologie, III. Band; Verlag F. Deuticke, Wien und Leipzig).

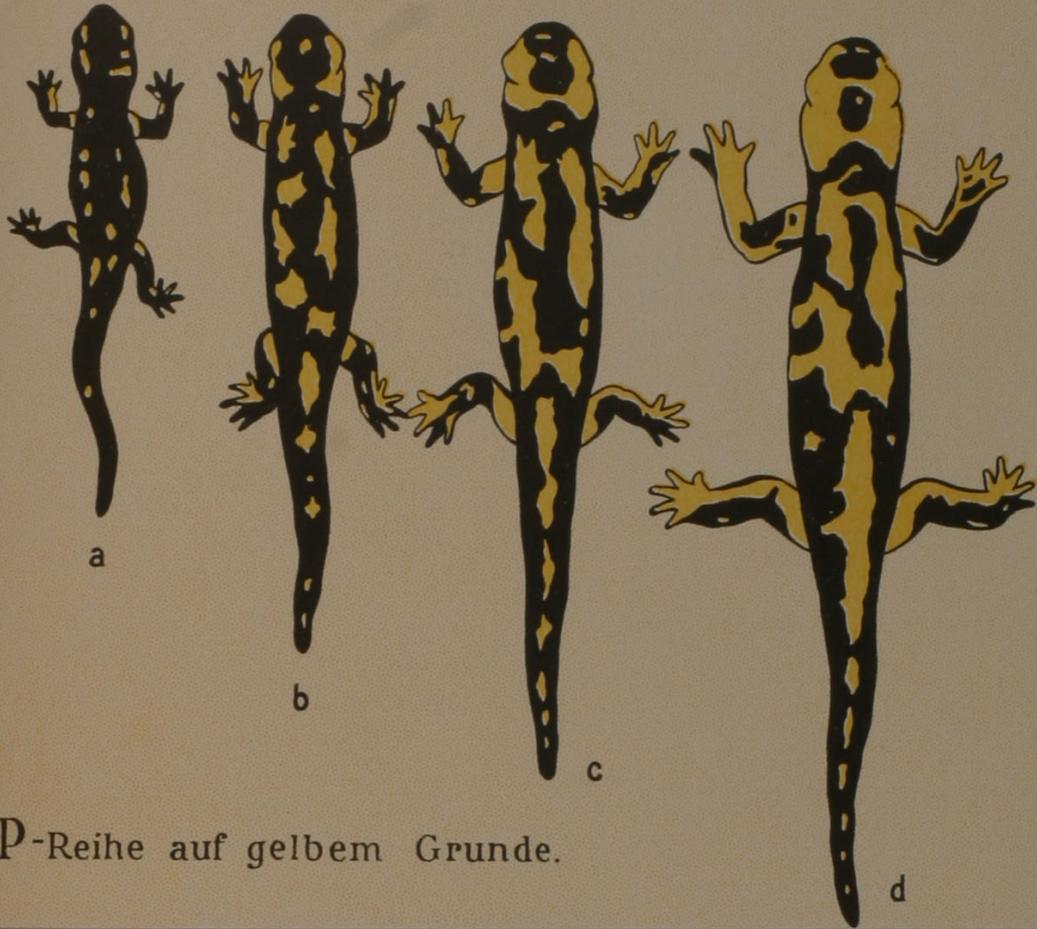
hatten, auch unserer zweiten Erdsalamanderart schon begegnet sind, dem ganz schwarzen Mohren- oder Alpensalamander (*Salamandra atra*) (*Fig. 14 i*). In der Höhenregion, welche der Alpensalamander bewohnt, sind geeignete, nicht zu kalte, nicht zu rasch fließende, dabei nahrungsreiche Gewässer, wie sie unten im Tale den gefleckten Verwandten zum Absetzen der Larven dienen, recht selten. Der Alpensalamander ist ebenfalls lebendiggebärend, bringt aber keine Larven zur Welt, sondern infolge des Mangels an Gewässern bereits vollständig ausgebildete, lungenatmende, mit rundem Schwanz ohne Saum versehene kleine Salamander, die natürlich schon außerhalb des Wassers zu leben imstande sind, und zwar jedesmal nur ihrer zwei (*i*). Die ganze Larvenentwicklung dieser jungen Alpensalamander ist also, statt im Freien, hier im Leibe des Muttertieres vor sich gegangen (*g, h*); nur kann der mütterliche Fruchthälter nicht so viele Eier

und Larven bis zur Verwandlung beherbergen, einfach, weil nicht genug Platz vorhanden ist; und so sind die übrigen Eier, welche ganz wie beim Feuersalamander zu Beginn jeder Trächtigkeitsperiode in großer Zahl aus dem Eierstock in den Eileiter übertreten, in dessen Endabschnitt, dem Fruchthälter oder Uterus, zu Grunde gegangen und zusammengelassen: bis auf zwei, welche den von ihren Geschwister-eiern gebildeten Dotterbrei aufzehren und eben dadurch die lange Zeit bis zur völligen Austragung im Uterus ausharren können. Ich habe nun folgende Versuchsreihen ausgeführt: Weibchen des Feuersalamanders, welche gewohnt waren, Larven (*a*) ins Wasser zu gebären, habe ich kein Wasserbecken in ihren Wohnbehälter gestellt. So waren sie gezwungen, entweder die Larven ans Land abzusetzen, wo sie unfehlbar zu Grunde gehen mußten, oder sie so lange in sich zurückzuhalten, bis sie ganz wie beim Alpensalamander auf dem Lande lebensfähig geworden sein würden. Im Anfang trat stets ersteres Verhalten ein; im Laufe von zwei Jahren oder sogar etwas früher gewöhnten sich aber die Weibchen, den letzteren Weg einzuschlagen, also immer vorgeschrittenere Stadien (*b*) und endlich fertige Salamander (*c, d*) zu gebären, was mit Verlängerung der Trächtigkeitsdauer um viele Wochen gleichbedeutend ist. Dabei wurden die Nachkommen von einer Schwangerschaft zur anderen an Zahl immer geringer; die übrigen Eier hatten, mithin abermals ganz wie beim Alpensalamander, durch Absterben und Zerfließen den Dotterbrei gebildet, der den bevorzugten Geschwistern als embryonale Nahrung diente. Das Umgekehrte gelang beim Alpensalamander: wurde den Weibchen ein großes Wasserbecken und recht feuchte Umgebung geboten, so erwachte in ihnen der Instinkt, ihre Jungen schon auf früherer Entwicklungsstufe als sonst abzusetzen, und zwar ins Wasser hinein; sie gebären jetzt kiementragende, flossensaumbewehrte Larven (*k*), und deren Zahl wurde von Schwangerschaft zu Schwangerschaft immer größer, weil ja bei den jetzigen Gebärverhältnissen Raum genug in den Fruchthältern vorhanden war, um mehr als zwei sich entwickeln zu lassen. Sonach hatte der Feuersalamander unter dem Zwange der experimentellen Bedingungen vollkommen die Fortpflanzungsgewohnheiten des Alpensalamanders angenommen und umgekehrt. Die unter so abweichenden Bedingungen geborenen Jungen vermochte ich mit vieler Mühe unter normalen Bedingungen zu fortpflanzungstüchtigen Tieren aufzufüttern und untereinander zur Paarung zu bringen, was einer Pflegedauer von über drei Jahren gleichkommt. Endlich setzte eines der als fertige Erdmolche geborenen Feuersalamanderweibchen fünf kiementragende

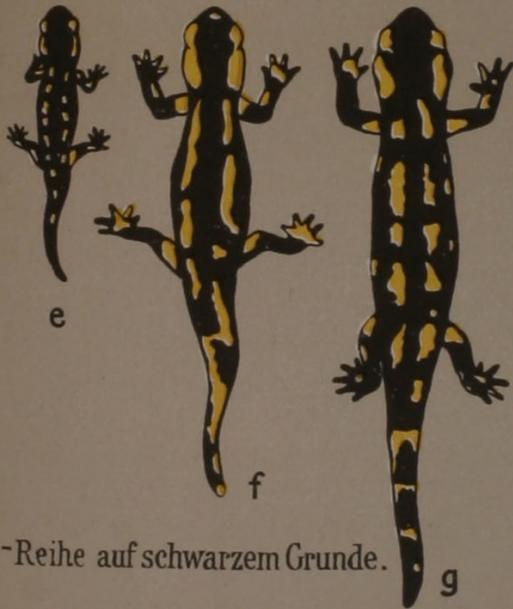
Fig. 15. Wandlungen im Farbleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa*) bei Haltung auf gelber Erde. *P*-Reihe Entwicklungsgang des mütterlichen Exemplars, in zweijährigen Pausen festgehalten, also bei *d* sechs Jahre auf gelber Erde. — *F*₁-Reihe Entwicklungsgang je eines töchterlichen Exemplars auf schwarzer, bezw. wieder auf gelber Erde, in einjährigen Pausen festgehalten, also bei *g* bezw. *k* zwei Jahre auf der betreffenden Erdsorte.

Fig. 15.

Salamandra maculosa.



P-Reihe auf gelbem Grunde.

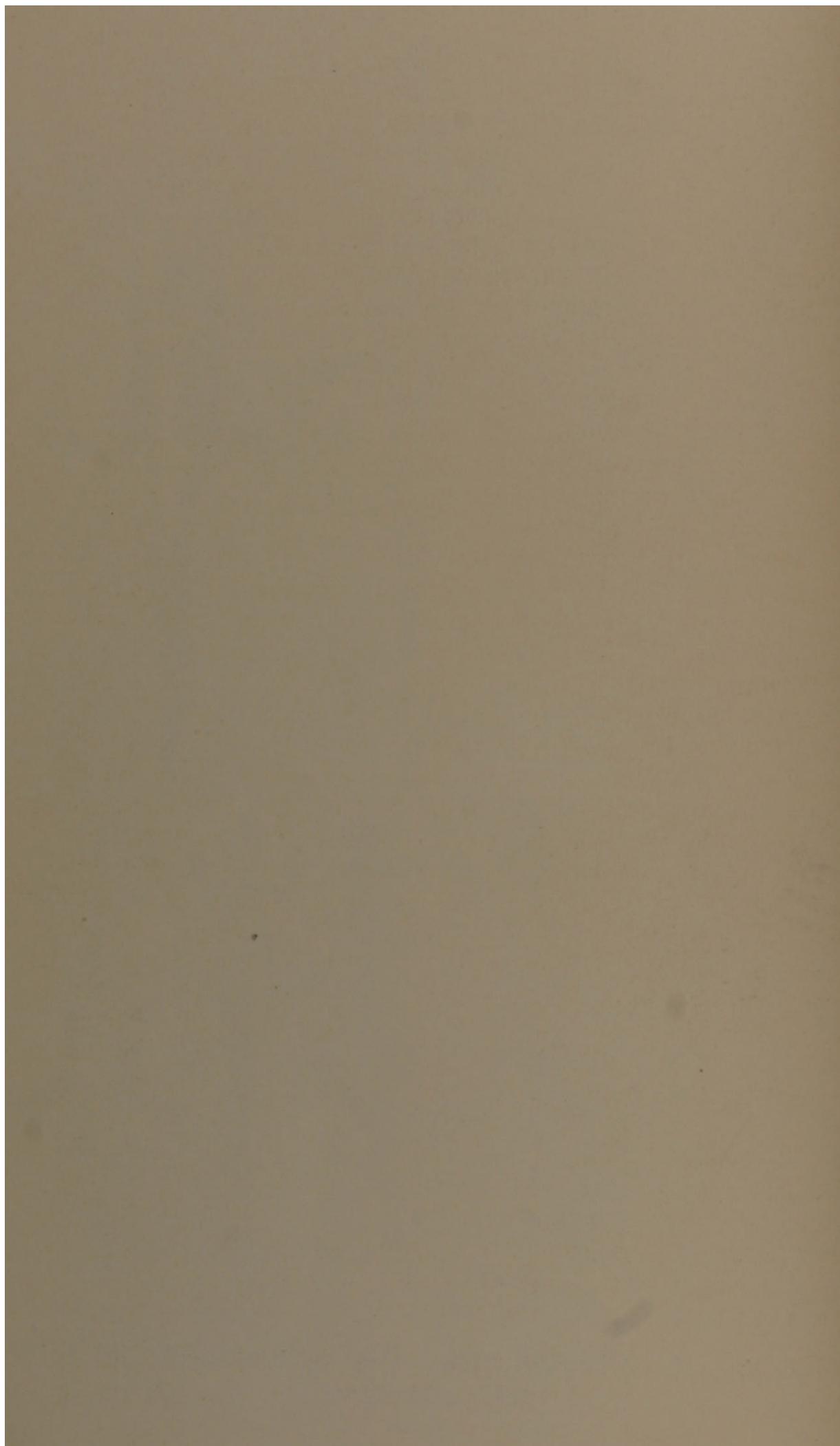


F₁-Reihe auf schwarzem Grunde.



F₁-Reihe auf gelbem Grunde.

Wandlungen im Farbkleid eines Feuersalamanders bei Haltung auf gelber Erde.



Larven in sein Wasserbassin ab. Also, werden Sie fragen, hat keine Vererbung stattgefunden? Sie hat stattgefunden! Denn diese fünf Larven (*f*) — eine für den Feuersalamander unerhört geringe Zahl — waren sehr groß und befanden sich schon auf vorgerückter Entwicklungsstufe. Statt einige Monate im Wasser zu verbringen, krochen sie schon nach neun Tagen ans Land und nahmen die Gestalt ihrer Erzeuger an. Nicht allzu lange darauf erfolgte die Niederkunft eines als Larve geborenen Alpensalamanderweibchens. Hier war das Ergebnis von vornherein ganz klar: denn es kamen drei Larven *l* zur Welt, junge, große Kiemen und breiten Flossensaum tragende Larven, welche im Wasserbecken geboren wurden und daselbst mehr als einen Monat verblieben. Später folgte noch eine stattliche Anzahl von Geburten beider Salamanderarten, welche die Vererbung der aufgezogenen Fortpflanzungsanpassung samt und sonders in wünschenswerter Deutlichkeit dokumentierten. Ja, wenn die Versuchsbedingungen, welche in erster Generation die Veränderung zuwege brachten, nicht aufhörten, sondern in zweiter Generation fortwirkend belassen wurden, so kam es zu gar keiner Abschwächung, sondern eher zu einer Steigerung der erworbenen und vererbten Eigenschaft. — Mit der soeben geschilderten, erblich fixierbaren Instinkt- und Funktionsabänderung laufen aber nicht minder wichtige Form- und Farbveränderungen parallel, durch welche sich nunmehr die einzelnen Entwicklungsstadien beider Salamanderarten auszeichnen. Die Kiemen des normalen Alpensalamander-Embryos (*g*), der ja im mütterlichen Fruchthälter liegt, sind im Vergleiche zu denjenigen der normalen, frei im Wasser lebenden Feuersalamanderlarve *a* viel länger, zarter, ärmer an Farbstoff und reicher an Blut, da sie zur schwierigeren Ausnützung des dort unergiebigem Atemmediums eine größere Oberfläche, zahlreichere Haargefäße und überhaupt leichtere Möglichkeit des Gasaustausches beanspruchen; bei den vorzeitig ins Wasser geborenen Alpensalamanderlarven (*k*, *l*) jedoch nähern sich die Kiemen baldigst der derberen, kürzeren, gefärbteren und blutärmeren Beschaffenheit der Feuersalamanderkieme an. Umgekehrt sind die Kiemen des Feuersalamanders, wenn er abnormerweise bis zur Verwandlung im Mutterleibe bleibt, ganz so zart und bereits halb so lang (*e*) wie jene des normalen Alpensalamanders (*g*). Jung verwandelte Alpensalamander, die, statt als solche geboren worden zu sein, ein im Wasser verbrachtes Larvenleben hinter sich haben (*m*), sind bisweilen nicht einfarbig schwarz, sondern gelb gesprenkelt und erinnern dadurch an junge Feuersalamander; diese hinwiederum, falls sie ihre Larvenperiode statt frei im Wasser im Mutterleibe durchgemacht haben, lassen die schwarze Grundfarbe auf Kosten der gelben Zeichnung vorherrschen (*d*). Auch die mit den Fortpflanzungsveränderungen Hand in Hand gehenden Veränderungen der Gestalt und Farbe sind erblich.

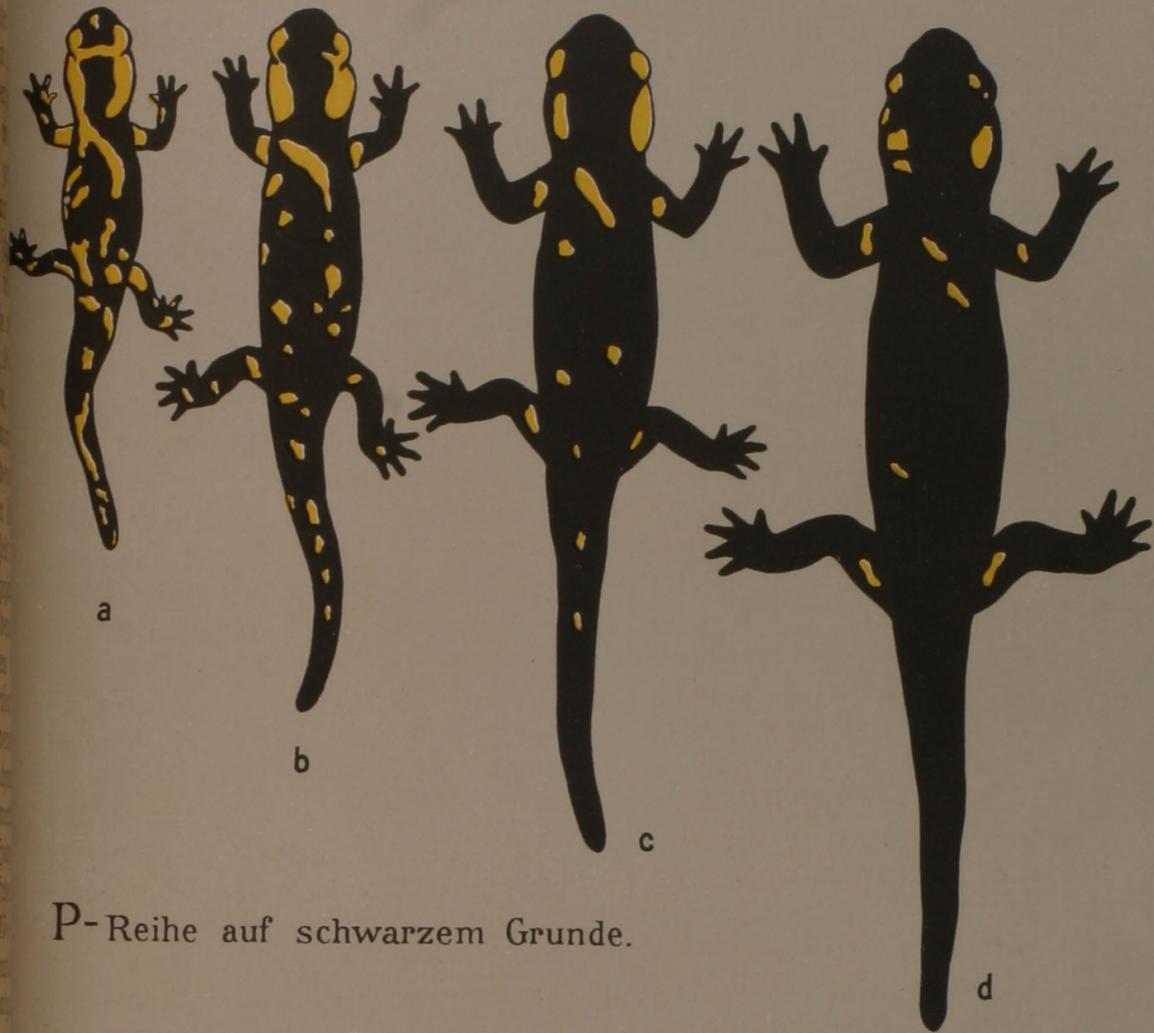
Es gilt nun noch, eine Anzahl von Vererbungsbeispielen aufzuzählen, vielleicht die überzeugendsten von allen, in denen keine In-

stinktveränderung zum Ausgang des Versuches diente, sondern gleich unmittelbar eine körperliche, eine Farbveränderung. Obwohl meine eigenen Bemühungen auf diesem Gebiete jüngeren Datums sind als die restlichen, über welche ich Ihnen noch zu berichten haben werde, will ich jene zuerst vornehmen, weil sie sich wieder mit meinem Lieblingsobjekt, dem Salamander, beschäftigen und sich daher an der Stelle, wo eben noch soviel vom Salamander die Rede war, am besten anschließen. Hält man die lebhaft schwarz-gelb gefärbten Feuersalamander (Kammerer 1909 c, d) jahrelang auf gelber Lehmerde, so bereichert sich ihre gelbe Zeichnung auf Kosten der schwarzen Grundfarbe (*Fig. 15 a—d*, s. farb. Tafel neb. S. 24); pflegt man hingegen die Salamander auf schwarzer Gartenerde, so verlieren sie viel von ihrem Gelb und erscheinen nachgerade vorwiegend schwarz (*Fig. 16 a—d*). Von beiden Versuchsreihen züchtete ich eine zweite Generation, die in einer neutralen Umgebung geboren wurde und ihre Larvenentwicklung absolvierte, nach Erreichung der fertigen Gestalt aber wiederum je zur Hälfte auf schwarzen und gelben Grund kam. Von der Eltern- generation auf schwarzer Erde erhielt ich erst in allerletzter Zeit Nachkommenschaft; auf unserem Bilde erscheint sie noch nicht eingezeichnet, weil sie damals, als es hergestellt wurde, noch nicht vorhanden war: diese noch ganz kleinen, erst vor kurzem fertig entwickelten Nachkommen sind ausnahmslos äußerst wenig gefleckt und beweisen dadurch, daß sie die mit ihren Erzeugern vorgegangenen Veränderungen erblich übernommen haben. In der Verteilung ihrer Zeichnungselemente macht sich übrigens bis jetzt nichts Besonderes bemerkbar; sie sind gerade so unregelmäßig gefleckt wie die Eltern. Hingegen läßt diesbezüglich die Nachkommenschaft der auf gelber Erde gehaltenen Eltern eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit erkennen (*Fig. 15 i—k*). Betrachten wir zuerst den Entwicklungsgang eines jungen Exemplares, welches auf schwarzer Erde großgezogen wurde (*e—g*), also in entgegengesetzter Bedingung wie die Erzeuger, so ist vor allem die eingetretene Vererbung festzustellen, denn der Reichtum an Gelb ist noch immer groß, wengleich bereits wieder langsam abnehmend. Betrachten wir dann die Entwicklungsreihe eines Jungtieres, das auf gelber Erde aufgezogen wurde (*h—k*), also in der gleichen Bedingung wie die Erzeuger, so zeigt es sich schließlich bereits so gelb, daß vom Schwarz verhältnismäßig wenig übrig blieb: es vereinigt die von den Eltern ererbte und die infolge Weiterwirkung des gelben Untergrundes vom Individuum hinzuermorbene Gelbmasse. Fast noch merkwürdiger ist aber eine weitere Tatsache, die an beiden Reihen der Tochtergeneration zum Vorschein kommt: war die Zeichnung in der Eltern- generation

Fig. 16. Wandlungen im Farbkleid eines Feuersalamanders (*Salamandra maculosa*) bei sechsjähriger Haltung auf schwarzer Erde, in zweijährigen Pausen festgehalten, in *b* also zwei Jahre älter als in *a* usw.

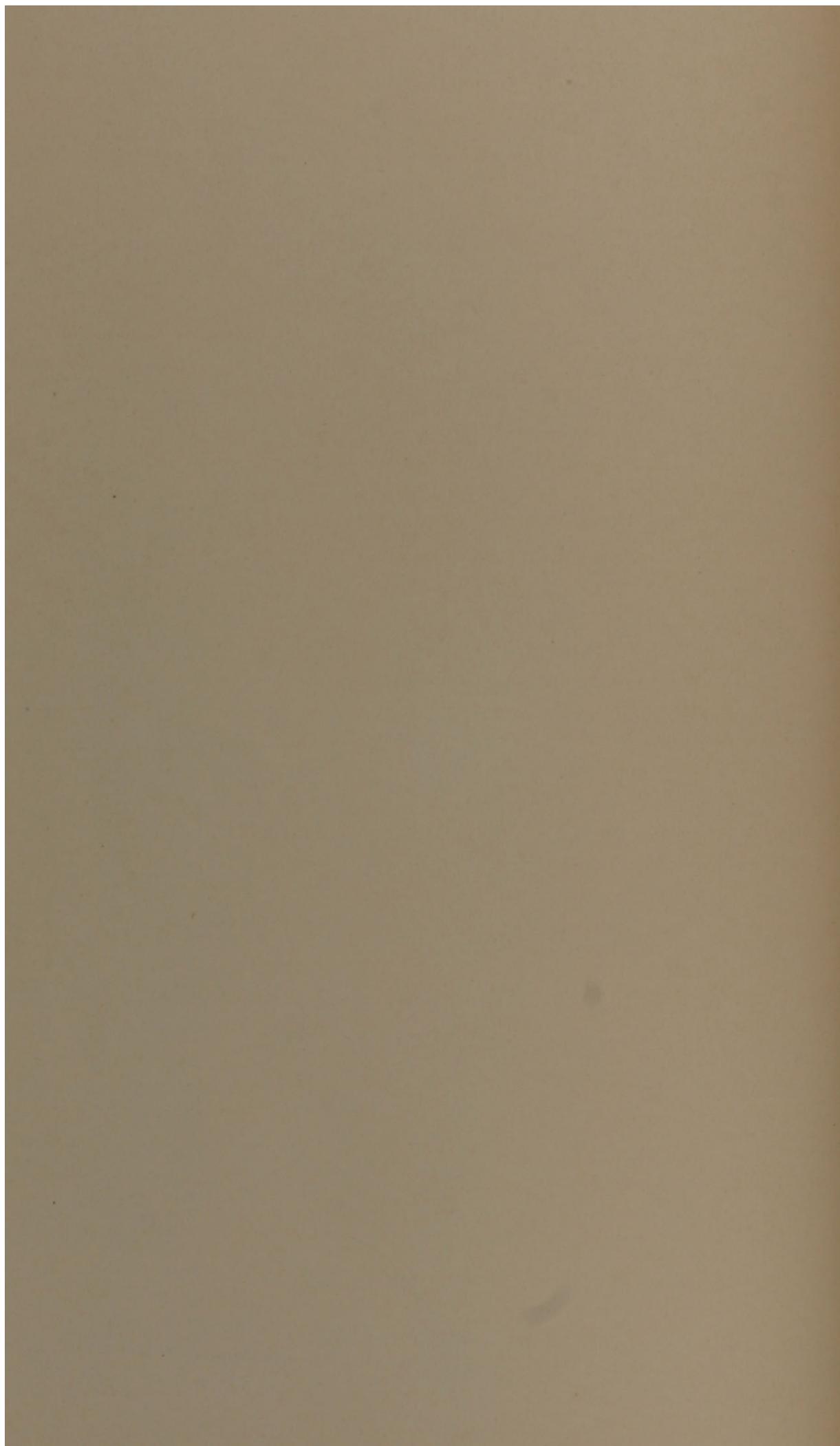
Fig. 16.

Salamandra maculosa.



P-Reihe auf schwarzem Grunde.

Wandlungen im Farbkleid eines Feuersalamanders bei Haltung auf schwarzer Erde.



eine unregelmäßige, so ist sie nun sehr regelmäßig geworden: bei den auf schwarzer Erde verpflegten Tieren (*e—g*) ziehen mehrere Längsreihen gelber Flecke den Rücken und die Flanken hinab; bei den auf gelber Erde herangewachsenen Tieren (*h—k*) sind diese Fleckenreihen zu breiten Binden verschmolzen. Der von den Eltern angehäufte Farbstoff hat sich bei den Kindern dem zweiseitig symmetrischen Bauplane des Tierkörpers eingefügt.

Die meisten Experimente, die ich noch zu besprechen habe, wählen Insekten, und zwar größtenteils Schmetterlinge, als Untersuchungsmaterial. Hierher gehört vor allem der Zuchtversuch von Standfuß mit dem kleinen Fuchs oder Nesselfalter (*Vanessa urticae*) (*Fig. 17 a—d*, s. farb. Tafel neb. S. 28); mit Recht darf er der klassische Versuch über Vererbung erworbener Eigenschaften genannt werden: wenn auch nicht der älteste, der unser Problem in exakter Weise anzugreifen übernahm, war er doch der erste, durch welchen weitere Kreise auf die Möglichkeit derartiger exakter Behandlung und auf die Unhaltbarkeit derjenigen Lehrmeinungen hingewiesen wurden, die den äußeren Lebensbedingungen jeden Einfluß auf den Artenwandel absprechen wollten. Durch Einwirkung von Frosttemperaturen auf die Schmetterlingspuppe gewann Standfuß eine Anzahl Falter, die im Vergleich zu normalen (*a*), deutlich schwarz verfärbt waren (*b, c*): dies äußert sich sowohl im Zusammenfließen sonst getrennter schwarzer Flecken, als auch in Verdüsterung der Grundfarbe; beides bei Männchen *c* in stärkerem Maße zu beobachten als bei Weibchen (*b*). Unter der von abweichenden Exemplaren, und zwar selbstverständlich bei normaler Temperatur, gezogenen Nachkommenschaft schlugen zwar viele zum Normaltypus (*a*) zurück, einige aber wiederholten etwas abgeschwächt die bei den Eltern hervorgebrachte Dunkelfärbung (*d*).

Berühmt sind auch die Versuche von Fischer am braunen Bärenspinner (*Arctia caja*) (*e—h*). Fischer setzte einen Teil der ihm zur Verfügung stehenden Puppen mit Unterbrechungen einer Temperatur von -8 Grad Celsius aus. Die meisten den so behandelten Puppen entschlüpften Falter unterschieden sich von denen der normalen Kontrollzucht (*e*) durch Vergrößerung (*f*), namentlich die stärker veränderten Männchen (*g*) auch durch Zusammenfließen der auf den Hinterflügeln befindlichen schwarzen Flecke, sowie durch Einschränkung der auf den Vorderflügeln befindlichen weißen Zeichnung. Die bei gewöhnlicher Temperatur vorgenommene Aufzucht der Nachkommen ergab zunächst eine Menge ganz normaler Falter *e*, zuletzt aber auch nicht wenige abweichende Exemplare, die im Sinne der Eltern verändert waren und von denen einige dem Ausmaß der elterlichen Abweichung sogar sehr nahe kamen (*h*).

Ein dritter, ähnlicher Versuch (*i—m*) stammt von Schröder (1903b) und benutzt künstlich geschwärzte (*k, l*) Stachelbeerspanner oder Harlekins (*Abraxas grossulariata*) zur Weiterzucht. Während aber Standfuß und Fischer sich niedriger Temperaturen bedienten,

um den Effekt der Schwarzverfärbung hervorzurufen, setzt Schröder die Puppen dreimal täglich während je einer Stunde hoher Temperatur von 38 Grad Celsius aus. Auch in diesem Versuche waren die Männchen (*l*) stärker beeinflussbar als die Weibchen (*k*). Von den bei gemäßigter Temperatur gewonnenen Nachkommen (*m*) zeigen abermals manche einen größeren Reichtum an dunklen Farbstoffen, als ihn normale Stücke (*i*) besitzen, aber doch keinen so großen, wie ihn die unmittelbar veränderten Eltern (*k*, *l*) besaßen.

Die Versuche von Pictet am Schwammspinner (*Ocneria dispar*) (*n—w*) rufen durch Nahrungsveränderung der Raupen Veränderungen in der Färbung und Größe der Schmetterlinge hervor und prüfen deren Erbllichkeit. Die natürliche Nahrung der Schwammspinnerraupen, mit denen Pictets Versuche begannen, bestand aus Eichenblättern; die aus ihnen hervorgegangenen Falter sind als normal zu betrachten (*n*, *o*), besitzen namentlich im männlichen Geschlechte (*n*) ziemlich ausgeprägte Zickzackzeichnung auf den Vorderflügeln und eine vollständige Randbinde auf den Hinterflügeln. Pictet gewöhnte nun einen Teil der normalen Raupen an Nußblätter; die dadurch hervorgebrachte Instinkt wandlung ist schon in einem früheren Abschnitte meines Vortrages erledigt: die Raupen erster Generation nehmen das ihnen fremde Futter widerwillig, die folgenden Generationen bereitwillig an. Die mit der Nußgewöhnung verbundene Farb- und Gestaltwandlung (*p*, *q*) besteht in einem Kleinerwerden des Gesamtkörpers, einem Hellerwerden der Grundfarbe, einem Ab-

Fig 17. Vererbung künstlicher Farbveränderungen bei Schmetterlingen: *a—d* kleiner Fuchs, und zwar: *a* normales Exemplar, *b* durch Frost geschwärztes Weibchen, *c* ebenso behandeltes Männchen, *d* normal aufgezogener Nachkomme von *b*, *c*. — *e—h* Bärenspinner, und zwar: *e* Normaltier, *f* durch Frost geschwärztes Weibchen, *g* ebensolches Männchen, *h* normal gezogener Nachkomme von *f*, *g*. — *i—m* Harlekin, und zwar: *i* Normaltier, *k* durch Hitze geschwärztes Weibchen, *l* ebensolches Männchen, *m* normal behandelter Nachkomme von *k*, *l*. — *n—w* Schwammspinner: *n* normales Männchen, *o* normales Weibchen, *p*, *q* Männchen, bezw. Weibchen aus nußgefütterten Raupen, *r*, *s* hiervon abstammendes Männchen, bezw. Weibchen aus normalgefütterten Raupen, *t* normal aufgezogenes Männchen 3. Generation (1. Generation mit Nuß ernährt), *u* Männchen 2. Generation (beide Generationen mit Nuß ernährt), *v* Männchen mit Esparsette aufgezogen, *w* Männchen 3. Generation, 1. Generation mit Nuß, 2. Generation mit Eiche (normal), 3. Generation mit Esparsette aufgefüttert.

Fig 19. Kreuzung zwischen typischem Colorado-Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) mit dessen Unterart *pallida*: *a* *decemlineata*, *b* *pallida*. *P* = Eltern-, *F*₁ = Tochter-, *F*₂ = Enkel-, *F*₃ = Urenkel-Generation. (Nach Tower aus Przi Bram, Experimentalzoologie, III. Band [Verlag F. Deuticke, Wien und Leipzig]).

Fig. 20. Einfluß hoher Temperatur auf weiße Wanderratten (*Mus decumanus*): *a* Männchen bei kühler Temperatur, *b* bei 30—35° C. gehalten. (Aus Przi Bram, Experimentalzoologie, III. Band [Verlag F. Deuticke, Wien und Leipzig]).

Fig. 17.

Vererbung künstlicher
Farbveränderungen bei
Schmetterlingen.

a-d kleiner Fuchs.

e-h Bärenspinner.

i-m Harlekin.

n-w Schwammspinner.

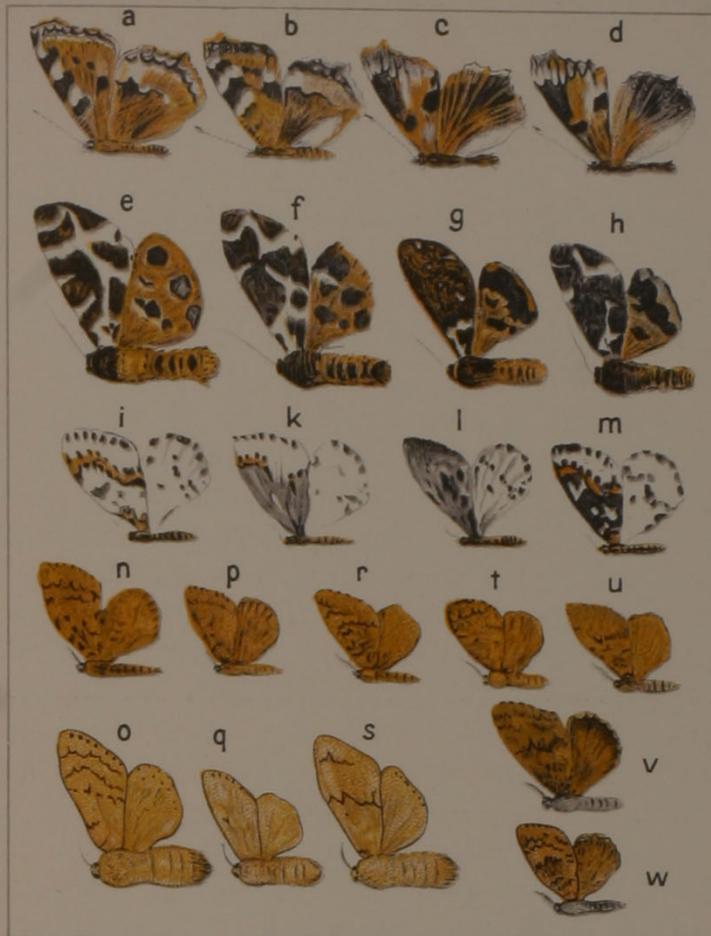


Fig. 19.

Kreuzung zwischen
typischem Koloradokartoffelkäfer
(*Leptinotarsa decemlineata*)
mit dessen Unterart *pallida*.

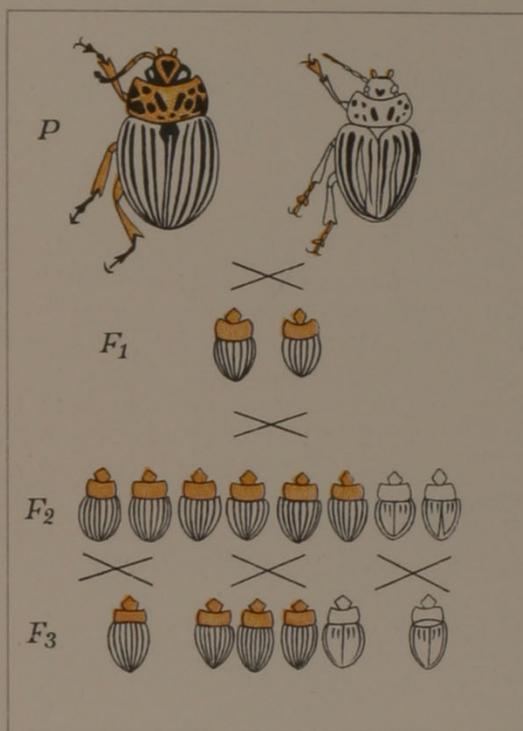
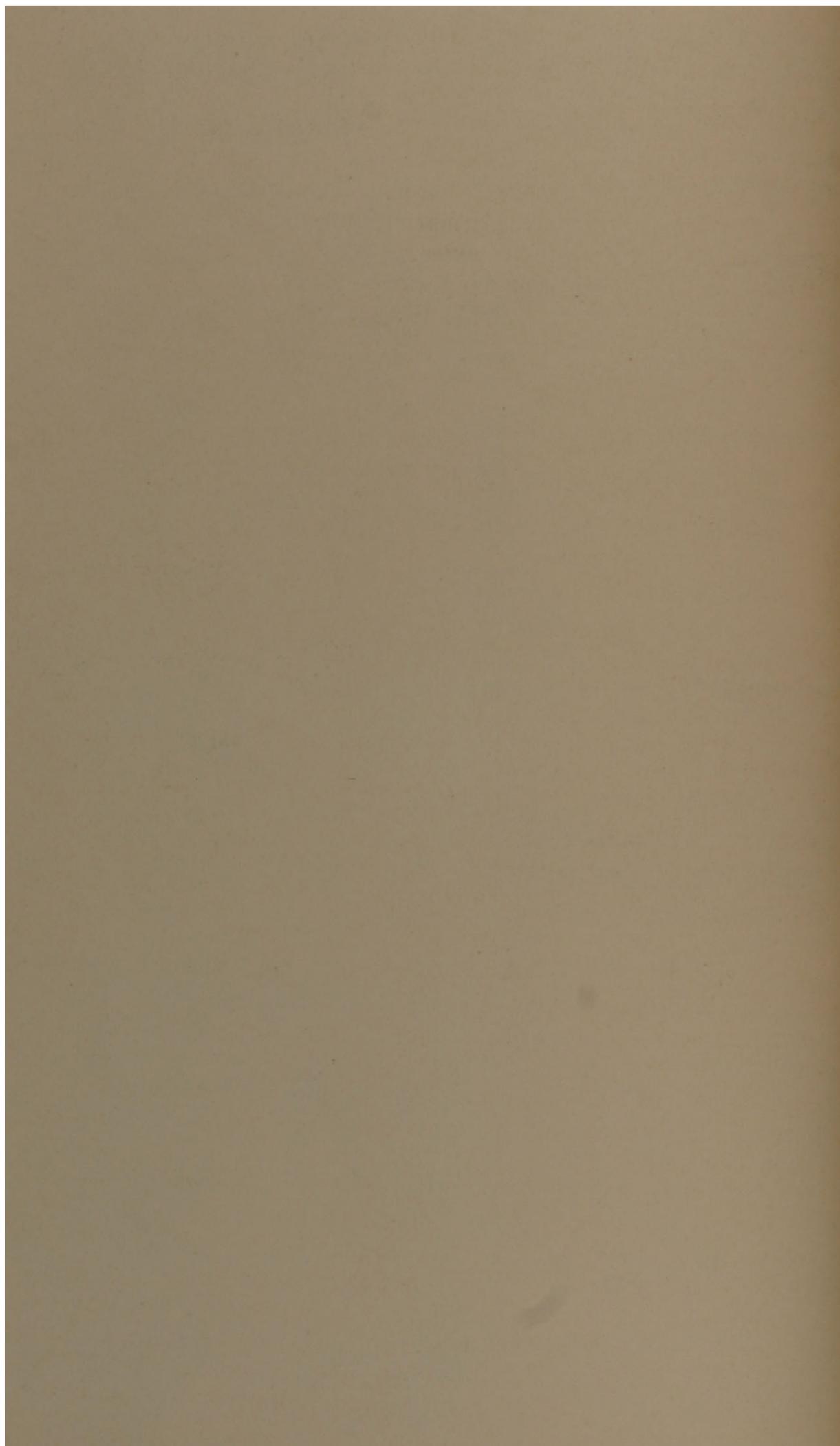


Fig. 20.

Einfluss hoher
Temperatur auf weiße
Wanderratten
(*Mus decumanus*)





blaffen und teilweisen Verschwinden der Zeichnung. Die nächste, wieder normal mit Eiche aufgefütterte Generation (*r, s*) trägt diese Eigenschaften weniger stark, aber immer noch deutlich zur Schau, ja sogar eine dritte, normal gefütterte Generation (*t*) zeigt unzweideutige Reminiszenzen der großelterlichen Nußblattnahrung. Etwas sehr Ueberraschendes tritt ein, wenn die abnormale Nahrung, in unserem Falle Nuß- statt Eichenblätter, durch zwei Generationen fortgesetzt gereicht wird: statt, wie man erwarten sollte, die Nußcharaktere zu steigern, schlagen die Falter unverkennbar wieder zum Normaltyp zurück (*u*). Bergegenwärtigen wir uns jedoch, daß die der Nußnahrung folgende Verzweigung und Ausbleichung auf eine Schwächung der ganzen Konstitution hinweist und daß offenbar diese Schwächung in dem Maße wieder aufgehoben wird, als die Raupen es lernen, das

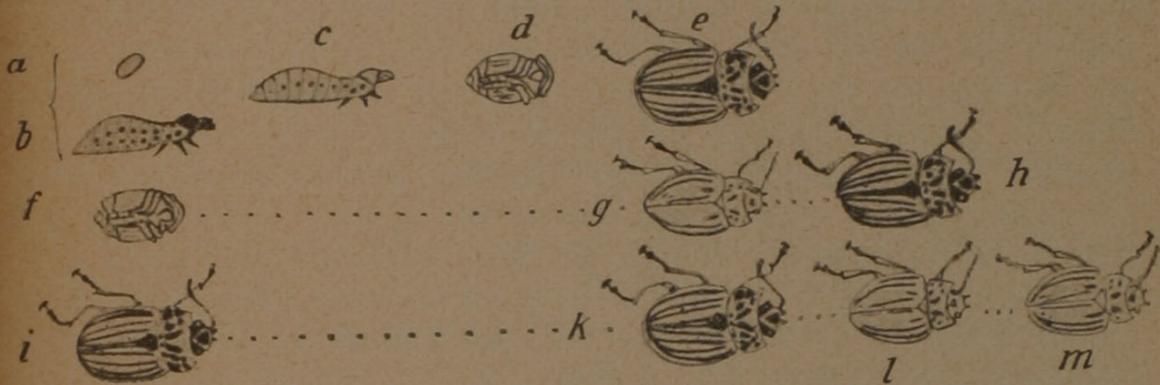


Fig. 18. Erbliche und nicht erbliche Experimentalveränderungen beim Ko'orado-Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*): *a* Ei, *b* normale Larve, *c* veränderte Larve, *d* Puppe, *e* normal daraus hervorgegangener Käfer; *f* beeinflusste Puppe, *g* verändert daraus hervorgegangener Käfer, *h* normal aussehender Nachkomme des letzteren; *i* beeinflusster Käfer, bleibt trotzdem (*k*) unverändert, liefert aber (*l* erste, *m* zweite Nachkommengeneration) veränderte Nachkommen. — (Nach Tower aus Pržibram, Experimentalzoologie, III. Band, Verlag F. Deuticke, Wien und Leipzig).

ihnen ungewohnte Futter schließlich ebenso gut zu verdauen, wie das ihnen ursprünglich gewohnte, so ist jener scheinbare Widerspruch zu unserer sonstigen Erfahrung leicht aufzulösen. Werden die Schwamm-spinnerraupen mit der weichen, stickstoffreichen Esparsette gefüttert, so bedeutet dies umgekehrt eine Stärkung ihrer Konstitution, es erscheinen nunmehr schon die sonst im Vergleich zu den Weibchen kleineren Männchen sehr groß und in satten Farben (*v*); kennzeichnend ist hier die graue statt gelbe Behaarung des Bruststückes und die starke Verbreiterung der in der dunklen Grundfarbe verschwommen erscheinenden Mittelbinde auf den Vorderflügeln. Wird eine erste Generation mit Nuß, eine zweite mit Eiche, eine dritte mit Esparsette aufgezogen, so vereinigen sich in der letzteren (*w*) die Merkmale aller drei Futterforten: die blaßgelbe Flügelfärbung als Nußcharakter, die tadellosen Zickzacklinien der Vorderflügel und die mäßig ausgeprägte, aber vollständige Randbinde der Hinterflügel als Eichen-

oder Normalcharaktere, die besonders breite mittlere Zickzacklinie der Vorderflügel und die graue Brustbehaarung als Esparsettecharaktere.

Es verbleiben die bedeutungsvollen Versuche von Tower an Kartoffelblattkäfern (*Leptinotarsa*) zu besprechen (*Fig. 18, 19*). Tower untersuchte den Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Färbung und Größe der Käfer und ihrer Entwicklungsstufen, wobei sich Temperatur- und Feuchtigkeitsextreme als besonders wirksam erwiesen. Das empfindliche Stadium, in welchem einzig und allein die Färbung des Käfers gleicher Generation beeinflusst werden kann, ist die Puppe (*Fig. 18 d, f*). Ließ Tower die äußeren Faktoren nur auf frühere Stadien, also auf Eier (*a*) und Larven (*b*) einwirken, so veränderten sich zwar die Larven (*c*), aber die aus letzteren hervorgegangenen Käfer *e* waren unverändert und ebenso ihre Nachkommen. Ließ Tower die äußeren Faktoren auf die Puppe einwirken (*f*), so erhielt er veränderte Käfer (*g*), und zwar Abänderungen, wie sie als Rassen auch im Freien gefunden werden; trotzdem waren die Nachkommen (*h*) dieser veränderten Käfer unverändert, die von den äußeren Faktoren Hitze, Kälte, Trockenheit, Nässe usw. hervorgebrachten Veränderungen erwiesen sich bei dieser Versuchsanordnung als nicht erblich. Endlich ließ Tower die gleichen Faktoren auf den Käfer selbst (*i*) einwirken, welcher, da fertig ausgefärbt, sich unter ihrem Einflusse nicht mehr veränderte (*k*); die normal aufgezogene Nachkommenschaft (*l, m*) aber dieser in ihrem Aeußeren unverändert gebliebenen Käfer zeigte sich nunmehr erblich beeinflusst, und zwar genau in demjenigen Sinne, welcher den auf die vorige Generation scheinbar vergebens angewendeten Faktoren entsprach. Diese merkwürdigen Erblichkeitsverhältnisse finden ihre befriedigende Erklärung in den Reifungsverhältnissen der Geschlechtsprodukte. Eier und Samen der Käfer beginnen nämlich erst dann reif zu werden, wenn die Käfer bereits vollständig fertig ausgebildet, ausgewachsen und ausgefärbt sind. Vor dieser Zeit erweist sich die unreife Keimdrüse als nicht beeinflussbar, wohl aber der unfertige übrige Körper; und von dieser Zeit ab läßt sich zwar der fertige Körper nicht mehr beeinflussen, wohl aber die jetzt erst herangereiften und empfänglichen Keimzellen.

Es wurde erwähnt, daß bei Towers Versuchen, die Färbung und Größe künstlich zu verändern, stets dieselben Abweichungen herauskamen, die man auch im Freien an solchen natürlichen Fundorten vorfindet, die den betreffenden experimentellen Bedingungen entsprechen. Diente z. B. der Colorado-Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) dem Versuch, so war es besonders dessen Unterart *pallida*, welche bei Hitze und Trockenheit erzeugt wurde. Von Interesse ist nun, daß auch in der Kreuzung (*Fig. 19*, s. farb. Tafel neb. S. 28) dieser beiden Formen die Erblichkeitsverhältnisse genau die gleichen blieben, ob die Formen im Experiment gewonnen oder in der Natur gesammelt worden waren. Die Kreuzung von *decemlineata* (*a*) mit *pallida* (*b*)

folgt genau der Mendelschen Regel: vorherrschend oder dominant ist die Grundform *decemlineata*, sie tritt also in erster Mischlingsgeneration (F_1) ausschließlich, in zweiter (F_2) zu $\frac{3}{4}$ auf; das restliche Viertel der 2. Mischlingsgeneration wird durch die abweichende Form *pallida* eingenommen, welche sonach die zurücktretende oder rezessive Eigenschaft repräsentiert und bei Inzucht rein weiterzieht. Ebenso zieht das eine von den drei *decemlineata*-Vierteln rein weiter, während die übrigen 2 *decemlineata*-Viertel in 3. Generation (F_3) abermals die Spaltung in $\frac{3}{4}$ *decemlineata* und $\frac{1}{4}$ reine *pallida* ergeben, u. s. f. Wir haben ein zweites Beispiel vor uns, wonach erworbene Eigenschaften so gut wie angeborene den Mendelschen Regeln folgen. Zu meinem früher vorgebrachten Beispiel von der Geburtshelferkröte besteht nur der Unterschied, daß dort das dominante Merkmal am Vater haftet, und daß die erworbene Eigenschaft wenigstens gegenwärtig in der Natur nicht mehr zu finden ist, während die Loverschen Experimentformen mit solchen, die heute in der Natur vorkommen, übereinstimmen. —

Des ferneren sei der Ablauf der wenigen, in bezug auf das uns interessierende Thema an Säugetieren durchgeführten Zuchtexperimente skizziert:

Przibram (1910) hat vor der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Salzburg folgendes Ergebnis mitgeteilt: Ratten werden einerseits bei normalen Temperaturen (*Fig. 20 a*, s. farb. Tafel neb. S. 28) andererseits bei stark erhöhter Temperatur von 30 bis 35 Grad Celsius gezogen; die Hitzerratten (*b*) weisen ein schütteres Fell auf, die Geschlechtsreife tritt bei geringerer Größe ein als sonst und die Endgröße bleibt überhaupt hinter derjenigen kühl gehaltenen Tiere zurück. Besonders auffallend ist an den in hoher Temperatur gehaltenen Männchen die gewaltige Ausbildung der Geschlechtsteile. Diese übermäßige Ausbildung (Hypertrophie) kommt schon an der ersten, in die Wärme gebrachten Generation zum Vorschein und verstärkt sich während der späteren Generationen nur wenig. Sobald die Ratten in normale Temperatur rückversetzt werden, schwinden die von der Hitze erzeugten Merkmale noch an denselben Individuen. Läßt man diese Ratten zweiter oder dritter Generation sich nach dem Verbringen in kühle Temperatur paaren, aber ehe noch die Hitzemerkmale Zeit fanden, sich ganz zu verlieren, so findet keine Uebertragung jener Merkmale auf die Nachkommen statt. Läßt man hingegen Rattenweibchen dritter Generation noch in der Wärme empfangen und versetzt sie erst nachher in die Kühle, so tritt an den Jungen frühe Geschlechtsreife, verbunden mit geringer Größe und etwas schütterer Behaarung, insbesondere an den Söhnen wiederum (im Vergleich zu den Vätern) etwas abgeschwächte Uebernahrung der Geschlechtsteile auf. Dies alles, trotzdem die jungen Ratten einen ansehnlichen Teil ihrer Embryonalentwicklung und die ganze Entwicklung nach der Geburt bei kühler Außentemperatur zu verbringen gezwungen waren.

Hierher gehören auch die überhaupt ältesten einschlägigen Versuche auf zoologischem Gebiete: sie beschäftigten sich mit Säugetieren und wagten sich an die schwierigste, noch heute dunkelste Seite des Problems heran, an die Vererbung erworbener Krankheiten. Es sind die Versuche von Brown-Sequard, Westphal und Obersteiner beim Meerichweinchen auf operativem Wege Epilepsie oder Fallsucht hervorzurufen. Brown-Sequard und Obersteiner durchschnitten ihren Meerichweinchen manche Stränge des Rückenmarkes oder (zumeist) den Hüftnerve (Nervus ischiadicus), Westphal klopfte ihnen mit einem Hammer ein- oder mehreremale auf den Kopf. Die deutlichsten Folgen dieser Operationen bestehen in epileptischen Krämpfen sowie manchmal in Veränderungen des Augapfels, namentlich einer weißlichen Trübung der Hornhaut (Cornea), welche krankhaften Veränderungen sich an einem Teile der Nachkommen wiederfinden; ja sogar die zweite Nachkommengeneration bringt mitunter eine Neigung zu epileptischen Anfällen mit auf die Welt, ohne daß die Operation inzwischen wiederholt worden war. Eine andere Operation Braun-Sequards bestand darin, den Halsteil des Nervus sympathicus oder des oberen Nervenknotens des Nackens (Cervicalganglion) zu durchschneiden. Die deutlichsten Folgen dieses Eingriffes bestehen in einer Gestaltveränderung des Ohres und teilweisem Verschlus der Augenlider; beide Veränderungen finden sich bei nicht operierten Nachkommen wieder. Nach Verletzung des Strickkörpers (Corpus rectiforme) auf der einen Gehirnseite erfolgte Vortreten des Augapfels (Exophthalmus) der gleichen Körperseite; bei den nicht operierten Nachkommen aber war dieses Vortreten an beiden Augen zu beobachten. Nicht gänzlich aufgeklärt und in späteren Versuchen nicht bestätigt sind zwei weitere, anscheinend erbliche Veränderungen, welche Brown-Sequard an seinen Meerichweinchen erhielt: Blutbeulen (Haematom) und trockener Brand (Gangrän) der Ohren bei Tieren, welche von Eltern geboren waren, bei denen diese Veränderungen des Ohres durch eine Gehirnverletzung (des Corpus rectiforme in Spizennähe des Calamus) verursacht worden war; Auftreten verschiedener krankhafter Zustände der Haut und der Haare des Halses und Gesichtes bei Tieren, welche von Eltern geboren waren, die an den nämlichen Teilen ähnliche Veränderungen zeigten als Wirkungen einer Verletzung des Hüftnerven (Nervus ischiadicus); endlich Fehlen von Zehenteilen oder 2—3 Zehen bei Tieren, deren Eltern die Zehen oder ganzen Füße infolge Durchschneidung des Hüftnerven (N. ischiadicus) oder Oberschenkelnerven (N. cruralis) verloren hatten. Die nähere Ursache des Verlustes bei den Eltern konnte von zweierlei Art sein: die Hinterbeine waren infolge der Nervendurchschneidungen empfindungs- und bewegungslos geworden und schleppten bei der Fortbewegung der Tiere auf dem Boden nach, wodurch die Haut aufgerieben, die Wunden infolge der Infektion im Bodenschmutz geschwürig und brandig wurden. Es

fielen in diesem Falle Zehen oder Füße von selbst ab. In anderen Fällen hatten sich die Tiere die empfindungslos nachschleppenden, daher lästigen, als Fremdkörper empfundenen Gliedmaßenenden schon vorher abgefressen.

Sowohl bei dem Brandigwerden der Ohren und Füße, als auch der Hautkrankheit und dem Haarausfall in Hals- und Gesichtsgegend ist der von Weismann erhobene Einwand nicht streng zu widerlegen, es verhalte sich wie bei der sogenannten „erblichen“ Tuberkulose und Syphilis: die schwächlichen und daher für Krankheit aller Art leichter empfänglichen Jungen werden neuerdings von denselben Bakterienarten angesteckt, welche schon bei den Eltern krankheitserrregend gewirkt hatten; nicht die krankhafte Veränderung selbst gehe von Eltern auf Nachkommen über, sondern die Krankheitserreger und die gesteigerte Gelegenheit, mit ihnen in Berührung zu kommen. In diesem Sinne ist beachtenswert, daß durchaus nicht dieselben Fußteile den Kindern fehlen mußten, welche den Eltern verloren gegangen waren: diesen konnte der ganze Fuß abhanden gekommen sein und jenen fehlten nur einzelne Zehen, oder es waren in der zweiten Generation andere Zehen und Zehenteile als in der vorigen.

Damit stehen wir mittendrin in dem vielumstrittenen Thema der Vererbung von Verstümmelungen. Zahlreiche Züchtungen, zur Prüfung dieser Art von Vererbung vorgenommen, hatten ein vollständig verneinendes Ergebnis, so daß, heute auch solche Forscher, die an eine Vererbung erworbener Eigenschaften glauben, die Möglichkeit einer erblichen Uebertragung von Verletzungen leugnen. Doch sind diesbezügliche Versuche noch keineswegs oft und lange genug wiederholt worden, um das zeitweilige Vorkommen auch einer solchen Vererbung mit absoluter Sicherheit auszuschließen. Daß sie in den meisten Fällen nicht vorkommt, erklärt sich zur Genüge aus der unbeschränkten Regenerationsfähigkeit des Embryos in den zeitigsten Stadien seiner Entwicklung. Hier führt ja auch die unmittelbare Entfernung von Körperteilen meist zu keinem Defekte bei dem fertig entwickelten Lebewesen: es wächst eben alles nach, ebenso gut, wie bei denjenigen niedrigen, einfach organisierten Geschöpfen, welche nach Haeckels biogenetischem Grundgesetz („Die Keimesentwicklung ist eine abgekürzte Wiederholung der Stammesentwicklung“) der betreffenden, operierten Embryonalstufe entsprechen. Es müssen ganz besondere Zufälligkeiten (Druck, lokales Erlöschen des Wachstums infolge Beanspruchung der ernährenden Säfte für andere Körperpartien) hinzutreten, um die Wiedererzeugung verlorener Teile bei ganz jungen Embryonen zu verhindern. Dann aber ist es nicht nur möglich, daß eine Verletzung, die dem Embryo selbst widerfuhr, sondern auch, daß dem einen Elterneremplar zugestoßene Verluste, die sich auf den Embryo übertragen haben, an dem daraus fertig entwickelten Tiere zum Vorschein kommen.

Wie könnten sich denn aber überhaupt Verletzungen dem Keim mitteilen, damit dessen zufällig unterdrücktes Regenerationsvermögen jene Verletzung am fertigen Lebewesen zur Erscheinung bringe? Ist es überhaupt denkbar, daß die Ei- oder Samenzellen gerade desjenigen Keimmateriales beraubt werden, welches zur Entfaltung des dem Elternorganismus verloren gegangenen Organs nötig wäre? Diese Möglichkeit ist sehr wohl denkbar: durch die besondere innere Ausscheidung (Sekretion) jedes Organes, Gewebes und jeder Zelle — Ausscheidungen, welche zunächst auf die Nachbarteile, aber durch Uebertritt in die Blut- und Lymphbahn auch auf weit entfernte Teile einwirken — stehen alle Körperzellen untereinander in einer fortwährenden Wechselbeziehung, einem ununterbrochenen Stoffaustausch. Ereignet sich irgendwo eine Verletzung, so strömen alsbald reichliche Säfte der offenen Stelle zu, um die an ihrem Rande befindlichen Gewebe stark zu ernähren und dadurch Wundverschluß und Wundheilung, die Ueberwachsung der offenen Stelle mit Hilfe der Nachbargewebe, zu beschleunigen. Dieser Säftestrom bringt aber auch die spezifischen Ausscheidungen der Körperzellen mit, also auch der Keimzellen. Und da die Keimzellen alle Stoffe in sich enthalten, welche zum späteren Aufbau eines ganzen, dem des Erzeugers ähnlichen Körpers nötig sind, so liegt die Annahme recht nahe, daß sie nunmehr gerade jene Stoffe abscheiden und durch den Säftestrom an die verletzte Stelle transportieren lassen, welche dort für die Vornahme der Reparatur am meisten inbetracht kommen: eben diejenigen Stoffe, welche zur Wiederherstellung der dortigen, verletzten Gewebe dienen, fehlen also jetzt in der Keimzelle und könnten nur durch den jetzt dort wiederum einsetzenden Regenerationsprozeß beschafft werden. Findet aber ein Zeugungsakt statt, ehe die Keimzelle Zeit hatte, ihren spezifischen Stoffentgang neu zu decken, so ist die Wahrscheinlichkeit sogleich wieder erhöht worden, daß die Verletzungsfolgen an den Nachkommen zum Vorschein kommen. In der Tat bestätigen uns nicht nur Vererbungen verstümmelter Körperteile, sondern Vererbungen erworbener Eigenschaften überhaupt, daß es für das Ausmaß dieser Vererbung sehr wichtig ist, wenn der den Körper des elterlichen Lebewesens verändernde Einfluß mit dem Augenblicke der Zeugung möglichst zusammenfällt, in der Fortpflanzungsperiode noch wirksam ist: es zeigten uns dies die Hunde, welche die ihnen angewöhnte Vorliebe für Alkohol auf die Nachkommen übertrugen, nachdem sie den Bierkonsum während der Paarungszeit und Schwangerschaft fortgesetzt hatten; so soll sich auch die Trunksucht des Menschen und ihre Folgeerscheinungen hauptsächlich dann vererben, wenn die Zeugung im Rausche stattgefunden hatte. Ferner zeigten uns jenes die Ratten, welche die ihnen von der Hitze aufgeprägten Merkmale nur unter der Bedingung vererbten, daß die Empfängnis noch in hoher Temperatur abgewartet wurde; die verspätet verwandelten Krötenlarven, welche das Verschieben des Verwandlungstermines nur

dann bei ihrer Nachkommenschaft wiederkehren ließen, wenn sie selbst die Geschlechtsreife noch im Larvenzustande erreicht hatten; die Kartoffelblattkäfer, bei denen weitgehende Außeneinflüsse, wofern sie sich nicht auf geschlechtsreife Stadien erstreckten, bei unbeeinflussten Generationen nicht mehr sichtbar waren.

Nach dieser Abschweifung ins Gebiet der Theorie, welche hier nicht zu vermeiden war, kehren wir zu den konkreten Zuchtbeispielen zurück. Zunächst die negativen Fälle: Weismann züchtete 22 Generationen weißer Mäuse, deren jede bald nach der Geburt des Schwanzes beraubt wurde, immer jedoch nur geschwänzte Junge, und zwar mit normaler Schwanzlänge, lieferte. Jennings fand, daß selbst bei einem Aufgußtierchen (Infusor), dem Pantoffeltierchen (Paramecium), welches sich ungeschlechtlich durch Teilung fortpflanzt, eine Verletzung nur auf dasjenige Teilprodukt übergeht, an welchem die Verletzung unmittelbar hervorgebracht wurde, während die zweite, durch Teilung entstandene Tochterzelle sie nicht mitbekam und ebenso wie die aus ihr entstehenden weiteren Generationen normal blieb. Weniger stichhaltig ist schon der Hinweis auf diejenigen Katzen-, Hunde- und Pferderassen, wo einer Modetorheit zufolge Teile des Schwanzes und der Ohrmuscheln immer wieder weggeschnitten werden, oder auf das Verstümmeln der Füße bei Chinesinnen, Beschneiden der Vorhaut bei Juden, ohne daß solche Verstümmelungen in der Regel auf die Nachkommen übergehen. Aber es werden eben doch zuweilen Fälle gemeldet, in denen sich in der Nachkommenschaft kurzschwänzige, beziehungsweise kurzohrige Exemplare befunden haben. Freilich blieb in all diesen Meldungen unentschieden, ob es sich nicht um sprungweises Auftreten einer kurzschwänzigen Rasse (bei Katze, Hund) oder um einen ähnlichen Fall handelt, wie beim gangränösen Zehen- und Ohrenverlust des Meerschweinchens, wo der Verdacht der Uebertragung des Krankheitserregers, also eine Ansteckung, welche Vererbung vortäuscht, naheliegt.

Die negativen Befunde erstrecken sich aber nicht nur auf die Verletzung selbst, sondern auch auf Verletzungsfolgen. Betrifft der Verlust eines Körperteiles ein niedriges, noch entsprechend regenerationsfähiges Lebewesen, so ersetzt es den Verlust, der betreffende Körperteil entsteht neu, als sogenanntes Regenerat, welches aber vom Aussehen des ursprünglichen Körperteiles oft etwas abweicht. So besitzt der ursprüngliche, normale Fuß (Tarsus) gewisser Heuschrecken, der Fangheuschrecken oder Gottesanbeterinnen (Mantiden) fünf Glieder, der nachgewachsene Fuß aber bildet stets um mindestens ein Glied zu wenig aus. Przibram (1909) zählte die Fußglieder an 2605 Nachkommen, die er aus solchen Zuchten gewonnen hatte, wo beide Elterntiere an einem, zwei oder allen Beinen nach Verstümmelung viergliedrige oder noch weitgehender defekte Tarsen regeneriert hatten. Alle Kinder aber, mit Ausnahme eines einzigen, zweifelhaften Falles, wo es sich, nach einer Blutansammlung in der Schiene zu schließen,

um eine erst während des Embryonallebens erhaltene Verletzung zu handeln schien, hatten wieder normale, fünfgliedrige Tarsen.

Wird ein Körperteil, am häufigsten ein Schwanz, ein Bein, aber auch ein embryonaler Kopf, gespalten, so können sich beide Spalthälften je zu dem vollständigen Teil regenerieren, der dann doppelt vorhanden ist. Und wird ein Körperteil nicht völlig durchtrennt, sondern nur eingeknickt, gebrochen, so sprießen aus der winkelförmigen Wundfläche, falls sie hinreichend lange klaffen bleibt, zwei Regenerate des betreffenden Körperteiles hervor, so daß dieser nunmehr in dreifacher Zahl vorhanden ist. Auch blasenförmig aufgetriebene, namentlich an der ehemaligen Abbruchsstelle knollenförmig verdickte Regenerate, sowie solche, wo anstelle des verlorenen Körperteiles überhaupt ein ganz anderer wächst (Heteromorphosen), z. B. bei Zerstörung des benachbarten Nervenknotens ein Fühler statt eines Auges bei Krebsen, sind nicht allzu selten. All diese Mißbildungen haben, soweit bisher durch Züchtung geprüft, bei den Nachkommen in der Einzahl vorhandenen, normalen Bildungen Platz gemacht. Bei den Gliedmaßen der Insekten und Krebse, wo jene Mißbildungen besonders leicht anftreten, geschieht ihre Beseitigung regelmäßig schon am Individuum selbst: Przißram (1907) hat dies namentlich an Hummerscheren und am Fangbein der Gottesanbeterinnen verfolgt; das mißbildete Organ kann, wenn es nicht schon früher durch Selbstverstümmelung (Autotomie) abgeworfen wurde, bei der jeweilig nächsten Wachstumshäutung aus der alten, abzustreifenden Haut nicht heraus, bleibt darin stecken, bricht ab und von der Bruchstelle aus regeneriert das Organ nunmehr in richtiger Gestalt. Bei Amphibien aber, deren Haut dünn und schmiegsam ist, nicht so hart, hornig oder kalkig wie bei Insekten und Krebsen, bleiben überzählige Schwanz- und Beinregenerate lebenslänglich erhalten: Tornier erhielt von derartigen *Xoloteln*, an denen er die Mehrfachbildungen durch geeignete Einschnitte experimentell erzeugte, viele tausend Nachkommen, aber niemals Vererbung des Ueberzähligen. Exemplare, deren künstlich hervorgerufene Mißbildungen einen sehr hohen Grad aufweisen, sind sogar ganz unfruchtbar.

Soweit die negativen Fälle. Ihnen steht eine Minderzahl positiver Fälle von Vererbungsübertragung gegenüber, die aber keineswegs ohneweiteres ins Reich der Fabel verwiesen werden dürfen, wiewohl ihr Geltungsbereich durch wichtige Einwände stark beschränkt erscheint. Einen Fall haben wir vorhin bereits kennen gelernt: das Fehlen von Zehen oder Zehenteilen und der Haarausfall beim Meerschweinchen, deren Eltern infolge Nervendurchschneidung unempfindlich und bewegungslos nachschleppende Hinterbeine bekommen und sich deshalb Zehen oder ganze Füße daselbst abgefressen hatten. Beweiskräftiger ist ein Ergebnis von Moussu an Kaninchen, denen er nach aseptisch ausgeführtem Ausschneiden des Bauches bestimmte Teile der Leber und Nieren zerstört hatte; die Nachkommen wiesen

ebenfalls Leber- und Nierendefekte auf, und zwar an denselben Stellen, wo sie bei den Eltern gesetzt worden waren. Hier fällt also infolge der aseptischen Wundbehandlung die Möglichkeit einer Neuinfektion der Nachkommen hinweg, auch zeigt sich nicht die etwas verwirrende Nebenerscheinung, daß die Verstümmelungen hier im Vergleiche zu denen der Eltern andere, wenn auch benachbarte Teile betreffen können. Ähnlich denen von Moussu sind Versuche von Charrin und Delamare: den Versuchstieren wurde die Bauchhöhle eröffnet („Laparotomie“) und Stücke der Leber herausgenommen; die Nachkommen werden mit unvollständigen Lebern geboren. Charrin und Delamare haben dieses Experiment aber noch in einer anderen Richtung erweitert: erbliche Leberverletzung konnte nicht nur durch rein mechanische Operation erzeugt werden, sondern auch ohne Operation durch Einspritzen von Extrakten aus Meerschweinchenleber unter die Haut der Kaninchen. Die artfremde, aus dem Meerschweinchen entnommene Lebersubstanz-Lösung wirkt hier giftig und deshalb zerstörend auf die Lebersubstanz des Kaninchens. Das Kaninchen reagiert gegen die Einspritzung durch allmähliche Bildung eines Schutzstoffes, eines Gegengiftes; sie erfolgt zu langsam, um die Leber vor Substanzverlusten und deren Vererbung auf bald nach der Einspritzung gezeugte Nachkommen zu verhindern. Wird jedoch das Gegengift (Antiserum) mit dem Meerschweinchenleber-Extrakt bereits gleichzeitig miteingespritzt, so sind die nunmehr erfolgenden Leberzerstörungen von geringem Grade, und auch die Jungen werden jetzt ohne oder mit ganz geringfügigen Leberläsionen geboren.

Die Anwendung eines Gegengiftes in der zuletzt besprochenen Versuchsreihe führt uns unmittelbar über zu jenen Vererbungsfällen, in denen die erbliche Uebertragung solcher Schutzstoffe (Antigene) von künstlich giftfest gemachten (immunisierten) Eltern auf nicht immunisierte Nachkommen beobachtet wurde. Grundlegend auf diesem Gebiete waren die Versuche von Ehrlich (1891, 1892) mit Rizin und Abrin. Gegen beide Gifte erweisen sich Mäuse als höchst empfindlich; durch allmählich gesteigerte Fütterung mit geringen Mengen des Giftes lassen sie sich aber giftfest machen, und die Gifte haben nunmehr nicht nur als Magengifte jede Wirkung auf die Magen- und Darmwand verloren, sondern auch im Blut und sonst überall, wie aus Einspritzungen unter die Haut und Behandlung der Bindehaut des Auges mit den giftigen Lösungen hervorgeht. Nachkommen abrin- und rizinfester Mäuse waren abermals giftfest, und die Immunität dauerte 6—8 Wochen nach der Geburt an; dieses bejahende Ergebnis ändert sich nicht, wenn die Nachkommen aus einer Paarung von giftfesten Müttern mit nicht giftfesten Vätern hervorgegangen waren. Die umgekehrte Immunitätsübertragung, bei Verwendung von giftfestem Männchen und nicht immunisiertem Weibchen, mißlang aber: die Nachkommen zeigten in diesem Falle keine Spur von Immunität. Weismann, der große Gegner der Lehre von der

Vererbung erworbener Eigenschaften, erhob infolgedessen den Einwurf, daß sich die Giftfestigkeit nicht auf die Keimzellen übertragen habe, sondern erst später, durch die den heranwachsenden Embryo ernährenden Gefäße des Mutterkuchens (der Placenta) auf den Embryo übergegangen seien, — ein Vorgang, der mit echter Vererbung ebensowenig etwas zu tun hätte, wie die nachträgliche Ansteckung der Jungen mit Bakterien, die schon auf die Eltern krankheitserregend gewirkt hatten. Auch durch die Säugung könnten die Schutzstoffe den jungen Tieren mitgeteilt worden sein. Die nämlichen Einwände sind noch auf Versuche von Tizzoni und Cattaneo (1892) anwendbar, welche eine Wiederholung der Ehrlich'schen Versuche bedeuten, aber die Immunitätsübertragung von tetanusfesten Mäusen und hundswutfesten Kaninchen dartun —, sowie auf diejenigen von Behring, der gleiches für Diphtheriefestigkeit erprobte. Ebenso gelten die Einwände für die bereits vorhin erwähnten Versuche von Charrin und Delamare, in denen Kaninchen die Immunität gegen Leberextrakte des Meerschweinchens, die durch gleichzeitige Injektion eines Antiserums erworben war, auf die Jungen übertrugen. Die Immunität zeigte sich hier schon daran, daß die Schädigungen des Lebergewebes fast oder ganz ausblieben. Die Wahrscheinlichkeit, daß wir keine wahre Vererbung sondern nur ein Uebergehen der Schutzstoffe auf den bereits in Entwicklung begriffenen Embryo durch Vermittlung des Mutterkuchens oder auf das bereits geborene Junge durch Vermittlung der Muttermilch vor uns hätten, vergrößerte sich noch, als Versuche von Lustig an Hühnern ein vollständig negatives Ergebnis zeitigten. Bei den eierlegenden Vögeln ist natürlich die plazentare Uebertragung und diejenige durch Säugung ausgeschlossen, und deshalb erschienen Vögel von vornherein sehr geeignet, um die Ehrlich'schen Befunde nachzuprüfen. Die Hühner sind, ebenso wie Ehrlich's Mäuse, sehr empfindlich gegen Abrin, konnten aber durch Fütterung mit diesem Gift in dem Grade abrinfest gemacht werden, daß die Immunität jahrelang fortbestand. Lustig paarte sowohl abrinfeste Hähne mit nicht an Abrin gewöhnten Hennen, als auch umgekehrt und abrinfeste Tiere beiderlei Geschlechtes untereinander. Daß die aus sämtlichen Paarungen hervorgegangenen Nachkommen nicht abrinfest waren, erschien bereits an den Eiern ersichtlich, welche vielfach abgestorbene Embryonen, zum Teil solche mit monströsen Mißbildungen, enthielten. Von giftfesten Hühnern abgelegte Eier, welche an nicht giftfeste Hühner verfüttert wurden, töteten diese. Beides ein Beweis, daß die Eier wohl den Gift-, nicht aber auch den Schutzstoff, das Antigen, enthielten. Deshalb waren überhaupt nur acht Rücken lebensfähig, aber gegen Abrin ebenso empfindlich wie die Eltern zu Versuchsanfang, vor begonnener Immunisierung.

Dennoch ist die auf echt-erblichem Wege erfolgte Uebertragung von Schutzstoffen möglich. Dies beweisen endgültig die Versuche von

Gley und Charrin, denen mit Kaninchen und dem *Bazillus pyocyaneus* das gelang, was Ehrlich mit derselben Art von Versuchstieren und Anwendung von Abrin, bezw. Rizin mißlungen war: die Uebertragung der Giftfestigkeit, hier der Widerstandsfähigkeit gegen das Bakteriengift, durch das Männchen allein. Wenn auch die Nachkommen aus nicht giftfesten Weibchen, die von giftfesten Männchen befruchtet worden waren, die Giftfestigkeit nicht so beständig und oft in geringerem oder unvollkommenerem Grade zeigten als aus der umgekehrten Kreuzung, so sind die wenigen positiven Befunde dennoch entscheidend zu ungunsten der negativen Befunde. Daß giftfeste Weibchen bessere Resultate ergeben, erklärt Oskar Hertwig dadurch, daß das Gegengift auf das Ernährungsplasma, den Dotter des Eies, rascher einzuwirken vermag als auf das eigentliche Keimplasma; ferner aber könnte sich die in Rede stehende Erscheinung ungezwungen dadurch erklären, daß neben der durch Gley und Charrin einwandfrei bewiesenen, wirklich erblichen Uebertragung auf die Keimzelle dennoch außerdem eine ausgiebigere Uebertragung durch Vermittlung von Mutterfuchen und Muttermilch statthat.

Uebertragung von Giftfestigkeit auf Nachkommengenerationen ist auch an einzelligen Lebewesen gefunden worden, und zwar an den durch ihre krankheitserregenden Wirkungen berüchtigten Trypanosomen unter den Geißeltierchen (Flagellaten). Allerdings erfolgt die Uebertragung hier, wie überall bei einzelligen Organismen, nicht durch geschlechtliche, sondern durch ungeschlechtliche Vermehrung (Zellteilung); wir werden aber bald hören, daß dieser Umstand für Vererbungsfragen kaum von Bedeutung ist. Die grundlegenden Versuche stammen auch hier von Ehrlich (1907, 1909). Trypanosomen wurden widerstandsfähig gemacht gegen Medikamente, welche sie normalerweise töten, oder gegen die Blutsera von Tieren, in denen sie normalerweise leben und Krankheiten hervorrufen, so daß das betreffende Serum für die Trypanosomen giftige Stoffe, Schutzstoffe des Wirtstieres gegen das von den Schmarozern selbst abgeschiedene Gift, gebildet hatte. Die angewöhnte Widerstandsfähigkeit vererbt sich auf die nicht weiterbehandelten Tochtergenerationen (Teilprodukte derjenigen Zellen, mit denen der Versuch begonnen wurde), aber nur, wenn sie im Wirtstier gleicher Art belassen wurden. In Mäusen schmarozende Trypanosomen z. B. blieben, wenn die Ausgangsgeneration gegen Medikamente und bestimmte Blutsera giftfest gemacht worden war, dauernd gegen diese Stoffe immun; werden jene Trypanosomen in Ratten überimpft, so verschwindet die Immunität gegen die nämlichen Stoffe, um aber ohne erneute Behandlung sofort wiederzukehren, sobald sie in die ursprüngliche Art von Wirtstieren, in unserem Falle also abermals in Mäuse, zurückgeimpft werden. Genau das gleiche Ergebnis, mit gleichartigen Wirtstieren der giftfest gemachten Trypanosomen, erhielten auch Mesnil und Brimont (1908).

Die letztbeschriebenen Beispiele, die Uebertragung der von Trypanosomen erworbenen Giftfestigkeit auf weitere Generationen, passen von den Teilfragen der großen Gesamtfrage, derjenigen nach der Vererblichkeit erworbener Eigenschaften überhaupt, ebensogut in das „Problem der Immunitätsübertragung“, als auch in das „Problem der Uebertragung erworbener Eigenschaften durch ungeschlechtliche Fortpflanzung“, besonders bei einzelligen Lebewesen. Wir werden deshalb gut tun, jetzt alle weiteren Fälle, welche bei den Einzellern, den Urpflanzen und Urtieren, bekannt geworden sind, und wo sich auch andere Eigenschaften, nicht nur Giftfestigkeit, übertragen, zu erledigen. Man war bisher gewohnt, den Zuchtversuchen an Urlebewesen, die sich durch Teilung oder Sporenbildung, also auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, eine geringere Beweisraft zuzuschreiben als jenen, wo die Fortpflanzung regelmäßig auf zweigeschlechtlichem Wege, durch Vermischung männlicher und weiblicher Keimprodukte, stattfindet. Die Vererbung erscheint ja als etwas so Selbstverständliches und von der geschlechtlichen Vermischung Verschiedenes, wenn ein Lebewesen primitivster Art sich einfach in zwei Hälften teilt, von denen jede das Fehlende ergänzt und ungefähr zur ursprünglichen Größe heranwächst, um sich dann abermals zu teilen. Daß die Teilprodukte des Ganzen, aus dessen Zerfall sie herrühren, von ihm nicht verschieden sein werden, auch wenn dieses Ganze im Laufe seines individuellen Bestehens neue, ihm bisher nicht zukommende Eigenschaften erworben hatte, erscheint viel einleuchtender, als wenn von zwei hochzusammengesetzten Individuen sich winzige, undifferenzierte Bruchteile loslösen und vermengen müssen, ehe sie einem Nachkommen die Entwicklung ermöglichen. Es ist aber noch sehr die Frage, ob die geschlechtliche Fortpflanzung von der ungeschlechtlichen durch zwei- oder vielfache Teilung (in letzterem Falle Sporenbildung) dem Wesen nach so verschieden ist als es den Anschein hat, und ob nicht vielmehr nur Unterschiede des Grades vorliegen. Bei der einfachen Teilung eines Urlebewesens nämlich sehen wir gewisse Partien der lebendigen Substanz (des Protoplasmas) unter Degenerationserscheinungen zugrunde gehen, während nur die von diesem Degenerationsprozeß verschonten Partien die Substanz für die aus der Teilung lebensfähig hervorgehenden Tochterzellen liefern. Es entspricht dies bei den geschlechtlich sich fortpflanzenden Tieren dem Absterben der Körperzellen, nachdem sie durch Abgeben der Keimzellen für die Erhaltung und Vermehrung der Art gesorgt haben. Andere sehen im Zellkern das eigentliche Vermehrungsorgan einzelliger Organismen. Man kann also auch bei den einzelligen Lebewesen ein rein körperliches und ein eigentliches Keimplasma unterscheiden, und wenn mit dem ersteren Veränderungen vorgehen, welche sich bei den Nachkommen wiederfinden, so müssen die Veränderungen ebensogut vom körperlichen Plasma engeren Sinnes auf das Keimplasma übergeleitet worden sein, wie bei den vielzelligen, höher organisierten Lebewesen.

obgleich nur ein simpler Zerfall des Ganzen vorzugehen schien. Daß diese Ueberleitung oder Vererbung erworbener Eigenschaften auch bei den Urlebewesen durchaus nicht immer stattfinden muß, bewiesen uns schon die Versuche von Jennings am Pantoffeltierchen, wo Verletzungen und sonstige Strukturveränderungen, künstlich angebildete Hörner, abnormale Teilungsvorgänge mit unvollkommener Trennung und eigenartiger Verkrümmung der Individuen und dergl. sich unregelmäßig, unvollkommen und nur auf wenige der Nachkommen übertragen, um bald wieder gänzlichen Ausgleich, Wiederherstellung der ursprünglichen Formzustände, im anderen Falle aber vorzeitiges Zugrundegehen der ganzen Kultur zu erfahren. Gleiches konstatierte, an demselben Objekt, Mc. Clendon, der am Körper des Pantoffeltierchens ein Horn dadurch erzeugte, daß er die Tiere in einem Zentrifugenapparat eine Zeitlang im Kreise heftig umherwirbeln ließ. — Metanikow fütterte Aufgüßtierchen mit Karmin- und Tuscheförnern, die sie mit Hilfe ihrer Wimperhaare eifrig in den Mund einstrudelten, in der Meinung, etwas Genießbares vor sich zu haben. Nach und nach lernten sie aber die Unverdaulichkeit jener Körper kennen und verweigerten deren Aufnahme. Sobald aber eines von diesen „gewitzigten“ Infusionstierchen sich teilte, wußten die Teilungserzeugnisse, die Tochterindividuen nichts mehr davon: neuerdings wirbelten sie Karmin und Tusche in sich hinein, um erst wieder durch neue Erfahrung belehrt zu werden.

Wo hingegen die Uebertragung erworbener Merkmale bei Urlebewesen gelingt, dürfen wir sie der Vererbung bei höheren Lebewesen daher wohl als gleichwertig erachten. Derartige Zuchten mit positivem Ausfall sind nun in sehr großer Zahl namentlich an Spaltpilzen (Bakterien) angestellt worden. Man kann all diese Versuche je nach der vorgenommenen und vererbten Veränderung in drei Gruppen teilen: 1. Uebertragung angewöhnter Widerstandsfähigkeit gegen Gifte: diese Erscheinungsgruppe ist durch unsere früheren Ausführungen (Trypanosomenversuche von Ehrlich, Mesnil und Brimont) bereits abgetan. — 2. Uebertragung von teilweisem oder gänzlichem Verlust der Virulenz (der Fähigkeit, giftige, krankheitsserregende Stoffe auszuscheiden). — 3. Uebertragung von Fortpflanzungsveränderungen: Entstehung sporenloser (asporogener) Rassen aus den normalen sporenbildenden. — 4. Uebertragung von Farbveränderungen (meistens Ausbleichung bis zu völligem Farbverlust).

Das bekannteste Beispiel aus der zweiten Erscheinungsgruppe, für erblichen, teilweisen oder gänzlichen Virulenzverlust, betrifft einen Mikroorganismus, den man als solchen noch nicht einmal mit Sicherheit kennt: den Erreger der Blatternkrankheit. Beim Menschen treten bekanntlich die Blattern in ungemein heftiger Art auf der ganzen Körperoberfläche auf; überträgt man sie aber auf das Kind, so verlieren sie diesen hohen Grad ihrer Virulenz und beschränken ihr Auftreten auf die Infektionsstellen. Vom Kind

nunmehr auf den Menschen rückübertragen, behalten sie die lokale Art ihres Auftretens bei (Fischer, Saccius, Freyer). Greifbarer sind natürlich Ergebnisse an Mikroben, die man nicht nach ihrer Wirkungsweise allein, sondern auch ihrer körperlichen Erscheinung nach kennt: dies trifft bei den Bakterien des Milzbrandes und der Hühnercholera zu: sie verlieren, wenn bei hoher Temperatur oder in besonderen Nährlösungen (die der Hühnercholera z. B. auf Hühnerbouillon) gezogen, ihre giftigen Eigenschaften; auch ihre Nachkommen sind ungiftig, selbst wenn sie sich in dem normalen Wirtstier entwickeln. Ja noch mehr: sie besitzen hier jetzt sogar die Eigenschaft, letzteres gegen die Krankheit, welche sie doch sonst zu verursachen pflegen, immun zu machen, also jedenfalls statt des Giftes dessen spezifisches Gegengift abzuscheiden: denn infiziert man die betreffenden Versuchs-Wirtstiere, welche jene erblich der Virulenz beraubten Milzbrand- oder Hühnercholera-Bakterien beherbergen, mit normalen, virulenten Bakterien der gleichen Art, so erkrankten die Versuchstiere dennoch nicht an Milzbrand, bezw. Hühnercholera (Pasteur).

Nun die Versuche der dritten, oben aufgeführten Erscheinungsgruppe: erbliche Entstehung einer nicht durch Sporen sich fortpflanzenden (asporogenen) Klasse aus der sporenbildenden: Roux erreichte dies beim Milzbrandbazillus (*Bacillus anthracis*) durch Zusatz von etwas Karbolsäure, Phisaliz bei demselben Krankheitserreger durch Erwärmung auf 42 Grad Celsius. Die Nachkommen bleiben sporentos, pflanzen sich durch einfache Spaltung fort, ohne Säurezusatz, beziehungsweise ohne Temperaturerhöhung. Besonders schön durchgeführt sind ähnliche Versuche von Hansen an verschiedenen Gärungserregern, Hefepilzen (*Saccharomyceten*), wo ebenfalls durch Erwärmung auf über 40 Grad Celsius die nicht sporenbildende Klasse erzeugt wurde. Eine Fehlerquelle aber, welche viele andere Autoren nicht beachteten, hat Hansen vermieden: nämlich die Möglichkeit eines Vorhandenseins verschiedener Rassen bereits in der Ausgangskultur, mit welcher der Versuch begonnen wurde. Wenn diese, um jetzt bei unserem speziellen Beispiele zu bleiben, durchwegs sporenbildende Hefezellen enthält, so ist es deshalb noch nicht ausgeschlossen, daß ein Teil davon schon von selbst zur Fortpflanzung ohne Sporen durch einfache Spaltung, hinneigt, und daß der Uebergang von Sporenbildung zur Spaltung nur scheinbar dem im Experiment angewendeten künstlichen Faktor zu danken ist. Hansen begann aber seinen Versuch mit einer einzigen Hefezelle, einem einzigen Exemplar des Gärungserregers, nahm also von einem im strengsten Sinne einheitlichen Material seinen Ausgang. Die eine Hefezelle ließ sich hinlänglich vermehren, um die Durchführung der verschiedenen Versuchsreihen zu ermöglichen, von denen die eine, wie bereits gesagt, aus der Umzüchtung der normalen sporenbildenden in eine erblich sporenlose Heferasse bestand.

Diejenigen Bakterienversuche, welche unserer vierten Erscheinungs-

gruppe angehören, also Farbveränderungen hervorrufen und erblich werden lassen, arbeiten in den ersten, den zu beeinflussenden Anfangsgenerationen ebenfalls häufig mit Temperaturerhöhung auf 41 Grad. Mit Hilfe dieses Mittels vermochten Schottelius von der „Wundermonade“ (*Micrococcus prodigiosus*), Charrin und Phisalix vom *Bacillus pyocyaneus*, Laurent vom roten Kieler Bazillus farblose Rassen zu züchten, welche längere Zeit farblos blieben, auch nachdem wieder normale Verhältnisse eingetreten waren. Derartige Versuche glückten auch an einer niedrigen Pflanze, einer Kieselalge (Diatomee), der im Meere lebenden *Nitzschia putrida*, welche von Richter durch Nahrungsmangel in eine farblose Rasse umgewandelt und in diesem Zustand rein weitergezüchtet werden konnte.

In jüngster Zeit hat Wolf umfassende Bakterienversuche betrieben, welche diverse Farbveränderungen in sich schließen. Um von einheitlichem Zuchtmaterial, von „reinen Linien“ ausgehen zu können, vermochte Wolf allerdings nicht die vorhin erwähnte Methode Hansens befolgen und hierzu nur eine einzige Zelle benutzen: bei der Kleinheit der von Wolf verwendeten Mikrokokken waren die technischen Schwierigkeiten jenes Unternehmens unüberwindlich. Wolf schlug jedoch folgenden Weg ein, der fast zu gleichem Ziele führt: Bakterien der Ausgangskultur wurden in der noch flüssigen Nährgelatine möglichst verteilt. Von den so gewachsenen Kolonien wurde eine möglichst isoliert liegende in derselben Weise auf neue Gelatine-Platten verteilt, und das wurde siebenmal wiederholt. Die so entstandenen Kolonien werden im allgemeinen aus einer Zelle entstanden sein; und sollten sie selbst aus mehreren erwachsen sein, so werden diese wahrscheinlich Schwesterzellen sein. Man kann also mit Sicherheit annehmen, daß am Ende der Isolierung durch Plattengießen in der Tat nur Nachkommen einer einzigen Zelle vorhanden sind.

Die Kultur der roten Wundermonade (*Bacillus*-[*Micrococcus*] *prodigiosus*) auf Gelatine blieb unter solchen Bedingungen normal, desgleichen auf Kartoffelagar und bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Bei 37,5 Grad Celsius jedoch wurde die Kultur weiß und blieb es, solange auch die Temperatur hoch blieb. In gewöhnliche Temperatur rückübertragen, schlug sie sofort ins ursprüngliche Rot zurück. Die durch Temperaturerhöhung gewonnene Farblosigkeit erwies sich sonach als nicht erbliche Veränderung („Modifikation“). Ebenfalls weiß (farblos) wurden dieselben Bakterien, und zwar in hoher Temperatur rascher als in niedriger, bei Kulturen auf Agar mit Zusatz von Kaliumbichromat, Kupferacetat, Radiumnitrat oder Nickelnitrat; diese Farblosigkeit aber stellte eine erbliche Veränderung („Mutation“) dar, denn sie blieb in Kulturen ohne Chemikalienzusatz und ohne Temperaturerhöhung erhalten, allerdings nicht ganz rein: die Kulturen lieferten zeitweise einen Prozentsatz von Rückschlägen, von normalen roten Bakterien unter den experimentell erzielten, farblosen. Wurde diese weiße, in einem Teil der Nachkommenschaft nach

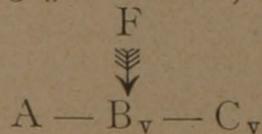
Rot zurückschlagende Rasse auf Chromatagar gezogen, so trat außerdem eine neue erbliche Veränderung auf: Bakterien, die im Vergleich zu normalen ein noch dunkleres Rot zeigen; auch durch Zusatz von Kaliumpermanganat, Cadmiumnitrat oder Sublimat entstand jene dunkelrote, trotz Weglassung des Chemikalienzusatzes beständig bleibende Rasse. Eine rein weiße Rasse, die von Rückschlägen nach Rot ganz frei blieb, erschien neben der zuletzt erwähnten dunkelroten auf dem Sublimatagar.

An *Micrococcus prodigiosus* hatte schon jahrelang vorher Goebel durch äußere Einflüsse erbliche Anpassungen hervorrufen können; und fernere Beweise für Vererbung künstlich induzierter Veränderungen bei Bakterien haben Graßberger und Hamburger erbracht.

Alle bisherigen Beispiele für Uebertragung erworbener Eigenschaften durch ungeschlechtliche Fortpflanzung betrafen einzellige Lebewesen. Es sollen nun noch zwei Beispiele der gleichen Uebertragungsart Platz finden, welche an vielzelligen Lebewesen zur Beobachtung gelangten. Klebahn kultivierte einen Rostpilz (*Puccinia smilacearum*), der sonst alle möglichen Spargelgewächse (*Smilaceen*) leicht befällt, zehn Jahre lang nur in der vielblütigen Maiblume oder Weißwurz (*Polygonatum multiflorum*). Nach Ablauf dieser Zeit vermochte der Pilz verwandte Wirtspflanzen, die wohlriechende Maiblume oder Zauken (*Convallaria majalis*), die zweiblättrige Schattenblume (*Majanthemum bifolium*) und die vierblättrige Einbeere oder Wolfsbeere (*Paris quadrifolia*) nur schwer zu infizieren und sich namentlich in ihnen nur schlecht zu entwickeln. — Engelman beeinflusste schwingende Fadenalgen (*Oscillaria*) in der Weise, daß sie anstelle ihrer ursprünglichen Farbe die zu derjenigen des einfallenden Lichtes komplementäre Farbe annahmen und erblich beibehielten. Engelmans Versuche wurden freilich später nicht bestätigt und insbesondere in dem — auch für viele Bakterienversuche, welche denen von Wolf vorausgingen, geltenden — Sinne angezweifelt, daß er von keinem einheitlichen Anfangsmaterial ausging, sondern in diesem schon von vornherein mehrere verschiedene Rassen enthalten waren, welche im Laufe längerer Kultur auch unabhängig von den Kulturbedingungen zum Vorschein gekommen wären.

Die Zuchtversuche an höheren Pflanzen, an Blütenpflanzen hatten wir bis nun aus dem Kreise unserer Betrachtungen weggelassen, wenn auch die an ihnen ausgeführten Experimente zum Teil bereits in einzelne Erscheinungsgruppen hineingepaßt hätten, die wir an Tieren und Sporenpflanzen ziemlich erschöpfend behandelten. Zufolge von gleich zu betonenden Eigentümlichkeiten in der Versuchsanordnung und den Versuchserfolgen sind eben die Versuche an Blütenpflanzen doch eine schärfer umgrenzte Gruppe für sich, und deshalb soll ihre Besprechung den Beschluß unserer Ausführungen bilden.

Hinsichtlich der Zahl durchgeführter Zuchterperimente, welche als direkte Beweise für Vererbung erworbener Eigenschaften angegeben zu werden pflegen, schiene es, als ob die Botanik mehr Beweismaterial zu dem uns interessierenden Problem geliefert habe als die Zoologie. Strenge genommen, können wir aber von einem direkten Beweis für Vererbung erworbener Eigenschaften nur dann sprechen, wenn die Zuchten, welche zu seiner Herbeischaffung führten, nach unserem in der Einleitung gegebenen Schema verlaufen:



Künstliche Hervorrufung einer in den Ahnengenerationen A noch nicht vorhandenen, also neuen Eigenschaft oder mindestens Veränderung v in den Generationen B, Wiederauftreten dieser neuen Eigenschaft oder Veränderung v in den Nachkommengenerationen C ohne Weiterwirkung des künstlich verändernden Faktors F.

Mehrere botanische Beweisverfahren, die zugunsten der Vererbung erworbener Eigenschaften gedeutet werden, genügen aber diesen Ansprüchen nicht. Um besser klarzumachen, was ihnen zu einem einwandfreien Beweise fehlt, gebe ich zuerst einige von derartigen unvollkommenen und daher nur indirekten Beweisen, um erst nach ihnen die vollständigen, die wirklich unmittelbaren Beweise zu referieren.

Die gemeine Goldrute oder der St. Petersstab (*Solidago virgaurea* L.) kommt sowohl im Gebirge wie auch in der Ebene vor, blüht aber dort um etliche Wochen früher als hier. Hoffmann verpflanzte Exemplare aus den Walliser Alpen in den botanischen Garten zu Gießen, neben solche Exemplare, die in der Umgebung von Gießen gefunden worden waren. Die alpinen Exemplare nahmen hier nicht die Blütezeit der Tieflanderemplare an, sondern behielten ihre ursprüngliche Blütezeit bei. — Weitere analoge Fälle stammen von Detmer.

Gieslar verpflanzte Fichten, Weißföhren und Lärchen von hochgelegenen Standorten mit rauhem Klima in die Ebene und milderes Klima. Die Gebirgsexemplare der genannten Nadelbäume weichen von denjenigen der Ebene durch langsameren Wuchs, größeres Gewicht der Zapfen wie der einzelnen Samenkörner, Eigentümlichkeiten der Gesamtgestalt und Benadelung ab. Sie behalten diese Abweichungen auch nach der Ueberpflanzung an den experimentell gewählten, niedrigeren Standort bei. — Zu prinzipiell übereinstimmenden Ergebnissen gelangte Engler.

Allen diesen botanischen Tatsachen, welche für Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen, fehlt ein Anfangsglied in der Beweiskette: nämlich der Nachweis, daß die Eigenschaften, deren Konstantbleiben man nach Veretzung der Pflanze an einen klimatisch anders beschaffenen Standort beobachtet, wirklich von den klima-

tischen Bedingungen des ursprünglichen Standortes erzeugt wurden. All die Kulturen und Züchtungen untersuchen ein bereits gegebenes Merkmal auf seine Beständigkeit und Vererblichkeit, setzen aber den Zusammenhang zwischen ihm und den äußeren Lebensbedingungen in Gestalt von Wirkung und Ursache als selbstverständlich voraus. Nun liegt eine solche Voraussetzung tatsächlich sehr nahe, und viele dürften den Einwand, der Zwergwuchs bei Cieslars Nadelhölzern, die verschobene Blütezeit bei Hoffmanns Goldruten sei möglicherweise doch nicht die Folge des rauhen Gebirgsklimas, als eine zu weit getriebene Zweifelsucht brandmarken, — die erwähnten Zusammenhänge seien über jeden Zweifel erhaben. Gewiß, so empfinde auch ich: aber die Vertreter der gegnerischen Anschauung, die Repräsentanten der Anschauung nämlich, daß erworbene Eigenschaften unvererblich seien, denken nicht so. Sie würden etwa — um es einmal recht kraß auszudrücken — sagen: da könnte man ja jedes Zebra, welches im Zoologischen Garten nicht gleich seine Streifen verliert und zum Pferd wird, jede Giraffe, deren Hals nicht gleich kürzer wird, als einen Beweis für Vererbung erworbener Eigenschaften ins Treffen führen! Oder sie würden die Unveränderlichkeit eines Merkmals nach Uebertragung seines Besitzers in gründlich veränderte Lebensbedingungen eher als einen Beweis für die Unveränderlichkeit der Art selbst, als ein Argument gegen die Abstammungstheorie gelten lassen: so viele Klassen, Arten, Rassen, Formen von Lebewesen, wie sie uns heute in der Natur entgentreten, habe es schon immer gegeben: sie seien eben durch äußere Einwirkungen überhaupt nicht beeinflusbar. Die Gegner sehen endlich zum mindesten in jenen besprochenen Kulturen zwar den Beweis, daß ein vorgefundenes Merkmal sich vererbt hat, — aber doch durchaus keinen Beweis, daß es ein erworbenes Merkmal war. In unserem eingangs aufgestellten, oben zuvor wiederholten Schema war aber das Beweisverfahren vorgesehen, um auch dieses allererste Glied der Beweiskette zu schließen: nur wenn man ein Merkmal an den Versucheslebewesen künstlich hervorgerufen, vor seinen Augen entstehen gesehen hat, — nur dann dürfen wir es mit Bestimmtheit als ein erworbenes Merkmal ansprechen!

Ich kenne auf botanischem Gebiete nur drei Versuchsreihen, welche einer derartig hochgespannten Forderung Genüge leisten¹⁾. Es sind dies zunächst die Experimente von Klebs, am Gamander-Ehrenpreis (*Veronica chamaedrys*) durch veränderte Ernährungsbedingungen die sogenannte Verlaubung (*Phyllodie*) hervorzu-

¹⁾ Hierher würden zwar wohl auch die Versuche v. Wettsteins mit Leinpflanzen (*Linum*) und Wunderbäumen (*Ricinus communis*) gehören; allein sie sind, abgesehen von gelegentlichen Vortragsäußerungen des genannten Forschers (z. B. 1902, siehe Literaturverzeichnis), sowie abgesehen von einer (auch in Cieslar 1907 übergegangenen) Besprechung bei Lotsh auf Grund mündlicher Information, noch nicht publiziert.

bringen. Unter Verlaubung versteht man die Umwandlung eines Theiles oder aller Blumenblätter in gewöhnliche, grüne Laubblätter. Auch die aus Samen gezogenen Nachkommen verlaubter Exemplare neigten wiederum sehr zu derselben, übrigens auch zu anderen Anomalien.

Neuerdings ist es Blaringhem gelungen, am Mais oder Kufuru (Zea Mays) nicht nur neue Rassen, sondern sogar eine neue Art (*Zea praecox*) hervorzurufen. Während aber nahezu alle Züchter, die sich mit der Induktion neuer Merkmale abgegeben haben, diese durch veränderte chemische (besonders Nahrungs-), Feuchtigkeits-, Temperatur- oder Lichtbedingungen erzielt hatten, wendet Blaringhem ausschließlich mechanische Agentien (Traumatismen) an, hauptsächlich Verletzungen, Verstümmelungen, Verdrehungen = — also gerade solche, mit denen Tier- und Pflanzenzüchter in der Regel keine Ergebnisse erzielt hatten. Blaringhems Ergebnisse aber lehren, daß die Verstümmelung ein sehr wichtiger, bisher verkannter Faktor ist für die Entwicklung der Pflanzenformen. Er erhält als Folge der Verletzungen sowohl rückschreitende Veränderungen, welche die Ahnencharaktere der Maispflanze wieder aufleben und *Euchlaena mexicana* als wilde Stammform unserer bekannten Kulturpflanze erkennen lassen; andererseits vorschreitende Veränderungen, welche Merkmale darstellen, die für die Gattung Mais, ja selbst für die ganze Familie der Gräser neu sind. Seien die Veränderungen atavistisch oder progressiv, nie beschränken sie sich auf einzelne Teile, immer nehmen sie die ganze Pflanze in Anspruch, geben ihr ein verändertes Gesamtaussehen. Von den durch Verstümmelung hervorgerufenen Abänderungen sind sieben unbeständig und unvererblich. Zwei aber sind konstant und vererblich:

Die eine davon ist gekennzeichnet durch die Entwicklung von Staubgefäßen, also männlichen Geschlechtsorganen, in den Aehren, welche die seitlichen, weiblichen Aehren bedecken; diese Zwitterigkeit der Blütenstände ist aber lediglich der Gestalt nach vorhanden, funktioniert nicht (*Zea Mays* var. *pseudoandrogyna*).

Die zweite, ebenfalls in der Vererbung beständige Rasse unterscheidet sich vom Typus durch Merkmale, die sich in Stengelgestalt, Zahl der Blätter, Deckblättchen und Körnerreihen, Dichtigkeit der Rispen, der männlichen und weiblichen Aehren aussprechen. Sie wird rascher reif als die Rasse *Zea Mays* var. *pennsylvanica*, welche hier als Ausgangsmaterial diente (*Zea Mays* var. *semi-praecox*).

Endlich vermochte Blaringhem, wie erwähnt, durch die Wachstumsfolgen der den Versuchspflanzen beigebrachten Verletzungen sogar eine neue, selbständige Art mit allen Eigentümlichkeiten einer solchen zu gewinnen: sie entstand plötzlich, ohne Uebergangphasen und ohne Rückschläge zur Ausgangsform. Für die Reinheit des Zuchtlaufs unerwünschte Bastardierungen mit anderen Formen, in sonstigen Fällen

nur durch sehr isolierten Anbau zu vermeiden (die Maisblüten werden durch Windbestäubung befruchtet), waren hier ohne weiteres ausgeschlossen, da die neue Art so frühzeitig blüht, daß die durch Windbestäubung vermittelte Kreuzung nur innerhalb ihrer eigenen Individuen möglich erschien (*Zea praecox*).

Es fehlt schon heute, so kurze Zeit nach dem Erscheinen (1908) von Blaringhems aufsehenerregender Abhandlung, nicht an Einwänden, welche in seinen Ergebnissen Täuschungen, hervorgerufen durch die außerordentliche Vielgestaltigkeit der Maispflanze, vermuten wollen: es sei Blaringhem derselbe Vorwurf zu machen, den wir früher gegenüber Engelmans Versuchen mit Schwingalgen (*Oscillarien*) und den Zuchten einzelliger Lebewesen bis auf Hansen und Wolf registriert haben, nämlich das Anfangen der Züchtung mit einem Material, das nicht aus „reinen Linien“ im Sinne Johannsens, nicht aus einer wirklich einheitlichen Rasse, sondern möglicherweise aus vielen Rassen besteht, die sich bei irgend einer passenden oder — im Interesse des klaren Versuchsausfalles — unpassenden Gelegenheit aus der verschmolzenen Grundform aufspalten und so scheinbar im ursächlichen Zusammenhange mit den angewendeten Versuchsbedingungen zum Vorschein kommen. Inwieweit dieser Vorwurf sich für die eine oder andere Versuchreihe Blaringhems als berechtigt erweist, entzieht sich meinem Urteil; ich glaube aber nicht, das es gelingen wird, alle seine höchst interessanten und bedeutsamen Vererbungsergebnisse hinwegzudisputieren.

Letzteres ist auch, trotz Willes Bemühungen, die sogleich zu beschreibenden Erscheinungen durch einfache Auswahl zu erklären, dank der scharfsinnigen und treffenden Entgegnung Semons bei den bekannten Getreidekulturen Schübeler's in verschiedenen geographischen Breiten nicht gelungen. Schübeler benützte den gewöhnlichen Sommerweizen (*Triticum vulgare aristatum*) der in Deutschland, von der Aussaat an gerechnet, etwas über hundert Tage braucht, bis die Körner reif werden. Von demselben Sommerweizen baute Schübeler auch 10 Breitengrade weiter nördlich, und zwar im botanischen Garten zu Christiania (Norwegen) an, wo die Sonne von Mitte Mai bis Ende August viel länger scheint als bei uns. Infolge dieser ausgiebigeren Bestrahlung brauchte der Weizen, in seiner dritten, nördlich gezogenen Generation nur noch 75 Tage bis zur Reife, vier Wochen weniger als in Deutschland. Nun wurde ein Teil des Samens nach Deutschland (Breslau) zurückgebracht, der übrige Teil in Norwegen weiterkultiviert; in Norwegen brauchte er wie im Vorjahre 75, bei Breslau 80 Tage zur Reife. Wohl also ist in Deutschland gleich wieder eine Verlängerung der Reifezeit gegenüber der im Norden erworbenen Verkürzung eingetreten; aber wenn wir die für Deutschland normale Reifezeit von mehr als 100 Tagen in Vergleich ziehen, so erscheint bewiesen, daß die in Norwegen erworbene Eigenschaft des Frühreifwerdens sich dem Weizen erblich eingepreßt hatte. Nur sehr allmählich bewirkt die überlegene Kraft der äußeren Einflüsse eine Abschwächung

der erworbenen Eigenschaft, ein Zurücksinken in die ursprünglichen Verhältnisse.

Mit diesem letzten, altbekannten und vielzitierten Falle sind die durch planmäßige Züchtung ermittelten Beweise für Vererbung erworbener Eigenschaften, soweit sie bis heute vorliegen, erschöpft. Ich mußte mich in ihrer Darstellung auf Wiedergabe der nackten Tatsachen beschränken, konnte theoretische Erwägungen nur äußerst sparsam einstreuen und nur dort, wo solche für Herstellung von Zusammenhang und Verständnis unbedingt notwendig erschienen. An theoretischen und spekulativen Auseinandersetzungen auf dem Gebiete der Vererbung herrscht ja aber kein Mangel; sie sind in dem Maße umfangreicher, als die mit exakten Mitteln gewonnenen Ergebnisse dürftiger. Dennoch reden diese Ergebnisse, wie ich hoffe, Ihnen gezeigt zu haben, bereits eine so deutliche Sprache, daß die allgemeinen Schlußfolgerungen sich daraus von selbst ergeben!

Literatur = Verzeichnis.

- Behring, Uebertragung der Immunität gegen Diphtherie, zitiert nach Hertwig, f. d. Siehe auch Zeitschrift für Hygiene Bd. VI, 1889.
- Blaspinghem L, „Mutation et Traumatismes. Étude sur l' évolution des formes vegetales“ — 8 Doppeltafeln; Paris, Felix Alcan, 1908.
- Brown-Sequard, Proceed. Royal Society Vol. X, p. 297. Mitteilung in dem Report Brit. Assoc. 1870. — The Lancet 1875, p. 7. — Ausführliches Referat bei Darwin, „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“, Deutsche Ausgabe von B. Carus, 3. Bd. der gesammelten Werke, Stuttgart 1878, S. 491—492.
- Charrin A. und G. Deldamare, „Procédé capable de s' opposer à la transmission aux rejetons des tares viscérales maternelles“ — C. R. Société Biol. Paris. LVIII, 1er sem., S. 357—359, 1906.
- Charrin und Bhisalix, Umzüchtung des Bacillus pyocyaneus in eine erblich fixierte, farblose Rasse: Compt. rendues Bd. CIV, S. 1565, 1892.
- Chauvin, Marie von, Ueber die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. — Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLI, S. 365—389, Leipzig 1885.
- Cieslar, A., „Ueber die Erblichkeit des Zuwachsbemögens bei den Waldbäumen“. — Zentralblatt für das gesamte Forstwesen 1895.
- , „Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzarten für den Waldbau“. — Ebenda, Heft 1 und 2 S. 1—32, 1907.
- Detmer, „Lehrbuch der Pflanzenphysiologie“, S. 272.
- , „Zum Problem der Vererbung“. — Pflügers Archiv für die ges. Physiol. 41. Bd. 1887.
- Ehrlich, Paul, „Experimentelle Untersuchungen über Immunität“. I. Ueber Rizin. — II. Ueber Abrin. — Deutsche medizinische Wochenschrift, XVII. Jahrgang S. 976. bezw. 1218, 1891.
- , „Ueber Immunität durch Vererbung und Säugung“. — Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten, Bd. XII, S. 183—205, 1892.
- , Trypanosomenversuche: Berliner klinische Wochenschrift 1907; Münchener medizinische Wochenschrift Februar 1909.
- Engelmann, Th. W., „Ueber die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen der Oscillatorien. Nach Versuchen von Herrn N. Gaidukov“. — Archiv für Physiologie und Anatomie, Physiol. Abt., S. 214, Jahrgang 1903.

- Engler, zitiert nach Cieslar, 1907 f. d.
- Fischer, Uebertragung der Blatternerreger vom Menschen auf das Kind: zitiert nach Kassinow, allgemeine Biologie, 2. Band, S. 155, Anmerkung S. 372 f. d.
- Fischer E., „Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften“. — Allgemeine Zeitschrift für Entomologie VI 1901. VII 1902.
- Freyer, Lokales Auftreten der Blattern bei Uebertragung vom Menschen auf das Kind: zitiert nach Kassinow, Allgemeine Biologie, 2. Band, S. 155, Anm. S. 371 f. d.
- Gley und Charrin A., „Influences héréditaires expérimentales“. Archives de Physiologie 1893, 1894.
- Goebel, Karl, Ueber Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen“. — Festsrede, Verlag der Akademie München 1898.
- Graßberger, „Ueber Anpassung und Vererbung bei Bakterien. Zugleich ein Beitrag zur Aerobie anaerober Bakterien“. — Archiv für Hygiene, LIII. Bd., S. 158—179, 2 Tafeln, 1905.
- Haccius, Beschränkung des Blatternerregers auf die Infektionsstellen: zitiert nach Kassinow, Allgemeine Biologie, 2. Band, S. 155, Anm. S. 371.
- Hamburger, Franz, „Arteigenheit und Assimilation“. — Leipzig und Wien, Franz Deuticke, 73 Seiten, 1903.
- Hansen, E. Chr., Meddelse fra Carlsberg Laboratoriet, Bd. IV Hefte 2, Kopenhagen 1890 Résumé p. 67. Centralbl. f. Bacteriol. II. Abt. I., S. 858, 1895; 1898, IV. S. 89; 1899, V, S. 5; Compt. rend. du Laboratoire de Carlsberg Bd. V, S. 1, 1900.
- Hertwig, Oskar, Allgemeine Biologie, 3. Auflage, bes. S. 644—659, Jena 1909.
- Hoffmann, H., „Beobachtungen über thermische Vegetationskonstanten“. — Meteorol. Ztschr., S. 546—547, Dez. 1886; Ref. im Botan. Zentralbl. S. 209, 1887.
- Jennings S. S., „Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. I. The Fate of the New Structural Characters in Paramecium, in Connection with the Problem of the Inheritance of Acquired Characters in Unicellular Organism“. — 22 figg. — The Journal of Experimental Zoölogy, Vol. V, Nr. 3, S. 577—632, 1908.
- , „Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. II. Heredity and Variation of Size and Form in Paramecium with Studies of Growth, Environmental Action and Selection“. — Proc. Americ. Philos. Society, XLVII Vol., Nr. 190, 1908.
- Johannsen, W., „Elemente der exakten Erblchtheitslehre. Deutsche, wesentlich erweiterte Ausgabe in 25 Vorlesungen“. 31 Figg. Jena, Fischer, 1909.
- Kabrhel, G., „Ueber den Einfluß des Alkohols auf das Keimplasma“. — Archiv für Hygiene, Bd. 71, Hefte 1, 1909. — Referat im Biophysikalischen Centralblatt, Bd. IV, Nr. 13/14, S. 414, 415, 1909.
- Kammerer Paul, „Vererbung der erworbenen Eigenschaft habitueller Spätgeborens bei Salamandra maculosa“. — Zentralblatt für Physiologie, Bd. XXI, 4. Hefte, S. 99—102, 1907 a.
- , „Erzwungene Fortpflanzungsveränderungen und deren Vererbung; Demonstration neuer Tierbastarde“. — Zentralblatt für Physiologie, Bd. XXI, Nr. 8, S. 253—255, 1907 b.
- , „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. und II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra“. — Archiv für Entwicklungsmechanik, Band XXV, Hefte 1/2, S. 7—51, Taf. I, 1907 c.
- , „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitteilung: Die Nachkommen der nicht Brutpflegenden Alytes obstetricans“. —

- Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVIII. Bd., 4. Heft, S. 447—544, Taf. XVI und XVII, 1909 a.
- Kammerer Paul, „Vererbung künstlicher Zeugungsveränderungen“. — Umschau, XIII. Jahrg. Nr. 23, S. 483—486, 5. Juni 1909 b.
- , „Vererbung künstlicher Farbenveränderungen“. — Ebenda Nr. 50, S. 1025—1028, 11. Dezember 1909 c.
- , „Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen“. — Vortrag in der 81. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg. Natur, Heft 6, S. 94—97, 4 Abb., 12. Dezember 1909 d.
- , „Experimentelle Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften“. Vortrag in der k. k. Gesellschaft der Ärzte zu Wien, abgedruckt in Neue Freie Presse, Fachblatt „Natur und Völkerkunde“ Nr. 16312, Wien, Donnerstag, 20. Januar, und Nr. 16319 vom 27. Januar 1910.
- Rassowitz Max, „Allgemeine Biologie“ II. Band: Vererbung und Entwicklung, bes. Kap. XXVI und XXVII: Direkte Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. — Wien, Verlag M. Perles, 1899.
- Klebahn H., „Die wirtswechselnden Rostpilze.“ — Berlin 1904.
- Klebs, G., „Ueber künstliche Metamorphosen.“ Abhandl. der Naturforschenden Gesellschaft in Halle, Bd. XXV, Stuttgart 1906.
- Laurent, Umzüchtung des roten Kieler Bazillus in eine erbliche farblose Rasse: Annales de l'Institut Pasteur. Bd. XIV, S. 479, 1894.
- Lotfy, J. P., „Vorlesungen über Deszendenztheorie“, 1. Teil, 12. Vorlesung, S. 166—178, Jena, Verlag G. Fischer, 1906.
- Lustig, „Ist die für Gifte erworbene Immunität übertragbar von Eltern auf die Nachkommenschaft?“ — Zentralbl. f. allgemeine Pathologie, XV. Bd., Heft 6, 1904. Referat in Müllers Jahrbuch der landwirtschaftlichen Pflanzen- und Tierzüchtung, II. Bd., S. 105, Stuttgart 1905.
- McClelland, J. J., „Protozoan Studies“. The Journal of Experimental Zoölogy, Vol. VI, Nr. 2, pp. 265—284, 2 plates, Febr. 1909.
- Mendel Gregor, „Versuche über Pflanzenhybriden“ (1865) und „Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieraciumbastarde“. — „Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften“ Nr. 121, herausgeg. von E. Fischer, Leipzig, W. Engelmann 1901.
- Mesnil et Brimont: C. R. Soc. Biologie, tome LXIV, 1908. — Ann. Inst. Pasteur, tome XXII, 1908 et XXIII, 1909.
- Metchnikow, S., „Ueber die Ernährung der Infusorien und deren Fähigkeit, ihre Nahrung zu wählen“. — Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St. Pétersbourg, XXXVIII. Bd., Lieferung 1, Nr. 4, S. 181—187, 1907.
- Moussu, „Die Vererbung von auf operativem Wege ausgeführten Läsionen.“ — Wochenschrift für Tierheilkunde und Viehzucht, XLVII. Jahrg., Nr. 27, 1903. — Referat in Müllers Jahrbuch der landwirtsch. Pflanzen- und Tierzüchtung, I. Jahrg., S. 61, Stuttgart 1904.
- Obersteiner Heinrich, „Zur Kenntniss einiger Hereditätsgesetze.“ — Medizinische Jahrbücher II. Heft, Wien 1875.
- , „Zur Frage der hereditären Uebertragbarkeit acquirierter pathologischer Zustände.“ — Neurologisches Zentralblatt, Nr. 11, 1900.
- Pasteur, zitiert nach Oskar Hertwig, Allgemeine Biologie, 3. Auflage, S. 646, f. d.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, I. Band, bes. S. 498, 1897; II. Band, bes. S. 240—246, Leipzig, Engelmann, 1904.
- Phisalix, „Etat asporogène héréditaire du Bacillus Anthracis.“ — Bull. med. 1892, Nr. 35; Comptes rendues Bd. 114, S. 684, 1892.
- Pictet, Arnold, „Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons.“ — Mémoires de la Société de Physique et d'histoire Naturelle de Genève. XXV. Vol., Fasc. 1, pp. 45—127, planches I—V, 1905.

- Przibram, Hans, „Automatischer Abwurf mißbildeter Regenerate bei Arthropoden“. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIII. Bd., 4. Heft, S. 596—599, 2 Figg. 1907.
- , „Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae) III. Temperatur- und Vererbungsversuche“. — Archiv für Entwicklungsmechanik XXVIII. Bd., 4. Heft, S. 561—628, Tafel XIX—XXI, besonders S. 583 ff., 1909.
- , „Uebertragungen erworbener Eigenschaften bei Säugetieren und Versuche mit Hitze-Ratten“, Verhandl. der Gesellsch. Deutscher Naturforscher und Aerzte, 81. Vers. zu Salzburg. 2. Teil, 1. Hälfte, S. 179—180, 1910.
- Richter Oswald, „Zur Physiologie der Diatomeen. II. Mitteilung: Biologie der Nitzschia putrida Benecke“. — Denkschriften der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften Wien, 84. Bd., 1909
- Roux, E., Züchtung einer erblichen asporogenen Rasse des Bacillus anthracis: Annal. de l'Inst. Pasteur, Bd. IV, p. 25, 1890.
- Schottelius, Züchtung einer erblichen farblosen Rasse von Micrococcus prodigiosus: Zentralblatt für Bakteriologie Bd. II, S. 439, 1887.
- Schröder, Christian, „Ueber experimentell erzielte Instinktvariationen“. — Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, S. 158—166, 1903 a.
- , „Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata L. (Lep.), gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie“. — Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, Bd. VIII, Nr. 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 1903 b.
- Schübeler, F. C., „Die Pflanzenwelt Norwegens“, Christiania 1873, S. 52 ff. und 80 ff.
- , „Die Kulturpflanzen Norwegens“, Christiania 1862.
- Semon, Richard, „Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens“. 2. Auflage, bes. S. 86—88, Fußnote. — Leipzig, Engelmann 1908.
- Standfuß, M., „Experimentelle zoologische Studien an Lepidopteren“. — Denkschrift der schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 36. Bd., 1. Heft, Basel 1898.
- Tizzoni und Cattaneo, „Ueber die erbliche Ueberlieferung der Immunität gegen Tetanus“. — Deutsche medizinische Wochenschrift Nr. 18, 1892.
- Tornier Gustav, „Experimentelle Ergebnisse über angeborene Bauchwassersucht, Spina bifida, Wasserkopfbildung, 3—6 Hintergliedmaßen, Vererbung von Pathologischem, Pseudoschwimmhäute usw.“ — Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, Nr. 7, S. 165—168, bes. S. 167, 1904.
- Tower, William Lawrence, „An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa“. — Carnegie Instit. of Washington. Publication Nr. 48. Papers of the Station for Exp. Evolution. Nr. 4, 1906
- Weismann, August, „Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung“. — Jena, Fischer, 1892.
- Westphal, Erbliche Epilepsie, hervorgerufen durch Klopfversuche: zitiert nach Obersteiner 1875 (s. das.).
- Wettstein, Richard von, „Ueber direkte Anpassung“. — Vortrag in der feierlichen Sitzung der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften Wien, 28. Mai 1902, S. 16
- Wille R., Kritik der Schübeler'schen Versuche, Biologisches Zentralblatt, XXV. Bd., S. 561—574, 1905.
- Wolf, Franz, „Ueber Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei Bacillus prodigiosus und anderen Schizophyten“. — Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. II, S. 90—132, 1909.