

Die Entstehung der Arten.

**Der Artbegriff und die beiden Kategorien von Genen:
intra- und interspezifische Gene.**

Von Prof. DDr. Dr. h. c. Herbert Lamprecht,
Landskrona.

Vortrag, gehalten am 10. März 1965.

Zwecks Klarlegung des Verlaufes bei der Entstehung von Arten ist vor allem unerlässlich, eine eindeutige Definition der Spezies geben zu können. Auf Grund visueller Betrachtung allein gelangt der Forscher wohl zur Auffassung, welche Merkmale artentrennend sein dürften. Aber das Ergebnis ist hierbei, wie in der Literatur wiederholt erörtert worden ist, ein mehr oder weniger subjektives. Nicht selten wurden daher durch distinkte Merkmale gekennzeichnete Rassen als Arten beschrieben.

Eine eindeutige und allgemein gültige Artdefinition kann nur auf experimentellem Wege erhalten werden. Es handelt sich hierbei um eine Untersuchung, welche inneren Faktoren für die Ausbildung von artentrennenden Merkmalen verantwort-

lich sind. Solche Faktoren sind von dreierlei Beschaffenheit:

1. die genotypische Konstitution,
2. die chromosomalen Verhältnisse, vor allem die Chromosomenstruktur, und
3. die Spezifität des Plasmas.

Eine Klarlegung der Wirkung dieser drei Faktoren ist stets mit Hilfe von Kreuzungen möglich. Voraussetzung ist hierbei, daß es sich um zwei miteinander kreuzbare, nächstverwandte Arten handelt, deren genetische und zytologische Verhältnisse einigermaßen gut bekannt sind.

Handelt es sich um nur als Arten aufgefaßte Rassen, so bekundet sich dies in Kreuzungen zwischen solchen dadurch, daß die als artentrennend aufgefaßten Merkmale von der einen Art in die andere und vice versa überführt und in fertilen Nachkommen erhalten werden können. Ob die Kreuzung selbst normal fertil oder partiell steril ist, spielt hierbei keine Rolle, da eine teilweise Sterilität solchenfalls durch mehr oder weniger abweichende Chromosomenstruktur der Eltern bedingt sein kann. Die scheinbar artentrennenden Merkmale können hierbei auch kombiniert mit verschiedener Chromosomenstruktur in fertilem Zustand erhalten werden. Langjährige Studien haben auch dargetan, daß verschiedene Chromosomenstruktur allein, d. h. ohne verschiedenem

Inhalt an artentrennenden Genen, keine unüberbrückbare Artbarriere bilden können.

Das endgültige Ergebnis der genanalytischen Untersuchung einer Kreuzung zwischen wirklichen Arten, die man als naturbedingt bezeichnen kann, ist stets ein sehr einfaches. Man findet in solchen Kreuzungen immer zweierlei Spaltungen, nämlich teils 1:2:1 (= 3:1), teils 1:2:0. Im letzteren Fall werden statt 0 Doppeltrezessive mitunter auch sterile, aber niemals fertile Individuen erhalten.

Die erste, die 3:1 Spaltung, ist charakteristisch für beliebige Genspaltungen innerhalb einer Art sowie für in nahe verwandten Arten vorhandene, gemeinsame Gene. Das zweite Spaltungsverhältnis 1:2:0 fertil ist kennzeichnend für Gene, deren Allele auf verschiedene Arten verteilt sind. Diese wurden daher als interspezifische, die ersteren als intraspezifische bezeichnet.

So einfach diese beiden Spaltungstypen sich zeigen, so schwierig ist es, sie in Kreuzungen zwischen wirklichen Arten experimentell festzustellen. Es erfordert eine umfangreiche und mühevollen Untersuchung, die dadurch bedingt wird, daß stets eine größere Anzahl von Genen gleichzeitig spaltet. Wenn z. B. 40 oder noch mehr Gene gleichzeitig spalten, so muß jedes einzelne dieser darauf geprüft werden, welchem Spaltungstyp es angehört. Und hierzu ist immer ein Studium in einer größeren Anzahl von Generationen erforderlich, bis end-

lich für jedes einzelne Gen klarer Bescheid erhalten wird. Koppelungen und komplementäre Geneffekte wirken hierbei nicht selten sehr störend.

Schließlich zeigt sich, daß in Artkreuzungen immer die beiden erwähnten Spaltungstypen gefunden werden:

1. Gene, die in beiden Kreuzungsrichtungen in Übereinstimmung mit $1 AA : 2 Aa : 1 aa$ spalten, d. h. dem Mendelschen monogenen Spaltungstyp von 3:1 entsprechen. Es sind dies die *intraspezifischen* Gene. Diese spalten auch binnen jeder der Elternlinien in gleicher Weise.

2. Gene, die je nach der als Mutter benutzten Linie folgende Spaltung zeigen:

mit AA als Mutter: $1 AA : 2 Aa : 0 aa$ bzw. steril,

mit aa als Mutter: $1 aa : 2 Aa : 0 AA$ bzw. steril.

Eine solche Spaltung zeigende Gene werden, da ihre Allele auf verschiedene Arten verteilt sind, als *interspezifische* bezeichnet.

Wie ersichtlich, ist der vorstehend erwähnte Spaltungstyp von interspezifischen Genen ebenso klar und leicht zu verstehen wie das Mendelsche monogene Verhältnis 3 : 1. Mit Hinblick auf die unüberbrückbare Artbarriere kann kurz festgestellt werden, daß die für die Ausbildung von spezie-eigenen Merkmalen des väterlichen Elters verantwortlichen Allele zusammen mit Homozygotie (und Fertilität) im mütterlichen Plasma nicht reproduziert werden können (s. u.).

Dieses Verhalten der interspezifischen Gene bildet die Grundlage für die unüberbrückbare Barriere zwischen wirklichen (naturbedingten) Spezies und auch allen höheren Kategorien. Es ergibt sich: die intraspezifischen Gene sind verantwortlich für die genisch bedingte Variation der Merkmale innerhalb der Spezies. Die interspezifischen Gene sind verantwortlich für die Ausbildung von Merkmalen, die Spezies und höhere Kategorien trennen.

Zwei in ihren Einzelheiten in sehr großem Umfang studierte Fälle seien hier erwähnt. Der erste bezieht sich auf die beiden in Süd- und Zentralamerika heimischen *Phaseolus*-Arten *vulgaris* und *coccineus*, die durch die Allele von zwei interspezifischen Genen getrennt sind. Das *vulgaris*-Allel des einen dieser Gene, *i - I n t*, bedingt das Herablaufen der Narbe auf der Innenseite der Griffelspirale, das entsprechende Allel von *coccineus*, *i - i n t*, hat das Herablaufen der Narbe auf der Außenseite der Griffelspirale zur Folge. Die Allele des zweiten interspezifischen Gens, *i - E p i* (*vulgaris*) und *i - e p i* (*coccineus*) sind für die epi-bzw. hypogäische Stellung der Keimblätter am Stamm verantwortlich. Die Abbildungen 1 und 2 zeigen diese Verhältnisse.

Die Kreuzungen wurden sowohl mit Kultur- wie mit Wildmaterial in beiden Richtungen ausgeführt. Das Ergebnis war dasselbe. In bezug auf die beiden

artentrennenden Merkmale waren die Bastarde intermediär. Man vergleiche die Abbildungen 1 und 2.

Mit *vulgaris* als Mutter zeigte die F_2 folgende Spaltung:

1 *vulg.*-Narbe : 2 Bastard-Narbe : 0 *cocc.*-Narbe

Mit *coccineus* als Mutter war die Spaltung wie folgt:

1 *cocc.*-Narbe : 2 Bastard-Narbe : 0 *vulg.*-Narbe

In vollkommen entsprechender Weise spaltete die Lage der Kotyledonen am Stamm, nämlich mit *vulgaris* als Mutter:

1 epigäisch : 2 intermediär : 0 hypogäisch
bzw. mit *coccineus* als Mutter:

1 hypogäisch : 2 intermediär : 0 epigäisch

Eine fertile Pflanze mit Homozygotie in den artfremden Allelen, d. h. mit einem für die Spezies fremden Merkmal, konnte in den zahlreichen, etwa eine halbe Million Individuen umfassenden Material während 35 Jahren niemals beobachtet werden.

Der zweite Fall betrifft die Kreuzung *Chrysanthemum carinatum* SCHOUSB. \times *Chr. coronarium* L. und reziprok. Von den zwei in dieser Kreuzung spaltenden interspezifischen Genen wurde nur das eine, für die Form der Blätter verantwortliche, studiert. Das Material umfaßte etwa 10.000 Individuen. Die Abbildung 3 zeigt links ein typisches Blatt von *carinatum*, rechts ein solches von *coro-*

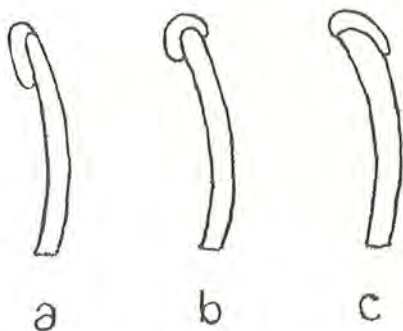


Abb. 1. a = die Narbe von *vulgaris*, c = die von *coccineus* und b die des Bastards *vulgaris* × *coccineus* und reziprok.

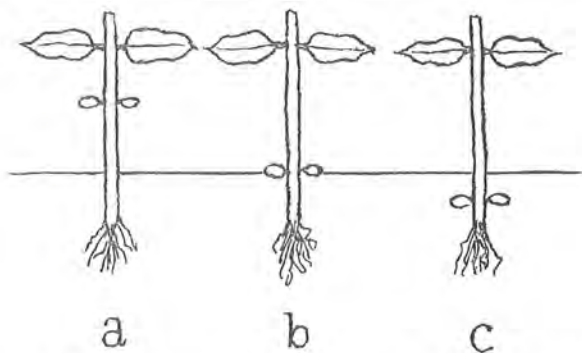


Abb. 2 a = die Keimblattstellung bei *vulgaris*, c die entsprechende bei *coccineus* und b die des Bastards.

narium. Die Abbildung 4 zeigt zwei Blätter des Bastards, links mit *carinatum* rechts mit *coronararium* als Mutter. Die Ergebnisse der *Chrysanthemum*-Kreuzungen entsprachen vollkommen den in den *Phaseolus*-Kreuzungen festgestellten. Mit *carinatum* als Mutter zeigte der Blattform folgende Spaltung:

1 *carinatum*-Typ : 2 Bastardtyp : 0 *coronararium*-Typ

Und mit *coronararium* als Mutter war die Spaltung wie folgt:

1 *coronararium*-Typ : 2 Bastard-Typ : 0 *carinatum*-Typ.

Wie ersichtlich, entspricht der Spaltungstyp der *Chrysanthemum*-Kreuzung ganz dem in den *Phaseolus*-Kreuzungen beobachteten. Die Ursache der unüberbrückbaren Spezies-Barriere besteht darin, daß nach der Reduktionsteilung im Artbastard niemals eine im artfremden Allel homozygote Zygote erhalten wird, die imstande wäre, sich zu einem fertilen Individuum zu entwickeln. Aber im heterozygoten Bastard erfolgt die Reproduktion von artfremden Allelen interspezifischer Gene ungestört von Zell- zu Zellteilung. Ohne dieser Reproduktion könnte sich niemals ein Bastard entwickeln.

Aber Pflanzen mit Homozygotie in artfremden Allelen können auch durch Mutation von interspezifischen Genen entstehen. Indessen sind solche

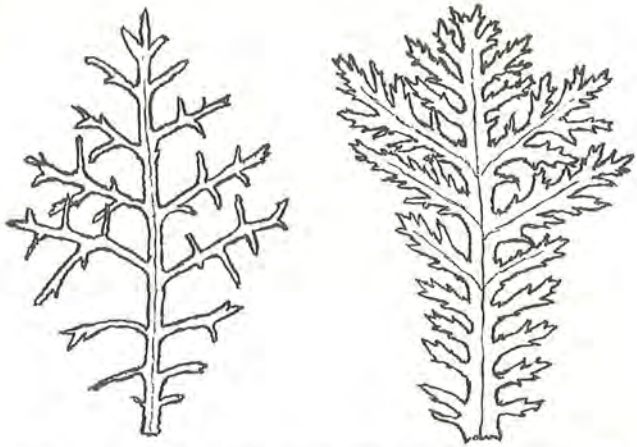


Abb. 3. Links ein Blatt von *Chrysanthemum carinatum* SCHOUSB., rechts ein solches von *Chr. coronarium* L.

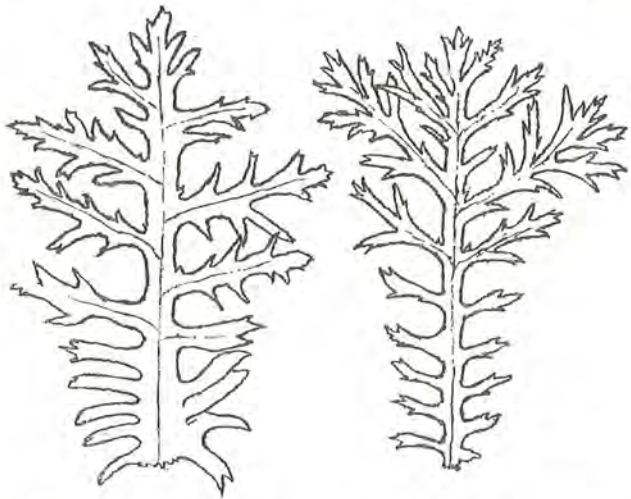


Abb. 4. Zwei Blätter des *Chrysanthemum*-Bastards, links mit *carinatum*, rechts mit *coronarium* als Mutter.

Pflanzen immer vollkommen steril. In solchen Individuen erfolgt die Erneuerung der artfremden Allele im somatischen Gewebe im ganzen Verlauf der Ontogenese. Aber bei der Reduktionsteilung hört diese Reproduktion auf. Es entstehen also keine funktionsfähigen Gameten.

Hieraus kann geschlossen werden, daß für die Synthese der artfremden Allele erforderliche Stoffe fehlen, die nur einmal je Generation erneuert werden. Diese Substanzen habe ich als *Progene* bezeichnet. Die Synthese aller Gene wird demnach von der Anwesenheit von ihnen zugeordneten Progenen abhängig sein. Und wie gezeigt werden konnte, treffen Mutationen nicht die Gene selbst, sondern stets die Progene. Für die Progene von interspezifischen Genen ist charakteristisch, daß sie zusammen mit Homozygotie nur im spezie-eigenen Plasma reproduziert werden können.

Eine Anzahl Arten anderer Gattungen wurde in gleicher Weise wie die oben besprochenen von *Phaseolus* und *Chrysanthemum* untersucht. Erwähnt seien hier u. a. von *Pisum*: *abyssinicum* BRAUN, *arvense* L. (einschließlich *sativum*), *elatus* BIEB. (STEV.), *fulvum* SIBTH. et SM., *humile* BOISS. et NOË, *Jomardi* SCHRANK und *transcaucasicum* (GOV.) STANKOV. Von *Petunia*: *axillaris* (LAM.) B.S.P., *inflata* R. FRIES und *violacea* LINDL. Von *Avena*: *sativa* L., *sterilis* L. und *chinensis*.

Für alle erwähnten Spezies dieser drei Gattungen konnten jedoch keine Barrieren nachgewiesen werden. D. h. die binnen jeder Gattung als für artentrennend aufgefaßten Merkmale konnten in Kreuzungen beliebig miteinander kombiniert und in fertilen Nachkommen erhalten werden. Hieraus kann geschlossen werden, daß es sich in all diesen Fällen nur um Rassen je einer Spezies handelt.

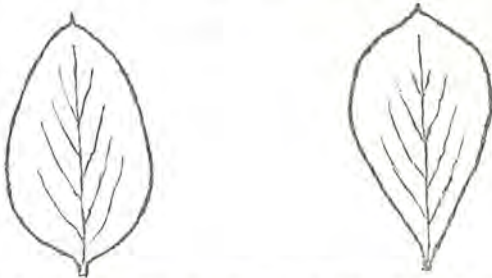


Abb. 5. Links ein normales *ovatus*-Blättchen von *Pisum*, rechts ein solches der Exmutante *obovatus*.

Im Folgenden sollen nun zwei Beispiele von Mutationen in interspezifischen Genen besprochen werden. Das erste interspezifische Gen trennt zwei Arten, das zweite zwei Gattungen. Mutanten in interspezifischen Genen werden, da sie artfremde Merkmale bedingen, als Exmutanten bezeichnet.

Die erste Exmutante wurde in *Pisum* angetroffen und ist vor allem dadurch gekennzeichnet, daß die Blättchen statt *ovatus* (eiförmig) *obovatus* (umgekehrt eiförmig) sind (vgl. Abb. 5). Das für diese

Exmutante verantwortliche Gen trägt das Symbol *i - o b o*. Sie spaltet monogen rezessiv aus und ist vollkommen steril. Aber das artfremde Allel *i - o b o* beeinflußt auch die Manifestation mehrerer intraspezifischer Gene. Die Pflanzengröße ist um etwa ein Drittel reduziert, die Exmutante ist stark panachiert, trotzdem sie Träger des Genallels für fehlende Panachierung ist und die Blütenelemente sind mannigfaltig umgebildet.

Man kann sagen, daß diese Exmutante eine unbekannte, ausgestorbene Spezies, *Pisum obovatus*, repräsentiert.

Der zweite hier zu besprechende Fall betrifft die außerordentlich charakteristische Exmutante *lathyroides* von *Pisum*. Das hierfür verantwortliche Gen *i - l a t h* hat eine vielfache Wirkung auf die Manifestation von *i n t r a s p e z i f i s c h e n* Genen. Es konnte ein Einfluß auf wenigstens vierzehn verschiedene intraspezifische Gene nachgewiesen werden. Die Abbildung 6 zeigt den Typ der Exmutante *lathyroides*. Die vielfache Wirkung eines einzigen artfremden Allels liegt dieser Exmutante zugrunde. Der normale Typ ist vollkommen dominant und es findet monogene Spaltung statt. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß das interspezifische Gen *i - l a t h* als die beiden Gattungen *Pisum* und *Lathyrus* trennend aufzufassen ist.

Bisher sind etwa 40 Exmutanten näher bekannt, von denen aber nur 15 zum Gegenstand genanaly-

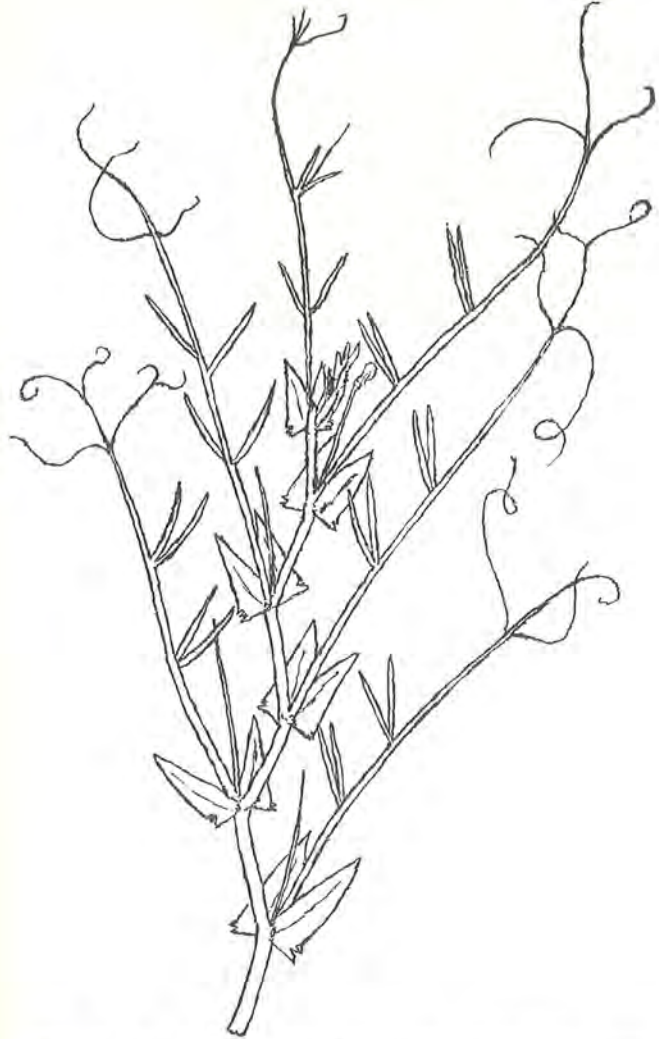


Abb. 6. Der Habitus der Exmutante *lathyroides* von *Pisum*, bedingt durch Rezessivität im artfremden Allel *i-lath.*

tischer Untersuchungen gemacht worden sind. Charakteristisch für alle Exmutanten ist ihre vollkommene Sterilität. Meistens ist der Normaltyp auch ganz dominant. Ein weiteres stetes Kennzeichen ist, daß die artfremden Allele im Verlauf der Ontogenese zum arteigenen Allel zurückmutieren. Diese Rückmutation findet demnach immer im somatischen Teil der Pflanze statt. Nicht selten ist die Folge hiervon, daß Exmutanten gegen den Gipfel normalen Habitus bekommen und zuweilen auch fruktifizieren können. Aus solchen Samen erhaltene Pflanzen können im artfremden Allel entweder homozygot oder heterozygot sein. Diese Erscheinung dürfte leicht zu verstehen sein, wenn man bedenkt, daß das für die Exmutante verantwortliche Allel sich hier in einem artfremden Plasma befindet.

Ein Vergleich des Verhaltens interspezifischer Gene zeigt einen gewissen Unterschied, ob es in einer Artkreuzung oder als Mutation aufgetreten ist. In Artkreuzungen werden im Großteil keine Exmutanten als rezessive Ausspalter gefunden, nach Mutation ist dies aber häufig, wenn auch nicht immer der Fall. Aber das Endergebnis ist stets dasselbe, d. h. im artfremden Allel homozygote und fertile Nachkommen werden niemals ange-
troffen. Mit Hinblick auf dieses etwas verschiedene Verhalten ist auch zu beachten, daß in der Spezies-Kreuzung bei der Befruchtung mit dem männ-

lichen Kern nicht nur das in Frage stehende Gen und Progen, sondern der ganze Chromosomensatz und etwas Plasma eingeführt werden. In der Exmutante hat nur das arteigene zu dem artfremden Allel gewechselt.

Schon vor zwanzig Jahren konnte nachgewiesen werden, daß die unüberbrückbare Barriere zwischen wirklichen Arten durch die Wirkung der Allele von interspezifischen Genen bedingt wird. Anschließend wurde folgende Definition des Spezies gegeben: „Die Spezies ist der Inbegriff sämtlicher Individuen, die durch dieselben Allele von interspezifischen Genen gekennzeichnet sind“. Diese Definition hat seither immer wieder bestätigt werden können.

Die oben besprochenen Resultate zeigen, daß weder eine Überführung von artfremden Allelen durch Kreuzung noch die Mutation solcher Gene zur Entstehung fertiler Individuen mit artfremden Merkmalen führen kann. Damit ist auch festgestellt, daß neue Arten niemals auf diesem Wege entstehen können. Die Überführung artfremder Allele bei gleichzeitiger Erreichung von Fertilität erscheint daher nur dann möglich, wenn auch das diesen entsprechende Plasma mit eingeführt werden kann. Dies ist in der *Phaseolus*-Artkreuzung mit *vulgaris* als Mutter gelungen. Das *coccineus*-Plasma wurde im Bastard durch gewisse Rückkreuzungen zum Überhandnehmen gebracht, es er-

folgte eine Plasmaentmischung und das Ergebnis waren Pflanzen mit teils nur bei *vulgaris* bisher bekannten Merkmalen, vereint mit den arteigenen Merkmalen von *coccineus*.

Zusammenfassend können folgende Schlüsse gezogen werden. Neue Spezies und höhere Kategorien können niemals durch Mutationen, weder durch einzelne noch durch den additiven Effekt einer Serie von Mutationen entstehen. Die Entstehung eines neuen Plasma-Typs ist eine *conditio sine qua non* und nur im Zusammenhang hiermit kann eine Aufteilung eines interspezifischen Gens in zwei neue solche stattfinden. Hierdurch entstehen vom Elter abweichende neue Reaktionstypen. Und in solchen neuen Spezies wird die Manifestation einer Anzahl von dem Elter angehörigen *i n t r a s p e z i f i s c h e n* Gene geändert. Man vergleiche oben die Exmutante *lathyroides*.

Dies ist der Schritt der zur Entstehung neuer Arten getan werden muß. In dieser Weise können vom Elter stark abweichende neue Spezies, Gattungen sowie höhere Kategorien plötzlich in Erscheinung treten. — Was in der umfangreichen Literatur über den Ursprung der Arten, über die Evolution, geschrieben worden ist, konnte niemals experimentell bestätigt werden. Im Gegensatz hierzu geben die Resultate von Kreuzungen zwischen wirklichen Arten ein klares Bild von der zwischen diesen bestehenden Barriere. Sie de-

monstrieren unwidersprechlich den Schritt, der für die Entstehung neuer Arten und höherer Kategorien getan werden muß.

Die Auffassung vom Verlauf der Evolution in der bisherigen Literatur kann zum größten Teil (ganz wenige Ausnahmen gibt es) als Ideen beim Schreibtisch charakterisiert werden. Es stand eben nichts Besseres zur Verfügung und so wurde der Wunsch der Vater des Gedankens, wie er gleich einem roten Faden durch die neodarwinistische Literatur läuft.

Abschließend sei erwähnt, daß ein Studium der interspezifischen Gene die Feststellung der Morphologie ausgestorbener Pflanzen ermöglicht. Man braucht nur daran zu denken, daß nach der Entstehung von zwei neuen Arten die eine noch rezent ist, die andere aber im Kampf ums Dasein untergegangen ist. In allen solchen Fällen ist eines der beiden Allele eines interspezifischen Gens im rezenten Organismus zu finden und das zweite kann dann als Mutante nach Behandlung mit mutagenen Agenzien erhalten werden. Man vergleiche oben *Pisum obovatus*. Diese Forschungsrichtung dürfte mit Recht als experimentelle Phylogenie zu bezeichnen sein.