

## GENETIK DER GEOGRAPHISCHEN VARIATION

*R. Goldschmidt, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem, Germany*

Das Problem der Evolution, das nach den phylogenetischen Orgien der ersten Nach-Darwinschen Periode etwas in Misskredit gekommen war, das dann später von der neu begründeten genetischen Wissenschaft respektvoll zur Seite geschoben worden war, ist seit einiger Zeit wieder im Begriff, ins Zentrum biologischer Diskussionen zu rücken. Und zwar haben gleichzeitig mehrere Disziplinen unserer Wissenschaft begonnen, sich darüber Rechenschaft zu geben, wie man heute auf Grund der neuen Tatsachenerkenntnisse den Vorgang der Evolution, an dessen Tatsächlichkeit niemand zweifelt, sich vorstellen muss. Die Paläontologie hat begonnen, die Reihen der Fossilien unter neuen Gesichtspunkten zu betrachten; die Systematik hat den Artbegriff durch eine labilere Betrachtungsweise ersetzt; die vergleichende Anatomie hat angefangen, von der grosszügigen Vergleichsmethode zu einer minutiösen Betrachtung überzugehen, die zu elementaren Gesetzmässigkeiten führen soll. Und auch die Genetiker haben nach einer Periode der Vorsicht wieder begonnen, sich darüber Gedanken zu machen, was die Tatsachen der Vererbung für den Vorgang der Evolution lehren. Zuerst mit mehr negativer Kritik beginnend, haben jetzt verschiedene genetische Richtungen versucht, die grossen Erkenntnisse unserer Wissenschaft für eine neue Attacke auf das Evolutionsproblem zu verwenden. Bald sind es die Erkenntnisse über Mutationen, bald die über das Zusammenspiel der Gene, bald die über Bastardierung, über Chromosomenveränderung, über die Entstehung der Kulturpflanzen oder über die mathematischen Konsequenzen des Selektionsvorgangs, die Veranlassung geben, bestimmte Methoden des Evolutionsvorgangs zu postulieren oder zu verwerfen. Aber neben diesen Versuchen, auf theoretischem Wege dem von der Genetik aufgehäuften Material neue Erkenntnisse zu entlocken, Versuche, an denen ich selbst mich schon vor 15 Jahren auf damals neuartigen Wegen beteiligte,<sup>1</sup> haben nicht allzu viele Forscher versucht, sich dem Problem direkt von der Wurzel her zu nähern. Welches ist diese Wurzel?

Verfolgen wir die Arbeiten der modernen Systematik, also der Forscher, die das in der Natur vorhandene Material am genauesten kennen und durch diese Kenntnis neben den Paläontologen am meisten befähigt sind, das Ergebnis der Evolution—aber nicht etwa die Methoden der Evolution—in den Verhältnissen der Natur zu beurteilen, so zeigt es sich, dass die Entwicklung dahin geführt hat und zwar vollständig in der Zoologie, noch nicht

<sup>1</sup>s. GOLDSCHMIDT, R., A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution. Amer. Nat. 1917.

so weitgehend in der Botanik, den Artbegriff zu ersetzen durch den Begriff geographischer Rassenkreise. Alle Formen, die über ein grosses Areal weg sich gegenseitig in den verschiedenen Teilen des Areal vertreten, aber nie nebeneinander vorkommen, bilden zusammen einen Rassekreis, der dann etwa der Linné'schen Art entspricht, während die einzelnen geographisch wie erblich getrennten Unterformen als Subspezies oder geographische Rassen bezeichnet werden.<sup>2</sup> Für manche Systematiker bedeutet nun die Gliederung in geographische Rassen, die als ihrem Habitat optimal angepasst betrachtet werden, den sichtbaren Beginn der Divergenz, die zur Bildung getrennter Arten führt, und tatsächlich gibt es unter natürlichen Bedingungen kein anderes Material, das so deutlich die Grundtatsachen des Evolutionsvorgangs, Divergenz und Anpassung, einschliesst und daher geradezu auffordert, sie mit genetischen Methoden zu erforschen. Da ich selbst als Folge meines eigenen früheren geographischen Standorts vielleicht etwas mehr als andere Genetiker mit den Strömungen der Systematik vertraut war, begann ich vor etwa 20 Jahren den Versuch zu machen, eine Art zu analysieren, die über ein grosses Areal verbreitet ist und innerhalb dieses Areals geographische Rassen bildet. Die Aufgabe war, möglichst alle Rassenunterschiede innerhalb der Art genetisch zu analysieren, festzustellen, ob eine bestimmte Ordnung besteht, die irgendwie mit der geographischen Ordnung übereinstimmt, und festzustellen, wie weit von Anpassungscharakteren gesprochen werden kann, und welches ihre genetische Grundlage ist. Da diese Untersuchung nicht nur die erste ihrer Art war, sondern meines Wissens auch die einzige ist, die für ein ganzes geographisches Areal durchgeführt ist, so möchte ich mir in Anbetracht der Kürze der Zeit erlauben, nur von meinen eigenen Ergebnissen zu berichten.

Die Art *Lymantria dispar* ist über die ganze paläarktische Region verbreitet, d.h. über ganz Europa einschliesslich Russland, südlich bis zum Mittelmeer vordringend, ja sogar es in Algier und Marokko überschreitend; östlich durch Sibirien bis zum Pazifik vordringend, dabei südlich den Kaukasus und russisch Turkestan erreichend, an der chinesischen Küste etwa bis Schanghai herabgehend und endlich auf den drei japanischen Inseln zu Hause. Das Verbreitungsgebiet schliesst also alle möglichen klimatischen Verhältnisse im Rahmen der gemässigten Zone ein. Die Untersuchung zeigte dann bald, dass die Formen auf dem grossen eurasischen Kontinent in vielen Eigenschaften eine Einheit bilden, der die Formen Ostasiens als geschlossene Gruppe gegenüberstehen; ferner, dass sich innerhalb des osta-

<sup>2</sup> s. vor allem die Arbeiten von KLEINSCHMIDT und STRESEMANN für Vögel, GRINNELL u. a. für Säugetiere, JORDAN für Schmetterlinge. Eine zusammenfassende Darstellung, leider mit Lamarckistischer Grundeinstellung, gibt RENSCH, B., Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin: Gebr. Bornträger 1929.

siatischen Verbreitungsgebiets eine besonders typische Ausbildung von geographischen Rassen fand. Dies Gebiet nun zeigt ausserordentlich verschiedene klimatische Verhältnisse; etwa die im Winter fast subarktische Insel Hokkaido, die Heimat eines nördlichen Bären; die westlichen Teile Japans, mit fast subtropischem Klima, mit Kampherbäumen und Zykadeen; oder die im Sommer glühenden, im Winter eisigen Kontinentalgebiete von Korea und der Manschurei. Hier musste also die Möglichkeit gegeben sein, eventuelle Anpassungen an den Standort und ihre genetische Bedingtheit zu analysieren. Diese Analyse ist zwar noch nicht abgeschlossen, aber doch schon so weit gefördert, dass die Hauptresultate sichtbar werden.

Die Systematiker unterscheiden ihre geographischen Rassen nach mehr oder minder grossen Serien von Museumsstücken, die von einer Lokalität stammen. Es sind also hauptsächlich Aussencharaktere, die die Formen kennzeichnen und für die stillschweigend angenommen wird, dass sie Anpassungscharaktere an die Umgebung darstellen, ohne dass es bewiesen werden kann. Finden sich an der Grenze zweier Areale Zwischenformen und zeigen diese stärkere Variation als die typischen Rassen, so werden sie als Bastarde betrachtet. Von den geographischen Rassen wird als selbstverständlich angenommen, dass sie erblich verschieden sind und nicht etwa Standortmodifikationen, obwohl dafür gewöhnlich die Beweise fehlen. Es ist selbstverständlich, dass in unseren Versuchen alle analysierten Rassen unter gleichen Bedingungen nebeneinander gezüchtet wurden, wodurch das nicht-erbliche Element ausgeschaltet wurde. Gleichzeitig wurde aber versucht, von den sichtbaren Aussencharakteren, die ja relativ leicht auf ihren Erbgang zu analysieren sind, aber meist keinen direkten Anpassungswert haben dürften und daher für die Evolution ohne Interesse sind, auf mehr physiologische Eigenschaften vorzudringen, die als Anpassungscharaktere in Betracht kommen können. Da das aufgehäuften Tatsachenmaterial ein ausserordentlich grosses ist, so will ich einige typische Tatsachen nur schnell vorbeiziehen lassen und nur einen Anpassungscharakter in den Vordergrund stellen.

Wir können bei dem Material der Art *Lymantria dispar* aus der Natur vier Typen von Erbverschiedenheiten unterscheiden, die für die Evolution von verschiedener Wertigkeit sind. 1. gibt es typische Mutanten von dem Typ der meisten *Drosophila*-Mutanten, die als pathologische Mutanten keinerlei Evolutionswert haben. So trat Weissäugigkeit als rezessive autosomale Mutante auf und ebenso Weichheit des Flügelchitins.<sup>3</sup> 2. gibt es

<sup>3</sup> Erster Mutante wurde von F. LENZ entdeckt und dann von mir analysiert; letztere ist von meinem Mitarbeiter MACHIDA gefunden worden. s. J. MACHIDA: Crossing experiments with gipsy moths. J. Coll. Agric., Imp. Univ. Tokyo 7, 1924.

Mutanten, die nicht pathologisch sind, vielmehr im Rahmen einer normalen Variabilität liegen und die sich dadurch auszeichnen, dass sie bisher an bestimmte Rassen gebunden waren, ohne aber diese Rassen zu charakterisieren. Hier sind drei Beispiele: Nur im äussersten Norden der japanischen Hauptinsel wurden Formen gefunden, deren Männchen samtschwarze Flügel besitzen. An der gleichen Lokalität finden sich aber auch helle Formen. Diese Flügel Farben sind Glieder einer Allelomorphenserie, von denen das hellste Glied für den äussersten Norden Japans charakteristisch ist, das dunkelste aber nur im Norden der Hauptinsel und neben der hellen Form vorkommt. Wir können also von einer zunächst lokalen Mutation sprechen, die aber nicht durch Anpassungsbeziehungen an die Lokalität gebunden ist, sondern ihr nur zufällig angehört. Ein anderes Beispiel desselben Typus ist das Auftreten von Raupen mit schwarzem Rückenstreif, das bisher nur von verschiedenen Teilen Deutschlands bekannt ist. Es beruht auf einem einfachen dominanten autosomalen Gen,<sup>4</sup> das von sonstigen Raupenzeichnungen unabhängig ist, wie die Rekombination mit der hellen Zeichnung der japanischen Rassen zeigt. Als drittes Beispiel diene die folgende Mutation der Flügelzeichnung, bei der die mittleren Zickzacklinien ausgefallen sind, eine einfache autosomale rezessive Mutation, die nur bei japanischen Rassen aufgetreten ist. Derartige Mutanten sind also keine typischen Charaktere geographischer Rassen, könnten aber im Fall der Isolation zu typischen Charakteren einer Lokalform werden, ohne dass sie Anpassungscharakter besitzen.

Die 3. Gruppe umfasst solche erblichen Differenzen, die über grosse Areale weg die Gesamtart typisch gliedern, aber in einer anderen Gliederung, als die später zu besprechenden Charaktere. Als Beispiel diene die Farbe der Afterhaare der Weibchen. Alle nördlichen Formen, also in Nord-europa, Nordrussland und auf der nördlichsten japanischen Insel Hokkaido haben dunkle Afterhaare, alle südlichen, also die mediterranen, die von Turkestan sowie die von Japan und China haben helle Afterhaare. Der Charakter wird geschlechtskontrolliert vererbt.<sup>5</sup> Hier könnte es sich bereits um einen Anpassungscharakter handeln. Nicht etwa, dass die Behaarung selbst für die Anpassung in Betracht käme. Aber genau die gleichen Gruppen unterscheiden sich auch durch solche physiologischen Charaktere

<sup>4</sup>Zuerst von KLATT, dann von BALTZER beschrieben; ich züchtete die Mutante in allen möglichen Bastardkombinationen, die nichts Unerwartetes ergaben. s. KLATT, B., Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner. Zs. ind. Abst. 22, 1919; BALTZER, F., Ueber mendelnde Raupenrassen bei *Lymantria dispar*. Festschr. Basel: Zschokke, 1920.

<sup>5</sup>s. R. GOLDSCHMIDT u. S. MINAMI: Ueber die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. *Studia Mendeliana*, Brünn, 1923.

wie etwa die Entwicklungsgeschwindigkeit, die eminente Anpassungscharaktere sind und die sich ja unter anderem auch phänotypisch in Pigmentquantitäten ausdrücken könnten.

Die wichtigste Gruppe von Rassencharakteren ist aber die vierte. Hier handelt es sich nämlich um solche Erbeigenschaften, die sich in einer typischen Reihenfolge von Areal zu Areal verändern, und zwar parallel mit erfassbaren Veränderungen des Milieus. Von diesen Charakteren seien drei, deren Analyse am weitesten fortgeschritten ist, kurz besprochen. Der merkwürdigste Charakter ist die Stärke der Geschlechtsgene, durch die die verschiedenen Geschlechtsrassen von *Lymantria* charakterisiert werden, die in unseren Intersexualitätsexperimenten analysiert sind. Die geographische Abgrenzung dieser Geschlechtsrassen steht nunmehr auf Grund der Analyse eines ungeheuren Materials fest<sup>9</sup> und ist die folgende. Die schwächste aller Geschlechtsrassen bewohnt die Insel Hokkaido. Ihr direkt gegenüber auf der Hauptinsel finden sich die stärksten Formen, die ganz Nordostjapan bevölkern. Unter den starken Rassen gibt es drei verschiedene Stärkegrade, von Osten nach Westen abnehmend. Ein mittlerer Grad findet sich in dem zentralen Gebirgsland und der relativ schwächste Grad in einem Grenzstreifen östlich vom Biwasee. Die schmalste Stelle der Insel zwischen Tsuruga und der Isebucht stellt die Grenze zwischen starken und neutralen Rassen dar. Die ganze westliche Hälfte der Insel ist von neutralen Rassen bewohnt. Auch auf der dritten Insel, Kyushiu, finden sich nur neutrale Rassen, aber ihr Stärkegrad ist geringer, als der der Formen nahe der Grenzlinie. An einer Stelle dieser Insel, bei Kumamoto, wurde sogar einmal der nächst niedere Stärkegrad gefunden. Dieser, die halbschwache Form, zu der übrigens auch die aus Frankreich nach Massachusetts importierten Formen gehören, findet sich dann in ganz Korea vor. So haben wir denn eine ganz typisch absteigende Reihe der Stärke der Sexualgene vom Nordosten Japans nach Südwesten fortschreitend bis Korea. In der Manschurei und China steigt die Stärke wieder etwas an zur Grenze von halbschwach und neutral. Das ganze übrige eurasische Festland wird von schwachen Rassen bewohnt, mit unregelmässigem punktwissem Auftreten von halbschwachen Formen in Turkestan, am Alpensüdrand und anderen Stellen. Es ist endlich noch zu bemerken, was eigentlich selbstverständlich ist, dass an der Grenze zweier Gebiete heterozygote Formen vorkommen. Genetisch aber beruhen die Unterschiede aller dieser Sexualrassen auf einer Serie von mindestens 8 multiplen Allelen der Geschlechtsgene.

<sup>9</sup>s. R. GOLDSCHMIDT: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. III. Abschliessendes über die Geschlechtsrassen von *Lymantria dispar* L. Roux's Arch. 126, 1932.

Die ausserordentlich typische Verteilung dieser Rassen deutet darauf hin, dass ihr irgend eine biologische Bedeutung zukommt. Soweit es möglich ist, in sie einzudringen, sieht es so aus, als ob typische Geschwindigkeiten von Differenzierungsvorgängen der einzelnen Rassen auch eine entsprechende Koordination der sexuellen Differenzierung erforderten, die ihren Ausdruck in dem findet, was wir die Stärke der Sexualgene nannten. Die absonderliche Erscheinung der geographischen Sexualrassen wäre dann eine Anpassungserscheinung an die Zeitverhältnisse des Lebenszyklus. Wir wollen diese schwierige Frage aber nicht näher erörtern, sondern uns leichter verständlichen Rassencharakteren zuwenden.

Wir erwähnten schon vorher die Verschiedenheit der Raupenzeichnung europäischer und japanischer Rassen. Die europäischen Formen sind dunkel, die japanischen haben eine helle Zeichnung, und diese helle Zeichnung ist verschieden in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebiets, wofür das folgende Bild ein paar Beispiele zeigt. Dazu kommt nun ein weiterer Unterschied. Unter den japanischen Rassen gibt es solche, die durch alle Raupenstadien hindurch hell bleiben, und andere, bei denen unter identischen Bedingungen die hellen Stellen mit fortschreitender Entwicklung durch dunkles Pigment bedeckt werden, sodass schliesslich die alten Raupen ebenso aussehen wie die Europäer. Teilen wir das relative Mass der Verdunkelung in 10 Klassen ein und verbinden die in jedem Raupenstadium gefundene Klasse durch eine Kurve, so bekommen wir die mit der Entwicklung fortschreitende Verdunkelungskurve für viele Rassen. Wir sehen die Kurven immer heller, immer dunkler and allmählich sich verdunkelnder Rassen. Es zeigte sich nun, dass der Unterschied dieser Rassen durch eine Reihe multipler Allele bedingt ist. Hell ist dominant, und in  $F_2$  tritt eine Spaltung in  $3 \pm$  hell: 1 dunkel ein, und dies für alle verschiedenen Grade der Verdunkelung.<sup>7</sup> Dazu kommen aber noch zwei Besonderheiten: 1. tritt in der Heterozygote ein Dominanzwechsel von hell nach dunkel in älteren Stadien ein. Die Analyse brachte die Erklärung dafür, die sich aus den folgenden Kurven ergibt. Sie zeigen, dass der Unterschied zwischen hellen und dunkeln Rassen so aufgefasst werden kann, dass die hellen Rassen eine sehr langsame, die dunklen eine sehr schnelle zeitliche Pigmentierungskurve haben; dazwischen stehen die Kurven für die Rassen, die erst hell, dann dunkel sind und natürlich auch für die Heterozygoten, was wie ein Dominanzwech-

<sup>7</sup> Erste Mitteilung über diesen Fall in der in Anm. 1 zitierten Arbeit; weitere Daten in GOLDSCHMIDT, R.: "Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung." Berlin: J. Springer, 1920. Genaue Analyse in GOLDSCHMIDT, R.: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation I. Roux Arch. 101, 1924 und ergänzende Daten in desgl. II. Ibid. 116, 1929. Weitere Daten sind in Vorbereitung.

sel aussieht. Die 2. Besonderheit ist, dass der Phänotypus durch die plasmatische Beschaffenheit beeinflusst wird. Dies war übrigens der erste Fall, in dem schon vor langer Zeit mit genetischen Methoden eine plasmatische Vererbung festgestellt wurde.<sup>8</sup> Die folgenden Kurven zeigen ein aktuelles Resultat die matroklone  $F_1$ , die 3:1 Spaltung in  $F_2$  und die Tatsache, dass die ganze  $F_2$  Kurve in reziproken Kreuzungen nach der mütterlichen Seite verschoben ist, die plasmatische Beschaffenheit also die Pigmentierungskurve nach ihrer Seite zieht.

Wie verhalten sich diese Charaktere nun geographisch? Wie gesagt, sind alle europäischen Rassen dunkel, wenn wir von gewissen kleinen Unterschieden absehen. In Japan nimmt Hokkaido wieder eine Ausnahmestellung ein. Hier findet sich eine Rasse, deren Raupen zuerst die hellsten von allen sind, später aber sehr dunkel werden. Auf der Hauptinsel folgt dann im Norden das dunkelste Allel der Serie, und genau von Nordosten nach Südwesten folgen die helleren Allele bis etwa zur Grenzzone, die wir von den Geschlechterassen her kennen. Von hier westlich haben wir die immer hellen Rassen. Gehen wir dann nach Korea hinüber, so werden die Rassen von Süden nach Norden dunkler und ähneln in der Manschurei und China bereits sehr den europäischen. Die folgenden drei Bilder zeigen dies in wirklichen Kurven. Diese ausserordentlich typische Verbreitungsart der Allelomorphenreihe deutet darauf hin, dass es sich wohl auch um eine Anpassungsreihe handelt, bei der der Pigmentierungsvorgang von typisch verschiedener Geschwindigkeit natürlich nicht selbst der Anpassungscharakter ist, sondern der sichtbare Ausdruck eines physiologischen Vorgangs von Anpassungswert, über dessen Modus wir Hypothesen aufstellen können, aber kaum eine einwandfreie Vorstellung beweisen können.

Anders aber steht es mit einer weiteren Reihe von Erbfaktoren, die die Rassen unterscheiden und deren Natur als Anpassungscharakter sicher feststeht. Der Lebenszyklus von *Lymantria* ist der folgende: Im Sommer erscheint der Schmetterling und legt seine Eier. Diese entwickeln sich sofort, aber das junge Räumchen verlässt das Ei nicht, sondern überwintert in ihm bis zum nächsten Frühjahr. Nach Erwachen der Vegetation schlüpft auch das Räumchen aus und entwickelt sich im Lauf des Sommers zum Falter. Es ist nun klar, dass der normale Ablauf dieses Lebenszyklus nur möglich ist, wenn erstens die Räumchen im Frühjahr nicht zu früh und nicht zu spät erwachen und zweitens die Entwicklungsperiode im Sommer nicht länger dauert, als die Vegetationsperiode der Futterpflanzen. Nun sind diese entscheidenden Verhältnisse in den verschiedenen klimatischen Abschnitten

<sup>8</sup> Versuche von 1912-14, ausführlich veröffentlicht 1924; s. Anm. 7.

des Verbreitungsgebiets recht verschieden; die Tatsache der Besiedlung so verschiedener Gebiete hat also zur Voraussetzung, dass sich der Lebenszyklus der Form dem Jahreszeitenzyklus des Areals anpassen kann. Es wäre natürlich möglich, dass dies allein durch eine genügende Breite der Modifikabilität geschieht; tatsächlich ist das aber nicht der Fall, vielmehr sind die geographischen Formen in diesem Charakter dem Milieu erblich angepasst.

Ich will nicht auf die von mir studierten Einzelheiten der Physiologie des Ueberwinterungsvorgangs eingehen.<sup>9</sup> Für unsere Zwecke genügt es zu wissen, dass der Zeitpunkt des Ausschlüpfens von mehreren Komponenten bedingt wird. Die wichtigste davon ist eine mit der Zeit fortschreitende temperaturabhängige Reaktion, die zum Schlüpfen führt, wenn *ceteris paribus* eine bestimmte Wärmesumme erreicht ist. Dazu kommt ein ebenfalls mit der Zeit fortschreitender, aber temperaturunabhängiger Prozess, der die Schlüpfbereitschaft ständig steigert. Schliesslich sind noch einige andere physiologische Bedingungen vorhanden, und die Gesamtheit dieser Vorgänge bedingt somit die Zeit, die bis zum Schlüpfen benötigt ist, die Inkubationszeit. Diese Inkubationszeit ist aber erblich, rassenmässig verschieden, und zwar in solcher Weise, dass der Anpassungscharakter manifest wird.

Die kürzeste Inkubationszeit haben die Formen, die den nördlichen eurasischen Kontinent bewohnen, dazu die Formen von Korea und Hokkaido. Der Anpassungscharakter ist klar: ein kalter Winter, schnelles Frühjahr und relativ kurzer Sommer erfordern es, dass eine relativ geringe Wärmesumme ausreicht, um das Schlüpfen herbeizuführen. Umgekehrt haben eine sehr lange Inkubationszeit die mediterranen Formen und die Südwestjapaner. Diese Gegenden sind durch milden Winter charakterisiert; es würden also die Raupen vor der Vegetationsperiode schlüpfen, wenn sie nicht erblich auf eine höhere Wärmesumme eingestellt wären. Im übrigen Japan finden wir aber nun scheinbar ein umgekehrtes Verhalten. Von Südwesten nach Nordosten verlängert sich die ererbte Inkubationszeit, sie wird also mit strengerem Winter länger statt kürzer. Die Erklärung liefert eine genauere Betrachtung der meteorologischen Daten. Es zeigt sich, dass der Jahreszyklus ein anderer ist als etwa in Europa oder Hokkaido. Zwar ist der Winter kalt, aber die Frühjahrserwärmung kommt schon einen Monat früher, ohne dass dies auch für das Ausschlagen der Laubbäume zutrifft. Es ist also in Nordostjapan tatsächlich eine höhere Wärmesumme als Anpassungscharakter nötig. Wir begnügen uns mit der Aufzählung dieser grossen Linien. Tatsächlich lassen sich noch eine ganze Reihe von Untergruppen mit dem

<sup>9</sup> Näheres in GOLDSCHMIDT, R., Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. V. Roux Arch. 1932.

Klima ihres Wohnorts in Beziehung bringen. Wir verzichten auch darauf, auszuführen, dass noch andere Erbsubstanzunterschiede für den gleichen Vorgang nachgewiesen werden können. So ist der Vant'Hoffsche  $Q_{10}$ -Quotient für verschiedene Rassen verschieden, woraus auf eine erblich verschiedene Einstellung auf verschieden hohe Temperaturoptima geschlossen werden kann. Vom genetischen Standpunkt aus sind also die geographischen Formen in Bezug auf die Inkubationszeit erblich verschieden, und zwar beruht die Verschiedenheit auf verschiedenen Geschwindigkeiten im Ablauf eines Hauptprozesses und mehrerer Nebenprozesse. Es ist also eine polymere Vererbung, wahrscheinlich mit einem Hauptgen und mehreren Modifikatoren zu erwarten.

Hier ist nun ein Beispiel der genetischen Analyse bei Kreuzung von zwei Formen mit langer und kurzer Inkubationszeit:  $F_1$  zeigt unvollkommene Dominanz der langsameren Rasse und ausserdem Matroklinie.  $F_2$  zeigt die Kurve einer polymeren Spaltung, deren Hauptgebiet auf der dominanten Seite liegt. Eine Entscheidung darüber, ob die Serie der Rassenunterschiede auf verschiedenen Genkombinationen beruht oder mehr auf multipeln Allelen des Hauptgens, steht noch aus, und von allen Einzelheiten und Komplikationen sei hier abgesehen. Die Hauptsache steht jedenfalls fest, dass eine typische, geordnete Reihe von Anpassungen an die Umgebung mendelistisch aufgelöst ist.

Es sei auf die weitere Beschreibung anderer Charaktere, die unsere geographischen Rassen unterscheiden, hier verzichtet. Nur mit einem Wort sei auf einen Punkt eingegangen, dessen Erwähnung Sie von mir erwarten, die Zytologie. Sämtliche Rassen besitzen haploid 31 Chromosomen, die nicht so deutlich verschieden sind, dass man sie einzeln vergleichen könnte.<sup>10</sup> Dagegen finden sich typische Unterschiede in der gesamten Chromatinmenge, wie ein Vergleich einer chromatinreichen mit einer chromatinarmen Platte zeigt. Es wurde nun versucht, diesen Charakter für die geographischen Rassen zu vergleichen, und dabei zeigte sich merkwürdigerweise, dass die Chromatinmasse umgekehrt proportional der Stärke der Geschlechterrassen ist. Was das bedeutet, ist eine Spezialfrage, die nicht zu unserem heutigen Thema gehört.

Wir haben nun gezeigt, dass eine Serie geographischer Rassen der gleichen Art innerhalb ihres Verbreitungsgebietes sich durch Erbeigenschaften unterscheiden, die in geordneter Weise von Lokalität zu Lokalität verschieden sind, ohne dass sich die einzelnen Typen von Unterscheidungscharak-

<sup>10</sup> Näheres in GOLDSCHMIDT, R., Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. IV. Roux Arch. 126. 1932.

teren vollständig ortsweise decken. Wir haben gesehen, dass sich darunter typische Anpassungscharaktere finden, die den Lebenszyklus der Form auf den Jahreszeitenzyklus der Natur einstellen, und ferner andere Charaktere, deren Anpassungseigenschaft in gleicher Richtung vermutet werden muss, ohne dass sie ohne weiteres sichtbar ist. Wir haben ferner gesehen, dass genetisch an der Verursachung dieser reihenweise geordneten Erbunterschiede alle Typen mendelnder Vererbung beteiligt sind, einfache und geschlechtskontrollierte Vererbung, multiple Allele, polymere Gene und endlich auch zytoplasmatische Unterschiede, sowie solche in der Chromatinquantität. Nunmehr fragt es sich, welche Schlüsse aus diesem so vollständig analysierten Fall für das Hauptproblem, die Evolution, gezogen werden sollen.

Die entscheidende Frage ist dabei die, ob die Ausbildung der geographischen Rassen innerhalb einer Art oder eines Rassenkreises als Vorstufe des Artbildungsvorgangs betrachtet werden kann, oder doch wenigstens als Modell für diesen Vorgang. Wenn wir uns fragen, was auf Grund unserer Analyse vom genetischen Standpunkt aus den Vorgang der geographischen Variation am besten charakterisiert, so ist es zweifellos das, dass sich durch viele Mutationsschritte teils der gleichen Gene in Form von Reihen multipler Allele, teils mehrerer den gleichen Charakter beeinflussender Gene, also in Form der Ausbildung polymerer Verschiedenheit, quantitativ verschiedene, in einer Reihe anzuordnende Erbtypen einer oder mehrerer Eigenschaften gebildet haben, die für bestimmte äussere Bedingungen Anpassungswert besitzen—in unserem Beispiel Lebenszyklus und Naturzyklus koordinieren—und damit die Besiedlung neuer Areale erlauben. Trotzdem die so entstandenen Verschiedenheiten so weit gehen können, dass sie die normale Fortpflanzung zwischen zwei solchen Rassen unmöglich machen, bleiben alle entscheidenden Artcharaktere unberührt. Wenn wir uns die Entwicklung der Artcharaktere des Individuums auf Grund seiner Erbanlage so vorstellen, wie es in meiner "physiologischen Theorie der Vererbung" geschehen ist<sup>11</sup> eine Vorstellung, für die es meiner Ansicht nach keine Alternative gibt, also als das in ihren zeitlichen Abläufen genau dosierte Zusammenspiel von Reaktionsketten, die damit zu einem System verbunden sind, in dem sich jedes Glied zwangsläufig in das andere fügt, dann gibt es nur zwei Typen von Veränderungen in einem solchen System: entweder Veränderungen, die das ganze System treffen und ihm einen neuen, veränderten Gleichgewichtszustand verschaffen; oder Veränderungen, die solche Glieder des Systems treffen, deren Ablaufgeschwindigkeiten nach der einen

<sup>11</sup> GOLDSCHMIDT, R.: Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Berlin: J. Springer, 1920 und Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin: J. Springer, 1927.

oder anderen Richtung geändert werden können, ohne dass dadurch das Gleichgewicht des Systems gestört wird. Natürlich haben die letzteren Änderungen aus ihrem Wesen heraus (grössere und grössere Beschleunigung oder Verlangsamung eines Reaktionsablaufs) die Neigung, orthogenetisch zu sein.<sup>12</sup> Es scheint mir nun keinem Zweifel zu unterliegen, dass im Tierreich der Vorgang der Bildung geographischer Rassen der zweiten Kategorie angehört, der Verschiebung einzelner Reaktionsketten innerhalb des Systems; dass aber die Artbildung auf Grund der ersten Kategorie erfolgt, durch Veränderung ganzer Teile des Systems. Die geographische Variation, deren genetische Grundlage jetzt in einem Fall bekannt ist, wäre also weder eine Vorstufe noch ein Modell für den Artbildungsvorgang, sondern nur ein Vorgang, der innerhalb der unüberschreitbaren Grenzen des Systems der gegebenen Art durch relativ einfache genetische Vorgänge Anpassungen innerhalb des Artbildes an allerlei verschiedene Umgebungen gestattet. Dass dem so ist, kann mit einem Beispiel belegt werden. Hier sehen wir ein paar nahe verwandte Arten der Gattung *Lymantria*, nämlich die hier behandelte *dispar*, ferner *monacha* und *mathura*. Sie sind als Falter ziemlich verschieden und als Raupen noch viel mehr. Alle drei kommen nebeneinander in Japan vor, wenn auch in verschiedener Häufigkeit, und sie haben den gleichen Lebenszyklus, so gleich, dass ich in China einmal am gleichen Fleck Dutzende von *dispar* und *mathura* ♀ gleichzeitig nebeneinander ihre Eier ablegen sah. Trotzdem hat es das System der *dispar* erlaubt, die besprochene Verbreitung durch Bildung geographischer Rassen anzunehmen; der *monacha* dagegen nur eine nördliche Verbreitung in Ostasien und Verbreitung über ganz Europa, der *mathura* aber eine Verbreitung nur über das warme Asien von Japan bis Indien. Aber keine dieser geographischen Rassen nähert eine Art der anderen im geringsten an.

Aber auch noch von einer ganz anderen Seite her kann diese Schlussfolgerung bestätigt werden. Es ist klar, dass in einem Entwicklungssystem, das auf dem Prinzip abgestimmter Reaktionsgeschwindigkeiten aufgebaut ist, nichterbliche Verschiebungen, also Modifikationen im Phänotypus, nur so weit möglich sind, als das ganze System dadurch nicht aus dem Gleichgewicht gebracht wird. Genau das Gleiche aber erschlossen wir für die mutativen Veränderungen innerhalb des Artbildes, die allein für die geographische Variation in Betracht kommen. Nun ist es eine alte Erfahrung, die wir experimentell auch bestätigen können, dass es bei Schmetterlingen möglich ist, rein modifikatorisch im Temperaturversuch einen Phänotypus zu

<sup>12</sup> Diese einfache physiologische Erklärung der Orthogenesis, die ich in der Schrift von 1920 (s. oben 11) gab, ist merkwürdigerweise nie beachtet worden.

erzeugen, der mit dem Typus bestimmter geographischer Rassen identisch ist; auch mit den meisten genetischen Unterscheidungsmerkmalen der Lymantriarassen können wir den gleichen Versuch erfolgreich machen, was eben zeigt, dass die betreffende Mutation nur die verschiebbaren Reaktionsabläufe innerhalb des Systems trifft. Es sei übrigens dazu bemerkt, dass dies ebenso für die meisten sonst von den Genetikern studierten Mutationen zutrifft; ich konnte im Temperaturversuch eine grosse Reihe nicht erblicher, rein modifikatorischer Phänotypen von *Drosophila* erzeugen, die nicht von wohlbekanntem Mutanten zu unterscheiden sind. Die Parallele zum Vorhergehenden liegt auf der Hand.

Wie aber kommen denn die grösseren Veränderungen in ganzen Teilen des Reaktionssystems zustande, die zu wirklicher Artbildung führen? Bedeuten sie eine immer und immer wieder weitergeführte Häufung der kleinen Aenderungen mit allmählichem Umbau des Systems? Oder bedeuten sie mutative Aenderungen an kritischen Punkten des Systems, also an embryonalen Segregationspunkten, die mit einem Schlag das ganze System verändern? Oder gehören dazu noch Aenderungen des Substrats der Reaktionsketten, also des Plasmas? Wir müssen ehrlicherweise gestehen, dass wir uns darüber allerlei Gedanken machen können, aber zunächst im Tierreich keinen Weg zur experimentellen Inangriffnahme sehen. Dass es trotzdem solche Wege geben muss, sei zum Schluss an einem Beispiel gezeigt. Bei *Lymantria dispar* hat das ♂ langgefiederte Antennen, das ♀ kurzgefiederte. In der Entwicklung der männlichen Antenne kommt ein Stadium vor, in dem die innere Fiederreihe noch kurz ist, die äussere lang. Das gleicht sich erst später durch Wachstum aus. Bei intersexuellen ♂ aber kann dieses Stadium dauernd erhalten bleiben, wenn der Drehpunkt für die Geschlechtsumwandlung gerade in jenes Entwicklungsstadium fällt.<sup>13</sup> Bei intersexuellen ♀ kann ferner ebenfalls aus bestimmten embryologischen Gründen die Bildung von Platten anstelle von Fiedern eintreten. Nun ist der für das intersexuelle ♂ gezeigte Zustand typisch für das normale ♂ einer ganz anderen Art *Orgyia antiqua*, und ebenso der Zustand des letzten Bildes für die weit entfernten *Cossus*-Arten. Was also bei Intersexualität durch abnorme Störung des Zusammenarbeitens der Reaktionsabläufe als pathologisches Produkt hervorgebracht wird, wird bei jenen Arten typisch durch ihr normales Reaktionssystem zustande gebracht. Daraus folgt: wem es gelingt, eine dem Beispiel entsprechende Veränderung im Ablauf einer Gruppe determinierender embryonaler Reaktionsketten herbeizuführen, ohne dass das ganze System in Unordnung gebracht wird, der hat eine neue Art erzeugt.

<sup>13</sup> Einzelheiten bei R. GOLDSCHMIDT: Untersuchungen über Intersexualität I-V. Zs. ind. Abst. 23-54: 1920-30.