

Homologe und analoge Gene, parallele Evolution und Konvergenz

von Curt Kosswig

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Istanbul)

Parallele phylogenetische Entwicklung ist ein überaus häufiges Phänomen. Es kommt innerhalb von Verwandtschaftskreisen recht verschiedenartigen systematischen Ranges vor. In einer Reihe von Fällen können mindestens für bestimmte Merkmale übereinstimmende Entwicklungswege von unabhängig voneinander aus einem gemeinsamen Vorfahren entstandenen deszendenter Formen eingeschlagen werden. In anderen Fällen sind Glieder selbst verschiedener Ordnungen oder Klassen, also Tiere sehr verschiedenartiger phylogenetischer Vergangenheit einander weitgehend ähnlich; man pflegt sie als das Ergebnis konvergenter Entwicklung zu bezeichnen, wenn sie unter ökologisch ähnlichen Bedingungen leben.

Der Genetiker beobachtet bei seinen Objekten das Auftreten oft weitgehend identischer Phänotypen entweder mehrmals in derselben Art oder bei mehreren einander mehr oder weniger verwandten Formen. Solche ähnlichen bis gleichen Phänotypen können durch nochmaliges Auftreten desselben Mutats oder eines analogen, dem ersteren also nicht allelen Mutats hervorgerufen werden.

Im ersten Teil der Arbeit soll das Phänomen der parallelen phylogenetischen Entwicklung vom Gesichtspunkt unserer heutigen

genetischen Kenntnisse behandelt werden. Im zweiten Teil soll es mehr in seinem systematisch-phylogenetischen Aspekt untersucht werden. Fälle paralleler Entwicklung dank gleichen Genbestandes sind anscheinend selten und spielen eine geringere phylogenetische Rolle als solche, in denen das gleiche Organ (dessen Bedingtheit durch gleiche Gene anzunehmen kein Grund vorliegt) in einem Verwandtschaftskreis eine mehr oder weniger gleiche Umgestaltung erfährt. Sofern nicht homologe Strukturen eine konvergente phylogenetische Entwicklung erfahren, sondern analoge Organe dazu benutzt werden, ist verschiedenartiger Genbestand sowieso selbstverständlich. Vom phylogenetischen Standpunkt ist es daher wichtiger zu fragen, unter welchen Bedingungen es zu paralleler bzw. konvergenter Entwicklung kommen konnte, als den Grad der genotypischen Übereinstimmung zu erforschen. An einigen Beispielen soll die Beantwortung der Frage nach der Basis paralleler Entwicklung vom Gesichtspunkt der Präadaptationstheorie CUÉNOT's gegeben werden.

I.

Bei den Nagetieren, welche seit vielen Jahren zu den bevorzugten Objekten genetischer Forschung gehören, wurde eine grössere Anzahl von Genen festgestellt, welche in bestimmter hierarchischer Ordnung an der Hervorbringung der sogenannten Wildfärbung dieser Tiere beteiligt sind. Bei Wanderratte, Meerschwein, Hase, Kaninchen und Mäusen der verschiedensten Gattungen besteht diese sogenannte Wildfärbung darin, dass die Haare der Rückenregion ein mehr oder weniger breites braungelbes Band besitzen, das in dem sonst schwarz gefärbten Haar auftritt. Dagegen ist die Bauchseite dieser Nagetiere weisslich oder gelblich, da der distale Teil der Haare kein Melanin enthält. Der weitgehenden Übereinstimmung nicht allein in der Gesamtfarbe, sondern auch in der Färbung jedes einzelnen Haares entspricht eine weitgehende Ähnlichkeit in der genotypischen Bedingtheit dieses Wildtyps. Wenigstens fünf Genloci spielen bei der Hervorbringung der Wildfarbigkeit des Kaninchens eine wesentliche Rolle; in der auf BAUR und PAP zurückgehenden Nomenclatur werden diese Gene mit A, B, C, D und G bezeichnet. In den sogenannten primären Mutationstypen (NACHTSHEIM) tritt anstelle eines dieser dominanten Gene sein rezessives Allel.

A-tiere bilden Pigment, aa-individuen sind pigmentlose Albinos, welche latent alle anderen Anlagen für Wildfärbung tragen können. Tritt (bei Anwesenheit von A) anstelle von B sein Allel b in homozygotischer Form, so wird fast kein schwarzes Pigment gebildet, sondern nur gelbes, ein AbCDG-kaninchen, wie es gelegentlich auch in der Natur beobachtet werden kann, ist also «gelb-wildfarbig». Das Gen c bedingt in homozygotem Zustand die Bildung von braunem statt schwarzem Melanin, durch dd wird die Menge des schwarzen Pigments herabgesetzt, sodass die Tiere mehr oder weniger blaugrau aussehen, G endlich ist der sogenannte Wildfarbigkeitsfaktor, welcher für die Aufhellung der Bauchseite und die gelbliche Bänderung der Rückenhaare verantwortlich ist: gg-Tiere sind einfarbig und zwar dann, wenn sie alle anderen für die Pigmentbildung nötigen Gene (ABCD) enthalten, schwarz gefärbt. Von den primären Mutationstypen aus, die also nur in einem Allel von der Wildform verschieden sind, und die auch in der Domestikation als erste auftraten, kann durch Kombinationszüchtung der doppelt oder dreifach u. s. w. rezessive Typus hergestellt werden. ABCdg-tiere sind blau, ABcDg dunkelbraun, AbCDg schmutzig dunkelgelb, ABcd ist hellgrau, AbCdg schmutzig graugelb, AbcD nennt man orange, Abcdg werden als sandfarbig bezeichnet u. s. w. Es war nun sehr interessant und vor 4) Jahren auch nicht ohne weiteres von den Genetikern erwartet, dass auch bei *Mus musculus* eine rezessive Gelbfärbung, ein rezessives Blau, Einfarbigkeit nach Verlust des Wildfarbigkeitsfaktors auftraten. Ebenso sind albinotische und schokoladenbraune Mäuse schon lange bekannt, aus der Kreuzung der verschiedenen Typen kann man neue Kombinationen herstellen, deren Farben denen des Kaninchens entsprechen; im Erbgang, wie in der Zahl der wesentlichen beteiligten Gene besteht zwischen Maus und Kaninchen weitgehende Übereinstimmung. Die Untersuchung von Haus- und Wanderratte, von Meerschweinchen und in geringem Umfang auch von anderen Nagetieren zeigte nun, dass auch bei ihnen wenigstens ein Teil der Gene wieder erscheint, die bei Maus und Kaninchen analysiert werden konnten, von Genen also, welche in ihren allelen Zuständen jeweils in ganz entsprechender Weise auf die Färbung ihrer Träger einwirken. Man nennt solche Gene homologe Gene. Die Übereinstimmungen im Bestand an homologen Genen zwischen den verschiedenen Nagetieren geht noch weiter.

Nicht nur ein Allel zu dem im Wildtypus vorhandenen Gen konnte in einer Reihe von Fällen festgestellt werden, sondern mehrere, die nun wieder bei den verschiedenen Nagetierarten einander weitgehend ähnliche Phänotypen in der Färbung hervorbringen. Zu dem Genpaar A-a gibt es einige weitere Allele bei Kaninchen, Meerschwein, Ratte und Maus, die alle in gleicher Weise reduzierend auf die abgelagerte Pigmentmenge wirken. Je näher diese Allele dem A-gen des Wildtypus stehen, umso grösser ist die zur Ausbildung kommende Menge schwarzen Pigments, gelbes dagegen wird meist überhaupt nicht mehr gebildet. Das Allel a_n , welches beim Kaninchen den sogenannten Russentyp hervorbringt, einen akromelanen Albino, kommt in genau derselben Form auch beim Meerschwein vor. Zum oben besprochenen Allelenpaar B-b kennen wir ebenfalls weitere Allele, von denen eins noch über B des Wildtypus dominant ist; durch dieses B_{ep} wird auch bei der Konstitution G die Wildfarbigkeit fast ganz unterdrückt. Ein anderes Allel der Serie, b_j , verursacht Ausbildung schwarzen Pigments nur in bestimmten Körperregionen, die anderen bleiben gelb. Das durch b_j bedingte Schwarz der Japanerkaninchen ist ein epistatisches Schwarz, das die Wildfärbung nicht manifest werden lässt. Ein Gen des Meerschweins dagegen, das auch zu B und b allel ist, unterscheidet sich insofern vom b_j des Kaninchens, als bei ihm die schwarzen Areale unter dem Einfluss des G-gens in wildfarbig umgewandelt werden. Allele zu G-g sind ebenfalls bekannt. Bei der Hausmaus und beim Kaninchen gibt es ein Allel g_0 , welches zwar die Bauchhaare hell macht, wie G, aber die Rückenhaare einheitlich gefärbt lässt. Nur bei der Maus gibt es ein weiteres Allel der G-serie, das ABCD-tiere, also Mäuse, die auf Grund dieser Formel eigentlich hätten schwarz sein sollen, in gelbe umwandelt. Man sieht aus diesen wenigen herausgegriffenen Beispielen, dass bei den genannten Nagern von den beteiligten homologen Genloci einige Allele verschiedener der genannten Serien bisher nur in jeweils einer der untersuchten Arten bekannt geworden sind. Andere Allele dagegen schaffen in verschiedenen Arten weitgehend ähnliche Phänotypen, wie es beim Russenkaninchen und Russenmeerschwein der Fall ist. Bei der Ratte sind ausserdem zwei, bei Maus und Meerschwein je ein Genpaar bekannt, die auch noch an der normalen Produktion schwarzen Pigmentes beteiligt sind. Eine Ratte ist nur dann wirklich schwarz, wenn

sie ausser A, B, C und D auch noch E und R enthält; genotypisch schwarze Ratten, die ee oder rr sind, können zwar gelbes Pigment in normaler Weise ausbilden, haben aber ein stark vermindertes schwarzes Pigment in den Haaren, sodass sie weisslich-grau aussehen, auch sind ihre Augen pigmentlos und daher rosa oder rot gefärbt. Ein Gen ganz ähnlicher Wirkung ist auch vom Meerschwein und von der Hausmaus bekannt, während es beim Kaninchen bislang nicht zur Beobachtung kam. Vom Standpunkt der vergleichenden Genetik aus ist es wahrscheinlicher, dass dieses Gen E bisher beim Kaninchen nicht zu e mutierte und deswegen unentdeckt blieb, als dass es nicht vorhanden wäre. Aber nicht allein innerhalb der Nagetiere wurden homologe Gene mit einander teilweise sehr ähnlichen Allelen festgestellt. Bei der Hauskatze kommen sicher die Gene D/d, G/g, und B/b der Nagetiergenetik vor. Und zum Gen A, welches normale Pigmentierung erlaubt, sind bei der Katze einige Allele bekannt, welche akromelane, sonst \pm sepiafarbige, siamesische Katzen verursachen, die im Phänotyp den durch ein Allel der Albinoserie ausgezeichneten akromelanen und sepiafarbigen «Marder»-kaninchen weitgehend gleichen. Beim Hausschwein konnten vier Allele der B-serie (B_{ep} , B, b_1 , b) nachgewiesen werden, ebenso kommen G und g vor (KOSSWIG und OSSENT, 1931). Von anderen Haustieren gilt Ähnliches: ein dominantes Gelb kommt bei Hunden vor, die Genpaare C/c und D/d existieren auch bei ihnen. Wildfarbigkeit und Einfarbigkeit (G/g) sind ebenfalls bekannt. Während wiederkäuende Huftiere noch nicht genügend vom vergleichend genetischen Gesichtspunkt betrachtet wurden, hat WRIGHT neulich versucht, wenigstens einen Teil der bei Nagetieren gefundenen Farbgene auch beim Pferd auf Grund von Stammtafeluntersuchungen nachzuweisen. Die Schwierigkeit einer weitgehenden Homologisierung der Farbgene dieser Huftiere mit denen anderer Säuger durchzuführen, scheint besonders darin begründet zu sein, dass der Wildtypus bei ihnen meist wesentlich von dem des wilden Haarkleides der Nager, Schweine und Hunde abweicht. Ob dies daran liegt, dass hier nicht das Gen G, sondern andere Gene die entscheidende Rolle spielen oder ob das Gen G hier eine so weitgehend andere phänotypische Manifestation zeigt, kann man nicht sagen. Die bisherigen Ergebnisse aber berechtigen durchaus zu folgendem Schluss: In den Genotypen selbst einander systematisch fern

stehender Säugetiere kommen Gene vor, welche in gleicher Weise auf die Haarfarbe Einfluss nehmen. Es bestehen Gründe anzunehmen, dass diese Übereinstimmung keine oberflächliche ist, sondern tatsächlich auf gleichartigem Genbestand (stofflich gesehen) beruht. Die an einem Gen möglichen Strukturveränderungen, welche zum Auftreten von Allelen führen, sind im Aufbau des Gens gleichsam vorgesehen. Die Übereinstimmung der Mutanten bei den verschiedenen Säugetieren in ihrer Färbung ist eine weitere Stütze für die Auffassung, dass die homologen Gene strukturell mindestens weitgehend mit einander bei den verschiedenen Arten übereinstimmen. Schliesslich darf man erwarten, dass der feinere histologische Vergleich der Haare der verschiedenen Mutationsrassen und ferner entwicklungschemische Untersuchungen weitere Beiträge zur Sicherung der Homologisierung werden liefern können. So entspricht z. B. das Russenkaninchen nicht allein im Phänotyp normalerweise weitgehend dem akromelanen und sonst albinotischen Meerschwein, letzteres ist, ebenso wie die Russenkaninchen, kälteschwärzbar. Die chemischen Vorgänge, welche der Farbbildung beim Russenkaninchen zu Grunde liegen, wurden in den letzten Jahren von DANNEEL erfolgreich untersucht; es ist sehr wahrscheinlich, dass bei der entsprechenden Mutationsrasse des Meerschweinchens grundsätzlich dieselben Verhältnisse gefunden werden. Ob man die Homologisierung bestimmter Gene auch noch ausserhalb der Säugetierklasse auf andere Klassen der Wirbeltiere bei unsern heutigen Kenntnissen ausdehnen darf, erscheint zweifelhaft. Doch sei wenigstens darauf hingewiesen, dass Albinismus auch ausserhalb der Säugetiere im Wirbeltierstamm verbreitet ist. Wir kennen ihn bei Vögeln (Wellensittichen), Amphibien (*Rana fusca*) und bei mehreren Fischarten (*Xiphophorus*, *Macropodus*, *Salmo irideus*). Da in allen anderen Wirbeltierklassen ausser Melaninen im engeren Sinne auch andere Farbstoffe (Lipochrome, wasserlöslicher roter Farbstoff der Zahnkarpfen e. t. c.) vorkommen, bleiben in ihnen die Albinos trotz Rotäugigkeit oft noch mehr oder weniger bunt gefärbt.

Die bei den Säugetieren nachgewiesenen homologen Farbgene sind nur teilweise auch bei Tieren in freier Wildbahn beobachtet worden, viele von ihnen traten erst in den Kulturen domestizierter Formen auf. Dies mag damit zusammenhängen, dass ein Teil der Farbtypen in der Natur nicht mit der Wildform

konkurrenzfähig ist. Ein Säugetier aber, für das es infolge seiner unterirdischen Lebensweise ziemlich gleichgültig ist, wie es gefärbt ist, der Maulwurf (*Talpa europaea*), zeigt auch in der Natur eine grosse Zahl von Farbvarianten. Man kennt albinotische (a?), blaue (d?), isabellfarbige (e? CUÉNOT) und ferner in verschiedener Weise gescheckte Maulwürfe in fast allen zoologischen Sammlungen in erstaunlich hoher Zahl.

Da die hier genannten Säugetiere nicht miteinander kreuzbar sind, ist ein direkter Nachweis der Identität der beteiligten Farbgene nicht zu erbringen. Man ist in der Regel auf den makroskopischen, mikroskopischen und entwicklungschemischen Vergleich beschränkt. Vom genetischen Gesichtspunkt kann aber auch für die als homolog betrachteten Farbgene noch ein weiteres Argument für die Berechtigung zur Homologisierung angeführt werden. Im Verlauf der Phylogenese erleiden nicht nur einzelne Gene mutative Veränderungen, vielmehr spielen auch Veränderungen in der Lage der Gene durch Translokationen u. s. w. eine wesentliche Rolle. Cytologischer Ausdruck dieser Vorgänge ist u. a. die veränderte Chromosomenzahl und -form innerhalb eines Verwandtschaftskreises. Auf die homologen Gene übertragen bedeutet diese Erkenntnis; dass man annehmen kann, dass die Anordnung der Gene bei näher miteinander verwandten Arten ähnlicher ist als bei systematisch voneinander entfernt stehenden Gruppen. Tatsächlich sind die Genloci der Allelenpaare A/a und E/e bei Ratte und Maus, die einander eng verwandt sind, im gleichen Chromosom gelegen, werden also gekoppelt vererbt. Beim Meerschweinchen dagegen mendeln diese Gene unabhängig voneinander. Das Meerschwein aber gehört einer ganz anderen Unterordnung an als die Gattungen *Mus* und *Epimys*. Bei der Katze liegt das Allelenpaar B/b im X-chromosom, bei allen anderen bisher untersuchten Säugern aber wird es autosomal übertragen. Beim Schwein erwiesen sich die Loci vom B und G als engst gekoppelt. In allen anderen Fällen werden die Gene frei miteinander mendelnd übertragen. Bei der Katze ist ausserdem der heterozygote Zustand B/b, der infolge weiblicher Homogametie der Säugetiere nur beim Weibchen möglich ist, schwarz und gelb gescheckt; B ist also nicht vollständig dominant über b, wie es bei den anderen untersuchten Säugetieren der Fall ist. Im Verlaufe einer divergierenden Phylogenese hat sich also ebenso die Anordnung der Gene als auch

in gewissem Umfang ihre Manifestationsart, beruhend auf dem mehr oder weniger verschiedenen Restgenotypus, verändert. Wenn aber im Grossen und Ganzen bestimmte Gene innerhalb so verschiedenartiger Genotypen, wie es doch die eines Schweins, eines Kaninchens, einer Ratte und einer Katze sind, sich in weitgehend identischer Weise manifestieren, so kann daraus wohl nur der eine Schluss gezogen werden: Trotz aller sonstiger Verschiedenheiten zwischen den genannten Tieren, welche zu ihrer Einordnung im System an ganz verschiedener Stelle führen, herrscht bei allen zur Zeit der Ontogenese des Haarkleides und seiner Färbung in den Haarbildungszellen die gleiche, *unspezifische* entwicklungsphysiologische Situation. Ob diese stets durch dasselbe Gensystem verursacht wird (vergl. S. 149) bleibe hier unerörtert. Auf Grund dieser Situation aber wird der Pigmentierungsprozess bei vielen (oder allen?) Säugetieren durch denselben Genblock kontrolliert, der ein gemeinsames Erbteil von einem gemeinsamen Vorfahren ist. Man beachte, dass dieses Gensystem sich in der Entwicklung relativ spät manifestiert, während zahlreiche, die verschiedenen systematischen Einheiten voneinander trennenden Unterschiede schon in viel früheren Perioden der Ontogenese angelegt werden. Systematisch einander fern stehende Gruppen können also noch für «periphere», sich spät in der Entwicklung äussernde Charaktere identische Erbanlagen besitzen.

Untersuchungen an der Gattung *Drosophila* führen in unserer Kenntnis über homologe Gene einen Schritt weiter, besonders dadurch, dass bei den Fruchtfliegen die Lokalisation der Gene und entwicklungschemische Untersuchungen weiter getrieben werden konnten als bei den Säugern und ausserdem wenigstens in beschränktem Umfang auch Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten durchgeführt werden können, die allerdings sterile Bastarde liefern. *Drosophila melanogaster* und *D. simulans* stehen sich ausserordentlich nahe, so nahe, dass sie nur bei sorgfältiger Untersuchung unterschieden werden können. Bei beiden ist die Chromosomenzahl die gleiche und Lokalisationsanalysen ergaben, abgesehen von einer Inversion im 3. Chromosom, auch eine weitgehend ähnliche Anordnung der zahlreichen bekannten Gene in den Chromosomen. Die Speicheldrüsenchromosomenmethode bestätigt nochmals die enge Verwandtschaft von *simulans* und *melanogaster*. Die Chromosomen beider Arten, in Bastardlarven miteinander vereinigt, konjugieren fast vollkommen und dort,

wo die genetische Analyse schon eine inverse Genanordnung gezeigt hatte, sieht man im Speicheldrüsenchromosomenbild die bekannte Inversionsschleife. Sowohl von *melanogaster* als auch von *simulans* sind eine Reihe von Genen bekannt, welche auf Grund ihrer entsprechenden Lage und auf Grund des gleichen Phänotyps als homolog betrachtet werden durften. Den definitiven Beweis konnte man in diesem Fall auch durch das Kreuzungsexperiment erbringen. Auf Grund sowohl ihrer Lage als auch des durch sie bedingten Phänotyps wurde z. B. das rezessive Gen *w* (*white*, weisse Augenfarbe) beider Arten als homolog betrachtet. Waren die Gene tatsächlich identisch, so mussten auch die Bastarde weisse Augen besitzen, waren sie dagegen nicht homolog, so war zu erwarten, dass der Bastard normalfarbige Augen besass. Tatsächlich waren die Augen weiss und so die Homologie der beiden Gene auch experimentell bewiesen.

Die meisten anderen *Drosophila*-arten stehen mit Ausnahme von *Dr. miranda* und *Dr. pseudoobscura* einander nicht so nahe, dass sie erfolgreich miteinander gekreuzt werden könnten*). Doch gibt es auch bei solchen nicht miteinander kreuzbaren Arten viele Gene, die so weitgehend ähnliche Phänotypen hervorbringen und die auch zu so gleichen Mutationen führen, dass an ihrer Homologie kaum gezweifelt werden kann. Zudem konnte in letzter Zeit durch entwicklungschemische Methoden die Genhomologisierung nicht bastardierbarer *Drosophila*-arten noch erheblich weiter getrieben werden. Der entwicklungschemischen Untersuchung liegt kurz gesagt das Prinzip zu Grunde, festzustellen, ob bestimmte Mutationstypen der Augenfarbe, die nach Untersuchungen innerhalb der Art als durch den normalen Wildtyp im Implantationsversuch in der Richtung auf diesen hin veränderlich sind, in ähnlicher Weise auch bei Transplantation in einen artfremden Wirt entsprechender genotypischer Konstitution die innerhalb der Art beobachtete Veränderung zeigen. Wird z. B. innerhalb der Art *melanogaster* ein vermilion (*v*)—Auge in einen $+^v$ - wirt (mit normaler Augenfarbe) transplantiert, so färbt sich das Implantatauge trotz seiner *v*-konstitution zu einem normalen, wildfarbigen Auge aus, weil ein für die normale Pigmentbildung nötiger $v+$ - stoff sich in der

*) Oder es sind nicht genügend zahlreiche Mutanten bei den miteinander kreuzbaren Arten bekannt.

Hämolymphe des Wirtes befindet und auch in das Implantatauge hineindiffundiert. Ein phänisch ganz entsprechender vermilion-Typ ist nun auch bei *Drosophila pseudoobscura* bekannt. Transplantation eines v-Auges der *pseudoobscura* in $+^v$ -*melanogaster* oder umgekehrt von *v-melanogaster*-auge in einen $+^v$ -*pseudoobscura*-wirt hat jeweils normale Pigmentbildung zum Wildtyp im Implantatauge (trotz dessen v-Konstitution) zur Folge. Auf diese Weise kann der rein morphologische Vergleich zwischen Genen verschiedener Arten noch von entwicklungsphysiologischer Seite her gestützt werden. Nur auf Grund des phänischen Vergleichs der Wirkung in ihnen lokalisierter Gene können bestimmte Chromosomen-Strecken der beiden in Frage stehenden *Drosophila*-arten miteinander verglichen werden: Da aber die Chromosomenzahl der beiden Arten *melanogaster* und *pseudoobscura* verschieden ist, ist es nicht möglich, ganze Chromosomen miteinander zu vergleichen. Vielmehr können von den grossen, zweischenkigen Chromosomen jeweils nur Schenkel miteinander verglichen werden.

<i>pseudoobscura</i> :	XL	XR	II	III	IV	V
<i>melanogaster</i> :	X	IIIL	IIIR	IIR	IIL	IV

In dieser Zusammenstellung kennzeichnen R und L die rechten und linken Schenkel der langen gleichschenkeligen Chromosomen, von denen *melanogaster* zwei autosomale hat, während bei *pseudoobscura* im Gegensatz zu ersterer Art das X-chromosom aus zwei Schenkeln besteht. Ein Teil der bei *pseudoobscura* X-gebunden vererbten Gene wird also bei *melanogaster* autosomal vererbt. Wir treffen hier auf dieselbe Erscheinung, die schon bei der Vererbung des Genpaares B/b im X-chromosom der Katze erwähnt wurde; innerhalb eines Verwandtschaftskreises kann sich der Erbgang eines Gens dank seiner Lagerung in einem anderen Chromosom verschieben. Ein Vergleich, welcher sich lediglich auf den Besitz an homologen Augenfarbgenen stützt, und für den ausser dem ähnlichen Phänotyp der entsprechenden Mutanten auch entwicklungschemische Untersuchungen herangezogen werden können, ergibt, dass die homologen Gene in den allgemein als einander homolog betrachteten Chromosomen bzw. Chromosomenschenkeln liegen, die oben einander gleichgesetzt wurden. Allerdings nehmen auch hier die homologen Gene nicht korrespondierende Loci ein und

ist auch nicht einmal die Reihenfolge der zuständigen Genloci in den beiden Arten dieselbe; intrachromosomale Translokationen haben die lineare Anordnung der Gene eines Chromosomenstücks im Lauf der phylogenetischen Entwicklung verändert. Wir sehen also, wie die bereits auf Grund der Untersuchungen an Nagetieren naheliegenden Schlüsse über homologe Gene durch die Drosophilistik Bestätigung und Erweiterung erfahren haben.

Die Erkenntnis schliesslich, dass an der Hervorbringung bestimmter Augenfarben bei Insektenrassen unter dem Einfluss bestimmter Gene erzeugte Wirkstoffe eine grosse Rolle spielen, welche mittels der Hämolymphe im Körper transportiert und in bestimmten Organen abgelagert werden, hat schliesslich zu einer Möglichkeit geführt, Gene selbst noch in verschiedenen Klassen der Insekten miteinander nicht allein formal zu vergleichen, sondern auch zu homologisieren; dabei sind die Stammformen der betreffenden Insektenklassen mindestens seit Beginn des Tertiärs, wahrscheinlich aber viel länger voneinander getrennt. Bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* ist ein Gen bekannt, das die normale schwarze Augenfarbe in Rot umwandelt, d. h. von den beiden Komponenten des normalen Augenpigments bleibt nur die rote unberührt übrig, die schwarze kommt nicht zur Ausbildung. Dieses bei *Ephestia a* genannte Gen ist, wie durch Injektionsversuche mit *Drosophila*- $+^v$ -Extrakten nachgewiesen werden konnte, zu dem Gen *v* (vermilion) der *Drosophila* homolog. Augen der genetischen Konstitution *vv* der *Drosophila* werden, wenn dem Individuum $+^a$ -Extrakte der *Ephestia* injiziert werden, normalfarbig, bilden dunkles Pigment. Und umgekehrt werden *Ephestia aa*-augen, mit $+^v$ -*Drosophila*-extrakten behandelt, schwarz pigmentiert. Ein bei der Schlupfwespe *Habrobracon* bekanntes Gen *o*ⁱ, welches in der genannten Art die Bildung schwarzen Augenpigments verhindert und sogenannte elfenbeinfarbige Augen hervorbringt, kann durch entsprechende Versuche als homolog zum rezessiven Gen *cn* (cinnabar) der *Drosophila* nachgewiesen werden. Bei *Drosophila* entsteht der zur normalen Augenausfärbung notwendige $+^{cn}$ -stoff durch einen chemischen Umwandlungsvorgang aus dem $+^v$ -stoff. Die beiden Genpaare $+^v/v$ und $+^{cn}/cn$ wirken also in derselben Wirkungskette bei der Hervorbringung dunklen Augenfarbstoffes nacheinander. Das Vorkommen des zu $+^v$ homologen $+^a$ bei dem Schmetterling *Ephestia* und des zu $+^{cn}$ homologen $+^o$ bei

der Wespe *Habrobracon* sprechen dafür, dass in dem chemischen Prozess, der zur Bildung dunklen Augenpigmentes (Ommins) bei drei ganz verschiedenen Insekten führt, bei *Ephestia* auch das Vorhandensein eines zu $+^{en}$ der *Drosophila* homologen Gens erforderlich ist und dass andererseits auch ein zum $+^v$ der *Drosophila* homologes Gen im Genotyp des *Habrobracon* vorhanden sein wird. Nur sind bei diesen beiden Arten bisher entsprechende Mutationen der in Betracht kommenden Gene nicht beobachtet worden und damit auch die genetische Analyse vorerst unmöglich.

Die Auffindung homologer Gene bei verschiedenen Insektenordnungen ist besonders noch deswegen interessant, als die durch die homologen Gene bedingten chemischen Reaktionen zwar auf gewissen Entwicklungsstadien identisch zu sein scheinen, dennoch aber die schliesslich sichtbar werdenden Endprodukte ihrer Wirkung nach voneinander mehr oder weniger verschieden sein können. So ist z. B. die Augenfarbe bei $+^o$ -*Habrobracon* und bei $+^a$ -*Ephestia* auf dem Imaginalstadium schwarz. Bei den Larven von *Habrobracon* gibt es keine Augen, dagegen sind die der $+^a$ -*Ephestia*-raupen schwarz gefärbt. Bei Anwesenheit des Gens $+^a$ ist in den Raupen von *Ephestia* auch der Hoden, ferner bei der Imago auch das Gehirn dunkel pigmentiert. Bei *Drosophila* sind die Larven, wie die von *Habrobracon* noch ganz unpigmentiert, die von $+^a$ -*Ephestien* dagegen haben eine matt-rötliche Farbe. Bei *Drosophila* wird auf dem Imaginalstadium kein schwarzes, sondern nur braunes Pigment durch die zu $+^a$ bzw. $+^o$ homologen Gene verursacht. Aus all diesen Beispielen wird also klar, dass trotz der Homologie der beteiligten Gene und trotz der Tatsache, dass die von ihnen gebildeten Wirkstoffe einander auf bestimmten Stadien der Entwicklung vollkommen vertreten können, die Endprodukte ebenso voneinander verschieden sein können, wie Ort und Zeit der Manifestation der Gene. Was bei den homologen Farbgenen der Säugetiere nur andeutungsweise erkannt werden konnte, die Abhängigkeit der Wirkung eines bestimmten Gens im Vergleich zu seinem homologen in einer anderen Art, tritt uns bei den homologen Augenfarbgenen der Insekten mit grosser Deutlichkeit entgegen. Übrigens bestehen ausserdem auch auf dem Stadium der Entwicklung, auf dem die Genwirkstoffe gewonnen werden können, physiologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen. So liefert z. B.

bei *Drosophila* ausser der Augenanlage nur der Fettkörper den $+^v$ -stoff. Der dem $+^v$ -stoff homologe $+^a$ -stoff der *Ephesia* aber kann aus Fettkörper überhaupt nicht gewonnen werden, wohl aber ausser aus dem Auge auch aus dem Gehirn, den Testes und den Ovarien. Es bestehen also auch Unterschiede bezüglich derjenigen Organe, in denen bestimmte Gene in Tätigkeit sein bzw. bestimmte Genwirkstoffe zur Abscheidung oder zur Stapelung gebracht werden können.

Von wieder einer anderen Seite her erfährt das Problem der homologen Gene eine Bereicherung, nämlich durch Ergebnisse der Einkreuzung bestimmter Farbgene einer Zahnkarpfenart in eine andere. In der Unterfamilie der *Xiphophorini* können verschiedene Arten, selbst Angehörige verschiedener Gattungen miteinander gekreuzt werden. Die sehr grossen morphologischen Unterschiede, die z. T. zwischen den kreuzbaren Formen bestehen, gehen, wie die variationsstatistische Untersuchung zeigt, auf jeweils eine grössere Zahl mendelnder Gene zurück. Für die verschiedensten Merkmale kann eine polyfaktorielle Aufspaltung in den F_2 -generationen erhalten werden, d. h. Unregelmässigkeiten e. t. c. während der Reduktionsteilung in den Bastarden u. s. f. spielen keine Rolle; die für uns hier wichtigen Schlüsse sind aus Material abzuleiten, das sich genetisch nicht anders als polyfaktorielle Rassenbastarde verhält. Auch bei den *Xiphophorini* gibt es eine erhebliche Zahl von homologen Genen, die sich phänotypisch in den verschiedensten Arten weitgehend gleichartig manifestieren: Eine dunkle Zeichnung, aus einem Halbmond oder aus einem oder zwei grossen Flecken an der Basis der Schwanzflosse bestehend, kommt bei bestimmten Varianten verschiedener Arten vor. Das Merkmal kann von der Art A in einen Genotyp, der vorzugsweise der Art B angehört, eingekreuzt werden, ohne dass es sich im geringsten veränderte. Durch ein anderes Gen wird ein bestimmter Typ von schwarzen Pigmentzellen, die sogen. Mikromelanophoren, auf dem Körper nicht zur Ausbildung gebracht. Die Fische, die homozygotisch für diese Anlage sind, sind gelb gefärbt und haben schwarze Augen. Dieses Gen ist sowohl von *Xiphophorus helleri* als auch von *Platypoecilus maculatus* bekannt. Kreuzt man gelbe Individuen beider Arten miteinander, so bekommt man eine gelbe, mikromelanophorenlose Nachkommenschaft. Die Gene sind also einander homolog und erzeugen einen ganz entsprechenden Phänotyp in den beiden Gattungen. Ganz

anders verhält sich aber eine Reihe von Genen, die als multiple Allele aufgefasst werden können, und von denen verschiedene Glieder in den verschiedenen Arten vorkommen. Diese Gene kontrollieren teilweise die Bildung eines besonderen Melanophorentyps, der sogenannten Makromelanophoren, teilweise wird durch sie die Bildung von roten Pigmentzellen, welche einen wasserlöslichen roten Farbstoff enthalten, verursacht, manche der Allele dieser Serie schliesslich bedingen die Bildung beider Arten von Pigmentzellen auf demselben Individuum. Die Gene der genannten Serie liegen in den Geschlechtschromosomen der miteinander kreuzbaren Arten, soweit diese solche besitzen. Bei *Xiphophorus helleri* sind geschlechtsdifferente Gonosomen überhaupt unbekannt; bei dieser Art liegen die Farbgene in demjenigen Chromosom, das zu den Gonosomen der *Platypoecilus*arten homolog ist. Eine weitere Komplikation liegt endlich darin, dass von den miteinander kreuzbaren *Platypoecilus*arten eine, *maculatus*, im weiblichen Geschlecht, die anderen, *variatus* und *xiphidium* im männlichen Geschlecht heterogametisch sind. Ausser dem normalen Allel, welches zumeist in den Wildtypen der verschiedenen Arten vorkommt und bei dessen Anwesenheit auf dem Körper in der Regel keine Makromelanophoren und auch keine oder wenige Erythrophoren gebildet werden, sind mindestens zwölf weitere Allele bekannt geworden, von denen sieben bei *P. maculatus* (Dr, R, RSp, RSp', Sb, N, Fu), drei bei *Xiphophorus helleri* (Mo, Sn, Rb), eines bei *P. variatus* (O), und wahrscheinlich ein weiteres, das eine schwarze Punktierung verursacht, bei *P. xiphidium* gefunden wurde. Die Gene dieser Serie nun erfahren, wenn sie in einen \pm artfremden Genotypus überführt werden, teilweise ganz ausserordentlich weitgehende Veränderungen ihrer phänotypischen Manifestation, die umso bemerkenswerter deswegen sind, als, wie oben schon gesagt wurde, andere, ebenfalls die Pigmentierung beeinflussende Gene sich in verschiedenen Arten absolut identisch manifestieren. Diese veränderte Manifestation ist, wie man durch entsprechende Kreuzungen leicht nachweisen kann, ausschliesslich genbedingt. Sie hängt davon ab, was für einem Speziellen Modifikatorensystem das betreffende Farbgene gegenübersteht. Als Regel kann man sagen, dass bei *Platypoecilus maculatus* ein auf einer grösseren Zahl rezessiver Gene beruhendes Modifikatorensystem im Sinne einer Verminderung bzw. Unterdrückung der Makromelanophoren und der Erythrophoren wirkt, während die anderen

Arten dominante und polymer wirkende Gene besitzen, welche die Zahl der zu bildenden Pigmentzellen beiderlei Art vermehren. Am grössten ist die Zahl dieser Gene bei *Xiphophorus helleri*. Die

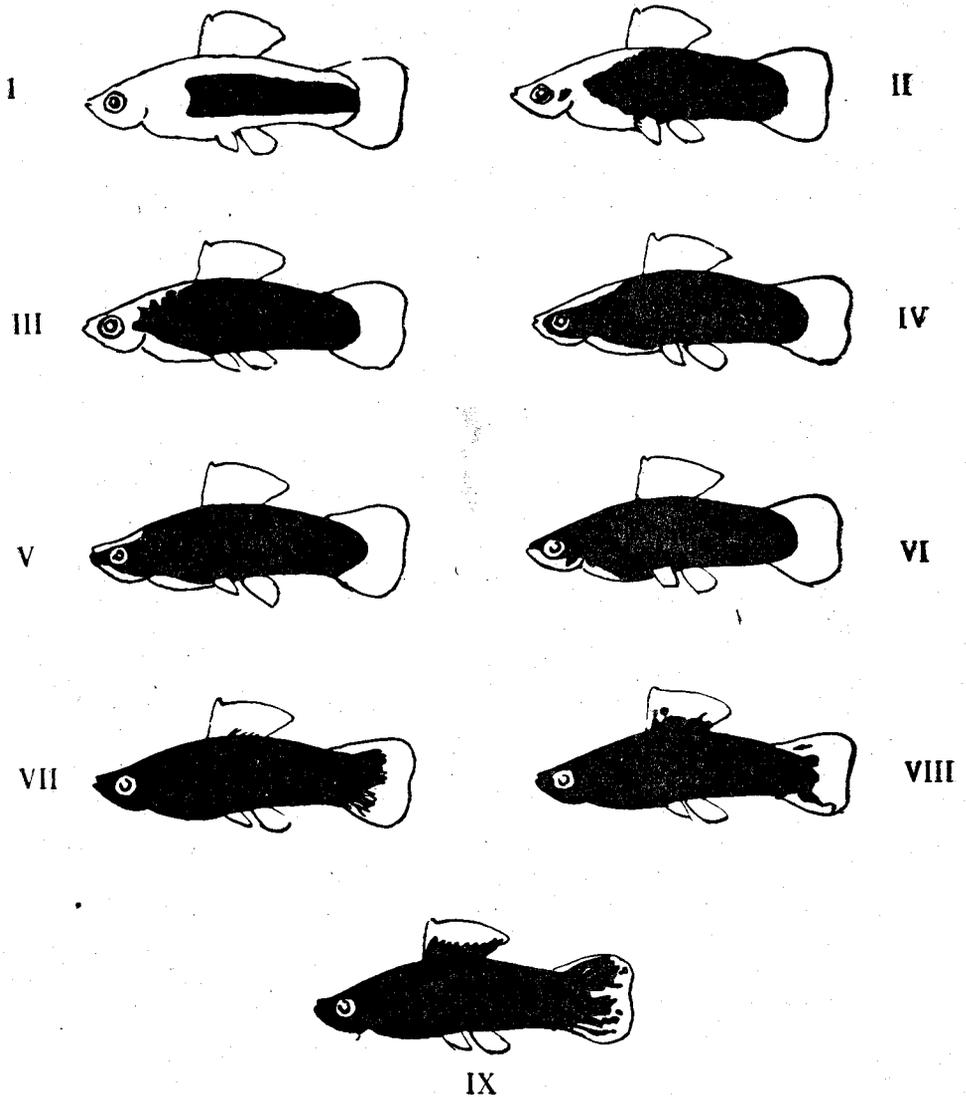


Abb. 1. Die wechselnde Manifestation des Gens Nigra des *Platypoecilus* unter dem Einfluss von Modifikationsgenen aus dem Erbgut des *Xiphophorus helleri*. Die Stufen I-II sind für reine *maculatus* typisch, IV-VI kommen in F₁ mit *helleri* vor, VI-IX zeigen Rückkreuzungstiere mit *helleri*, I-VI (VII) Rückkreuzungstiere mit *maculatus*, alle Stufen sind in F₂ vertreten. (Nach KOSSWIG, 1938).

grosse Zahl bekannter Allele und die Tatsache, dass ausser den genannten vier Arten noch drei weitere, *Xiphophorus montezumae*, *X. pygmaeus* und *Platypoecilus couchianus* der Untersuchung harren, lässt es verständlich erscheinen, dass bisher nicht alle Gene in allen nur möglichen Kombinationen durchprobiert werden konnten. Die folgende Tabelle zeigt die zwischen den am meisten bisher bearbeiteten Arten durchgeführten Kreuzungen auf, an denen eins der oben genannten Farbgene beteiligt ist.

Tabelle

	maculatus							helleri			variatus	xiphidium
	N	RSp	Dr	RSp'	R	Fu	Sb	Mo	Sn	Rb		
maculatus	X	X	X	X	X	X	X	+	0	+	0	+
variatus	0	+	+	0	+	0	+	0	0	(+)	X	0
xiphidium	0	+	0	+	+	0	0	0	0	+	0	X
helleri	+	+	+	0	+	0	0	X	X	X	+	0
montezumae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(+)	0	0

X = Gen gehört zu der betreffenden Spezies.

+ = Gen wurde in der entsprechenden Kombination auf sein phänotypisches Verhalten geprüft.

0 = Diese Kombination wurde bislang nicht hergestellt.

() = Gegenüber der Manifestation in der eigenen Art keine deutliche Veränderung.

Man ersieht aus der Tabelle, dass abgesehen von dem Gen Rb des *X. helleri*, das in Kombination mit dem Genotyp der anderen *Xiphophorus*art und mit dem das *Platypoecilus variatus* keinen wesentlich veränderten Phänotyp liefert, alle anderen bislang durchgeführten Kreuzungen zu einer deutlichen Änderung in der Manifestation der Gene dieser Allelenserie führen. Teilweise sind diese Veränderungen ausserordentlich stark. Das Gen RSp' des *maculatus* beispielsweise verursacht innerhalb «seiner» Art ausschliesslich die Ausbildung von Erythrophoren auf dem ganzen Körper, Makromelanophoren dagegen werden nicht oder nur ganz selten erzeugt. Bei Kreuzung eines solchen roten *maculatus* mit *P. xiphidium* aber entstehen auf rotem Grunde grössere schwarze Tupfen, deren Zahl durch Rückkreuzung dieser F₁-bastarde mit *P. xiphidium* weiterhin erhöht wird, während sie in der Rückkreuzung

mit *P. maculatus* ganz verschwinden bzw. zu winzigen schwarzen Tüpfeln werden. Überträgt man das Gen N des *maculatus*, das in seiner Art nur einen schwarzen Keil an den Körperseiten verursacht, in *X. helleri*, so steigt mit zunehmendem *helleri*-Erbgut die Schwarzfärbung: Fast der ganze Körper, auch die Flossen werden mit Makromelanophoren bedeckt, ja, vereinzelt kommt es zur Bildung schwarzer Tumoren. Die Tumorbildung ist besonders gross und hier schon in der F_1 zu beobachten, wenn das Gen RSp des *maculatus* in *helleri* übertragen wird. Die Tumoren sind echte Sarkome von oft beträchtlicher Ausdehnung, die das normale Gewebe ersetzen und verdrängen, wie BREIDER in eingehenden histologischen Untersuchungen nachgewiesen hat. Auch bei Übertragung dieses Gens RSp in das Erbgut von *variatus* und *xiphidium* kommt es ebenfalls zu einer starken Steigerung der Makromelanophorenbildung, sodass kleinere Tumoren erscheinen können. Auch unter dem Einfluss des Gens O des *variatus*, welches in seiner Spezies eine schwarze Tüpfelung auf matorangefarbigem Grund hervorruft, entstehen in *X. helleri*-Erbgut Tumoren (RUST 1943). Zudem werden solche Fische in ihrer Grundfärbung leuchtend orangefarbig. Das Gen Dr verursacht bei *P. maculatus* nur eine Rotfärbung der Rückenflosse, im Erbgut des *helleri* wird fast der ganze Körper schön rot gefärbt, wie es innerhalb der Art *maculatus* noch nicht einmal durch das Gen R der Fall ist. Umgekehrt vermindert der *maculatus*-genotyp in deutlicher Weise die Manifestationstärke der ihm artfremden Farbgene. Das Gen Mo des *helleri* mit *maculatus*erbgut kombiniert,

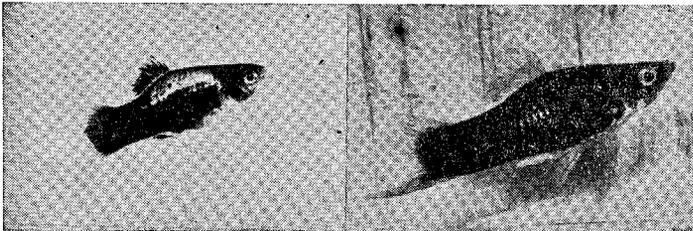


Abb. 2. links: *Platypoecilus maculatus*, Träger des Gens N. Rechts: F_1 -bastard mit *Xiphophorus helleri*. Man beachte die stärkere Schwarzfärbung.

ergibt Fische, die fast keine Erythrophoren mehr besitzen und bei denen die dunklen Streifen mehr oder weniger stark reduziert werden. Das von *P. xiphidium* bekannte Gen Pu -nach Untersuch-

ungen von GORDON liefert in Bastarden mit *maculatus* nur schwach schwarz getüpfelte Individuen. Während Rb-*helleri*-fische prächtig rot sind, zeigen Bastarde mit *P. maculatus* nur eine schwach bräunlichrote Farbe im Schwanzstiel, dem Gebiet, in dem bei *helleri* in der Ontogenese die Entwicklung der Erythrophen von Rb-tieren beginnt, u. s. w. Jedenfalls genügen schon diese wenigen Beispiele, um zu zeigen, dass die Manifestation eines Gens, in einen anderen Genotypus übertragen, zu so weitgehenden Veränderungen führen kann, dass niemand mehr auf die Idee kommen könnte, ein auf rotem Grunde schwarz gefleckter Fisch mit vorzugsweise *P. xiphidium*-erbgut und ein rötlicher *P. maculatus* ohne schwarze Tupfen seien beide durch dasselbe Grundgen RSp' verursacht; oder ein am ganzen Körper roter Fisch, der durch vier- oder fünfmaliges Rückkreuzen mit *variatus* dieser Art ganz weitgehend ähnlich gemacht ist, sei bezüglich seines Farbgen identisch mit einem *P. maculatus*, dessen Rückenflossenbasis rötlich ist! Ja, selbst durch die Kreuzung eines solchen Dr-*variatus* mit einem Dr-*maculatus* würde man unter Umständen gar nichts über die Homologie der die rote Farbe hervorrufenden Gene erfahren können. Denn in der F₂ zwischen den beiden Dr-Fischen erhält man ja nur eine Aufspaltung in Fische mit verschieden intensivem Rot verschiedener Ausdehnung auf dem Körper, weil in der Kreuzung nicht die Spaltung für den in beiden Formen in identischer Weise vorhandenen Rotfaktor Dr erkannt wird, sondern diejenige für die bei beiden Arten verschiedenen Modifikatoren dieses Farbgen. Wer endlich nicht weiss, dass der rote *variatus* nicht durch Mutation, sondern vor einer ganzen Anzahl von Generationen durch Kreuzung mit dem Dr-*maculatus* erhalten wurde, wird in dieser Spaltung in Fische von verschiedener Rotintensität und -ausbreitung fälschlicherweise nur auf polymere Rotfaktoren schliessen können, in denen sich beide Arten voneinander unterscheiden.

Wie verschiedenartig die Individuen einer und derselben Zucht in der Manifestation eines bestimmten Farbgen in Abhängigkeit von der ihnen gegenüberstehenden Reaktionsbasis sein können, möge nur mit einem Beispiel noch belegt werden. Es handelt sich um Fische, die von ihrem einen Elter, der ein F₁-Bastard aus *X. helleri* und *Platyocilus maculatus* war, das Farbgen R, von ihrem anderen, einem reinen *X. helleri* das Gen Mo erhalten hatten. Diese Fische besitzen eine rote Grundfärbung

verschiedener Intensität, die hier beiseite bleiben möge. Die Manifestation der durch Mo bedingten dunklen Zeichnung aber ist ganz ausserordentlich verschieden. Es gibt Fische mit wohlausgeprägten dunklen Streifen und andere, bei denen die Makromelanophoren auf ganz wenige Tupfen von unregelmässiger Anordnung beschränkt sind. (Abbildungen bei KOSSWIG 1937). Unter dem Einfluss eines von einer anderen Art stammenden Gonosoms wird ausserdem bei den Zahnkarpfen in bestimmten Fällen auch das Geschlecht bestimmt. So genügt z. B. Anwesenheit eines von *maculatus* stammenden X-chromosoms in einem sonst von *xiphidium* oder *variatus* stammenden Genotyp zur Hervorbringung des männlichen Geschlechts. Das X des *maculatus* übernimmt also im *variatus*- oder *xiphidium*-genotyp die Aufgabe des Y-chromosoms dieser Arten. Da nun im X des *maculatus* die dominanten Farbfaktoren Dr oder R übertragen werden, haben rote *variatus*- bzw. *xiphidium*-fische immer männliches Geschlecht. Andererseits wirkt ein Dr tragendes Chromosom des *maculatus* im *hellerige*-genotyp vorzugsweise weibchenbestimmend. Ich habe früher die Annahme ausgesprochen, dass die Beeinflussung des Geschlechts in diesen Zahnkarpfenkreuzungen direkt durch das in seiner Wirkung ja stark veränderte Farbgen und nicht etwa durch andere, mit dem Farbgen im gleichen Chromosom lokalisierte Gene verursacht wäre. Mag nun das eine oder das andere der Fall sein, wichtig ist für uns in diesem Zusammenhang, dass nicht allein die phänotypische Manifestation, sondern auch der Erbgang eines Gens je nach der ihm gegenüber stehenden genotypischen Reaktionsbasis in weiten Grenzen verändert werden kann.

In den hier beschriebenen Untersuchungen wurde ein bestimmtes Gen, im Phänotypus seiner Träger leicht verfolgbar, in fremde Genotypen übertragen. Man stelle sich aber einmal vor, das Gen Dr, das uns bisher nur aus der Art *P. maculatus* bekannt ist, träte mutativ in der Spezies *P. variatus* auf; es manifestiert sich dort ganz anders; es wird auch, wie wir oben gesehen haben, in Kreuzungen mit Dr-*maculatus*-fischen garnicht erfasst werden. Dass aber grundsätzlich mit dem mutativen Auftreten von Dr auch im Erbgut einer der anderen Arten gerechnet werden kann, geht nicht allein daraus hervor, dass ja andere Glieder der gleichen Allelenserie tatsächlich als Mutate in den anderen Arten aufgetreten sind, sondern kann auch aus dem auf VAVILOV zurückgehenden Gesetz über die homologen Muta-

tionen abgeleitet werden. Das VAVILOV'sche Gesetz besagt, dass, wenn in einem Verwandtschaftskreis in einer Art ein bestimmtes Gen vorkommt, es, falls noch nicht vorhanden, in den verwandten Arten durch Mutation erhalten werden kann. In der pflanzenzüchterischen Praxis hat sich die Anwendung dieses Gesetzes oftmals bewährt und es entspricht ja auch dem, was wir oben über das Auftreten homologer Mutationen bei Insekten und bei Säugetieren kennen lernten. Die Gene, welche bei den verschiedenen, miteinander kreuzbaren Zahnkarpfenarten eine ganz verschiedenartige Manifestationsart besitzen, sind Gene, welche von der Gesamtheit der Pigmentzellen nur einen bestimmten Teil in ihrer Bildung kontrollieren. Nur dieses eine Teilsystem hat in den verschiedenen Arten eine so weitgehend verschiedene Reaktionsbasis, dass es zu sogar pathologischen Bildungen kommen kann. Die Allelenserie hat übrigens primär offenbar nicht nur mit der Pigmentbildung in bestimmten Zellen zu tun, sondern sie kontrolliert ausserdem das Zellenwachstum des Mesenchyms. Dies kann eindeutig aus Versuchen von BREIDER abgeleitet werden, in denen Fische mit grossen Tumoren erhalten wurden, welche zwar das Gen RSp besaßen, die aber infolge gleichzeitiger Anwesenheit eines Albinogens kein oder sehr wenig Melanin produzieren konnten. In solchen RSp-albinos mit überwiegendem *helleri*-erbgut sind die Wucherungen im Bindegewebe grundsätzlich genau so wie in ihren nichtalbinotischen Geschwistern.

Es kann also vorkommen, dass selbst innerhalb eines ganz engen Verwandtschaftskreises für ein bestimmtes Gen die genotypische Reaktionsbasis sehr verschieden ist; andererseits kann in systematisch einander ganz fern stehenden Gruppen wenigstens für einen morphogenetischen Teilprozess die Reaktionsbasis und damit auch die Manifestation der beteiligten Gene praktisch genommen identisch sein (s. o. Säugetierfarben).

Verschiedenheiten, welche entweder bei gleichbleibendem Gen A durch veränderte genotypische Reaktionsbasis oder aber bei gleichbleibendem genotypischen Milieu durch Mutation eben jenes Gens A hervorgerufen werden, sind die Grundlagen der divergenten Entwicklung in einem Verwandtschaftskreis. Übereinstimmung in bestimmten Teilsystemen des Genotyps selbst bei sonst nicht näher miteinander verwandten Formen aber kann Ursache paralleler Entwicklung sein. Nun sind wir allerdings oft nicht in der Lage, das Vorhandensein homologer Gene und der ihnen zuge-

ordneten homologen genotypischen Reaktionsbasen durch Versuche zu beweisen, die den Anforderungen des Genetikers entsprechen. Oft wird man darauf angewiesen sein, lediglich die parallel entwickelten Merkmale, also die Endprodukte der als homolog betrachteten Gene, nicht verwandter Formen morphologisch und chemisch miteinander zu vergleichen. Wie wichtig solche Untersuchungen sind, ehe auch nur die «Konvergenz» in einer Tierklasse als auf homologen Genen beruhend bezeichnet werden darf, haben in den letzten Jahren durchgeführte Untersuchungen von S. OKAY (1947) erwiesen. Die Grünfärbung, welche bei vielen Insekten der Wiesen und der Laubwälder so auffällig ist, ist in vier daraufhin genauer untersuchten Insektenordnungen «konvergent» immer auf das Zusammenwirken eines gelben und eines blauen Farbstoffs zurückzuführen. In keiner dieser Ordnungen wird direkt ein grünes Pigment gebildet. Bei grünen Schmetterlingsraupen und bei Heuschrecken fand schon JUNGE (1941) als blauen Farbstoff einen Gallenfarbstoff, Glaucoobilin. OKAY wies diesen ebenfalls für Gottesanbeterinnen (*Mantis*) nach. Der gelbe Farbstoff ist entweder wasserlöslich und dann ein Carotinalbumin oder er liegt direkt in Form eines lipoidlöslichen Karotinoids vor; es gibt aber auch einen gelben wasserlöslichen Farbstoff, der sicher kein Eiweisskörper ist und auch nicht an einen solchen gebunden ist. Bei gleichbleibender Blaukomponente ist also die Gelbkomponente ausserordentlich variabel. Bei *Pentatoma (Rhynchota Het.)* ist der gelbe Farbstoff ein wasserlösliches Pterin, der blaue hat in seinem chemischen Verhalten eine Reihe von Ähnlichkeiten mit den Anthozyanen. Bei dem Goldauge (*Chrysopa*), bei der wieder das Prinzip herrscht, Grünfärbung durch eine Mischung von Blau und Gelb herzustellen, ist der gelbe Farbstoff Karotin und Karotinalbumin, der blaue, wenn auch in seiner Gruppenzugehörigkeit noch unbekannt, so doch in seinem ganzen chemischen Verhalten sowohl von den Gallenfarbstoffen wie von den Anthozyanen ganz verschieden. Rote Färbung entsteht beim Goldfisch und vielen anderen Fischen durch ein Karotinoid, bei den Zahnkarpfen und einigen Labyrinthfischen durch einen wasserlöslichen Farbstoff, der sicher kein Karotinalbumin ist. Rotäugigkeit wird bei *Drosophila* u. a. sowohl bei Anwesenheit von vv, als auch bei der Konstitution cn cn hervorgerufen. Beide Fliegenrassen sind zwar in dem Genbestand, welcher die rote Augenfarbe bei ihnen hervorruft identisch, der

Grund, weswegen sie kein dunkles Pigment bilden, ist aber in beiden ein verschiedener: Von den zur Bildung dunklen Augenpigments nötigen «komplementären» Genen fehlt der einen Rasse das eine, der anderen das andere.

Grundsätzlich jedenfalls wird man sagen dürfen, dass das, was für die Färbung gilt, wo am leichtesten homologe Gene von nicht homologen bislang unterschieden werden konnten, grundsätzlich auch für andere Merkmale zutreffen muss; denn die Analyse von Pigmenten und die Feststellung der Art ihrer erblichen Bedingtheit sind zwar bequemer als die anderer Merkmalskomplexe, sie nehmen aber zweifellos keine Sonderstellung unter den Merkmalen der Organismen ein. Die angeführten Beispiele zeigen uns, wie

a. bestimmte Fälle paralleler Evolution mit Hilfe homologer Gene in homologen Genkomplexen bei verschiedenen Arten aufgetreten sein können und wie andererseits

b. ein und desselbe Gen in der Art seiner Manifestation wie in seinem Eingreifen in verschiedene Entwicklungsvorgänge davon abhängig ist, in welchem genotypischen Milieu es sich befindet.

Manche Übereinstimmung selbst bei Nichtverwandten, manche Unterschiedlichkeit in enger Verwandtschaft können so in ihrer genotypischen Bedingtheit verstanden werden; doch wird es kaum berechtigt sein, sich vorzustellen, dass damit die heute bereits als Modelle für eine genetische Interpretation der parallelen Evolution heranziehbaren genetischen Tatsachen erschöpft wären.

Im den oben geschilderten Untersuchungen an Farbgene der Zahnkarpfen wurden Beispiele angeführt, in denen sicher homologe (weil durch Kreuzung übertragene) Gene sich je nach der ihnen gegenüberstehenden genotypischen Reaktionsbasis sehr verschieden manifestieren. Ein anderer Fall aus der Zahnkarpfengenetik ist deswegen interessant, weil in ihm zwei weitgehend identische Färbungen bei verwandten Formen in der Verschiedenartigkeit ihrer genotypischen Grundlage gut bekannt sind. Wegen der formalen Ähnlichkeit mit dem Phänomen des Mimetismus möge der Fall hier erwähnt werden. Wie oben schon geschildert, erfährt das Gen N (Nigra) des *Platyopocilus maculatus* eine weitgehende Steigerung seiner Wirkung, wenn es mit Modifikatoren des *Xiphophorus helleri* kombiniert wird. Solche Bastarde sind am ganzen Körper tief schwarz, selbst die Flossen

sind mehr oder weniger melanotisch. Innerhalb der Art *P. maculatus* gibt es nun ein zu N alleles Gen Fu (Fuliginosus), das sich innerhalb dieser Art fast genau so manifestiert wie N im Erbgut einer anderen Art. Der phänotypische Effekt von einem Gen im fremden Genotyp wird also durch ein Allel dieses Gens im eigenen Genotyp hervorgerufen. Nun soll nicht behauptet werden, dass Fälle von Mimetismus entweder auf homo-

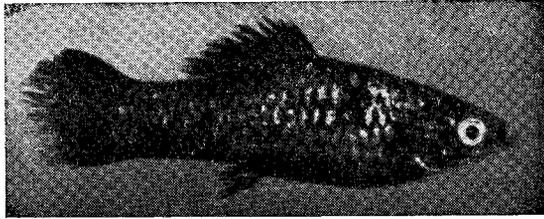


Abb. 3. a Ein F₂R-fisch, Träger des Gens N in einem überwiegenden Erbgut des *Xiphophorus helleri*.

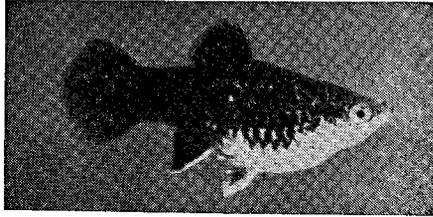


Abb. 3. b Das Gen Fu (Fuliginosus) des *Platypoecilus maculatus*.

logen Genen mit (wenigstens für die materielle Grundlage des Ausfärbungsvorgangs) identischer Reaktionsbasis beruhten oder auf phänotypischer Identität der Wirkung (im angeführten Beispiel alleler) Gene in verschiedenen Genotypen zurückgeführt werden müssten; die Absicht konnte nur sein, zwei Wege aufzuzeigen, auf denen - wie experimentell erwiesen - parallele Entwicklung im Modellversuch auftrat.

Oben wurde gesagt, dass identische Manifestation homologer Gene in verschiedenen Arten für das betreffende Organ eine unspezifische und übereinstimmende entwicklungsphysiologische Situation voraussetzt. Diese übereinstimmende entwicklungsphysiologische Situation kann ihrerseits durch von einem gemeinsamen Ahnen übernommene identische (homologe) Gene hervorgerufen

sein. Sie muss es aber nicht! Es ist durchaus möglich und im genetischen Versuch erwiesen, dass derselbe phänotypische Effekt mit verschiedenen und nicht allelen Genen hergestellt werden kann. Solche Gene werden analoge Gene genannt.

Es gibt Fälle, in denen mehrere dieser analogen Gene im gleichen Genotyp vorkommen, ohne dass bei Anwesenheit aller von ihnen ein anderer Phänotyp entstünde, als wenn nur eins von ihnen anwesend ist; wir haben polymere, aber nicht additiv wirkende Gene vor uns. Es bestehen nun Gründe für die Annahme, dass im Rahmen der phylogenetischen Divergenz aus einem System nicht additiver Polymeriegene einige, dem einen, andere dem anderen Deszendenten mitgegeben wurden und womöglich in jeder der beiden deszendenten Reihen nach dem Auftreten und Erhaltenbleiben neuer analoger Mutate, welche die Funktion der älteren Gene übernahmen, diese ganz oder teilweise verloren gehen konnten. Wir hätten also folgende phyletische Situation vor uns, in der trotz Änderung des verantwortlichen Gensystems das Merkmal bei Vorfahre und Nachkommen identisch bleibt:

	Vorfahre	:	ABcde
I.	Deszendenten	:	Ab cde, aB cde
II.	›	:	AbCde, aBcDe
III.	›	:	AbCdE, aBcDE
IV.	›	:	ab CdE, aBcDE

Stellen wir uns vor, derartige Systeme von Genen, in denen die Funktion des einen im Moment seines Ausfalls (z. B. B.) auf ein vorhandenes Substitutionsgen (z. B. A.) transferiert werden kann, schufen jeweils die gleiche entwicklungsphysiologische Situation in den Haarbildungszellen der verschiedenen Säugetiere. Wenn die homologen Farbgene im Lauf der Phylogenese ihrerseits unverändert blieben, wäre ihre identische Manifestation dennoch möglich. Die Kontinuität eines Merkmals über mehrere Phasen phylogenetischer Entwicklung ist dadurch sichergestellt, dass aus der Serie analoger Gene mit nicht additiv-polymerem Charakter wenigstens das letzte ältere erst dann verloren geht, wenn ein jüngeres sich etabliert hat.

Nun stellen wir uns vor, dass zur Hervorbringung eines bestimmten Musters ausser dem Gen oder Genkomplex N eine

bestimmte entwicklungsphysiologische Situation nötig ist, welche in der ancestralen Form durch das Gensystem H_1h_2IKL sichergestellt ist. In diesem System soll H_1 ein durch H_2 substituierbares Gen sein, I, K und L additiv polymer oder in einer anderen Weise zusammenwirken.

Jede Veränderung im System I, K, L, wird eine Veränderung im Phänotyp des Individuums zur Folge haben, das gleichzeitig Träger des Gens N ist. Von den Nachkommen, welche I, K und L enthalten, werden H_1H_2 , H_1h_2 und h_1H_2 miteinander übereinstimmen. Wenn aber die Mutation von h_2 zu H_2 erst dann erscheint, wenn vorher H_1 verlorengegangen, also zu dem (inaktiven oder anders wirkenden) h_1 mutiert war, haben wir eine völlig andere Situation. Der Typ h_1h_2IKL wird sich von dem Aszendenten mehr oder weniger stark unterscheiden, trotzdem er N besitzt, sein Deszendent Nh_1H_2IKL jedoch wird dem Vorfahren des Aszendenten (NH_1h_2IKL) ceteris paribus (oder höchstens IKL ganz oder teilweise durch Substitutionsgene ersetzt) gleichen, also wieder dasselbe Muster, aber mit wenigstens teilweise anderen Genen hervorbringen; womöglich werden sogar bei der Einlagerung von Farbstoffen in dieses «alte» Muster zum Teil chemisch andersartige Substanzen verwendet werden. Dies wäre ein weiterer Weg, auf dem parallele phylogenetische Entwicklung in einem Verwandtschaftskreis hergestellt werden kann. Eine Mutation also, welche nicht das «Grund» gen N¹⁾ selbst zu betreffen braucht (dieses kann vielmehr im ganzen phylogenetischen Verlauf unverändert gedacht werden), sondern nur in einem «Modifikatoren» system ein analoges Gen betrifft, kann so zum Wiederauftreten eines bestimmten Typs (z. B. als «Mimic») führen, der sich von seinem Verwandten stark unterscheidet, dem Vorbild aber weitgehend ähnelt. GOLDSCHMIDT (1945) hat sich mehrmals für die Entstehung des Mimic nicht durch Häufung vieler kleiner Unterschiede, sondern mit einem Schritt eingesetzt. Die Betonung der entscheidenden Bedeutung der Reaktionsbasis für das «Anspringen» eines Gens (oder Genkomplexes) für ein bestimmtes Muster geht ebenfalls auf GOLDSCHMIDT zurück. Er weist darauf hin, dass allein schon der Unterschied in der Gonosomenkonstitution X (Y) - XX, also der zwischen Weibchen und Männchen bei den Schmetterlingen,

1) Ein inzwischen erfolgter Ersatz von N durch ein analoges M würde Hinzufügung einer weiteren Variante bedeuten.

einen solchen genotypischen Unterschied in der Reaktionsbasis schafft, dass ein (auch im Männchen vorhandener) Genkomplex seine Aktivierung in bestimmter Weise nur im Weibchen erfährt. Der Phänotyp der Weibchen hängt dabei davon ab, welche Gene es führt und falls mehrere beteiligt sind, werden diese — auf gleicher Reaktionsbasis, bedingt durch den Restgenotyp — voneinander verschiedene Weibchenformen verursachen (unisexueller Polymorphismus). Alle oder mehrere dieser Weibchenformen können mimetieren.

Ob der Nachahmer oder Nachzuahmende dieselbe Zeichnung und Färbung und Form ganz oder teilweise mit anderen Genen hervorbringt, ist zwar unbekannt, da weder Kreuzungsversuche möglich sind, noch auch entwicklungsphysiologische oder entwicklungschemische Versuche heute schon befriedigen könnten. Dass aber auch bei mindestens teilweise verschiedenen Gensystemen und trotz des Vorherrschens ganz anderer Muster in der Verwandtschaft des Nachahmers die parallele Entwicklung unter Benutzung einiger Daten aus der vergleichenden Genetik der Zahnkarpfen und unter Anwendung unserer Kenntnisse über analoge Mutationen und die polygene Verankerung jedes Merkmals der genetischen Interpretation nähergeführt werden kann, veranlasste mich, darauf einzugehen, obwohl im übrigen alles Wesentliche durch GOLDSCHMIDT bereits gesagt wurde, der auf der Basis der von PUNNETT vertretenen Meinung, der Mimetismus der Tagschmetterlinge sei durch Saltation entstanden, sich gegen die neodarwinistischen Interpretationen durch FISHER und FORD wendet.

Aus GOLDSCHMIDTs Erörterungen den Mimetismus betreffend sei besonders der folgende Satz zitiert, da die dort vertretene Meinung bezüglich der parallelen Evolution der unsrigen sehr nahe kommt:

«If a Kallima mimics a dry leaf, parallel mutation in model and mimic are certainly excluded. If a beetle mimics an ant by a specific optical effect of shading on the thorax, again, parallel mutation is excluded. If a Pierine butterfly mimics an Ithomiine, parallel mutation, however, cannot be excluded. If different elements of the respective patterns are able to mutate so that a similar effect is produced in both forms... we may call this parallel mutation as seen from the angle of the phenotype. If the yellow pigment N mutates to red and so does the chemi-

cally different pigment M, this is parallel mutation as far as the phenotype is concerned.»

In GOLDSCHMIDTS Betrachtung steht das entwicklungsphysiologische Problem im Vordergrund, während ich in den vorhergehenden Seiten, wie auch auf den folgenden, nicht dieses, sondern vielmehr die Möglichkeiten paralleler Evolution von der Basis einerseits unserer heutigen genetischen Kenntnisse und andererseits der der CUÉNOT'schen Präadaptationstheorie her zu betrachten mich bemühe.

II.

Im vorausgehenden Abschnitt wurden die auf Grund unserer heutigen genetischen Kenntnisse als mögliche erklärende Situationen heranziehbaren Tatsachen zusammengestellt, welche als Grundlage von gleicher oder ähnlicher Evolution in verschiedenen Entwicklungsreihen in Betracht kommen. Im folgenden Abschnitt soll das Schwergewicht vom genetischen (im engeren Sinne) zum evolutionistischen Gesichtspunkt verlagert werden. Oben wurden zunächst Fälle zusammengestellt, in denen die Wirksamkeit homologer Gene mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann. Jedoch musste darauf hingewiesen werden, dass uns weitgehend ähnlich vorkommende, ja anscheinend ganz identische Merkmale ganz oder wenigstens teilweise auch mit Hilfe verschiedener, also nur analoger Gene, im gleichen Verwandtschaftskreis hergestellt werden können. Erkundigt man sich bei Systematikern, was sie nun unter paralleler Evolution verstehen, so wird man bemerken, dass nicht allein Fälle gleicher Entwicklung in mehreren phylogenetischen Serien als parallele Evolution bezeichnet werden, sondern auch solche, in denen in allerdings oft sehr ähnlicher, aber nicht identischer Weise dasselbe Resultat erzielt wird. Unter paralleler Evolution soll daher im Folgenden die Umbildung eines Organs (oder einer Funktion) des mutmasslichen Vorfahren in gleicher oder in ähnlicher Weise in mehreren deszendenten Linien verstanden werden.

Wenn innerhalb derselben Art als Resultat paralleler Evolution voneinander getrennt lebende geographische Rassen einander ähnlich sind, während zwischen ihnen Rassen anderer Beschaffenheit leben, kann die Übereinstimmung (von der Möglichkeit rein

modifikativer Grundlage sei abgesehen) auf homologen oder auf analogen Genen beruhen. Nur Kreuzung und — da wahrscheinlich Polymerie vorliegt—eine sehr grosse F_2 -Generation könnte darüber Auskunft geben. In Befolgung der GLOGER'schen Regel z. B. ist der Reichtum an Phäomelaninen am stärksten innerhalb der Art *Parus atricapillus* bei den Rassen Englands, des Balkans, im Himalaya und in China. In ähnlicher Weise sind montane Sippen vom *Thomomys* gesetzmässig kleiner als die Formen derselben Art in den Talniederungen, von denen sich die monticolen Typen polyphyletisch entwickelt zu haben scheinen (Beide Beispiele zitiert aus MAYR, 1942, pag. 90).

Wenn schon in derartigen Fällen paralleler Evolution innerhalb derselben Art die Mitwirkung homologer Gene mindestens nicht notwendig ist, um die Übereinstimmung in zwei Entwicklungsreihen zu erklären, so wird die Mitwirkung gleicher Gene dann vollends unwahrscheinlich, wenn in einem Verwandtschaftskreis ein Organ in ähnlicher, aber jedenfalls nicht gleicher Weise in mehreren deszendenten Reihen ausgestaltet wird. Als ein Beispiel unter hunderten, die man anführen könnte, sei das Begattungsorgan (Gonopodium) bei einigen Zahnkarpfenfamilien gewählt. Derartige Gonopodien kommen bei vier (ev. fünf) Familien der Ordnung *Cyprinodontes* vor. Alle vier (fünf) scheinen unabhängig voneinander aus oviparen Formen ohne Gonopodium entstanden zu sein (HUBBS, 1939). Das Gonopodium ist dabei stets aus einer Umwandlung der Afterflosse hervorgegangen, von der sich mehrere Strahlen verlängern. Derartige Gonopodien kommen vor unter den amerikanischen Zahnkarpfen bei den *Poeciliidae*, den *Jenynsiidae*, den *Anaplepidae* (und, falls diese, wie es scheint, von den *Poeciliidae* ganz getrennt werden müssen, bei den *Tomeuridae*).

Die monotypische indische Familie *Horaichthyidae* hat ebenfalls wenigstens den vorderen Teil der Analen in ein Gonopodium umgebildet. Der Besitz eines Gonopodiums verbürgt, was sehr interessant ist, nicht unbedingt Viviparie oder wenigstens Oviviparie der Art. *Horaichthys* jedenfalls (und vielleicht auch *Tomeurus*) transportieren nur die Spermapakete (bei *Horaichthys* echte Spermatothoren) in die Nähe der weiblichen Genitalöffnung; die frei werdenden Spermien dringen dann aktiv in den Ovidukt ein.

Andererseits gibt es bei den Zahnkarpfen auch Formen - *Goodeidae* - mit höchst ausgebildeter Viviparie (unter Ernährung der Embryonen durch die Mutter), ohne dass die Afterflosse des Männchens in ein Gonopodium umgewandelt oder etwa ein anderes Begattungsorgan ausgebildet wäre (vergl. HUBBS und TURNER, 1939).

Bei *Horaichthys* liegt das Gonopodium an der rechten Seite des unverändert gebliebenen Teils der langen Analen. Die sechs vorderen Strahlen dieser Flosse sondern sich von dem Rest, der

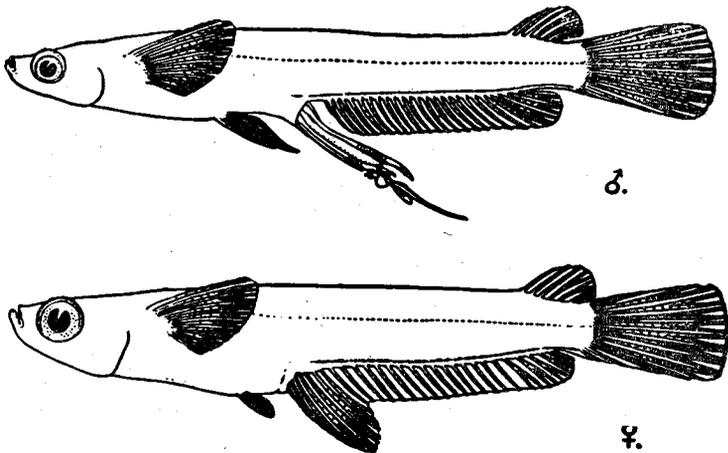


Abb. 4 *Horaichthys setnai* KULKARNI, Männchen und Weibchen, 4 fach vergr. (nach KULKARNI, Abb. 2., 1940).

typischen Flossencharakter bewahrt, und werden zu dem höchst kompliziertesten, in sich teilweise asymmetrischen Begattungsorgan umgestaltet.

Bei den Poeciliiden ist die Afterflosse stets kurz. Beim Männchen werden unter Verkürzung des 1. und 2. Strahls der 3., 4. und 5. verlängert, teilweise auch asymmetrisch gestaltet (vergl. hierzu die Bilder der Abb. 5-8 nach HUBBS, 1939). In einer Rinne, nicht in einem geschlossenen Kanal, wird das Sperma der weiblichen Geschlechtsöffnung unter Drehung des ganzen Organs zugeleitet. Welche Bedeutung im einzelnen den Häkchen, Stacheln, löffelartigen Fortsätzen etc. an den Gonopodien der verschiedenen Formen zukommt — und ob diese Bildungen überhaupt eine besondere Funktion haben — ist mindes-

tens sehr zweifelhaft, zumal dem Weibchen entsprechende Strukturen durchaus fehlen. Die Tatsache jedenfalls, dass nach Regeneration mehr oder weniger veränderte Gonopodien bei *Lebistes*

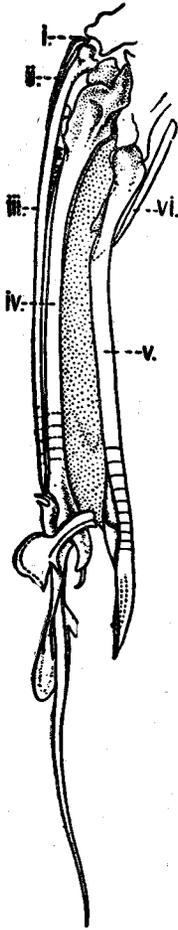


Abb. 5. Gonopodium des *Horaichthys*-männchens, 16 fach vergr., nach KULKARNI, Abb. 7, 1940.

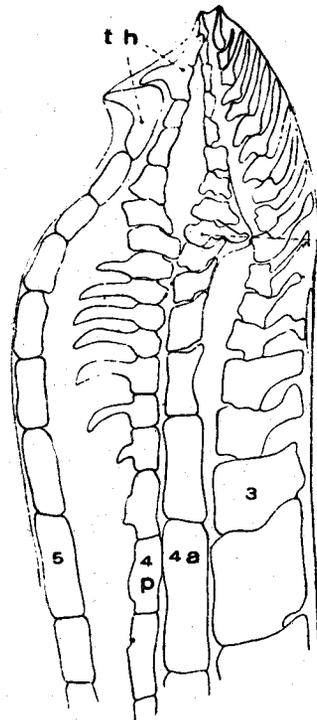


Abb. 6. Gonopodium von *Gambusia punctulata* (nach HUBBS, Abb. 1., 1924).

reticulatus nach unveröffentlichten Versuchen von A. ŞENGÜN erfolgreich zur Begattung benutzt werden können, spricht gegen die Annahme, dass jedem Haken. u. s. w. besondere funktionelle Bedeutung zukommt ¹⁾).

1) Diese letzte Tatsache legt die Annahme nahe, dass die Gonopodien der *Poeciliidae* im Lauf der Evolution dieser Gruppe alle möglichen «erlaubten»,

Bei den *Jenynsiidae* und den *Anablepidae* ist das Gonopodium «höher» entwickelt, insofern als es zu einem allseitig von Haut umschlossenen Gebilde umgewandelt ist, durch das der Spermiodukt bis fast ans Ende der Flosse als geschlossener

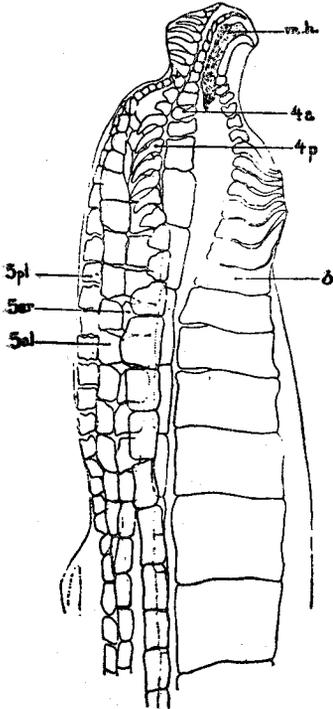


Abb. 7. Gonopodium des *Platypoecilus maculatus* (nach HUBBS, Abb. 4., 1924),

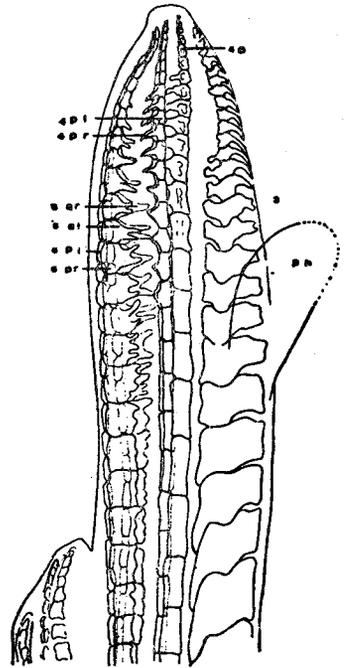


Abb. 8. Gonopodium von *Neopocilia holacanthus* (Nach HUBBS, Abb. 5., 1924).

Kanal verläuft. LANGER (1913) gibt an, dass beim Männchen von *Jenynsia lineata* alle 10 Strahlen der Analen in dem einheit-

aber nicht adaptiv bedeutungsvollen Veränderungen erfuhren. Da der Umbau von einem Typ zum anderen schrittweise, unter Beteiligung zahlreicher Gene erfolgen dürfte, bilden die Gonopodien, trotzdem sie in ihrer Einzelstruktur adaptiv unwichtig sind, ein ausgezeichnetes Mittel zur Ermittlung der natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Gruppe. A. SENGÜN hat unter Verwendung meines Materials von Bastardierungen zwischen *Xiphophorus helleri* und *Platypoecilus maculatus* zeigen können, dass die unterschiedlichen Strukturen verschiedener Teile des Gonopodiums dieser Arten in der Bastardnachkommenschaft unkombinierbar sind. Er wird darüber gesondert berichten.

lichen Hautgebilde stecken. Der 1., 2. und 5. Strahl sind stark verkürzt, die anderen, besonders der 3., 4. und 6. Strahl sind besonders lang und kräftig. Der Spermidukt läuft links neben den Strahlen der Spitze des Gonopodiums zu.

Bei den *Anablepidae* ist die dicke Haut, welche mantelartig das Gonopodium umgreift, mit Schuppen besetzt. Der Spermidukt mündet am Ende des Gonopodiums.

HUBBS (1939) bemerkt anlässlich seiner systematischen Studie:

«It is highly probable that the *Goodeidae*, *Poeciliidae* and *Anablepidae*.... originated independently from oviparous *Cyprinodontidae*. It is therefore probably that viviparity has been independently acquired four ²⁾ times among the cyprinodont fishes. If this view is correct, we have in the present case a most striking example of independent attainment within one group of animals, of one end through diverse adaptation. The oviparous *Cyprinodontidae*, it would further follow, have had and probably still possess the potentiality of developing viviparity. In fact, many of the species of this family show an approach toward the viviparous condition in the development of clasping structures and habits.»

Seit HUBBS dies schrieb, wurde einerseits der seltsame ovipare *Horaichthys* entdeckt, Oviparie auch für den von HUBBS noch mit den *Poeciliidae* vereinigten *Tomeurus* nachgewiesen und ferner durch TURNER in Bestätigung früherer Angaben von SCOTT (1928) bewiesen (1940), dass das Prinzip der Ernährung der Embryonen bei *Jenynsia* und *Anableps* (von HUBBS noch als *Anablepidae* vereinigt) so grundverschieden ist, dass der voneinander unabhängige Ursprung der *Anablepidae* s. str. und der *Jenynsiidae* von oviparen Vorfahren trotz ihrer Ähnlichkeiten im penisförmigen Begattungsorgan sehr wahrscheinlich wird. Man kann jedenfalls heute sagen, dass die Ausbildung eines mehr oder weniger hoch entwickelten, aus der Analen umgebildeten Gonopodiums mit Viviparität gemeinsam auftreten kann, es aber keineswegs muss. (Andererseits kann hochentwickelte Viviparität bei den *Goodeidae* mit einer wenig umgebildeten Afterflosse Hand in Hand gehen).

²⁾ HUBBS rechnet hier die wohl nicht näher verwandten *Phallostethidae* mit.

Wenn man HUBBS' oben zitierte Bemerkung nicht auf die Annäherung an Viviparität, sondern auf diejenige an die Ausbildung eines mehr oder weniger komplizierten Gonopodiums

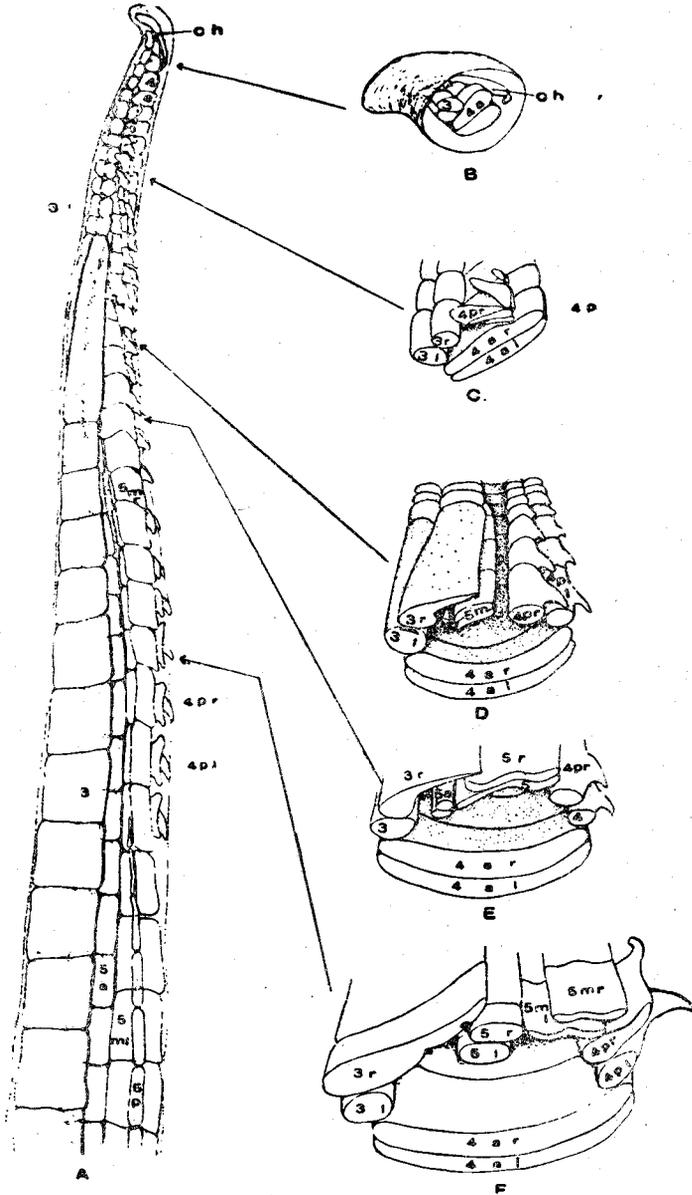


Abb. 8. Gonopodium von *Poeciliopsis lutzi* nebst Querschnitten durch dasselbe in verschiedener Lage. (nach HUBBS, Abb. 3, 1924).

aus der Afterflosse bezieht, besteht sie aber in vollem Umfang zurecht. Wir möchten sagen: Die Art der Fortpflanzung derjenigen oviparen Zahnkarpfen, welche kein Gonopodium besitzen,

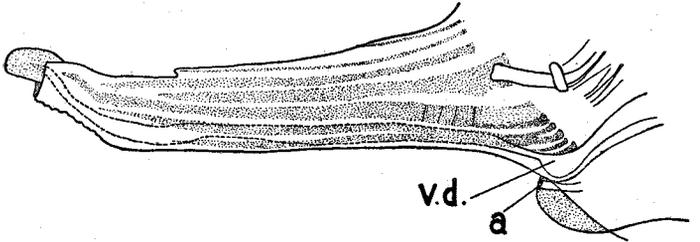


Abb. 10. Gonopodium von *Jenynsia lineata*, verändert aus LANGER, 1913
v. d.— vas deferens, a.— After.

ist die präadaptive Basis, von der aus ebenso gut Gonopodienbildung wie auch Viviparität, beide gemeinsam oder nur einer der beiden Charaktere, entwickelt werden konnten. Die oviparen Zahnkarpfen, die diesbezüglich beobachtet wurden (*Fundulinae*, *Cyprinodontinae*) und die als relativ konservativ in ihren Fortpflanzungsgewohnheiten betrachtet werden können, haben typischerweise oft wiederholte Paarungsakte, bei denen meist nur ein

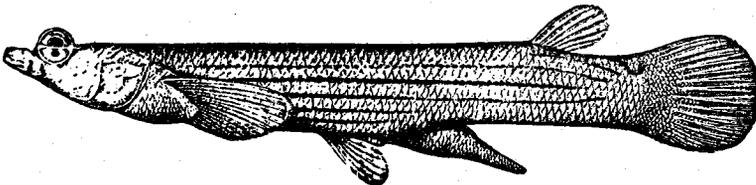


Abb. 11. *Anableps spec.* aus NORMAN, 1937.

Ei abgelegt und sogleich befruchtet wird. Während des Laichaktes schmiegt sich das Männchen eng an das Weibchen an, so, dass das Weibchen mit dem Algenfaden, an den das submerse Ei geklebt werden soll, in engster Berührung ist. Das Männchen wölbt während des Laichens seine Afterflosse unter dem Bauch des Weibchens, sodass während der etwa 1-2 Sekunden dauernden Paarung um das abzulegende Ei herum ein Raum entsteht, in dem die Spermatozoen konzentriert bleiben.

Nach Schnittpräparaten durch den Spermiodukt von oviparen Formen (*Aphanius*, *Anatolichthys*) gewinnt man den Eindruck, dass die Spermatozoen nicht frei voneinander, sondern als Spermienpakete aus der männlichen Geschlechtsöffnung entlassen

werden. Dasselbe ist übrigens auch für die *Poeciliidae* typisch, also die echten viviparen Formen, deren Spermienpakete als Spermiozeugmata bezeichnet werden. Hilfseinrichtungen bei der Begattung, «claspings structures», sind bei vielen oviparen *Fundulinae* und *Cyprinodontinae* vorhanden. Oft ist die Anale des Männchens grösser als die des Weibchens, gelegentlich sind einzelne ihrer Strahlen verlängert, so z. B. einige der vorderen bei manchen *Aplocheilus (Oryzias)*- und *Aphyosemion*-Arten; bei bodenlaichenden Arten der letzteren Gattung wird die Anale bei der Spermaabgabe fast trichterförmig eingerollt; bei vielen Arten haben die Männchen auf dem Körper an den Schuppenrändern oder auch auf den Flossen kleine Häkchen; diese bleiben bei dem sonst weitgehend schuppenlosen und schuppenreduzierten *Kosswigichthys* sogar als fast einzige Reste von Teilen zweier Schuppenreihen übrig (ERMIN 1946), kurz, es herrschen alle möglichen Besonderheiten beim Laich-, bzw. Paarungsakt typisch oviparer Formen, welche die Entstehung eines Übergangs zur Anheftung der Spermienpakete in der Nachbarschaft der weiblichen Geschlechtsöffnung vorbereiten. Bei Poeciliiden, Jenynsiiden und Anablepiden ist es bis heute unsicher, ob die Spermiozeugmen in den Ovidukt überführt werden oder nur an die Genitalpapille des Weibchens herangebracht werden ¹⁾).

Horaichthys bildet statt einfacher Spermiozeugmen mit Hilfsapparaten versehene Spermatophoren. Diese werden, wie wir durch KULKARNI'S (1940) Untersuchungen wissen, nicht eingeführt, sondern nur in der Gegend der Genitalpapille angeklebt. Das Wesentliche ist also wenigstens in diesem Falle nicht nur der mechanische Transport von Spermatophoren oder Spermiozeugmen in das Weibchen, sondern die aktive Wanderung der einzelnen Spermatozoen dorthin. Die Attraktion derselben erfolgt nicht erst durch das abgelegte Ei, sondern durch eine Substanz im Ovidukt, mag diese nun dort von den Eiern selbst oder irgendeinem Hilfsorgan gebildet werden.

Wie gesagt, ergibt nicht allein die Verschiedenartigkeit der Gonopodien bei Anablepiden, Jenynsiiden und Poeciliiden trotz ihrer gemeinsamen Heimat in Mittel- und Südamerika, sondern

¹⁾ Die Tatsache, dass künstliche Befruchtung, also die Übertragung der Spermien mit der Pipette in den Ovidukt möglich ist, beweist nicht, dass dies die natürliche Art der Spermienübertragung ist.

ausserdem die mehr oder weniger verschiedene Art, in der der sich entwickelnde Embryo dieser viviparen Fische im Mutterleib gelagert und ernährt wird, Anhaltspunkte dafür, dass die drei Familien nicht auseinander, sondern unabhängig nebeneinander aus oviparen Vorfahren entstanden sind. Sie sind also keine phylogenetische Reihe.

Ein weniger primitiver Zustand, als ihn diese 3 Familien im Bau ihrer Gonopodien darstellen, also Übertragung von Spermatozeugmen an den Körper des Weibchens mit einer einfacher gebliebenen, den Flossentyp bewahrenden Afterflosse treffen wir scheinbar bei den Zahnkarpfen nicht an. Doch haben die ebenfalls viviparen *Goodeidae* eine Anale, welche im männlichen Geschlecht nicht auf Verlängerung ihrer vorderen Strahlen, sondern gerade auf deren Verkürzung eingestellt ist. Mit zunehmender Spezialisationshöhe werden bei den Männchen der *Goodeidae* die vorderen Strahlen der Afterflosse kürzer als die restlichen, und werden ferner diese verkürzten Strahlen in einer Gruppe eng zusammengefasst und von der übrigen Flosse deutlicher getrennt. Der Begattungsakt der *Goodeidae* ist nicht genau bekannt. Dass aber bei ihnen noch dazu mit Hilfe verkürzter Analenstrahlen oder auf anderem Weg Spermatozeugmen direkt in das Weibchen übertragen werden sollen, ist unwahrscheinlich. Eher hat man den Eindruck, dass durch Verkürzung der vorderen Analenstrahlen ein Hindernis aus dem Weg geräumt wurde, das die direkte Übertragung der Spermatozeugmen aus der männlichen Genitalpapille an das Weibchen hätte stören können. Wir sehen mithin, dass das gleiche Organ innerhalb desselben Verwandtschaftskreises dreimal durch Verlängerung bestimmter seiner Strahlen, einmal durch deren Verkürzung in den Dienst der Begattung direkt oder indirekt gestellt wird.

Wurde ein Mechanismus zur Übertragung von Spermatozoenpaketen an das Weibchen oder in die Nähe seiner Genitalöffnung einmal «entdeckt», so ist mit Wanderung der Spermatozoen in den Ovidukt die Voraussetzung zur Viviparie grundsätzlich geschaffen. Die einzelnen Gruppen machen davon in ganz verschiedenem Umfang Gebrauch. Vom *Horaichthys*-Weibchen werden trotz innerer Befruchtung (wahrscheinlich in der Ovarialhöhle) ungefurchte Eier abgelegt, bei den anderen Familien aber wandern die Spermatozoen vom Ovidukt in die Ovarialhöhle ein und

befruchten die noch innerhalb des Follikels befindlichen Eier (TURNER, 1942).

D. h. also, nachdem das Eindringen der Spermatozoen ins Weibchen erst einmal möglich geworden war, wird der Ort der Befruchtung der Eier immer mehr proximalwärts verlagert, derart, dass die Befruchtung des Eies noch vor dessen Ausstossung aus dem Follikel in die Ovarialhöhle, also vor der Ovulation, erfolgt. Und dieser eigentümliche, bei Goodeiden, Poeciliiden, Jenynsiiden und Anablepiden offenbar unabhängig voneinander erreichte Zustand konnte nun wieder der Ausgangspunkt zur Entwicklung höchst divergenter Ernährungsprinzipien der Embryonen in den verschiedenen Gruppen werden. Entweder wird die «Ovulation», jetzt die Abstossung des Embryos aus dem Follikel, bis zur wirklichen Geburt des fertig entwickelten Jungfischs verzögert. Dies ist der Fall bei Poeciliden und Anablepiden. Bekanntlich dient beim sich entwickelnden Knochenfischembryo der Dottersack und der Pericardialsack mit ihren Kreisläufen dem Transport des Dottermaterials zum Embryo und ferner dem Gasaustausch sowie dem Abtransport von Stoffwechselprodukten. Dieselbe Aufgabe haben Dotter- und Pericardialsack gemeinsam mit dem sich umgestaltenden Follikel-epithel auch bei den meisten Poeciliiden. Der enge Kontakt aber zwischen den Geweben von Mutter und Embryo gewinnt nun wieder die Bedeutung einer Präadaptation, welche die Reduktion der Dottermenge gestattet. Mit zunehmender Verringerung der Dottermenge übernimmt die Pseudoplazenta die Aufgabe, durch Nährmaterial von der Mutter den sich entwickelnden Embryo zu ernähren und Excrete abzuleiten. Dieser Zustand wird nur von einigen Poecilliden (z. B. *Heterandria*) erreicht, ist aber für alle Anablepiden typisch. Bei Jenynsiiden und Goodeiden aber werden die Embryonen bald aus dem Follikel in die Ovarialhöhle ausgestossen (Ovulation), nicht aber dann durch den Ovidukt sofort nach aussen geleitet, sondern in der Ovarialhöhle zurückgehalten, wo sie ihre Entwicklung beenden. Das Epithel der Ovarialhöhle sondert offenbar Substanzen ab, die der Ernährung der Embryonen dienen. Das Stroma wird spongiös, später nimmt der Gefässreichtum des Ovars zu u. s. f. (vergl. TURNER 1937 - 1942).

Der Aufnahme der Nährstoffe aus der Ovarialhöhle dienen bei den Embryonen der höher entwickelten *Goodeidae* vom

Embryo hervorgebrachte Trophotaenien, ein System von bandartigen Ausläufern der Körperdecke in der Gegend des späteren Afters. Je weniger Dotter die Eier einer Goodeidenart enthalten, desto mächtiger und desto zeitiger entwickelt sich das Trophotaeniensystem der betreffenden Form. (vergl. Abb. 12, 13, 14). Der

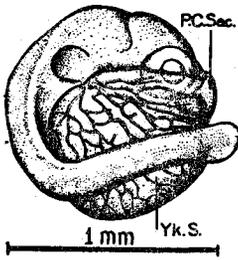


Abb. 12. Junger Embryo von *Ataenobius toweri* mit grossem Dottersack (YK. S.) und Pericardialsack (P. C. Sac) (nach TURNER, Tafel 1, 1, 1940).

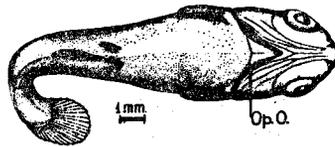


Abb. 13. Weit entwickelter Embryo von *Ataenobius toweri*, keine Trophotaenien ausgebildet, Operkularspalten weit offen. (nach TURNER, Tafel 1, 2, 1940.)

Pericardialsack, welcher sich bei den primitiveren Formen mit zunehmender Verkleinerung des Dottersacks vergrössert, kann in extremen Fällen seine Funktionen auch an die sich nun besonders zeitig (Abb. 15, 16), schon auf dem 25 Somitenstadium entwickelnden Trophotaenien abgeben und rückgebildet werden (so bei *Lermichthys multiradiatus*).

Bei den Jenynsiiden aber entsendet das Epithel der mütterlichen Ovarialhöhle lange Fortsätze, welche die Kiemenregion des Embryos erreichen und diesem so Nährstoffe zuführen; ja, dieser Vorgang wird dadurch gesichert, dass sich auf der Seite — und nur auf dieser einen — auf der das Nährgewebe sich in die Kiemenregion des Embryos schob, die Ausbildung des Kiemendeckels des jungen Fisches verzögert wird, sichtlich zu dem Zweck, den ernährenden Kontakt nicht zu gefährden. Diese wundervollen Mechanismen der Anpassung an Viviparität können wenigstens in einigen ihrer Stadien im Rahmen der Präadaptationstheorie, gleichsam im Entstehen begriffen, verfolgt werden. Das gilt z. B. für.

1.) Die Ausbildung des Pericardkreislaufs als Voraussetzung für Dotterverminderung bei Poeciliiden und Anablepiden;

2.) Für die Ausbildung der Trophotaenien, die Voraussetzung für Dotterreduktion der *Goodeidae* war;

3.) Für die Einzelbefruchtung der Eier durch einen Paarungsakt bei oviparen Formen als Basis der Spermatozeugmen- oder Spermatothoren - Übertragung, die

4.) ihrerseits zur Grundlage von Viviparität werden kann, diese aber nicht unbedingt zur Folge haben muss.

Dass im Rahmen dieser fortschreitenden Spezialisierung alle solche Mutate ausgemerzt werden, die dem erreichten Grad der Spezialisierung nicht konform sind, ist selbstverständlich. Ob dagegen eine Vergrößerung der Fläche der Trophotaenien durch Verlängerung vorhandener oder durch Bildung weiterer Bänder

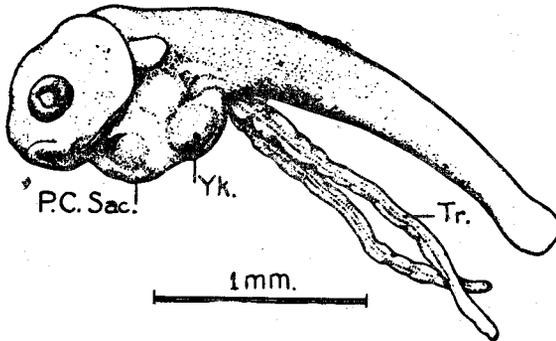


Abb. 14. Junger Embryo von *Characodon lateralis* (nach TURNER, Tafel 1, 5, 1940) Kleiner Dottersack (YK), Trophotaenien (Tr.) wohl entwickelt.

erfolgt, ist an sich unwichtig. In beiden Fällen wird ein Zustand erreicht, auf dem Mutate, die die Dottermenge vermindern,

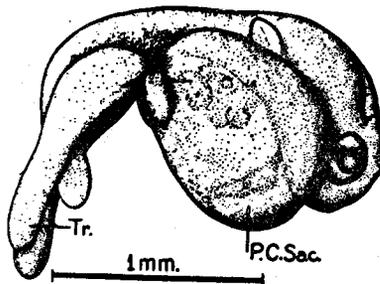


Abb. 15. Junger Embryo von *Girardinichthys innominatus* (nach TURNER, Tafel 2, 9; 1940.) Mächtige Trophotaenien, Pericardialsack wohl entwickelt, Dottersack rudimentiert.

ertragbar werden. Ebenso wenig kommt jeder Einzelstruktur am Gonopodium einer Art eine besondere funktionelle Bedeutung zu (vergl. S. 155). Doch werden alle möglichen Bildungen an diesem als biologisch gleichgültig ertragen und zwingen allein durch ihr Vorhandensein die weitere evolutorische Entwicklung in eine bestimmte Richtung.

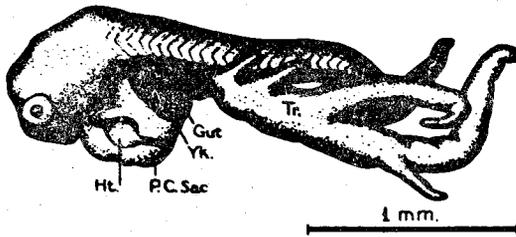


Abb. 16. Junger Embryo von *Zoogonecticus quitzoensis* (nach TURNER, Tafel 3, 10, 1940.)

Wie die Ausbildung der Gonopodien bei den Zahnkarpfen unter Kontrolle eines männlichen Hormons steht, so wurden bei den weiblichen oviparen Tieren Hormone für die Regulierung von Ovulation und Ausstossung der Eier nachgewiesen.

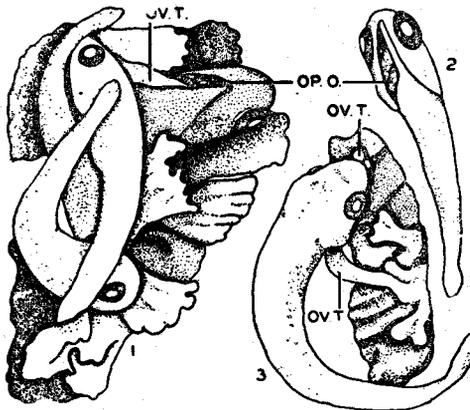


Abb. 17. Einige Embryonen von *Jenynsia lineata*, Fortsätze der Ovarialhöhle (Ov. T.) dringen in den Kiemenraum des Embryos ein, treten ev. sogar aus dem Maul wieder heraus. Der Kiemendeckel (OP. O.) bleibt auf der betr. Seite in der Ausbildung zurück. (nach TURNER, Abb, 1-3, Tafel I, 1940.)

Bei den lebendgebärenden Formen muss also der Diversität von Ort, Dauer, Häufigkeit usw. der Entwicklung von Embryo-

nen und ihrer Geburt eine entsprechende Vermannigfaltigung der Hormonfunktionen bzw. der Reaktionsbereitschaft einzelner Entwicklungsphasen auf Hormone entsprechen. Diese Mannigfaltigkeit muss ihre höchste Spezialisierung bei einem der kleinsten Wirbeltiere, das wir kennen, bei *Heterandria formosa*, einem Poeciliiden von nur 2 cm Grösse, erreicht haben. Bei ihr und einigen Verwandten liegt bis zu neunfache Superfötation vor, d. h. 9 aufeinander folgende, verschieden weit entwickelte, entsprechend also nacheinander in zeitlichem Abstand geborene Nachkommenschaften entwickeln sich hier nebeneinander im gleichen Ovar, ohne dass Geburt der ältesten Serie die Entwicklung der anderen störte oder die Eireifung nicht weiterginge. Es ist wahrscheinlich, dass trotz verschiedener Formen der Viviparität, welche sich auf verschiedenen Gensystemen aufbauen dürften, die wirksamen Hormone die gleichen sind. Ob wenigstens diese auf denselben Genen beruhen, wissen wir nicht, können es aber auf Grund unserer Kenntnisse über homologe Gene für möglich halten.

Es ist nun interessant und in diesem Zusammenhang höchst bemerkenswert, dass mit den Zahnkarpfen nicht näher verwandte andere Knochenfische sehr ähnliche Formen des Spermientrans-

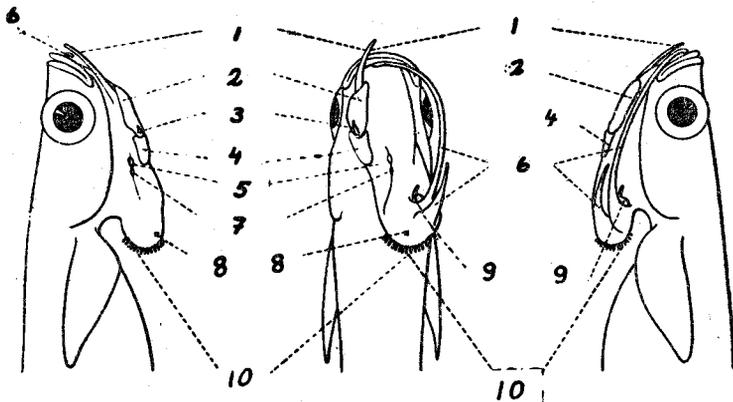


Abb. 18. Schema der Teile des Phallostethidenpriapums nach HERRE. 1942, Abb. 1. 1. Toxactinium, 2. Pulvinulus, 3. Pulvinularer Stachel, 4. Pulvinularer Anhang, 5. After, 6. Ctenactinien, 7. Ureteröffnung, 8. Öffnung des vas deferens, 9. Spitze des infrasulcare anterior, 10. Ciliensaum.

ports und zum Teil auch der Viviparität hervorgebracht haben, wobei teils homologe, teils analoge Organe eine entsprechende

Ausbildung erfahren. Die früher offenbar ohne Berechtigung in die Verwandtschaft der *Cyprinodontes* gestellten *Phallostethidae* haben im männlichen Geschlecht ein asymmetrisch gebautes, höchst kompliziertes Priapum hervorgebracht, an dessen Aufbau nicht die Anale, sondern ausser besonderen Knochen des Skeletts die paarigen Ventralen und Teile des Schultergürtels beteiligt sind. Auch das Priapum dient der Spermatophoren-Übertragung und der inneren Befruchtung der Eier, die nach der Befruchtung im hinteren Teil der Ovarialhöhle noch wenig entwickelt nach aussen abgegeben werden, wo sie ihre Entwicklung beenden. Bei den von den anderen hier behandelten Gruppen ganz isoliert stehenden *Dermogenydidae* dient der Begattung eine ähnlich der der *Goodeidae* umgewandelte Afterflosse, die Befruchtung der Eier und die Entwicklung der Embryonen bis zur Geburt erfolgt innerhalb der Follikel wie bei den *Poeciliidae*. Andererseits haben die *Brotulidae* und die *Embiotocidae* eine Gestation der Embryonen in der Ovarialhöhle, welche bei letzteren bis zur Geburt geschlechtsreifer Männchen hinausgezögert wird.

Die Ernährung der Embryonen der *Brotulidae* erfolgt mit Hilfe von Trophotaenien, analog denen der *Goodeidae*; bei den *Embiotocidae* scheinen die vergrösserten Flossen der Embryonen dieselbe Aufgabe zu übernehmen.

Die männlichen Begattungsorgane dieser letzteren Fische sind nicht aus einer Umwandlung der Afterflosse hervorgegangen, sondern beruhen auf Umgestaltung der Genitalpapille zu einem penisartigen Organ.

In Gruppen also, welche mit den Cyprinodonten nicht näher verwandt sind, wurden teils analoge Bildungen hervorgerufen - wahrscheinlich wieder unter entsprechender hormonaler Kontrolle stehend - teils das gleiche Organ (Ovarialhöhle) zum gleichen Zweck sehr ähnlich ausgestaltet. Wenn wir schon innerhalb der *Cyprinodontes* damit rechnen mussten, dass verschiedene Systeme von Genen die mehr oder weniger unterschiedlichen und polyphyletisch entstandenen Begattungs- und Brutpflege-Einrichtungen letzten Endes bedingen, so ist die Wahrscheinlichkeit der Berechtigung dieser Annahme für die Entstehung entsprechender Bildungen bei ganz anderen Familien der Knochenfische besonders gross. Nur verfügen wir in diesen anderen Gruppen nicht über das ausreichende Vergleichsmaterial, das uns die Entstehung dieser Einrichtungen

so klar erkennen lässt wie das im Fall der Cyprinodonten möglich ist. (In eine Erörterung der Phänomene der Viviparität und der Ernährung der Embryonen bei den Selachiern, auch dort wieder polyphyletisch in verschiedenen Graden auf Grund bestimmter Präadaptationen entstanden und weiterhin spezialisiert, sei gar nicht weiter eingegangen).

Die Fälle von innerer Befruchtung, mehr oder weniger weit entwickelter Viviparität bei einigen Cottiden (*Sebastes*), Gobiiden (*Periophthalmus*), Blenniiden (*Clinus*, *Zoarces*), Brotuliden (sämtliche), Dermogenyriden, Phallosthetiden und Cyprinodonten (als Gesamtheit betrachtet) würde der Ichthyologe schon kaum noch als Fälle von paralleler Evolution betrachten. Diesen Ausdruck würde er sich bei allen Abweichungen im einzelnen für die entsprechenden Phänomene innerhalb z. B. der Cyprinodonten vorbehalten. Sofern in den anderen Fischfamilien homologe Bildungen zu denen der Zahnkarpfen in den Dienst der Viviparität gestellt wurden, beruht dies einfach darauf, dass bei innerer Befruchtung kaum ein anderes Organ als die Ovarien die Aufgabe der Aufbewahrung der Embryonen übernehmen konnten; sofern es sich aber um analoge Strukturen handelt, wie im Falle des männlichen Begattungsorgans, ist dieses auf Grund der in der betreffenden Gruppe bei oviparen Formen bereits entwickelten Begattungs- bzw. Befruchtungsgewohnheiten, d. h. also auf entsprechend präadaptierter Grundlage entstanden. Auch der Ausdruck Konvergenz dürfte kaum berechtigt sein, denn gerade das wesentliche Kriterium konvergenter Entwicklung, das Leben unter gleichen Umweltbedingungen ist in keiner Weise von den verschiedenen Knochenfischen mit innerer Befruchtung und Viviparität erfüllt.

Ein zweiter Fall typisch paralleler Entwicklung, d. h. des Auftretens ganz entsprechenden Verhaltens im vorliegenden Fall, sei hier aber noch aufgeführt, weil auch er besonders gut geeignet ist, die «parallele» Entstehung des Merkmales auf der Basis der Präadaptationen aufzuzeigen. Auch dieses Beispiel ist der Biologie der Knochenfische entnommen und bezieht sich auf die Eigenart des Maulbrütens zahlreicher Vertreter innerhalb der Familie der *Cichlidae*. Maulbrüten kommt in einigen Gattungen der Cichliden vor, in anderen Fällen haben nur einige Arten einer Gattung diese Eigenart. Dass es sich um ein mehrfach, also in paralleler Evolution in der Familie entwickeltes Verhalten handelt, geht z. B.

daraus hervor, dass es ausser bei afrikanischen Gattungen (auch hier, wie wir noch sehen werden, in im einzelnen verschiedenartiger Form) auch bei südamerikanischen Cichliden vorkommt. Der maulbrütende *Geophagus brasiliensis* ist sicher mit den anderen nicht maulbrütenden Arten der südamerikanischen Gattung *Geophagus* näher verwandt als mit irgendeinem afrikanischen Cichliden, die durchweg anderen Gattungen angehören. Die Cichliden in ihrer Gesamtheit sind Brutpflegende Fische; über ihre Fortpflanzungsbiologie sind wir nicht allein deswegen, weil eine Reihe von ihnen fischereilich wichtig ist, gut unterrichtet, sondern besitzen wir ausserdem eine Fülle von Angaben in der Literatur der Zierfischamateure, die von diesen farbenprächtigen «Pomacentriden der Süsswassers» viele Arten pflegen und züchten. Bei den nicht maulbrütenden Cichliden werden in der Regel von dem Ehepaar (dass es eine über längere Zeit anhaltende Ehe bei Cichliden gibt, ist eine den Amateuren wohl bekannte Tatsache; vergl. dazu (auch KOSSWIG 1947) die Eier an einem zuvor sorgfältig gereinigten Stein oder anderen Gegenständen abgelegt und befruchtet. Beide Eltern (selten nur das Männchen) bewachen und befächeln den Laich.

Nach dem Schlüpfen werden die Jungen in einer Grube im Sand gesammelt, (Ausnahme: Formen, die an Blättern laichen, wie *Pterophyllum* oder *Symphisodon*) häufig auch noch in eine andere Grube später umquartiert. Letzteres geschieht, ebenso wie das Einsammeln der «flügge» werdenden Jungfische mit dem Maul, in das die Jungen von den Eltern aufgeschnappt werden. Bei einigen Arten kann man auch beobachten, dass der eine oder der andere der Eltern einen Teil der in der Grube zappelnden Jungen ins Maul nimmt und dann wieder in die Grube zurückspeit. Die Cichliden enthalten keine nicht Brutpflegenden Arten und wir wissen nichts darüber, auf welcher Basis sich diese eigenartige Form des ehelichen Zusammenlebens und der elterlichen Fürsorge entwickelt haben könnte. Von ihr aus aber ist jedenfalls das Auftreten von Maulbrüten, das zweifellos einen abgeleiteten, also spezialisierten Zustand darstellt, leicht verständlich. Das Aufnehmen der Jungfische ins Maul, bei den nicht maulbrütenden Cichliden nur ein vorübergehender Akt im Rahmen der Brutpflege, wird bei einer Reihe von Arten zum beibehaltenen Prinzip während einer Brutpflegeperiode (SEWERTZOFF's «Prinzip der Fixation» der Phasen). Einige Arten aus der *Tilapia squamipennis*

-Gruppe z. B. verhalten sich so; erst die bereits geschlüpften Jungen werden ins Maul genommen (vergl. TREWAWAS, 1947.) In anderen Fällen wird die Übernahme der Brut ins Maul auf frühere Stadien verlegt, bei den hochentwickelten Maulbrütern, wie *Paratilapia* werden die eben abgelegten Eier bereits ins Maul genommen. Auch die Dauer und die Sorgfalt, mit der das Maulbrüten betrieben wird, wechselt. Es gibt Arten, bei denen die Jungen relativ zeitig entlassen und sich selbst überlassen werden, andere aber gewähren ihren Jungen auch noch nachdem sie bereits einen erheblichen Grad von Selbständigkeit erhalten haben, bei Eintritt von Gefahr erneut Unterschlupf im Maul. Bei manchen Arten sind es die Männchen, bei anderen die Weibchen, die das Brutgeschäft besorgen, womit sich bei diesen Cichliden dann übrigens die Ehe löst. Zweifellos polyphyletisch leitet sich also in paralleler Evolution das Maulbrüten bei den Cichliden von einem allgemeineren Prinzip elterlicher Fürsorge ab. Die Cichliden in ihrer Gesamtheit sind gleichsam dem Übergang zum Maulbrüten präadaptiert. Übrigens gilt dasselbe auch für das Maulbrüten bei einigen Labyrinthfischen aus der Gattung *Betta*.

Wie sonst die meisten *Labyrinthici* bauen auch die Männchen der Gattung *Betta* bei den meisten Arten ein Schaumnest. Die abgelegten Eier und die Jungen werden — mit dem Maul — vom Männchen gesammelt, gereinigt, wieder ins Nest gespuckt u. s. w.; einige *Betta*-Arten aber betreiben Maulbrüten im männlichen Geschlecht direkt, ohne dass es erst zur Anlage eines Schaumnestes kommt.

Nicht nur das Maulbrüten bei Cichliden einerseits und Kampffischen andererseits, die von ganz verschiedenartigen Formen der Brutpflege bei den nicht maulbrütenden Verwandten abzuleiten sind, dürften eine verschiedene genotypische Grundlage haben. Das mehrfache Auftreten des Maulbrütens in verschiedenen Cichlidengattungen, die unterschiedliche Art, wie es betrieben wird und von welchem Geschlecht es ausgeübt wird, machen es sicher, dass das Maulbrüten bei den Cichliden nur zum Teil als direktes Erbe von einem gemeinsamen Ahnen, der seine Jungen vorübergehend ins Maul nahm, übernommen wurde. Als polyphyletisch parallel weiterentwickeltes Merkmal kann diese Fähigkeit der heutigen Formen zwar auf homologe Gene zurückgeführt werden; die obigen Erörterungen bezüglich der Gonopodien und

Viviparität der Zahnkarpfen müssen uns aber in der Beziehung zurückhaltend machen.

Ausbildung von Gonopodien oder anderen Begattungseinrichtungen oder von Viviparie steht bei den Fischen in keiner ersichtlichen Beziehung zu bestimmten Umweltfaktoren. Beides kommt bei marinen Fischen wie solchen des Süß- und Brackwassers vor. Bewohner der Tiefsee, der Höhlen, fliessender Gewässer, von Seen und Quellen können diese Merkmale ebenso zeigen wie Fische des Benthals oder des Litorals, der freien See, oder solche, die durch andere Merkmale ganz an das Leben an der Wasseroberfläche gebunden sind (*Anableps*). Innerhalb der Cyprinodonten wiederholt sich in kleinerem Ausmass dasselbe Phänomen: Trotz sehr verschiedener Lebensweise (z. B. Räuber und Pflanzenfresser) finden wir Gonopodien und Viviparität, parallel entstanden, ausgebildet. Hierdurch wird zugleich nochmals darauf hingewiesen, dass für die Entstehung der betreffenden Merkmale nicht die Züchtung durch Faktoren der Umwelt, sondern die bei den Ahnen der betreffenden Formen vorhandenen Paarungs- und Eiablagegewohnheiten von entscheidender Bedeutung waren. Man wird ausserdem kaum zeigen können, dass Viviparität oder innere Befruchtung die Fische im Vergleich zu oviparen Formen ohne individuelle Begattungsakte irgendwie überlegener im Kampf ums Dasein machte.

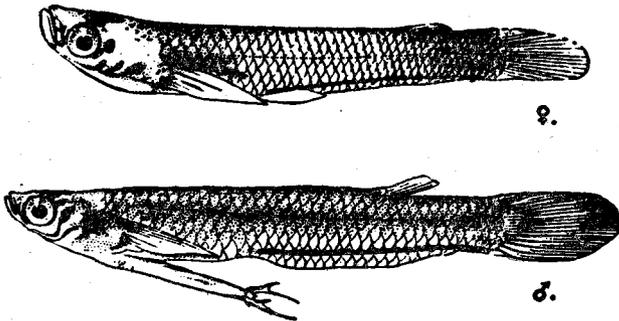


Abb. 19. Ein Pärchen von *Tomeurus gracilis* EIGENMANN, nach EIGENMANN aus KULKARNI, 1940, Abb. 1.

In anderen Fällen können bestimmte, in paralleler Evolution entwickelte Charaktere zu einem bestimmten Umweltfaktor in gesetzmässiger Beziehung stehen (vergl. die zwar nicht immer, aber häufiger als es dem Zufall entsprechen würde, zu beobachtende

Befolgung der ökologischen Regeln bei vielen Rassen verschiedener Arten desselben Verwandtschaftskreises — siehe dazu RENSCH 1939, auch HUBBS 1940). Selbst wenn es nicht ohne weiteres als sicher gelten kann, dass derartigen Fällen paralleler Evolution ein Anpassungswert zukommt, bei dessen Fehlen die Form sich im betreffenden Biotop nicht halten würde, ist die Beziehung zu einem bestimmten Umweltfaktor deutlich.

Derartige Fälle paralleler Evolution unter ähnlichen oder gleichen Umweltbedingungen führen zu solchen hinüber, in denen von Konvergenz gesprochen werden soll. Als Konvergenz sei die äussere Ähnlichkeit — sei es mit Hilfe homologer, sei es mit Hilfe analoger Strukturen — zwischen nicht näher verwandten Formen, die unter ähnlichen Lebensbedingungen vorkommen, verstanden.

Die südamerikanischen *Tomeurus* (und neben ihnen ein echter, viviparer Poeciliide, *Alfaro*), die vorderindischen *Horachthys* und die *Phallostethidae*, die in mehreren Gattungen in Hinterindien und auf den Philippinen leben, sind nicht näher miteinander verwandt. Erstere zwei gehören zwar den Cyprinodonten an, letztere scheinen engere Verwandtschaft zu den *Percosores* zu besitzen (MYERS, 1928). Alle 3 Formengruppen sind einander in ihrem allgemeinen Habitus erstaunlich ähnlich: Die Dorsale liegt weit hinten, der Kopf ist flach, der ventrale Teil des Schwanzstiels ist entweder durch Schuppen gekielt oder dieser Kiel wird

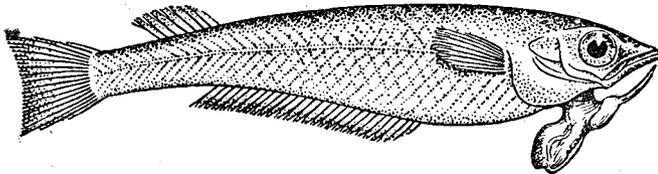


Abb. 20. Ein Phallostethide aus NORMAN, 1937.

durch eine lange Anale gebildet, alle drei haben ein asymmetrisches, weit vorne gelegenes Begattungsorgan, während die Ventralen klein sind oder verkümmern, alle drei haben zwar innere Befruchtung, legen aber wenig weit entwickelte submerse Eier. Alle drei Formen sind durchsichtig und kaum pigmentiert, nur die grossen Augen verraten die Fische. Sie leben in verschiede-

nen Teilen der Welt unter ähnlichen Bedingungen in der Nähe der Oberfläche und vertreten einander ökologisch weitgehend. Die Bildung von Saugscheiben bei vielen Fischen (mit Hilfe der Lippen, durch die Pektoralen oder die Ventralen oder durch besondere Hautbildungen etc.) ganz verschiedener Klassen und viele andere Beispiele aus jeder ökologischen Schilderung der Tiere könnten angeführt werden. Es kann das gleiche Organ oder der gleiche Körperteil an der Bildung einer konvergenten Struktur beteiligt sein (wie im obigen Beispiel Verkleinerung oder Reduktion der Ventralen), es kann sich aber auch um analoge Bildungen handeln (wie im Fall des Kiels der genannten Oberflächenfische oder der verschiedenartigen Saugnapfbildungen bei Fischen aus stark strömenden oder wellenbewegten Gewässern).

Es ist nur auffällig, dass keineswegs alle Fische der Oberfläche ruhiger Gewässer den oben beschriebenen Typ aufweisen. Dieser ist vielmehr nur einer der unter diesen Verhältnissen möglichen; viele andere allerdings wären unter den Bedingungen des Oberflächenlebens nicht existenzfähig. Immerhin spricht die Tatsache, dass weitgehend an die Oberfläche gebundene Fische «Anpassungen» in sehr verschiedener Richtung aufweisen, dafür, dass es sich bei diesen als Anpassungen bezeichneten Bildungen eher um Spezialisierungen handelt, welche eben unter den betreffenden Lebensbedingungen erlaubt, sich entwickeln konnten. Die Zahl der Baueigentümlichkeiten, welche Oberflächenleben ermöglichen, ist beschränkt. Oberständiges Maul, dorsal abgeflachter Körper, hinten stehende Rückenflosse, Kleinheit des Körpers und mehr oder weniger ausgeprägte Kielform der Ventralseite mögen wichtig sein können, um einen Fisch vorzugsweise an die Oberfläche zu binden. In welchem Umfang auf dieser präadaptierten Basis dann einzelne Organe eine «orthogenetische» Weiterentwicklung erfahren, d. h. im Rahmen des biologisch Erträglichen spezialisiert wurden, ist mehr eine Frage der Geschwindigkeit der evolutiven Geschehnisse in der betreffenden Gruppe als eine solche der Züchtung von besser Angepasstem. In anderen Fällen, wie denen der Saugscheiben, kann gezeigt werden, dass Verwandte der Form, welche sich im fließenden Wasser aufhält und dort den Saugnapf als Anpassungsorgan benutzt, einen ähnlich gestalteten Saugnapf besitzen, trotzdem sie in ruhigem oder langsam strömendem Wasser mit vielen Arten gemeinsam leben, welche keine Saugnäpfe besitzen. Unter dem oben entwickelten

Gesichtswinkel betrachtet stellen sich uns Konvergenzen bei verschiedenen, unter ähnlichen Bedingungen lebenden Tieren, also nicht als Bildungen dar, ohne welche der Organismus (bezw. sein Vorfahre) im betreffenden Biotop sich nicht hätte ansiedeln können; sie sind vielmehr Strukturen (oder Fähigkeiten), welche sich in diesem Biotop entwickeln konnten, Spezialisierungen, welche die Form womöglich an diesen Biotop binden und die im Rahmen des Erträglichen gesteigert werden können. Die Irreversibilität der phyletischen Entwicklung ist durch die polygene Verankerung der Merkmale bedingt. In welchem Umfang bei der Hervorbringung der Konvergenzen homologe oder analoge Organe verwendet werden, hängt u. a. von dem Verwandtschaftsgrad der betreffenden Formen ab. Bei der parallelen Evolution der Flugunfähigkeit der Vögel (KOSSWIG, 1946) sahen wir einander weitgehend ähnliche Formen als Endglieder orthogenetischer Entwicklungsreihen entstanden, obwohl am Anfang der degenerativen Serien einander nicht homologe Strukturen im Rahmen der vorhandenen Präadaptation die Flugunfähigkeit bedingten. Später traten dann auch Veränderungen in einem Organ der zweiten Form ein, welches homolog zu einem primär bei der andern veränderten Organ ist. Darüber, ob die gleichen (homologen) Gene bei den verschiedenen flugunfähigen Vögeln an der Hervorbringung der Degeneration homologer Organe beteiligt sind, können wir keine sicheren Angaben machen. Unsere heutigen Kenntnisse über die Substitution von einem Gen durch ein anderes (oder mehrere andere) und Transfer der Genfunktion machen aber mindestens die Wahrscheinlichkeit gross, dass die gleichsinnig veränderten homologen Strukturen wenigstens teilweise mit Hilfe nur analoger Gene verursacht werden. Wenn schliesslich bei neuerdings in Höhlen eingewanderten Höhlentieren, sowohl bei Wirbeltieren als auch bei Arthropoden, die ihrer Herkunft und ihrem Bau nach ganz verschiedenartigen Augen in verblüffend konvergenter Weise (jeweils unter Hypertrophie einzelner Teile, starker rechts-links Asymmetrie usw.) verändert werden, so wird niemand ernstlich annehmen wollen, dass hier homologe Gene vorliegen. Mag die parallele oder die konvergente Evolution sich auf den Verlust von Merkmalen beziehen, wie im Falle der früher von mir erörterten Beispiele degenerativer Evolution, mag sie mit der Neuerwerbung von Spezialisationscharakteren arbeiten, wie oben an einigen Beispielen erörtert wurde, das waltende Prinzip ist offensichtlich dasselbe:

Auf präadaptiver Basis entstehen im Lauf der fortschreitenden Evolution in mehr oder weniger verwandten Tiergruppen einander ähnliche oder miteinander übereinstimmende Charaktere als Ergebnis paralleler Entwicklung (Definition S. 152) oder als Konvergenzen (Definition S. 172). Diese Bildungen können, soweit sie zu übereinstimmenden Charakteren einander homologer Strukturen führen, auf identischen (homologen) Genen beruhen, müssen es aber nicht, da auch analoge Gene identische phänotypische Effekte haben können. Meist sind parallel oder konvergent entwickelte Merkmale sowieso nur oberflächlich einander ähnlich, ihre verschiedenartige genische Grundlage damit sicher.

Literaturverzeichnis.

- Breider, H. 1939: Über die Pigmentbildung in den Zellen von Sarkomen albinotischer und nichtalbinotischer Gattungsbastarde lebendgebärender Zahnkarpfen. Z. w. Z., 152.
- Cuénot, L. 1921: La genèse des espèces animales, Paris.
- Ermin, R. 1946: Schuppenreduktion bei Zahnkarpfen. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 11.
- Fisher, R. A. 1930: The genetical theory of natural selection. Oxford.
- Goldschmidt, R. B. 1945: Mimetic polymorphism, a controversial chapter of Darwinism. Qu. Rev. Biol. 20.
- Gordon, M. und Smith, G. M. 1938: The production of melanotic neoplastic disease in fishes by selective matings. Am. J. Cancer, 34.
- Herre, W. C. T. 1942: New and little known Phallostethids with keys to the genera and Philippine species. Stanford Ichthyol. Bull. 2.
- Hubbs, C. L. 1924: Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. Univ. Michigan, Mus. Zool. misc. Publ. 13.
- Hubbs, C. L. 1934: Racial and individual variation in animals, especially fishes. Am. Nat. 68.
- Hubbs, C. L. 1940: Speciation in fishes. Am. Nat. 74.
- Hubbs, C. L. and L. C. 1945: Bilateral asymmetry and bilateral variation in fishes. Pap. Michigan Ac. Sc. Arts and Letters, 30.
- Hubbs, C. L. and Turner, C. L. 1939: Studies of the fishes the order Cyprinodontes. XVI. A. revision of the Goodeidae. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 42.
- Huxley, J. S. 1940: The new systematics. Oxford.
- Innes, W. T. 1947: Tropical aquarium fishes. Philadelphia, 8 Edition.

- Junge, 1941: Über grüne Insektenfarbstoffe. Hoppe Seilers Z. 268.
- Kosswig, C. 1937: Über die veränderte Wirkung von Farbgenen in fremden Genotypen. Biol. gen. 13.
- Kosswig, C. 1938: Über einen neuen Farbcharakter des *Platypocilus maculatus*. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, 3.
- Kosswig, C. 1938: Über die Erzeugung erblicher Tumoren nach Artkreuzung. C. R. Soc. Turque Sc. phys. et nat. 5/6.
- Kosswig, C. 1941: Mitteilungen zum Geschlechtsbestimmungsproblem bei Zahnkarpfen. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 6.
- Kosswig, C. 1942: Zur Evolution der Höhlentiermerkmale. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B. 9.
- Kosswig, C. 1944: Kontinentalverschiebungstheorie und Fischverbreitung. C. R. Soc. Turque Sc. phys. et natur., 11.
- Kosswig, C. 1946: Bemerkungen zur degenerativen Evolution. C. R. Soc. Turque Sc. phys. natur., 12.
- Kosswig, C. 1947: Selective mating as a factor for speciation in Cichlid fishes of East-African lakes. Nature.
- Kosswig, C. 1947: Die phylogenetische Bedeutung der Polymerie der Gene. C. R. Soc. Turque Sc. phys. Natur. 13.
- Kosswig, C. 1947: Über Substitutionsgene und Transfer der Genfunktion. Experientia, 3.
- Kosswig, C. und L. 1940 Die Variabilität bei *Asellus aquaticus* unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität in isolierten unter- und oberirdischen Populationen. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 5.
- Kosswig, C. und Ossent, H. P. 1931: Die Vererbung der Haarfarben beim Schwein. Z. Züchtg B., 22.
- Kulkarni, C. V. 1940: On the systematic position, structural modification, bionomics, and development of a remarkable new family of Cyprinodont fishes from the province of Bombay. Rec. Ind. Mus. 42 (II).
- Langer, W. F. 1913: Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jahrb. 47.
- Mayr, E. 1942: Systematics and the origin of species. New York.
- Myers, G. S. 1928: The systematic position of the Phallostethid fishes, with diagnosis of a new genus from Siam. Am. Mus. Nov. no. 295.
- Nachtsheim, H. 1929 Die Entstehung der Kaninchenrassen im Lichte ihrer Genetik. Z. Tierz. u. Züchtungsbiol. 14.
- Okay, S. 1947 Contribution à l'étude du pigment vert chez les insectes. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 12.
- Plagge, E. 1939: Genabhängige Wirkstoffe bei Tieren. Erg. Biol. 16.

- Regan, C. T. 1913: A revision of the Cyprinodont fishes of the subfamily Poeciliinae. Proc. Gen. Meeting Se. Business Zool. Soc. London, 1913.
- Rensch, B. 1929: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin.
- Rensch, B. 1939: Typen der Artbildung. Biol. Rev. 14.
- Rust, W. 1941: Genetische Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmungstypen bei Zahnkarpfen unter besonderer Berücksichtigung von Artkreuzungen mit *Platypoecilus variatus*. Z. ind. Abst. Vererbgs. 79.
- Samakhvalova, G. V. 1938: Hybridization between *Xiphophorus helleri* and *Platypoecilus maculatus* by means of artificial insemination. Bull. Ac. Sc. URSS, Classe Sc. Math. et nat. 1938.
- Scott, M. I. H. 1928: Sobre el desarrollo de *Fitzroya lineata*. Anal. Mus. Hist. Nat. Buenos Aires 34. (zitiert nach Turner, 1940 b).
- Sewertzoff, N. S. 1931: Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena.
- Trewawas, E. 1947: Speciation in Cichlid fishes of East African lakes Nature, 160.
- Turner, C. L. 1936: The absorptive processes in the embryo of *Parabrotula denticus*, a viviparous, deep-sea Brotulid fish. J. Morph. 59.
- Turner, C. L. 1940 a: Pericardial sac, trophotaenia and alimentary tract in goodeid fishes. J. Morph. 67.
- Turner, C. L. 1940 b: Adaptations for viviparity in Jenynsiid fishes. J. fishes. J. Morph. 67.
- Turner, C. L. 1942: Diversity of endocrine function in the reproduction of viviparous fishes. Am. Nat. 76.
- Turner, C. L. 1946: Male secondary sexual characters in *Dinematichthys ilnocoeteoides*. Copeia, 1946.
- Vavilov, N. 1922: The law of homologous series in variation. J. Genetics, 12.
- Wunder, W. 1931: Brutpflege und Nestbau bei Fischen. Erg. Biol. 7.