

ERGEBNISSE UND PROBLEME DER MODERNEN GENETIK

Von F. M a i n x, Wien

Die Stellung der Genetik in der Biologie

Als mit der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze im Jahre 1900 die Vererbungslehre oder Genetik ihre zu raschem Aufstieg und ungeahnter Entfaltung führende Entwicklung begann, konnte sie dies auf einem wohl-vorbereiteten Boden tun. Waren doch seit der Zeit der unverstanden gebliebenen Leistung Gregor Mendels die Grundtatsachen des Befruchtungs- und Reifungsprozesses, die cytologischen Grundphänomene, mannigfache physiologische und wesentliche entwicklungsgeschichtliche Probleme einer weitgehenden Klärung zugeführt worden. In ihrer heutigen Form stellt die Genetik eine der wichtigsten Teildisziplinen der Biologie dar, die berufen erscheint, eine neue Synthese zwischen allen Teilgebieten dieser Wissenschaft herbeizuführen, eine Brücke zu manchen Nachbarwissenschaften zu schlagen und Ansätze zur empirischen Behandlung grundlegender naturwissenschaftlicher Fragen zu liefern. Die Genetik ist ein rein empirischer Zweig der Biologie und verdankt ihre Erfolge vorwiegend dem Experiment und der streng erfahrungswissenschaftlichen Behandlung ihrer Problematik. Ihre theoretischen Formulierungen tragen daher ein betont heuristisches Gepräge und können im ständigen Fluß der Entwicklung nach Bedarf geändert werden. Die Genetik ist jeder Dogmatisierung ihrer Aussagen abhold, aber auch jeder nicht heuristisch formulierbaren Spekulation. Sie verlangt, wie fast jede moderne Naturwissenschaft, zum vollen Verständnis ihrer Problematik ein sehr umfangreiches Tatsachenwissen und praktische Erfahrung in ihrer Methodik. Sie stellt für ihre weitere Ausgestaltung relativ hohe Ansprüche an die Forschungsmittel und die Organisation der wissenschaftlichen Arbeitskraft. Ihr Fortschritt ist daher wesentlich an den Bestand größerer Forschungsstätten und einer guten Schultradition gebunden.

Klärung einiger Grundbegriffe

Erfahrungswissenschaftlich betrachtet sind die Organismen hochkomplexe, mehr oder weniger offene Systeme. Der jeweilige innere Zustand eines solchen Systems kann durch die Angabe morphologischer und physiologischer Daten — bei als bekannt vorausgesetzten Außenbedingungen — meist nur summarisch angegeben werden, in bestimmten Einzelheiten jedoch genauer.

Er ist in einem gewissen Maß von den Außenbedingungen seiner unmittelbaren Vergangenheit abhängig und außerdem aktuell von den derzeitigen Außenbedingungen. Das System ist aber auch in seiner Art zu reagieren und damit in sehr wesentlichen Eigenschaften von inneren Bedingungen bestimmt. Diese können in Beziehungen zwischen seinen Teilen beruhen, die den in gewissen Grenzen variablen Charakter dieses komplexen Systems mitbedingen und die selbst wieder das Ergebnis der in der Entwicklung des Organismus abgelaufenen Vorgänge und früherer Umwelteinflüsse darstellen. Beziehungen dieser Art, Vorgänge innerhalb des Systems, Vorgänge zwischen System und Umwelt untersucht die Physiologie.

Zum Teil, ja zum größten Teil, beruhen die inneren Bedingungen, unter denen das lebendige System reagiert, jedoch auf dem Vorhandensein eines Systems anderer Ordnung, das sich experimentell als ein von den Außenbedingungen in seiner Eigenart unabhängiges, besonders strukturiertes und weitgehend, aber nicht absolut stabiles System aufweisen läßt: auf dem Erbgut. Dieses Erbgut, in regelhafter Weise von Generation zu Generation übertragen, bedingt die relative Konstanz der Organismen-Typen, also die Erhaltung, aber z. T. auch die Variabilität der gegebenen Typenmannigfaltigkeit der belebten Naturdinge. Seine Erforschung ist Aufgabe der Genetik. Was durch das Erbgut bedingt wird, ist nicht eine Summe von Eigenschaften, sondern eine Reaktionsnorm. Diese ererbte Reaktionsnorm führt während der Entwicklung eines Organismus unter ständigem modifizierendem Einfluß der Umwelt zur Entfaltung jener „Eigenschaften“, durch deren Beschreibung wir das Erscheinungsbild des Organismus definieren. Die Gesamtheit aller diese Reaktionsnorm bewirkenden „Erbanlagen“ bezeichnen wir als Genotypus. (Einige Autoren beschränken diesen Terminus auf die Gesamtheit aller im Zellkern lokalisierten Anlagen und verwenden für die Gesamtheit der im Kern und im Plasma und seinen Einschlüssen anzunehmenden Anlagen den übergeordneten Terminus Idiotypus.) Die Gesamtheit aller Eigenschaften, die das Erscheinungsbild eines Organismus ausmachen, bezeichnen wir als seinen Phänotypus. Den Phänotypus eines Organismus können wir unmittelbar beschreiben, auf seinen Genotypus nur auf Grund mannigfacher Experimente schließen. Bei bereits bekanntem Material gestattet uns aber schon die Feststellung bestimmter Merkmale im Phänotypus den Schluß auf bestimmte Merkmale im Genotypus. Es hat sich — sprachlich nicht ganz einwandfrei — die Gepflogenheit ergeben, verschiedene Eigenschaften eines Organismus als „genotypisch“, andere als „phänotypisch“ bedingt zu bezeichnen. Damit ist gemeint, daß die besondere Ausbildung eines Merkmals im ersteren Fall unter den gegebenen oder allen mit dem Leben vereinbaren Umweltbedingungen rein auf Grund des vorhandenen Genotypus in dieser besonderen Weise erfolgen mußte, daß aber im letzteren Fall die Ausbildung des Merkmals auf der gegebenen genotypischen Grundlage durch den modifizierenden Einfluß der Umwelt in dieser besonderen Weise erfolgt ist. Der komplexe, offene Systemcharakter der Organismen bringt es mit sich, daß eine strenge Scheidung beider Wirkungen nicht immer möglich ist. Der Phänotypus eines Individuums stellt stets das Resultat aus der erblich gegebenen und die Möglichkeiten der Modifikation einschränkenden Reaktionsnorm und den modifizierenden Einflüssen der Umwelt dar. Die beobachtete Variabilität der Organismen ist also teils ein Zeichen für Verschiedenheiten im Erbgut, teils ein Zeichen für die variablen Umwelteinflüsse.

Die formale Analyse der in einem Kollektiv von Organismen der gleichen Species auftretenden Variabilität erfolgt durch die Methoden der Variationsstatistik, die auf den Grundlagen der alten biometrischen Schule weiterbauend und in Verknüpfung mit experimentellen Methoden zu einer hohen Vollen- dung gediehen ist. Die eben geschilderten Grundbegriffe der Genetik haben sich auf Grund eines sehr reichen Erfahrungsmaterials entwickelt, wobei die später zu besprechenden Aufschlüsse über Struktur und Wirkungsweise des Erbgutes, zur Bildung dieser Begriffe noch nicht unbedingt erforderlich, ergänzend mitgewirkt haben.

Erbanalyse — Chromosomenlehre der Vererbung

Mendel hat der Forschung nicht nur eine wichtige Methode, sondern durch die Deutung seiner Versuche auch eine wertvolle Arbeitshypothese zur experimentellen Erschließung des Erbgutes in die Hand gegeben. Die Auswertung dieser Hypothese von den „Erbfaktoren“ hat bei den verschiedensten Objekten ungeheure Erfolge gezeitigt. Die Methode der Bastard-Analyse (Kreuzungs-, Erb-, Gen- oder Faktoren-Analyse) ist allerdings nur dort anwendbar, wo uns irgendwie erbverschiedene Rassen oder Individuen einer Species zur Verfügung stehen. Dies ist aber überall der Fall, jede Tier- und Pflanzenart, die wir genauer in Augenschein nehmen, bietet uns erbliche Verschiedenheiten in großer Mannigfaltigkeit dar. Der Mensch hat von jeher als Züchter davon praktisch Gebrauch gemacht und die von ihm züchterisch erzielte Mannigfaltigkeit der Kulturrassen wäre noch viel größer, wenn praktische Zuchtziele nicht Beschränkung geboten hätten. Die Erbanalyse erweist bei allen Organismen, Pflanzen, Tieren und Einzellern, die diskontinuierliche Struktur des Erbgutes, seine Zusammensetzung aus einer großen, aber nicht unbegrenzten Zahl von diskreten Einheiten, den Erbfaktoren, denen ein bestimmtes regelhaftes Verhalten bei der Uebertragung des Erbgutes zugeschrieben werden kann.

Die früh einsetzende Verknüpfung der Erbforschung mit der Zellforschung, der Cytologie, führte zum experimentellen Nachweis des materiellen Charakters dieser Erbfaktoren und damit zum Begriff des Gens. Im bastardanalytischen Versuch erfassen wir das Gen als Spaltungseinheit im Sinn der Mendelschen Regeln, im cytogenetischen Versuch als Lokalisationseinheit. Die Hypothese von der linearen Anordnung der Gene in den Chromosomen wurde zunächst rein auf Grund der Konstanz der Koppelungswerte bei partieller Faktorenkoppelung im Mendel-Versuch und des zwischen diesen Werten bestehenden Summentheorems konzipiert. Zur Deutung dieser Erscheinungen sind auch andere Hypothesen aufgestellt worden, die sich aber im weiteren Verlauf der Forschung falsifizieren ließen. Dagegen konnte die lineare Anordnung der Gene an genetischen und cytologischen Befunden mannigfach verifiziert werden. Die Erforschung des Feinbaus der Chromosomen, ihres Aufbaus aus zahlreichen, entlang einer Längsachse angeordneten Chromomeren, der Vorgänge an den Chromosomen in den Vorbereitungsstadien der Reifungsteilungen, besonders aber die Beziehungen zwischen den dabei auftretenden Chiasmen, den Austauschwerten im Kreuzungsversuch, der Erscheinung des Doppelaustausches und der Interferenz bilden die reiche Grundlage der Bewährung der Morganschen Theorie. Der Vorgang des realen Stückaustausches beim „crossing-over“, selbst in seiner Abhängigkeit von genischen

Faktoren und Außenbedingungen als ein Teilvorgang in einem System charakterisiert, kann als völlig gesichert betrachtet werden. Durch die Verwertung der Riesenchromosomen des beliebten Objektes der Vererbungsforschung, der Fliege *Drosophila*, konnten bestimmte Abschnitte eines Chromosoms, ja bestimmte Chromomeren als die „loci“ bestimmter Gene identifiziert werden, wobei die verschiedensten Strukturaberrationen der Chromosomen, Defekte, Inversionen, Translokationen gute Dienste leisteten. In zahlreichen Fällen konnten aus den kreuzungsanalytischen Befunden die cytologischen Strukturen, aus den cytologischen Besonderheiten die entsprechenden Besonderheiten im Erbverhalten mit Sicherheit vorausgesagt werden. So konnten den aus den Austauschwerten aufgebauten theoretischen Chromosomenkarten die cytologisch gewonnenen realen Chromosomenkarten zugeordnet werden.

Wenn also heute die Annahme von der linearen Anordnung der Gene im Chromosom als hochgradig bewährt bezeichnet werden kann, so gilt dies in noch höherem Maße von der allgemeinen Chromosomenlehre der Vererbung. Ein sehr umfangreiches und vielgestaltiges Erfahrungsgut ergab sich aus der experimentellen Verwertung des Parallelismus zwischen Chromosomenverhalten und Erbgang, so z. B. bei der Zuordnung der Koppelungsgruppen eines Erbgutes zu bestimmten Chromosomen mit Entsprechung der Zahl der Koppelungsgruppen und der haploiden Chromosomenzahl, bei der Durchführung der genetischen Tetradenanalyse, bei genetischen Untersuchungen an Haplobionten, wie Moosen, Algen und Pilzen, und an den haploiden Männchen der Bienen, bei der genetischen Auswertung der Erscheinungen der Polyploidie, der Heteroploidie und der allopolyploiden Bastarde, vor allem aber durch den Aufweis der cytologischen Grundlagen der Geschlechtsbestimmung und der verschiedenen Formen der geschlechtsgebundenen Vererbung. Die Chromosomenlehre der Vererbung ist heute für alle zellulär gebauten Organismen, auch für den Menschen, so vielfach gesichert, daß ein Zweifel an ihren grundlegenden Aussagen wissenschaftlich nicht gerechtfertigt werden kann. Dies zeigt u. a. die völlig wissenschaftsfremde Art, in der die russische Genetikerschule Lyssenkos gegen die Chromosomenlehre polemisiert. Jedem Sachkenner ist es klar, daß die Entwicklung und besonders die heutige Formulierung dieser Lehre völlig frei von philosophischen Lehrmeinungen oder weltanschaulichen Motiven erfolgt ist und lediglich erfahrungswissenschaftliche Aussagen und Hypothesen beinhaltet. Es gibt kaum einen Teil der Biologie, der so frei von metaphysischen Aussagen ist wie die moderne Genetik, wenn man solche nicht künstlich in ihre Termini hineindeutet. Damit soll nicht gesagt sein, daß die Schule Lyssenkos nicht interessante Ergebnisse für die Genetik geliefert hätte, über deren Bedeutung man aber mangels von Informationen sich noch kein Urteil bilden kann.

Der Vorgang der Neukombination der Gene innerhalb der Koppelungsgruppe durch Stückaustausch zwischen den homologen Chromosomen, der Vorgang der Aufteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bei den Reifeteilungen, sowie der Vorgang der Zusammensetzung eines neuen Erbgutes bei der Befruchtung sind sämtlich Vorgänge, bei denen — mit einer verschieden hohen Zahl von Freiheitsgraden — bestimmte Kombinationen mit bestimmter relativer Häufigkeit zustandekommen. Die Regeln, die für das Zustandekommen eines neuen Erbgutes angegeben werden können, sind daher nur kombinationsstastistische Regeln, die eine fehlerkritische Behandlung der Versuchsergebnisse erfordern. Die Einführung der dafür geeigneten erbmathe-

matischen Methoden ist daher nicht etwa ein „unbiologisches“ Vorgehen, sondern eine Forderung der Logik. Die Erbvorhersage nach diesen Regeln kann nur für ein Kollektiv gegeben werden, desto genauer, je größer das Kollektiv ist. Die Forderung nach einer sicheren Erbvorhersage für den Einzelfall ist sinnlos. So sind auch die bekannten „Mendelschen Gesetze“ solche kombinationsstatistische Regeln, was Mendel richtig erkannt hat. Sie sagen etwas aus über diskrete Einheiten, die verteilt werden, die Gene, und über einen Verteilungsmechanismus bestimmter Art, die chromosomalen Vorgänge, wie wir heute wissen. Ich halte es für verfehlt, die Mendelschen Regeln oder ähnliche Aussagen als „Naturgesetze“ zu bezeichnen, wie dies in oberflächlicher Weise oft geschieht.

Theorie des Gens — Mutationslehre

Zur Definition des Gens gehört nicht nur seine Erfäßbarkeit als Spaltungseinheit und als Lokalisationseinheit, sondern auch als Mutationseinheit. Der von de Vries an Hand von Beobachtungen, denen man heute eine andere Deutung geben muß, geprägte Terminus Mutation bezeichnet eine spontane, plötzliche und einmalige Aenderung im Erbgut. Ein Individuum oder eine Linie, die dieses neue Erbverhalten zeigen, heißt eine Mutante. Heute wissen wir, daß die Mutation ein Vorgang ist, der sich am Gen abspielt. Die Erbwirkung dieses Gen wird, alle anderen Umstände als unverändert vorausgesetzt, durch die Mutation plötzlich geändert, ohne daß an dem zugeordneten Chromomer eine cytologisch nachweisbare Veränderung zu bemerken wäre. Das Gen verbleibt in dieser neuen Zustandsform, bis es evtl. von einer neuen Mutation betroffen wird. Erbinheiten, die durch Mutation auseinander hervorgegangen sind, verhalten sich im Bastardversuch als Allele, sie substituieren einander als Spaltungseinheiten, sie nehmen den gleichen „locus“ in der theoretischen Chromosomenkarte ein, sie sind dem gleichen Chromomer zuzuordnen. Die gesamte bastardanalytische Methode beruht auf dem Vorhandensein oder dem Neuauftreten von verschiedenen Mutationsformen verschiedener Gene im Material. Die Existenz eines Gens, von dem uns immer nur eine und dieselbe Zustandsform vorliegt, können wir experimentell gar nicht nachweisen, wir können auf seine Existenz höchstens indirekt schließen. Als „Normalallel“ bezeichnen wir jene Zustandsform des Gens, die uns in der Wildform oder in einer von uns gewählten Ausgangsrasse des Organismus als die häufigste entgegentritt. Bei vielen Genen sind zwei oder mehr verschiedene Zustandsformen bekannt geworden, in die die „Normalform“ des Gens durch Mutation übergehen kann, die durch Mutation auseinander hervorgehen oder durch Mutation in die Normalform zurückkehren können. Sie bilden die Glieder einer multiplen Allelserie. (In der englischen Literatur wird der Begriff „Mutation“ meist nur auf diese Gen- oder Punktmutationen angewendet, in der deutschen Literatur vielfach in einem weiteren Sinn und dann untergeteilt in 1. Genmutationen, 2. Chromosomenmutationen, worunter die oben erwähnten Chromosomendislokationen oder Aberrationen zu verstehen sind, d. h. Aenderungen in der Chromosomenarchitektur mit Umlagerung des Genmaterials oder mit Defekten oder Duplikationen von Chromosomenabschnitten, 3. Genomutationen, d. h. Vermehrung oder Verminderung um ganze Chromosomen, Polyploidie usw. Ich halte die engere Fassung des Begriffes für günstiger.)

Die spontane Mutation erfolgt mit einer gewissen Häufigkeit, die durch ausgedehnte Versuche sowohl für gewisse Gruppen von Mutationen als auch für bestimmte Mutationen bestimmter Gene ermittelt worden ist. Eine Mutation kann bei Vielzellern in jeder Körperzelle erfolgen (somatische Mutation), aber auch in der Keimbahn oder den Geschlechtszellen und wird in der Regel nur in diesem Fall auf die Nachkommen übertragen. Wenn man eine spontane Mutationsrate angibt, so bezieht sich diese Verhältniszahl auf ein großes Kollektiv von Genen während einer bestimmten Beobachtungszeit, z. B. auf die reifen Spermien von *Drosophila*. Die Berechnung auf die Geschlechtszellen hat den Vorteil, daß wir dabei gleichzeitig die Häufigkeit der für eine Uebertragung auf die Nachkommenschaft in Betracht kommenden, während einer Generation entstandenen Mutationen erfassen. Diese Mutationsrate beträgt für die Einzelgene bei *Drosophila* 1:100 000 bis 1:1 000 000 pro Generation. Es gibt auch Gene mit geringerer und solche mit bedeutend höherer Mutationsrate, die sog. labilen Gene, allerdings viel seltener. Bei anderen Organismen, Pflanzen und Tieren und auch beim Menschen dürften die durchschnittlichen Mutationsraten in der gleichen Größenordnung liegen. Die Mutation ist also ein seltenes Ereignis. Wenn man aber bedenkt, daß *Drosophila* ca. 8000 verschiedene Gene besitzt, so ist die Mutation *irgend* eines Gens gar nicht so selten. Die Mutationsrate wird durch höhere Temperaturen mäßig erhöht, sie scheint auch vom physiologischen Zustand der Zellen abhängig und daher nicht in allen Geweben gleich hoch zu sein. Außerdem wurde in einigen Fällen gezeigt, daß die Mutationsrate aller Gene durch die Mutation bestimmter Gene wesentlich erhöht oder erniedrigt werden kann, daß also die Stabilität der Gene selbst genkontrolliert ist.

Durch Röntgenstrahlen und ähnliche physikalische Eingriffe wird die Mutationsrate bedeutend erhöht, auf das 100- bis 1000-fache. Dabei treten keine anderen Mutationen auf, als die auch spontan beobachteten, diese aber mit größerer Häufigkeit. Die Auswertung der sich daraus ergebenden experimentellen Möglichkeiten hat die Strahlen-genetik zum fruchtbarsten Zweig der Vererbungswissenschaft gemacht. Die hier nicht näher zu schildernden Beziehungen zwischen Strahlungs-dosis und induzierter Mutationsrate, ihre Unabhängigkeit von der Wellenlänge und vom Zeitfaktor, die Erfahrungen mit bewegten Neutronen u. ä. haben zur Aufstellung der Treffertheorie der Strahlenwirkung und damit zum Molekülmodell des Gens geführt. Nach dieser vielfach bewährten Anschauung ist die strahleninduzierte Mutation ein physikalisches Elementarereignis, das sich im kritischen Bereich eines Atomverbandes von molekularer Größenordnung abspielt. Die sich daraus ergebende Schätzung der Größe des Treffbereichs stimmt gut mit den Vorstellungen vom Chromosomenfeinbau überein. Das Gen selbst oder sein wesentlicher Teil wird als stabiler Atomverband aufgefaßt, in dem sich bei der Mutation eine Umlagerung in einen anderen stabilen Atomverband vollzieht oder eine chemisch zu definierende Veränderung, etwa Anlagerung oder Verlust einer Seitenkette. Dabei wird ein unstabiles Zwischenstadium von höherem Energiegehalt durchlaufen, das für die verschiedenen Mutationsschritte innerhalb einer Allelreihe verschieden ist. Mit dieser Vorstellung stimmt es überein, daß bestimmte Mutationsschritte innerhalb gut untersuchter Allelreihen sich als häufig, andere als selten erwiesen haben, wieder andere noch nie beobachtet wurden. Ferner, daß jede Allelreihe aus einer bestimmten Zahl bestimmter, aber nicht beliebiger Allele besteht, daß es also für den Mutationsvorgang eines Gens nur eine beschränkte Zahl von Freiheitsgraden gibt. Auch die Tempe-

raturabhängigkeit der spontanen Mutation ist nach dem Molekülmodell zu deuten. Die spontane Mutabilität wird nicht etwa durch Einwirkungen der Umwelt ausgelöst, sondern ist ein Zeichen der Instabilität des Atomverbandes. Es kann daher eine streng kausale Voraussage für den Eintritt einer bestimmten Mutation eines bestimmten Gens nicht gegeben werden, sondern nur eine statistische Erwartung für ein Kollektiv. Wie beim Radiumzerfall kann diese Erwartung als Halbwertszeit angegeben werden, die für das durchschnittliche Mutationsverhalten bei *Drosophila* etwa 1000 Jahre beträgt. Auch verschiedene chemische Agentien können Mutationen auslösen, d. h. die spontane Mutationsrate bedeutend steigern, sog. mutagene Substanzen. Es handelt sich dabei aber sicher nicht um eine direkte chemische Reaktion zwischen dem Agens und dem Gen, sondern wahrscheinlich um eine Energieübertragung aus den im lebenden System ausgelösten Reaktionsketten. Diese Befunde haben in Verbindung mit den „carcinogenen Substanzen“ viel Interesse hervorgegerufen, da viel dafür spricht, daß der Krebs auf einer somatischen Mutation beruht.

Die vielfach bewährte Theorie vom mikrophysikalischen Charakter des Mutationsvorgangs bedeutet für die Biologie eine wesentliche Etappe ihrer Entwicklung, da hier erstmalig der experimentelle Vorstoß durch die komplexe Systembedingtheit des Organismus bis zu einem physikalisch so wohl definierten Geschehen gelungen ist, das gleichzeitig von so entscheidender biologischer Bedeutung ist.

Es ist ein bezeichnendes Mißverständnis, wenn W. Troll in seinem interessanten Buch „Das Virusproblem in ontologischer Sicht“ (1951) glaubt, an meiner etwas oberflächlichen Aeußerung „das Gen sei die letzte Einheit des Lebendigen“ (in „Einführung in die Vererbungslehre“, Wien, 1948) eine so entschiedene Kritik üben zu müssen. Diese Kritik wäre vollauf berechtigt, wenn meine Aussage „ontologisch“ gemeint gewesen wäre. Sie war aber keineswegs so gemeint, sondern sollte nur zum Ausdruck bringen, daß wir in den Genen die kleinsten und im physikalischen Sinn „letzten“ Einheiten erblicken müssen, die wir als sehr wesentliche Bestandteile von Lebewesen aufdecken konnten und daß diese Einheiten gewisse Eigenschaften zeigen, die wir auch als für lebende Systeme charakteristisch ansehen. Auch ich bin natürlich der Meinung, daß keiner Struktur und keiner Substanz, die sich in Organismen findet, die Eigenschaft des „Lebens“ zugebilligt werden sollte, sondern daß mit diesem Wort nur der Systemzustand eines intakten Organismus bezeichnet werden soll. Doch auch diese Aussage ist im Munde eines Empirikers keine ontologische. Es ist von besonderem Interesse, daß auch bei echten Virusformen, die monomolekulare Substanzen sind, Mutationen beobachtet und durch Strahlung ausgelöst werden konnten. Diese Gebilde haben mit den Genen die Fähigkeit zur Mutation ebenso wie — in ihren Wirtszellen — die Fähigkeit zur Selbstvermehrung gemeinsam. Die Cytochemie hat inzwischen manche Aufschlüsse über den Feinbau des Chromosoms und der Chromomeren beige-steuert. Der Vorgang der Nukleinisierung, die Ansammlung von Nukleoproteiden an den Chromomeren, die uns deren cytologischen Nachweis erleichtert, hängt mit dem Vorgang der Selbstvermehrung der hochkomplexen Eiweißmoleküle zusammen, die als lange Ketten das Chromosom aufbauen. Auch die Virusarten bestehen aus Nukleoproteiden. Genisch aktiv sind wahrscheinlich Eiweißkörper vom Typus der Globuline. Von den verschiedenen Teilen des Zellkerns werden spezifische Eiweißkörper produziert und in das

Plasma abgegeben. Die Verbindungen zwischen biochemischen, biophysikalisch und genetischen Vorstellungen beginnen sich allmählich abzuzeichnen, wenn auch hier noch vieles hypothetisch und manches unklar ist.

Wirkungsweise der Gene. Das Genom. Plasmatische Vererbung.

Liegt im Genotypus ein Gen im mutierten Zustand vor, so kann sich das schon im heterozygoten Zustand (Dominanz) oder erst im homozygoten Zustand (Rezessivität) in einer Aenderung des Phänotypus auswirken. Diese durch die Substitution eines Allels durch ein anderes bewirkten Aenderungen können sehr verschiedenartig sein. Von groben, den Bauplan des Organismus in seinen grundlegenden Merkmalen abändernden Wirkungen sehen wir alle Uebergänge bis zu kaum merklichen, oft nur statistisch erfaßbaren morphologischen Aenderungen („Kleinmutationen“). Oft ist die Wirkung des Gens morphologisch überhaupt nicht zu erfassen, sondern äußert sich nur in bestimmten physiologischen Merkmalen oder mehr allgemein in einer Steigerung oder Senkung der Vitalität, der Lebensdauer, der Fertilität, der Resistenz gegen Noxen, im Instinktverhalten oder dgl. Es gibt aber auch Allele gewisser Gene, die die Entwicklung in einem früheren oder späteren Stadium unter bestimmten Symptomen zum Stillstand kommen lassen und den Träger töten („Subletalfaktoren“), oder die überhaupt schon das befruchtete Ei töten („Letalfaktoren“). Diese sind sogar unter den spontan oder durch Strahlung entstehenden Mutationen besonders häufig, aber natürlich nur unter bestimmten experimentellen Voraussetzungen in ihrer Existenz zu ermitteln. Jedenfalls ist es immer so, daß man aus der Art der Aenderung der erblichen Reaktionsnorm nach der Einführung eines mutierten Allels auf die Rolle schließen kann, die das entsprechende Normal-Allel in der normalen Entwicklung spielt. Bei den Letalmutationen sind es offenbar Erbwirkungen von grundlegender Wichtigkeit, die vom Normal-Allel ausgehen und deren Abänderung durch Mutation schon zu einem völligen Zusammenbruch des Systems führt. Es ist eine bewußte Simplifikation, wenn wir von „erblichen Eigenschaften“ sprechen oder von Erbfaktoren für Augen- oder Haarfarbe oder sonst irgendwelchen „Eigenschaften“. Immer zeigt es sich bei genauerer Untersuchung, daß die von einem Gen und seinen Allelen ausgehenden Erbwirkungen sehr komplexer Natur („pleiotrop“) sind, sich auf alle möglichen morphologisch und physiologisch zu definierenden Merkmale beziehen, das ganze System in seinen inneren Bedingungen ändern, wofür die auffallende „neue Eigenschaft“ nur ein äußeres Kennzeichen ist. Andererseits lehrt uns die Erbanalyse, daß für eine scheinbar einheitliche „Eigenschaft“ stets zahlreiche Gene verantwortlich sind, durch deren Zusammenwirken sie zustande kommt und bei deren Mutation sich dieses oder jenes an ihr ändert. Der Organismus besteht eben nicht aus einer Summe abstrahierter „Eigenschaften“ oder aus einem abstrakten „Bauplan“, sondern stellt ein hochkomplexes System dar, das in seiner Eigenart in gewissen Grenzen durch Aenderungen in seinem Genotypus variabel ist. Während die Reaktionen des Organismus auf die Umwelt oft „regulativ“ sind, d. h. mit der Art des Umwelteinflusses in einer systemerhaltenden Weise regelhaft verknüpft, gilt dies nicht für das Mutationsgeschehen. Trotz eifriger Bemühungen wurde noch kein Fall gefunden, in dem eine unter einem bestimmten Umwelteinfluß entstandene Mutation, oder besser gesagt ihre Auswirkung auf die erbliche Reaktionsnorm, in einem regelhaften, physiologisch verständlichen Zusammenhang mit

der Art des Umweltreizes gestanden wäre. Es gibt offenbar keine „gerichteten“ Mutationen in diesem Sinn. Dies ist auch nicht zu verwundern, wenn man bedenkt, daß es sich im ersteren Fall um die Antwort eines hochkomplexen Systems von bestimmter Erhaltungsfähigkeit handelt, im letzteren Fall um ein Elementargeschehen im mikrophysikalischen Bereich.

Die Beantwortung der interessanten Frage nach der Art der Genwirkung führt zu einer vielversprechenden Synthese genetischer mit entwicklungsphysiologischen und biochemischen Arbeitsmethoden. Es ist kein Zweifel, daß die in allen Zellen eines Organismus vorhandenen Gene über das Plasma spezifische materielle Wirkungen ausüben, die in außerordentlich komplizierter Weise miteinander verzahnt sind. Fälle, in denen es zur cytologisch nachweisbaren Duplikation oder zum sichtbaren Verlust kleinster Chromosomenstücke gekommen ist, zeigen, ebenso wie verschiedene andere genetische Befunde, daß diese Wirkungen quantitativ abgestuft sind und daß sie in der Art von Ferment- oder Enzymwirkungen aufgefaßt werden können. In mehreren Fällen ist es gelungen, genabhängige Wirkstoffe experimentell nachzuweisen, ja bestimmten Genen bestimmte Fermentreaktionen zuzuordnen. Das Eingreifen der Genwirkung in komplizierte Lebensvorgänge, wie z. B. die Synthese des Arginins durch den Pilz *Neurospora*, den Eiweißabbau im menschlichen Stoffwechsel, die Ausbildung der Augenpigmente bei *Drosophila* und *Ephestia*, konnte z. T. so weitgehend aufgeklärt werden, daß die biochemischen und formativen Prozesse als durch die verschiedenen Genwirkungen eingeleitete und dirigierte Reaktionsketten dargestellt werden konnten. Dabei zeigte es sich, daß gewisse grundlegende, durch Gene gesteuerte biochemische Vorgänge offenbar sehr vielen und sehr verschiedenartigen Organismen gemeinsam sind. Es ist wahrscheinlich, daß die Gene selbst Fermentcharakter haben oder jene spezifischen Strukturen sind, an denen die spezifischen Fermente gebildet werden.

Die Vorstellungen von der Individualität des Gens haben durch verschiedene Erfahrungen in der letzten Zeit Bereicherung und Abwandlung erfahren. Es gibt „Großgene“, die offenbar selbst eine komplexe Struktur haben, und „Polygene“, die, im Genom mehrfach vertreten, relativ geringe, mehr quantitative Erbwirkungen entfalten. Der, bisher allerdings nur bei *Drosophila* festgestellte, Positionseffekt zeigt, daß die Wirkung gewisser Gene lediglich durch Veränderung ihrer Lage nach Eintritt einer Chromosomendislokation verändert werden kann, ohne daß eine Mutation des Gens nachzuweisen wäre. Dies spricht dafür, daß die Gene in ihrer Wirkungsart von ihrer genischen Umgebung abhängig sind, also in systemhaften Beziehungen zueinander stehen. Es wurde auch die Hypothese aufgestellt, daß vielleicht alle Mutationen nur kleinste, submikroskopische Dislokationen sind und daß das Strukturmuster des ganzen Chromosoms für die Vererbung maßgebend sei. Dafür, daß ein solches anzunehmen ist, spricht u. a. schon die Tatsache, daß die strahleninduzierten Chromosomenbrüche, die unter Umständen zu Chromosomendislokationen führen, als Elementarereignisse im mikrophysikalischen Bereich aufgefaßt werden müssen, ähnlich wie die Genmutationen. Es ist tatsächlich oft schwer, eine Grenze zwischen den echten Genmutationen und kleinsten Defekten oder Dislokationen zu ziehen. Hier liegen Ansätze zu weiterer Entwicklung der Forschung.

Die Gesamtheit aller Gene heißt das Genom. Die Zahl der Gene im Genom von *Drosophila* wird auf 8000 bis 10 000 geschätzt, bei anderen gut bearbeiteten pflanzlichen und tierischen Objekten dürfte diese Zahl auch ungefähr

in der gleichen Größenordnung liegen. Wenn man bedenkt, daß jedes Gen außer seinem Normal-Allel noch eine, wahrscheinlich aber mehrere Allelformen hat, in die es mutieren kann, so ist die Zahl der sich daraus theoretisch ergebenden Kombinationen, also die potentielle genische Mannigfaltigkeit, unvorstellbar groß. Sicher ist nur ein Bruchteil dieser Mannigfaltigkeit realisierbar, d. h. mit dem Leben vereinbar, wie schon die große Häufigkeit der Letalmutationen zeigt. Und wieder nur ein Bruchteil dieser lebensfähigen Kombinationen ist so lebensfähig, um überhaupt in merklicher Häufigkeit in Erscheinung zu treten. Man hat der modernen Vererbungsforschung oft den Vorwurf gemacht, daß sie in der Lehre von den Genen durch eine „Atomisierung“ des Erbgutes eine Betrachtungsweise eingeführt habe, die mit dem „Ganzheits“-Charakter der Lebewesen nicht vereinbar sei. Erfahrungswissenschaftlich läßt sich der Ganzheitsbegriff m. E. nur im Sinne des Systembegriffes formulieren. Jeder Vorgang in einem Organismus ist nur systembezogen zu verstehen, wirkt auf alle anderen Vorgänge ein und wird von ihnen beeinflußt. Alle Teile des Systems entwickeln sich und bestehen in dieser wechselseitigen und überdies mit der Umwelt verknüpften Bezogenheit. Der jeweilige Zustand ist ein „Fließgleichgewicht“ (L. v. Bertalanffy) der Wechselwirkungen. Einer solchen erfahrungswissenschaftlichen Fassung des Ganzheitsbegriffes widersprechen die Formulierungen der Genetik keinesfalls. Die Abhängigkeit der Mutationsrate von bestimmten Genen, die in vielen Fällen ermittelte Genbedingtheit des Ablaufs der chromosomalen Vorgänge, wie Chiasmabildung, Meiose, Chromatinisierung usw., wie auch die Erscheinung des Positionseffekts zeigen, daß das Genom selbst nicht einfach als Summe der Gene im engeren Sinn dieses Wortes, sondern als ein Gebilde von Systemcharakter aufzufassen ist. Das Zusammenspiel der Genwirkungen zeigt schon in den wenigen Fällen, in denen es experimentell genügend aufgeschlossen werden konnte, wie hochkomplex sich der Uebergang vom System des Genoms zum System des Organismus vollzieht. „Das Baugesfüge und das Wirkgetriebe des fertigen Organismus setzen sich nicht als Mosaik aus einzelnen, von Einzelerbfaktor zu Einzelmerkmal führenden Vorgängen zusammen. Die Organisation erwächst als Synthese aus sehr vielen geordnet ineinandergreifenden Reaktionen des Erbgefüges auf schrittweise auftretende Entwicklungsbedingungen. Sie ist gegenüber dem Erbgefüge, auf dem ihre Bildung beruht, eine durchaus neue Mannigfaltigkeit.“ (A. Kühn, 1950.)

Das Plasma ist zweifellos jenes Substrat, über das sich die Genwirkung auswirkt, an dem sich die für Gewebe und Organe charakteristischen Differenzierungen ausprägen, in dem sich deren Funktionen abspielen. Das Plasma erhält im Laufe der Entwicklung unter dem ständigen Einfluß des Genoms, unter dem entscheidenden Einfluß der Lagebeziehungen im Keim („Organisatoren“ Spemanns) und unter dem Einfluß der Umwelt seine organ-, gewebs- und zellspezifische Prägung. Im Eiplasma der Tiere ist diese im Laufe der Eireifung unter dem Einfluß des mütterlichen Genoms erlangte Prägung so stark, daß gewisse Merkmale der Frühentwicklung noch durch sie bestimmt werden und so in manchen Fällen eine besondere Art des Erbvorgangs vorgetäuscht wird („mütterliche Vererbung“). Gewisse Erfahrungen zeigen deutlich, daß die Umprägung plasmatischer Differenzierungen durch das Genom eine zeitabhängige Reaktion ist. Es ist nun die Frage, ob vom Plasma Erbwirkungen ausgehen, die vom Genom des Zellkerns unabhängig sind. Versuche für den formativen Einfluß des Kerns bei transspezifischer Kerntransplantation und manche andere Erfahrungen sprechen dagegen. Bei vielen

Organismen hat man vergeblich nach solchen Wirkungen gesucht, z. B. bei *Drosophila*. In anderen Fällen, bei Infusorien und Hefen, ließen sich „Plasmagene“ mit bestimmten Erbwirkungen finden, die jedoch wahrscheinlich vom Genom des Kerns geprägt nur eine beschränkte Unabhängigkeit von diesem besitzen. Bei gewissen Pflanzen ließ sich eine kernunabhängige Erbwirkung des Plasmas auf die quantitative Ausgestaltung gewisser Merkmale nachweisen. Sehr deutlich tritt diese Unabhängigkeit bei den Plastiden vieler Pflanzen hervor, die nicht nur unter dem Einfluß des Genoms, sondern auch autonom durch eine Art Mutation ihr Verhalten erblich ändern können. Die Gesamtheit aller im Plasma anzunehmenden Erbfaktoren hat man als das „Plasmon“ bezeichnet. Nach allem, was wir heute wissen, spielt dieses bei der Vererbung eine untergeordnete, sekundäre Rolle. Es ist keinesfalls wissenschaftlich zu rechtfertigen, wenn man heute immer noch hie und da Behauptungen wiederholt, wie die, daß die im Genom ermittelten Erbwirkungen sich nur auf unmaßgebliche „Rassenmerkmale“ beziehen, während die „grundlegenden Merkmale der Arten und höherer systematischer Einheiten“ durch das Plasma vererbt werden. Formulierungen dieser Art vergessen ganz, daß die Trennung in „Rassen-, Art-, Gattungs- usw. Merkmale“ eine rein formalistisch begriffliche ist und nichts über die Verhältnisse in lebenden Systemen aussagt.

*Der Organismus als genetisches System. — Genetik und Artbegriff.
Genetik und Abstammungslehre*

Vom Blickpunkt der Genetik gesehen, ist jeder Organismus ein genetisches System mit einer bestimmten potentiellen genischen Mannigfaltigkeit. Die Zahl, die Eigenart und die Mutabilität der Gene bilden die Grundlage. Die Art, in der die verschiedenen denkbaren Allelkombinationen zusammenwirken und sich der Umwelt gegenüber bewähren, bestimmt die Grenzen der Realisierbarkeit der genischen Mannigfaltigkeit. Die Art, in der die realisierbare genische Mannigfaltigkeit zustandekommt, ist aber wieder wesentlich von dem Vorhandensein und der Eigenart jener Verteilungsmechanismen abhängig, die wir als die cytologischen Grundlagen des Vererbungsgeschehens kennengelernt haben. Bei rein ungeschlechtlicher Vermehrung bleibt eine einmal entstandene Mutation auf den Klon und damit auf die in ihm gegebene Kombination von Allelen beschränkt. Die geschlechtliche Fortpflanzung führt zu ganz neuen Möglichkeiten der Umkombination des Erbgutes, sie kann dadurch als eine Einrichtung von hohem biologischem Erhaltungswert beurteilt werden. Schon die Neukombination der Chromosomen bei Meiose und Befruchtung ist ein Mechanismus, der jedesmal zu einer Neukombination des Erbgutes führt, eine weitere bedeutende Vermehrung der Kombinationsmöglichkeiten beruht im Stückaustausch zwischen den homologen Chromosomen in den Chiasmen. Von der Zahl der Chromosomen und der Größe der Austauschhäufigkeit innerhalb der Koppelungsgruppen, aber auch von der Zahl der geschlechtlichen Generationen wird der Grad der genischen Mannigfaltigkeit abhängen, der in einer gegebenen Zeitspanne aus einer gegebenen Genzahl mit gegebenen Mutationsraten erreicht werden kann. Von diesem Standpunkt betrachtet erweisen sich verschiedene Organismen-typen als sehr verschiedenwertige genetische Systeme. Es gibt sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich Typen von chromosomalen Besonderheiten oder Besonderheiten der Fortpflanzung, durch die zugunsten anderer Einrichtun-

gen die hier angedeuteten Möglichkeiten zur Erhöhung der genischen Mannigfaltigkeit mehr oder weniger eingeschränkt bis aufgehoben sind.

Der Artbegriff der Systematik ist eine bewußte Abstraktion. In der Natur existieren keine „Arten“ in diesem Sinn, sondern Populationen lebender Organismen, die mehr oder weniger scharf abgrenzbare Fortpflanzungsgemeinschaften bilden. Die Populationsgenetik hat das Vorhandensein unzähliger mutierter Allele und damit die genische Mannigfaltigkeit aufgezeigt, die in diesen Populationen herrscht. Sie hat damit bewiesen, daß die Aufrechterhaltung der relativen Konstanz des Artbildes eine ständige Leistung der Selektion sein muß. Sie hat gezeigt, daß die Unterschiede zwischen geographischen Rassen genisch bedingt sind und dies in den wenigen Fällen, in denen fruchtbare Artbastarde erzielt werden können, auch für die Artunterschiede bewiesen. Die vergleichende Genetik hat bei verwandten Arten homologe Gene, ja ganz homologe Chromosomenabschnitte nachgewiesen und die Cytogenetik die Wege der Strukturänderung in der Chromosomenarchitektur aufgezeigt. Damit hat die Genetik neue Ansätze zu einer rein erfahrungswissenschaftlichen Behandlung eines der größten biologischen Probleme geliefert, dem Problem der gegebenen Mannigfaltigkeit der organischen Formen und ihrer Wandlung. Der Theorienkomplex der Abstammungslehre (Evolution) ist schwer belastet durch ein trauriges Erbe von wertloser Spekulation, wissenschaftsfremder Polemik und Mißbrauch in weltanschaulicher Beziehung. Innerhalb der wissenschaftlichen Biologie können aber auch alle Fragen der Abstammungslehre nur als erfahrungswissenschaftliche gestellt und beantwortet werden.

Die überwiegende Mehrzahl der Biologen steht heute auf dem Boden der Abstammungslehre, d. h. der Annahme, daß die Arten wandelbar sind und daß der Reichtum der heute bestehenden Mannigfaltigkeit an organischen Formen sich stammbaumartig aus einer formenärmeren Mannigfaltigkeit ausgegliedert hat. Zu den vergleichend-anatomischen, vergleichend-physiologischen, embryologischen und paläontologischen Argumenten für eine solche Auffassung treten nun die Ergebnisse der Genetik als eine Quelle neuer, heuristisch brauchbarer Formulierungen hinzu. Im Genom, in der Mutabilität der Gene, in den Mechanismen ihrer Umkombination scheinen alle jene Möglichkeiten gegeben zu sein, die die Wandlung des Artbildes unter Anpassung an neue Anforderungen, sowie die Ausgliederung von höheren aus ärmeren Mannigfaltigkeiten vorstellbar machen. Da nach dem Stand unseres biologischen Wissens eine „Vererbung erworbener Eigenschaften“ im Sinne Lamarcks, auch in der modernisierten Form der „gerichteten Mutationen“ oder der noch wenig geklärten Erscheinung der Dauermodifikation, als Evolutionsfaktor kaum ernstlich in Erwägung gezogen werden kann, bleibt nur die Selektionstheorie als leistungsfähige Formulierung übrig. Die großen Fortschritte in der mathematischen Behandlung von biologischen Vorgängen in Populationen, von Mutations- und Selektionsfragen haben die exakten Grundlagen zur Aufstellung von Evolutionsmodellen und Durchführung von Modellversuchen geliefert.

Man hört gegen die Auffassung von Mutation und Selektion als Evolutionsfaktoren oft den Einwand, daß doch die meisten der von der Genetik ermittelten Mutationen einen Nachteil gegenüber dem Normal-Genotypus bedeuten, „Defektmutationen“ seien. Dies ist aber gar nicht anders zu erwarten, wenn man bedenkt, daß gerade nach den Vorstellungen der Genetik der Normal-Genotypus eine durch die Selektion in unzähligen Versuchen aus-

gewählte Kombination von Allelen darstellt und die wahllose Aenderung irgend eines Gens kaum sofort eine noch günstigere Kombination der so komplex ineinander verzahnten Genwirkungen erwarten läßt. Außerdem ist es schon in vielen Fällen gelungen, die überlegene Eignung gewisser Mutanten in gewissen Umweltbedingungen experimentell zu erweisen. Besonders deutlich lassen sich positive Selektionsvorgänge an den sich rasch vermehrenden Mikroorganismen nachweisen. Die Beziehungen zwischen Mutationsdruck und Selektionsdruck können also wohl als die wesentlich inneren Evolutionsfaktoren angesehen werden. In dem Reichtum der realisierbaren genischen Mannigfaltigkeit einer Art liegt nach diesen Vorstellungen der Grad ihrer Anpassungsfähigkeit begründet. In ihm können wir ein viel feiner und vielseitiger regierendes System der Anpassungsfähigkeit erblicken als dies je durch „gerichtete Mutationen“ oder „gerichtete Dauermodifikationen“ ermöglicht würde. Hierzu kommen noch die rein statistischen Schwankungen in der Verteilung der genischen Mannigfaltigkeit, die wesentlich von der Populationsgröße, dem Grad der Panmixie in der Population, der Bildung kleinerer, isolierter Fortpflanzungsgemeinschaften und ähnlichen Faktoren abhängen. Auch sie können u. U. von wesentlicher Bedeutung für die Evolution sein. Vorgänge der geographischen Trennung, der Migration, der genisch bedingten Sterilität u. ä. sind dann als Isolationsmechanismen am Werk. Auch für die Beurteilung dieser artbildenden Vorgänge hat die Genetik viel experimentelles Material beigesteuert. Alle diese Fragen werden heute nicht mehr in leichtfertig spekulativer Art, sondern auf Grund eines reichen Erfahrungsgutes und mit mathematischer Kritik behandelt. Man hört manchmal Einwände, die den Sachverhalt völlig verkennen, z. B. es sei nicht vorstellbar, wie ein so zweckmäßig gebautes Organ wie das Auge aus einer Kette von lauter Zufällen entstanden sein könnte. Zufällig am Evolutionsgeschehen sind aber nur der Zeitpunkt des einzelnen Mutationsereignisses und die statistischen Elemente in der Verteilung der genischen Mannigfaltigkeit. Die Zusammensetzung eines Genoms und seine durchschnittlichen Mutationsraten und Mutationsmöglichkeiten in einem bestimmten Zeitpunkt der Evolution sind aber schon nicht zufällig, sondern ein Resultat aller vorangegangenen Evolutionsvorgänge. Es können auch gar nicht beliebige genische Aenderungen weiterhin in das Genom eingebaut werden, sondern nur solche, die auf Grund des bisherigen Bestandes mit diesem vereinbar und in irgend einer der gebotenen Anpassungsrichtungen vorteilhaft oder zum mindest unschädlich sind. Die genetischen Anschauungen sind jedenfalls mit verschiedenen theoretischen Formulierungen der Paläontologie, wie der von den gerichteten Evolutionsreihen oder von der Irreversibilität der Evolution ohne weiteres vereinbar.

Die meisten Biologen halten die hier nur kurz angedeuteten Zusammenhänge für genügend gesichert, um die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen Arten und Gattungen (die sog. Mikroevolution) auf dieser Basis zu verstehen. Viele von ihnen neigen dazu, auch die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen höheren systematischen Einheiten (die sog. Makroevolution) auf die gleichen Evolutionsvorgänge zurückzuführen. Die Beweiskraft der genetischen Argumente und die experimentellen Möglichkeiten ihrer Nachprüfung nehmen natürlich umso mehr ab, je weiter entfernt die verwandtschaftlichen Beziehungen sind. Manche Biologen glauben, für die Entstehung tief fundierter Bauplanverschiedenheiten „Großmutationen“ annehmen zu müssen, die mehrere grundlegende Merkmale koordiniert ändern,

wenn auch derartige Vorgänge experimentell noch nie zur Beobachtung kamen. Von genetischer Seite wird jedoch vor einer allzu weiten und unbestimmten Verwendung des Mutationsbegriffes, besonders in paläontologischen Theorien, gewarnt. Die letzte Entwicklung innerhalb der Biologie zeigt jedenfalls eine erfreuliche Annäherung zwischen der vergleichend-anatomischen, paläontologischen und genetischen Betrachtungsweise, so daß auch für das bisher so von der Spekulation verdunkelte Gebiet der Abstammungslehre eine mehr erfahrungswissenschaftliche Klärung und Bereicherung zu erwarten ist.

Die Genetik hat in der kurzen Zeit ihres Bestandes neue und z. T. ganz und gar nicht voraussehbare Antworten auf grundlegende biologische Fragen gegeben, hat viele neue fruchtbare Ansätze zu ihrer weiteren Bearbeitung geliefert und neue Probleme aufgeworfen. Sie hat viele biologische Teildisziplinen in einer neuen und belebenden Synthese verknüpft. Der in der biologischen Arbeit stehende hat den Eindruck einer folgerichtigen und erfolgversprechenden Entwicklung seiner Wissenschaft und merkt nichts von einer angeblichen „Krise in der Biologie“, von der heute manchmal gesprochen wird.

Empfehlenswerte Bücher. (Nur eine kleine Auswahl der besten, heute erhältlichen Bücher ist genannt.)

- Darlington, C. D. & Mather, K.: *The Elements of Genetics*. London, Allen & Unwin, 1950.
- Dobzhanski, Th.: *Genetics and the Origin of Species*. 2. ed. New York, Columbia Univ. Press, 1949.
- Kühn, A.: *Grundriß der Vererbungslehre*. Heidelberg, Quelle & Meyer, 1950.
- Rensch, B.: *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart, Enke, 1947.
- Snyder, L. H.: *The Principles of Heredity*. 3. ed. Boston, Heath, 1946.
- Waddington, C. H.: *An Introduction to Modern Genetics*. London, Allen & Unwin, 1950.