Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 99 (1917)

Artikel: Über die Entwicklung und Vererbung bei Bastarden

Autor: Baltzer, F.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90301

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über die Entwicklung und Vererbung bei Bastarden

von F. Baltzer.

Wenn wir eine Befruchtung vornehmen, so fügen wir drei Bestandteile zusammen: ein Ei, das aus einem Kern und einer bestimmten Menge Plasma besteht, und ein Spermium, das wie das Ei einen Kern, aber nur eine sehr geringe Plasmamenge besitzt. Die Kombination ist also in ihrer Herkunft ungleichmässig: die Kerne der beiden Eltern sind in weitestem Masse homolog, bis in die feinsten morphologischen und physiologischen Einzelheiten hinein; das Plasma aber ist in quantitativer und fast sicher auch in qualitativer Hinsicht vorwiegend mütterlich. Diese Ungleichheit spielt bei der Bastardierung eine wichtige Rolle.

Wir werden im folgenden die Bastardentwicklung von der Befruchtung an durch die Ontogenese bis zur Bildung des erwachsenen Tieres und der Nachkommen verfolgen und dabei vorwiegend Fälle mit cytologischen und entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen heranziehen, wie sie bei Bastardierung verschiedener Spezies gemacht wurden.[1]

Rassenbastarde sind in dieser Hinsicht weniger günstig. Sie zeigen der näheren Verwandtschaft der Eltern entsprechend meist normale morphologische Verhältnisse.

Einige allgemeine Bemerkungen über den Bau des Zellkerns und den Vorgang der Karyokinese seien vorausgeschickt. Bekanntlich enthält der Kern in der Phase der Kernruhe ein Chromatingerüst. Aus diesem gehen, wenn sich der Kern zur Teilung anschickt, kompakte Chromatinkörper, die Chromosomen, hervor. Sie ordnen sich im Aequator der karyokinetischen Zellteilungsspindel an; jedes Chromosom spaltet sich der Länge nach in zwei identische Tochterchromosomen, die auf die beiden Pole der Spindel und

[1] Illustrationen und eingehendere Nachweise der umfangreichen Literatur konnten wegen der Kosten und des beschränkten Raumes nicht gegeben werden.

weiter auf die beiden entstehenden Tochterzellen verteilt werden. Diese erhalten auf diesem Wege gleich viele Chromosomen wie die Mutterzelle besass. Aus den Tochterchromosomen baut sich wieder das Gerüst des Kerns jeder Tochterzelle auf. Es gilt der Satz, dass ebensoviele Chromosomen, wie in ein Kerngerüst eingegangen sind, bei der nächsten Karyokinese wieder aus ihm heraustreten.

Die Chromosomenzahl ist konstant. Die Chromosomen bleiben auch während der Kernruhe, während sie im Kerngerüst aufgegangen sind, in ihrer Individualität erhalten. Eine nähere Charakterisierung der Art dieser Individualität und der Art, wie sie sich von Kerngeneration zu Kerngeneration erhält, ist allerdings nicht möglich.

Ein Vergleich der Chromosomen eines Kernes unter sich zeigt morphologische Verschiedenheiten. Die Chromosomen sind morphologisch verschiedenwertig. Umfangreiche Versuche von Boveri haben aber ausserdem — und dies ist besonders wichtig — gezeigt, dass die Chromosomen eines Kerns untereinander auch physiologisch und zwar vererbungsphysiologisch verschiedenwertig sind. Man muss nach diesen Versuchen annehmen, dass in den Chromosomen verschiedene Erbanlagen oder Anlagegruppen lokalisiert sind, die die Entwicklung und die Organisation des Tieres bestimmen. Die Chromosomen eines Kerns sind also verschiedenwertig dadurch, dass sie verschiedene solche Anlagen enthalten. Der Kern ist nach dieser Anschauung als ein Aggregat von Vererbungsanlagen zu betrachten.

Die Frage der Lokalisation der Vererbungssubstanz ist jedoch nicht in jeder Hinsicht geklärt. Die meisten Biologen betrachten den Kern als Sitz von Vererbungssubstanzen in spezifischem Sinn, d. h. als den Sitz solcher Substanzen, deren Anwesenheit und Wirkung die Ausbildung bestimmter Charaktere am sich entwickelnden Organismus in erster Linie bedingt. Über die Rolle des Plasmas aber gehen die Meinungen auseinander. Sie ist nach manchen Autoren eine selbständige, nach anderer vielfach vertretener Meinung aber eine sekundäre, dem Kern untergeordnet.

Man ist von seiten der Mendelschen Vererbungsforschung zu einer Anschauung über die Vererbungssubstanz gekommen, die der durch cytologisch-experimentelle Untersuchungen gewonnenen nahe kommt. Die Vererbung geschieht auch nach dieser Auffassung

durch eine Reihe von selbständigen Erbfaktoren; dem Mosaik der am Organismus zur Ausbildung gelangenden Charaktere würde ein Mosaik von Erbfaktoren, von Erbanlagen in der Vererbungssubstanz entsprechen. Man hat diese Erbfaktoren in den Chromosomen zu okalisieren versucht.

A. Über das Verhalten der Bastardkeime während der ersten Embryonalentwicklung (Furchung).

Die Beobachtungen, die hierher gehören, wurden vorzugsweise an Seeigelbastarden gemacht. Wir können in Anlehnung an die Terminologie von O. Hertwig auf Grund dieser Untersuchungen folgende Fälle auseinanderhalten.

1: Fall der harmonischen Entwicklung. Als Beispiel diene die Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂. Aus dem Eikern und aus dem Spermakern gehen wie bei normaler Befruchtung Chromosomen in typischer Zahl und Ausbildung hervor und werden auf karyokinetischem Weg auf die Tochterzellen und weiter auf alle Zellen des Keimes verteilt. Die Entwicklung vollzieht sich ohne Störungen.

2: Fälle disharmonischer Entwicklung. Beispiel 1 (nach Beobachtungen Kupelwiesers). Seeigeleier können durch Sperma von Mollusken oder Würmern zur Entwicklung angeregt werden. Die Chromosomen des Eikerns verhalten sich normal und gehen in alle Zellen des Keims über. Der Spermakern bleibt kompakt, bildet keine Chromosomen und degeneriert. Die Zellen des Keimes enthalten nur mütterliches Chromatin.

Beispiel 2 (nach Beobachtungen Baltzers). Werden Eier von *Paracentrotus lividus* mit *Sphaerechinus*sperma befruchtet, so beginnt die Entwicklung normal. Es entwickelt sich eine typische Furchungsspindel mit den Chromosomen des Eikerns (18) und des Spermakerns (20). Während der ersten Furchungsteilungen aber werden von den 20 väterlichen Chromosomen 16 aus der normalen Entwicklung eliminiert. Nur 4 machen zusammen mit den 18 mütterlichen Chromosomen die karyokinetischen Prozesse normal durch und gelangen in alle Zellen des Keimes.

Die väterliche Herkunft der 16 eliminierten Chromosomen wird u. a. durch die Entwicklung kernloser *Paracentrotus*-Eifragmente, die mit *Sphaerechinus*samen befruchtet wurden, bewiesen (Baltzer,

Boveri). In diesem Fall, wo der Keim kein mütterliches, sondern nur väterliches Chromatin enthält, sind 4 normale Chromosomen nachzuweisen. Die übrigen (16) werden eliminiert. Gleich oder ähnlich verhalten sich alle Kreuzungen anderer Seeigelarten mit *Sphaerechinus* ♂ (Baltzer, M. v. Ubisch).

Aus den Eifragmentversuchen u. a. kann der Schluss gezogen werden, dass die Ursache für das anormale Verhalten der väterlichen Chromosomen darin liegt, dass diese zur Evolution in artfremdem Plasma gezwungen sind.

Zugleich sind die Versuche ein Beweis für die physiologische Verschiedenwertigkeit der Chromosomen.

Beispiel 3. (Donaster und Gray). Bei manchen Bastard-Kombinationen zwischen den Seeigelspezies *Echinus esculentus, E. acutus* und *E. miliaris* werden während der ersten Furchungsteilungen einige wenige Chromosomen oder Teile von Chromosomen eliminiert. Im übrigen verläuft die Entwicklung normal.

Beispiel 4. Bei der Seeigelkombination *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ (Baltzer) und ebenso bei Kreuzungen zwischen Seeigelspezies ♀ und Haarsternen ♂ (*Antedon* ♂; nach Godlewski) oder Schlangensternen ♂ (*Ophiotrix* ♂; nach M. v. Ubisch) verläuft die Entwicklung zuerst regelmässig. Alles, auch das väterliche Chromatin, nimmt in typischer Weise an den Karyokinesen der Furchung teil und gelangt in alle Zellen des ersten Embryonalstadiums nach der Furchung, in alle Zellen der Blastula.

Die weitere Entwicklung aber verläuft krankhaft; wir werden darauf unten näher eingehen. Diese Kombinationen müssen zu den disharmonischen Fällen gezählt werden.

Zusammenfassend lässt sich also sagen: es kommen bei Artbastarden neben Fällen mit harmonischer Entwicklung solche mit disharmonischer Entwicklung vor. In mehreren Fällen ist nachgewiesen, dass die Ursache in dem Gegensatz, in der Fremdheit liegt, die zwischen dem väterlichen Chromatin und dem Ei besteht.

B. Weitere Entwicklung der Bastardkeime.

1. *Die normale harmonische Entwicklung* verläuft gleich wie bei den elterlichen Spezies. Bei der oben genannten Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂ entsteht eine typische Blastula. Diese gastruliert und entwickelt sich zu einer Pluteuslarve,

deren Kalkskelett in seinen Charakteren eine intermediäre Stellung zwischen den elterlichen Spezies einnimmt. Ähnlich normal verläuft die Entwicklung bei manchen Fischbastarden, Schmetterlingsbastarden u. a.

2. *Disharmonische Entwicklung.* Als Beispiel sei lediglich die Kombination der Seeigel *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ angeführt (Baltzer). Die Furchungskaryokinesen laufen, wie oben erwähnt, normal ab. Die junge Blastula ist gesund; sie enthält in ihren Zellkernen das gesamte Kernmaterial beider Eltern. Im Blastulastadium beginnt jedoch eine charakteristische Erkrankung. Die Blastulæ werden undurchsichtig, rollen am Boden; die Mehrzahl bleibt auf dem Blastulastadium stehen und stirbt ab. Einzelne Individuen überstehen die Erkrankung und entwickeln sich zu Pluteis. Aus der Grösse der Kerne in den Pluteis lässt sich schliessen, dass eine Elimination eines Teiles des Chromatins stattgefunden hat. Es handelt sich wahrscheinlich um die Entfernung väterlichen Kernmaterials. Dies wird durch die weitere Entwicklung zu Larven mit mütterlichen Skelettmerkmalen in Analogie zu andern Seeigelbastarden wahrscheinlich gemacht, wo sicher das väterliche Chromatin entfernt wird und eine mütterliche Larve entsteht. Ähnliche Fälle sind: Echiniden ♀ × *Antedon* ♂ und Echiniden ♂ × *Ophiotrix* ♂. In diesen Fällen fehlt jedoch die Entfernung von Chromatin. Die charakteristische Erkrankung im Blastulastadium aber besteht in gleicher Weise. Sie ist als charakteristisches Zeichen disharmonischer Entwicklung zu betrachten.

Bei der Erklärung dieser disharmonischen Entwicklung im Blastulastadium müssen wir davon ausgehen, dass (nach Boveri auf Grund seiner Dispermieexperimente) in der Echiniden-Entwicklung zwei Entwicklungsperioden zu unterscheiden sind: eine generelle und eine spezifische Periode. Die Entwicklung der ersten, der generellen Periode wird vorwiegend vom mütterlichen Eiplasma bestimmt, wobei vom Chromatin der beiden Eltern nur generelle Qualitäten zur Wirkung kommen. Sie endet im Blastulastadium. Mit der Gastrulation beginnt die spezifische Periode; die Bedeutung des Eiplasmas tritt (nach Boveri) in ihr zurück. Die Chromosomen beider Eltern kommen mit ihren spezifischen Vererbungsqualitäten zur Wirkung. Die Larve erhält bei einer harmonischen Entwicklung (z. B. *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂) von Beginn dieser Periode an Eigenschaften beider Eltern.

Der Zeitpunkt der disharmonischen Erkrankung der zunächst ungestörten Bastardblastulæ fällt auf den Beginn der spezifischen Periode und danach bekommt folgende Erklärung grosse Wahrscheinlichkeit: So lange nur oder vorwiegend mütterliche Qualitäten, d. h. so lange das Eiplasma die Entwicklung bestimmt, so lange besteht zwischem dem fremden Spermium und dem Ei keine Diskrepanz. Wenn aber die spezifischen Qualitäten der Vererbungssubstanzen beider Eltern mit dem Beginn der zweiten Periode zur Wirkung kommen, muss sich die Fremdheit des Spermiums geltend machen. Der Gegensatz zwischen den Qualitäten des väterlichen Kerns und den Qualitäten des Eiplasmas oder mütterlichen Kerns führt jetzt zur Störung der Entwicklung, zur Erkrankung.

Eine derartige Erkrankung ist bei Bastarden weit verbreitet. Auf ihr Studium kann unter Umständen eine Analyse der Entwicklungsursachen aufgebaut werden. Bei Fischbastarden, Amphibienbastarden ist ein Absterben auf dem Blastulastadium beobachtet. Entwicklungsstörungen auf frühen Entwicklungsstadien zeigen ferner Schmetterlingsbastarde, Schneckenbastarde u. a. Als Ursache ist stets die Fremdheit der väterlichen Vererbungssubstanzen ins Auge zu fassen. Als besonders klärend sind in dieser Hinsicht gewisse Fischkreuzungen G. Hertwigs zu nennen. Die Bastardierung führt auch hier zu einer Störung in den Blastulen. Wird jedoch vor der Befruchtung das Sperma mit Radium bestrahlt, so ist die Entwicklung der Blastulen annähernd normal. Die Untersuchung hat gezeigt, dass in diesem Fall das Spermium wohl die Entwicklung anregt, dass aber der Spermakern degeneriert. Das väterliche Kernmaterial wird also von Anfang an aus der Entwicklung ausgeschaltet. Das fremde Chromatin, das mit Beginn der spezifischen Entwicklungsperiode fremde Qualitäten zur Wirkung bringen würde und dadurch die Erkrankung verursachen könnte, wird damit entfernt. Die Entwicklung vollzieht sich, gerade wegen der Radiumbehandlung, normal.

Noch in anderer Weise haben sich vermittelst der Bastardierung Einblicke in die physiologischen Bedingungen der Entwicklung ergeben. Als interessant sind hier die Beziehungen zwischen der Menge des Dotters und der embryonalen Organisation bei Fischbastarden zu erwähnen (G. Hertwig, Neumann und Bancroft). Befruchtet man eine Fischspezies, deren Eier dotterreich sind, mit Samen einer Spezies, deren Eier dotterarm, so entsteht bei gewissen

Kombinationen ein Bastard, dessen Zirkulationssystem ungefähr eine intermediäre Ausbildung besitzt, die zur Bewältigung einer mittleren Menge Dotters befähigt. Da aber die Dottermenge ein rein mütterlicher Charakter ist, entsteht eine Diskrepanz; das intermediäre Zirkulationssystem reicht für die grosse Dottermenge nicht aus. Es bleibt ein unverarbeiteter Dotterrest, der die weitere Entwicklung hindert und zum Absterben des Organismus führt. Die Ursache der Störung ist also hier eine sekundäre, sie gibt aber Einblick in die notwendige Koordination des Gefäßsystems zur Dottermenge.

Von besonderem Interesse sind naturgemäss die spezifischen Vererbungserscheinungen, die an den Artbastarden beobachtet werden. Ich stelle die disharmonischen Bastarde voraus und wähle als Beispiele die schon erwähnten beiden Seeigelkombinationen *Paracentrotus* ♀ × *Sphaerechinus* ♂ und *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂ (Baltzer). Die *Sphaerechinus*-♀-Kombination, die sich, wie wir oben sahen, harmonisch entwickelt, gibt eine Pluteuslarve mit intermediären Skelettcharakteren. Beide Eltern vererben ihre Merkmale. Die *Sphaerechinus*-♂-Kombination aber gibt Pluteuslarven mit mütterlichen Merkmalen (untersucht wurden die Charaktere des Skeletts). Dieser mütterlichen Vererbung geht, wie wir sahen, eine fast vollständige Elimination väterlichen Chromatins parallel. Es liegt äusserst nahe, beide Vorgänge zu verknüpfen und die Erklärung zu geben, dass die Entwicklungsrichtung deshalb mütterlich ist, weil die väterliche Vererbungssubstanz, welche die väterlichen Charaktere übertragen hätte, ausgeschaltet ist. Die Beobachtungen an diesen Bastarden bilden damit ein starkes Argument für die Lokalisation spezifischer Vererbungssubstanzen im Chromatin.

Bei den harmonischen Artbastarden sind die Vererbungserscheinungen sehr mannigfaltig. In manchen Fällen und bei bestimmten Merkmalen ist die Vererbung wie in dem genannten Fall *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂ intermediär. In anderen Fällen, so bei den Bastarden zwischen *Echinus esculentus, acutus* und *miliaris* (Shearer, de Morgan und Fuchs), ist sie rein mütterlich. Bei einer dritten Gruppe von Seeigelkreuzungen wird von manchen Autoren eine Vererbung nach dem Mendelschen Schema angenommen. Äussere und innere besondere Faktoren — Alkaligehalt und Temperatur des Wassers (Tennent, Herbst), Reifegrad

der Geschlechtszellen (Köhler; Shearer, de Morgan, Fuchs) — spielen dabei eine auffallend grosse Rolle und erschweren die Klärung.

Wir kommen damit auf die viel umstrittene Frage nach der Geltung der Mendelschen Vererbung bei Artbastarden überhaupt. Bei der Mendelschen Vererbung treten in der zweiten Bastardgeneration (F_2) die Merkmale der gekreuzten Ausgangsformen wieder rein auf. In der ersten Bastardgeneration (F_1) kann das Merkmal des einen Elters dominieren — ob es vom Vater oder von der Mutter kommt, spielt dabei keine Rolle — oder das Bastardmerkmal kann intermediär sein. Die reziproken Kreuzungen geben stets ein gleiches Resultat.

Sehr viele Artbastarde fügen sich in diesen Vererbungstypus nicht ein. Sie sind in der ersten Generation (F_1) mehr oder weniger intermediär — was keinen weiteren Anhaltspunkt gibt; aber sie bleiben intermediär auch in der zweiten Generation (F_2) oder bei der Rückkreuzung von F_1 mit einer der Elternspezies. Eine Mendelsche Spaltung fehlt; die elterlichen Merkmale erscheinen nicht wieder rein. Ausserdem ist hervorzuheben, dass die reziproken Kreuzungen nicht gleich sind.

Betrachten wir auf das Gesagte hin die cytologisch untersuchten Bastarde, so können wir zusammenfassend folgendes sagen: Bei den entschieden disharmonischen Bastarden, wo die väterliche Vererbungssubstanz in irgend einer Weise an der normalen Entwicklung verhindert ist, finden wir rein mütterliche Vererbung (Kupelwieser, Godlewski, Baltzer u. a.). Vererbungserscheinungen im Mendelschen Sinn lassen sich, mit Rücksicht auf die anormale Entwicklung gar nicht erwarten.

Bei den harmonischen Artbastarden aber führen die häufigen Abweichungen vom Mendelschen Verhalten (Ungleichheit reziproker Kombinationen, mütterliche Vererbung, Nichtaufspalten, vielleicht auch der grosse Einfluss äusserer Faktoren) zu einer skeptischen Haltung gegenüber einer Mendelschen Interpretation. Ein sicherer Schluss freilich ist deshalb sehr schwierig zu erreichen, weil bei Artbastarden die Fruchtbarkeit sehr vermindert ist und in vielen Fällen die F_2-Generation aus diesem Grunde fehlt.

Wie wir unten sehen werden, sind mendelnde Artbastarde in einer Anzahl Fälle sicher nachgewiesen. Es ist denkbar, dass die beiden Gruppen, die mendelnde und die disharmonische, nicht scharf geschieden sind, dass vielmehr zwischen beiden Übergänge bestehen.

Gewisse, in ihrer Entwicklung ungestörte harmonische Bastarde, bei denen die väterliche Vererbungssubstanz in der Entwicklung nur unternormal zur Wirksamkeit gelangen würde, wären als solche Übergänge denkbar und zwischen beiden Gruppen einzureihen.

C. Die Geschlechtszellenbildung bei Artbastarden.

Wir haben bisher zwischen Bastarden mit harmonischer und mit disharmonischer Entwicklung unterschieden. Die Untersuchungen über die Geschlechtszellenbildung zeigen jedoch, dass eine scharfe Scheidung nicht möglich ist. Bastarde, die sich durchaus normal entwickeln, deren körperliche Ausbildung nicht hinter derjenigen der Eltern zurücksteht, sind in vielen Fällen in der Bildung der Geschlechtszellen anormal.

Es ist bemerkenswert, dass diese für den Bastard kritische Phase der Geschlechtszellenbildung mit der sensibeln Periode der Geschlechtszellen gegen äussere Einflüsse bei reinen Formen (Experimente von Tower, Standfuss, Fischer u. a.) zusammenfällt.

Zunächst seien einige cytologische Bemerkungen über die Ei- und Samenreifung vorausgeschickt. Bei der Bildung der Geschlechtszellen wird die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte vermindert. Als konkretes Beispiel möge der Seeigel *Paracentrotus* dienen. Die Zellen seines Körpers (Somas) und ebenso die Urgeschlechtszellen besitzen 36 Chromosomen (diploide Zahl), die Geschlechtszellen besitzen 18 (haploide Zahl). Durch die Befruchtung werden zwei Geschlechtszellen, jede mit 18 Chromosomen, vereinigt und damit wieder der somatische Chromosomenbestand hergestellt.

Die 18 Chromosomen der Geschlechtszellen sind, wie oben angeführt, vererbungsphysiologisch unter sich verschiedenwertig; wir können ganz schematisch und vereinfacht die verschiedenen Qualitäten mit den Buchstaben A, B, C . . . bezeichnen, und können die gleichen Bezeichnungen auch auf die Chromosomen, in denen die Qualitäten lokalisiert gedacht sind, anwenden.

Eikern und Spermakern enthalten eine genau entsprechende Chromosomengarnitur. Wir können dies, wenn wir an der Qualitätenbezeichnung A, B, C . . . festhalten, dadurch ausdrücken, dass wir die Garnitur des Eikerns als A_1, B_1, C_1 . . . und diejenige des Spermakerns als A_2, B_2, C_2 . . . schreiben. Dabei wären jeweilen A_1 und A_2, B_1 und B_2 usw. homolog, sie wären Träger der gleichen Anlage A. Da die Zellen des Somas und der Urgeschlechtszellen

die Garnituren zweier Geschlechtszellen enthalten, ist also jede Anlage, jeder Erbfaktor in ihnen doppelt vorhanden, einmal von der Mutter und einmal vom Vater her.

Die Halbierung der Chromosomenzahl kommt dadurch zustande, dass die Chromosomen, und zwar die homologen väterlichen und mütterlichen sich paarweise vereinigen. In dem *Paracentrotus*-Beispiel würden also aus den 36 Chromosomen des diploiden Bestandes 18 Paare entstehen. Bei einer bestimmten Zellteilung der Reifungsperiode, der Reduktionsteilung, treten die Partner wieder auseinander. Jede der entstehenden Tochterzellen erhält damit den haploiden Bestand, in unserm Exempel 18 Elemente. Bei der Reduktionsteilung kann nach dem Gesagten der väterliche *oder* der mütterliche Partner in eine Fortpflanzungszelle kommen. Wenn wir wie oben die mütterliche Garnitur als A_1, B_1, C_1 . . ., die väterliche als A_2, B_2, C_2 . . . bezeichnen, würden also bei der Konjugation A_1 und A_2, B_1 und B_2 usw. gepaart. Bei der Reduktion aber würden aus dem konjugierten Bestand A_1 A_2 B_1 B_2 C_1 C_2.., haploide Bestände hervorgehen, z. B.: A_1 B_1 C_1 und A_2 B_2 C_2.

Es können aber, da es dem Zufall überlassen ist, in welche Zelle bei der Reduktionsteilung der mütterliche oder der väterliche Partner gelangt, auch andere Kombinationen entstehen, z. B.: A_2, B_1, C_1 . . ., A_2, B_2, C_1 . . ., A_1, B_2, C_1 usw. Zusammenfassend können wir sagen: Bei der Geschlechtszellenbildung kommt es zu einer Halbierung der Kernsubstanz, und zwar in Form einer Halbierung des Chromosomenbestandes.

Man ist auf Grund der Mendelschen Forschung zu einer ähnlichen Auffassung über das Verhalten der Erbfaktoren, durch die die mendelnden Merkmale vererbt werden, gelangt. Auch jeder mendelnde Erbfaktor ist im Soma doppelt vertreten, einmal von der Mutter, einmal vom Vater her. Die beiden Vertreter werden auf die Nachkommen so verteilt, dass *nur* der väterliche oder *nur* der mütterliche Vertreter auf diesen überkommt. Diese beiden elterlichen Vertreter sind im Bastard Anlagen verschiedener Rassen. Durch ihre Verteilung auf die Geschlechtszellen kommt es also zur Aufspaltung der elterlichen Merkmale, die bei der Mendelschen Vererbung in der zweiten Bastardgeneration ganz gesetzmässig beobachtet wird. Wir können für die Aufspaltung die gleichen Formeln anwenden, wie für die Chromosomen, wenn wir für die Erbfaktoren der beiden Rassen (1 und 2) die Buchstaben A_1, A_2; B_1, B_2 usw. anwenden.

Die Betrachtung der Geschlechtszellenbildung bei Artbastarden ergibt folgendes:

1. Normaler, harmonischer Fall. Als Beispiel diene die Wanzenkreuzung *Euschistus variolarius* × *Euschistus servus* nach Foot und Strobell. Beide Arten haben nach den genannten Autoren in den diploiden Zellen 14, in den Geschlechtszellen 7 Chromosomen. Bei den Bastarden finden wir die gleichen Zahlen. Es findet im Bastard eine normale Reduktion des diploiden Bestandes (14) auf den haploiden (7) in den Geschlechtszellen statt. Die F_1-Bastarde sind fruchtbar.

2. Disharmonische Fälle. Die wichtigsten Tatsachen lieferten die von Federley gezüchteten und cytologisch untersuchten Bastarde von Arten der Schmetterlingsgattung *Pygaera.* Die Konjugation der Chromosomen *fehlt* hier in weitem Umfange. Die Reduktion des Chromosomenbestandes fällt fast vollständig aus; die Geschlechtszellen führen den diploiden Chromosomenbestand des Somas weiter.

Als Beispiel sei die Kreuzung *Pygaera anachoreta* ♀ × *Pygaera curtula* ♂ etwas näher beschrieben. *Anachoreta* besitzt im Soma 60 (diploid), in den Geschlechtszellen 30 (haploid) Chromosomen, *curtula* entsprechend 58 und 29. Der Bastard enthält demgemäss in seinen Körper- und Urgeschlechtszellen 59 Chromosomen. Seine Geschlechtszellen aber besitzen nicht 29 oder 30, sondern 56—59 Chromosomen. Konjugiert haben nur 1—3 Chromosomen der beiden elterlichen Garnituren; die übrigen haben sich wie in einer gewöhnlichen Karyokinese geteilt (aequationell), ohne vorhergehende Paarung.

Es findet also, von wenigen Elementen abgesehen, keine Aufteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen auf die Geschlechtszellen statt.

Die Ursache für den Ausfall der Konjugation der homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen ist mit Federley in der Fremdheit zu suchen, die zwischen der mütterlichen und väterlichen Geschlechtszellensubstanz besteht. Sie kann in Parallele gesetzt werden zu den Erscheinungen, die bei der Furchung mancher Bastarde beobachtet wurden, jedoch mit dem Unterschied, dass hier der Ausfall der Konjugation auf einer Disharmonie der Kernsubstanzen beider Eltern beruhen dürfte, dort bei der Furchung aber ein Gegensatz zwischen väterlichem Chromatin und Eiplasma besteht, Für ein eingehendes cytologisches Studium der Konjugationsphase.

das vielleicht über die Ursache der Disharmonie näheren Aufschluss geben könnte, ist ein geeignetes Bastardmaterial bisher nicht gefunden worden.

Die von Federley beobachteten Tatsachen haben eine grosse Bedeutung für mehrere Probleme der Vererbungs- und Bastardlehre.

Kurz erwähnt sei zunächst das Problem der Unfruchtbarkeit der Artbastarde. Sie wird, zum mindesten in den Fällen dieser Untersuchungen, durch eine Störung des Mechanismus der Reifungsteilungen infolge der übernormalen Chromatinmenge verursacht, die selbst eine Folge des Ausfalls der Konjugation ist. In andern Fällen (Pflanzenbastarde) beruht allerdings die Unfruchtbarkeit auf anderen Ursachen.

Ganz besonders haben die Tatsachen Interesse für die Frage der Vererbung. Hier haben die cytologischen Beobachtungen in hohem Grad zu einem Verständnis der Vererbungserscheinungen geführt. Wir wollen dafür zunächst die Vererbung bei den *Pygaera*-bastarden *anachoreta-curtula* auf Grund der Zuchten Federleys und Standfuss' kursorisch betrachten. Für eine eingehende Beschreibung der komplizierten Verhältnisse ist nicht Raum genug.

F_1: Die Bastarde erster Generation sind im Habitus intermediär. Die einzelnen Merkmale *für sich* betrachtet, zeigen ebenfalls intermediäres Verhalten oder Annäherung an den einen Elter.

F_2: Die zweite Bastardgeneration ist intermediär, konnte aber nur in wenigen Exemplaren gezüchtet werden und kommt aus diesem Grunde nicht in Betracht. Als Ersatz tritt die Rückkreuzung des F_1-Bastards mit einem der Stammeltern ein. Diese P F_1-Bastarde sind intermediär wie die Bastarde erster Generation. Ein Aufmendeln der Merkmale findet also nicht statt. Die Vererbung nähert sich dem intermediär-konstanten Typus. Allerdings sind die P F_1-Bastarde dem Elter P nicht entsprechend der Rückkreuzung genähert.

Wir haben oben dargelegt, dass nach Federleys Beobachtungen der Bestand väterlicher und mütterlicher Chromosomen nicht auf die Geschlechtszellen aufgeteilt wird, dass vielmehr der ganze diploide Chromatinbestand fast ohne Reduktion auf die Geschlechtszellen übergeht. Wenn man die Erbfaktoren im Chromatin lokalisiert, so ist damit eine Erklärung für das intermediäre Verhalten des P F_1-Bastards gegeben. Da die Reduktion und Aufteilung der Vererbungssubstanz, des Chromatins fehlt, kann auch eine Auf-

spaltung der Merkmale nicht erwartet werden. Das Zusammentreffen der beiden Erscheinungen, Fehlen der cytologischen und der Mendelschen Spaltung bildet umgekehrt ein Argument für die Lokalisation der Erbanlagen im Chromatin.

Wir haben bei diesen Erwägungen nur die Mehrzahl der Chromosomen berücksichtigt. Federley hat jedoch nachgewiesen, dass einzelne Chromosomen konjugieren. Danach kann erwartet werden, dass einzelne Merkmale bei der P F_1-Kreuzung einer Mendelschen Spaltung unterliegen. Diese Erwartung wird, wenn es auch nicht möglich ist, eine scharfe Beziehung zwischen Merkmal und Chromosom herzustellen, bestätigt. Vereinzelte Merkmale mendeln. Es liegt auf der Hand, dass die scharfe Beziehung solcher spaltender Merkmale auf bestimmte konjugierende Chromosomen vom bedeutendsten Wert wäre.

Um die allgemeine Bedeutung der von Federley gemachten und theoretisch in der dargelegten Weise verwerteten Beobachtungen festzustellen, müssen wir zunächst untersuchen, welche Verbreitung der geschilderte Modus der Geschlechtszellenbildung besitzt. Federley, ferner Harrison und Doncaster haben die nämliche Erscheinung bei anderen Schmetterlingsbastarden nachgewiesen. Anormalitäten, allerdings nicht ganz paraller Art, sind in der Konjugationsphase bei den *Drosera*bastarden von Rosenberg und bei *Polypodium*bastarden von Farmer und Digby gezeigt worden. Weitere Untersuchungen an nicht spaltenden oder nur partiell spaltenden Bastarden verschiedener Formenkreise wären wünschenswert. Wie bei dem Studium der disharmonischen Furchung und Embryonalentwicklung sind auch hier nicht die stark heterogenen Bastarde die aussichtsreichsten, sondern die Bastarde nahe verwandter Spezies.

Den nicht spaltenden Artbastarden, zu denen die von Federley untersuchten mit zahlreichen andern gehören, stehen eine Anzahl typisch aufmendelnder, spaltender Speziesbastarde gegenüber. Als zoologisches Beispiel wären die Fischbastarde von Gerschler zu erwähnen. Gut untersuchte spaltende Pflanzenartbastarde sind aus den Gattungen *Antirrhinum* und *Mirabilis* bekannt.

Dabei gehen Hand in Hand: Fruchtbarkeit in F_1 und aufmendeln in F_2 einerseits, Sterilität in F_1 und Konstanz in F_2 (wie bei Federley) andrerseits. Die Fruchtbarkeit geht mit normaler Konjugation parallel, die Sterilität aber mit zellulären Anormali-

täten verschiedener Art, wobei man mit schon recht umfangreichen Gründen die Disharmonie der väterlichen und der mütterlichen Geschlechtszellsubstanzen oder ihrer späteren Abkömmlinge in der Ei- und Samenreifung als Ursache nennen darf. Damit ist allgemein ein Hinweis gegeben, dass die konstante Erblichkeit bei vielen Artbastarden mit der Disharmonie in Beziehung steht.

Wir können somit zusammenfassend sagen: Die Annahme ist nicht zuweitgehend, dass die überwiegende Mehrzahl der Artbastarde disharmonisch ist. Die Erscheinungsform der Disharmonie ist verschieden. Wir lernten als solche Formen kennen: die Ausschaltung des Spermakerns oder seines Chromatinmaterials während der Furchung, die Passivität des väterlichen Chromatins in der ersten Entwicklung, endlich den Mangel der Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bei der Geschlechtszellenbildung. Alle diese Erscheinungen sprechen gegen eine rein mendelistische Erklärung der Erblichkeitserscheinungen bei Speziesbastarden.

Dem Mendelschen Typus folgt die Erblichkeit bei Bastarden zwischen nahen Verwandten. Als wichtigstes Moment gilt die Spaltung der Merkmale in F_2. Ihre Vorbedingung ist, dass sich väterliche und mütterliche Erbfaktoren *gegenseitig vertreten können.* Die cytologische Vorbedingung dafür ist, dass die väterlichen und mütterlichen Vererbungssubstanzen, welche diese Erbfaktoren übertragen, gegenseitig für einander eintreten können. Voraussetzung dafür aber ist die Halbierung der Vererbungssubstanz bei der Geschlechtszellenbildung. Sie ist bei vielen Artbastarden nicht gegeben oder gestört infolge der Disharmonie, die zwischen der väterlichen Geschlechtszelle und der mütterlichen Geschlechtszelle besteht. — Man wird annehmen dürfen, dass zwischen solchen disharmonischen und harmonischen mendelnden Artbastarden Übergänge bestehen, jene Bastarde (Federley), deren eine Merkmale mendeln, während andere sich mehr oder weniger konstant vererben, ohne aufzuspalten.

Es ist aber zu betonen, dass die Vererbung konstanterblicher (nicht aufspaltender) Merkmale kein, wenn man so sagen darf, exklusives Vererbungsproblem ist. Bei der Vererbung solcher Merkmale spielen andere Faktoren — äussere Einflüsse und Momente der Entwicklungsphysiologie — ohne Zweifel eine viel grössere Rolle als bei der reinen Mendelschen Vererbung. Die

Ursache für dieses verschiedene Verhalten kann hypothetisch darin vermutet werden, dass bei Kreuzung entfernterer Tierformen die väterlichen fremden Anlagen nicht wie bei mendelnden Bastarden ohne weiteres für mütterliche eingesetzt werden können, ohne dass der Gesamtorganismus beeinflusst wird und ohne dass die Entwicklung dieser väterlichen Anlagen selbst abgeändert wird.