

# Gen und Außeneigenschaft

(Untersuchungen an *Drosophila*) I.

von

**Richard Goldschmidt** (Berlin-Dahlem)

Mit 2 Textfiguren und 7 Tabellen

(Eingegangen am 15. Dezember 1934)

## Inhalt

	Seite
I. Modifikation und Mutation . . . . .	39
A. Fragestellung . . . . .	39
B. Die Erzeugung bestimmter Phänotypen . . . . .	40
a) Die Typen . . . . .	40
$\alpha$ ) Unregelmäßige Formen . . . . .	40
$\beta$ ) Borstentypen . . . . .	40
$\gamma$ ) Flügeltypen . . . . .	42
$\delta$ ) Augentypen . . . . .	45
$\epsilon$ ) Veränderungen des übrigen Körpers . . . . .	45
b) Allgemeines über die wirksamen Faktoren . . . . .	47
c) Spezielles über die drei Hauptfaktoren . . . . .	47
$\alpha$ ) Methode . . . . .	47
$\beta$ ) Die Sterblichkeit . . . . .	53
$\gamma$ ) Maß der Einwirkung . . . . .	54
$\delta$ ) Symmetrie . . . . .	54
$\epsilon$ ) Kombination mehrerer Phänokopien . . . . .	54
$\zeta$ ) Die Borstenphänokopien . . . . .	55
$\eta$ ) Die Flügelphänokopien . . . . .	56
$\theta$ ) Andere Phänokopien . . . . .	60
$\iota$ ) Die sensible Periode . . . . .	60
$\kappa$ ) Verteilung der Phänotypen über die sensible Periode . . . . .	61
d) Einfluß der Rasse . . . . .	62
C. Diskussion . . . . .	63

Im folgenden soll über eine Untersuchungsreihe berichtet werden, die zu verschiedenen wichtigen Problemen der allgemeinen Genetik Material liefert. Die Ergebnisse beziehen sich auf folgende Probleme: 1. Modifikation und Mutation, 2. Gen und Außencharakter, 3. induzierte Mutation, 4. die Generenschütterung, 5. Dominanz, 6. Parallelinduktion. Wegen des Umfanges des Tatsachenmaterials muß es in einzelnen Abschnitten veröffentlicht werden, von denen dies der erste ist.

## I. Modifikation und Mutation

### A. Fragestellung

Vor nunmehr 6 Jahren berichtete ich zum erstenmal in einer kurzen Mitteilung über merkwürdige Resultate, die durch Hitzebehandlung bestimmter Entwicklungsstadien von *Drosophila* erzielt wurden, Resultate, die zuerst skeptisch aufgenommen wurden, seitdem aber in allen Punkten von Rokizky, Ephroimson, Jollos, Plough, Großmann, Gottschewski bestätigt und zum Teil erweitert wurden. Ich hatte damals über große Teile meiner Untersuchungen nur kurz berichtet und kam unter dem Zwang, meine Lymantriaarbeiten abzuschließen, seitdem nicht zu einer ausführlicheren Veröffentlichung. Auf eine solche sei auch jetzt verzichtet, da die neuen Untersuchungen, über die berichtet werden soll, diese Lücke genügend ausfüllen.

Ich hatte gezeigt, daß es gelingt, durch Hitze-Exposition der Larven zu bestimmten kritischen Zeitpunkten der Entwicklung an den Imagines, die aus den behandelten Larven schlüpfen, Veränderungen zu erzeugen, die meist nicht erblich sind und vielfach mit bekannten Mutanten phänotypisch identisch sind. In 7 Fällen mit zwei verschiedenen Mutanten erwiesen sich diese induzierten Abänderungen als erblich, es war die sogenannte Parallelinduktion eingetreten. Gleichzeitig hatten vielfach in phänotypisch nicht veränderten Tieren einzelne Keimzellen zu den gleichen wie auch anderen Mutanten mutiert und die gleichen Mutanten traten immer wieder auf.

Merkwürdigerweise interessierte an diesen Untersuchungen die meisten Genetiker nur die relativ unwichtige Frage, ob man mit Hitze ebenso wie mit Röntgenstrahlen Mutationen erzeugen könne (was sich nun als Tatsache erwiesen hat). Viel wichtiger aber sind die anderen Zusammenhänge, die jene Untersuchung zuerst aufdeckte. Meine Untersuchung war ja von den Hitzeexperimenten an Schmetterlingen ausgegangen, mit denen ich mich früher viel beschäftigt hatte, weil hier eine Methode gegeben war, die Ergebnisse der Entwicklungsphysiologie in bezug auf kritische Determinationspunkte einerseits, die Musterbildung im Phänotyp und die genetische Bedingtheit des Phänotyps andererseits in Beziehung zu setzen. Meine älteren Untersuchungen zu diesem Problem wie die meines damaligen Mitarbeiters Süffert waren aus äußeren Gründen leider in den Anfängen stecken geblieben. Inzwischen hat aber erfreulicherweise Kühn mit seinen Mitarbeitern das Problem bei der Mehlmotte aufgenommen und bereits bedeutende Ergebnisse erzielt. Nach längerer Pause haben wir nun diese Fragen mit *Drosophila* als Material wieder in Angriff genommen.

Unter den Problemen, die jene Untersuchung aufwarf und die auch von den nachfolgenden Untersuchungen nicht gelöst wurden, erscheinen die folgenden besonders wichtig: 1. Was bedeuten die im Hitzeexperiment erzeugten, nicht erblichen, bekannten Mutanten phänotypisch gleichenden Formen? 2. Warum werden bei der gleichen Behandlung manchmal zahlreiche Mutanten erzeugt, ja manchmal eine explosionsartige Mutation, sehr oft aber überhaupt keine? 3. Welcher Mechanismus bringt das Phänomen der sogenannten Parallelinduktion

zustande? 4. Welche Bedeutung hat es, daß in Versuchen mit reichlicher Mutation die gleiche Mutante öfters erscheint?

Die neuen Versuche, die zur Lösung dieser Fragen ausgeführt wurden, haben weitere Fragestellungen auftauchen lassen, von denen wir hören werden. In diesem Abschnitt sei zunächst das erste der genannten Probleme erörtert. Das reiche Material, das wir schon vor 6 Jahren dazu besaßen, war nicht im einzelnen veröffentlicht worden und zwar deshalb, weil die Erscheinungen der sogenannten Parallelinduktion es zweifelhaft erscheinen ließen, ob alle oder ein Teil der erzeugten abgeänderten Formen vielleicht als somatische Mutationen anzusprechen seien. Wir haben nunmehr die ganzen Versuche nochmals in großem Maßstab wiederholt und beziehen uns daher im folgenden nur auf die neuen Versuche, die übrigens genau mit den früheren übereinstimmen.

## B. Die Erzeugung bestimmter Phänotypen

Werden *Drosophila*-Larven bestimmten Alters für eine bestimmte Zeit subletalen Temperaturen von 35—37° C ausgesetzt, so zeigen die aus den Larven schlüpfenden Fliegen zu einem großen Teil abgeänderten Phänotyp, der bestimmten bekannten Mutanten und Kombinationen solcher gleicht. Schon bei meinen ersten Untersuchungen zwischen 1927—29 hatte ich bemerkt, daß die verschiedenen Phänotypen der behandelten Tiere nicht unregelmäßig erschienen, sondern daß je nach dem Zeitpunkt der Hitzeexposition andere Typen vorherrschten, daß also für verschiedene phänotypische Änderungen verschiedene kritische Entwicklungsphasen vorhanden sind, wie das ja zu erwarten war auf Grund der Tatsachen der Entwicklungsmechanik. Auch Jollos hatte bei der Wiederholung dieser Versuche ähnliche Erfahrungen; er glaubte dabei eine Rolle der Feuchtigkeit feststellen zu können (?). Tatsächlich läßt sich für eine große Zahl dieser Phänotypen das Rezept angeben, nach dem sie mit Sicherheit immer wieder reproduziert werden können.

### a) Die Typen

Es seien zunächst die wichtigsten Typen genannt und charakterisiert.

*α*) Unregelmäßige Formen. Sehr häufig sind unregelmäßige Abnormitäten der Flügel, die schlecht zu klassifizieren sind. Viele mögen nur mit allgemeinen Schädigungen der Flügelentfaltung zusammenhängen. Da es aber auch bekannte Mutanten gibt, die ebenso aussehen und ebenso gewisse extreme Allele anderer Mutanten, so gehören auch diese Formen zu den hier zu behandelnden. Da sie aber kaum zu klassifizieren sind, wurden nur 3 Typen unterschieden, nämlich 1. gefaltet, d. h. grob gefaltete Flügel, 2. verkrumpelt feiner zerknitterte Flügel und 3. Handtuch, d. h. Flügel, die wie ein ausgewundenes nasses Handtuch aussehen. Letztere gehören sehr oft als Endglied in die Reihe des Phänotyps der Mutante *rolled*.

*β*) Borstentypen. Es kommen alle bekannten Borstenformen vor mit Ausnahme der Borstenausfälle (*scute* usw.), die bisher nie beobachtet wurden. Es können sämtliche Borsten einheitlich betroffen sein, es können aber auch

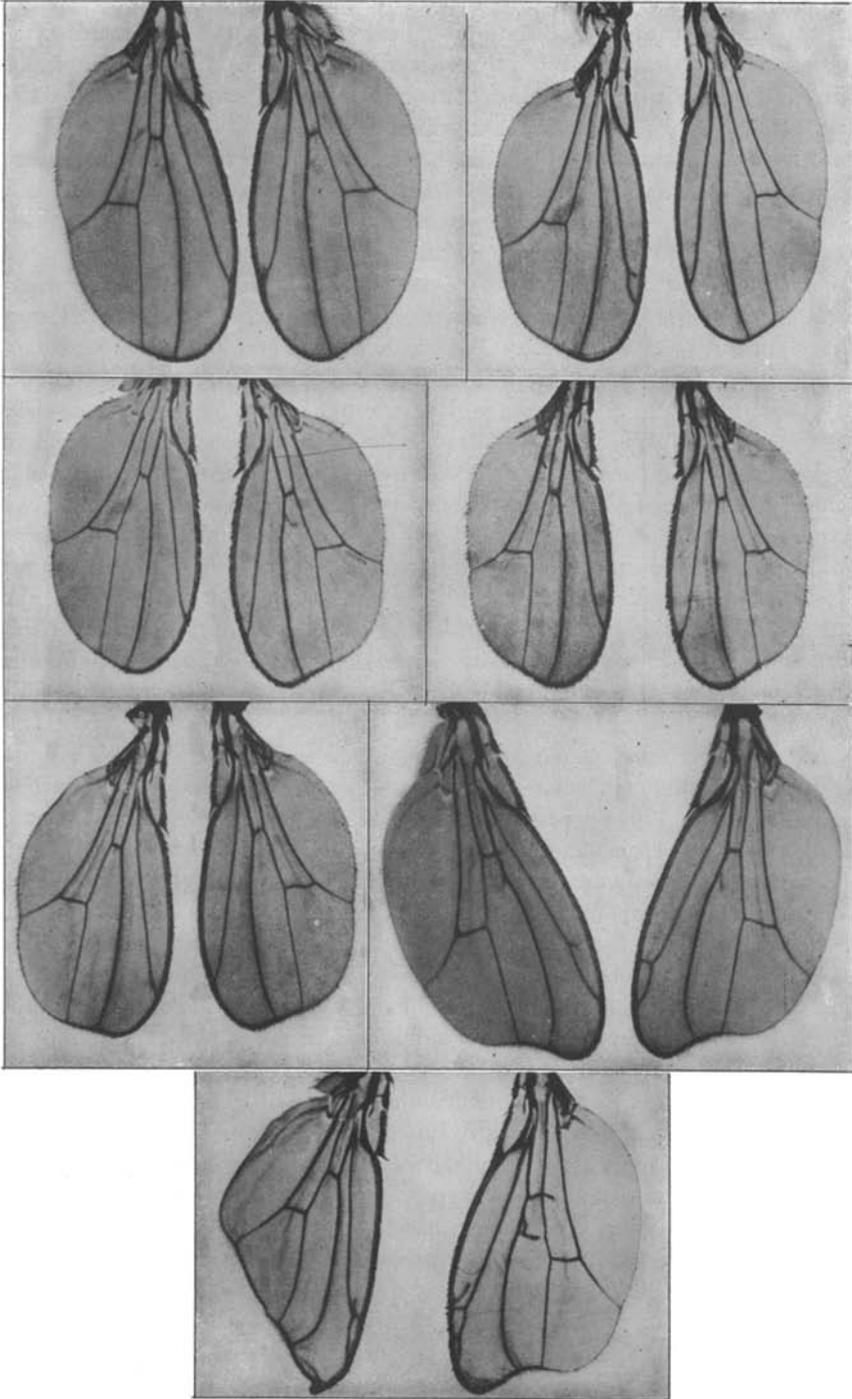


Fig. 1

nur einzelne verändert sein. Dies sind dann meist die hinteren scutellaria. In den Protokollen wurde zwischen diesen beiden Typen nicht unterschieden, da eine besondere Untersuchung darüber beabsichtigt ist. Am häufigsten sind verkürzte Borsten in allen Stufen von geringer Verkürzung bis fast völligem Fehlen. Die Typen können als phänotypisch identisch mit den Mutanten minute, bobbed, spineless, stubble und bei noch stärkerer Reduktion als bei spineless als naked (?) beschrieben werden. Sehr häufig sind ferner im spitzen Winkel geknickte Borsten verschiedener Länge, die wir zusammenfassend als sined notierten, eine Mutante, deren reiner Phänotypus auch vertreten ist. Sehr häufig ist auch der Typus forked. Sehr charakteristisch ist ein Phänotyp, bei dem alle Borsten seidig verlängert und oft ein oder zweimal geknickt sind. Wir nennen ihn hier angora. Nur ein einziges Mal wurden farblose (blonde) Borsten erzeugt. Es kommen also alle bekannten Borstenformen vor mit Ausnahme von scute.

γ) Flügeltypen. Nach den Borsten erscheinen die mutationsgleichen Phänotypen der Flügel am häufigsten. Die Haupttypen sind die folgenden: Eine Gruppe von Typen entspricht Gliedern der truncate-Serie. Sie beginnt mit einer nach innen gebogenen Zuspitzung der Flügelspitze, dann folgt eine schräge Abstutzung des hinteren inneren Flügelrandes, dann eine Verkürzung und schräge Abrundung, die schon dumpy-ähnlich aussieht, dann die typische geschwungene dumpy-Form und schließlich die gleiche mit starker Verkürzung. (Die Zusammenstellung dieser und weiterer Reihen ist nicht etwa willkürlich, sondern so gewonnen, daß die Glieder einer Reihe bei der gleichen Behandlung, aber verschiedener Intensität erscheinen.) In Fig. 1 sind Glieder dieser Reihe wiedergegeben. In den Tabellen sind die unteren Glieder als „abgeschrägt“ und „abgerundet“, die oberen als dumpy bezeichnet. Eine zweite Gruppe betrifft Flügelverkürzungen. Es kommen alle Übergänge von normal-langen bis zum ganz kleinen Flügel unter Erhaltung der normalen Proportionen vor, die alle als miniature bezeichnet sind. Die Typen gleichen verschiedenen Stufen der Mutante small-wing und sind bei stärkster Verkürzung, auch im feinsten Bau mit der typischen Mutante miniature identisch. Eine dritte Gruppe betrifft die Flügelbreite. Bei voller Erhaltung der Flügelstruktur und seiner Längsausdehnung wird er schmaler und schmaler mit allen Übergängen bis zu einem kompletten, aber schmal-bandförmigen Flügel. Diese Lanzettflügel sind hier nur in zwei Gruppen protokolliert als halbschmal und schmal. Tatsächlich kann man leicht eine erste Stufe daran unterscheiden, daß der Flügel außen-hinten abgestutzt ist und die Adern zu Plexusbildung neigen. Dann folgt eine geringe Verschmälerung auf etwa  $\frac{3}{4}$  Breite, ebenfalls mit Delta- oder Plexusbildung. Die allerschmälsten Flügel zeigen schließlich einen schön nach innen geschweiften Außenrand. Wo einer dieser Untertypen regelmäßig erscheint, wird es in den Tabellen angegeben. Fig. 2 zeigt eine Serie dieses Typus. Mutanten dieses Typus sind mir nicht bekannt, aber vielleicht finden sie sich unter den als nicht weitergeführt bezeichneten Mutanten der Morganschule, von denen keine Abbildungen veröffentlicht sind. Sie sind nicht mit extremen Graden von „beaded“ Flügeln zu verwechseln, eine Verwechslung, die, wie es scheint, Jollos in einer neueren Publikation passiert ist.

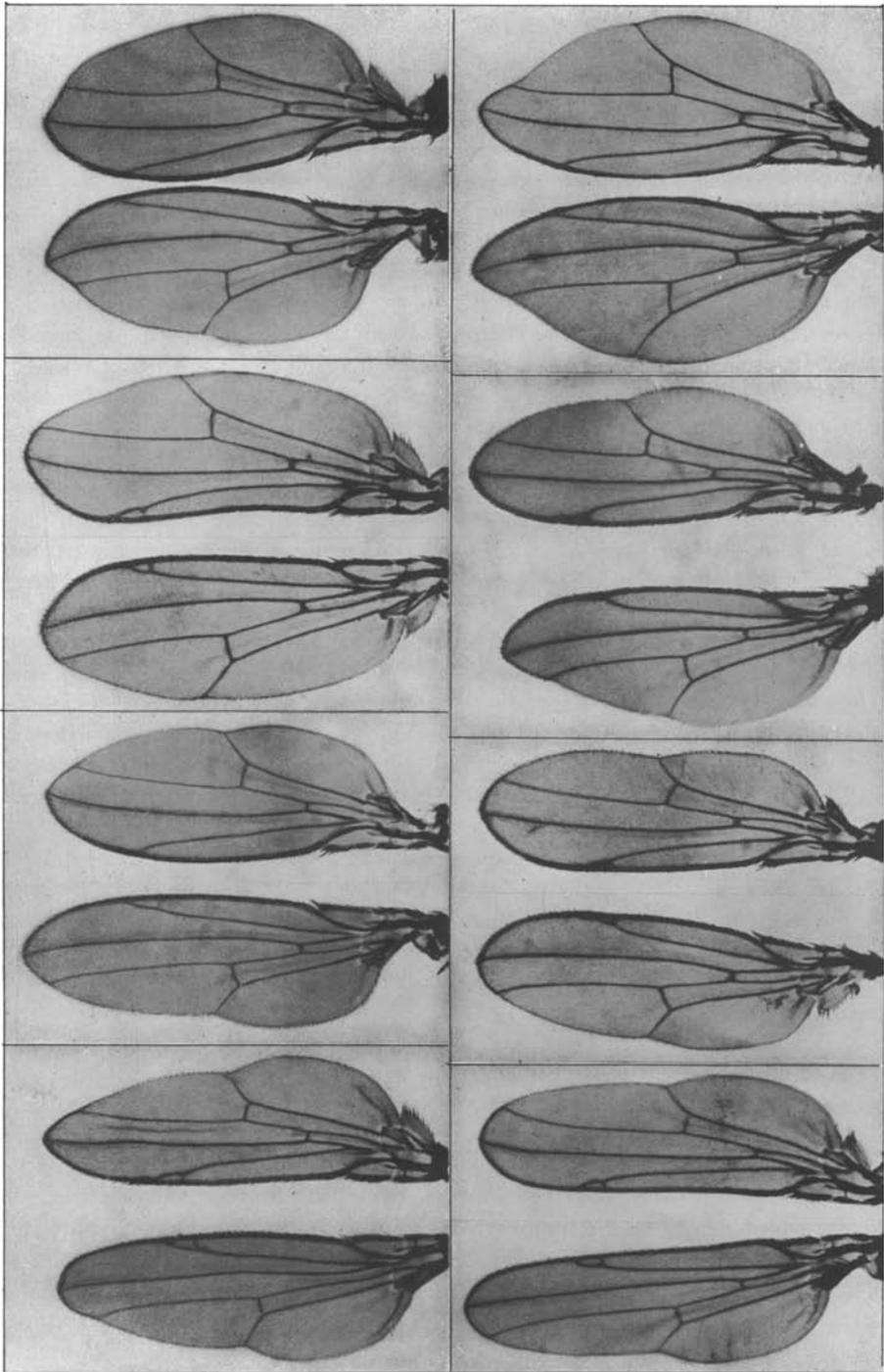


Fig. 2

Der entgegengesetzte Vorgang, die Flügelverbreiterung (etwa wie die Mutante expanded) trat in meinen Versuchen nur selten auf. Verkürzte und verbreiterte Flügel gleichen der Mutante broad. Von Flügelformen kann hier noch der „zugespitzte“ Flügel genannt werden, entsprechend der Mutante lance.

Eine vierte Gruppe betrifft die Spannung des Flügels. Hier ist am häufigsten eine Reihe, die vom Phänotyp von ski durch alle Übergänge zu dem von curly und einer extrem aufgerollten Stufe von curly führt. Sie schließen auch die Typen der Mutante jaunty ein. Die niederen Grade von Aufwärtskrümmung sind als ski, die höheren als curly protokolliert. Zu dieser Reihe gehören vielleicht auch konkave bis napfförmige Flügel, die als „conca“ verzeichnet sind. Die niedersten Stufen davon sind wohl unvollkommene ski-Flügel, wie aus der Art ihres Auftretens folgt. Die stark konkaven Flügel sind meist mit miniature assoziiert. Neben curly wurde auch die Form von curled hier und da gefunden, aber nicht besonders in die Tabellen aufgenommen.

Ist die entgegengesetzte Krümmung vorhanden, konvexe Flügel, so haben wir den Typ von curved, der wieder in allen Ausbildungsgraden erzeugt wird und auch Formen einschließt, die dem Phänotyp der Mutante arc entsprechen, aber ohne die Aderabnormitäten. Wir haben diese Formen nicht getrennt protokolliert, weil nicht jedes Individuum einem von beiden Phänotypen zugewiesen werden kann.

Eine sehr charakteristische Spannungsform des Flügels ist die mit Einrollung hinten, außen, rolled, die sowohl in der Form jener Mutante als auch in verschiedenen Ausbildungsgraden vorkommt, deren extremster eine Art Handtuchflügel ist, dem man die rolled-Herkunft an der nach außen abgebogenen Spitze ansieht. Auch scharf nach unten gebogene resp. s-förmig verkrümmte, lockige Flügel kommen vor, die auch Parallelen unter den echten Mutanten haben. Sie sind nicht in den Tabellen verzeichnet.

Eine fünfte Gruppe betrifft die Flügelstellung. Am häufigsten sind gespreizte Flügel entsprechend den Mutanten spread, dichaete, gull, die in allen Graden vorkommen, wieder eine Serie von fast normal bis dichaete bildend. Auch scharf nach unten geschlagene Flügel kommen, allerdings seltener, vor, und ziemlich häufig sind schräg gestellte Flügel entsprechend der Mutante Dachflügel (roof).

Eine sechste Gruppe hat mit der Entfaltung des Flügels zu tun. Hier ist am häufigsten ein Typus, der der Mutante pad entspricht und in allen Übergängen vom Puppenflügel (club) über ein typisches pad bis zu einem Handtuchflügel mit nach innen geknickten Spitzen führt. Sie sind alle als pad tabuliert. Als siebente Gruppe treffen wir das Erhaltenbleiben der Haemolymphe im Flügel, der einen mit Flüssigkeit gefüllten Sack bildet, entsprechend der Mutation inflated oder balloon (?). Sind nur einzelne Stellen flüssigkeitsgefüllt, so sprechen wir von „blasig“ oder blistered. Eine 8. Gruppe betrifft den Flügelrand, der in verschiedener Weise eingeschnitten ist. Der Typ entspricht teils dem bekannten notch, teils cut, teils beaded und meist dem, was in der amerikanischen Literatur als scalloped bezeichnet wird. In den Tabellen bezeichnen wir ihn als kn und er wird später besonders ausführlich behandelt werden. Obwohl deutlich zu unter-

scheiden ist zwischen Typen, die den vestigial-Allelen gleichen (scalloped) und solchen, die die andersartigen Flügelausschnitte der Mutanten cut und beaded resp. beadex haben, ist nur eine Klasse protokolliert, weil die letzteren Typen selten sind. Die neunte Gruppe betrifft die Aderung. Bisher wurden nur Typen erzeugt, die als plexus und als delta, beide in verschiedenen Graden und ähnlich den Mutanten, zu bezeichnen sind. Die verschiedenen Aderunterbrechungen wurden nie erhalten, allerdings auch nicht danach gesucht. Endlich haben wir als zehnte Gruppe Strukturen der Flügelfläche zu nennen. Am häufigsten ist ein milchig-trüber Flügel, der in den Tabellen nicht einzeln verzeichnet ist, weil ihm eine besondere Untersuchung gewidmet werden soll. Selten erscheint ein schwacher Grad von hairy wing und hie und da ein ganz dunkler Flügel. Es wird später besonders besprochen werden, daß sich viele der genannten Formen im gleichen Individuum kombinieren können, z. B. Flügel, die gleichzeitig spread, miniature, rolled sind usw.

δ) Augentypen. In der vorliegenden Untersuchung sind die Augentypen nur summarisch protokolliert worden, da sie eine Spezialuntersuchung erfordern. Am häufigsten finden sich rauhe Augen verschiedener Stufen, entsprechend den Mutanten rough, star usw. Seltener kommen glatte Augen vom Typus der Mutante lozenge vor. Häufig wiederum sind Vergrößerungen und Verkleinerungen der Augen entsprechend den Mutanten echinus (groß und rauh) und lobe, small eye (klein) und den niederen Stufen von eyeless (ein Auge klein). Niemals wurde bisher eine Augenfarbe als Modifikation erhalten, obwohl in den Kontrollen zweimal weiß als einseitige somatische Mutation in der gleichen Verwandtschaft auftrat. Diese Angabe bezieht sich allerdings nur auf große Abweichungen wie die Mutante eosin, white, carnation. Geringe Abweichungen wie die Farbe purple kann der farbenblinde Verfasser nicht mit Sicherheit unterscheiden.

ε) Veränderungen des übrigen Körpers. Diese sind alle relativ selten mit Ausnahme von abnormal abdomen. Dies ist aber auch in den Kontrollen häufig und eine Eigenschaft, die eine spezielle Untersuchung erfordert. Typisch und nicht selten sind Verdunklungen des scutellums (sooty?), starkes Hervortreten des dunkeln Dreizacks auf dem Thorax (trident, with); sehr selten dagegen stärkere Schwärzung entsprechend der Mutante black. Eine gelegentlich auftretende starke Verdunklung des ganzen Körperchitins macht mehr den Eindruck einer zufälligen Modifikation. Am Kopf tritt häufig eine Verkürzung der Stirnpartie mit folgender Verschmälerung der Augen ein- oder zweiseitig auf. Sie ist als bucephalus protokolliert. Nicht selten sind auch Antennenveränderungen vom Typus der Mutanten thread und aristaless. Sie wurden in der vorliegenden Untersuchung nicht protokolliert. Die Form aristapedia, die früher einmal auch als somatischer Phänotyp erschienen war, wurde nicht wieder beobachtet. Ein einziges Mal erschien in den Versuchen als nicht erblicher Typ ein Individuum mit weißem Scheitel entsprechend der Mutante white head. Eine weitere typische Form, die mir als Mutante aus der Literatur nicht bekannt ist, ist das Auftreten von paarigen (gelegentlich unpaaren) schwarzen Zapfen, die ein Haar einschließen können, am Vorderrand des scutellums (nicht mit ähnlichen Zapfen der Mutante

vortex zu verwechseln). Sie ist als „Hörnchen“ protokolliert. Sehr typisch ist ferner eine Form, bei der in Abdomen und Thorax schwarze Flecken auftreten, die ersteren unregelmäßig verteilt, die letzteren meist in der Mittellinie. Der Phänotyp stimmt mit dem als benign beschriebenen erblichen gutartigen Tumor überein. An den Beinen kommen Verkürzungen und Verkrümmungen und Knoten vor, wie sie ebenfalls von mehreren Mutanten beschrieben sind. Auch sie sind nicht in die Tabellen aufgenommen. Endlich erscheint in bestimmten Zuchten Zwergwuchs entsprechend der Mutante dwarf.

Diese Aufzählung zeigt bereits, daß der Phänotyp der großen Mehrzahl von Mutanten, die bei *Drosophila* bekannt sind, in diesen Versuchen als nicht erbliche Modifikation erzeugt werden kann. Ich bezweifle nicht, daß tatsächlich jeder Phänotyp einer jeden Mutante auf diese Weise kopiert werden kann, wenn es gelingt, durch weitere Variation der Versuchsbedingungen noch mehr Einwirkungsmöglichkeiten zu schaffen. Schon jetzt kann man sagen, daß fast alle Mutantentypen für Flügel, Borsten, Augenbau schon als Kopie erhalten wurden und viele der anderen Organe. Für die Augenfarben liegen bereits positive Befunde von Gottschewski nach Kältebehandlung vor, so daß es kaum noch Mutantentypen gibt, die hier nicht vertreten wären. Es fällt auf, daß sich unter den fehlenden die Körperfarben wie gelb und braun finden. Jedenfalls ist der Schluß berechtigt, daß es möglich ist, alle oder fast alle Phänotypen, die von Genmutationen bedingt werden, auch als nichterbliche Modifikationen zu erzeugen. Es sei noch zugefügt, daß, wo es bekannt ist, daß mutierte Gene mehrere Wirkungen hervorrufen, eine entsprechende Kombination bei den Modifikationen nicht vorhanden zu sein braucht und ja auch theoretisch nicht zu erwarten ist. Eine Spezialuntersuchung darüber fehlt noch.

Wie schon gesagt, ist es bereits jetzt möglich, eine große Zahl dieser Typen nach Rezept zu erzeugen. Das heißt nicht, daß nach bestimmter Behandlung nur eine von ihnen auftritt, sondern entweder, daß nach solcher Behandlung die Mehrzahl der abgeänderten Tiere die betreffende Form allein oder mit anderen verbunden zeigt, oder, bei selteneren Typen, daß sie nur bei der betreffenden Behandlung auftreten und sonst nie. In allen diesen Fällen ist das Resultat typisch, d. h. es trat immer bei dem betreffenden Versuch auf und zwar in allen oder den meisten Flaschen einer Serie, die stets von verschiedenen Eltern stammten. Die Versuche sind also jederzeit zu reproduzieren. Es muß nur bemerkt werden, daß kleine Unterschiede in der Güte der Thermostaten, der Gärungswärme des Futters usw. von Einfluß sein können. Wenn daher bei der ersten Ausführung nicht das gleiche Resultat erscheint, so sind kleine Varianten der Bedingungen zu versuchen und das typische Ergebnis wird nicht ausbleiben. Meine Angaben stützen sich auf zahlreiche Wiederholungen mit dem gleichen Ergebnis und sehr große Zahlen. In den folgenden Tabellen ist nur eine spezielle Versuchsserie verzeichnet; für viele Kombinationen liegen aber zahlreiche identische Wiederholungen vor, für einige sogar sehr viele, die stets das erwartete Resultat ergaben.

Es ist im Interesse der Darstellung vielleicht wünschenswert, einen kurzen Terminus für die die Mutanten kopierenden nicht erblichen Phänotypen zu haben. Wir wollen sie fortan Phänokopien nennen.

### b) Allgemeines über die wirksamen Faktoren

Die vier analysierten Faktoren, die auf die Erzeugung der Phänokopien nach Hitzeexposition von Einfluß sind, sind:

1. Das Alter der Larve. Die Einwirkung erfolgt ja in der von den Schmetterlingsexperimenten her (die ja der Ausgangspunkt dieser Versuche waren) bekannten sensibeln Periode, also zu dem Zeitpunkt der Organdetermination. Das heißt, daß die Wirkung des Hitzereizes, was sie auch sei (s. später) wahrscheinlich eine verschiedene zu verschiedenen Zeitpunkten sein wird, je nachdem welcher Entwicklungsvorgang sich in der kritischen Periode vor der Organdetermination befindet, in der allein er, wie die anderen Erfahrungen lehren, beeinflusbar ist. Es ist also zu erwarten, daß das Alter der Larve von entscheidendem Einfluß ist.

2. Die benutzte Temperatur. In der subletal wirkenden Temperaturzone, die wir benutzten (35—37°), macht ein Grad schon einen großen Unterschied in der Wirkung, wie gezeigt werden wird und wie es ja auch nach dem Verlauf der Temperaturkurven von Lebensvorgängen jenseits der optimalen Zone zu erwarten ist.

3. Die Zeitdauer der Exposition. Diese wurde von 6—24 Stunden, mit spezifisch verschiedenen Wirkungen benutzt. Man kann in grober Annäherung sagen, daß das Produkt von für den Vorgang spezifischer Temperatur und Expositionszeit ein Maß für die Stärke des Phänokopien auslösenden Reizes (und zugleich der subletalen Wirkung) ist.

4. Die genotypische Beschaffenheit des Materials. Bei Verwendung verschiedenen Ausgangsmaterials werden zwar prinzipiell die gleichen Resultate erhalten, aber es finden sich Abweichungen im einzelnen, die wohl auf kleine Zeitunterschiede der Determinationsvorgänge zurückzuführen sind (s. später die Beweise).

### c) Spezielles über die drei Hauptfaktoren

Wir kommen nun zu den Einzelheiten und besprechen zunächst die Wirkung der ersten drei Agenzien. Unter Verzicht auf Erwähnung der Masse älteren Materials lesen wir die Ergebnisse aus der großen Versuchsserie Tabelle 1 (S. 48—53) ab.

a) Methode. Die Methode war die folgende: als Material diente ein lange paarweise ingezüchteter Oregonstamm. Ein Pärchen dient als Ausgangspunkt für Massenkulturen. Aus diesen legen etwa 30 Pärchen per Flasche 18 Std. in 25° C ab. Für jeden Versuchstyp werden 4—12 Flaschen mit verschiedenen Eltern gleichzeitig benutzt. Die gleichen Elterntiere legen an bis zu 12 aufeinanderfolgenden Tagen ab und ihre Nachkommenschaft dient jedesmal einem anderen Versuch, eine davon der Kontrolle. Bei dem Umfang dieser Serie (72 verschiedene Versuchsbedingungen) ist es nicht möglich, ausschließlich Nachkommen der gleichen Eltern für alle Versuche zu benutzen. Die Serie zerfällt also in einige Gruppen in bezug auf die Elterntiere. Es lohnt sich nicht sie anzugeben,

Tabelle

Nummer	Behandlung			Gesamtwirkung			Symmetrie				Kombinationen		Veränderte Borsten			Kombin. Angora- u. Flügelph.				
	Exposition nach Tagen	Temperatur °C	Expositionszeit, Std.	Individuenzahl	normal	verändert	% verändert	eine Körperhälfte verändert	beide Hälften verschieden verändert	zus.: unsymmetrisch	% der veränderten	2 Phaenok.	3 und mehr Phaenok.	Ver. Borsten (ohne Angora)	Angora	% Borstenph. v. Σ	% Borstenph. v. Ph.	Angora — gespreizt	Angora — ski (curly)	Angora — andr. Flügel
1	4 1/2	35	6	1114	1109	5	0,4	3	—	3	60	1	1	—	—	—	—	—	—	—
2	4 1/2	35	12	544	512	32	6	—	—	—	—	—	—	9	18	4	70	—	—	—
3	4 1/2	35	18	308	289	19	6	1	—	1	5	1	—	7	—	2	40	—	—	—
4	4 1/2	35	24	91	42	49	54	3	—	3	6	5	3	12	—	—	25	—	—	—
5	4 1/2	36	6	837	835	2	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	4 1/2	36	12	69	50	19	38	2	2	4	21	3	—	8	5	19	70	—	—	—
7	4 1/2	36	18	51	43	8	19	—	—	—	—	1	—	3	—	4	38	—	—	—
8	4 1/2	36	24	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
9	4 1/2	37	6	1042	1038	4	0,2	—	1	1	25	—	1	—	—	—	—	—	—	—
10	4 1/2	37	12	108	87	21	20	—	1	1	5	2	—	8	9	16	80	—	—	1
11	4 1/2	37	18	5	4	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
12	4 1/2	37	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	5	35	6	1012	1002	10	1	4	—	—	40	2	—	4	—	0,4	40	—	—	—
14	5	35	12	941	918	23	2	8	—	8	34	—	—	11	—	1	50	—	—	—
15	5	35	18	838	651	187	22	1	1	2	1	7	3	51	46	12	50	—	—	4
16	5	35	24	111	22	89	80	2	2	4	5	22	8	82	1	75	93	—	—	—
17	5	36	6	806	800	6	0,8	—	—	—	—	—	—	5	—	0,8	83	—	—	—
18	5	36	12	173	141	32	19	4	—	4	13	—	—	6	1	4	22	—	1	—
19	5	36	18	295	185	110	37	—	10	10	9	23	11	84	7	31	83	—	—	—
20	5	36	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	5	37	6	931	920	11	1	1	—	1	9	3	—	5	1	0,6	55	—	—	—
22	5	37	12	177	160	17	9	2	1	3	16	—	—	2	—	1	12	—	1	—
23	5	37	18	35	15	20	57	3	—	3	15	9	—	4	—	11	20	—	—	—
24	5	37	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	5 1/2	35	6	973	963	10	1	—	—	—	—	—	—	5	1	0,6	60	—	—	—
26	5 1/2	35	12	1273	1163	110	9	1	—	1	0,9	4	—	87	9	8	87	—	—	3
27	5 1/2	35	18	638	281	357	56	1	2	3	0,9	183	7	316	11	51	92	7	—	1
28	5 1/2	35	24	189	37	152	80	1	5	6	4	142	10	125	6	70	85	1	—	—
29	5 1/2	36	6	1403	1371	32	0,3	2	—	2	6	1	—	6	17	0,1	53	1	—	—

Zu 2: Viele Übergänge zwischen normalen und Angoraborsten. 1 kurze breite Flügel. — Zu 3 (Gesamtwirkung, % verändert): Etwa die Hälfte der „normalen“ Zwerge mit schwarzen Flecken. — Zu 4 (Gesamtwirkung, normal): „Normale“ schließen klein-äugige und fleckige ein. — Zu 7 (Gesamtwirkung, normal): „Normale“ schließen Zwerge und fleckige ein. — Zu 13: 1 plexus-artig. — Zu 16: 1 plexus-artig. Mehrzahl der Borsten

1

Flügelformen															Verschiedene														
konkav	ski	curly	Dach	gespreizt	curved	pad	dumpy ±	schmal	halbschmal ±	miniature ±	blistered	balloon	gefaltet	rolled	verkumpelt	Handbuch	abgeschrägt	zugespitzt	abgerundet	notch-cut (kn.)	trident	bucephalus	große Augen	kleine Augen	milchige Flügel	rauhe Augen	Skutellumhörnchen	schwarze Flecken	abn. Abdomen
—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	—	6	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	11	—	1	—	+	+	+	+	+	+	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	1	34	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	3	—	1	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	
1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
1	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
1	1	1	1	2	6	—	2	—	—	3	—	1	4	—	2	—	1	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	1	4	17	4	2	—	—	—	2	—	5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	4	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	2	3	2	—	13	1	2	4	2	3	—	9	—	—	1	3	3	—	—	—	—	1	—	—	+	+	—	—	—
—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	2	1	2	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	5	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	6	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	2	7	—	178	12	—	—	—	—	—	—	—	3	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	+
4	5	—	1	139	10	—	—	—	—	—	—	—	2	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
—	—	1	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

spineless und shaven. — Zu 18: 1 einseitig no wing. 4 hairy wing, abgerundet mit schräg zu dumpy. — Zu 19: 1 plexus, mehrere mit dunklem scutellum, 2 schwarzer Körper. curved meist stubble. — Zu 27: Gespreizt alle Übergänge, fast alle mit veränderten Borsten. — Zu 28: Desgleichen. — Zu 29: 1 breite Flügel, Borsten neigen zu größerer Länge.

Tabelle 1

Nummer	Behandlung			Gesamtwirkung				Symmetrie				Kombinationen		Veränderte Borsten				Kombin. Angora- u. Flügelph.		
	Exposition nach Tagen	Temperatur °C	Expositionszeit, Std.	Individuenzahl	normal	verändert	% verändert	eine Körperhälfte verändert	beide Hälften verschieden verändert	zus.: unsymmetrisch	% der veränderten	2 Phaenok.	3 und mehr Phaenok.	Ver. Borsten (ohne Angora)	Angora	% Borstenph. v. Σ	% Borstenph. v. Ph.	Angora — gespreizt	Angora — ski (curly)	Angora — andr. Flügel
30	5 1/2	36	12	785	553	232	30	8	1	9	4	55	3	102	61	20	66	7	31	11
31	5 1/2	36	18	253	132	121	48	15	1	16	12	20	20	92	11	40	85	5	1	3
32	5 1/2	36	24	1	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
33	5 1/2	37	6	1277	1267	10	0,8	—	—	—	—	—	—	1	8	0,8	88	—	—	—
34	5 1/2	37	12	645	444	171	27	6	4	10	12	36	7	66	33	15	58	3	14	14
35	5 1/2	37	18	67	31	36	54	2	3	5	14	2	7	20	5	40	70	—	1	—
36	5 1/2	37	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37	6	35	6	1037	1018	19	2	—	—	—	—	—	—	15	—	2	76	—	—	—
38	6	35	12	577	525	52	9	1	—	1	2	—	1	50	—	9	98	—	—	—
39	6	35	18	853	695	158	18	5	3	8	5	55	3	114	25	17	90	14	—	—
40	6	35	24	140	53	87	62	6	—	6	8	17	21	59	2	44	70	—	—	—
41	6	36	6	652	629	23	4	—	—	—	—	—	—	20	2	4	96	—	—	—
42	6	36	12	652	489	163	25	1	—	—	—	45	9	57	14	11	44	4	10	—
43	6	36	18	549	316	233	43	11	13	24	10	33	80	115	41	28	67	27	5	3
44	6	36	24	21	7	14	67	—	—	—	—	—	—	12	—	57	86	—	—	—
45	6	37	6	275	253	22	8	5	—	5	23	—	—	9	1	4	45	—	—	—
46	6	37	12	309	219	90	30	3	2	5	7	37	20	31	17	16	53	—	17	—
47	6	37	18	52	27	25	48	2	—	2	8	3	3	14	—	27	56	—	—	—
48	6	37	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	6 1/2	35	6	737	723	14	2	—	—	—	—	—	—	14	—	2	100	—	—	—
50	6 1/2	35	12	1054	898	156	15	1	—	1	0,7	7	1	75	52	12	72	1	—	—
51	6 1/2	35	18	370	238	132	36	6	—	6	5	29	13	106	11	32	89	11	—	—
52	6 1/2	35	24	119	28	91	77	1	2	3	4	25	19	78	1	66	87	1	—	—
53	6 1/2	36	6	562	560	2	0,1	—	—	—	—	—	—	1	1	0,1	100	—	—	—
54	6 1/2	36	12	1114	859	255	23	3	2	5	2	107	4	85	123	18	82	14	89	4
55	6 1/2	36	18	90	60	30	33	5	2	7	23	6	5	17	1	20	60	—	1	—
56	6 1/2	36	24	2	—	2	100	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
57	6 1/2	37	6	659	618	41	7	1	—	—	—	—	1	21	17	6	93	—	—	—
58	6 1/2	37	12	1087	827	260	24	8	2	10	4	63	30	58	64	10	47	2	48	12

Zu 31: Sehr viele milchige Flügel, mehrere mit dunklem Skutellum, 1 plexus. —  
 Zu 33 (Gesamtwirkung, normal): Viele normale haben Übergänge zu Angoraborsten. —  
 Zu 34: 1 kurze und breite Flügel. — Zu 35 (Gesamtwirkung, normal): Fast alle trübe Flügel und abnorme Augen. Sehr viele Verschiedenheiten der Augengröße. — Zu 38: 1 plexus. — Zu 39: Sehr viele Übergänge von normal zu Angora, desgl. von normal zu gespreizt. Letztere kurzborstig. — Zu 42: 1 plexus. — Zu 43 (Gesamtwirkung, normal):

(Fortsetzung)

Flügelformen																Verschiedene													
konkav	ski	curly	Dach	gespreizt	curved	pad	dumpy	schmal	halbschmal	miniature	blistered	balloon	gefaltet	rolled	verkrumpelt	Handtuch	abgeschrägt	zugespitzt	abgerundet	notch-cut (kn.)	trident	bucephalus	große Augen	kleine Augen	milchige Flügel	weiße Augen	Skutellumhörnchen	schwarze Flecken	abn. Abdomen
7	1	5	—	6	28	1	—	1	6	—	12	3	4	1	3	1	—	2	—	—	—	—	—	+	+	+	—	1	—
—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
10	9	17	14	4	13	1	10	8	1	28	—	1	1	3	—	1	2	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	+
3	—	3	—	—	1	2	2	—	2	6	—	3	—	—	1	3	2	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—
—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	3	3	1	59	1	—	—	—	1	—	2	—	5	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+
—	4	10	—	34	4	—	2	—	—	—	—	5	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	2	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
7	32	10	1	11	1	—	—	—	1	42	—	1	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
22	2	41	—	36	32	2	1	5	39	51	—	20	1	11	9	34	—	2	4	1	—	—	—	+	+	+	—	—	—
—	—	—	1	—	—	7	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
5	27	9	—	12	1	—	—	—	36	—	—	3	6	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	+	+	+	—	—
—	—	4	—	—	3	1	2	—	1	2	—	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	+	+	+	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	—	2	11	1	—	2	—	—	—	9	—	—	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	1	—	—	19	4	3	—	—	1	3	—	1	7	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+
6	2	3	—	28	4	5	—	—	6	8	2	3	2	5	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	110	—	4	93	6	1	2	1	2	10	1	1	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	3	+	+	+	—	—	—
3	—	1	1	1	2	2	—	—	1	—	2	—	3	3	—	2	—	—	1	1	—	—	1	+	+	+	—	—	—
—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
5	37	53	—	19	10	2	9	9	1	69	—	6	1	7	1	1	—	—	—	—	—	—	3	—	+	+	—	—	—

Viele mit dunklem Skutellum. 1 breite abgerundete Flügel. — Zu 47 (Gesamtwirkung, normal): Sehr viele trübe Flügel mit verschieden großen Augen. Auch viele Zwerge. — Zu 49: Ein paar Übergänge zu Angoraborsten. — Zu 50: Viele Übergänge zu Angora. — Zu 51: 1 Tumor. — Zu 52: Alle Augen rauh. — Zu 54: Alle Übergänge ski-Angora zu ski-gespreizt-Angora. — Zu 55: 1 weiße Borsten, viele dunkles Skutellum. — Zu 58: Schmal = echt skalpellförmig.

Tabelle I

Nummer	Behandlung			Gesamtwirkung				Symmetrie				Kombinationen		Veränderte Borsten			Kombin. Angora- u. Flügelph.				
	Exposition nach Tagen	Temperatur °C	Expositionszeit, Std.	Individuenzahl	normal	verändert	% verändert	eine Körperhälfte verändert	beide Hälften versch. verändert	zus.: unsymmetrisch	% der veränderten	2 Phänok.	3 und mehr Phänok.	Ver. Borsten (ohne Angora)	Angora	% Borstenph. v. Σ	% Borstenph. v. Ph.	Angora — gespreizt	Angora — ski (curly)	Angora — andr. Flügel	
59	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	37	18	4	3	1	25	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
60	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	37	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
61	7	35	6	928	921	7	0,6	2	—	2	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
62	7	35	12	650	643	7	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
63	7	35	18	821	677	144	18	2	—	2	1	5	2	126	4	16	89	—	—	—	2
64	7	35	24	367	272	95	26	3	—	3	3	46	—	—	—	—	—	—	—	—	—
65	7	36	6	431	425	6	1	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
66	7	36	12	437	426	15	4	1	—	1	7	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67	7	36	18	774	597	177	23	—	7	7	4	39	35	92	36	17	71	19	10	7	—
68	7	36	24	92	56	36	40	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69	7	37	6	764	752	12	2	1	—	—	—	3	—	—	4	0,5	33	—	—	—	—
70	7	37	12	356	351	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
71	7	37	18	472	250	222	48	1	6	7	3	26	41	131	23	33	70	9	5	7	—
72	7	37	24	24	12	12	50	—	—	—	—	1	7	—	—	—	—	—	—	—	—

Zu 67: Beliebte Kombination: curved-stubble (23), Handtuch wohl = rolled.  
 — Zu 71: Unter den normalen viele Übergänge zu halbschmal. — Zu 71: (Flügelformen, curved): 23 curved-stubble.

da nicht der geringste Einfluß verschiedener Eltern gleicher Rasse bemerklich war. Die benutzte Oregonlinie ist äußerst konstant und hat auch keine große natürliche Mutationsneigung. In den Kontrollen fanden sich unter 30009 Tieren 39 nicht normale. Diese schließen ein Gynander, somatische Mosaiks und allerlei nicht erbliche Abnormitäten. Es wurde keine sichtbare Mutante beobachtet und nur eine geschlechtsgebundene Letalmutation, auf die aber nicht mit besonderen Methoden gefahndet wurde.

Die Hitzeexposition erfolgt nach verschiedener Zeit, 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> bis 7 Tagen, stets vom Schluß der Eiablage an gerechnet. Die Flaschen der gleichen Serie werden für 6, 12, 18 oder 24 Std. in 35 oder 36 oder 37° gebracht und dann wieder zurück in 25°. Obwohl die benutzten Thermostaten außerordentlich konstant sind, steigt die Temperatur bei Einsetzen vieler Flaschen durch die Gärungswärme, die in den großen Apparaten nicht schnell genug reguliert werden kann. Die wirkliche Temperatur, bei der exponiert wird, ist daher bei längerer Expositionszeit etwas höher als angegeben.



γ) Maß der Einwirkung. Als Maßstab der Hitzewirkung dient der Prozentsatz abgeänderter Individuen. Die Daten, die sich in der ersten Gruppe von Spalten der Tabelle 1 befinden, sind zwar nach unten richtig, aber nach oben zu klein, weil gewisse Phänokopien nicht protokolliert wurden, um sie einer besonderen Untersuchung aufzusparen. Manche davon sind in den „Bemerkungen“ zur Tabelle erwähnt. Am wichtigsten von diesen sind die Charaktere trübe Flügel und rauhe Augen, die bei stärkerer Behandlung nie fehlen. Oft haben alle Individuen rauhe Augen, so daß der Prozentsatz abgeänderter 100 beträgt. Diese Korrektur nach oben ist also zuzufügen.

Die Tabelle zeigt, daß der Prozentsatz erzeugter Phänokopien ebenfalls wächst mit dem Produkt aus Temperatur und Expositionszeit: 35° und 6 Stunden haben die geringste Wirkung usw., natürlich in grober Annäherung. Auch hier sehen wir, daß die Larven nach 7 Tagen weniger reagieren als vorher.

δ) Symmetrie. Es ist eine typische Erscheinung, daß sehr häufig die beiden Körperhälften sich verschieden verhalten. Entweder tritt die phänokopische Körperveränderung nur auf einer Körperhälfte ein, während die andere normal bleibt. Dies ist am häufigsten bei den Flügel- und Augenveränderungen der Fall und geradezu typisch für die ersten Stufen einer Veränderung, z. B. ganz kleine Einschnitte bei notch-cut oder erste Zuspitzung bei dumpy, schwache Verkürzung bei miniature usw. In vielen Fällen sind aber auch die beiden Hälften verschieden abgeändert. Als Beispiel sei etwa eine Fliege genannt, mit einem Flügel curly, dem anderen rolled, oder eine mit einem schmalen und einem miniature-Flügel. Man könnte Seiten mit der Aufzählung dieser Typen füllen. In der Tabelle ist unter dem Kopf „Symmetrie“ angegeben, wie viele Individuen jedes Versuchs unsymmetrisch verändert waren und zwar 1. eine Seite normal, 2. beide Seiten verschieden verändert, 3. Gesamtzahl asymmetrischer Phänokopien, 4. der Prozentsatz asymmetrischer unter allen veränderten Tieren. Die sehr charakteristische Verschiedenheit bei verschiedener genetischer Konstitution wird später beschrieben werden. Die Tabelle zeigt, daß keine so auffallende Regelmäßigkeit besteht, wie in den vorhergehenden Fällen. Immerhin zeigt sich auffallend oft, daß gerade bei schwächster Einwirkung (35° und 6 Std.) besonders viele asymmetrische Wirkungen erzeugt werden z. B. in den Versuchen Nr. 1, 13, 61. In diesen Fällen ist stets nur eine Seite verändert. Die unsymmetrische Veränderung beider Seiten dagegen erscheint häufiger bei stärkerer Einwirkung. Ein Entwicklungsstadium oder eine Kombination von Versuchsbedingungen, bei denen besonders häufig Asymmetrien auftreten, läßt sich nicht festlegen. Die größte Häufigkeit wurde bei Exposition nach 5 Tagen erhalten.

ε) Kombination mehrerer Phänokopien. Viele Individuen, manchmal sogar die Mehrzahl, zeigen gleichzeitig den Phänotyp mehrerer Mutanten, z. B. an Borsten und Flügeln und zwar können es 2, 3 und mehr Charaktere sein, die auch das gleiche Organ betreffen können. So mag der gleiche Flügel wie miniature, spread und rolled aussehen und das Tier dazu noch kurzborstig und kleinäugig sein. Hier ein paar Beispiele aus tausenden: Angoraborsten-spread-miniature, ein Flügel rolled, der andere curly; Angoraborsten-miniature (beide

Flügel verschieden lang) schmale und konkave Flügel; Angoraborsten-miniature-curly-halbschmal usw.

Unter dem Kopf „Kombinationen“ ist in Tabelle 1 angegeben, wie viele Individuen 2 oder 3 und mehr Phänokopien zeigen. Im großen und ganzen können wir daraus ablesen, daß solche Kombinationen vorzugsweise bei stärkerer Behandlung auftreten und daß die Zahl der Kombinationen mit 3 und mehr Phänokopien mit der Stärke der Behandlung steigt. So finden sich mehr als 50 % aller veränderter Individuen in dieser Gruppe in den Versuchen 27, 28 (100 %), 46, von denen die ersten beiden die Kombinationen  $35^{\circ} \times 18$  resp.  $24$  Std. darstellen, die dritte  $37^{\circ}$  und  $12$  Std. Eine Überzahl von Individuen mit 3 und mehr Phänokopien findet sich in Versuch 40, 43, 71, d. h. Kombinationen von  $35^{\circ} + 24$  Std.,  $36^{\circ} + 18$  Std. und  $37^{\circ} + 18$  Std. Eine Beziehung zur Expositionszeit ist insofern zu erkennen, als die Versuche vom 5. und 6. Tag mehr zu solchen Kombinationen neigen.

Unter diesen Kombinationen gibt es nun eine Anzahl bevorzugter Typen, die in ein- und demselben Versuch meist vereinigt vorkommen und sogar für bestimmte Versuchsbedingungen charakteristisch sind. Die häufigsten sind Kombinationen bestimmter Flügelformen mit bestimmten Borstentypen. Nur für eine Gruppe ist eine besondere Tabulierung vorgenommen, nämlich für die typischen Kombinationen von Angoraborsten mit den Phänokopien gespreizte Flügel (spread), ski-curly-Flügel und verschiedene andere Flügelformen. Die Tabelle zeigt, daß die Kombination angora-spread charakteristisch ist für die späteren Entwicklungsstadien von  $5\frac{1}{2}$  Tagen ab und hier bei stärkerer Reizung. Sie hat ihr Maximum mit  $\pm 10$  % aller veränderten Individuen in den Versuchen 43, 51, 67, d. h. den Kombinationen 6 Tage  $36^{\circ} 18$  Std.,  $6\frac{1}{2}$  Tage  $35^{\circ} 18$  Std. und 7 Tage  $36^{\circ} 18$  Std. Die Kombination von angora mit ski-curly (zusammengenommen, da durch alle Übergänge verbunden) wiegt vor in den Versuchen 30, 34, 42, 46, 54, 58 und zwar enthält Versuch 54 diese Kombination als 35 % aller veränderten Tiere und Versuch 58 als 19 %. In Versuch 54 finden sich allerdings viele Übergänge von ski zu ski-spread. Die Versuchsbedingungen sind in diesen 6 Fällen:  $5\frac{1}{2}$  T.  $36^{\circ} 12$  Std.,  $5\frac{1}{2}$ — $37$ — $12$ ,  $6$ — $36$ — $12$ ,  $6$ — $37$ — $12$ ,  $6\frac{1}{2}$ — $36$ — $12$ ,  $6\frac{1}{2}$ — $37$ — $12$ . Ähnliche Bedingungen, die bei 18 Std. Exposition die Kombination spread-angora auslösen, ergeben bei 12 Std. Exposition curlyangora.

Eine andere sehr häufige, aber nicht besonders tabulierte Kombination ist Flügel curved (resp. arc), Borsten stubble (etwa diesem Phänotyp entsprechend). Diese Kombination ist besonders häufig (etwa 10 % aller Abnormitäten) in den Versuchen 67 und 71, also vom 7. Tag bei starker Behandlung. Aber auch sonst findet sie sich, wenn curved auftritt, z. B. in Versuch 19. Eine weitere beliebte Kombination ist miniature-rolled, der die Mehrzahl der rolled-Individuen angehören, ferner Handtuch-curly und Handtuch-spread, beides mit angora kombiniert. Diese bevorzugten Kombinationen zeigen natürlich, daß die betreffenden Entwicklungsvorgänge sich zur gleichen Zeit in der sensiblen Periode befinden.

ζ) Die Borstenphänokopien. Die überwiegende Mehrzahl von Individuen mit induzierten Phänokopien zeigen Borstenveränderungen. Wie schon

erwähnt, sollen diese später ausführlicher untersucht werden. Hier haben wir in der Tabelle nur zwei Haupttypen unterschieden, Angora und andere Veränderungen. Die Angoraform ist einheitlich und typisch; wenn aber viele Angoraindividuen vorhanden sind, gibt es auch Übergänge zwischen Angora und normal, die als normal klassifiziert sind. Ihr Vorhandensein ist besonders angemerkt. Unter den Nicht-Angora-Tieren finden sich meist gleichzeitig mehrere Typen, nämlich halb- bis dreiviertellange Borsten (minute, bobbed), geknickte Borsten (singed und forked) und ganz kurze Borsten (spineless, stubble, shaven). Diese Typen sind für bestimmte Versuche charakteristisch und finden sich in allen Flaschen eines Versuchs in etwa gleichen Prozentsätzen und auch in ähnlichen Typen. Wir sehen davon ab, die Fülle des Materials aus den Protokollen zu exzerpieren, weil eine genaue Bearbeitung die einzelnen Borsten berücksichtigen muß. Es sei nur bemerkt, daß schwächere Ausbildungsgrade oft nur die hinteren scutellaria oder dorsocentralia betreffen, stärkere aber die ganze Beborstung von Kopf und Thorax.

In der Spalte „veränderte Borsten“ finden wir die Zahlen sowohl als Prozentsätze aller Tiere wie der veränderten Tiere angegeben. Wir sehen, daß der letztere Prozentsatz mehrmals 100 beträgt und in 26 von 72 Versuchen 70 und mehr. Unveränderte Borsten finden sich am Anfang der Versuchsreihe bei den Versuchen nach  $4\frac{1}{2}$  Tagen mit nur 6 Std. Exposition bei allen Temperaturen; ferner am Ende der Versuchsreihe bei Exposition nach 7 Tagen bei fast allen Versuchen mit Ausnahme der drei mit 18 Std. Nr. 63, 67, 71 und einem bei  $37^{\circ}$  6 Std. Bei allen anderen Versuchsbedingungen erscheinen Borstenphänokopien. Es läßt sich aber keine einfache Regel über ihre relative Zahl aufstellen, die durchaus nicht etwa dem Produkt Temperatur  $\times$  Expositionszeit proportional ist, obwohl die Prozentzahl auf die gesamte Individuenzahl berechnet dieser Regel folgt. Dagegen tritt deutlich eine für die Borstenveränderung besonders günstige Zeit hervor. Die folgende Tabelle gibt die durchschnittliche Prozentzahl von Borstenphänokopien aller Versuche, für die verschiedenen Tage wieder:

Tage	$4\frac{1}{2}$	5	$5\frac{1}{2}$	6	$6\frac{1}{2}$	7
%	25,1	50,8	67,6	71	81,1	21,1

Die günstigste Zeit ist also nach etwa  $6\frac{1}{2}$  Tagen gelegen.

Das Verhältnis der Angoratiere zu den anderen wechselt beträchtlich. In der Mehrzahl der Versuche ist die Angoraform in der Minderzahl. Sie ist aber in Mehrzahl vorhanden in zwei Versuchen bei  $4\frac{1}{2}$  Tagen und 12 Std. Exposition (Nr. 2, 10), in einem Versuch  $5\frac{1}{2}$  Tage  $36^{\circ}$  6 Std. (Nr. 29), bei  $6\frac{1}{2}$  Tagen  $36^{\circ}$  12 Std. (Nr. 54) und  $6\frac{1}{2}$  Tagen  $37^{\circ}$  12 Std. (Nr. 58). Da auch zwei weitere Reihen vom  $6\frac{1}{2}$ . Tag sehr viele Angoratiere besitzen, scheint dies die günstigste Zeit für ihre Produktion in Massen zu sein, wenn auch offensichtlich das entwicklungsgeschichtliche Optimum schon bei  $4\frac{1}{2}$  Tagen mit 12 Std. Exposition beginnt.

η) Die Flügelphänokopien. In der Tabelle sind die Flügelveränderungen einzeln gezählt, also ein spread-miniature-rolled-Flügel ist bei allen

drei Rubriken verzeichnet. Ein kurzer Blick über die Tabelle zeigt, daß die einzelnen Flügelformen über alle Zeiten und Behandlungsweisen weg vorkommen (senkrechte Reihen) und immer viele Formen gleichzeitig erscheinen (horizontale Reihen). Die meisten aber zeigen außerdem ein typisches Maximum: sie erscheinen mit Vorliebe bei einer bestimmten Behandlungsmethode (die Tabellen lassen dies zwar objektiv richtig, aber nicht so anschaulich hervortreten wie

Tabelle 2. Rasse Oregon

Phänotyp	Tag	Temp. °	Expos. Std.	Bisher optimaler Prozentsatz	Bemerkungen
cut-notch . . .	4 $\frac{1}{2}$ —5 $\frac{1}{2}$	35	12—24	70	
curly . . . . .	6—7	35 36, 37	24 18, 24	76	Bei starker Reizung auch sonst typisch.
ski . . . . .	6—6 $\frac{1}{2}$	36, 37	12	43	Über ski- und curly-Angora s. o.
spread . . . . .	5 $\frac{1}{2}$	35	18, 24	91	
curved . . . . .	5—7	36	18	23	Über curved-stubble s. o.
dumpy . . . . .	5	36	12	34	Einschließlich Vorstufen.
schmal . . . . .	7	36, 37	18	22	Prozentsatz zu niedrig, weil viele Übergänge; bezieht sich nur auf lange schmale (und halb-schmale) Flügel.
miniature . . .	5 $\frac{1}{2}$ —7	36, 37	12, 18	40	Schließt alle Grade ein. Erscheint bei fast allen starken Reizungen.
balloon . . . . .	5—6	36	18	10	
rolled . . . . .	7	35 36, 37	24 18	40	
Handtuch . . .	6	36	18	14	

Tabelle 3

Phänotyp	Tag	Temp. °	Expos. Std.	optimal %	Bemerkungen
trident . . . . .	7	35—37	6—24	82	Sonst nur 3 Einzelfälle.
Augengröße . . .	5 $\frac{1}{2}$ , 6	37	18	fast 100	Große und kleine Augen nicht ausgezählt.
Hörnchen . . . . .	7	35	24	4	
„benign“ . . . . .	4 $\frac{1}{2}$	35	18, 24	mindestens 75	Nicht ausgezählt.

Tabelle

Nummer	Rasse	Beg. d. Expos. Tage n. Ende v. 6 Std. Ablage	Zahl				Borsten		Symmetrie				Kombin.		% abn. Flügel unter modif.
			Zahl der Individuen	Normale	Modifizierte	% modifizierte	Borsten abnorm	% abn. Borsten unter modif.	unsymmetrisch	1 no 1 kurz	1 no 1 modif.	2 verschieden modifiziert	2 Modif. comb.	3 Modif. comb.	
1	O	5	24	1	23	96	22	97	—	—	—	—	—	—	4
2	Px	5	4	2	2	50	—	0	—	—	—	1	1	1	100
3	SS	5	2	1	1	50	—	—	—	—	—	—	1	—	100
4	O	5 <sup>1/4</sup>	133	102	39	23	26	100	5	—	5	1	5	1	100
5	Px	5 <sup>1/4</sup>	11	8	3	27	1	33	—	—	—	—	—	—	67
6	SS	5 <sup>1/4</sup>	396	178	218	55	—	—	6	—	6	4	7	2	100
7	L	5 <sup>1/4</sup>	6	6	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—
8	O	5 <sup>1/2</sup>	8	3	5	63	5	100	3	—	3	—	—	—	100
9	Px	5 <sup>1/2</sup>	14	4	10	71	10	100	1	—	1	—	—	2	50
10	O	5 <sup>3/4</sup>	29	5	24	80	24	100	1	—	1	—	8	5	100
11	Px	5 <sup>4/4</sup>	62	2	60	97	60	100	—	—	—	—	4	—	100
12	Px	6	6	4	2	50	?	?	1	1	—	—	—	—	100
13	SS	6	5	—	5	100	—	—	—	—	—	—	—	4	100
14	L	6	6	—	6	100	6	100	1	—	1	—	—	2	100
15	O	6 <sup>1/4</sup>	58	8	50	86	8	17	2	—	2	—	1	—	100
16	SS	6 <sup>1/4</sup>	237	144	93	39	—	—	4	—	4	1	1	—	100
17	Px	6 <sup>1/4</sup>	61	14	47	77	—	—	5	—	3	2	3	—	100
18	L	6 <sup>1/4</sup>	11	1	10	91	—	—	1	—	1	—	—	—	100
19	O	6 <sup>1/2</sup>	19	13	6	32	—	—	—	—	—	—	—	2	100
20	L	6 <sup>1/2</sup>	88	25	63	72	—	—	—	—	—	—	1	—	100
21	O	6 <sup>3/4</sup>	57	53	4	7	—	—	—	—	—	—	2	—	100
22	SS	6 <sup>3/4</sup>	83	66	17	20	—	—	—	—	—	—	4	—	100
23	Px	6 <sup>3/4</sup>	194	—	194	100	194	100	—	—	37	—	36	4	100
24	O	7	3	—	3	100	—	0	—	—	—	—	—	—	100
25	SS	7	53	26	27	50	—	—	—	—	—	—	10	3	100
26	Px	7	20	3	17	85	2	13	—	—	—	1	7	—	100
27	O	7 <sup>1/4</sup>	48	24	24	50	—	0	—	—	—	1	5	5	100
28	SS	7 <sup>1/4</sup>	392	309	83	21	—	—	—	—	4	—	10	5	100
29	Px	7 <sup>1/4</sup>	50	20	30	60	—	0	—	—	6	—	9	1	100
30	Px	7 <sup>1/2</sup>	29	10	19	65	—	0	—	—	3	—	2	—	100
31	O	7 <sup>3/4</sup>	34	5	29	83	—	0	—	—	—	—	20	—	100
32	SS	7 <sup>3/4</sup>	40	30	10	25	—	—	—	—	—	—	4	—	100
33	Px	7 <sup>3/4</sup>	26	16	10	39	—	0	—	—	1	4	—	2	100
34	L	7 <sup>3/4</sup>	17	12	5	30	—	0	—	—	—	—	—	—	—

Zu 23: 1 weiße Stirn. Sehr viele ganz kurz. 1 ein Fl. no wing, sehr viele

4

Flügel																							
konkav	ski	curly	Dach	gespreizt	nach unten	curved	pad	Handtuch	curved S-förmig	abgerundet	dumpy	halbschmal	schmal	miniature	blistered	balloon	gefaltet	verkrummelt	notch-cut	abn. abd.	rolled	Hörnchen	
2										1		2	1	1									
1				24		1						1		1		4	1			5			
2			1	55	4	16	2	4	1	1		2		7		5	3		187				
			1	1		1										3							
1				2						1			2	2	1								
1	1	2		1		2		10				7	1	16					6				
		3		2								4	1	11				4					
								1				1	1	1									
			1	1	1							2	2	5				1		1			
						1								2				1		2			
		2		43				6						2									
	1		53		2	20	1	3				1		5		2			2				
		2	1	21				4					4	9				34					
			1	8														1					
		6						1										1					
				60														1					
		4												1	1			1		1			
4		2											2										
1	1	32				5	3	1	1			1	1	2									
						1		12	3			1	40	24	29			5					
						1		2															
		1	6	7	6			1	1					5	17						1		
			5		1									1	2	9					2	1	
			14	1				11						1									
4	1	5	12	8		20	5	14	1			5	2	15	9	1	1	5			2		
		2	1					2				10	2	3	7			11					1
								2						2	1			14					
		21						18					2	4									
2		3		2				2					2										
		2																					
		2										3	2	1	3								
		5																					

unsymmetrisch.

die Untersuchung, die die Häufung einer Form sehr stark einprägt). Es ist zu diesem Punkt natürlich zu beachten, daß diese Versuchsserie mit 18 Std. Eiablage arbeitet, daß also die wichtige Variable der Zeit recht ungenau ist. Wir werden darauf zurückkommen.

Nehmen wir zunächst als besonders typisches Beispiel die als notch-cut (kn) bezeichnete Abnormität des Flügelrandes. Die Tabelle zeigt, daß vereinzelte Individuen (mit sehr schwacher Ausprägung dieses Typs) öfters vorkommen, nämlich je ein Individuum bei Versuch 21, 43, 57, 62, 64, 69. Wir werden später sehen, daß in den Kontrollen eines unter etwa 6000 erscheint, und die interessantesten Dinge über diesen Typus zu berichten haben. Dagegen erscheint diese Phänokopie in Massen, wenn Larven nach  $4\frac{1}{2}$ — $5\frac{1}{2}$  Tagen mindestens 12 Std. bei  $35^{\circ}$  exponiert werden. Es sind 149 Tiere unter 819 veränderten, also 18 %. Ja, bei der Methode  $4\frac{1}{2}$  Tage  $35^{\circ}$  und 18 resp. 24 Std. sind es 58 und 70 % aller abgeänderten Individuen. Die späteren Teile dieser Untersuchung werden ausschließlich diesem Fall und seinen mannigfachen Beziehungen zu anderen Problemen gewidmet sein.

Um nicht in ebenso ausführlicher Weise alle Formen zu behandeln, geben wir als Tabelle 2 (S. 57) die Rezepte, nach denen sie mit identischem Material und identischen Bedingungen zu erzeugen sind.

Diese Bedingungen können als spezifisch betrachtet werden.

9) Andere Phänokopien. Auch für sie geben wir der Kürze halber eine ähnliche Tabelle (s. Tab. 3, S. 57), deren Herleitung in Tabelle 1 kontrolliert werden kann.

Bei Typen, die in diesen beiden Tabellen fehlen, aber in Tabelle 1 erwähnt sind, handelt es sich entweder um solche, die wegen der Schwierigkeit der Klassifizierung eine besondere Untersuchung erfordern (rauhe Augen, trübe Flügel) oder solche, über deren Basis ich mir noch nicht im klaren bin (bucephalus, abnorm abdomen), oder solche, für die noch keine Regelmäßigkeit sichtbar ist. Einige Formen, die selten und scheinbar gesetzlos ebenso wie in den Kontrollen auftreten, wie gedrehtes Abdomen, halber Thorax, sind überhaupt nicht in die Tabellen aufgenommen.

4) Die sensible Periode. In diesen Versuchsserien betrug die Zeit der Eiablage 18 Std.; die Individuen sind also 0—18 Std. älter als die Zahl der angegebenen Tage beträgt und die benachbarten Gruppen mit  $\frac{1}{2}$  Tag Abstand der Expositionszeit überschneiden sich mit je 6 Std. Da 18 Std. etwa  $\frac{1}{12}$  der gesamten Entwicklungszeit sind, ist anzunehmen, daß die sensibeln Perioden der Organdetermination kürzer sind, somit unser Versuch in dem Punkt der Determinationszeit sehr roh ist. Dieser Fehler ist in einer Serie verbessert, die in Tabelle 4 (S. 58 u. 59) wiedergegeben ist. Es sind mehrere Rassen benutzt, worauf hier noch nicht eingegangen sei. Die Exposition fand einheitlich bei  $35^{\circ}$  18 Std. statt. Die Eiablage betrug nur 6 Std. und das Alter nach Schluß der Eiablage bei Beginn der Exposition variierte von  $5$ — $7\frac{3}{4}$  Tagen in Vierteltagen. Das wirkliche Alter der Larven schwankte also bei Exposition am 5. Tage von 5 bis  $5\frac{1}{4}$  Tage, bei Exposition  $5\frac{1}{4}$  von  $5\frac{1}{4}$ — $5\frac{1}{2}$  Tage usw. Wenn die sensible Periode sehr kurz ist, und für die verschiedenen Typen sehr

verschieden, dann sollten die einzelnen Phänokopien in den wagrechten Reihen (natürlich für jede Rasse getrennt betrachtet) sehr steile eingipfelige Kurven ergeben. Hier ein paar Beispiele des tatsächlichen Verhaltens bei der Rasse Oregon in % der abgeänderten Individuen:

Tabelle 5

Phänotyp	Tage									
	5	5 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	7	7 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	7 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
curly . . . . .	—	—	—	8	—	100	100	—	58	80
spread . . . . .	—	79	20	4	86	—	—	33	—	—
cut . . . . .	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—
schmal . . . . .	—	—	—	29	—	—	50	—	4	21
miniature . . . . .	—	—	—	67	4	—	—	—	—	—

Wenn wir die viel kleineren Zahlen dieser Serie berücksichtigen, können wir sagen, was allerdings auch schon die 1. Serie zeigte, daß manche Typen eine kurze, andere aber eine breite sensible Periode besitzen. Es scheint mir danach nicht der Mühe wert, noch exaktere Zeitbestimmungen auszuführen (s. aber im 2. Teil die genauere Untersuchung für cut-notch-kn).

\*) Verteilung der Phänotypen über die sensible Periode. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß manche der Typen zu allen Zeiten erzeugt werden können, falls ein genügend starker Reiz angewendet wird. Andere aber sind offensichtlich nur zu einer bestimmten Zeit zu erzeugen, wenn auch gelegentlich ein paar Ausnahmeindividuen vorkommen. Diese erscheinen aber bekanntlich auch in den Kontrollen. Ferner erscheinen gewisse Typen nur bei starker und andere nur bei relativ schwacher Reizung. Auch diese Tatsachengruppe ist am schnellsten aus einer Tabelle, zunächst nur für die Rasse Oregon, zu überblicken.

Tabelle 6

Typ	Tage					
	4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	5	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	6	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	7
notch-cut . . . . .	+	+	+	—	—	—
dummy . . . . .	—	—	+	+	+	—
ski-curly . . . . .	—	—	+	+	+	+
echte Schmalflügel . . . . .	—	—	—	—	+	+
„ Kurzflügel . . . . .	—	—	+	+	+	+
rolled . . . . .	—	—	+	+	+	+
schräg (Vorst. dummy) . . . . .	—	+	+	—	—	—
trident . . . . .	—	—	—	—	—	+
Hörnchen . . . . .	—	—	—	+	+	+
Abn. Abd. . . . .	+	+	+	+	—	—
benign . . . . .	+	—	—	—	—	—

Die Tabelle zeigt, daß notch-cut nur am  $4\frac{1}{2}$ —5. Tage erzeugt wird, dumpy und Schmalflügel nur später usw. wie ohne weiteres abzulesen. Es ist zuzufügen: Von diesen Typen wird notch-cut mit verschwindenden Ausnahmen nur bei  $35^{\circ}$  erzeugt; echtes dumpy fast nur bei  $37^{\circ}$ ; echte Schmalflügel bei 36 und hauptsächlich  $37^{\circ}$ ; ebenso abgeschrägte Flügel; Hörnchen vorwiegend bei  $35^{\circ}$ ; benign vorwiegend bei  $35^{\circ}$ .

#### d) Einfluß der Rasse

Das Auftreten der Phänokopien ist typisch verschieden, wenn die gleiche Behandlung auf verschiedene genotypische Grundlage wirkt. Einiges davon ist schon aus Tabelle 4 zu entnehmen. Eine besondere Versuchsserie zu dieser Frage ist in Tabelle 7 verzeichnet. Es wurde mit 8 Typen experimentiert, nämlich den Standardformen Oregon, Lausanne, Florida (Wildformen) plexus, spineless, white, bar, yellow (bekannte Mutanten). Vorbereitung des Materials und Ausführung der Versuche mit den gleichen Elterntieren durch die ganze Serie hindurch wie immer. Nur 2 Temperaturen  $35$  und  $37^{\circ}$ , eine Expositionszeit von 12 Std. und Expositionsalter von 5, 6, 7 Tagen. Dies gibt die in Tabelle 7 verzeichneten 48 Kombinationen. Die Tabelle zeigt nach Erwartung Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten zwischen den Rassen, also Einfluß des genotypischen Milieus auf die induzierten Phänokopien. Die folgenden Punkte springen hauptsächlich in die Augen:

1. Manche Rassen verändern sich leichter, andere schwerer. So zeigt die Rasse Lausanne in der höheren Temperatur stets einen ungewöhnlich hohen Prozentsatz veränderter Individuen (71, 64, 91 %, im Durchschnitt 75 %). Den entgegengesetzten Pol nimmt die Rasse Florida mit einem Durchschnitt von 22 % ein. Auf der Minusseite stehen ferner Oregon (32 %), spineless (31 %) und yellow (36 %), auf der Plusseite white (50,3 %), bar (42 %).

2. Manche Rassen neigen mehr zu Borstenveränderungen als andere. So hat die Rasse plexus bei  $35^{\circ}$  43 %, bei  $37^{\circ}$  26 % Borstenphänokopien unter allen abgeänderten Individuen, während die entsprechenden Zahlen für Lausanne 92 und 42, für white 84 und 63 und für yellow 89 und 62 lauten. Die übrigen stehen zwischen diesen beiden Extremen.

3. Manche Rassen neigen mehr zu Flügelveränderungen als andere. Dies wird hauptsächlich in der niederen Temperatur deutlich. Yellow z. B. zeigt auffallend wenig Neigung zu Flügelphänokopien.

4. Manche Rassen neigen mehr zu asymmetrischer Veränderung als andere. Dies trifft besonders für plexus zu, das stets sehr hohe Prozentsätze dieser Formen zeigt, bis zu 9mal so viel wie bei identisch behandelten anderen Stämmen z. B. bei Nr. 44 63 % verglichen mit 7 % im Durchschnitt der anderen Stämme. Darüber ist eine besondere Untersuchung im Gange.

5. Manche Rassen neigen mehr zur Ausbildung bestimmter Formen. So gibt spineless in den betreffenden Versuchskombinationen einen viel höheren Prozentsatz der cut-notch Formen (s. später). Die Skutellarhörnchen kamen bei bar-Stämmen 77 mal vor und bei allen anderen nur 2 mal. Die Form benign trat nur 2 mal in größerer Zahl auf, bei Oregon und bar. Der allerschmalste

Typus der schmalen Flügel mit geschwungenem Außenrand war in dieser Serie typisch vorhanden nur bei spineless und bar; die Übergänge von normalen zu  $\frac{3}{4}$  schmalen Flügeln kenntlich an einem abgestutzten Außenrand und Neigung zu Deltabildung traten in großer Zahl nur bei white und bar auf. Lausanne hat eine besondere Neigung zur Bildung von curved-kurzborstigen Tieren; plexus eine solche zum oben geschilderten Plexustyp (schmale, verkürzte, blasige Flügel), allerdings auch schon im reinen Stamm. (Darüber wird besonders berichtet werden.) Yellow hat bei starken Einwirkungen mehr Neigung zur Bildung reiner curly-Flügel, die bei den anderen Stämmen meist mit konkav, halbschmal, miniature kombiniert sind. Diese Beispiele mögen genügen und es sei von einer prozentualen Berechnung der Einzeltypen und ihrer Kombinationen abgesehen, die erst einen Wert hätte, wenn eine bestimmte Gesetzmäßigkeit erkannt wäre.

### C. Diskussion

Der klassische Fall dessen, was hier als Phänokopie bezeichnet wurde, stammt aus vormendelistischer Zeit, der Nachweis durch Standfuß, daß bei Hitzeexperimenten an Schmetterlingen Falter erzeugt werden können, deren Kleid identisch ist mit dem bekannter geographischer Varianten der benutzten Art, eine Tatsache, die im Zusammenhang mit Problemen der Milieuwirkung oft diskutiert wurde. Ein ganz ähnlicher Fall sind die von Beebe erzeugten Varianten der Taube *Scardafella inca*. Diese älteren Beispiele ließen sich beliebig aus alter und neuer Zeit vermehren. Ihre Bedeutung für das Verständnis der Wirkung der Gene und das Wesen der Mutation wurde von mir 1920 (S. 134ff.) zuerst ausführlich diskutiert und gezeigt „daß die phänotypische Identität beider (d. h. Mutation und Phänokopie) dadurch hervorgerufen wird, daß das Temperaturexperiment in ähnlicher oder gleicher Weise die Geschwindigkeit entscheidender Reaktionen beeinflusst, wie es die genetische Konstitution von Erbrassen tut“. Die Tatsachen wurden herangezogen als ein weiterer Beweis für die Theorie der Genwirkung in der Entwicklung, die wir als Theorie der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten bezeichnen. (Unter Weglassung des wesentlichen, nämlich der entwicklungsphysiologischen Betrachtung, und Beschränkung auf das rein formalistisch-genetische, wird diese Theorie in der angelsächsischen Literatur als die der genic balance bezeichnet. Ohne das Konzept der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten ist das nur ein Wort für die Selbstverständlichkeit eines geordneten Eingreifens der Gene in die Entwicklung. Nicht die Tatsache, daß sie es tun, sondern eine Erklärung, wie sie es tun, kann allein den Inhalt einer Theorie der Genwirkung ausmachen.) Ich bin seitdem mehrfach auf diesen Gegenstand zurückgekommen, so 1927 (S. 197ff. und Kurvenschema S. 198), und in einigen neueren Vorträgen (Goldschmidt, 1933, 1934) wurden auch bereits diese *Drosophila*-Versuche im gleichen Sinn verwertet. In früheren Arbeiten wurden auch bereits die Versuche Zelenys (1923) an der Mutante bar von *Drosophila* zitiert, die für die Wirkung dieses Gens ganz ähnliche Vorstellungen ergeben wie die unseren, abgesehen von dem Fehlen des Begriffs der Reaktionsgeschwindigkeiten.

Tabelle

Nummer	Rasse	Behandlung		Gesamtwirkung			Symmetrie				Kombinationen		Veränderte Borsten			Kombin. Angora u. Flügelver.				
		Exposition nach Tagen	Temperatur °C	Individuenzahl	normal	verändert	% verändert	eine Körperhälfte verändert	beide Hälften versch. verändert	zus.: unsymmetrisch	% der veränderten	2 Phänok.	3 und mehr Phänok.	Ver. Borsten (ohne Angora)	Angora	% Borstenph. v. Σ	% Borstenph. v. Ph.	Angora — gespreizt	Angora — ski (curly)	Angora — andr. Flügel
1	Oregon	5	35	1003	913	90	9	1	1	2	2	—	—	30	36	7	73	—	—	—
2	Lausanne	5	35	518	441	77	15	—	—	—	—	—	—	46	27	14	95	—	—	—
3	Florida	5	35	544	495	49	9	5	—	5	10	1	—	14	24	7	75	—	—	—
4	plexus	5	35	656	408	248	38	53	—	53	21	—	61	45	142	28	75	—	—	—
5	spineless	5	35	794	749	45	6	34	—	34	76	3	—	—	—	—	—	—	—	—
6	white	5	35	954	865	89	9	15	1	16	18	2	2	38	28	7	73	—	—	—
7	bar	5	35	719	502	217	30	29	2	31	14	9	—	132	24	22	72	—	—	—
8	yellow	5	35	664	551	113	16	1	—	1	1	—	—	84	26	17	97	—	—	—
9	Oregon	5	37	169	102	67	39	3	2	5	8	10	9	29	16	26	67	2	6	2
10	Lausanne	5	37	57	5	52	91	3	2	5	10	26	6	14	21	61	67	—	1	19
11	Florida	5	37	195	140	55	28	—	1	1	2	10	2	9	22	16	56	2	1	4
12	plexus	5	37	246	149	97	40	36	3	39	40	7	48	4	42	19	47	—	—	18
13	spineless	5	37	196	142	54	28	20	—	20	37	5	1	—	—	—	—	—	—	—
14	white	5	37	194	75	119	61	3	—	3	3	40	1	70	21	47	76	—	1	10
15	bar	5	37	283	155	128	45	7	2	9	7	31	4	67	16	28	65	—	6	2
16	yellow	5	37	317	186	131	41	—	3	3	2	12	1	82	31	36	87	—	—	2
17	Oregon	6	35	806	715	91	11	6	—	6	7	3	—	54	22	9	84	—	—	—
18	Lausanne	6	35	424	351	73	17	3	2	5	7	6	3	45	26	17	96	2	—	1
19	Florida	6	35	815	596	119	15	2	1	3	3	—	—	80	—	10	67	—	—	—
20	plexus	6	35	514	375	139	27	80	1	81	58	9	81	48	4	10	38	—	—	—
21	spineless	6	35	551	535	16	3	9	—	9	56	1	—	—	—	—	—	—	—	—
22	white	6	35	651	564	87	13	2	1	3	4	1	—	80	—	12	92	—	—	—
23	bar	6	35	937	724	213	23	32	4	36	7	19	5	122	39	17	76	—	—	3
24	yellow	6	35	1253	1116	137	11	4	1	5	4	5	1	83	43	10	92	—	1	3

Zu 2 u. 3: Sehr viele trübe Flügel und Übergänge zu Angora. — Zu 4: 53 unsymmetr. Plexustyp, 8 dto. symmetr. — Zu 6: 1 nowing, 1 halber Thorax, 1 Delta, 2 unsymmetr. Plexustyp. — Zu 9: 1 Delta. — Zu 10: 1 Delta, 1 plexus, 1 drei Queradern. Alle sehr trüb. — Zu 11: 3 kombin. halbschmal und schräg. — Zu 12: Bei den normalen Übergänge zu  $\frac{3}{4}$ schmal, 35 asymmetr. Plexustyp, 8 dto. symmetr. — Zu 13:

7

Flügelformen																	Verschiedene												
konkav	ski	curly	Dach	gespreizt	curved	pad	dumpy ±	schmal	halbschmal ±	miniature ±	blistered	balloon	gefaltet	rolled	verkumpelt	Handtuch	abgeschrägt	zugespitzt	abgerundet	notch-cut (kn)	trident	bucephalus	große Augen	kleine Augen	milchige Flügel	rauhe Augen	Skutellumhörnchen	schwarze Flecken	Abn. Abd.
					2									1	9	1				3									11
				1		2								3	1					5					+				1
								61		61	61																		
5		1			1	2				1					1	2				33									
1					4	6	2	1	4	2	1	2				4									+				
4	1	2			11	3						1		5	2	3				5							28		
					1								2			2													
9	2	11		4	2		3	1	5	1		3	1			7								+	+			1	
	2	2	1	2	41					2			1	2										+	+				
2	1	3		2	5		3	5	3	3		1				4						1		+	+				
5					2		10	49	10	45	45													+	+				
1	1	3		1	11	1	1	8	7	5			5							16				+	+		1		
7		1			31			8	18											1				+	+				
	1	5		1	21			1	2	1			2	1	1					1				+	+		6	21	1
1		4			8				6				1											+	+		1	2	
3			1		1	2				4			4							2		1							
				3	4			1			1		3																
2										2					3														
2	2				1			86		88	86		1																
2										2	1					1				10									
3				2		1									1												1		
3	3			4	17			1		1	2	2	1		1	4				12							25	2	
2					5							3	1	1		5				1									

1 benign. Ein Glas hat 73% schmale, ein anderes 74% cut unter den abnormen. — Zu 14: 1 halber Thorax. Alle sehr trüb. — Zu 15: Alle benign sind Zwerge, aber auch andere Zwerge. Viele trübe und Übergänge zu  $\frac{3}{4}$ schmal. 2 plexus. — Zu 16: 7 plexus, 1 Zwergbenign, viele Zwerge. — Zu 19: Nur Übergänge zu Angora, 2 S-förmige Fl. — Zu 20: 79 unsymmetr. Plexustyp. — Zu 22: Übergänge zu Angora. — Zu 23: 1 asymmetr. Plexustyp.

Tabelle 7

Nummer	Rasse	Behandlung		Gesamtwirkung			Symmetrie				Kombinationen		Veränderte Borsten			Kombin. Angora- u. Flügelver.				
		Exposition nach Tagen	Temperatur °C	Individuenzahl	normal	verändert	% verändert	eine Körperhälfte verändert	Beide Hälften versch. verändert	zus.: unsymmetrisch	% der veränderten	2 Phaenok.	3 und mehr Phaenok.	Ver. Borsten (ohne Angora)	Angora	% Borstenph. v. $\lambda$	% Borstenph. v. Ph.	Angora — gespreizt	Angora — ski (curly)	Angora — andr. Flügel
25	Oregon	6	37	102	68	34	33	6	2	8	23	6	3	11	1	12	35	—	—	1
26	Lausanne	6	37	176	51	125	71	6	19	25	20	32	20	20	11	17	25	3	—	6
27	Florida	6	37	72	59	13	18	2	—	2	16	1	1	3	—	4	23	—	—	—
28	plexus	6	37	561	413	148	26	51	—	51	34	11	71	30	18	8	32	1	2	7
29	spineless	6	37	176	124	52	30	5	1	6	12	20	6	—	—	—	—	—	—	—
30	white	6	37	310	173	137	44	7	3	10	8	30	11	79	17	31	70	—	3	7
31	bar	6	37	233	130	113	50 (100)	6	4	10	8	23	22	43	16	25	51	—	8	18
32	yellow	6	37	333	220	113	34	8	3	11	10	34	13	25	43	20	51	3	16	9
33	Oregon	7	35	331	299	32	9	5	—	5	16	6	—	8	17	8	79	—	2	—
34	Lausanne	7	35	450	390	60	14	5	—	5	9	2	3	22	29	11	85	—	—	—
35	Florida	7	35	566	503	63	11	3	—	3	5	15	1	17	30	8	75	—	—	2
36	plexus	7	35	419	269	150	36	120	—	120	80	4	123	13	13	6	17	—	1	—
37	spineless	7	35	398	374	24	6	1	—	1	4	1	14	—	—	—	—	—	—	—
38	white	7	35	854	690	164	20	1	—	—	—	12	4	126	16	17	86	—	—	1
39	bar	7	35	244	708	36	15	13	—	13	36	2	2	2	1	6	—	—	—	—
40	yellow	7	35	426	378	48	11	3	—	3	6	1	4	22	20	10	78	—	—	—
41	Oregon	7	37	586	446	140	24	2	1	3	2	53	16	22	65	15	62	5	35	15
42	Lausanne	7	37	231	83	148	64	11	6	17	12	49	14	41	11	23	35	5	5	4
43	Florida	7	37	565	460	105	19	4	2	6	5	18	7	8	24	6	30	1	13	1
44	plexus	7	37	171	120	51	30	32	—	32	63	—	47	—	—	—	—	—	—	—
45	spineless	7	37	381	248	133	35	11	6	17	13	34	17	—	—	—	—	—	—	—
46	white	7	37	518	282	236	46	2	5	7	3	68	27	68	32	19	42	2	9	17
47	bar	7	37	411	285	126	31	4	2	6	4	45	11	15	19	8	27	—	8	17
48	yellow	7	37	408	277	131	32	7	6	13	10	50	19	11	40	13	49	—	19	12

Zu 26: 5 asymmetr. Plexustyp. — Zu 27: dumpy besonders typisch ausgebildet. —  
 Zu 28: 51 asymmetr. Plexustyp, 11 desgl. symmetr. — Zu 29: „Normale“ meist sehr trüb. Typisch miniature-curved. Schmale sehr schmal. — Zu 30: 60 knotig-Delta, Vorstufe zu schmal. — Zu 31 (Gesamtwirkung, normal): Normale sind alle sehr trüb, viele Übergänge zu  $\frac{3}{4}$ schmal und konkav, auch einige Delta. Curly alle konkav. —  
 Zu 32: Curly ist hier typisch. — Zu 34: 1 unsymmetr. Plexustyp. Übergänge zu schmal. —  
 Zu 35: 2 richtig black. Übergänge zu Angora. — Zu 36: 117 unsymmetr. Plexustyp.

(Fortsetzung)

Flügelformen															Verschiedene														
konkav	ski	curly	Dach	gespreizt	curved	pad	dumpy ±	schmal	halbschmal ±	miniature ±	blistered	balloon	gefaltet	rolled	verkrumpelt	Handtuch	abgeschrägt	zugespitzt	abgerundet	notch-cut (kn)	trident	bucephalus	große Augen	kleine Augen	milchige Flügel	rauhe Augen	Skutellumhörnchen	schwarze Flecken	Abn. Abd.
4	—	—	3	—	4	1	3	—	7	2	1	1	1	—	4	1	—	1	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
11	—	2	—	10	70	6	—	7	14	10	13	1	3	8	—	3	—	—	—	1	—	—	—	—	+	+	—	—	
1	—	—	—	—	1	1	3	—	2	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
9	2	2	—	2	15	3	5	63	15	73	63	2	—	—	—	8	—	—	1	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
4	—	10	—	8	19	—	1	8	3	17	—	10	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	+	—	+	+	—	—	
10	—	4	—	2	53	—	—	3	7	8	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	
31	2	15	1	2	44	1	—	3	9	16	—	1	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	+	+	5	—	
5	5	34	—	3	8	—	—	4	13	1	—	5	3	4	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
—	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
4	1	—	—	—	5	1	1	—	—	1	—	1	—	2	1	1	3	—	—	—	—	1	—	—	—	+	—	—	—
—	2	—	—	—	—	—	—	—	122	122	122	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	8	3	—	2	1	11	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	27	—	—	—	3	6	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	1	1	—	—	20	1	—	2	—	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	7	—	—	—	—	+	—	9	—	
1	—	—	—	—	1	—	1	—	1	1	—	1	—	1	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
2	7	49	—	6	12	—	9	10	11	16	—	1	1	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	1	—	
—	3	6	—	12	115	1	—	5	8	8	—	2	—	10	—	3	4	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
—	5	23	—	1	34	1	5	10	5	9	—	3	2	—	1	—	3	—	—	1	18	—	—	—	+	+	—	—	
1	—	—	—	2	—	—	—	36	37	36	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
7	1	24	—	19	31	3	6	7	19	40	—	31	—	—	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
33	1	36	—	10	83	2	1	15	25	23	1	5	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	1	
2	1	22	—	—	55	2	3	3	7	17	1	1	3	2	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	4	3	
1	—	56	—	4	34	1	6	6	4	3	—	7	—	10	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

1 no wing, 1 kurze breite Fl. — Zu 39: Fast alle trübe Fl. — Zu 41: Unter normalen Übergänge zu halbschmal. 1 no wing. — Zu 42: Alle ätherüberempfindlich. 1 Flasche fast no. 1 Flasche alle abn. — Zu 43: 1 plexus. — Zu 44: Abn. fast alle einseitig Plexustyp. — Zu 45: 1 Tumor, 1 stark Delta, die schmalen sehr schmal und dumpy sehr kurz. — Zu 46: Dazu 32 Übergänge von normal zu halbschmal, 2 plexus, 1 halber Thorax. — Zu 47: 2 plexus, 14 Übergänge zu halbschmal. — Zu 48: 11 stark plexus, 1 Tumor, curly sehr stark eingerollt.

Unter Hinweis auf die genannten früheren Veröffentlichungen kann ich mich daher hier kurz fassen. Für die Erklärung der berichteten Tatsachen gibt es nur zwei Möglichkeiten: Die erste ist die Annahme, daß der Temperaturreiz somatische Mutationen auslöst. Es ist nicht leicht sich vorzustellen, daß die Mehrzahl der Gene ohne weiteres und in bis zu 100 % der Individuen in der noch nicht determinierten Anlage gleichzeitig in allen Zellen zur Mutation gebracht werden. Selbst wenn man die durchaus legitime Annahme macht, daß das Gen im Augenblick seines Eingreifens in den Entwicklungsprozeß besonders labil sei, stößt die Annahme der somatischen Mutation auf große Schwierigkeiten. Es kommt zwar bei den berichteten Versuchen häufig vor, daß die beiden Körperhälften verschieden reagieren, immer aber sind die einzelnen von einer Imaginalscheibe stammenden Organe einheitlich; bei somatischer Mutation wären aber häufige Mosaikbildungen und im Fall mehrerer Allele auch Mosaiks von solchen zu erwarten. Die einzige Tatsache, die mehr für somatische Mutation spricht, ist die der Parallelinduktion, wie in der Arbeit von 1927 ausgeführt. Inzwischen hat sich für diese Parallelinduktion eine ganz andere Erklärung gefunden, die in einem späteren Abschnitt dieser Arbeit berichtet werden wird. So scheidet die somatische Mutation als Erklärung mit Sicherheit aus.

Die zweite Erklärungsmöglichkeit ist die, daß der Temperaturreiz in bestimmter Weise in genbedingte Entwicklungsabläufe eingreift und sie so verschiebt, wie sonst ein mutiertes Gen den gleichen Ablauf verschiebt. Dabei stünde im Vordergrund das Eingreifen in die spezifischen Geschwindigkeiten der Reaktionsabläufe, deren richtig abgestimmtes Zusammenspiel den normalen Charakter bedingt. Wir scheidet rein qualitative Veränderungen chemischer Reaktionen deshalb aus, weil kaum verständlich wäre, daß der eine Reiz so viele verschiedenartige chemische Änderungen spezifisch hervorbringen könne, und wir weisen darauf hin, daß gerade solche Mutanten, für die eine qualitative chemische Änderung wahrscheinlich ist (z. B. yellow) bisher im Temperaturversuch nie als Phänokopien erschienen.

Für die Richtigkeit dieser Anschauung läßt sich vieles anführen:

1. Alle Phänokopien erscheinen als kontinuierliche Serien von schwächster bis vollständiger Ausbildung des Typus, entsprechend wirklich bekannten oder möglichen Reihen polyalleler Genwirkungen. Quantitativ verschiedene Störungen in der Geschwindigkeit der betroffenen Reaktionsabläufe geben die einfache Erklärung, die weiterhin durch die oben berichtete Tatsache erhärtet wird, daß oft das Maß der phänokopischen Abänderung einer Eigenschaft mit der Stärke des Reizes steigt.

2. Es ist bekannt, daß innerhalb der normalen Temperaturzonen der Lebensvorgänge die biologischen Reaktionen ungefähr der van t'Hoff'schen Regel folgen, daß aber nahe dem Letalitätspunkt eine Temperaturerhöhung reaktionshemmend wirkt. Dies ist der Grund dafür, daß oft Hitze und Kälte identische Wirkung haben: beide hemmen die Geschwindigkeit von Reaktionsabläufen. Schon bei den klassischen Schmetterlingsexperimenten zeigte es sich, daß die extremsten Modifikationen ebensowohl durch Hitze wie durch Frost erzeugt wurden. Das gleiche trifft für *Drosophila* zu, wo Gottschewski

durch Frost viele der von mir durch Hitze hervorgerufenen Phänokopien erzeugte.

3. Die Hitzewirkung wirkt spezifisch in einer bestimmten Entwicklungszeit, d. h. eine Reaktionskette muß, um zu einer bestimmten phänokopischen Wirkung zu führen zu einer bestimmten Zeit verlangsamt werden, die nach allem was wir wissen kurz vor der Zeit der embryonalen Determination des betreffenden Entwicklungsvorganges liegt. Dieser wird dadurch aus seinem normalen Synchronismus mit anderen determinierenden Abläufen herausgerissen, der Differenzierungsvorgang in eine neue Richtung verschoben, die der phänokopischen Reihe.

4. Der gleiche Reiz kann bei verschiedener Intensität (höhere Temperatur, Wirkungszeit) nicht nur verschiedene Grade der gleichen Phänokopie hervorrufen, sondern auch verschiedene Typen von Phänokopien. Eine sehr starke Änderung der Geschwindigkeit einer Reaktion kann diese natürlich von mehr und mehr Punkten des Zusammenarbeitens mit anderen Determinationsreaktionen ausschließen.

5. Die beobachteten Verschiedenheiten des Resultats bei Verwendung verschiedener Rassen konnten in einigen Fällen darauf zurückgeführt werden, daß die betreffenden Rassen (Mutanten) eine verschiedene Differenzierungsgeschwindigkeit in der entscheidenden Periode besitzen. (Darüber wird später berichtet.)

Es erscheint nach alledem sicher, daß die Erzeugung der Phänokopie das Resultat der induzierten Verschiebung in der Geschwindigkeit einzelner Reaktionsabläufe gegenüber dem geordneten System der anderen Reaktionsabläufe ist, Abläufe, deren geordnetes, abgestimmtes Zusammenspiel für die Entwicklung des Normaltypus unerlässlich ist. Die berichteten Tatsachen stellen also eine weitere schöne Illustration für das Prinzip der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten dar.

Es ist nun noch hervorzuheben, daß hier gezeigt ist, daß durch Verschiebung der Reaktionsgeschwindigkeiten determinierender Abläufe der Phänotyp der Mehrzahl der *Drosophila*-Mutanten als Phänokopie erhalten werden kann. Der Schluß ist also unabweislich, daß — wie ich dies fast seit 20 Jahren vertrete — auch das normale Eingreifen des mutierten Gens in den Entwicklungsvorgang auf dem Weg über die Beschleunigung oder Verlangsamung der gleichen Reaktionsketten erfolgt. Ursprünglich wurde diese Vorstellung (1917) aus dem Studium der Wirkung multipler Allele abgeleitet; wie richtig das war, zeigt auch hier wieder die Parallele der Phänokopienreihen mit den Reihen der Wirkungen multipler Allele. So bekräftigen die hier nun genauer mitgeteilten Befunde die für mich lange feststehende Überzeugung, daß an der Basis einer jeden Betrachtung des Problems des Eingreifens der Gene in den Entwicklungsvorgang die Erkenntnis steht, daß die Gene vorwiegend mittels des Systems der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten arbeiten. Dies ist meines Erachtens das einzige bisher feststehende sichere Fundament einer physiologischen Genetik.

---